

МОНІТОРИНГ ОСНОВНИХ ХВОРОБ ПОМІДОРА (*SOLANUM LYCOPERSICUM* L.) ТА МЕТОДИ МІКРОБІОЛОГІЧНОГО КОНТРОЛЮ ФІТОПАТОГЕНІВ

Д.В. Гуменний¹, Л.В. Гаврилук¹, І.В. Безноско¹,
Т.М. Горган¹, Д.Т. Гентош², О.В. Башта²

¹ Інститут агроекології і природокористування НААН (м. Київ, Україна)

e-mail: danilfish@gmail.com; ORCID: 0000-0001-8980-7895

e-mail: gavriluklilia410@gmail.com; ORCID: 0000-0001-6901-0766

e-mail: beznoskoirina@gmail.com; ORCID: 0000-0002-2217-5165

e-mail: tanja.micaela@gmail.com; ORCID: 0000-0001-8980-7895

² Національний університет біоресурсів і природокористування України
(м. Київ, Україна)

e-mail: dgentosh@ukr.net; ORCID: 0000-0001-8647-7843

e-mail: elenabashta@ukr.net; ORCID: 0000-0003-4682-1595

У статті висвітлено основні хвороби рослин помідора, спричинених фітопатогенними мікроорганізмами, які завдають великої шкоди у багатьох країнах світу, зокрема і в Україні. Проаналізовано мікробіологічні засоби контролю як альтернативу хімічним фунгіцидам, що вважаються безпечними методами в сучасному сільському господарстві. Вони стимулюють захисні механізми рослин, що діють як індуктори резистентності рослин або як засоби біологічного контролю. З'ясовано, що одним із поширених біологічних препаратів у боротьбі із хворобами та покращанням росту культури помідора є препарати у складі яких містяться види *Trichoderma* spp. Вони широко використовуються як біофунгіциди щодо патогенів *Botrytis cinerea*, *Fusarium oxysporum*, *Rhizoctonia solani* та *Sclerotium rolfsii*. Показано дослідження мексиканських учених щодо випробування різних ізолятів роду *Trichoderma* spp. Китайськими вченими визначено штам *Pseudomonas aeruginosa* (CQ-4), що може ефективно контролювати поширення хвороби сірої гнилі та виявляти бактерії роду *Bacillus subtilis*, що характеризуються помітною антагоністичною активністю щодо широкого кола фітопатогенних бактерій і мікроміцетів та є чинником біологічного контролю. Також вчені із Єгипту проводили експерименти на двох ендоефітних грибах, а саме *Curvularia lunata* та *Nigrospora sphaerica*, де було оцінено їхню антагоністичну дію щодо фітопатогенних грибів та їх здатність виробляти важливий гормон росту та забезпечувати деякі необхідні поживні речовини для росту рослин. Низка досліджених штамів-антагоністів є основою чи перспективними для виготовлення мікробних препаратів для контролю фітопатогенів у агроecosистемах і підвищення врожайності цих рослин.

Ключові слова: фітопатогенні гриби, бактерії, віруси, біопрепарати, штами грибів та бактерій антагоністів, агроценоз.

ВСТУП

Динаміка і темпи виробництва овочів, рівень забезпеченості населення овочевою продукцією визначаються розвитком і розміщенням овочівництва у країні. Серед овочевих рослин значне місце належить помідору (*Solanum lycopersicum* L.), що є однією з найбільш вирощуваною овочевою культурою в усьому світі [1]. В Україні їх

площі сягають до 84,3 тис. га. Цінність помідора визначається їхньою калорійністю, вмістом вітамінів і цукрів, корисних для здоров'я людини солей. Ця рослина містить у середньому 2,5–7,0% сухих речовин, 1,5–4,0 цукру, 20–35 мг% вітаміну С, різні мінеральні солі, органічні кислоти. Однак виробництву свіжих товарних і перероблених помідорів перешкоджають численні захворювання, спричинені грибами, бактеріями, вірусами [1]. Культивований помі-

дор має низьку генетичну різноманітність через його інтенсивну селекцію. З цих причин помідор більш схильний до високої захворюваності, і під час вирощування та післязбиральний період він може бути уражений понад 200 хворобами, спричиненими різними фітопатогенами [2].

Мета дослідження: з'ясувати основні хвороби помідора та проаналізувати методи мікробіологічного контролю щодо збудників хвороб помідора.

АНАЛІЗ ОСТАННІХ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ПУБЛІКАЦІЙ

Фітопатогенні мікроміцети як збудники хвороб в агроценозах помідора. Хвороби рослин помідора, спричинені фітопатогенними мікроміцетами, є одними з найнебезпечніших біологічних стресів, що завдають великої шкоди у багатьох країнах, зокрема в Україні. Фітопатогенні мікроміцети, паразитуючі на рослинах, зумовлюють величезні втрати у сільськогосподарському виробництві, знижуючи якість продукції, а також виділяють токсини, спричиняючи отруєння та численні серйозні захворювання, що вражають людей і тварин, які вживають цей продукт.

Фітопатогенні мікроміцети є основними руйнівними та поширеними патогенами рослин, що становлять близько 80% хвороб сільськогосподарських культур [2].

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

Однією із найбільш поширених хвороб помідора, спричинених фітопатогенними грибами, у всьому світі та Україні є фітофтороз (*Phytophthora infestans*). Це надзвичайно шкідлива хвороба рослин, яка щороку завдає величезних збитків сільському господарству в усьому світі. Наприклад, у Монголії, Китаї та США фітофтороз призвів до великих втрат виробництва помідорів на початку 2000-х років. Донині молекулярні механізми помідора *P. Infestans* поза межами розуміння, а метод боротьби з фітофторозом помідора все ще недостатньо ефективний [3].

Уражені рослини помідора швидко гинуть. За високої вологості на рослинах

з'являється світлий наліт зі спор гриба. Фітофторозом помідори заражаються за вологості повітря близько 90% (не менше 76%) і температури повітря +20°C.

Найпоширеніший засіб протидії *P. infestans* є фунгіциди, але вони мають певні недоліки: високу ціну, заборонене використання в органічному землеробстві, потенційний ризик для екосистеми та здоров'я, а також можливість появи стійких штамів. Були спроби культивування сортів рослин, стійких до *P. infestans*, але вони зазнали невдачі, оскільки адаптація збудника була незмірно швидшою, ніж адаптація хазяїна. Наразі ведеться активний пошук генів резистентності (R-ген), які *P. infestans* неможливо швидко подолати [3].

Також однією із найбільш небезпечних хвороб помідорів є альтернативоз (*Alternaria solani*), що уражує листки рослини. Сприятливі умови для росту та поширення *A. solani* включають часті опади, високу вологість та середньовисокі температури (+24...+29°C). За сильних інфекцій втрата врожаю сягає до 80%. Оскільки це збудник, що передається насінням, використання здорового насіння має першочергове значення для профілактики захворювань. Однак *A. solani* також поширюється альтернативними шляхами, оскільки він може виживати в рослинних залишках за допомогою конідій і міцелію та в ґрунті за допомогою хламідоспор [4].

Існують різні методи боротьби з *A. solani*, як-от вирощування вільних від хвороб трансплантатів (стійкі сорти), сівозміна та застосування засобів біологічного контролю, таких як *Trichoderma viride* та *Pseudomonas fluorescens*. У природі це нешкідливі види бактерій і грибів, які захищають коріння рослин від хвороб [5].

Ще однією із небезпечних хвороб помідора є септоріоз (*Septoria lycopersici*), що може спричинювати до 50% втрат урожаю. Слід зазначити, що втрати через хворобу в різних країнах різні та сягають до 80% в США, тоді як в Індії 100% опадання листків через цю хворобу.

На врожайність впливає зміна клімату, особливо з високою вологістю та темпе-

ратурою. Сприятливими для росту цього гриба є середні температури (+20...+25°C) з високою вологістю та дощі або верхнє зрошення із зволоженням листків протягом тривалих періодів [6]. Поширенню хвороби сприяє зимівля збудника пасльонових хазяїнах, як-от бур'яни *Solanum nigrum*, *S. Carolinense* та *Datura stramonium*, і залишках рослин помідора. Крім того, *Septoria lycopersici* передається насінням, що додатково ускладнює його стримування.

Останнім часом в агроценозах помідора зустрічається сіра гниль — збудник (*Botrytis cinerea*). За добрих умов патоген спричиняє руйнівну хворобу сірої плісняви на помідорі. Цей аскоміцет заражає понад 200 рослин-хазяїнів, що культивуються як у теплицях, так і в полі [7]. Втрата врожаю помідорів може становити близько 20%, інколи до 40% за оптимальних умов навколишнього середовища (м'які температури від +15 до +20°C та відносна вологість 90%). Важкі інфекції також можуть розвинути в захищених умовах, коли виникають комбінації високої температури (+25°C), ран на стеблі та високої концентрації конідій, що переносяться повітрям [7]. Фітопатоген *Botrytis cinerea* може зимувати у вигляді склероцій у ґрунті та в гнилих рослинних залишках, які триватимуть до наступного вегетаційного періоду.

Упродовж попередніх десятиліть хімічні фунгіциди залишалися найпоширенішим методом боротьби з *B. cinerea*. Однак цей патогенний мікроміцет розвиває стійкість до кількох фунгіцидів. Окрім того, токсичні залишки в плодах помідорів і ґрунті загрожують здоров'ю людини, ґрунту та навколишньому середовищу. Біологічний контроль можна використовувати як альтернативу для зниження ураження сірою гниллю, спричинену *B. cinerea*. Мікробіологічні засоби контролю з'явилися як альтернатива хімічним фунгіцидам, і вони вважаються безпечними методами в сучасному сільському господарстві. Вони стимулюють захисні механізми рослин: лікування захисним еліситором хітозаном; стероїдами; асоційовані бактерії, що діють як індуктори резистентності рослин або як

засоби біологічного контролю (наприклад, *Pythium oligandrum*, *Bacillus licheniformis*, *B. amyloliquefaciens*, штам *Pseudomonas* QBA5, *Streptomyces* spp., *Trichoderma atroviride*) [7].

Один із найвідоміших хвороб рослин помідора є фузаріозне в'янення (*Fusarium oxysporum*), що негативно впливає на культуру. Однак фузаріозне в'янення, викликане *F. oxysporum*, завдає серйозної шкоди на всіх фазах росту помідора. Наприклад, в Єгипті пошкодження врожаю помідора збудником *F. oxysporum* сягали до 67% від загальної площі посівів [8]. Слід зазначити, що цей патоген включає види, які також можуть інфікувати людей та інших тварин [9]. Види мікроміцету *Fusarium* spp. є важливими продуцентами мікотоксинів у свіжих і оброблених харчових продуктах (*F. oxysporum* f. sp. *Lycopersici* Snyder and Hansen (Fol) і *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* Jarvis & Shoemaker (Forl)) [10]. Ці збудники інфікують рослини *Solanum lycopersicum* L., призводячи близько 20–60% втрати врожаю, інколи досягаючи 90% за оптимальних умов росту патогенів, тобто холодної погоди (<20°C), стерилізованих або фумігованих ґрунтів або культивування в безґрунтових системах. Однак також повідомлялось про високу інфікованість рослин помідора за високотемпературного режиму (27°C) [11]. Ці гриби є ґрунтовими патогенами, які виживають у ґрунті та рослинних залишках. Контроль хвороб, спричинених патогенними мікроорганізмами, включає використання екологічно стійких фунгіцидів, зокрема хімічні (наприклад, гімексазол) і біологічні засоби боротьби (*B. amyloliquefaciens*, *Pseudomonas chlororaphis*, *T. gamsii*, *Pythium oligandrum*) [12].

Також на помідорі як в Україні, так і у всьому світі поширеним є вертицильозне в'янення рослин, збудник *Verticillium dahliae*, що викликає хворобу *Verticillium wilt*. Зменшення врожайності помідора може досягати 20–50% із більшим впливом у температурному діапазоні +21...+30°C, оптимальному для росту *V. dahliae*. Заражує гриб корінь помідора, поширюючись

акропетально через водопровідні судини до надземних частин рослини, що призводить до судинного в'янення. Симптоми спочатку помітні на старих листках, а потім прогресують до молодших листків, при цьому висихання поширюється від кінчика до черешка. Рослина реагує на інфекцію утворенням бар'єрів у судинах, але такі закупорки зумовлюють в'янення та загибель [13].

Контроль хвороби вертицильозне в'яненням включає застосування фумігації ґрунту хлорпікрином, дазометом, диметилсульфідом і метамом (включаючи натрій і калій), що є ефективними заходами боротьби. Усунення рослинних залишків, чергування рослин, використання стійких сортів помідора і підщеп, методи нехімічної дезінсекції ґрунту (наприклад, нагрівання ґрунту, анаеробна дезінсекція ґрунту, біофумігація), використання органічних домішок із додаванням біологічно активних штамів *T. harzianum*, *S. griseoviridis*).

Фітопатогенні бактерії – збудники найпоширеніших хвороб в агроценозах помідора. Бактеріальні хвороби *Solanum lycopersicum* L. можуть бути одними з найбільш серйозних і руйнівних, що вражають як польові, так і тепличні культури. У польових умовах, за високої вологості, вони можуть викликати локалізовані епідемії, що вражають молоді плоди [14].

Найбільш поширеною хворобою є бактеріальний рак помідора (*Clavibacter michiganensis* subsp.), яка завдає значних збитків у всьому світі. Ця бактерія нині класифікується як карантинний патоген А2. Оптимальна температура для розвитку хвороби становить +26°C, що призводить до надзвичайно швидкої загибелі рослин зі зниженням урожаю від 46 до 84%. Симптоми проявляються між зав'язуванням плодів і початком дозрівання. *C. michiganensis* є патогеном, що передається насінням. Однак, крім насіння, бактерія також може перебувати і на рослинних залишках.

Біологічний контроль патогенної бактерії здійснюють за допомогою компосту, еліситорів, але лише з помірною ефективністю. Найбільш рекомендовані методики для

своєчасного виявлення збудника хвороби безпосередньо в полі, навіть на ранніх стадіях інфекції, базуються на LAMP та аналізі візуальної кінцевої точки ImmunoStrip. Також ефективна термотерапія насіння або обробку насіння підкисленим нітритом або 1% соляною кислотою. Рекомендовано уникати зрошення дощуванням і надлишку азотних добрив [14; 15].

Також поширеною бактеріальною хворобою помідора є плямистість (крапчастість) збудник (*Pseudomonas syringae*). Це рухлива грамнегативна бактерія, яка викликає бактеріальну плямистість помідора. Для розвитку бактерії є діапазон температур +13...+28°C, з високою вологістю. Спалахи бактеріальної плямистості можуть спричинити 20–25% втрат розсади, тоді як втрати врожаю помідора можуть досягати 75% у разі раннього зараження. Основне поширення *P. syringae* відбувається через заражене насіння. Виявлення бактерії може бути визначено за допомогою аналізів LAMP або ПЛР на ранніх фазах хвороби [14].

Зниження патологічного стану рослин помідора базується на хімічному контролі бактерії *P. syringae* в полі шляхом застосування бактерицидів на основі міді. Відомо, що біологічний контроль здійснюють за допомогою бактерій штамів *Azospirillum brasilense*, *P. syringae* Cit7, *P. fluorescens*, *P. aeruginosa*, *B. stratosphericus*, *B. pumilus*, що стимулюють ріст рослин, і бактеріофагів [14; 15].

Фітопатогенні віруси, які викликають хвороби в агроценозах помідора. Вірусні хвороби є основним біотичним чинником, що перешкоджає продуктивності багатьох сільськогосподарських культур, через їх велику щільність популяції та короткий час розмноження. У результаті віруси мають високий потенціал для швидкої еволюції та адаптації в природних умовах. Вірусні хвороби щороку спричиняють значну втрату врожаю та помітне погіршення його якості.

Найпоширенішою хворобою в агроценозах помідора є вірус плямистого в'янення томатів (TSWV). Інфікує широкий спектр

сільськогосподарських культур, включаючи *Solanum lycopersicum* L., і може викликати у межах 40–95% втрат урожайності та товарної цінності помідорів відповідно. Початкові симптоми на листках можна помилково прийняти за ураження холодом, оскільки молоді листки має фіолетове забарвлення на нижніх пластинках листків. У міру прогресування хвороби на листках з'являються хлоротичні плями, які згодом некротуються. Вони поступово зливаються, надаючи листкам коричнево-фіолетовий колір, відомий як «бронзування листків». Некроз може поширюватися на черешки, стебла та квіти, а також плями з хроматичними змінами на ягоді. Симптоми ураження можуть відрізнитися залежно від часу зараження, виду хазяїна та чинників навколишнього середовища [16].

Контроль хвороби TSWV є складним через біологічні та молекулярні характеристики збудника, широке розповсюдження переносників трипсів і надзвичайно широке коло його хазяїнів. Отже, як і для більшості вірусних захворювань, необхідно розгортати профілактичні й інтегровані стратегії контролю з використанням здорового рослинного матеріалу та стійких сортів помідора.

Також поширеною хворобою в агроценозах помідора є вірус огіркової мозаїки (CMV). Він є дуже адаптивним вірусом з високою еволюційною здатністю, що може інфікувати понад 1200 видів рослин і передаватися більш ніж 80 видами попелиць циркуляційним, непостійним способом. А втрати виробництва помідора сягають до 100%. За сильних інфекцій листків мають скручені та загорнуті вгору краї. Процес дозрівання плодів сповільнюється, плоди часто не можуть набути повної стиглості. Плоди можуть демонструвати характерний некроз із внутрішнім затвердінням біля плодоніжки та потемнілими ділянками, що робить продукт абсолютно непридатним для продажу.

Ще однією із небезпечних хвороб помідора є вірус жовтого скручування листків помідора. Втрати врожаю, викликані цим вірусом, залежать від фенологічної стадії

рослини на момент інфікування можуть призвести до 100%.

Листочки рослини мають помітно пожовклі краї та загорнуті догори. Також можуть включати опадання квіток, відсутність зав'язування плодів і утворення непридатних для продажу плодів через їх малий розмір та блідий колір. У рослинах помідора такі віруси не передаються ні насінням, ні механічним шляхом. Їхній епідеміологічний цикл тісно пов'язаний із комахами-переносниками та їх хазяїнами [17].

Найбільш поширений у всіх областях України, де культивуються помідори — вірус томатної мозаїки (ToMV) [18]. Він може інфікувати кілька різних видів, але його основні господарі належать до сімейства *Solanaceae*, де врожайність може зазнавати зниження на 25–70%. На помідорах симптоми можуть залежати від погодно-кліматичних умов, віку рослини, штаму вірусу та сорту помідора. Після зараження ToMV квіти помідорів можуть опадати, що значно зменшує урожайність плодів. У теплиці влітку молоді листки деформуються і дрібнішають, на ньому можуть з'являтися легкі плями, скручування та пухирці. ToMV легко передається через насіння помідора (зовнішнє зараження). Цей вірус може залишатися активним у зараженому насінні до десяти років.

Для боротьби з вірусом необхідно використовувати сертифікований матеріал для розмноження, вільний від патогенів, оскільки вірус може поширюватися через заражене насіння [19]. Термотерапія насіння помідора або протруювання насіння перед посівом дає можливість знищити ToMV з інфікованого насіння. Нещодавнє дослідження з використанням обробки рослин помідора наночастинками оксиду цинку продемонструвало ефективність у підвищенні імунітету проти ToMV [20; 21].

Біологічний контроль фітопатогенів в агроценозах помідора. Важливе місце в підвищенні врожайності та поліпшенні якості овочевої, зокрема помідора, належить удосконаленню технологій виро-

щування сільськогосподарських культур. Досягти успіхів в отриманні високої стабільної врожайності за умов підвищення цін на енергоресурси можна за допомогою ресурсоощадних технологій, які включають високий рівень агротехніки, оптимальні норми удобрення та інтегровану систему захисту рослин від хвороб, бур'янів та шкідників, впровадження нових сортів і гібридів.

За впливу змін клімату, рослини стали більш сприйнятливими до хвороб. Наукові звіти дослідження довели, що рослина має здатність захищатися від хвороб через стійкість, щоб запобігти або обмежити прогресування патогену, або синтетичними чи хімічними засобами, тобто наявність певних речовин, які пригнічують патоген [22; 23].

Одним із дієвих заходів контролювання хвороб сільськогосподарських культур є біопрепарати, комплексна дія яких на рослини досліджена багатьма як вітчизняними науковцями (В.П. Патики, О.В. Шерстобова, В.В. Волкогон, С.Я. Коць, С.А. Вдовенко, В.Г. Сергієнко, Г.М. Ткаленко, С. В. Гораль), так і закордонними (P. Narayanasmu, A. Nicholas, E. Laslo, Munees Ahemad, M. Kamal, A. Abolfazl, D.Chandler, M.S. Khan). На сьогоднішній використання біопрепаратів є невід'ємною частиною рослинництва, що оптимізують живлення рослин, стимулюють їх розвиток і сприяють підвищенню продуктивності. Використання мікроорганізмів, що спонукають до зростання, є загальною стратегією дослідників для посилення та покращання захисної здатності та фізіологічного імунітету рослин, а також біодоступності мінералів у ґрунті. Рослини можуть індукувати стійкість до патогенних хвороб [24].

Біопрепарати використовуються для пригнічення росту фітопатогенів, стимуляції росту рослин і поліпшення засвоєння рослинами поживних речовин. Вони можуть складатися з бактерій і грибків, що сприяють росту рослин, рослинних екстрактів або сполук тваринного походження. Біостимулятори застосовують для підвищення врожайності та засвоєння поживних

речовин. Вони можуть бути з мікроорганізмів, білкових гідролізаців, екстрактів морських водоростей та інших речовин [25].

Біопрепарати на основі асоційованих мікроорганізмів зв'язуються з кореневою системою рослин та допомагають їм отримувати поживні речовини з ґрунту, а також захищають рослини від фітопатогенів. Застосування біопрепаратів може покращити колонізацію мікроміцетами коренів помідора, що позитивно впливає на їхній розвиток. Це робить рослини більш стійкими до стресових умов, як-от посуха чи хвороби. Крім того, мікроорганізми допомагають розкладанню органічних речовин у ґрунті, що сприяє формуванню родючого ґрунту. Це, своєю чергою, може позитивно позначитися на якості помідора. Рослини, що ростуть у здоровому ґрунті, мають кращий доступ до поживних речовин та води, що допомагає їм розвиватися і формувати якісні плоди. Отже, використання біопрепаратів може сприяти збільшенню колонізації мікроорганізмами кореневої системи помідора, що забезпечує їм кращий доступ до поживних речовин та робить рослини більш стійкими до стресових умов. Це передусім може істотно вплинути на якість помідора, забезпечуючи їм належний ріст і розвиток [24].

Один із поширених біологічних препаратів, що є чудовою альтернативою для заміни хімічних засобів захисту у боротьбі із хворобами та покращання росту культури є препарати, у складі яких містяться види *Trichoderma* spp. Вони широко використовуються в агроценозах помідора як біофунгіциди щодо патогенів *Botrytis cinerea*, *Fusarium oxysporum*, *Rhizoctonia solani* та *Sclerotium rolfsii*. Також види цього гриба широко застосовуються як стимулятори росту рослин помідора [27].

Науковцями із Єгипту було оцінено (*in vitro*) сім ізолятів *Trichoderma* spp. (Т1 до Т7) за допомогою біологічного аналізу щодо їх антагоністичних властивостей до мікроміцету *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* (FOL, збудник хвороби помідорного в'янення). Найвищий відсоток інгібування досліджуваного патогенного ізо-

ляту був отриманий з ізолятом *Trichoderma* (T7), за яким слідував ізолят *Trichoderma* (T3). У тепличних експериментах використання високо антагоністичних ізолятів *Trichoderma* spp. (T3 і T7) сприяло значному зниженню відсотка поширення хвороби порівняно з необробленим контрольним варіантом. Найменший відсоток ураження помідора виявили за використання ізолятом T3 (24,8%), а потім ізоляту T7 (34,6%) порівняно з іншими протестованими ізолятами [26].

У дослідженнях мексиканських учених було продемонстровано успішне застосування твердої суміші на основі каоліну як інокулят *T. asperellum* для посилення росту рослин помідора і захисту від патогенів. Мікроміцет *T. asperellum* пригнічує накопичення активної форми кисню, що дає змогу боротися із патогенами, які сприяють окислювальному процесу як механізму розвитку хвороби [28].

Науковці із відділу патології рослин Національного дослідницького центру в досліджах *in vitro* використовували п'ять ізолятів *Trichoderma*, зокрема *Trichoderma harzianum* (Th), *T. asperellum* (Ta), *T. virens* (Tvs1), *T. virens* (Tvs2) і *T. virens* (Tvs3), порівнювали за їх здатністю для пригнічення росту мікроміцету *Pythium aphanidermatum*. Ріст міцелію збудника інгібували *in vitro*, ізоляти роду *Trichoderma* spp. змогли не тільки зупинити поширення збудника, але і швидко колонізували колонію патогену завдяки інтенсивному росту. Крім того, конідії ізолятів роду *Trichoderma* spp. здатні пригнічувати проростання зооспор *P. aphanidermatum in vitro*. Були зроблені спроби боротьби з хворобами, пов'язаними з в'яненням томатів і кореневою гниллю, шляхом обробки ґрунту інокулятами ізолятів роду *Trichoderma* spp., які застосовувалися окремо або в комбінації. У тепличному експерименті інокуляція сумішшю п'яти ізолятів роду *Trichoderma* spp. істотно пригнічувала розвиток мікроміцету *P. aphanidermatum* і підвищувала стійкість рослин помідора на 74,5%. А в польових дослідженнях було зменшення загибелі рослин унаслідок хвороби кореневої гнилі

помідора, спричиненої збудником *P. aphanidermatum*, за допомогою ізолятів *Trichoderma*, що використовуються як окремо, так і в суміші. Інокуляція сумішшю п'ятьма ізолятами роду *Trichoderma* spp. була найефективнішою обробкою, зменшивши кореневу гниль на 57,2% і підвищивши стійкість рослин помідора на 87,5%. Випробувані ізоляти роду *Trichoderma* spp. стимулювали системні захисні реакції у рослин помідора, вирощених у полі, шляхом активації захисних ферментів, включаючи пероксидазу, поліфенолоксидазу та хітиназу. Крім того, вміст хлорофілу в листках оброблених рослин помідора був помітно підвищений. Інокуляція сумішшю п'яти ізолятів дала найвищі показники параметрів росту та врожайності плодів порівняно з окремою інокуляцією. Отже, було зроблено висновок, що суміш, яка містить види та ізоляти роду *Trichoderma* spp., може бути використана для контролю хвороб в'янення та кореневої гнилі помідора, спричинених збудником *Pythium aphanidermatum* [29].

Експериментами, здійсненими китайськими науковцями (*in vitro*) відмічено, що штам *Pseudomonas aeruginosa* (CQ-4) може ефективно контролювати поширення хвороби сірої гнилі помідора від 66,0 до 74,4%. Штам CQ-4 здатний посилити активність чотирьох стійких до хвороб захисних ферментів у рослинах помідора. Ферменти, як-от фенілаланін-аміакової ліази, поліфенолоксидази, пероксидази і супероксиддисмутази були підвищені на 35,6%, 37,6, 46,1 і 38,4% відповідно порівняно з контрольним варіантом. Це дослідження засвідчило, що штам може розчиняти фосфор, фіксувати азот і виробляти целюлазу, протеазу, ферофілін та інші антибактеріальні метаболіти, але він не виробляє хітиназу, глюканазу й HCN (синильну кислоту). Це дослідження виявило штам *P. aeruginosa*, який може ефективно контролювати хворобу, як-от сіра гниль помідора [30].

Бактерії роду *Bacillus subtilis* характеризуються помітною антагоністичною активністю щодо широкого кола фітопатогенних бактерій і мікроміцетів та є чинником біо-

логічного контролю фітопатогенів. Колонізація коренів рослин штамом *B. subtilis* посилює ріст і знижує відсоток ураження хворобою, що зменшує втрати врожаю та покращити якість плодів. Штам *B. subtilis* може контролювати інтенсивність розвитку хвороби рослини, включають конкуренцію з іншими мікроорганізмами, здатний утворювати інгібіторні речовини та підвищувати індукційну стійкість рослин [31]. Штами *B. subtilis* виявляють сильну антагоністичну активність щодо росту міцелію різних мікроміцетів шляхом виробництва антибіотиків. Дослідженнями Ni, Punja, продемонструвало ефективність застосування штаму *B. subtilis* на рослинах огірків і помідорів до або після початку інокуляції патогенів щодо різних хвороб. Продемонстровано потенціал широкого спектра дії штаму *B. subtilis* до різних патогенів на цих культурах [31].

Також перспективними для біологічного контролю фітопатогенів в агроєкосистемах є мікроміцети виду *Conidiobolus obscurus*. З їхньої біомаси виділена бактерицидна фракція, яка в концентрації 0,025% стимулювала ріст і розвиток помідорів, збільшувала масу та довжину проростків на 25–30%. Біологічна ефективність цієї фракції проти м'якої гнилі проростків помідора сягала 95%.

Помітний захисний вплив на рослини спричиняють везикулярно-арбускулярні гриби, що формують розгалужені гіфи на поверхні коріння, завдяки чому значно зростає їх поглинальна поверхня й покращується живлення рослин, підвищується стійкість до впливу стресових чинників та фітопатогенів. Науковцями показано, що симбіоз арбускулярної мікоризи з рослинами знижує їх ураження ґрунтовими патогенами різних видів *Phytophthora*. Колонізація рослин помідорів грибом *Glomus mosseae* супроводжувалася зниженням розвитку захворювання, викликаного *Phytophthora parasitica* [32].

Вчені із Єгипту Saad та Badry проводили експерименти на двох ендоефітних грибах, а саме *Curvularia lunata* та *Nigrospora sphaerica*, які були виділені з *Melia*

azedarach, екзотичного дерева, завезеного в Єгипет з Азії [32]. Ендоефітні мікроміцети ідентифікували за допомогою мікроскопічного дослідження та молекулярної ідентифікації нуклеотидної послідовності шляхом секвенування ДНК очищеного продукту ПЛР. Було оцінено їхню антагоністичну дію щодо фітопатогенних грибів та їх здатність виробляти важливий гормон росту та забезпечувати деякі необхідні поживні речовини для росту рослин. Обидва ендоефітні мікроміцети виявляли антагоністичну активність: мікроміцет *C. lunata* викликав 56% і 50% пригнічення росту *Alternaria solani* і *Fusarium oxysporum*, тоді як мікроміцет *N. sphaerica* пригнічував обидва патогенні гриби на 63,4% і 56,6% відповідно. Експеримент із тепличним горщиком проводився з використанням ґрунту з дефіцитом фосфору, щоб з'ясувати здатність обох ендоефітних мікроміцетів покращувати ріст рослин помідора. Мікроміцет *N. sphaerica* істотно впливав на збільшення свіжої маси пагонів на 13% і 22% порівняно з мікроміцетом *C. lunata* і контролем відповідно. Щодо стану живлення рослин помідора, то обидва ендоефітні мікроміцети призвели до значного підвищення концентрації азоту в пагонах за внесення 50% рекомендованих мінеральних добрив. *C. lunata* та *N. sphaerica* підвищували концентрацію фосфору в пагонах на 13% порівняно з контролем. Антагоністичну властивість обох ендоефітних мікроміцетів щодо *F. oxysporum* на рослинах помідора перевіряли в умовах теплиці, де мікроміцет *N. sphaerica* характеризувався високою здатністю, у пригніченні росту патогену *F. oxysporum* на 40% та позитивно впливав на ріст рослин помідора. Отже, використання ендоефітного мікроміцету *N. sphaerica* як біодобрива для рослин є одним із засобів біоконтролю інфекційних хвороб рослин [32].

Вчені із Саудівської Аравії проводили дослідження на аскоміцеті *Paecilomyces* sp. Це ендоефітний гриб, який взаємодіє з рослинами та захищає їх від фітопатогенів. Індоліноцтова кислота та гібереліни є одними з фітогормонів, що виробляють *Paecilomyces* у результаті цих симбіотичних

відносин, які зменшують наслідки абіотичного стресу, такого як сіль, і посилюють ріст рослин [33]. *Paecilomyces* виявляє токсичну дію на фітопатогени, покращує ріст культур і діє як агент біологічного контролю. Кілька видів *Paecilomyces* виробляють широкий спектр вторинних метаболітів з унікальними біологічними властивостями, включаючи нематоцидні, фунгіцидні, бактерицидні та інсектицидні ефекти [33]. Отже, науковці досягли біологічного контролю над збудником кореневої гнилі *Rhizoctonia solani* на рослинах помідора за допомогою ендоефітного гриба *Paecilomyces*. Це дослідження виявило, що ендоефітний штам має потенціал для використання стимулятора росту рослин і застосування його в біологічному контролі проти *R. solani*. Низка досліджених штамів-антагоністів є основою чи перспективними для виготовлення мікробних препаратів для контролю фітопатогенів у агроecosистемах і підвищення врожайності рослин помідора. Отже, аналіз джерел літератури дає змогу зробити висновок, що актуальним завданням є пошук шляхів біорегуляції фітопатогенів у агроecosистемах помідора для забезпечення

гармонійного перебігу біологічних процесів у ґрунті, покращання кореневого живлення рослин та формування повноцінних рослинно-мікробних асоціацій, що дасть можливість контролювати розвиток і поширення патогенних організмів.

ВИСНОВКИ

У цьому огляді було описано найшкідливіші патогени (мікроміцети, бактерії, віруси), які негативно впливають на агроecosистему помідора. Також висвітлено функціонування у ґрунті мікроорганізмів антагоністів представників родів *Trichoderma*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Conidiobolus* щодо фітопатогенів, які є важливим чинником запобігання поширенню хвороб рослин. Низка штамів антагоністів є перспективними для виготовлення мікробних препаратів із подальшим контролем фітопатогенів у агроecosистемах і підвищення врожайності рослин. Отже, біорегуляція фітопатогенів в агроecosистемах помідора є актуальною та перспективною технологією, яка може дати змогу ефективно контролювати хвороби рослин і збільшити врожайність без використання шкідливих хімічних речовин.

ЛІТЕРАТУРА

1. FAOSTAT. Food and Agriculture Data. URL: <http://www.fao.org/faostat/en/>. Accessed 29 August, 2019.
2. Panno S., Davino S., Caruso A.G. et al. A review of the most common and economically important diseases that undermine the cultivation of tomato crop in the mediterranean basin. *Agronomy*. 2021. Vol. 11 (11). P. 2188. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy11112188>.
3. Jiang N., Meng J., Cui J. et al. Function identification of miR482b, a negative regulator during tomato resistance to *Phytophthora infestans*. *Horticulture Research*. 2018. Vol. 5. P. 2–11. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41438-018-0017-2>.
4. Matic S., Tabone G., Garibaldi A. and Gullino M. Alternaria leaf spot caused by Alternaria species: an emerging problem on ornamental plants in Italy. *Plant Disease*. 2020. Vol. 104. P. 2275–2287. DOI: <https://doi.org/10.1094/PDIS-02-20-0399-RE>.
5. Mohamed A.A., Salah M.M., El-Dein M.M.Z. et al. Ecofriendly bioagents, *Parthenocissus quinquefolia*, and *Plectranthus neochilus* extracts to control the early blight pathogen (*Alternaria solani*) in tomato. *Agronomy*. 2021. Vol. 11(5). P. 911. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy11050911>.
6. Avila M.C.R., Lourenço V.Jr., Quezado-Duval A.M. et al. Field validation of TOMCAST modified to manage Septoria leaf spot on tomato in the central-west region of Brazil. *Crop Protection*. 2020. Vol. 138. P. 105333. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105333>.
7. De Vega D., Holden N., Hedley P.E. et al. Chitosan primes plant defence mechanisms against *Botrytis cinerea*, including expression of Avr9/Cf-9 rapidly elicited genes. *Plant, Cell and Environment*. 2021. Vol. 44. P. 290–303. DOI: <https://doi.org/10.1111%2Fpce.13921>.
8. Srinivas C., Nirmala Devi D., Narasimha Murthy K. et al. *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* causal agent of vascular wilt disease of tomato: Biology to diversity. A review. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 2019. Vol. 26. P. 1315–1324. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2019.06.002>.
9. Alamri S.A., Hashem M., Mostafa Y.S. et al. Biological control of root rot in lettuce caused by *Exserohilum rostratum* and *Fusarium oxysporum* via induction of the defense mechanism. *Biological Control*. 2018. Vol. 128. P. 76–84. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.09.014>.
10. Lombard L., Sandoval-Denis M., Lamprecht S.C. and Crous P.W. Epitypification of *Fusarium oxysporum*

- rum* — Clearing the taxonomic chaos. *Persoonia*. 2019. Vol. 43. P. 1–47. DOI: <https://doi.org/10.3767/persoonia.2019.43.01>.
11. Hassan H.A. Biology and Integrated Control of Tomato Wilt Caused by *Fusarium oxysporum lycopersici*: A Comprehensive Review under the Light of Recent Advancements. *Journal of the Botanical Research*. 2020. Vol. 3. P. 84–99. DOI: <http://dx.doi.org/10.36959/771/565>.
 12. Kabaş A., Zengin S., Oğuz A. et al. Improvement of new tomato varieties resistant to *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis lycopersici*. *Acta Horticulturae*. 2020. Vol. 1271. P. 427–434. DOI: <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2020.1271.58>
 13. Acharya B., Ingram T.W., Oh Y. et al. Opportunities and Challenges in Studies of Host-Pathogen Interactions and Management of *Verticillium dahliae* in Tomatoes. *Plants*. 2020. Vol. 9. P. 1622. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants9111622>.
 14. Chen Z.D., Kang H.J., Chai A.L. et al. Development of a loop-mediated isothermal amplification (LAMP) assay for rapid detection of *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* in planta. *European Journal of Plant Pathology*. 2020. Vol. 156. P. 739–750. DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/ps.6154>.
 15. Chai A.L., Ben H.Y., Guo W.T. et al. Quantification of Viable Cells of *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* in Tomato Seed Using Propidium Monoazide and a Real-Time PCR Assay. *Plant Disease*. 2020. Vol. 104. P. 2225–2232. DOI: <https://doi.org/10.1094/pdis-11-19-2397-re>.
 16. Lamichhane J.R., Osdaghi E., Behlau F. et al. Thirteen decades of antimicrobial copper compounds applied in agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development*. 2018. Vol. 38. P. 28. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13593-018-0503-9>.
 17. Feng M., Cheng R., Chen M. et al. Rescue of tomato spotted wilt virus entirely from complementary DNA clones. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2020. Vol. 117. P. 1181–1190. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1910787117>.
 18. Цвігун В.О., Сус Н.П., Мазур С.О. та ін. Поширення та біологічні особливості вірусних хвороб томатів у агроценозах України. *Агроекологічний журнал*. 2021. № (4). P. 82–89. DOI: <https://doi.org/10.33730/2077-4893.4.2021.252959>.
 19. Rabie M., Ratti C., Calassanzio M. et al. Phylogeny of Egyptian isolates of Cucumber mosaic virus (CMV) and Tomato mosaic virus (ToMV) infecting *Solanum lycopersicum*. *European Journal of Plant Pathology*. 2017. Vol. 149. P. 219–225. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10658-017-1164-2>.
 20. Sofy A.R., Sofy M.R., Hmed A.A. et al. Ameliorating the adverse effects of Tomato mosaic tobamovirus infecting tomato plants in Egypt by boosting immunity in tomato plants using zinc oxide nanoparticles. *Molecules*. 2021. Vol. 26. P. 1337. DOI: <https://doi.org/10.3390/molecules26051337>.
 21. Sorokan A.V., Burkhanova G.F., Veselova S.V. et al. Endophytic bacteria to control plant viruses: an overview. *Microbial Endophytes and Plant Growth*. 2023. P. 51–66. DOI: [10.1016/B978-0-323-90620-3.00018-0](https://doi.org/10.1016/B978-0-323-90620-3.00018-0).
 22. Nаврылюк Л., Безноско І. and Кичигина О. The main mechanisms of environmentalization of the agricultural production. *Збалансоване природокористування*. 2023. № 3. С. 137–143. DOI: <https://doi.org/10.33730/2310-4678.3.2023.287828>.
 23. Мостов'як І.І., Дем'янюк О.С., Парфенюк А.І., Безноско І.В. Сорт як фактор формування стійких агроценозів зернових культур. *Scientific Progress & Innovations*. 2020. Vol. (2). P. 110–118. DOI: <https://doi.org/10.31210/visnyk2020.02.13>.
 24. Pylak M., Oszust K. and Fraç M. Review report on the role of bioproducts, biopreparations, biostimulants and microbial inoculants in organic production of fruit. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*. 2019. Vol. 18 (3). P. 597–616. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11157-019-09500-5>.
 25. Wang H., Fan H. and Yao H. Effects of Elevated CO₂ on Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) Growth and Rhizosphere Soil Microbial Community Structure and Functionality. *Agronomy*. 2020. Vol. 10. P. 1752. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy10111752>.
 26. Moisan K., Cordovez V., van de Zande E.M. et al. Volatiles of pathogenic and non-pathogenic soil-borne fungi affect plant development and resistance to insects. *Oecologia*. 2019. Vol. 190. P. 589–604. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-019-04433-w>.
 27. Attia M.S., Abdelaziz A.M., Al-Askar A.A. et al. Plant growth-promoting fungi as biocontrol tool against fusarium wilt disease of tomato plant. *Journal of Fungi*. 2022. Vol. 8 (8). P. 775. DOI: <https://doi.org/10.3390/jof8080775>.
 28. Herrera-Téllez V.I., Cruz-Olmedo A.K., Plasencia J. et al. The protective effect of *Trichoderma asperellum* on tomato plants against *Fusarium oxysporum* and *Botrytis cinerea* diseases involves inhibition of reactive oxygen species production. *International journal of molecular sciences*. 2019. Vol. 20(8). P. 2007. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms20082007>.
 29. Elshahawy I.E. and El-Mohamedy R.S. Biological control of Pythium damping-off and root-rot diseases of tomato using *Trichoderma* isolates employed alone or in combination. *Journal of Plant Pathology*. 2019. Vol. 101. P. 597–608. DOI: <https://doi.org/10.1007/s42161-019-00248-z>.
 30. Wang X., Zhou X., Cai Z. et al. A biocontrol strain of *Pseudomonas aeruginosa* CQ-40 promote growth and control *Botrytis cinerea* in tomato. *Pathogens*. 2020. Vol. 10 (1). P. 22. DOI: <https://doi.org/10.3390/pathogens10010022>.
 31. Ni L. and Punja Z. Management of fungal diseases on cucumber (*Cucumis sativus* L.) and tomato (*Solanum lycopersicum* L.) crops in greenhouses using *Bacillus subtilis*. *Bacilli and Agrobiotechnology: Phytostimulation and Biocontrol*. 2019. Vol. 2. P. 1–28. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-15175-1_1.
 32. Saad M.M.G. and Badry H.H. Phytohormones producing fungal endophytes enhance nutritional status and suppress pathogenic fungal infection in tomato. *Journal of Agricultural Science and Technology*. 2020.

Vol. 22 (5). P. 1383–1395. URL: <https://jast.modares.ac.ir/article-23-23233-en.pdf>.

33. Nguyen T. et al. Characterization of *Paecilomyces variotii* and *Talaromyces amestolkiae* in Korea based

on the morphological characteristics and multigene phylogenetic analyses. *Mycobiology*. 2016. P. 248–259. DOI: <https://doi.org/10.5941/MYCO.2016.44.4.248>.

REFERENCES

- FAOSTAT. Food and Agriculture Data. URL: <http://www.fao.org/faostat/en/>. Accessed 29 August 2019 [in English].
- Panno, S., Davino, S., Caruso, A.G. et al. (2021). A review of the most common and economically important diseases that undermine the cultivation of tomato crop in the mediterranean basin. *Agronomy*, 11 (11), 2188. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy11112188> [in English].
- Jiang, N., Meng, J., Cui, J. et al. (2018). Function identification of miR482b, a negative regulator during tomato resistance to *Phytophthora infestans*. *Horticulture Research*, 5, 2–11. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41438-018-0017-2> [in English].
- Matić, S., Tabone, G., Garibaldi, A. & Gullino, M.L. (2020). Alternaria Leaf Spot Caused by Alternaria Species: An Emerging Problem on Ornamental Plants in Italy. *Plant Disease*, 104, 2275–2287. DOI: <https://doi.org/10.1094/PDIS-02-20-0399-RE> [in English].
- Mohamed, A.A., Salah, M.M., El-Dein, M.M.Z. et al. (2021). Ecofriendly bioagents, *Parthenocissus quinquefolia*, and *Plectranthus neochilus* extracts to control the early blight pathogen (*Alternaria solani*) in tomato. *Agronomy*, 11 (5), 911. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy11050911> [in English].
- Ávila, M.C.R., Lourenço, V.Jr., Quezado-Duval, A.M. et al. (2020). Field validation of TOMCAST modified to manage Septoria leaf spot on tomato in the central-west region of Brazil. *Crop Protection*, 138, 105333. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105333> [in English].
- De Vega, D., Holden, N., Hedley, P.E. et al. (2021). Chitosan primes plant defence mechanisms against *Botrytis cinerea*, including expression of Avr9/Cf-9 rapidly elicited genes. *Plant, Cell and Environment*, 44, 290–303. DOI: <https://doi.org/10.1111%2Fpce.13921> [in English].
- Srinivas, C., Nirmala Devi, D., Narasimha Murthy, K. et al. (2019). *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* causal agent of vascular wilt disease of tomato: Biology to diversity — A review. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 26, 1315–1324. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2019.06.002> [in English].
- Alamri, S.A., Hashem, M., Mostafa, Y.S. et al. (2018). Biological control of root rot in lettuce caused by *Exserohilum rostratum* and *Fusarium oxysporum* via induction of the defense mechanism. *Biological Control*, 128, 76–84. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.09.014> [in English].
- Lombard, L., Sandoval-Denis, M., Lamprecht, S.C. & Crous, P.W. (2019). Epitypification of *Fusarium oxysporum* — Clearing the taxonomic chaos. *Persoonia*, 43, 1–47. DOI: <https://doi.org/10.3767/persoonia.2019.43.01> [in English].
- Hassan, H.A. (2020). Biology and Integrated Control of Tomato Wilt Caused by *Fusarium oxysporum lycopersici*: A Comprehensive Review under the Light of Recent Advancements. *Journal of the Botanical Research*, 3, 84–99. DOI: <http://dx.doi.org/10.36959/771/565> [in English].
- Kabaş, A., Zengin, S., Oğuz, A. et al. (2020). Improvement of new tomato varieties resistant to *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis lycopersici*. *Acta Horticulturae*, 1271, 427–434. DOI: <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2020.1271.58> [in English].
- Acharya, B., Ingram, T.W., Oh, Y. et al. (2020). Opportunities and Challenges in Studies of Host-Pathogen Interactions and Management of Verticillium dahliae in Tomatoes. *Plants*, 9, 1622. DOI: <https://doi.org/10.3390/plants9111622> [in English].
- Chen, Z.D., Kang, H.J., Chai, A.L. et al. (2020). Development of a loop-mediated isothermal amplification (LAMP) assay for rapid detection of *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* in planta. *European Journal of Plant Pathology*, 156, 739–750. DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/ps.6154> [in English].
- Chai, A.L., Ben, H.Y., Guo, W.T. et al. (2020). Quantification of Viable Cells of *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* in Tomato Seed Using Propidium Monoazide and a Real-Time PCR Assay. *Plant Disease*, 104, 2225–2232. DOI: <https://doi.org/10.1094/pdis-11-19-2397-re> [in English].
- Lamichhane, J.R., Osdaghi, E., Behlau, F. et al. (2018). Thirteen decades of antimicrobial copper compounds applied in agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 38, 28. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13593-018-0503-9> [in English].
- Feng, M., Cheng, R., Chen, M. et al. (2020). Rescue of tomato spotted wilt virus entirely from complementary DNA clones. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117, 1181–1190. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1910787117> [in English].
- Tsvigun, V.O., Cus, N.P., Mazur, S.O. et al. (2021). Poshyrennya ta biolohichni osoblyvosti virusnykh khvorob tomativ u ahrostenozakh Ukrainy [Distribution and biological features of viral diseases of tomatoes in agrocenoses of Ukraine]. *Ahroekolohichnyy zhurnal — Agroecological journal*, (4), 82–89. DOI: <https://doi.org/10.33730/2077-4893.4.2021.252959> [in Ukrainian].
- Rabie, M., Ratti, C., Calassanzio, M. et al. (2017). Phylogeny of Egyptian isolates of Cucumber mosaic virus (CMV) and Tomato mosaic virus (ToMV) infecting *Solanum lycopersicum*. *European Journal of Plant Pathology*, 149, 219–225. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10658-017-1164-2> [in English].
- Sofy, A.R., Sofy, M.R., Hmed, A.A. et al. (2021). Ameliorating the adverse effects of Tomato mosaic

- tobamovirus infecting tomato plants in Egypt by boosting immunity in tomato plants using zinc oxide nanoparticles. *Molecules*, 26, 1337. DOI: <https://doi.org/10.3390/molecules26051337> [in English].
21. Sorokan, A.V., Burkhanova, G.F., Veselova, S.V. et al. (2023). Endophytic bacteria to control plant viruses: an overview. *Microbial Endophytes and Plant Growth*, 51–66. DOI: <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-90620-3.00018-0> [in English].
 22. Havryliuk, L., Beznosko, I. & Kichigina, O. (2023). The main mechanisms of environmentalization of the agricultural production. *Zbalansovane pryrodokorystuvannya — Balanced nature management*, 3, 137–143. DOI: <https://doi.org/10.33730/2310-4678.3.2023.287828> [in English].
 23. Mostoviyak, I.I., Demyaniuk, O.S., Parfenyuk, A.I. & Beznosko, I.V. (2020). Sort yak faktor formuvannya stiykykh ahrotsenoziv zernovykh kultur [The variety as a factor in the formation of stable agrocenoses of grain crops]. *Scientific Progress & Innovations*, (2), 110–118. DOI: <https://doi.org/10.31210/visnyk2020.02.13> [in Ukrainian].
 24. Pylak, M., Oszust, K. & Fraç, M. (2019). Review report on the role of bioproducts, biopreparations, biostimulants and microbial inoculants in organic production of fruit. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 18 (3), 597–616. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11157-019-09500-5> [in English].
 25. Wang, H., Fan, H. & Yao, H. (2020). Effects of Elevated CO₂ on Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) Growth and Rhizosphere Soil Microbial Community Structure and Functionality. *Agronomy*, 10, 1752. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy10111752> [in English].
 26. Moisan, K., Cordovez, V., van de Zande, E.M. et al. (2019). Volatiles of pathogenic and non-pathogenic soil-borne fungi affect plant development and resistance to insects. *Oecologia*, 190, 589–604 [in English].
 27. Attia, M.S., Abdelaziz, A.M., Al-Askar, A.A. et al. (2022). Plant growth-promoting fungi as biocontrol tool against fusarium wilt disease of tomato plant. *Journal of Fungi*, 8 (8), 775. DOI: <https://doi.org/10.3390/jof8080775> [in English].
 28. Herrera-Télliz, V.I., Cruz-Olmedo, A.K., Plasencia, J. et al. (2019). The protective effect of *Trichoderma asperellum* on tomato plants against *Fusarium oxysporum* and *Botrytis cinerea* diseases involves inhibition of reactive oxygen species production. *International journal of molecular sciences*, 20 (8), 2007. DOI: <https://doi.org/10.3390/ijms20082007> [in English].
 29. Elshahawy, I.E. & El-Mohamedy, R.S. (2019). Biological control of Pythium damping-off and root-rot diseases of tomato using *Trichoderma* isolates employed alone or in combination. *Journal of Plant Pathology*, 101, 597–608. DOI: <https://doi.org/10.1007/s42161-019-00248-z> [in English].
 30. Wang, X., Zhou, X., Cai, Z. et al. (2020). A biocontrol strain of *Pseudomonas aeruginosa* CQ-40 promote growth and control *Botrytis cinerea* in tomato. *Pathogens*, 10 (1), 22. DOI: <https://doi.org/10.3390/pathogens10010022> [in English].
 31. Ni, L. & Punja, Z.K. (2019). Management of fungal diseases on cucumber (*Cucumis sativus* L.) and tomato (*Solanum lycopersicum* L.) crops in greenhouses using *Bacillus subtilis*. *Bacilli and Agrobiotechnology: Phyto-stimulation and Biocontrol*, 2, 1–28. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-030-15175-1_1 [in English].
 32. Saad, M.M.G. & Badry, H.H. (2020). Phytohormones producing fungal endophytes enhance nutritional status and suppress pathogenic fungal infection in tomato. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 22 (5), 1383–1395. URL: <https://jast.modares.ac.ir/article-23-23233-en.pdf> [in English].
 33. Nguyen, T. et al. (2016). Characterization of *Paecilomyces variotii* and *Talaromyces amestolkiae* in Korea based on the morphological characteristics and multigene phylogenetic analyses. *Mycobiology*, 44 (4), 248–259. DOI: <https://doi.org/10.5941/MYCO.2016.44.4.248> [in English].

Стаття надійшла до редакції журналу 22.03.2024