

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

**Львівський національний університет ветеринарної медицини
та біотехнологій імені С. З. Гжицького**

Факультет харчових технологій та біотехнології

Кафедра біотехнології та радіології

КВАЛІФІКАЦІЙНА РОБОТА

на здобуття освітнього ступеня «Бакалавр»

**БІОТЕХНОЛОГІЧНІ ПІДХОДИ ДО СТВОРЕННЯ
БІОЛОГІЧНИХ ЗАСОБІВ ЗАХИСТУ РОСЛИН НА ОСНОВІ
МІКРОМІЦЕТІВ**

Виконала: студентка 4 курсу

Групи 1, спеціальності

162 «Біотехнології та біоінженерія»

_____ Домшин А. В.

Керівник: к. б. н.,

доцентка кафедри біотехнології та радіології

_____ Шемедюк Н. П.

Рецензент: к. б. н.,

доцентка кафедри фармації та біології

_____ Грицина М. Р.

Роботу заслухано на засіданні кафедри біотехнології та радіології і
рекомендовано до захисту, протокол № __ від _____ 20__ р.

Завідувач кафедри біотехнології та радіології, професор, доктор с.-г. наук
Буцяк В. І. _____

Львів – 2026

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ.....	3
ВСТУП.....	5
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	6
1. 1. Засоби захисту рослин у світі та Україні: сучасний стан і перспективи розвитку ринку.....	6
1. 2. Характеристика деяких комерційних біотехнологічних препаратів (засобів захисту рослин).....	13
1. 2. 1. Біопрепарати на основі <i>Trichoderma spp.</i> (біофунгіциди, деструктори).....	13
1. 2. 2. Біопрепарати на основі <i>Beauveria bassiana</i> (біоінсектициди)..	15
1.2. 3. Біопрепарати на основі <i>Metarhizium anisopliae/Metarhizium spp.</i> (біоінсектициди).....	16
1. 2. 4. Комерційні препарати комбінованої дії.....	17
1. 3. Механізми біологічної дії мікроміцетів.....	21
1. 3. 1. Механізми біологічної дії мікроміцетів роду <i>Trichoderma</i>	21
1. 3. 2. Механізми біологічної дії мікроміцетів роду <i>Metarhizium</i>	24
1. 3. 3. Механізми біологічної дії мікроміцетів роду <i>Beauveria</i>	28
РОЗДІЛ 2. МЕТОДИ І МАТЕРІАЛИ.....	35
2. 1. Матеріали дослідження.....	35
2. 2. Методи дослідження.....	35
РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ.....	37
3. 1. Нові підходи у створенні засобів захисту рослин на основі мікроміцетів (консорціуми мікроорганізмів) Матеріали дослідження складу.....	37
3. 2. Наукові тренди на шляху до розвитку біопрепаратів на основі мікроміцетів.....	41
ВИСНОВКИ.....	43
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	44

АНОТАЦІЯ

Актуальність теми. Швидкі темпи зростання населення світу (1,1% на рік, приблизно 75 млн/рік) та розвиток агропромислового виробництва у керунку забезпечення екологічно чистими харчовими продуктами актуалізують питання застосування біопрепаратів, що є альтернативою синтетичним засобам захисту рослин. У більшості випадків сільськогосподарська діяльність пов'язана з використанням небезпечних у сенсі екологізації, охорони здоров'я людини мінеральних добрив, пестицидів, гербіцидів. Якщо ж біозасоби застосовують, то переважно у вигляді монокультур. Консорціями мікроорганізмів краще справлятимуться з великою різноманітністю екологічних проблем, що виникають на практиці. Консорціум може поєднувати різні механізми біологічної дії мікроорганізмів, ймовірно, забезпечуючи кращий контроль шкідників або захворювань культур. Більшість досліджень у формуванні консорціумів зосереджено виключно на бактеріях. Мікроміцети, що стимулюють ріст рослин, є дієвими до широкого спектру захворювань сільськогосподарських культур, сприяючи їх росту, володіючи інсектицидною та фунгіцидною активністю. Залучення мікроміцетів до консорціумів суттєво розширює функціональність біопрепарату та його потенційні ніші колонізації. Таким чином, поєднання бактерій та грибів призводить до створення багатофункціонального та більш стійкого продукту для біоконтролю.

Мета і завдання дослідження. Мета роботи – проаналізувати біотехнологічні підходи до створення біологічних засобів захисту рослин на основі мікроміцетів, узагальнення наукових даних щодо біологічних властивостей *Trichoderma spp.*, *Metarhizium spp.*, *Beauveria spp.*

Завдання дослідження:

1. Вивчити сучасний стан і перспективи розвитку ринку біотехнологічних засобів захисту рослин.

2. Вивчити механізми біологічної дії мікроміцетів, які найчастіше є основою біопрепаратів для захисту рослин: *Trichoderma spp.*, *Metarhizium spp.*, *Beauveria spp.*
3. Проаналізувати нові підходи у створенні засобів захисту рослин на основі мікроміцетів.

Об'єкт дослідження: біологічні властивості мікроміцетів, нові підходи у створенні засобів захисту рослин на основі мікроміцетів.

Предмет дослідження: біотехнологічні засоби захисту рослин на основі мікроміцетів.

Методи дослідження: аналіз наукової літератури, методи порівняльного аналізу, узагальнення, систематизації.

Практична цінність роботи. Результати цього дослідження можуть мати практичне застосування у галузі агробіотехнології та біологічного контролю, екологічно орієнтованого землеробства. Практична цінність роботи полягає у систематизації та узагальненні сучасних наукових даних щодо біотехнологічних підходів створення біологічних засобів захисту рослин на основі мікроміцетів.

ВСТУП

Величезний спектр ґрунтових мікроорганізмів населяє ризосферу рослин. Одні з них шкідливі, інші надають переваг рослині-господарю, що виявляється у покращенні живлення, росту рослин та захисті від численних абіотичних та біотичних стресів (Bakker et al., 2018). Сьогодні ґрунтові мікроорганізми є ключовими об'єктами у сучасних програмах захисту сільськогосподарських культур, спрямованих на сталість сільського господарства (Barea, 2015; Trivedi et al., 2017; Compant et al., 2019). Використання корисних для рослин мікроорганізмів як біологічних засобів боротьби зі шкідниками та захворюваннями стає ефективною альтернативою зловживанню агрохімікатами (Ab Rahman et al., 2018; Rändler-Kleine et al., 2020). Значне зростання кількості зареєстрованих мікробіологічних засобів біоборотби у всьому світі за останні роки служить вагомим доказом цього (van Lenteren et al., 2017). Однак, хоча використання комах та кліщів для боротьби зі шкідниками добре зарекомендувало себе та застосовується на практиці упродовж десятиліть, застосування мікроорганізмів для боротьби зі шкідниками та захворюваннями переважають на ранньому етапі розвитку (Mitter et al., 2019).

Спочатку дослідження біоконтролю зосереджувались на застосуванні окремих мікроорганізмів (Sarma et al., 2015; Trivedi et al., 2020). Та монокультури не завжди стабільні, ефективні. Тому одним із способів подолання цих проблем є комбінування різних штамів в одному біопрепараті для охоплення ширшого спектру цільових організмів та умов (Faust, 2019; Mitter et al., 2019) задля захисту рослин. Розпочато еру створення консорціумів мікроорганізмів для захисту рослин. Успішні приклади кращої продуктивності для мікробних консорціумів обмежені і зазвичай стосуються зростання або підвищення врожайності (Bradáčová et al., 2019). Тому вивчення формування консорціумів та їх особливостей функціонування є вкрай актуальним.

РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1. 1. Засоби захисту рослин у світі та Україні: сучасний стан і перспективи розвитку ринку

Біологічні засоби захисту рослин (біопрепарати) розглядаються як один із ключових елементів екологічно орієнтованого землеробства. Відомо, що людська діяльність змінила 3/4 поверхні суходолу і 2/3 площі океану. Впродовж 2010 - 2015 рр. зникло 32 млн га лісу, а за останні 150 років удвічі скоротилось кількість живих коралових рифів. У звітах про біорізноманіття Землі, ООН постулює, що через 10 років зникне кожний відомий нам четвертий вид [10].

У Конвенції про біорізноманіття сформульовано поетапні шляхи підтримки та збереження біорізноманіття до 2030 та 2050 рр., визначені глобальні цілі. Так, однією з провідних цілей, є «Посилення біобезпеки та поширення переваг біотехнології», де акцент робиться на біобезпеку модифікованих організмів, збереження існуючих, ефективність застосування продуктів біотехнологічного виробництва, зокрема біопрепаратів, сприяння охороні біорізноманіття агроecosystem [11].

Компонентами біологічних засобів захисту рослин є живі мікроорганізми або продукти їх метаболізму. Ці засоби характеризуються високим рівнем екологічної безпеки та можуть слугувати альтернативою синтетичним пестицидам. Біологічні методи захисту рослин – біометоди – дають змогу зменшити популяцію шкідливих організмів (фітопатогенні мікроорганізми, комахи, кліщі, бур'яни) та контролювати їх розвиток в агроecosystemах за рахунок природних паразитів, антогоністів, конкурентів чи речовин, які вони продукують. Серед різних груп біологічних продуктів найбільшу частку становлять препарати, створені на основі мікроорганізмів: бактерій, мікроміцетів, стрептоміцетів. За оцінками міжнародних аналітичних досліджень, їх частка перевищує 60% від загального обсягу ринку біологічних засобів.

У світовому масштабі виробництвом біологічних препаратів займається значна кількість компаній (більше 500). Основні виробничі потужності зосереджено у США (рис. 1), країнах Європейського Союзу, Китаї та Індії. Серед провідних корпорацій, що активно працюють у цьому сегменті, виділяють такі міжнародні компанії: BASF SE (Німеччина), Syngenta AG (Швейцарія), Bayer AG (Німеччина), UPL (Індія), Corteva Agriscience (США), The Mosaic Company (США), Pro Farm Group Inc. (США), Gowan Company (США), Vegalab SA (Швейцарія), Lallemand Inc. (Канада), Valent BioSciences LLC (США). Згідно з економічними прогнозами, глобальний ринок біологічних препаратів демонструє стійку тенденцію до зростання. У 2023 році його обсяг становив приблизно 5,23 млрд доларів США, а до 2032 року прогнозується збільшення до понад 20 млрд доларів. Таку динаміку пояснює посилення екологічних вимог до сільськогосподарського виробництва, обмеження використання хімічних пестицидів та зростанням попиту на органічну продукцію.

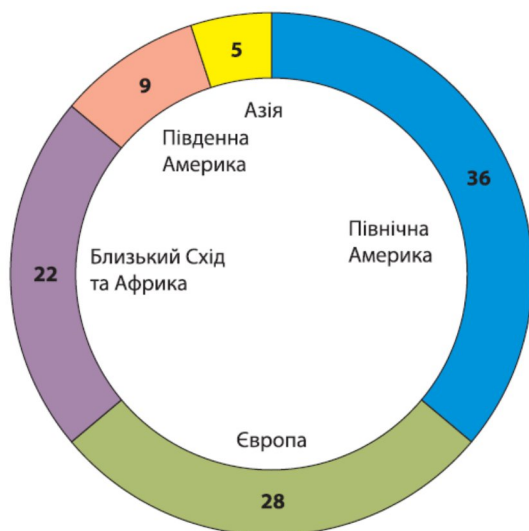


Рис. 1. Світове виробництво біопрепаратів, %

В Україні сектор біологічних засобів захисту рослин також поступово розвивається. За даними Державної служби статистики України, у 2016 р. приріст ринку біопрепаратів становив понад 13%. У 2018 цей показник

перевищив 38%, а з початком війни у 2022 р. – впав на 20-30%. Однак із початку

2023 р. відмічали відновлення ринку біопрепаратів, збільшення на рівні 50% [29].

На сьогодні в Україні функціонує більше 20-ти потужних біопідприємств, що займаються виробництвом і реалізацією понад 38-ми біопрепаратів різного призначення. Серед лідерів вітчизняного виробництва є ПП «БТУ-Центр», ДП «Ензим», ТОВ «БІОНА СЕРВІС ПЛЮС», ТОВ «БІОНОРМА», «Кернел», МХП, «Укрлендфармінг», «Континентал Фармерз Груп», «Епіцентр Агро», «Астарта-Київ», «ТАС Агро», VITAGRO, Черкаський НВПБК, ДУ «Волинська обласна фітосанітарна лабораторія», «Кіровоградська обласна фітосанітарна лабораторія», «Львівська обласна фітосанітарна лабораторія», «Полтавська обласна фітосанітарна лабораторія», «Харківська обласна фітосанітарна лабораторія». Серед наукових установ – Інститут сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва НААН, Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України, Інститут агроєкології і природокористування НААН, Інститут фізіології рослин і генетики НАН України.

Станом на 2024 р. у Державному реєстрі пестицидів і агрохімікатів, дозволених до застосування в Україні з чинною ліцензією, налічується близько 135 біологічних засобів захисту рослин від вітчизняних виробників та 117 іноземних препаратів від виробників із 28 країн. [39, 40, 41].

За діючим агентом засоби захисту можна поділити на кілька типів: біопрепарати на основі бактерій (Нітрофікс, Азотофіт, Поліміксобактерин, Біополіцид), мікроміцетів (Триходермін, Хетоміум), вірусів (Мадекс Твін проти *Cydia pomonella*, грануловірус), їх комплекси (Екостерн, Деструктор стерні, Diamond Grow марки Humi[K]Bio+«plus»); продукти метаболізму мікроорганізмів (Целюлад); концентровані біологічно активні речовини, продуцентами яких є мікроорганізми (Актоверм); ентомофаги (кліщі, макролофус, афідіус) та багато інших.

За механізмом дії основними групами біопрепаратів є: біоінокулянти, біодеструктори, біофунгіциди, біоінсектициди, біодентициди (рис. 2) [40].

Упродовж останніх років структура попиту на біологічні засоби зазнала суттєвих змін. Якщо раніше основну частку ринку становили інокулянти – препарати з азотфіксувальними мікроорганізмами, то нині спостерігається зростання зацікавлення біофунгіцидами. Зокрема: частка інокулянтів знизилась приблизно з 65% до 27%, натомість попит на біофунгіцидні препарати зріс до понад 60%. Такий перерозподіл пояснюється посиленням фітосанітарних проблем у агроecosистемах та потребою ефективного біологічного контролю збудників захворювань рослин [38, 40, 41].



Рис. 2. Групи біопрепаратів

Класи біологічних препаратів

Біоінокулянти (інокулянти) – група біологічних препаратів, призначених для забезпечення рослин Нітрогеном завдяки азотфіксації. Цей процес може відбуватися як у симбіозі між мікроорганізмами та рослинами, так і за участю асоціативних азотфіксувальних бактерій. Активне застосування інокулянтів розпочалося після відкриття явища симбіотичної азотфіксації у бобових культур. На сьогодні найбільш поширеними у світовому землеробстві є препарати для інокуляції сої. Основним біологічним агентом у таких засобах

виступають різні штами бактерій *Bradyrhizobium japonicum*, здатні формувати бульбочки на коренях рослин і фіксувати атмосферний Нітроген.

Окрім сої, створено інокулянти для гороху (використовують бактерії *Rhizobium leguminosarum*); квасолі – *Rhizobium phaseoli*; люцерни та конюшини – *Sinorhizobium meliloti*; нуту – *Rhizobium ciceri*; люпину – *Bradyrhizobium lupini*; козлятнику – *Rhizobium galegae*.

Таким чином, інокулянти забезпечують ефективніше використання атмосферного Нітрогену рослинами, що дозволяє зменшити потребу у внесенні мінеральних азотних добрив [38, 40, 41].

Біодеструктори відносять до відносно нової групи біологічних препаратів, дія яких виявляється поступово і має пролонгований характер. Основним їх призначенням є прискорення розкладання рослинних решток у ґрунті, а також покращення загального фітосанітарного стану агроєкосистем.

Застосування таких препаратів сприяє: активізації процесів мінералізації органічних залишків; зниженню чисельності патогенних мікроорганізмів; покращенню агрохімічних та агрофізичних властивостей ґрунту.

Залежно від складу діючих компонентів біодеструктори поділяють на кілька груп: однокомпонентні препарати – містять один штам мікроорганізму (бактерії, мікроміцети). Багатокомпонентні препарати – комплекс декількох штамів мікроорганізмів з різними функціональними властивостями. Ферментативні препарати створюються на основі культуральних рідин мікроорганізмів і містять продукти їх метаболізму, зокрема ензими, поліцукориди, вітаміни та фітогормони, але не містять живих клітин.

Згідно з результатами наукових досліджень, використання комплексних біопрепаратів для розкладання органічних решток сприяє так званому мікробіологічному вирівнюванню ґрунту. Передбачається, що такі препарати стимулюють формування нових функціональних спільнот мікроорганізмів, які забезпечують ефективніший перерозподіл енергетичних ресурсів та поживних елементів у ґрунті.

У зв'язку з цим біотехнологи та мікробіологи активно займаються пошуком нових штамів-продуцентів, здатних забезпечити ще вищу ефективність біодеструкції органічних решток.

Станом на початок 2024 року в офіційному переліку пестицидів і агрохімікатів України зареєстровано понад 25 препаратів цієї групи [38, 40, 41].

Біофунгіциди – біологічні препарати, створені на основі живих мікроорганізмів або продуктів їх метаболізму, які використовуються для захисту рослин від захворювань, спричинених патогенними мікроміцетами або бактеріями.

Застосування біологічних фунгіцидів дозволяє контролювати широкий спектр захворювань рослин, серед яких: кореневі гнилі, борошниста роса, фітофтороз, альтернаріоз, фузаріоз, кокомікоз; бактеріальні ураження; різні типи плямистостей і гнилей.

На сьогодні ідентифіковано понад 440 видів мікроорганізмів, які можуть бути використані як агенти біологічного контролю фітопатогенів.

Найчастіше у складі біофунгіцидів використовуються представники таких родів мікроорганізмів:

Bacillus,

Streptomyces,

Trichoderma,

Clonostachys,

Pseudomonas,

деякі види дріжджів.

Механізм їх антагоністичної дії базується на синтезі різних біологічно активних речовин, зокрема: антибіотиків, бактеріоцинів, сидерофорів, гідролітичних ензимів, інших вторинних метаболітів [38, 40, 41].

Біоінсектициди і біоакарициди – це біологічні препарати, створені на основі спеціалізованих мікроорганізмів або токсичних метаболітів, які вони синтезують. Їх застосовують для регуляції чисельності комах-шкідників і кліщів.

Такі препарати можуть діяти як на стадії личинки, так і на імаго комах. Вони ефективні проти широкого спектра шкідників, зокрема: колорадського жука, капустяної совки, плодожерок, лучного метелика, американського білого метелика, різних видів молі, павутинних кліщів, гусениць багатьох видів комах.

Важливою перевагою біоінсектицидів є їх екологічна безпечність, зокрема відсутність негативного впливу щодо бджіл та інших корисних організмів [38, 40, 41].

Біородентициди – це біологічні засоби, призначені для контролю чисельності мишоподібних гризунів у агроєкосистемах. Основою таких препаратів є бактерії роду *Salmonella*, які проявляють специфічну патогенність щодо гризунів.

Найчастіше використовують штам *Salmonella enteritidis* var. *Issatchenko*, здатний спричиняти епізоотії серед популяцій гризунів.

Після потрапляння бактерій до організму тварини через травний тракт вони швидко розмножуються, проникають у кровоносну систему та спричиняють розвиток септицемії, що призводить до загибелі гризуна.

Період від зараження до загибелі тварини зазвичай становить 5–14 діб. Оскільки розвиток інфекції відбувається поступово, гризуни продовжують споживати принаду навіть у період хвороби, що сприяє поширенню інфекції серед популяції.

Характерною особливістю таких бактерій є вибіркова патогенність, завдяки чому вони є безпечними для людини, свійських тварин та більшості інших видів диких тварин.

Важливою характеристикою біологічних препаратів є спосіб їх використання у технологіях вирощування культур. Різні форми застосування визначають ефективність дії, швидкість колонізації рослин або ґрунтового середовища та стабільність популяцій мікроорганізмів. Найпоширеніші методи внесення: позакоренева обробка рослин (обприскування) – близько 60 - 65% препаратів; обробка насіння перед посівом – приблизно 20–25%; внесення у ґрунт – близько 10%; деструктори рослинних решток і препарати для

зберігання продукції – не більше кількох відсотків. Такий розподіл свідчить про домінування препаратів, що застосовуються для обробки рослин під час вегетаційного періоду [38, 40, 41].

Перспективи розвитку ринку біопрепаратів

Подальший розвиток ринку біопрепаратів пов'язаний із кількома ключовими тенденціями:

- ~ зростанням попиту на органічне виробництво;
- ~ посиленням законодавчих обмежень щодо використання хімічних пестицидів;
- ~ розвитком біотехнологій і мікробіологічних методів селекції штамів;
- ~ розширенням використання консорціумів мікроорганізмів.

Крім того, перспективним напрямом є створення комбінованих препаратів, що містять декілька штамів мікроорганізмів із різними механізмами дії [38].

1. 2. Характеристика деяких комерційних біотехнологічних препаратів (засобів захисту рослин)

1. 2. 1. Біопрепарати на основі *Trichoderma spp.* (біофунгіциди, деструктори).

У світовій практиці 77% комерційних біофунгіцидів виготовляється на основі грибів роду триходерма (*Trichoderma sp.* штамми), які здатні знищувати більше 100 різних мікопатогенів. (Thambugala, K.M, 2020; Tyśkiewicz, R.; Nowak, A.; Ozimek, E.; Jaroszuć-Ściseł, 2022). В Україні їх менше 15% і застосування таких препаратів в технологіях вирощування сільськогосподарських культур є незначним. За останні 10 років опубліковано більше 200 наукових праць, які доводять високу ефективність біопрепаратів на основі грибів триходерми і передбачається збільшення їх застосування в найближчі роки. (Adrianna Kubiaky, Agnieszka Wolna-Maruwka, Agnieszka Wolna-Maruwka, 2023; Г. М. Ткаленко, 2015-2023). Ця тема особливо

актуальна у зв'язку з стратегічним курсом Євросоюзу про скорочення застосування хімічних пестицидів.

У лабораторії біологічного захисту рослин Волинської фітосанітарної лабораторії здійснюється виробництво мікробного біопрепарату «Триховерин», основою якого є антагоністичний гриб *Trichoderma viride* штаму ГТ-18. Вказаний штам задепонований у колекції культур мікроорганізмів Інституту мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України. Виробництво препарату здійснюється відповідно до пакету дозвільної документації, наданої Львівською обласною фітосанітарною лабораторією.

Згідно з технічними умовами, біопрепарат «Триховерин» призначений для біологічного контролю комплексу захворювань сільськогосподарських культур. Його застосовують при вирощуванні зернових, овочевих, плодово-ягідних та декоративних рослин як у відкритому, так і в захищеному ґрунтах.

Приклади комерційних біотехнологічних препаратів (Табл. 2):

Триходермін (Віридин) – спори та міцелій грибів роду *Trichoderma spp.* з титром не менше 1×10^8 КУО/мл (рідка форма) та 5×10^8 КУО/см³ (суха форма) та продукти метаболізму – біологічно активні речовини. Виробник: ENZIM Agro – це український бренд біологічних засобів захисту та стимулювання росту рослин, які виробляються за сучасними технологіями заводом «ЕНЗИМ» (м. Ладижин, Україна) для забезпечення потреб під час вирощування сільськогосподарських, овочевих, плодово-ягідних та декоративних культур, а також для органічного землеробства [12];

Трихофіт – фунгіцид для профілактики фітопатогенів. Препарат у вигляді водної суспензії гриба *Trichoderma lignorum*. Це екологічно безпечний біологічний препарат, створений на основі гриба роду триходерма (*Trihoderma lignorum*), продуктів його метаболізму, макро- і мікроелементів: N 5-10%, P₂O₅ 2-10%, K₂O 2-10%, S 0,01-0,03%, B 0,05%, Zn 0,08-0.1%, Fe 0,02-0,05%, Cu 0,08-0,1%. Антагоністичні властивості триходерми виявляються двояко: по-перше, розмножуючись, гриб продукує антибіотики, які знищують збудників захворювань рослин (борошниста роса, кореневі гнилі, іржі, сіра та біла гнилі,

фузаріоз, і багато інших), по-друге, використовуючи чужі гриби, як живильний субстрат, знищують гриби-патогени. Виробник – «Агро-захист» – український виробник добрив і засобів захисту рослин;

~ Екостерн, Триходерма КС – деструктор для захисту від ґрунтових патогенів та посиленого розкладання стерні. Забезпечує: високий індекс антагонізму проти збудників захворювань у ґрунті та під час вегетації: *Fusarium spp.*, *Gibberella spp.*, *Rhizoctonia spp.*, *Verticillium spp.*, *Helminthosporium spp.*, *Blumeria spp.*, *Septoria spp.*, *Pyrenophora spp.*, *Alternaria spp.*, *Dreschlera spp.*, *Ascochyta spp.*, *Phytophthora spp.*, *Erysiphe spp.* тощо; деструкцію органічних решток (стерні); стимулювання росту та розвитку рослин. Діюча речовина: *Trichoderma harzianum*, *Trichoderma viride* титр від $1,0 \times 10^8$ КУО/см³, *Trichoderma reesei*, *Trichoderma koningii*. Склад препарату: спори та міцелій грибів антагоністів роду *Trichoderma*, загальне число життєздатних ефективних мікроорганізмів не менше ніж 1×10^7 КУО/см³; продукти метаболізму *Trichoderma* – речовини антибіотичної групи, які пригнічують розвиток багатьох видів збудників захворювань; біологічно активні речовини, які стимулюють ріст та розвиток рослин, підвищують їх стійкість до захворювань. Виробник: ПП «БТУ-ЦЕНТР», Україна, м. Ладижин [37].

Механізми дії біопрепаратів на основі *Trichoderma* (Табл. 1):

1. Антагонізм фітопатогенів: *Trichoderma* швидко колонізує ґрунт/кореневу шийку, синтезує літичні ензими (хітинази, β-глюканази, протеази), які деградують клітинні стінки патогенів.
2. Антибіотична дія: секреція вторинних метаболітів, що пригнічують розвиток мікроміцетів-збудників.
3. Конкуренція за ресурси та місце: швидке поглинання поживних речовин і поверхні для росту, витісняючи патогени.
4. Індукція стійкості рослин: стимулювання захисних реакцій рослини (системний імунітет) та покращення кореневої системи [37].

1. 2. 2. Біопрепарати на основі *Beauveria bassiana* (біоінсектициди)

Приклади комерційних біотехнологічних препаратів (Табл. 2):

~ BOTANIGARD – це високоефективний біоінсектицид на основі ентомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* (штам GHA), призначений для боротьби з широким спектром шкідників. Він діє контактно, спричиняючи інфекцію та загибель комах, зокрема білокрилок, трипсів та попелиць. Виробник Laverlam International (Б'ютт, Монтана, США);

~ Боверин – біотехнологічний препарат, інсектицид для боротьби з широким спектром шкідників сільськогосподарських, плодово-ягідних, овочевих та декоративних культур. Сертифікований Органік Стандарт згідно Стандарту з виробництва допоміжних речовин, що можуть використовуватись в органічному сільському господарстві та переробці (з врахуванням вимог Стандарту, що еквівалентний Постановам ЄС 834/2007 та 889/2008). Дія препарату: спори ентомопатогенного гриба *Baveria bassiana* проникають у тіло комах, як безпосередньо через кутикулу, так і травний тракт. Проростання конідій гриба у тіло комах-шкідника відбувається дуже швидко та супроводжується виділенням токсинів, внаслідок чого шкідник гине. Інфікування комах *Baveria bassiana* відбувається на різних стадіях розвитку шкідника. Комахи, що загинули стають джерелом інфекцій для інших комах шкідників. Виробник: «ЕНЗИМ» (м. Ладижин, Україна) [12].

Механізми дії біопрепаратів на основі *Beauveria bassiana* (Табл. 1):

1. Контактне та пероральне інфікування комах: конідії прикріплюються до кутикули комах, проростають і проникають всередину, розщеплюючи кутикулу за допомогою ліказ, протеаз, хітиназ;

2. Внутрішня колонізація та токсини: гриб продукує токсичні вторинні метаболіти, які блокують фізіологічні функції комах, призводячи до загибелі;

3. Спороутворення на трупі комах: після загибелі міцелій проростає на поверхні, утворюючи нові конідії, що продовжують цикл інфікування [12].

1. 2. 3. Біопрепарати на основі *Metarhizium anisopliae*/*Metarhizium spp.* (біоінсектициди)

Приклади комерційних біотехнологічних препаратів:

~ ЛАЛГАРД М52, МД (раніше Met52) – ефективний і універсальний біоінсектицид для листяних і ґрунтових шкідників. Препарат на основі спор гриба *Metarhizium brunneum*, штам F52 (раніше *Metarhizium anisopliae*) забезпечує доведену ефективність боротьби зі шкідниками з мінімальним впливом на робочий персонал, нецільові об'єкти та навколишнє середовище. ЛАЛГАРД М52, МД пропонує виробникам підтверджену ефективність проти найпоширеніших шкідників, що вражають овочеві, ягідні та декоративні культури. Переваги препарату:

- 1) контроль широкого спектру шкідників;
- 2) застосування у відкритому та закритому ґрунтах.
- 3) немає відомих ризиків резистентності;
- 4) сумісний із програмами інтегрованого захисту та із використанням корисних ентомофагів;
- 5) відсутність шкідливих залишків;
- 6) без терміну очікування.

ЛАЛГАРД М52, МД спричиняє загибель комах через 3-7 днів після застосування. При контакті зі шкідником спори діючої речовини прилипають до тіла комах, проростають та проникають в кутикулу комах (3-4 години), колонізують та знищують комаху. Препарат застосовується проти широкого спектру листяних та ґрунтових шкідників культур закритого та відкритого ґрунтів: трипси, білокрилки, кліщі, попелиці, щитівки, довгоносики, личинки хрущі, слимаки, дротяники. Виробництво: США, Бразилія, Німеччина [9];

~ Ентоцид (Метаризін) – біологічний ґрунтовий інсектицид, комплексний біопрепарат для боротьби із ґрунтовими шкідниками: ведмедка, дротяники, личинки совок, діабротики, личинки травневого і колорадського жука, зимуючі форми шкідників у ґрунті. Сертифікований Органік Стандарт згідно з Стандартом з виробництва допоміжних речовин, що можуть використовуватись

в органічному сільському господарстві та переробці (з врахуванням вимог Стандарту, що еквівалентний Постановам ЄС 834/2007 та 889/2008). Дія препарату: спори гриба в ґрунті, потрапляючи на тіло шкідника, упродовж 10-12 годин проростають і уражують жирову тканину, кишківник, паралізують нервову систему, м'язову тканину та органи дихання. У результаті шкідник гине і стає джерелом розвитку для самого гриба та іншої мікрофлори ґрунту. Повна загибель настає через 40-120 годин після ураження залежно від віку личинки або імаго. Виробник: «ЕНЗИМ» (м. Ладижин, Україна) [12].

Механізми дії біопрепаратів на основі *Metarhizium anisopliae*/*Metarhizium spp.* (Табл. 1):

1. Інфікування комах через кутикулу: конідії прилипають до поверхні тіла комах, проростають у тіло завдяки ензиматичному гідролізу кутикули (хітиназа, протеаза);

2. Синтез токсинів: мікроміцети продукують токсичні метаболіти, які порушують функцію нервової системи та життєво важливі процеси комах;

3. Мікросклероції та пролонгована дія: штами можуть формувати структури, стійкі до екстремальних умов, що пролонгує біологічну дію препарату в ґрунті [12].

1. 2. 4. Комерційні препарати комбінованої дії.

Консорціуми мікроорганізмів використовуються як позитивна синергія задля розширення спектру дії біопрепарату: консорціум *Trichoderma-Bacillus spp.* фунгіциди/біоінсектициди для протидії фітопатогенам і стимулюванні росту рослин. Препарати консорціуму *Metarhizium-Beauveria* володіють ширшою інсектицидною дією.

Приклади комерційних препаратів:

~ Триходерма Бленд Біо-Green Microzyme TR – це біопрепарат, який містить суміш культур роду *Trichoderma* та *Bacillus* з титром $13,5 \cdot 10^9$ КУО/мл. Препарат призначений для застосування у різних сферах аграрного виробництва. Він може використовуватися на зернових колосових культурах, овочевих культурах, картоплі та кукурудзі, включаючи продаж населенню у

роздільному форматі. Препарат відноситься до категорії концентрат суспензії, що забезпечує його зручність у застосуванні та ефективність при використанні на різних культурах. Виробник ТОВ «Промекологія», Україна.

~ Ефект Біо – це біопрепарат, який містить суміш міцелію і хламідоспор грибів *Trichoderma viride*, *Trichoderma lignorum* та живі клітини бактерії *Bacillus acidocaldarius*. Форма препарату – рідина світло-коричневого кольору. Титр – $2 \cdot 10^9$ КУО/мл. Механізм дії (Табл. 1):

1. Мікроміцети *Trichoderma lignorum*, *Trichoderma viride* пригнічують ріст фітопатогенних грибів прямим паразитуванням, конкуренцією за субстрат, а також виділенням біологічно активних речовин, що пригнічують розвиток збудників захворювань і гальмують їх репродуктивну здатність.

2. *Bacillus spp.*, діє синергічно з грибами роду *Trichoderma*, підвищуючи їх активність, а також синтезує ензими (целюлази, альфа-амілазу, глюкоамілазу, естеразу), які деградують клітинні стінки, переводять складні органічні речовини у доступну для рослин форму.

3. Целюлозолітичний комплекс сприяє швидкому зростанню на рослинних рештках корисних мікроорганізмів і більш повному розкладанню рослинних залишків.

Виробник: компанія «Біона» (Україна), яка є провідним виробником біопрепаратів і спеціалізується на розробці та впровадженні біотехнологій в агропромисловість [7].

~ МЕТАВАЙТ Органічний – захист від ґрунтових шкідників для органічної системи землеробства. діючим чинником біопрепарату є життєздатні клітини грибів: *Metarhizium anisopliae*, *Beauveria bassiana* і бактерій: *Bacillus pumilus*, *Bacillus thuringiensis var. thuringiensis*. Біологічна дія біопрепарату (Табл. 1):

1. захист рослин від ґрунтових шкідників, а саме: личинок травневого хруща, оленки волохатої, вовчка звичайного, ковалика, гусені, совки тощо;

2. ентомопатогенні гриби *Metarhizium anisopliae* та *Beauveria bassiana* здатні проростати через шкірні покриви шкідників, уражуючи жирову тканину

та кишківник, де вони деградують хітин та утворюють міцелій на тілі шкідників, спричиняючи порушення усіх функцій організму;

3. завдяки вмісту у своєму складі спор, ендо- та екзотоксинів, що продукуються бактерією *Bacillus thuringiensis var. thuringiensis*, препарат спричиняє порушення функції кишківника, параліч нервової системи, м'язової тканини та органів дихання.

Виробник VTU Biotech company – найбільший виробник і експортер біопрепаратів в Україні (Київська обл.) [37].

Таблиця 1

Загальні механізми дії біопрепаратів

Мікроорганізм	Біологічна дія препарату	Основні механізми дії
<i>Trichoderma</i>	Фунгіцид	Мікопаразитизм, конкуренція за ресурси, секреція літичних ензимів і антибіотиків, стимулювання захисних реакцій рослин
<i>Beauveria</i>	Інсектицид	Інфікування комах через кутикулу → внутрішня колонізація → токсичні метаболіти → летальність
<i>Metarhizium</i>	Інсектицид	Контактне інфікування → деградація кутикули ензимами → токсичні метаболіти → смерть шкідника
Комбіновані препарати	Фунгіцид та/або інсектицид	Синергізм активності кількох мікроорганізмів для розширеного спектру біологічної дії

Таблиця 2

Комерційні препарати на основі мікроміцетів

Назва	Активний агент	Штам (за наявності)	Країна / компанія	Форма	Спектр дії
Triatum®	<i>Trichoderma harzianum</i>	T-22	Koppert (Нідерланди)	гранули / порошок	грунтові фітопатогени (<i>Fusarium</i> , <i>Rhizoctonia</i>)
RootShield®	<i>Trichoderma harzianum</i>	T-22	BioWorks (США)	гранули	кореневі гнилі
PlantShield®	<i>Trichoderma harzianum</i>	T-22	BioWorks (США)	порошок	грибкові захворювання рослин
Trichodex®	<i>Trichoderma harzianum</i>	T39	Makhteshim Agan (Ізраїль)	порошок	борошниста роса, сіра

					гниль
TrichoPlus®	<i>Trichoderma spp.</i>	—	різні виробники	рідка форма	стимуляція росту + фунгіцид
BotaniGard®	<i>Beauveria bassiana</i>	GHA	Certis Biologicals (США)	концентрат / порошок	попелиці, трипси, білокрилки
Mycotrol®	<i>Beauveria bassiana</i>	GHA	BioWorks (США)	рідкий концентрат	тепличні шкідники
Naturalis®	<i>Beauveria bassiana</i>	ATCC 74040	СВС Europe (Італія)	суспензія	колорадський жук, трипси
Velifer®	<i>Beauveria bassiana</i>	PPRI 5339	BASF	концентрат	тепличні комахи
BioMet®	<i>Metarhizium anisopliae</i>	—	різні виробники	порошок	личинки жуків
Novacrid®	<i>Metarhizium anisopliae</i>	—	міжнародні виробники	рідкий концентрат	саранові
Boverin®	<i>Beauveria bassiana</i>	—	Україна	порошок	комахи-шкідники
Trichodermin®	<i>Trichoderma lignorum</i>	—	Україна	суспензія	фітопатогенні гриби
Ecostern® Trichoderma	<i>Trichoderma spp.</i>	—	Україна	концентрат	кореневі гнилі

1. 3. Механізми біологічної дії мікроміцетів

1. 3. 1. Механізми біологічної дії мікроміцетів роду

Trichoderma

Гриби роду *Trichoderma* належать до найбільш поширених мікроміцетів ризосфери та широко використовуються як агенти біологічного контролю фітопатогенів [22]. Вони характеризуються високою екологічною пластичністю, швидким ростом міцелію, інтенсивним спороутворенням і здатністю синтезувати значну кількість біологічно активних метаболітів. Завдяки цим властивостям представники роду *Trichoderma* є ефективними компонентами біопрепаратів для захисту рослин [21, 32].

Рід *Trichoderma*, що належить до родини *Нурочеацеае* (*Ascomycota*), є добре вивченою групою нитчастих грибів, серед якого понад 400 описаних видів.

Trichoderma розмножуються статевим шляхом, але більшість краще адаптована до безстатевого життєвого циклу. Парасексуальна рекомбінація та

мутації дозволяють клітинам одного талому проявляти значну генетичну гетерогенність, завдяки чому види *Trichoderma* швидко адаптуються до різних умов та еволюціонують [14].

Представники роду *Trichoderma* зустрічаються майже у всіх типах ґрунту по всьому світу та часто розглядаються як рослинні симбіонти, сапротрофи та мікопаразити. Види *Trichoderma* мають розвинені ендосимбіотичні можливості, що дозволяє їм підтримувати рослин-господарів, конкурентно адаптуватися до середовища мікроорганізмів та колонізувати широкий спектр ґрунтових екосистем [18, 30].

За сучасними уявленнями, механізм дії грибів *Trichoderma* є багатокомпонентним і включає декілька взаємодоповнюючих процесів, серед яких ключовими є: мікопаразитизм; антибіоз; конкуренція за субстрати та екологічні ніші; індукція системної резистентності рослин; стимулювання росту рослин. Поєднання цих механізмів забезпечує ефективне пригнічення широкого спектру фітопатогенних мікроорганізмів (табл. 3) [32, 35].

Мікопаразитизм (рис. 3). Одним із найбільш характерних механізмів біоконтролю є мікопаразитизм, який полягає у безпосередньому паразитуванні триходерми на інших мікроріцетах.

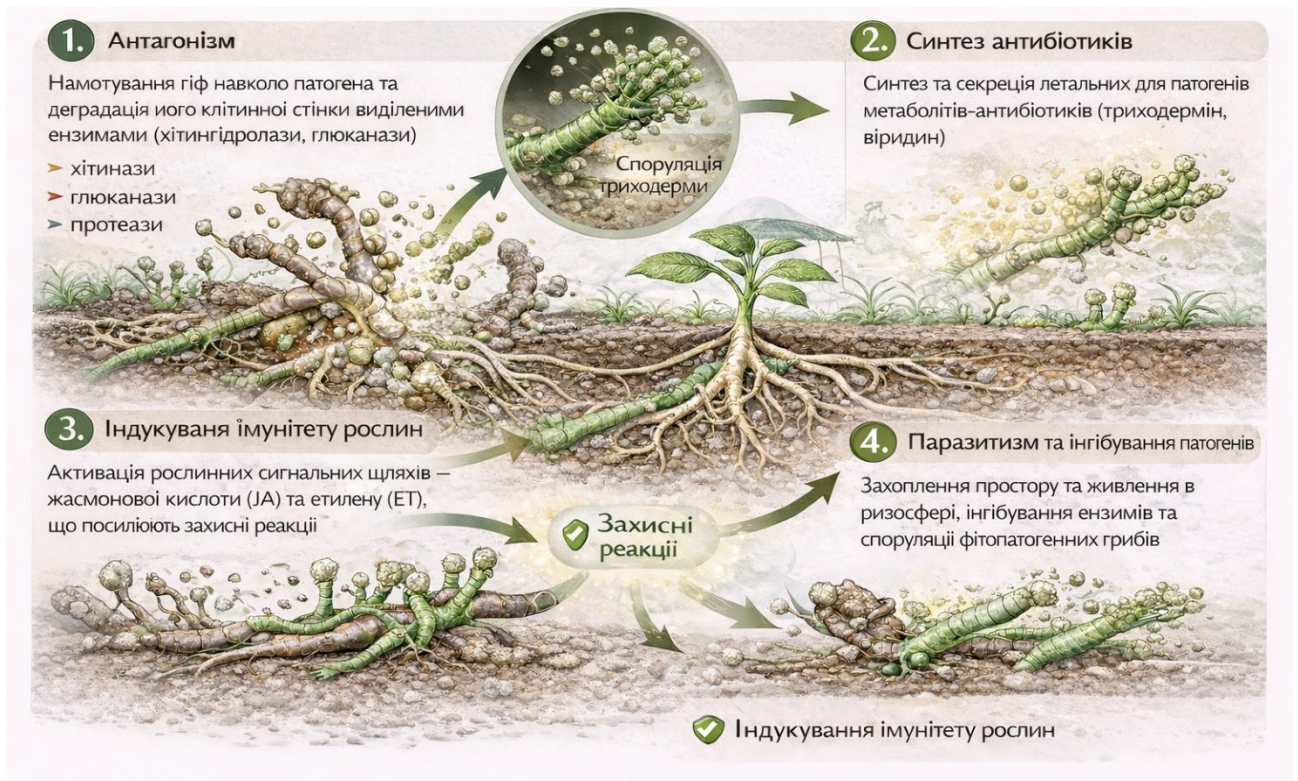


Рис. 3. Механізм біологічної дії *Trichoderma*

Процес мікопаразитизму складає кілька послідовних стадій:

- 1) хемотропне розпізнавання патогена. Гіфи триходерми реагують на сигнальні молекули, що виділяються фітопатогенними грибами;
- 2) контакт з гіфами патогена. Міцелій триходерми обвиває гіфи патогена та формує спеціалізовані структури;
- 3) проникнення у клітини патогена. Виділяються гідролітичні ензими, що руйнують клітинну стінку;
- 4) лізис клітин патогена. Відбувається руйнування клітинної структури та загибель фітопатогена. Основними ензимами, що беруть участь у цьому процесі, є: хітинази, β -1,3-глюканази, протеази, целюлази [32, 33].

Антибіоз. Важливим механізмом біологічного контролю є антибіоз, який полягає у синтезі вторинних метаболітів із антимікробною активністю. Гриби *Trichoderma* продукують значну кількість біологічно активних сполук, серед яких: гліотоксин, віридин, триходермін, пептаїболи, 6-пентил- α -пірон [21]. Ці

речовини здатні пригнічувати ріст та розвиток багатьох фітопатогенних грибів, зокрема: *Fusarium spp.*, *Rhizoctonia solani*, *Sclerotinia sclerotiorum*, *Botrytis cinerea* [33].

Конкуренція за поживні речовини. Ще одним важливим механізмом є конкуренція за субстрат і екологічні ніші. Гриби *Trichoderma* характеризуються: швидким ростом міцелію; інтенсивним використанням поживних речовин; активною колонізацією ризосфери. Завдяки цьому вони здатні витіснити фітопатогенні мікроорганізми з прикореневої зони рослин [35].

Індукована системна резистентність рослин. Окрім прямого пригнічення патогенів, *Trichoderma* здатна активувати захисні механізми рослин. Колонізація кореневої системи призводить до активації сигнальних шляхів: саліцилової кислоти, жасминової кислоти, етилену. У результаті підвищується активність ензимів захисту: пероксидаз, поліфенолоксидаз, фенілаланін-амоніалази. Це підвищує стійкість рослин до широкого спектру патогенів [21].

Стимулювання росту рослин. Багато штамів *Trichoderma* виявляють властивості ріст-стимулювальних мікроорганізмів щодо рослин (*Plant Growth Promoting Fungi*, PGPF). Вони здатні: синтезувати фітогормони, покращувати засвоєння поживних речовин, стимулювати розвиток кореневої системи. Серед основних метаболітів: індол-3-оцтова кислота, гібереліни, сидерофори [35].

Таблиця 3

Основні фітопатогени, які пригнічують представники *Trichoderma*

Фітопатоген	Захворювання
<i>Fusarium oxysporum</i>	фузаріоз
<i>Rhizoctonia solani</i>	кореневі гнилі
<i>Sclerotinia sclerotiorum</i>	біла гниль
<i>Botrytis cinerea</i>	сіра гниль
<i>Alternaria spp.</i>	альтернаріоз
<i>Pythium spp.</i>	коренева гниль
<i>Verticillium spp.</i>	вертицильоз

1. 3. 2. Механізми біологічної дії мікроміцетів роду *Metarhizium*

Гриби роду *Metarhizium* належать до групи ентомопатогенних мікроміцетів і широко використовуються як біологічні агенти контролю шкідників у системах інтегрованого та органічного землеробства. Представники цього роду є природними паразитами багатьох видів комах (табл. 4) і здатні спричиняти епізоотії в популяціях шкідників. Завдяки своїй високій вірулентності, широкому спектру господарів і здатності адаптуватися до різних умов середовища гриби *Metarhizium* активно застосовуються у складі біоінсектицидів [15].

Крім прямої ентомопатогенної активності, деякі види *Metarhizium* можуть колонізувати ризосферу та функціонувати як ендоефіти, забезпечуючи додаткові переваги для рослин. Сучасні дослідження свідчать, що механізм біологічної дії грибів цього роду є комплексним і включає кілька взаємодоповнювальних процесів, серед яких основними є: інфікування та паразитування на комах; синтез ентомотоксичних метаболітів; ферментативне руйнування кутикули комах; конкуренція у ґрунтовому середовищі; стимулювання росту рослин та індукція їх імунітету [15, 28].

Інфікування комах (рис 4, 5). Основним механізмом дії грибів *Metarhizium* є ентомопатогенність, що проявляється у здатності інфікувати та знищувати комах. Інфекційний цикл включає кілька етапів:

- 1) адгезія спор до поверхні кутикули комах. Конідії гриба прикріплюються до кутикули комах завдяки гідрофобним взаємодіям та спеціальним білкам адгезії;
- 2) проростання спор. За сприятливих умов спори проростають і формують гіфи інфікування;
- 3) проникнення через кутикулу. Гіфи мікроміцетів проникають у тіло комах шляхом механічного тиску та ферментативного руйнування кутикули;

- 4) розвиток у гемолімфі. Після проникнення мікроміцети активно розмножуються у тілі комахи, використовуючи поживні речовини гемолімфи;
- 5) загибель комахи. Інфекція призводить до порушення метаболізму, інтоксикації та загибелі шкідника;
- 6) спороутворення на поверхні тіла. Після загибелі комахи мікроміцети утворюють нові спори, які можуть інфікувати інших особин (рис. 6, 7) [15].

Ферментативне руйнування кутикули (рис 4, 5). Проникнення грибів роду *Metarhizium* у тіло комахи відбувається завдяки комплексу гідролітичних ензимів, що руйнують основні компоненти кутикулярного покриву. До таких ензимів належать: протеази, хітинази, ліпази, естерази. Кутикула комах складається переважно з хітину, протеїну та ліпідів. Ензими мікроміцетів розщеплюють ці компоненти, що забезпечує проникнення гіфів до внутрішніх тканин комахи [15, 31].

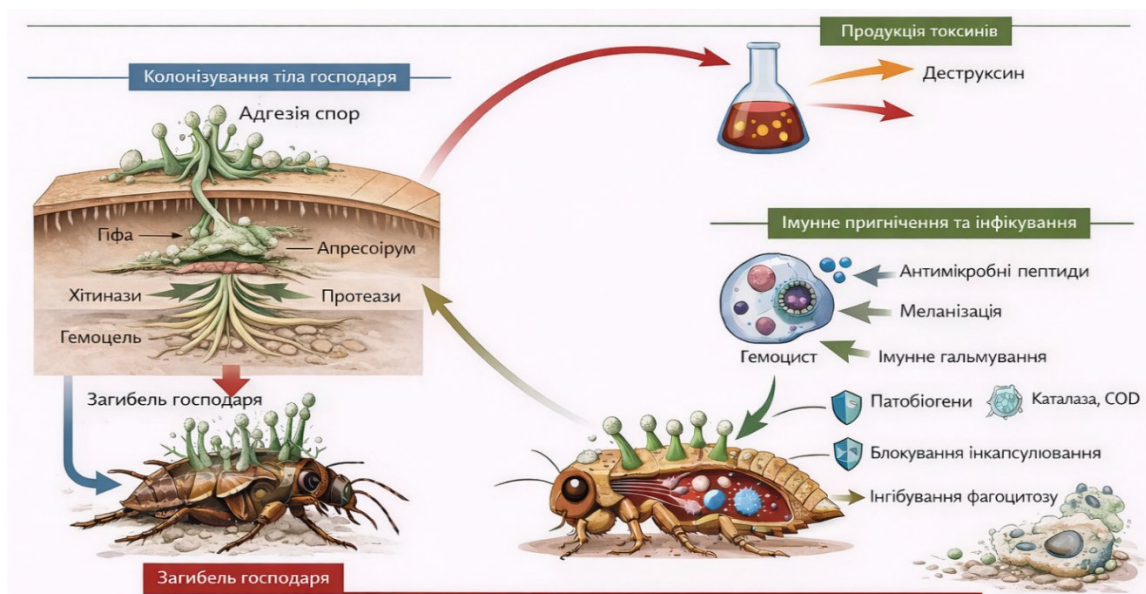


Рис. 4. Механізми біологічної дії ентомопатогенних мікроміцетів роду *Metarhizium*

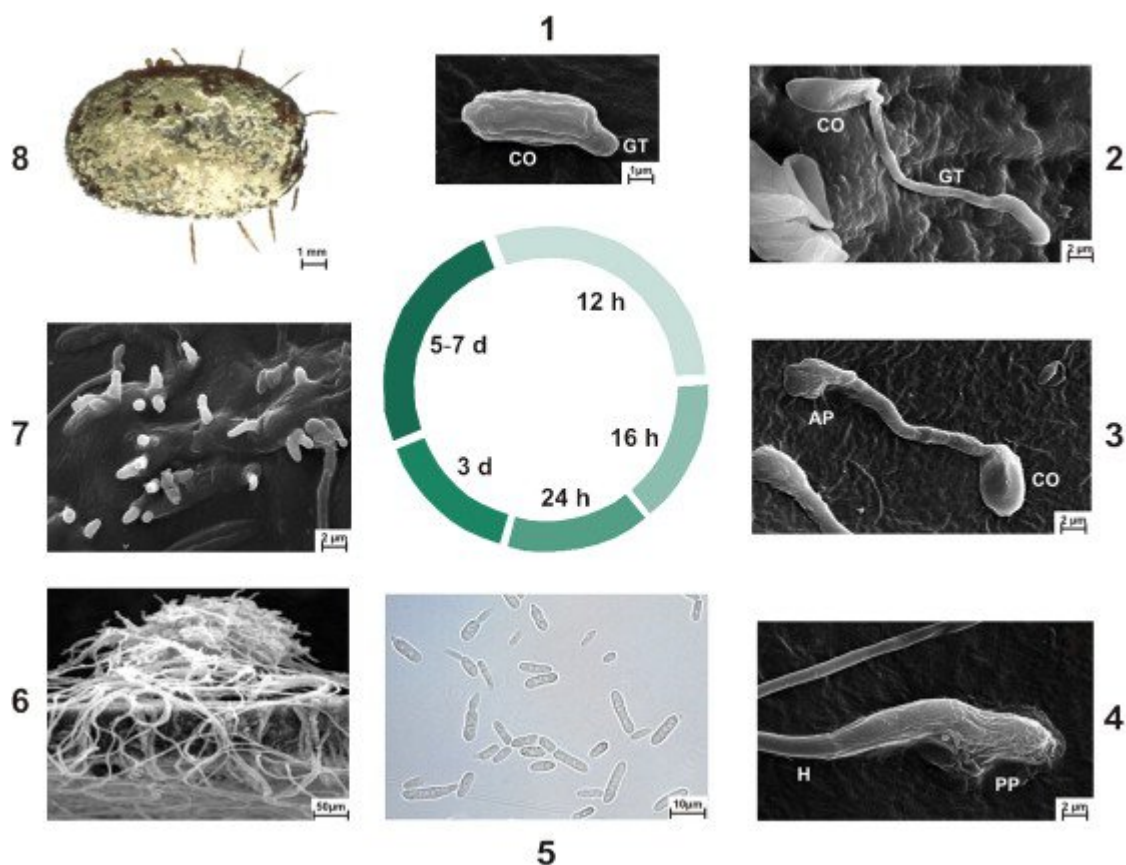


Рис. 5. Стадії інфікування *Metarhizium anisopliae*. Процес інфікування зображено з використанням кліща як господаря. (1) СЕМ прилипання конідій до кутикули; (2) СЕМ проростання конідій; (3) СЕМ диференціації зародкової трубки в апресорії; (4) СЕМ проникнення у кутикулу; (5) оптична мікроскопія: диференціювання гіфів у бластоспори – тіла гіф; (6) СЕМ колонізування тіла; (7) СЕМ екструзії на поверхню тупа та (8) зображення конідіофорів та утворення конідій на трупі кліща. СО – конідії; GT – зародкова трубка; AP – апресорій; Н – гіфи; h – години; d – дні; СЕМ – скануюча електронна мікроскопія.



Рис. 6. Інфікування комах *Metarhizium anisopliae*, загибель комахи

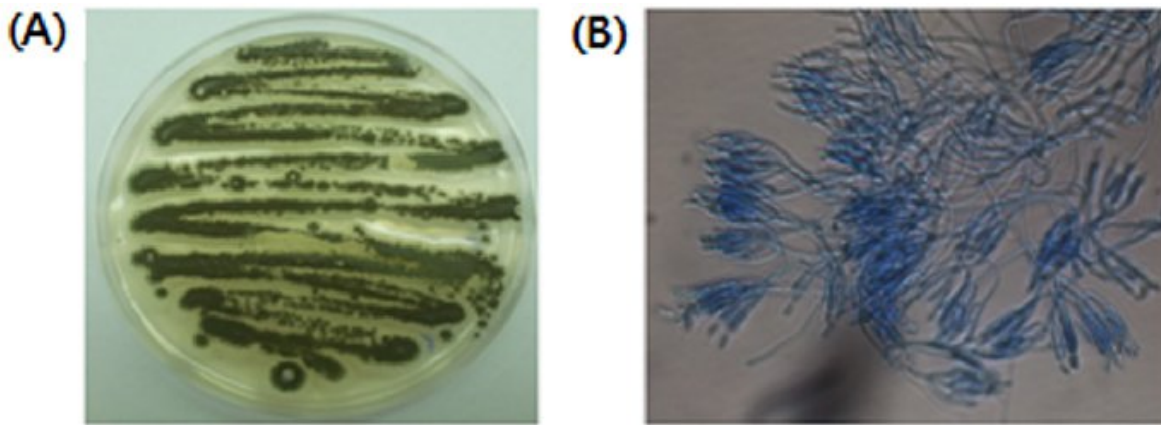


Рис. 7. Морфологічні, культуральні ознаки мікроміцетів роду *Metarhizium*. *M. anisopliae* FT83 інокулювали на середовище PDA та культивували при температурі 25°C упродовж 7-ми днів (А). Спостерігали темно-зелене спороутворення грибка. Морфологію *M. anisopliae* FT83 спостерігали під фазово-контрастним мікроскопом (В)

Синтез ентомотоксинів. Мікроміцети роду *Metarhizium* здатні синтезувати різноманітні вторинні метаболіти, які мають токсичну дію щодо комах. Найбільш вивченими є група деструксинів. Ці сполуки порушують: функціонування нервової системи комах, імунну відповідь організму, клітинний метаболізм [15].

Конкуренція у ґрунтовому середовищі. Мікроміцети роду *Metarhizium* є типовими мешканцями ґрунтових екосистем і здатні ефективно конкурувати з іншими мікроорганізмами за поживні речовини та екологічні ніші. Висока швидкість росту міцелію, активний метаболізм і здатність утворювати велику кількість спор забезпечують їм конкурентні переваги у ґрунтовому мікробіоценозі. Завдяки цьому гриби можуть тривалий час зберігатися у ґрунті та підтримувати стабільну популяцію.

Ендофітна колонізація рослин. Останні дослідження вказують, що деякі види роду *Metarhizium* здатні колонізувати тканини рослин як ендофіти. Після колонізації кореневої системи мікроміцети можуть: стимулювати ріст рослин, покращувати засвоєння поживних речовин, підвищувати стійкість рослин до стресових факторів. Ендофітна взаємодія сприяє формуванню більш стійких агроценозів. У результаті інтоксикації комахи швидко гинуть [31].

Індукція захисних реакцій рослин. Колонізування рослин грибами *Metarhizium* може активувати механізми системної резистентності. У рослин активуються сигнальні шляхи, пов'язані з: жасминовою кислотою, саліциловою кислотою, етиленом (рис. 4). Це призводить до підвищення активності ензимів антиоксидантної системи та синтезу захисних протеїнів [31].

Таблиця 4

Основні шкідники, яких контролюють представники *Metarhizium*

Шкідник	Група
<i>Agriotes spp.</i>	дротяники
<i>Locusta migratoria</i>	сарана
<i>Bemisia tabaci</i>	білокрилка
<i>Tetranychus urticae</i>	павутинний кліщ
<i>Sitophilus spp.</i>	комірні довгоносики

1. 3. 3. Механізми біологічної дії мікроміцетів роду *Beauveria*

Мікроміцети роду *Beauveria* належать до групи ентомопатогенних мікроміцетів і широко використовуються як біологічні агенти контролю шкідників у сільському господарстві (табл. 5).

Найбільш дослідженим представником є *Beauveria bassiana*, який характеризується широким спектром господарів і здатністю інфікувати понад 700 видів комах різних рядів. Ці гриби є природними компонентами ґрунтових екосистем і відіграють важливу роль у регуляції чисельності популяцій шкідників. Завдяки високій ефективності та екологічній безпечності представники роду *Beauveria* широко застосовується у складі біоінсектицидів.

Таблиця 5

Основні шкідники, яких контролюють представники *Beauveria*

Шкідник	Культура
<i>Leptinotarsa decemlineata</i>	картопля
<i>Bemisia tabaci</i>	овочеві культури
<i>Thrips tabaci</i>	цибуля
<i>Tetranychus urticae</i>	тепличні культури
<i>Diabrotica spp.</i>	кукурудза
<i>Sitophilus granarius</i>	зерно

Механізм біологічної дії грибів цього роду є багатокomпонентним і включає такі основні процеси: інфікування та паразитування на комах; ферментативне руйнування кутикули; синтез ентомотоксичних метаболітів; пригнічення імунної системи комах; ендofітна колонізація рослин; індукція захисних реакцій рослин [26, 36].

Інфікування комах. Основним механізмом біологічної дії мікроміцетів роду *Beauveria* є ентомопатогенність, тобто здатність інфікувати та знищувати комах. Життєвий цикл різних штамів *B. bassiana* співпадає з таким у безхребетних господарів. Інфекційний процес відбувається у кілька послідовних стадій (рис. 8):

- 1) адгезія спор до кутикули комах. Конідії мікроміцетів прикріплюються до поверхні кутикули завдяки гідрофобних взаємодій та специфічних адгезивних протеїнів;
- 2) проростання спор. За сприятливих умов спори проростають, утворюючи зародкову трубку;
- 3) формування інфекційних структур. Гриб формує апресорії — спеціалізовані структури, що забезпечують проникнення у кутикулу;
- 4) проникнення у внутрішні тканини. Гіфи проникають у тіло комах через кутикулу;
- 5) розвиток у гемолімфі. Після проникнення мікроміцети активно розмножуються у гемолімфі, використовуючи поживні речовини організму комах;
- 6) загибель комах та спороутворення. Інфікування призводить до інтоксикації та загибелі комах, після чого мікроміцети формують нові спори на поверхні її тіла [36].

Ферментативне руйнування кутикули. Кутикула комах складається з трьох основних компонентів: хітину, протеїнів, ліпідів. Для проникнення через цей бар'єр гриби роду *Beauveria* синтезують комплекс гідролітичних ензимів, серед яких: протеази, хітинази, ліпази, естерази. Ці ензими руйнують структурні компоненти кутикули, забезпечуючи проникнення гіф гриба у

внутрішні тканини комах. Гриби роду *Beauveria* здатні синтезувати інші життєво важливі ензими: амілазу, аспарагіназу, целюлазу та галактозидазу. На додаток, перспектива використання ентомопатогену як нового джерела промислових ензимів [1, 2, 36].

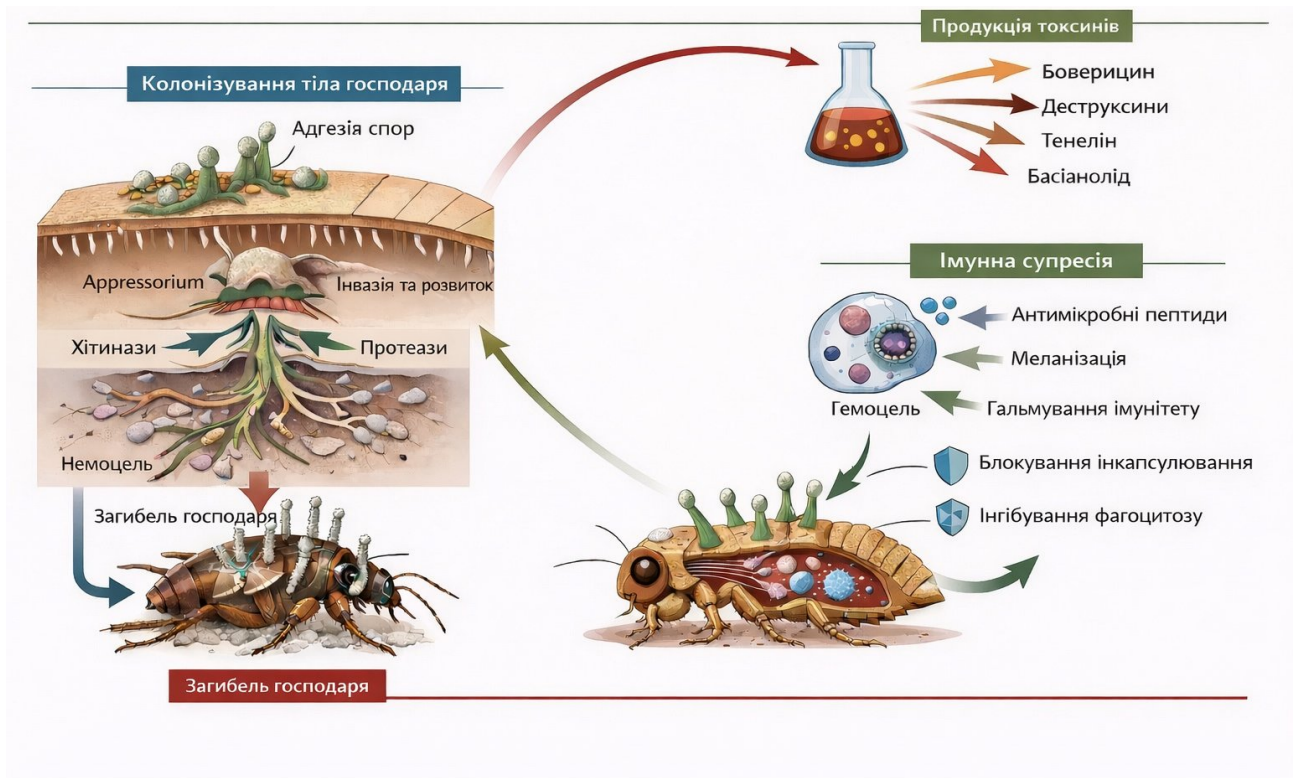


Рис. 8. Механізми біологічної дії ентомопатогенних мікроміцетів роду *Beauveria*

Синтез ентомотоксинів. Важливу роль у патогенезі відіграють вторинні метаболіти, що мають токсичну дію на організм комах. Найбільш відомими метаболітами грибів роду *Beauveria* є: боверицин, басіанолід, базіанін, тенелін та циклоспорин А, що мають інсектицидні, антибіотичні, цитотоксичні та/або іонофорні властивості [1]. Ці сполуки порушують: функціонування нервової системи комах; клітинний метаболізм; процеси імунної відповіді. У результаті інтоксикації відбувається швидке виснаження організму та загибель комах (рис.9, 10) [34, 36].



Рис. 9. Інфікування комах представниками роду *Beauveria*, загибель комах (<https://agrobioton.com.ua/digest/jak-pracue-beauveria-bassiana-boverin.htm>)



Рис. 10. Культуральні ознаки мікроміцетів роду *Beauveria* (<https://www.tecnologiahorticola.com/es/bassi/beauveria-bassiana-utilizado-como-bioinsecticida-tambien-promueve-el-crecimiento-de-las-plantas>)

Пригнічення імунної системи комах. Після проникнення до гемолімфи мікроміцети впливають на функціонування імунної системи комах. Рід *Beauveria* здатні пригнічувати такі захисні реакції: фагоцитоз гемоцитами; синтез антимікробних пептидів; процеси меланізації. Це дозволяє мікроміцетам ефективно розмножуватися у внутрішньому середовищі комах (рис. 8) [36].

Ендofітна колонізація рослин. Сучасні дослідження показали, що гриби роду *Beauveria* можуть функціонувати не лише як ентомопатогени, але й як ендofітні симбіонти рослин. Після колонізації рослинних тканин вони

здатні: знижувати ураження рослин шкідниками; стимулювати ріст рослин; покращувати засвоєння поживних речовин. Такі властивості розширюють можливості використання *Beauveria* у системах біологічного захисту рослин [3, 4, 27].

Індукція захисних реакцій рослин. Колонізація рослин грибами роду *Beauveria* може активувати механізми системної резистентності. При цьому активуються сигнальні шляхи: жасминової кислоти; саліцилової кислоти; етилену (рис. 11).

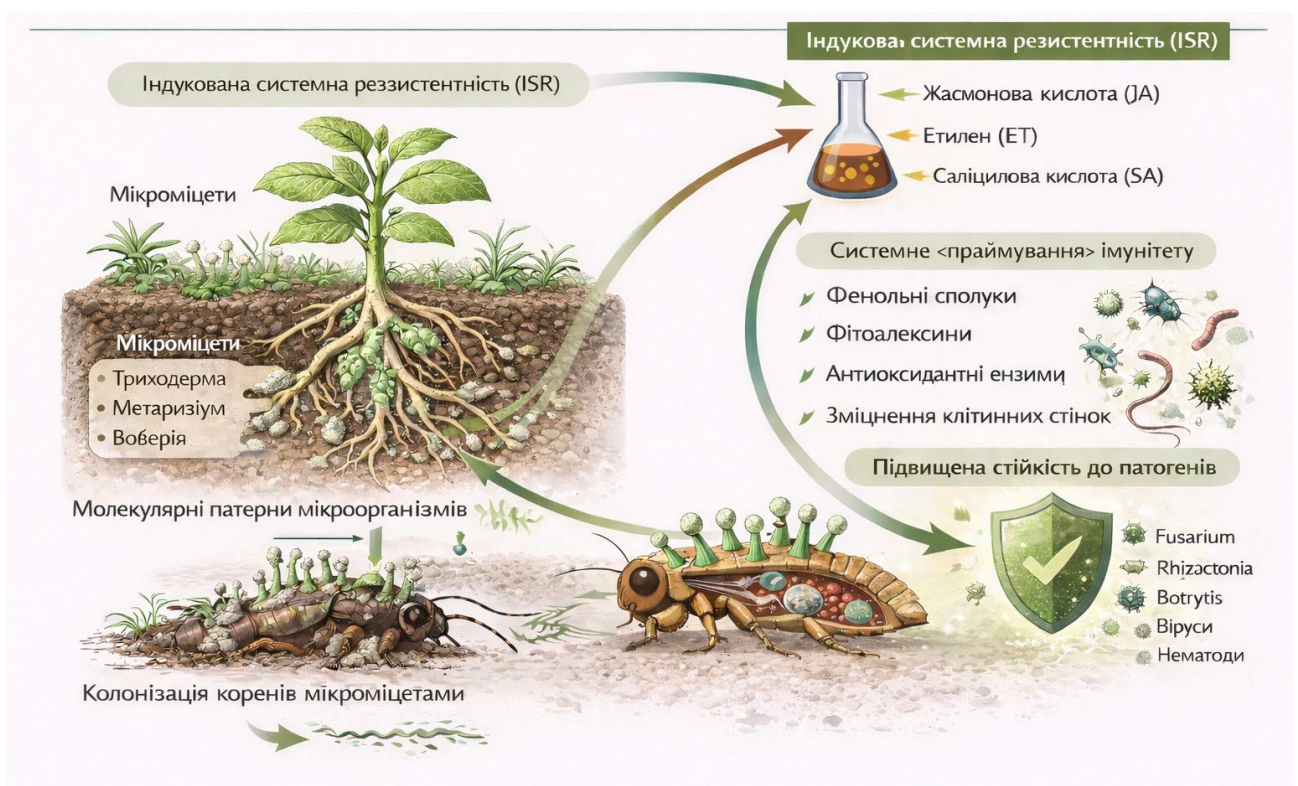


Рис. 11. Індукування захисних реакцій рослин мікроміцетами біоінсектицидної дії

У результаті підвищується активність ензимів антиоксидантної системи та синтез захисних протеїнів. *B. bassiana* сприяє росту надземних та підземних органів рослини і навіть підвищує стійкість до біотичних, абіотичних та фітопатогенних стресів [3, 4, 36].

Одним з багатьох прикладів стимулювання росту рослин є дослідження з інокулюванням сої (*Glycine max*) цим мікроміцетом. Як результат, значне збільшення сухої та свіжої маси коренів сої та показника мікоризної колонізації порівняно з неінокульованою соєю. Ці результати, ймовірно, зумовлені

індукуванням синтезу фітогормонів, важливих факторів для розвитку коренів та вироблення ексудатів, які також сприяють росту інших мікроорганізмів. Відтак зумовлено збільшення поглинання води та поживних речовин соєю, насамперед Нітрогену та Фосфору і як результат підвищення продуктивності рослини та зменшення потреби у хімічних добривах.

Загалом ріст рослин оцінюють за показниками: швидкість проростання, розвиток коренів, висота рослини, суха та свіжа маса коренів або пагонів, а також кількість листя та квіток. Вплив *B. bassiana* на ріст залежить від виду рослини та умов навколишнього середовища. Досліджено, що *B. bassiana* сприяє розвитку *Vicia faba*, виду бобових, дуже поширеного в Європі, проте не спостерігалося жодного впливу на потенціал росту бананів (*Musa spp.*). Достеменно механізми впливу *Beauveria bassiana* на ріст рослин досі не з'ясовано. Є дослідження, які доводять використання рослиною Нітрогену, який утворюється у результаті розкладання трупів комах, що набуває доступної для рослини форми завдяки *Beauveria bassiana*.

Отже, біопрепарати на основі інсектицидів, зокрема грибів роду *Beauveria* ефективно усувають шкідників рослин, таких як гусениці, терміти, білокрилки, попелиці, жуки та трипси. Також сприяють росту рослин. Глибше розуміння взаємозв'язків між грибом-господарем та комахою може допомогти розкрити прихований потенціал ендofітних грибів, що, як наслідок, розширить їх використання та впровадження як невід'ємної частини програм боротьби зі шкідниками та як відповідну альтернативу хімічним засобам для сталого виробництва сільськогосподарських культур [24].

Висновок

Мікроорганізми, що входять до складу біопрепаратів, виявляють комплексну біологічну активність. Основні механізми дії мікроміцетів: антагонізм до фітопатогенів, продукування антибіотичних речовин, що пригнічують розвиток патогенних грибів і бактерій, конкуренцію за поживні ресурси та екологічні ніші. Мікроорганізми швидко колонізують поверхню рослин або ризосферу,

обмежуючи доступ патогенів до субстрату, синтезують ензими, які руйнують клітинні стінки фітопатогенних грибів, індукують імунітет рослин, активують захисні механізми рослин, зокрема системної індукованої резистентності. Також мікроміцети стимулюють ріст рослин, продукують фітогормони, вітаміни та інші метаболіти, що позитивно впливають на розвиток культур.

Біологічні препарати стають важливим інструментом сучасного сталого землеробства. Світовий ринок цієї продукції демонструє швидке зростання, що зумовлено екологічними та економічними факторами. В Україні також спостерігається поступове розширення виробництва та асортименту біопрепаратів, хоча потенціал цього сектору ще далеко не повністю реалізований.

Подальший розвиток галузі потребує: активізації наукових досліджень у галузі мікробіології та біотехнології, вдосконалення технологій виробництва препаратів, розширення державної підтримки біологічних методів захисту рослин. У перспективі використання мікробних препаратів може стати одним із ключових напрямів переходу до екологічно безпечних агробіотехнологій.

РОЗДІЛ 2. МЕТОДИ І МАТЕРІАЛИ

2.1. Матеріали дослідження

Матеріалами дослідження слугували наукові публікації, що висвітлюють біотехнологічні підходи до створення біологічних засобів захисту рослин на основі мікроміцетів. Для підготовки роботи використано статті з міжнародних наукових журналів, монографії, оглядові публікації, дисертаційні дослідження,

матеріали міжнародних наукових конференцій, а також аналітичні звіти міжнародних організацій у галузі агробіотехнологій.

Основними джерелами інформації були наукові бази даних *Scopus*, *Web of Science*, *Google Scholar*, *PubMed*, а також електронні ресурси наукових видавництв. Додатково використовувалися нормативні та методичні документи, що регламентують використання біологічних засобів захисту рослин у сільському господарстві.

При відборі літературних джерел враховувалися такі критерії: актуальність публікацій, наукова новизна, рецензований характер видання, а також відповідність тематиці дослідження. Основна увага приділялася роботам, присвяченим мікроміцетам родів *Trichoderma*, *Beauveria*, *Metarhizium*, які широко застосовуються як агенти біологічного контролю фітопатогенів та шкідників рослин.

2.2. Методи дослідження

У процесі виконання роботи використано комплекс загальнонаукових та спеціальних методів аналізу наукової інформації.

Основним методом дослідження був аналіз наукової літератури, який дозволив узагальнити сучасні дані щодо біологічних властивостей мікроміцетів та їх використання у створенні біопрепаратів для захисту рослин.

Для систематизації отриманої інформації застосовувався метод порівняльного аналізу, що дав можливість оцінити різні біотехнологічні підходи до отримання біологічних засобів захисту рослин, зокрема методи культивування мікроміцетів, способи підвищення їх біологічної активності та технології створення мікробних препаратів.

Метод узагальнення та систематизації використовувався для класифікації механізмів антагоністичної дії мікроміцетів щодо фітопатогенів, включаючи мікопаразитизм, антибіоз, конкуренцію за субстрати та індукцію системної резистентності рослин.

Також застосовувався аналітичний метод, який дозволив оцінити перспективність використання різних видів мікроміцетів як агентів біологічного контролю та визначити сучасні тенденції розвитку біотехнологій у сфері біологічного захисту рослин, нових підходів у створенні засобів захисту рослин на основі мікроміцетів.

Для узагальнення результатів досліджень використовувався метод наукового синтезу, що дозволив сформулювати цілісне уявлення про біотехнологічні підходи до створення біопрепаратів на основі мікроміцетів та визначити перспективні напрями подальших досліджень у цій галузі.

РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

3. 1. Нові підходи у створенні засобів захисту рослин на основі мікроміцетів (консорціуми мікроорганізмів)

Проаналізувавши джерела літератури, відзначаємо, що один із найперспективніших біотехнологічних напрямів щодо екологічно безпечних засобів захисту рослин – створення комбінованих біопрепаратів, що містять декілька мікроорганізмів (бактерії та мікроміцети або кілька видів

мікроміцетів). Такі препарати мають синергічну дію, оскільки різні мікроорганізми виконують різні функції: антагонізм до фітопатогенів; стимуляція росту рослин; індукція імунітету рослин; покращення засвоєння поживних речовин.

Наприклад, сучасні дослідження показують ефективність препаратів, що містять у консорціумі *Trichoderma* і *Bacillus* або *Pseudomonas*. Такі консорціуми значно ефективніше пригнічують патогени і стимулюють ріст рослин, ніж монокультури мікроорганізмів. Також штами *Trichoderma* можна комбінувати як один з одним, так і з іншими мікроміцетами. Ріст міцелію тестових патогенів пригнічується *Trichoderma spp.* через вивільнення в середовище різних летких та нелетких сполук, таких як гарціанова кислота, гептелідова кислота, трихолін та глізопреніни. *B. subtilis* пригнічує фітопатогени, призводячи до морфологічних змін у гіфах грибів, у тому числі набухання, руйнування та лізис [13].

Зростає кількість досліджень, які вказують на те, що консорціуми біоконтролю, що складаються з кількох мікроорганізмів, перевершують монокультури біоконтролю з точки зору стійкості та ефективності. Консорціуми володіють більш ширшим спектром антагоністичної активності, підвищеною стійкістю до стресу та синергізмом, що призводить до вдосконалення контролю захворювань рослин у різноманітних та складних умовах навколишнього середовища. Консорціум може формуватися широким спектром мікроорганізмів, які відрізняються екологічними нішами, які вони займають у біоценозі, наприклад, різні ґрунти, рослини-господарі та місця колонізації, а також ці мікроорганізми різні за механізмом дії проти різних патогенів. Крім того, мікроорганізми у межах консорціумів не тільки сприяють стимулюванню росту рослин, але й можуть посилювати активність інших мікроорганізмів, тим самим підвищуючи загальну ефективність продукту біоконтролю. Так, комбінація *Bacillus amyloliquefaciens*, *Pseudomonas chlororaphis* та *Trichoderma harzianum* у мікробних консорціумах забезпечувала кращий захист від *Fusarium oxysporum* та *Botrytis cinerea* у рослин томатів

порівняно з застосуванням окремих штамів. Рослини сої, оброблені мікробним консорціумом, що складається з *Pseudomonas aeruginosa* (МВАА1), *Bacillus cereus* (МВАА2), *Bacillus amyloliquefaciens* (МВАА3) та *Trichoderma citrinoviride* (МВААТ), демонстрували значно нижчу захворюваність за інфікування *Macrophomina phaseolina* та *Sclerotinia sclerotiorum*, порівняно з обробкою поокремими антагоністами або контролем, який інфіковано патогеном [13, 17].

Існує недостатньо досліджень, зосереджених на ефективності біоконтролю в умовах екстремального абіотичного стресу. Більшість досліджень у першу чергу вивчають ефективність біоконтролю мікробних ізолятів в оптимальних лабораторних умовах, які не точно відображають складні польові умови. Крім того, існують обмежені знання щодо сумісності цих агентів біоконтролю при використанні в консорціумах, особливо в таких стресових умовах. Тому оцінка ефективності консорціумів біоконтролю в умовах абіотичного стресу має вирішальне значення для розробки надійних та стійких стратегій боротьби із захворюваннями рослин. У такому випадку важливим є виявлення та характеристика ізолятів чи селекція штамів мікроорганізмів або створення генетично модифікованих організмів, які можуть ефективно протидіяти збудниками захворювань та переносити екстремальні абіотичні стресові умови. Крім того, потрібна оцінка сумісності та синергічний ефект вибраних у консорціумах мікроорганізмів, а також оцінка біоефективності цих консорціумів, яка полягає у зниженні індексу відсотка інфікування та пришвидшення росту, збільшення біомаси та врожайності рослин. Вибрані до такого консорціуму мікроорганізми повинні були здатними переносити широкий діапазон температур, рН, солоності та вологості. Наприклад, є ізоляти мікроорганізмів, які здатні рости при 50 °С, це вказує на його потенціал для застосування у високотемпературних середовищах. Є бактеріальні ізоляти, що демонструють стійкість до екстремального рівня солоності та вологості, підтримуючи ріст при 15% NaCl та 30% PEG-6000. Ця стійкість є вирішальною для ефективності біоконтролю в посушливих та

засолених ґрунтах, де процвітає *R. bataticola*. Стійкість до стресу можна пояснити продукцією осмопротекторів, екзополіцукоридів та протеїнів, пов'язаних зі стресом [13].

Також такі мікроорганізми повинні бути здатними до синтезу сидерофорів, здійснювати солубілізацію фосфатів та синтез індолоцтової кислоти (фітогормон). Ці ознаки сприяють кращій доступності поживних речовин та регуляції росту рослин. Наприклад, виробництво сидерофорів сприяє поглинанню Феруму рослинами, що є вирішальним для синтезу хлорофілу та ферментативних функцій. Виробництво хітинази, бета-1,3-глюканази та хітозанази вказує на потенціал цих ізолятів руйнувати клітинні стінки грибів, забезпечуючи таким чином прямий антагонізм проти патогенних мікроміцетів. Виробництво ауксинів є важливою ознакою при скринінгу ріст-стимулювальних мікроорганізмів. Ауксини життєво важливі для утворення та розвитку коренів, збільшуючи площу поверхні коренів для поглинання поживних речовин та води, а також допомагають рослинам справлятися з абіотичними стресами, модулюючи гени, що реагують на стрес, тим самим покращуючи ріст та врожайність за несприятливих умов. Агенти біоконтролю у консорціумі повинні співіснувати, не пригнічуючи ріст один одного. Співіснування без антагонізму серед агентів біоконтролю є важливим для стабільності та ефективності мікробних консорціумів у польових застосуваннях. Досліджено також можливість мікробних консорціумів для розкладання відходів.

Якщо взяти до уваги консорціум *T. afroharzianum* 5F, *P. fluorescens* 131B, *B. licheniformis* 223B та *B. subtilis* 236B, кожен з цих мікроорганізмів досліджено як такий, що здатний бути задіяним у біоконтролі, з ріст-стимулювальною активністю. *Trichoderma spp.* відомі своїм мікопаразитизмом, антибіозом та індукцією системної резистентності у рослин. *P. fluorescens* відома здатністю синтезувати протигрибкові метаболіти та посилювати ріст рослин за допомогою різних механізмів. Види *Bacillus* відзначаються стійкістю до стресових умов навколишнього середовища та синтезом широкого спектру

протигрибкових сполук. Таким чином даний консорціум може потенційно розглядатись як такий, що здатний до синтезу антифунгальних метаболітів, підвищувати доступність поживних речовин та індукувати системну резистентність у рослин.

Агенти біоконтролю, особливо у застосуванні в консорціумі, значно покращують біохімічні характеристики та ензими антиоксидантного захисту рослин. Збільшують загальний вміст фенолів, флавоноїдів та антиоксидантних ензимів, що свідчить про індукцію системної стійкості та пом'якшення оксидативного стресу у рослин. Підвищений рівень цих сполук має вирішальне значення для посилення захисних механізмів рослин проти атаки патогенів. Амоніак та сидерофори, що синтезуються агентами біоконтролю, можуть діяти як елісатори індукованої системної стійкості у рослин, що призводить до посилення секреції фенолів, флавоноїдів та антиоксидантних захисних ензимів [17].

Застосування консорціуму *Bacillus subtilis* та *Trichoderma harzianum* значно покращило ріст томатів та захисні реакції проти патогенів *Alternaria solani* та *Phytophthora infestans* шляхом підвищення активності ензимів антиоксидантного захисту, таких як поліфенолоксидаза, пероксидаза та супероксиддисмутаза. Застосування консорціумів, що включають *Trichoderma atrobruneum* 15F, *Pseudomonas sp.* 2B, *Bacillus amyloliquefaciens* 9B та *Bacillus velezensis* 32B, значно підвищує рівень загального вмісту фенолів, флавоноїдів та активність ензимів антиоксидантного захисту у рослин кмину, інфікованих *Fusarium oxysporum f. sp. Cumin* [17].

За оброблення рослин консорціумними біопрепаратами значно збільшується висота рослин, маса, врожайність порівняно з інфікованим контролем, а також із контрольним варіантом. Ці покращення можна пояснити комбінованою PGP-активністю біопрепаратів, такою як розчинність поживних речовин, вироблення гормонів та пригнічення захворювань, які разом сприяють покращенню здоров'я та продуктивності рослин. Колонізація коренів біопрепаратами не тільки пригнічує хвороби, але й посилює ріст рослин,

збільшуючи поглинання поживних речовин та вивільняючи гормони рослин [17].

3. 2. Наукові тренди на шляху до розвитку біопрепаратів на основі мікроміцетів

На сьогодні можна виділити наступні наукові тренди на шляху до розвитку біопрепаратів на основі мікроміцетів:

~ геномні та метаболомні підходи до створення біопрепаратів, використання генетично модифікованих штамів. Сучасні біотехнології дозволяють досліджувати геноми мікроміцетів і визначати гени, що відповідають за синтез біологічно активних речовин. У мікроміцетів роду *Trichoderma* досліджено численні гени, які кодують: антибіотики, ензими руйнування клітинної стінки грибів, фітогормони. Ці сполуки забезпечують антагонізм до патогенів і стимулювання росту рослин. Завдяки геномним дослідженням можна: створювати більш ефективні штами біоконтролю; підвищувати продукцію вторинних метаболітів; розробляти нові біофунгіциди [19, 23, 25];

~ наноформуляції. Ще один важливий напрям – удосконалення форм препаративних форм біопрепаратів. Сучасні дослідження спрямовані на: мікрокапсулювання спор; використання полімерних носіїв; створення гелевих та гранульованих форм. Такі технології дозволяють: підвищити стабільність спор; збільшити термін зберігання препаратів; забезпечити контрольоване вивільнення мікроорганізмів. Це значно підвищує ефективність біофунгіцидів у польових умовах;

~ ендofітні біопрепарати. Використання ендofітних грибів як одних з мікроорганізмів у консорціумі – новий напрям біоконтролю. Ендofітні мікроміцети здатні жити всередині тканин рослин без спричинення захворювання. Такі мікроміцети можуть: колонізувати корені, стебла або листя; синтезувати антимікробні метаболіти; підвищувати стійкість рослин до

шкідників. Це, наприклад, описані у розділі 1 *Beauveria bassiana* та *Metarhizium anisopliae* [5, 9, 16, 20];

~ біопрепарати на основі метаболітів. Новий підхід полягає у створенні препаратів не на основі живих грибів, а на основі їх біоактивних метаболітів. Мікроміцети синтезують: пептидні токсини; антибіотики; ензими; леткі органічні сполуки. Ці речовини можуть: пригнічувати патогенні гриби, блокувати розвиток комах, активувати захисні реакції рослин. Наприклад, ентомопатогенні гриби *Beauveria* та *Metarhizium* продукують токсини і ензими, що руйнують кутикулу комах і спричиняють їх загибель. Цей підхід дозволяє створювати біологічні пестициди нового покоління;

~ біопрепарати на основі міковірусів. Останніми роками активно досліджуються міковіруси – віруси, які інфікують мікроміцети. Вони можуть: знижувати патогенність фітопатогенних грибів, порушувати їх ріст і розвиток, зменшувати здатність до спороутворення. Таким чином, інфікування патогенних грибів спеціальними вірусами може використовуватися для біологічного контролю захворювань рослин [6].

~ біопрепарати комбінованої дії, у тому числі для активації імунітету рослин. Мікроміцети можуть індукувати: системну індуковану резистентність рослин, синтез захисних ензимів, підвищення рівня антиоксидантів. У результаті рослини стають більш стійкими до: мікоінфекцій, бактеріальних інфекцій, стресових факторів.

Висновок

Використання нових технологій: створення активних консорціумних форм біопрепаратів, ендofітних біопрепаратів, біопрепаратів на основі метаболітів та міковірусів, наноформуляцій, застосування геномних та метаболомних підходів дозволяють створювати ефективні та екологічно безпечні системи захисту рослин, що можуть замінити значну частину хімічних пестицидів.

ВИСНОВКИ

1. Біологічні препарати на основі мікроорганізмів розглядаються як екологічно безпечна альтернатива або доповнення до хімічних пестицидів. Вони характеризуються високою селективністю дії, меншою токсичністю для довкілля та можливістю бути складовою системи інтегрованого захисту рослин. Перспективи розвитку цього напрямку пов'язані з розширенням асортименту біопрепаратів, удосконаленням технологій їх виробництва та підвищенням стабільності дії у польових умовах.

2. Дослідження механізмів біологічної дії мікроміцетів показало, що різні роди мікроміцетів мають специфічні способи впливу щодо фітопатогенів та шкідників. Ентомопатогенні *Metarhizium* і *Beauveria* здатні інфікувати комах через кутикулу, продукувати ензими та токсичні метаболіти, що призводить до загибелі шкідника. Представники роду *Trichoderma* виявляють комплексну антагоністичну дію проти фітопатогенних грибів, що включає мікопаразитизм, антибіоз, конкуренцію за субстрат і стимулювання імунітету рослин. Таким чином, мікроміцети можуть одночасно виконувати функції біоконтролю та стимулювання росту рослин.

3. Аналіз сучасних підходів до створення засобів захисту рослин на основі мікроміцетів засвідчив активний розвиток нових технологій, зокрема селекції високоефективних штамів, використання молекулярно-генетичних методів для підвищення вірулентності та стабільності культур, а також розроблення нових формуляцій біопрепаратів (мікрокапсульованих, гранульованих, комбінованих). Перспективним напрямом є створення комплексних біопрепаратів, що поєднують декілька мікроорганізмів або їх біологічно активні метаболіти, що дозволяє розширити спектр дії та підвищити ефективність біологічного контролю.

Узагальнення отриманих результатів: використання мікроміцетів у біотехнологічних засобах захисту рослин є перспективним напрямом сучасної агробіотехнології, який сприяє підвищенню екологічної безпеки агровиробництва та формуванню сталих систем землеробства.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Amobonye A., Bhagwat P., Pandey A., Singh S., Pillai S. Biotechnological potential of *Beauveria bassiana* as a source of novel biocatalysts and metabolites. *Critical Reviews in Biotechnology*. 2020. Vol. 40(7). P. 1019–1034.
2. Amobonye A., Bhagwat P., Singh S., Pillai S. *Beauveria bassiana* xylanase: Characterization and wastepaper deinking potential of a novel glycosyl hydrolase from an endophytic fungal entomopathogen. *Journal of Fungi*. 2021. Vol. 7(8). 668.
3. Bamisile B. S., Akutse K. S., Siddiqui J. A., Xu Y. Model application of entomopathogenic fungi as alternatives to chemical pesticides: Prospects, challenges and insights for next-generation sustainable agriculture. *Frontiers in Plant Science*. 2021. Vol. 12. 741804.
4. Bamisile Babatunde S., Dash Chandan K., Akutse Kofi S., Qasim Muhammad, Aguila Luis C. R., Wang Fei, Keppanan Ramesh, Wang Lidong. Endophytic *Beauveria bassiana* in foliar-treated Citrus limon plants acting as a growth suppressor to three successive generations of *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Liviidae). *Insects*. 2019. Vol. 10, No. 6. Article 176. <https://doi.org/10.3390/insects10060176>
5. Barelli L., Bidochka M. J. Fungal endophytes for insect pest control. *Current Opinion in Insect Science*. 2018. Vol. 32. P. 60–65. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.11.002>
6. Bian J., Zhang J., Liang X., Zhang L. A biocontrol perspective on mycoviruses in fungal pathogen management. *Journal of Plant Diseases and Protection*. 2024. Vol. 131. P. 1–12. <https://doi.org/10.1007/s41348-024-00852-311>.
7. Biona. Біологічні засоби захисту рослин. URL: <https://biona.ua>
8. Catalogue of biological products. 2025. URL: https://agritema.com/wp-content/uploads/2025/02/Agritema_catalogue_A4_2025_NEW.pdf
9. Chandralekaa R., Subramanian S., Suresh S., Kumar K. Biocontrol potential of fungal endophytes for pest management in cereals. *Biocontrol Science and Technology*. 2025. Vol. 35, No. 1. P. 1–18. <https://doi.org/10.1080/09583157.2024.XXXXXX>

10. Convention on Biological Diversity. 2030 Targets (with Guidance Notes). Target 10: Enhance Biodiversity and Sustainability in Agriculture, Aquaculture, Fisheries, and Forestry. URL: <https://www.cbd.int/gbf/targets/10>
11. Convention on Biological Diversity. 2030 Targets (with Guidance Notes). Target 17: Strengthen Biosafety and Distribute the Benefits of Biotechnology. URL: <https://www.cbd.int/gbf/targets/17>
12. Enzim Group. Біологічні препарати для сільського господарства. URL: <https://enzim.uaBTU-Center>.
13. Guzmán-Guzmán P., Kumar A., de los Santos-Villalobos S., Parra-Cota F. I., Orozco-Mosqueda M. del C., Fadiji A. E., Hyder S., Babalola O. O., Santoyo G. Trichoderma Species: Our Best Fungal Allies in the Biocontrol of Plant Diseases – A Review. *Plants*. 2023. Vol. 12, No. 3. Article 432. <https://doi.org/10.3390/plants12030432>
14. Harman G. E. et al. Trichoderma: Biology and applications. Wallingford: CABI Publishing. 2021. Mukherjee P. K., Horwitz B. A., Singh U. S., Mukherjee M., Schmoll M. *Trichoderma: Biology and Applications*. Wallingford: CABI Publishing, 2013. 327 p. ISBN: 9781780642475.
15. Hee H. J., Kim H., Tae H. L., Jun J. K., Yeob S. L. Characteristics and virulence assay of entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* for the microbial control of *Spodoptera exigua*. *Korean Journal of Pesticide Science*. 2013. Vol. 17(4). P. 454–459. <https://doi.org/10.7585/kjps.2013.17.4.454>
16. Jaber L. R. Seed inoculation with endophytic fungal entomopathogens promotes plant growth and reduces crown and root rot caused by *Fusarium culmorum* in wheat. *Planta*. 2018. Vol. 248(6). P. 1525–1535.
17. Kostenko O., Soler R., Pozo M. J. Microbial consortia for effective biocontrol of root and foliar diseases in tomato. *Frontiers in Plant Science*. 2021. Vol. 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.756368>
18. Kredics László, Antal Zsuzsanna, Manczinger László, Szekeres András, Kevei Ferenc, Nagy Erzsébet. Recent advances in the use of *Trichoderma*-containing multicomponent microbial inoculants for pathogen control and plant growth

promotion. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2024. Vol. 40, No. 2. Article 52. <https://doi.org/10.1007/s11274-023-03861-5>

19. Kubicek C. P., Herrera-Estrella A., Seidl-Seiboth V., Martinez D. A., Druzhinina I. S., Thon M., Zeilinger S., Casas-Flores S., Horwitz B. A., Mukherjee P. K., Mukherjee M., Kredics L., Alcaraz L. D., Aerts A., Antal Z., Atanasova L., Cervantes-Badenes M. P., Challacombe J., Chertkov O., McCluskey K., et al. Comparative genome sequence analysis underscores mycoparasitism as the ancestral lifestyle of *Trichoderma*. *Genome Biology*. 2011. Vol. 12. R40. <https://doi.org/10.1186/gb-2011-12-4-r40>

20. Lacey L. A., Grzywacz D., Shapiro-Ilan D. I., Frutos R., Brownbridge M., Goettel M. S. Insect pathogens as biological control agents: Back to the future. *Journal of Invertebrate Pathology*. 2015. Vol. 132. P. 1–41. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2015.07.009>

21. Lopes F. A. C., Steindorff A. S., Geraldine A. M., Brandão R. S., Monteiro V. N., Lobo-Júnior M., Coelho A. S. G., Ulhoa C. J., Silva R. N. Biochemical and metabolic profiles of *Trichoderma* strains for biological control of plant pathogens. *Fungal Biology*. 2012. Vol. 116, No. 10. P. 1213–1222. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2012.07.001>

22. Lorito M., Woo S. L. *Trichoderma*: A multipurpose tool for integrated pest management. *Annual Review of Phytopathology*. 2015. Vol. 53. P. 395–421. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080614-120204>

23. Martinez Y., López-Bucio J., Hernández-Mendoza J. L., Santoyo G. Biotechnological development of *Trichoderma*-based formulations for biological control. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2023. Vol. 107. P. 5679–5695. <https://doi.org/10.1007/s00253-023-12574-2>

24. Meyling N. V., Eilenberg J. Ecology of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* in temperate agroecosystems. *Biological Control*. 2007. Vol. 43, No. 2. P. 145–155. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.07.001>

25. Mukherjee P. K., Horwitz B. A., Herrera-Estrella A., Schmoll M., Kenerley C. M. *Trichoderma* research in the genome era. *Annual Review of Phytopathology*. 2013. Vol. 51. P. 105–129. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082712-102353>
26. Ortiz-Urquiza A., Keyhani N. O. Action mechanisms of entomopathogenic fungi. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2016. Vol. 100. P. 2957–2968. <https://doi.org/10.1007/s00253-016-7327-6>
27. Qin X., Zhao X., Huang S., Deng J., Li X., Luo Z., Zhang Y. Pest management via endophytic colonization of tobacco seedlings by the insect fungal pathogen *Beauveria bassiana*. *Pest Management Science*. 2021. Vol. 77(4). P. 2007–2018.
28. Shah P. A., Pell J. K. Entomopathogenic fungi as biological control agents. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2003. Vol. 61. P. 413–423. <https://doi.org/10.1007/s00253-003-1240-8>
29. Shimbori E. M., Querino R. B., Costa V. A., Zucchi R. A. Taxonomy and Biological Control: New Challenges in an Old Relationship. *Neotropical Entomology*. 2023. Vol. 52(3). P. 351–372. <https://doi.org/10.1007/s13744-023-01025-5>
30. Singh D., Geat N., Singh J. K., Verma A., Sharma R., Singh R. L., Raj M. H., Kumar K. R. Isolation and characterization of biocontrol microbes for development of effective microbial consortia for managing *Rhizoctonia bataticola* root rot of cluster bean under hot arid climatic conditions. *Microorganisms*. 2024. Vol. 12(11). 2331. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12112331>
31. Vega F. E., Meyling N. V., Luangsa-Ard J. J., Blackwell M. Fungal entomopathogens. In: Vega F. E., Kaya H. K. (eds.). *Insect Pathology*. 2nd ed. London: Academic Press, 2012. P. 171–220. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384984-7.00006-3>
32. Verma M., Brar S. K., Tyagi R. D., Surampalli R. Y., Valéro J. R. Antagonistic fungi, *Trichoderma* spp.: Panoply of biological control. *Biochemical Engineering Journal*. 2007. Vol. 37, No. 1. P. 1–20. <https://doi.org/10.1016/j.bej.2007.05.012>
33. Vinale F., Sivasithamparam K., Ghisalberti E. L., Marra R., Woo S. L., Lorito M. *Trichoderma*–plant–pathogen interactions. *Soil Biology and Biochemistry*. 2008. Vol. 40, No. 1. P. 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.07.002>

34. Waisen P., Cheng Z., Criley R. Effects of *Pseudomonas chlororaphis* strain AFS009 and *Beauveria bassiana* strain GHA against plumeria rust in Hawaii. *Plant Protection Science*. 2023. Vol. 59(2). P. 202–207. <https://doi.org/10.17221/86/2022-PPS>
35. Woo S. L., Ruocco M., Vinale F., Nigro M., Marra R., Lombardi N., Pascale A., Lanzuise S., Manganiello G., Lorito M. *Trichoderma*-based products and their widespread use in agriculture. *Plant Disease*. 2017. Vol. 101, No. 7. P. 1036–1049. <https://doi.org/10.1094/PDIS-04-16-0492-FE>
36. Zimmermann G. Review on safety of the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Beauveria brongniartii*. *Biocontrol Science and Technology*. 2007. Vol. 17, No. 6. P. 553–596. <https://doi.org/10.1080/09583150701309006>
37. Біотехнологічні препарати для рослинництва. URL: <https://btu-center.com/Agritema>.
38. Бунас А. А., Ткач Є. Д., Дворецький В. В. Біопрепарати в Україні та світі: сучасні тренди й перспективи. *Агроекологічний журнал*. 2024. № 4. С. 132–140. <https://doi.org/10.33730/2077-4893.4.2024.317163>
39. Державний реєстр пестицидів і агрохімікатів, дозволених до використання в Україні. 2024. URL: <https://eco.gov.ua/registers/perelik-pesticidiv-i-agrohimikativ-dozvolenih-dlya-vikoristannya>
40. Крутякова В., Гулич О., Янсе Л. Стан і проблеми ринку біологічних засобів захисту рослин в Україні. *Вісник аграрної науки*. 2023. Т. 101. № 1. С. 30–39. <https://doi.org/10.31073/agrovisnyk202301-04>
41. Крутякова В. І. Біометод – основа сталого розвитку вітчизняного землеробства. *Вісник аграрної науки*. 2020, №9 (810) С. 5-14 doi: <https://doi.org/10.31073/agrovisnyk202009-01>