

## Защита растений

УДК 632.4:633.1

DOI:10.31857/S2500262720060058

СОВМЕСТНАЯ ВСТРЕЧАЕМОСТЬ МЕТАБОЛИТОВ ГРИБОВ *Alternaria* И *Fusarium*, АССОЦИИРОВАННЫХ С ЗЕРНОВЫМИ КУЛЬТУРАМИ\*О.П. Гаврилова<sup>1</sup>, А.С. Орина<sup>1</sup>, кандидаты биологических наук,  
Н.Н. Гогина<sup>2</sup>, кандидат сельскохозяйственных наук, Т.Ю. Гагкаева<sup>1</sup>, кандидат биологических наук<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,  
196608, Санкт-Петербург – Пушкин, ш. Подбельского, 3<sup>2</sup>Всероссийский научно-исследовательский и технологический институт птицеводства,  
141311, Московская область, Сергиев Посад, ул. Птицеградская, 10  
E-mail: t.gagkaeva@mail.ru

Проведен анализ встречаемости грибов *Alternaria* и *Fusarium* в зерне пшеницы и ячменя из Уральского региона России. Методом количественной полимеразной цепной реакции выявлено содержание ДНК грибов, доминирующих в микобиоте зерна и относящихся к двум секциям рода *Alternaria* и четырем видам рода *Fusarium*. Отмечены различия по встречаемости и обилию биомассы грибов в зерне двух культур: содержание ДНК грибов *Alternaria* секции *Infectoriae*, а также *F. graminearum* и *F. sporotrichioides* в зерне пшеницы достоверно выше, чем в зерне ячменя. ДНК грибов *F. avenaceum* и *F. poae* чаще выявляли в зерне ячменя. Приведены данные, полученные методом ВЭЖХ-МС/МС, о контаминации зерна вторичными метаболитами анализируемых грибов. Преобладание микотоксинов грибов в зерне пшеницы было выше – 13, чем в ячмене – 8. Из 23 проанализированных вторичных метаболитов чаще выявляли тентоксин, теназуоновую кислоту, НТ-2 токсин и боверицин. Установлены положительные связи между грибами *Alternaria* и *Fusarium* и их метаболитами, что указывает на приспособленность этих организмов друг к другу в зерновом биоценозе.

CO-OCCURRENCE OF THE METABOLITES OF *Alternaria* AND *Fusarium* FUNGI ASSOCIATED WITH SMALL-GRAIN CEREALSGavrilova O.P.<sup>1</sup>, Orina A.S.<sup>1</sup>, Gogina N.N.<sup>2</sup>, Gagkaeva T.Yu.<sup>1</sup><sup>1</sup>All-Russian Institute of Plant Protection,  
196608, Sankt-Peterburg – Pushkin, sh. Podbelskogo, 3<sup>2</sup>All-Russian Research and Technological Institute of Poultry,  
141311, Moskovskaya oblast, Sergiev Posad, Ptitsegradskaya ul., 10  
E-mail: t.gagkaeva@mail.ru

The analysis of occurrence of *Alternaria* and *Fusarium* fungi in wheat and barley grain obtained from the Ural Region was carried out. The DNA content of fungi belonging to two sections of the genus *Alternaria*, and four species of the genus *Fusarium*, which are prevailing in the grain mycobiota, was analyzed by quantitative PCR. Differences in the occurrence and abundance of fungal biomass in the grain of different cereals were revealed. The DNA content of *Alternaria* fungi of the *Infectoriae* section, as well as *F. graminearum* and *F. sporotrichioides* in wheat grain was significantly higher than in barley grain. On the contrary, the DNA of *F. avenaceum* and DNA of *F. poae* were more often detected in barley grain. The current information obtained by the HPLC-MS/MS method on grain contamination with mycotoxins that revealed data on both regulated and emerging toxic metabolites was presented. The diversity of fungal secondary metabolites in wheat grain was 13 and higher, than in barley – 8. Of the 23 analyzed mycotoxins, tentoxin, tenuazonic acid, HT-2 toxin, and beauvericin were detected more often than others. Statistically significant positive correlations between *Alternaria* and *Fusarium* fungi and their mycotoxins, which indicate the mutual adaptation of these organisms to each other in the grain biocenosis were established.

**Ключевые слова:** зерно, микромицеты, взаимодействие, количественная ПЦР, вторичные метаболиты, ВЭЖХ-МС/МС

**Key words:** grain, micromycetes, interaction, quantitative PCR, secondary metabolites, HPLC-MS/MS

Разнообразие микромицетов, ассоциированных с зерновыми культурами, является темой многочисленных исследований и дискуссий. Особое внимание привлекают грибы, образующие токсичные для теплокровных организмов вторичные метаболиты – микотоксины. К наиболее распространенным видам на зерновых культурах в России относятся *Alternaria tenuissima* (Kunze) Wiltshire [1], а также *Fusarium avenaceum* (Fr.) Sacc., *F. sporotrichioides* Sherb. и *F. poae* (Peck) Wollenw. [2, 3]. Известно, что грибы имеют четко выраженный видоспецифичный характер токсинообразования [4, 5], однако реализация их токсигенного потенциала связана с адаптацией организмов к конкретным условиям обитания. У грибов часто не совпадают факторы, благоприятные для их оптимального роста и продуцирования микотоксинов [6].

Грибы рода *Alternaria* являются продуцентами раз-

личных вторичных метаболитов, среди которых к наиболее распространенным в зерне относятся микотоксины альтернариол (АОЛ), его монометилловый эфир (АМЭ), тентоксин (ТЕН) и теназуоновая кислота (ТК) [7, 8]. Грибы рода *Fusarium* образуют трихотеценовые микотоксины группы А (Т-2 и НТ-2 токсины, Т-2 триол, неосоланиол (НЕО), диацетоксисцирпенол (ДАС)) и группы Б (дезоксиниваленон (ДОН) и его ацетилированные производные (3-ацетатДОН, 15-ацетатДОН), ДОН-3-глюкозид), ниваленон (НИВ) и его ацетилированное производное фузаренон-Х (4-ацетил-НИВ), а также зеараленон (ЗЕН) и его производные (α- и β-зеараленолы), фумонизины (ФУМ), монилиформин (МОН), боверицин (БОВ) [9].

В России согласно техническим регламентам таможенного союза 015/2011 “О безопасности зерна” и 021/2011 “О безопасности пищевой продукции” уста-

\* Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (проект № 19-76-30005).

новлены предельно допустимые количества (ПДК) для микотоксинов, образуемых грибами рода *Fusarium*: 100 мкг/кг для Т-2 токсина, 700-1000 мкг/кг для ДОН, 200-1000 мкг/кг для ЗЕН и 200-5000 мкг/кг для фумонизинов, в зависимости от вида зерновой продукции и ее целевого назначения. В то же время количество микотоксинов грибов рода *Alternaria* в зерне не регламентировано. Недавно опубликованы сведения о присутствии значительных количеств микотоксинов, образуемых грибами *Fusarium* и *Alternaria* в российском зерне [10].

Ранее исследования состава микобиоты зерна проводили только по морфологическим признакам грибов. С развитием молекулярных исследований появилась возможность количественного выявления в зерне биомассы разных видов грибов по содержанию продуктов их первичного метаболизма – ДНК [11]. В последние годы метод количественной полимеразной цепной реакции – кПЦР начали применять в мониторинговых исследованиях распространения токсинопродуцирующих грибов, проводимых на территории нашей страны [3, 12]. В то же время применение высокоэффективной жидкостной хроматографии в сочетании с масс-спектрометрией (ВЭЖХ-МС/МС) позволяет получить точные количественные данные о широком разнообразии вторичных метаболитов, продуцируемых разными видами грибов [13].

Целью нашей работы было выявление содержания ДНК грибов *Alternaria* и *Fusarium*, а также спектра их вторичных метаболитов в зерне пшеницы и ячменя, выращенных в Уральском регионе, и установление связей между этими грибами в сходных условиях обитания.

**Методика.** Материалом для исследований служили 36 образцов зерна пшеницы и 15 – зерна ячменя, выращенных в 2017-2018 гг. в четырех областях Зауралья: Курганской, Свердловской, Тюменской и Челябинской. Зерно каждого образца (20 г) размалывали на мельнице Tube Mill Control (ИКА, Германия). Выделение ДНК из муки проводили с помощью набора Genomic DNA Purification Kit (Thermo Fisher Scientific, Литва).

Содержание ДНК грибов секций *Alternaria* и *Infectoriae* рода *Alternaria* и вида *F. sporotrichioides* выявляли методом кПЦР с красителем SYBR Green [4, 14]. Количество ДНК трех других видов *Fusarium* оценивали с помощью кПЦР с пробями TaqMan [4, 15, 16]. Количество ДНК грибов выражали в виде доли от общей ДНК, выделенной из зерновой муки (пг/нг общей ДНК, сокращенно – пг/нг) с нижним пределом обнаружения  $5 \times 10^{-4}$  пг/нг общей ДНК.

Получение экстракта вторичных метаболитов грибов из зерновой муки и его хроматографическое разделение проводили по описанной методике [3, 13]. Методом ВЭЖХ-МС/МС анализировали содержание четырех микотоксинов, образуемых грибами *Alternaria*, и 19 микотоксинов, образуемых грибами *Fusarium*.

**Результаты и обсуждение.** Пшеницу и ячмень в Уральском регионе возделывают на больших площадях, поэтому выявление ассоциированных с ними грибов и микотоксинов имеет большое научное и практическое значение. Установлена 100%-ная встречаемость в зерне пшеницы и ячменя грибов рода *Alternaria*, относящихся к видам секций *Alternaria* – содержание их ДНК составило  $(497-5568) \times 10^{-4}$  пг/нг и *Infectoriae* –  $(26-3616) \times 10^{-4}$  пг/нг (рис.1). Различий по содержанию биомассы грибов *Alternaria* секции *Alternaria* в зерне пшеницы и ячменя не выявлено, в то же время содержание ДНК представителей секции *Infectoriae* в зерне ячменя было достоверно выше, чем в зерне пшеницы.

Грибы рода *Alternaria* в зерновых биоценозах доминируют, выполняя, вероятно, функцию средообра-

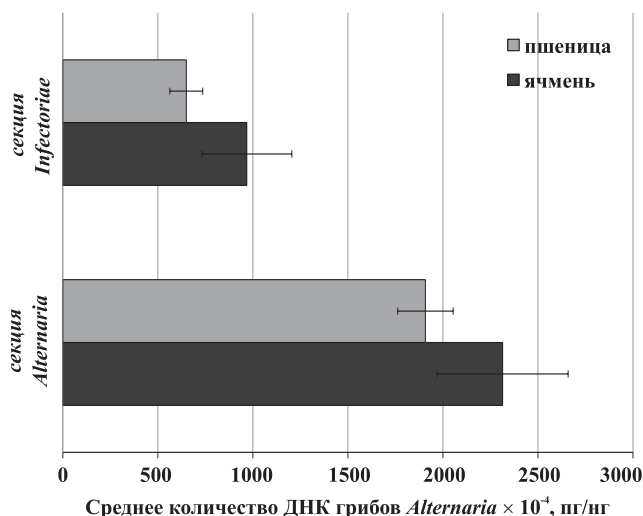


Рис. 1. Содержание биомассы грибов *Alternaria* в зерне пшеницы и ячменя из Уральского региона. Отрезками указан доверительный интервал.

зователей для остальных представителей микобиоты. Численность и биомасса альтерналиевых грибов, как правило, значительно выше, чем всех других членов грибного сообщества.

Анализ зараженности зерна фузариевыми грибами с помощью кПЦР подтвердил недавно полученные нами результаты [3] о доминировании в зерне из Уральского региона видов *F. sporotrichioides*, *F. poae* и *F. avenaceum* (рис. 2). В 19% образцов пшеницы и 13% образцов ячменя ДНК фузариевых грибов не была выявлена, а в зерне 44% образцов пшеницы и 33% – ячменя определена ДНК только одного вида *Fusarium*. ДНК всех четырех анализируемых видов *Fusarium* выявлена в зерне лишь двух образцов пшеницы и одного ячменя. Содержание ДНК грибов *F. sporotrichioides* варьировало в диапазоне  $(6-379) \times 10^{-4}$  пг/нг, *F. graminearum* –  $(6-2160) \times 10^{-4}$  пг/нг, которые чаще обнаруживались в зерне пшеницы (в 39 и 28% образцов соответственно), чем ячменя (20% в обоих случаях).

Содержание ДНК *F. avenaceum* в зерне варьировало в диапазоне  $(5-377) \times 10^{-4}$  пг/нг, *F. poae* –  $(5-681) \times 10^{-4}$  пг/нг. Эти виды *Fusarium* чаще выявляли в зерне ячменя: ДНК *F. avenaceum* обнаружена в 47% образцов, а ДНК *F. poae* – в 73%, тогда как в зерне пшеницы эти грибы были в 33% образцов. Среднее количество ДНК *F. avenaceum* и особенно *F. poae* в зерне ячменя также оказалось выше, чем в пшенице. Между количеством ДНК *F. avenaceum* и *F. poae* отмечена достоверная положительная связь ( $r=0,45$ ). Вероятно, эти виды грибов характеризуются сходными экологическими требованиями.

Содержание вторичных токсичных метаболитов, продуцируемых грибами *Alternaria* и *Fusarium*, значительно варьировало (табл.). Микотоксины грибов *Alternaria* не выявлены только в двух образцах зерна ячменя. Вторичные метаболиты грибов *Fusarium* не обнаружены в 28% образцов зерна пшеницы и 20% образцов ячменя.

Одновременно все четыре вторичных метаболита грибов рода *Alternaria* (АОЛ, АМЭ, ТЕН и ТК) обнаружены в 9,8% образцов. Содержание ТЕН в зерне варьировало от 3 до 80 мкг/кг, диапазон количества ТК составил 15-593 мкг/кг. АОЛ и АМЭ выявляли реже и в более низких количествах – до 26 и 5 мкг/кг, соответственно.

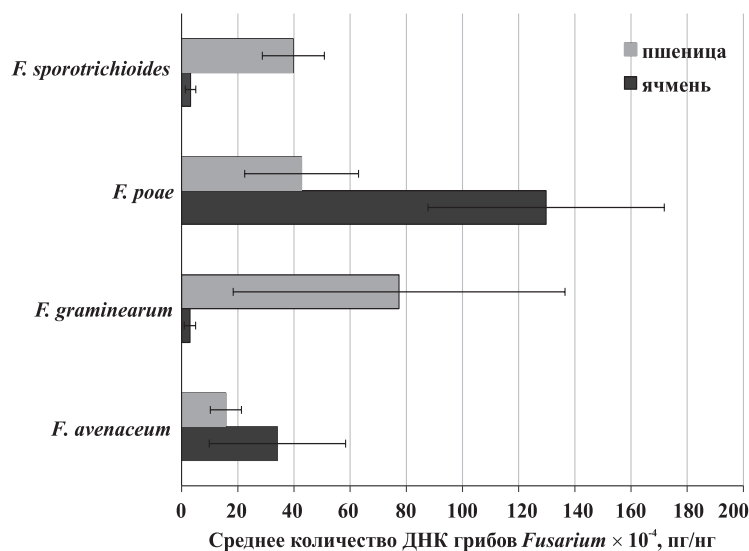


Рис. 2. Содержание биомассы грибов *Fusarium* в зерне пшеницы и ячменя из Уральского региона. Отрезками указан доверительный интервал среднего.

Установлено, что АОЛ и АМЭ встречались в зерне пшеницы и ячменя в равной степени, в то время как ТЕН и ТК чаще в зерне пшеницы, чем ячменя. Выявлена достоверная связь между количеством ТЕН и ТК в зерне ( $r=0,60$ ), а также между количеством АОЛ и АМЭ ( $r=0,75$ ), что отмечалось ранее [17] и может указывать на их неспецифичное совместное продуцирование.

От одного до семи совместно встречающихся вторичных метаболитов, продуцируемых грибами рода *Fusarium*, выявлено в образцах. К редко встречающимся в зерне микотоксинам (в нашем исследовании обнаруженным не более чем в 7% всех образцов) были отнесены трихотеценовые микотоксины: ДАС (5 мкг/кг), НЕО (3 и 15 мкг/кг), 3-АцДОН (29 мкг/кг), 15-АцДОН и ДОН-3-глюкозид (21-34 мкг/кг), а также ЗЕН (2 мкг/кг). Из 19 проанализированных фузариотоксинов в образцах зерна не выявлено фумонизинов, фузаренона-Х,  $\alpha$ - и  $\beta$ -зеараленолов. В зерне пшеницы спектр микотоксинов, продуцируемых грибами *Fusarium*, достигал 13 метаболитов, тогда как в зерне ячменя их разнообразие было ниже – 8 микотоксинов. Наиболее часто встречающимся микотоксином в зерне обеих культур был НТ-2 токсин.

Установлены достоверные положительные связи между содержанием ДНК видов грибов *Fusarium* в зерне и количеством их микотоксинов: между количеством ДНК *F. avenaceum* и МОН ( $r=0,66$ ), а также между количеством ДНК *F. poae* и НИВ ( $r=0,75$ ). Предположительно, НИВ играет важную роль в патогенезе *F. poae* [18]. Количество редко анализируемого метаболита БОВ также было достоверно связано с содержанием ДНК *F. poae* ( $r=0,80$ ). В нашей работе БОВ обнаружен в 31% образцов с максимальным содержанием 49 мкг/

кг в зерне пшеницы, что согласуется с информацией о контаминации этим микотоксином зерна в странах Скандинавии [10].

Между количеством ДНК *F. sporotrichioides* и продуцируемыми им микотоксинами (Т-2 и НТ-2 токсины, Т-2 триол, НЕО) в зерне также выявлена положительная достоверная связь ( $r$  – от 0,74 до 0,93). Высокая положительная связь между содержанием Т-2 и НТ-2 токсинов ( $r=0,93$ ) подтверждает частую одновременную контаминацию ими зерна. При попадании в организм животного или человека Т-2 токсин в результате щелочного гидролиза быстро метаболизируется в не менее токсичный НТ-2 токсин, поэтому опасность этих микотоксинов считается одинаковой [19]. В нашей работе единственное превышение ПДК Т-2 токсина, но более чем в 26 раз, выявлено в зерне ячменя из Челябинской области. В то же время количество НТ-2 токсина выше 100 мкг/кг обнаруживали чаще – в зерне трех образцов пшеницы и двух образцов ячменя.

Результаты нашего исследования подтверждают массовое появление одного из наиболее агрессивных патогенов зерновых культур *F. graminearum* на территории Уральского региона, а также высокие риски, связанные с контаминацией зерна продуцируемыми этим грибом ДОН и ЗЕН, что согласуется с ранее полученной информацией [14]. Корреляционный анализ выявил достоверную положительную связь между количеством ДНК *F. graminearum* и ДОН ( $r = 0,61$ ), а также ЗЕН ( $r = 0,99$ ).

Совместная встречаемость различных грибов на зерне может приводить к его загрязнению широким спектром метаболитов. В нашем исследовании 96% проанализированных образцов содержали более одного микотоксина. Совместная встречаемость четырех микотоксинов: ТЕН и ТК, образуемых грибами *Alternaria*, с НТ-2 токсином и БОВ, продуцируемых грибами *Fusarium*, выявлена чаще других комбинаций (в 24% образцов).

Негативный эффект присутствия в зерне метаболитов грибов *Alternaria* на его зараженность грибами *Fusarium* не определен, что указывает на приспособленность этих организмов друг к другу в биоценозе. Более того, обнаружена слабая положительная связь между содержанием ДНК грибов *Alternaria* секции *Alternaria* и ДНК *F. avenaceum* ( $r=0,27$ ), подтверждающая наблюдение о том, что обилие данных видов увеличивается прямо пропорционально [6, 20]. Вероятно, это пример симбиотических взаимоотношений между представителями двух групп грибов в зерне, что ранее уже отмечено при исследовании микобиоты овса [16]. Также выявлена положительная связь содержания ДНК *F. graminearum* с микотоксинами грибов *Alternaria* – АОЛ и АМЭ ( $r = 0,46$  и  $r = 0,29$ ), но не с ДНК представителей *Alternaria*. Содержание АОЛ в зерне положительно коррелировало с содержанием микотоксинов

Содержание вторичных метаболитов грибов *Alternaria* и *Fusarium* в образцах зерна пшеницы и ячменя из Уральского региона

Культура (число образцов)	Доля загрязненных микотоксинами образцов, % / количественный диапазон микотоксинов, мкг/кг										
	АОЛ	АМЭ	ТЕН	ТК	НТ-2 токсин	Т-2 токсин	Т-2 триол	НИВ	ДОН	МОН	БОВ
Пшеница (36)	22/ 2-19	8/ 3-5	100/ 3-80	94/ 15-593	53/ 8-152	14/ 9-66	6/ 6; 12	11/ 8-120	31/ 7-414	11/ 23-112	25/ 3-49
Ячмень (15)	20/ 3-26	13/ 5; 5	80/ 5-28	53/ 43-177	60/ 6-481	40/ 6-2652	20/ 22-60	27/ 10-194	20/ 18-44	13/ 7; 50	47/ 5-31

*F. graminearum* – ДОН ( $r=0,28$ ) и ЗЕН ( $r=0,47$ ). Ранее установлено, что при совместном выращивании различных штаммов *F. graminearum* и *A. alternata* в жидкой среде *in vitro* между ними наблюдается конкурентное взаимодействие: замедляется рост *A. alternata*, но при этом снижается количество ДОН и повышается количество ЗЕН, образуемых *F. graminearum* [21]. В другом исследовании показано, что предварительная обработка зерна пшеницы АОЛ приводит к усилению роста *F. graminearum*. В то же время скорость колонизации зерна грибом *A. tenuissima* и количество образуемых им АОЛ и АМЭ существенно увеличивались, если зерно предварительно обрабатывали микотоксинами ДОН или ЗЕН [22].

Таким образом, продуцирование вторичных метаболитов позволяет основным представителям микобиоты зерновых культур не только адаптироваться к условиям среды, но и взаимодействовать с другими участниками биоценоза, определяя качество получаемого зерна.

Авторы благодарят сотрудников компаний ООО «Сингента» и АО «Байер» за предоставленные образцы зерна.

#### Литература

1. Торопова Е.Ю., Кириченко А.А., Казакова О.А. и др. Альтернариоз зерна яровой пшеницы и ячменя в Западной Сибири и Восточном Зауралье // *Защита и карантин растений*. – 2015. – N 1. – С. 20–22.
2. Пирязева Е.А., Кононенко Г.П., Буркин А.А. Пораженность грубых кормов токсинообразующими грибами рода *Fusarium* // *Сельскохозяйственная биология*. – 2016. – Т. 51. – N 6. – С. 937–945. doi:10.15389/agrobiology.2016.6.937rus
3. Gagkaeva T., Gavrilova O., Orina A., Lebedin Y., Shanin I., Petukhov P., Eremin S. Analysis of toxigenic *Fusarium* species associated with wheat grain from three regions of Russia: Volga, Ural, and West Siberia // *Toxins*. – 2019. – V. 11. – N 5. – P. 252. doi:10.3390/toxins11050252
4. Frisvad J.C., Andersen B., Thrane U. The use of secondary metabolite profiling in chemotaxonomy of filamentous fungi // *Mycol. Res.* – 2008. – V. 112. – P. 231–240. doi:10.1016/j.mycres.2007.08.018
5. Zwickel T., Kahl S.M., Rychlik M., Müller M.E.H. Chemotaxonomy of mycotoxigenic small-spored *Alternaria* fungi – do multitoxin mixtures act as an indicator for species differentiation? // *Front. Microbiol.* 2018. – V. 9. – P. 1368. doi:10.3389/fmicb.2018.01368
6. Magan N., Medina A., Aldred D. Possible climate-change effects on mycotoxin contamination of food crops pre- and postharvest // *Plant Pathol.* – 2011. – V. 60. – N 1. – P. 150–163. doi:10.1111/j.1365-3059.2010.02412.x
7. Fraeyman S., Croubels S., Devreese M., Antonissen G. Emerging *Fusarium* and *Alternaria* mycotoxins: occurrence, toxicity and toxicokinetics // *Toxins*. – 2017. – V. 9. – N 7. – E228. doi:10.3390/toxins9070228
8. Tralamazza S.M., Piacentini K.C., Iwase C.H.T., de Oliveira Rocha L. Toxigenic *Alternaria* species: impact in cereals worldwide // *Curr. Opin. Food Sci.* – 2018. – V. 23. – P. 57. doi:10.1016/j.cofs.2018.05.002
9. D’Mello J.P.F., Placinta C.M., Macdonald A.M.C. *Fusarium* mycotoxins: a review of global implications for animal health, welfare and productivity // *Anim. Feed Sci. Technol.* – 1999. – V. 80. – P. 183–205. doi:10.1016/S0377-8401(99)00059-0
10. Кононенко Г.П., Буркин А.А., Зотова Е.В. Микотоксикологический мониторинг. Сообщение 2. Зерно пшеницы, ячменя, овса, кукурузы // *Ветеринария сегодня*. – 2020. – Т. 2. – N 33. – С. 139–145. doi:10.29326/2304-196X-2020-2-33-139-145.
11. Yli-Mattila T., Paavanen-Huhtala S., Jestoi M., Parikka P., Hietaniemi V., Gagkaeva T., Sarlin T., Haikara A., Laaksonen S., Rizzo A. Real-time PCR detection and quantification of *Fusarium poae*, *F. graminearum*, *F. sporotrichioides* and *F. langsethiae* in cereal grains in Finland and Russia // *Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz*. – 2008. – V. 41. – N 4. – P. 243–260. doi:10.1080/03235400600680659
12. Каракотов С.Д., Аришава Н.В., Баикатова М.Б. Мониторинг и контроль заболеваний пшеницы в Южном Зауралье // *Защита и карантин растений*. – 2019. – N 7. – С. 18–25.
13. Malachová A., Sulyok M., Beltrán E., Berthiller F., Krska R. Optimization and validation of a quantitative liquid chromatography–tandem mass spectrometric method covering 295 bacterial and fungal metabolites including all regulated mycotoxins in four model food matrices // *J. Chromatogr. A*. – 2014. – V. 1362. – P. 145–156. doi:10.1016/j.chroma.2014.08.037
14. Орина А.С., Гаврилова О.П., Гагкаяева Т.Ю., Ганнибал Ф.Б. Микромикеты *Alternaria* spp. и *Bipolaris sorokiniana* и микотоксины в зерне, выращенном в Уральском федеральном округе // *Микология и фитопатология*. 2020 – Т. 54. – N 5. – С. 365–377. doi:10.31857/S0026364820050086
15. Yli-Mattila T., Paavanen-Huhtala S., Parikka P., Jestoi M., Klemsdal S.S., Rizzo A. Genetic variation, real-time PCR, metabolites and mycotoxins of *Fusarium avenaceum* and related species // *Mycotox. Res.* – 2006. – V. 22. – P. 79–86. doi:10.1007/BF02956768
16. Орина А.С., Гаврилова О.П., Гагкаяева Т.Ю., Лоскутов И.Г. Симбиотические взаимоотношения грибов рода *Fusarium* и *Alternaria*, колонизирующих зерно овса // *Сельскохозяйственная биология*. – 2017. – Т. 52. – N 5. – С. 986–994. doi: 10.15389/agrobiology.2017.5.986rus
17. Xu W., Xiaomin H., Li F., Zhang L. Natural occurrence of *Alternaria* toxins in the 2015 wheat from Anhui province, China // *Toxins*. – 2016. – V. 8. – P. 308. doi:10.3390/toxins8110308
18. Vogelgsang S., Sulyok M., Hecker A., Jenny E., Krska R., Schuhmacher R., Forrer H.R. Toxigenicity and pathogenicity of *Fusarium poae* and *Fusarium avenaceum* on wheat // *Eur. J. Plant Pathol.* – 2008. – V. 122. – P. 265–276. doi:10.1007/s10658-008-9279-0
19. Schuhmacher-Wolz U., Heine K., Schneider K. Report on toxicity data on trichothecene mycotoxins HT-2 and T-2 toxins // *EFSA Suppl. Publ.* – 2010. – V. 7. – EN-65. doi:10.2903/sp.efsa.2010.EN-65
20. Kosiak B., Torp M., Skjerve E., Andersen B. *Alternaria* and *Fusarium* in Norwegian grains of reduced quality – a matched pair sample study // *Int. J. Food Microbiol.* – 2004. – V. 93. – N 1. – P. 51–62. doi:10.1016/j.ijfoodmicro.2003.10.006
21. Süss V., Milles J., Kraemer J., Prange A. Competitive interactions of *Fusarium graminearum* and *Alternaria alternata* in vitro in relation to deoxynivalenol and zearalenone production // *J. Food Agric. Environ.* 2007. – N 1. – P. 257–261. doi:10.1234/4.2007.771.
22. Müller M.E., Urban K., Köppen R., Siegel D., Korn U., Koch M. Mycotoxins as antagonistic or supporting agents in the interaction between phytopathogenic *Fusarium* and *Alternaria* fungi // *World Mycotoxin J.* – 2015. – V. 8. – P. 311–321. doi:10.3920/WMJ2014.1747

Поступила в редакцию 20.10.20  
Принята к публикации 09.11.20