



УДК 635.21:361.523
DOI <https://doi.org/10.32782/naturaljournal.11.2025.16>

ПОШУК СТІЙКОСТІ ДО М'ЯКОЇ ГНИЛІ КАРТОПЛІ В УМОВАХ ПІВНІЧНО-СХІДНОГО ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

Н. В. Кравченко¹, А. А. Подгаєцький², А. О. Христенко³, А. Л. Задорожний⁴,
Б. М. Четверик⁵

*Рослини піддаються впливу різноманітних стресових чинників навколишнього середовища, зокрема й патогенів. Саме патогени, що взаємодіють зі сприйнятливими сортами рослин, можуть спричиняти захворювання за визначених умов навколишнього середовища. Збудники м'якої гнилі (ЗМГ) з родини *Pectobacterium* – це група патогенних бактерій, що спричинено перезволоженням, пов'язана із цим гіпоксія є частою проблемою в сільському господарстві. Саме надмірна вологість є сприятливим середовищем для цієї групи патогенів. Перезволоження саме собою є важливим джерелом абіотичного стресу для рослин через зниження газообміну, у цьому і є виявлення гіпоксії. Реакція рослин модулюється гормональними змінами, які запускають метаболічну та фізіологічну адаптацію до умов навколишнього середовища.*

*Картопля (*Solanum tuberosum* L.) чутлива до цього екологічного стресу, хоча вона може відчувати гіпоксію і реагувати на неї: у відповідь на гіпоксію SRP індукує вироблення чинників вірулентності за допомогою циклічної дигуанілової кислоти (c-di-GMP). У результаті бульби картоплі мають*

¹ доктор сільськогосподарських наук, професор,
професор кафедри біотехнології та хімії
(Сумський національний аграрний університет, м. Суми)
e-mail: kravchenko_5@ukr.net
ORCID: 0000-0001-6072-2652

² доктор сільськогосподарських наук, професор,
професор кафедри біотехнології та хімії
(Сумський національний аграрний університет, м. Суми)
e-mail: podgaje@ukr.net
ORCID: 0000-0002-7235-9413

³ аспірант спеціальності агрономія кафедри біотехнології та хімії
(Сумський національний аграрний університет, м. Суми)
e-mail: artmkhrstnk99@gmail.com
ORCID: 0009-0003-6841-8403

⁴ аспірант спеціальності агрономія кафедри біотехнології та хімії
(Сумський національний аграрний університет, м. Суми)
e-mail: arturius.art@gmail.com
ORCID: 0009-0001-9518-6519

⁵ аспірант спеціальності агрономія кафедри біотехнології та хімії
(Сумський національний аграрний університет, м. Суми)
e-mail: cbn.interagro@gmail.com
ORCID: 0009-0003-5162-0621

захист для збереження енергії та запобігання несприятливим метеорологічним умовам, але це спрацьовує не завжди, бо інколи рослини вражаються м'якою гниллю. Для зменшення втрат від м'якої гнилі необхідні чутливі та надійні методи виявлення патогенів та ізоляції заражених рослин.

Мета нашого дослідження – проаналізувати, систематизувати дані щодо поширення, шкідливості, механізму стійкості до перезволоження, методів контролю збудників патогену до картоплі. Сстійкість картоплі до патогену може бути зумовлена не лише перезволоженням, але й корисними мікроорганізмами, які можуть запускати природний захист рослини від бактеріальної інфекції. Однак більшість відомих корисних для рослин мікроорганізмів страждають від гіпоксії і можуть бути вражені рослинними патогенами, тому вважаємо, що треба пом'якшити вплив на рослини шляхом пошуку мікроорганізмів, які можуть переносити гіпоксичні умови, або шляхом покращення структури ґрунту. Проаналізовано основні елементи реакції картоплі на гіпоксію й інфекцію СРБ (С – реактивний білок), а також майбутні перспективи профілактики м'якої гнилі, з урахуванням впливу умов навколишнього середовища.

Проведено дослідження визначення стійкості міжвидових гібридів, сортів картоплі до м'якої гнилі польовим і лабораторно-польовим методами в умовах Північно-східного Лісостепу України, а також аналіз і узагальнення отриманих результатів.

Ключові слова: м'яка гниль, картопля, перезволоження, адаптація, біотехнологія, фітогормони, віруси.

SEARCH FOR RESISTANCE TO POTATO SOFT ROT IN THE CONDITIONS OF THE NORTH-EASTERN FOREST-STEPPE OF UKRAINE

N. V. Kravchenko, A. A. Podgayetskiy, A. O. Khristenko, A. L. Zadorozhny, B. M. Chetverik

Plants are exposed to a variety of environmental stressors, including pathogens. It is pathogens that interact with susceptible plant varieties that can cause disease under certain environmental conditions.

Soft rot pathogens (SRMs) of the Pectobacterium family are a group of pathogenic bacteria that are caused by waterlogging and the associated hypoxia, a common problem in agriculture. Excessive moisture is a favorable environment for this group of pathogens. Waterlogging itself is an important source of abiotic stress for plants due to reduced gas exchange, which is where hypoxia is detected. The plant response is modulated by hormonal changes that trigger metabolic and physiological adaptation to environmental conditions.

*Potato (*Solanum tuberosum* L.) is sensitive to this environmental stress, although it can sense and respond to hypoxia: in response to hypoxia, SRP induces the production of virulence factors using cyclic diguanylic acid (c-di-GMP). As a result, potato tubers have protection to conserve energy and prevent adverse weather conditions, but this does not always work, because sometimes plants are affected by soft rot. To reduce losses from soft rot, sensitive and reliable methods for detecting pathogens and isolating infected plants are needed.*

The aim of our study was to analyze, systematize data on the distribution, harmfulness, mechanism of resistance to waterlogging, and methods for controlling pathogens of the potato pathogen. Potato resistance to the pathogen may be due not only to waterlogging, but also to beneficial microorganisms that can trigger the plant's natural defenses against bacterial infection. However, most of the known microorganisms beneficial to plants suffer from hypoxia and can be affected by plant pathogens, so we believe that to mitigate the impact on plants, by searching for microorganisms that can tolerate hypoxic conditions, or by improving the soil structure. The main elements of the potato response to hypoxia and CRP (C-reactive protein) infection are analyzed, as well as future prospects for the prevention of soft rot, taking into account the influence of environmental conditions.

A study was conducted to determine the resistance of interspecific hybrids, potato varieties to soft rot by field and laboratory-field methods in the conditions of the North-Eastern Forest-Steppe of Ukraine, as well as the analysis and generalization of the results obtained.

Key words: soft rot, potatoes, waterlogging, adaptation, biotechnology, phytohormones, viruses.

Вступ

Протягом свого життя рослини піддаються різного роду стресам, які можна

умовно поділити на біотичні й абіотичні. Біотичний стрес спричиняють живі організми, а саме тварини, гриби, бактерії

й інші рослини, віруси та віроїди. Фізичні або хімічні екологічні чинники спричиняють абіотичний стрес (Nawaz et al., 2023). Нині спостерігається зростання кількості досліджень, присвячених впливу стресових чинників на рослини, їхній реакції на них (Leisner et al., 2023). Абіотичний стрес відбивається на рослинах та їх патогенах, змушує рослини коригувати свою реакцію на обидва чинники. Патогени рослин часто спричиняють симптоми захворювання в умовах, сприятливих для їхнього господаря, так званого «трикутника хвороби», що складається із трьох елементів: вірулентних хвороботворних бактерій, рослин і відповідних умов навколишнього середовища (Francl, 2001).

Екологічний стрес, наприклад гіпоксія, тобто стан зниження доступності кисню (1–5%), може сприяти деяким захворюванням у рослин (Сикало та ін., 2005; Chung & Lee, 2020). Гіпоксія пригнічує аеробне дихання рослин, що призводить до зниження метаболізму, сповільнення росту та зниження стійкості до інших стресових чинників, як-от некротрофні патогени (Lee et al., 2020; Zhou et al., 2021). Гіпоксія, як стресор, здебільшого спричинена збільшенням вологості основної частини коренів або надземної частини рослини (Pan et al., 2021).

Повітряні кишені ґрунту заповнені водою, додатково киснем, неполярним газом, що слаблорозчинний у воді, що призводить до зниження рухливості кисню та доступності до кореня рослини (Tromans, 1998). Результатом є різка зміна метаболізму рослин, що робить їх більш сприйнятливими до інших чинників зовнішнього середовища. Заболочування спричиняє у ґрунті структурну перебудову через високу щільність води, а це призводить до ущільнення ґрунту. В ущільненому та позбавленому кисню ґрунті накопичуються токсичні мікробні метаболіти та спостерігається зниження окислювально-відновного потенціалу, що веде до зниження рН ґрунту та збільшення кількості токсичних речовин іонів металів (Manik et al., 2019), тому надлишкова вологість може завдати величезних економічних збитків у сільському господарстві, вона знижує врожайність на 33% унаслідок зміни клімату та погіршення структури ґрунту (Подгаєцький і Коваль, 1988; Подгаєцький, 2002а; Tian et al., 2021).

Однак гіпоксія також може бути більш локальним фізіологічним станом для деяких тканин або клітини. Наприклад, низький

вміст кисню в меристематичних тканинах перешкоджає диференціації клітин (Weits et al., 2019). На зменшення проникнення кисню до рослини впливають структура ґрунту й азотофіксуючі бактерії. Корисні бактерії *Rhizobia* і *Sinorhizobia* змушують рослини захищати свою нітрогеназу від окислення (Berger et al., 2019).

Окрім того, бульби адаптуються до зниження доступності кисню завдяки зниженню швидкості первинного метаболізму (Geigenberger et al., 2000).

Через низьке проникнення кисню до тканин рослини лише зовнішня її частина характеризується високою метаболічною активністю (Mori et al., 2019). Епідерміс і субепідермальні частини органів рослин мають найкращий доступ до атмосферного кисню, отже, належний енергетичний потенціал індукують захисні сили рослин, включаючи вторинний метаболізм, і захищаються від них інвазією патогенів, але коли бар'єр епідермісу порушується, то знижується швидкість метаболізму, унаслідок чого патогени мають доступ до менш захищених внутрішніх органів рослин (Geigenberger, 2003; Lake & Wade, 2009).

Однак зволоження впливає не тільки на метаболізм рослин, але й на ґрунт, який населяють мікроорганізми, патогенні також. Для деяких патогенів зменшення доступності кисню може стримувати їх виживання (наприклад, *Collybia fusipes* (Camy et al., 2003)) і патогенність (наприклад, *Fusarium graminearum* (Tang et al., 2018)), але інші мікроорганізми можуть отримати від цього користь. Деякі бактеріальні патогени рослин, *Pectobacteriaceae* м'якої гнилі (далі – SRP) (Mansfield et al., 2012), мають користь від гіпоксії саме у процесі адаптації (Lisicka et al., 2018) і знижених захисних сил рослини. Ці бактерії спричиняють м'яку гниль у фруктах і овочах.

М'яка гниль – одна із хвороб, що вражає картоплю (*Solanum tuberosum* L.) (Подгаєцький, 2002b; Dupuis et al., 2021). SRP потрапляють у бульби через рани, або вічки, залежно від умов навколишнього середовища, або є прихованою інфекцією, розмножуються та проникають глибше у тканини рослин, що призводить до розвитку хвороби. Латентно інфіковані бульби (без будь-яких симптомів) є найпоширенішим джерелом цих збудників (Положенець та ін., 1994; Чечітко, 2000).

Приховані інфекції призводять до розвитку захворювання за сприятливих умов,

як-от: підвищена температура, висока вологість і низька доступність кисню. Отже, наявність *Pectobacteriace atrosepticum* призводить до розвитку хвороби м'якої гнилі в умовах високої температури та вологості у ґрунті.

Матеріал і методи

Експериментальна робота виконувалась на полях Навчально-наукового виробничого комплексу Сумського національного аграрного університету (далі – СНАУ) у сівозміні кафедри біотехнології та хімії впродовж 2022–2023 рр. Ґрунт СНАУ – чорнозем типовий глибокий малогумусний, 3,89, середньосуглинковий, основні елементи живлення кислі (рН 4,9), який характерний для більшості земель Північно-східного Лісотепу України (табл. 1). Дослідження здійснювали відповідно до загальноприйнятих вимог і рекомендацій щодо фітопатологічних досліджень із картоплею.

Вихідним матеріалом у дослідженнях було потомство від беккросування міжвидових гібридів комбінацій: П 59 із походженням (*S. demissum* x *S. bulbocastanum*) x *S. tuberosum*, П 56 і П 63 – [(*S. demissum* x *S. bulbocastanum*) x *S. andigenum*] x *S. tuberosum*, П 65 – [(*S. acaule* x *S. bulbocastanum*) x *S. phureja*] x *S. demissum*] x *S. tuberosum*, П 55 – [(*S. acaule* x *S. bulbocastanum*) x *S. phureja*] x *S. demissum*] x *S. andigenum* / x *S. tuberosum*, одержане проф. А.А. Подгаєцьким. Як сорти-стандарту використовували Серпанок, Тирас, Явір, Тетерів і Случ. Оцінено 250 міжвидових гібридів картоплі та їх беккросів. Експерименти виконували згідно з методами, розробленими й апробованими в ІК стосовно селекційно-генетичних досліджень (Методичні ..., 2020). Ділянки однорядкові, по 11 рослин у рядку. Площа живлення становить 70 x 35 см.

Середнє значення маси всіх бульб і товарних вираховували діленням урожай-

ності бульб із рядка на кількість бульб. Вміст гумусу достатній для отримання високих урожайів сільськогосподарських культур.

За агрокліматичною оцінкою орні землі СНАУ віднесені до другого агрокліматичного району Сумської області. Помірний континентальний клімат характеризується теплим літом і не дуже холодною зимою з відлигами. Поблизу немає великих водних басейнів, що впливають на клімат загалом чи на його елементи. За середніми багаторічними даними, найбільш холодними місяцями є січень і лютий, а теплим – липень. Сума активних температур – понад 10 °С, у межах 2 500–2 650 °С. Середньорічна температура повітря становить 6,5 °С, сума опадів – 531 мм. Найбільша кількість опадів влітку та восени. Безморозний період триває 275 днів. За багаторічними даними, перші осінні заморозки спостерігаються у другій декаді вересня, а останні весняні закінчуються у третій декаді квітня – на початку першої декади травня.

Контроль патогенів. Природний захист рослин від патогенів можна стимулювати застосуванням хімікатів, а можна і корисними для рослин мікроорганізмами, тобто індукованою системною резистентності (далі – ISR). Бактерії видів *Bacillus amyloliquefaciens*, *B. pumilus*, *B. subtilis*, *B. Thuriensis*, *B. Vallismortis*, *Klebsiella oxytoca*, *Ochrobactrum lupini*, *Pseudomonas chlorapis* можуть індукувати системну стійкість рослин проти м'якої гнилі *Pectobacteriaceae*. Біологічні засоби контролю (BCA) індукують системну стійкість рослин шляхом активації саліцилової кислоти (SA), або жасмонової кислоти (JA) – залежних шляхів. Саме саліцилова кислота (SA) індукує стійкість рослин до м'якої гнилі. Більшість вищезазначених штамів бактерій можуть пригнічувати хворобу м'якої гнилі за допомогою інших способів дії, як-от пряме пригнічення росту збудника.

Таблиця 1

Агрохімічна характеристика ґрунту дослідного поля

Ґрунт	Гумус, %	рН	ГК, мг-екв./ 100 г ґрунту	СВО (Ca + Mg), мг-екв./ 100 г ґрунту	P ₂ O ₅	K ₂ O	N – легкогидролізований
							мг/кг ґрунту
Чорнозем типовий глибокий малогумусний середньосуглинковий, великопиловатий	3,89	4,9	1,6	30,2	109	100	87

Було доведено, що мікробні спільноти відіграють головну роль у стійкості картоплі проти м'якої гнилі. Природні взаємодії між ґрунтовими мікроорганізмами, які можуть впливати як на патогени, так і на їхніх господарів, можна вважати захистом рослин від м'якої гнилі. Усе більше привертають увагу дослідження, присвячені відкриттю нових штамів бактерій, активних проти м'якої гнилі, зокрема, але не тільки, *Agrobacterium*, *Bacillus* тощо. Є декілька повідомлень про штамми біоконтролю проти SRP грибів: *Aspergillus*, *Penicillium* і *Trichoderma*, бактеріофаги: *Axotammavirus PP1*; *Cbunavirus CB1*, *CB3* і *CB4*; *Kotilavirus PP16* та інші.

Вищезазначені агенти біоконтролю можуть захищати рослини від хвороб за допомогою різних способів дії, як-от антагонізм до патогенів, пригнічення їх патогенезу, індукція захисту рослин.

Збудники мокрої гнилі картоплі й інших сільськогосподарських культур належать до групи пектолітичних ентеробактерій, що включає види роду *Pectobacterium* (*P. carotovorum* subsp.

carotovorum; *P. carotovorum* subsp. *actinidiae*; *P. carotovorum* subsp. *brasiliense*; *P. carotovorum* subsp. *odoriferum*, *P. atrosepticum*, *P. Betavasculorum*, *P. wasabiae*) (рис. 1, 2).

Усі три компоненти необхідні для індукції хвороби м'якої гнилі: наявність патогену, умов навколишнього середовища, тобто надмірної вологості, і рослини. Вірулентний штам *Pectobacteriaceae* м'якої гнилі, на вірулентність якого дуже впливає виробництво ферментів, що руйнують клітинну стінку, а також інші чинники вірулентності, як-от виробництво токсинів, серед яких білок, що індукує некроз (Nip), і тип 4 і 6 системи виділення.

Натепер немає сортів картоплі, стійких до хвороби м'якої гнилі. Умовами, які сприяють захворюванню м'якою гниллю, ми вважаємо високу вологість і температуру, наслідком чого стає гіпоксія.

Багато вчених-селекціонерів намагались створити сорти картоплі, стійкі до м'якої гнилі, але не досягли успіху, тому ми маємо на меті розробити нові стратегії захисту



Рис. 1. Ураження *Dickeya dianthicola* на листках картоплі. Початкові симптоми – скручування листя (А, фото зліва). Основа стебла стає темно-коричневою або чорною, цей некроз може поширюватися на кілька сантиметрів від лінії ґрунту (В, фото справа)



Рис. 2. Симптоми бактеріальної м'якої гнилі, спричиненої *Pectobacterium* на картоплі

картоплі від цих патогенів. Види рослин *Solanum L.*, які краще пристосовані до заболочування, можуть бути добрим джерелом стійкості до хвороб м'якої гнилі.

Фітогормони координують метаболічні та морфологічні зміни в рослин. Наприклад, для виявлення гіпоксії та сигналізації є етилен, який виробляється всіма тканинами рослин, але швидко виходить в атмосферу. Заболочування порушує дифузцію неполярного етилену, який накопичується в рослинах.

Результати й обговорення

Мікросередовище впливає на потенціал мікроорганізмів і залежить від одночасної взаємодії рослин, мікроорганізмів і навколишнього середовища, додатково ще проходять зміни завдяки використанню протимікробних препаратів, у результаті мікроорганізми формують мікросередовища та впливають не тільки на рослину та патогени, але й одне на одного. Надмірна вологість ґрунту погіршує доступ кисню до мікроорганізмів. Наявність кисню впливає на мікробний (анаеробні й аеробні бактерії) склад ґрунту.

Анаеробний метаболізм рослини створює продукти, які виділяються, щоб мінімізувати їхню токсичність для рослин. Гіпоксія впливає на мікробні угруповання рослин. Припускають, що застосування корисного PGPR може бути успішним лише тоді, коли ґрунт має належну аерацію. Вплив гіпоксії на діяльність бактеріофагів не досить вивчений, дані про вплив гіпоксії на патогени рослин і бактеріофаги відсутні.

Аналіз отриманих результатів. Через зміну клімату та глобальне транспортування овочів ми спостерігаємо зростання втрат, зумовлених м'якою гниллю. Знання про патогенність м'якої гнилі *Pectobacteriace* постійно зростає, особливо завдяки новим

прогресивним молекулярним методам. Після проведення оцінювання селекційного матеріалу картоплі на стійкість до грибних і бактеріальних хвороб отримали такі результати (табл. 2).

Ми вважаємо, що патогени та реакції рослин у дослідженнях охоплюють не тільки середовище, діють комплексно, тобто мають підхід, що включає різні стратегії, наприклад, належна агротехніка, санітарія, використання нешкідливого насінневого матеріалу, вчасне виявлення патогену, розведення стійких сортів і цілеспрямований контроль хвороб необхідні для захисту культур від бактеріальних хвороб. Основну увагу треба зосередити на врахуванні умов навколишнього середовища, які є вирішальними для розвитку захворювання рослини.

Картопля по-різному реагує на зволоження та гіпоксію, як наслідок – хвороба м'якої гнилі.

У навколишньому середовищі не цілком установлені джерела інфекції, імовірність зараження під час виробництва картоплі висока. Це потребує розроблення надійних методів виявлення SRP під час виробництва насінневих бульб. Окрім того, динаміка популяції різних видів SRP потребує адаптації використовуваних методів до найбільш загрозливих видів груп. Тоді як складні та чутливі методи найкраще підходять для розроблення нових, швидких і простих методів виявлення в насінневих бульбах латентних вірусів (наприклад, імуноферментні методи), мають вирішальне значення для швидкої ідентифікації й ізоляції.

Однак використання вільного від патогенів насінневого матеріалу та швидка ідентифікація хвороби в полі можуть допомогти зменшити навантаження патогенів. Висока захворюваність м'якою гниллю під час років

Таблиця 2

Оцінювання селекційного матеріалу картоплі на стійкість до грибних і бактеріальних хвороб (2022–2023 рр.)

Хвороби	Оцінено, шт.						
	усього	стійких		середньостійких		нестійких	
		Кількість, шт.	%	Кількість, шт.	%	Кількість, шт.	%
Вірусні	97	43	44,3	35	36,0	19	19,7
Мокра гниль	200	65	32,5	85	42,5	50	25
Кільцева гниль	185	62	33,5	85	45,9	38	20,5
Фузаріоз	173	50	28,9	95	54,9	28	16,2
Альтернаріоз	242	42	17,4	150	61,9	50	20,7
Фітофтороз	250	50	20	90	36	110	44

з великою кількістю опадів потребує створення нових, більш стійких сортів картоплі.

Метою є створення нових стійких сортів картоплі та біологічний захист рослин, перспективні підходи до боротьби із хворобою м'якої гнилі. Використання системи CRISPR-Cas дозволяє легко та швидко створювати нові сорти рослин, набуває соціального значення допуск до застосування в сільському господарстві. Використання диких видів *Solanum* як джерела нових генів у селекції картоплі є перспективним для отримання нових сортів, які будуть більш стійкими до хвороб. Більшість рослин *Solanum* поширені у тропічних регіонах, тому мають численні метаболічні та фізіологічні адаптації до високої вологості.

Рід *Solanum* охоплює багато диких видів картоплі, які мають пом'якшити стрес від надмірної вологості та розвитку хвороби м'якої гнилі картоплі.

Висновки

Стійкість картоплі до гіпоксії та м'якої гнилі можна додатково підвищити сприятливою мікробіотою. Біологічний захист рослин може бути цінним джерелом стійкості проти SRP і пом'якшення стресу від надмірної вологості.

Важливо враховувати вплив гіпоксії на рослину в застосуванні штамів бак-

терій біоконтролю як захисту від хвороб у мінливих умовах середовища, пом'якшення цього абіотичного стресу, щоб зменшити ймовірність розвитку захворювання. Біологічні засоби захисту рослин від хвороби м'якої гнилі мають залишатися активними в умовах гіпоксії і не витісняються патогенами, коли доступність кисню знижується. Рекомендуємо застосовувати біологічні контрольні барвники шляхом індукції їх системного опору, або через продукцію 1-аміноциклопропан-1-карбоксилат (ACC) дезамінази, що не впливає на їхню здатність зменшувати кількість картоплі, дає стійкість до надмірної вологості. Здатність мікроорганізмів щодо формування механічного складу ґрунту також уважаємо перспективним методом для полегшення стресу від надмірної вологості ґрунту, що зменшує ймовірність розвитку хвороби м'якої гнилі, але водночас варто взяти до уваги наявність супутнього абіотичного стресу.

Фітопатогенні бактерії бактерій роду *Dickeya* є небезпечними для вирощування картоплі на землях України, можуть спричинювати втрати врожаю цієї культури. Найважливішим заходом контролю збудників роду *Dickeya* є своєчасне виявлення фітопатогену на насінневому матеріалі.

Список використаної літератури

Методичні рекомендації щодо проведення досліджень з картоплею / Інститут картоплярства НААН. Немішаєве, 2020. 183 с.

Подгаєцький А.А. Інтегрована система захисту картоплі від хвороб, шкідників і бур'янів. Хвороби та шкідники картоплі, заходи боротьби з ними. Київ, 2002а. С. 137–155.

Подгаєцький А.А. Генофонд картоплі, його складові, характеристика і стратегія використання. *Картопля*. Київ, 2002b. Т. 1. С. 156–198.

Подгаєцький А.А., Коваль Н.Д. Створення вихідного матеріалу картоплі, стійкого проти сухої фузаріозної гнилі. *Картоплярство*. 1988. № 19. С. 5–19.

Положенець В.М., Марков І.А., Мельник П.О. Хвороби і шкідники картоплі. Житомир : Полісся, 1994. 200 с.

Сикало О.О., Мовчан О.М., Устінов І.Д. Карантинні шкідливі організми. Київ, 2005. № 2. С. 197–201.

Чечітко І.П. Використання генофонду картоплі для створення вихідного селекційного матеріалу, стійкого проти сухої фузаріозної гнилі : дис. ... канд. с.-г. наук : 06.01.05. Немішаєве, 2000. 157 с.

Berger A., Boscarì A., Frenzo P., Brouquisse R. Nitric Oxide Signaling, Metabolism and Toxicity in Nitrogen-Fixing Symbiosis. *Journal of Experimental Botany*. 2019. 70. № 17. P. 39–55.

Camy C., Dreyer E., Delatour C., Marçais B. Responses of the Root Rot Fungus *Collybia Fusipes* to Soil Waterlogging and Oxygen Availability. *Journal Mycological Research*. 2003. № 107. P. 1103–1109. <https://doi.org/10.1017/s095375620300830x>.

Chung H., Lee H. Hypoxia: A Double-Edged Sword During Fungal Pathogenesis? *Journal Frontiers in microbiology*. 2020. № 11. P. 111–119. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01920>.

Francl L.J. The Disease Triangle: A Plant Pathological Paradigm Revisited. *Plant Health Instr. American Journal of Molecular Biology*. 2018. № 8 (2). <https://doi.org/10.1094/PHI-T-2001-0517-01>.

- Geigenberger P. Response of Plant metabolism to too little oxygen. *Current Opinion Plant Biology*. 2003. № 6. P. 247–256.
- Geigenberger P., Fernie A., Gibon Y., Christ M., Stitt M. Metabolic activity decreases as an adaptive response to low internal oxygen in growing potato tubers. *Journal of Biological Chemistry*. 2000. № 381 (8). P. 723–740. <https://doi.org/10.1515/BC.2000.093>.
- Lake J.A., Wade R.N. Plant-Pathogen Interactions and Elevated CO₂: Morphological Changes in Favour of Pathogens. *Journal of Experimental Botany*. 2009. № 60. P. 231–245. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp147>.
- Lee H.J., Park J.S., Shin S.Y., Kim S.G., Lee G., Kim H.S., Jeon J.H., Cho H.S. Submergence Deactivates Wound-Induced Plant Defence against Herbivores. *Journal Communications Biology*. 2020. № 3. P. 123–135.
- Leisner C.P., Potnis N., Sanz-Saez A. Crosstalk and trade-offs: Plant responses to climate change-associated abiotic and biotic stresses. *Journal Plant Cell Environ*. 2023. № 46 (10). P. 2946–2963. <https://doi.org/10.1111/pce.14532>.
- Lisicka W., Fikowicz-Krosko J., Jafra S., Narajczyk M., Czaplewska P., Czajkowski R. Oxygen Availability Influences Expression of *Dickeya solani* Genes Associated with Virulence in Potato (*Solanum tuberosum* L.) and Chicory (*Cichorium intybus* L.) / W. Lisicka et al. *Journal Frontiers in Plant Science*. 2018. № 21 (9). P. 324–337. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00374>.
- Manik S., Pengilley G., Dean G., Field B., Shabala S., Zhou M. Soil and Crop Management Practices to Minimize the Impact of Waterlogging on Crop Productivity. *Journal Frontiers in Plant Science*. 2019. № 10. P. 245–265. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00140>.
- Mansfield J., Genin S., Magori S., Citovsky V., Sriariyanum M., Ronald, P., Dow M., Verdier V., Beer S.V., Machado M.A. Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology. *Journal Molecular Plant Pathology*. 2012. № 13 (6). P. 614–629. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2012.00804.x>.
- Mori K., Beauvoit B., Biais B., Chabane M., Allwood J., Deborde C., Maucourt M., Goodacre R., Cabasson C., Moing A., et al. Central Metabolism Is Tuned to the Availability of Oxygen in Developing Melon Fruit / K. Mori et al. *Journal Frontiers in Plant Science*. 2019. № 10. P. 132–145. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00594>.
- Nawaz M., Sun J., Shabbir S., Khattak W.A., Ren G., Nie X., Bo Y., Javed, Q., Sonne C. A review of plants strategies to resist biotic and abiotic environmental stressors. *Journal Science of The Total Environment*. 2023. № 9. P. 165–185.
- Pan J., Sharif R., Xu X., Chen X. Mechanisms of Waterlogging Tolerance in Plants: Research Progress and Prospects. *Journal Frontiers in Plant Science*. 2021. № 11. P. 78–89. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.627331>.
- Tang G., Zhang C., Ju Z., Zheng S., Wen Z., Xu S., Chen Y., Ma Z. The mitochondrial membrane protein FgLetm1 regulates mitochondrial integrity, production of endogenous reactive oxygen species and mycotoxin biosynthesis in fusarium graminearum. *Journal Molecular Plant Pathology*. 2018. № 19. <https://doi.org/10.1111/mpp.12633>.
- Tian X., Zhang C., Chen L., Zhang F., Li J., Yan F., Dong Y., Feng L. How Does the Waterlogging Regime Affect Crop Yield? A Global Meta-Analysis. *Journal Frontiers in Plant Science*. 2021. № 12. 634898. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.634898>.
- Tromans D. Temperature and Pressure Dependent Solubility of Oxygen in Water: A Thermodynamic Analysis. *Journal Hydrometallurgy*. 1998. № 48. P. 327–342. [https://doi.org/10.1016/S0304-386X\(98\)00007-3](https://doi.org/10.1016/S0304-386X(98)00007-3).
- Weits A., Kunkowska B., Kamps W., Portz S., Packbier K., Nemeček V., Gaillochet C., Lohmann U., Pedersen O., van Dongen T., et al. An apical hypoxic niche sets the pace of shoot meristem activity. *Journal Nature*. 2019. № 569. P. 714–727. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1203-6>.
- Zhou A., Liu J., Tian Y., Chuan J., Hu B., Zou J., Li X. First Report of *Dickeya fangzhongdai* causing soft rot in Orchids in Canada. *Journal Plant Disease*. 2021. № 23. P. 123–144. <https://doi.org/10.1094/PDIS-04-21-0771-PDN>.

References

- Metodychni rekomendatsiyi shchodo provedennya doslidzhen z kartopleyu (2020) [Methodological recommendations for conducting research with potatoes]. Institute of Potato Growing of the National Academy of Sciences of Ukraine. Nemishayev, P. 183 [in Ukrainian].
- Podhayetskyi, A.A. (2017). Intehrovana systema zakhystu kartopli vid khvorob, shkidnykiv i bur'yaniv. Khvoroby ta shkidnyky kartopli, zakhody borot'by [Integrated system of potato protec-

tion from diseases, pests and weeds. Potato diseases and pests, measures to combat them]. Kyiv, 137–155 [in Ukrainian].

Podhayetsky, A.A. (2002). Henofond kartopli, yoho skladovi, kharakterystyka i stratehiya vykorystannya [The potato gene pool, its components, characteristics and usage strategy]. *Kartoplya [Potato]*, Kyiv, 1, 156–198 [in Ukrainian].

Podhayetsky, A.A., & Koval, N.D. (1988). Stvorennya vykhidnoho materialu kartopli, stiykoho proty sukhoyi fuzarioznoyi hnyli [Creation of potato starting material resistant to Fusarium dry rot]. *Kartoplyarstvo [Potato farming]*, 19, 5–9 [in Ukrainian].

Polozhenets, V.M., Markov, I.A., Melnyk, P.O. (1994). Khvoroby i shkidnyky kartopli [Potato diseases and pests]. Zhytomyr: Polissya, P. 200 [in Ukrainian].

Sykalo, O.O., Movchan, O.M., Ustinov, I.D. (2005). Karantynni shkidlyvi orhanizmy [Quarantine pests]. Kyiv, 197–201 [in Ukrainian].

Chechitko, I.P. (2001). Vykorystannya henofondu kartopli dlya stvorennya vykhidnoho selektsiynoho materialu, stiykoho proty sukhoyi fuzarioznoyi hnyli [Using the potato gene pool to create initial breeding material resistant to Fusarium dry rot: dissertation for the candidate of agricultural sciences: 06.01.05. Nemishayev, P. 157 [in Ukrainian].

Berger, A., Boscari, A., Frendo, P., Brouquisse, R. (2019). Nitric Oxide Signaling, Metabolism and Toxicity in Nitrogen-Fixing Symbiosis. *Journal of Experimental Botany*, 70, № 17, 39–55 [in English].

Camy, C., Dreyer, E., Delatour, C., Marçais, B. (2003). Responses of the Root Rot Fungus *Collybia Fusipes* to Soil Waterlogging and Oxygen Availability. *Journal Mycological Research*, 107, 1103–1109. <https://doi.org/10.1017/s095375620300830x> [in English].

Chung, H., Lee, H. (2020). Hypoxia: A Double-Edged Sword During Fungal Pathogenesis? *Journal Frontiers in microbiology*, 11, 111–119. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01920> [in English].

Francl, L.J. (2018). The Disease Triangle: A Plant Pathological Paradigm Revisited. *Plant Health Instr. American Journal of Molecular Biology*, № 8 (2), <https://doi.org/10.1094/PHI-T-2001-0517-01> [in English].

Geigenberger, P. (2003). Response of Plant metabolism to too little oxygen. *Current Opinion Plant Biology*, June, 247–256 [in English].

Geigenberger, P., Fernie, A., Gibon, Y., Christ, M., Stitt, M. (2000). Metabolic activity decreases as an adaptive response to low internal oxygen in growing potato tubers. *Journal of Biological Chemistry*, 381 (8), 723–740. <https://doi.org/10.1515/BC.2000.093> [in English].

Lake, J.A., Wade, R.N. (2009). Plant-Pathogen Interactions and Elevated CO₂: Morphological Changes in Favour of Pathogens. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 60, 231–245. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp147> [in English].

Lee, H.J., Park, J.S., Shin, S.Y., Kim, S.G., Lee, G., Kim, H.S., Jeon, J.H., Cho, H.S. (2020). Submergence Deactivates Wound-Induced Plant Defence against Herbivores. *Journal Communications Biology*, 3, 123–135 [in English].

Leisner, C.P., Potnis, N., Sanz-Saez, A. (2023). Crosstalk and trade-offs: Plant responses to climate change-associated abiotic and biotic stresses. *Journal Plant Cell Environ*, Vol. 46 (10), 2946–2963. <https://doi.org/10.1111/pce.14532> [in English].

Lisicka, W., Fikowicz-Krosko, J., Jafra, S., Narajczyk, M., Czapplewska, P., Czajkowski, R. (2018). Oxygen Availability Influences Expression of *Dickeya solani* Genes Associated with Virulence in Potato (*Solanum tuberosum* L.) and Chicory (*Cichorium intybus* L.). *Journal Frontiers in Plant Science*, 21 (9), 324–337. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00374> [in English].

Manik, S., Pengilley, G., Dean, G., Field, B., Shabala, S., Zhou, M. (2019). Soil and Crop Management Practices to Minimize the Impact of Waterlogging on Crop Productivity. *Journal Frontiers in Plant Science*, 10, 245–265. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00140> [in English].

Mansfield, J., Genin, S., Magori, S., Citovsky, V., Sriariyanum, M., Ronald, P., Dow, M., Verdier, V., Beer, S.V., Machado, M.A. (2012). Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology. *Journal Molecular Plant Pathology*, 13 (6), 614–629. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2012.00804.x> [in English].

Mori, K., Beauvoit, B., Biais, B., Chabane, M., Allwood, J., Deborde, C., Maucourt, M., Goodacre, R., Cabasson, C., Moing, A., et al. (2019). Central Metabolism Is Tuned to the Availability of Oxygen in Developing Melon Fruit. *Journal Frontiers in Plant Science*, 10, 132–145. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00594> [in English].

- Nawaz, M., Sun, J., Shabbir, S., Khattak, W.A., Ren, G., Nie, X., Bo, Y., Javed, Q., Sonne, C. (2023). A review of plants strategies to resist biotic and abiotic environmental stressors. *Journal Science of The Total Environment*, 9, 165–185 [in English].
- Pan, J., Sharif, R., Xu, X., Chen, X. (2021). Mechanisms of Waterlogging Tolerance in Plants: Research Progress and Prospects. *Journal Frontiers in Plant Science*, 11, 78–89. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.627331> [in English].
- Tang, G., Zhang, C., Ju, Z., Zheng, S., Wen, Z., Xu, S., Chen, Y., Ma, Z. (2018). The mitochondrial membrane protein Fg Letm1 regulates mitochondrial integrity, production of endogenous reactive oxygen species and mycotoxin biosynthesis in fusarium graminearum. *Journal Molecular Plant Pathology*, 19. <https://doi.org/10.1111/mpp.12633> [in English].
- Tian, X., Zhang, C., Chen, L., Zhang, F., Li, J., Yan, F., Dong, Y., Feng, L. (2021). How Does the Waterlogging Regime Affect Crop Yield? A Global Meta-Analysis. *Journal Frontiers in Plant Science*, 12, 634898. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.634898> [in English].
- Tromans, D. (1998). Temperature and Pressure Dependent Solubility of Oxygen in Water: A Thermodynamic Analysis. *Journal Hydrometallurgy*, 48, 327–342. [https://doi.org/10.1016/S0304-386X\(98\)00007-3](https://doi.org/10.1016/S0304-386X(98)00007-3) [in English].
- Weits, A., Kunkowska, B., Kamps, W., Portz, S., Packbier, K., Nemeč Venza, Z., Gaillochet, C., Lohmann, U., Pedersen, O., et al. (2019). An apical hypoxic niche sets the pace of shoot meristem activity. *Journal Nature*. 569. pp. 714–717. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1203-6> [in English].
- Zhou, A., Liu, J., Tian, Y., Chuan, J., Hu, B., Zou, J., Li, X. (2021). First Report of *Dickeya fangzhongdai* causing soft rot in Orchids in Canada. *Journal Plant Disease*, 23. <https://doi.org/10.1094/PDIS-04-21-0771-PDN> [in English].

Отримано: 31.01.2025
Прийнято: 17.02.2025