

**Міністерство освіти і науки України
Державний біотехнологічний університет**

В. В. Горяінова, С. В. Станкевич, О. М. Батова, Л. В. Жукова

ЗАГАЛЬНА ФІТОПАТОЛОГІЯ

Житомир – 2023

УДК 632:581.2](075.8)

З-14

*Рекомендовано до видання вченою радою Державного біотехнологічного
університету (протокол № 8 від 11 квітня 2023 р.)*

Рецензенти: **М.М. Доля**, д-р с.-г. наук, професор, завідувач кафедри інтегрованого захисту та карантину рослин, чл.-кор. НААНУ (НУБіП України);
О.В. Гарбар, д-р біол. наук, професор, завідувач кафедри екології та географії ЖДУ ім. І. Франка;
Г.В. Малина, канд. с.-г. наук, доцент, керівник групи з технічної підтримки олійних культур ТОВ «Сингента»

Загальна фітопатологія [Текст] : навч. посібник / В. В. Горяїнова [та ін.] ; Держ. біотехнол. ун-т. - Житомир : ПП "Рута", 2023. - 377, [1] с. : рис. - Бібліогр.: с. 376-377 (27 назв.). – ISBN 978-617-581-599-1

У навчальному посібнику увагу приділено приділено морфології – будові вегетативного тіла та репродуктивних органів, видозміни міцелію, розмноженню – вегетативному, нестатевому, статевому, сучасній систематиці грибів, вказані також види мікологічного матеріалу, що використовуються для лабораторно-практичних занять, їх мікроскопування.

Для підготовки фахівців у аграрних закладах вищої освіти II–IV рівнів акредитації зі спеціальностей «Захист і карантин рослин», «Агрономія», «Біологія» та «Екологія». Може бути корисним фахівцям із захисту рослин, науковим співробітникам і агрономам, викладачам, аспірантам і всім тих, кого цікавить підвищення врожайності сільськогосподарських культур.

УДК 632:581.2] (075.8)

ISBN 978-617-581-599-1

© Державний біотехнологічний університет, 2023
© Горяїнова В. В., Станкевич С. В., Батова О. М., Жукова Л. В., 2023
© Дизайн обкладинки Станкевича С. В., 2023
© ПП «Рута», 2023

ЗМІСТ

ВСТУП	5
1. ФІТОПАТОЛОГІЯ, ЯК НАУКА	7
1.1. Історія розвитку фітопатології	8
2. ХВОРОБИ РОСЛИН І ПРИНЦИПИ ЇХ КЛАСИФІКАЦІЇ	33
2.1. Неінфекційні (непаразитарні) хвороби	33
2.2. Інфекційні (паразитарні) хвороби	40
2.3. Еволюція паразитизму фітопатогенних організмів	41
2.4. Динаміка розвитку та поширення інфекційних хвороб	43
2.5. Патологічний процес у рослин	55
2.6. Ареали та епіфітотії хвороб, їх поширення та шкідливість	61
2.7. Спеціалізація збудників хвороб	66
2.8. Зовнішні ознаки (симптоми) прояву хвороб	67
3. МОРФОЛОГІЯ ГРИБІВ. ГРИБИ, ЯК ЗБУДНИКИ ХВОРОБ РОСЛИН	72
3.1. Будова клітини та вегетативного тіла грибів	73
3.2. Видозміни гіф	77
3.3. Видозміни міцелію грибів	78
3.4. Розмноження грибів. Вегетативне	81
3.5. Репродуктивне розмноження грибів. Нестатеве розмноження	82
3.6. Статеве розмноження грибів	86
3.7. Статеве розмноження сумчастих грибів та базидіальних грибів	88
4. СИСТЕМАТИКА ГРИБІВ	92
4.1. Походження, особливості біології грибів	96
4.2. Царство Protozoa (Грибоподібні протисти)	97
4.2.1. Відділ Mucoromycota (Слизовики)	98
4.2.2. Відділ Plasmodiophoromycota (Плазмодіофорові)	99
4.3. Царство Chromista (Гриби-водорості, або псевдогриби, хромісти)	103
4.3.1. Відділ Oomycota (Оомікота)	103
4.4. Царство Fungi (Справжні гриби)	118
4.4.1. Нижчі (Справжні гриби)	119
4.4.1.1. Відділ Chytridiomycota (Хитрідіоміцети)	119
4.4.1.2. Відділ Zygomycota (Зигоміцети)	124
4.4.1.3. Відділ Ascomycota (Сумчаті гриби, або	130

Аскоміцети)	
4.4.1.4. Відділ Basidiomycota (Базидіальні гриби)	181
4.4.1.5. Відділ Deuteromycota (Дейтеромицети)	215
5. ВІРУСИ, ВІРОЇДИ, МІКОПЛАЗМИ ТА РИКЕТСІЇ	241
5.1. Номенклатура та таксономія фітопатогенних вірусів	241
5.2. Перебіг патологічного процесу при вірусних хворобах	246
5.3. Методи діагностики вірусів	249
5.4. Віроїди	255
5.5. Мікоплазми	258
5.6. Заходи захисту рослин від мікоплазм	260
5.7. Рикетсії	264
6. ХАРАКТЕРИСТИКА ФІТОПАТОГЕННИХ БАКТЕРІЙ	267
6.1. Характеристика фітопатогенних бактерій	267
6.2. Систематика фітопатогенних бактерій	271
6.3. Динаміка інфекційного процесу при бактеріозах	273
6.4. Шляхи проникнення бактерій в рослині	276
6.5. Методи діагностики бактеріозів	279
6.6. Заходи по обмеженню розвитку бактеріозів	280
6.7. Актиномицети	281
7. НЕМАТОДИ – ЗБУДНИКИ ХВОРОБ РОСЛИН	284
7.1. Розповсюдженість і шкідливість паразитичних нематод польових культур	293
8. КВІТКОВІ НАПІВПАРАЗИТИ ТА ПАРАЗИТИ – ЗБУДНИКИ ХВОРОБ РОСЛИН	297
8.1. Систематика, морфологія, біологія та особливості паразитизму	298
9. ПРИНЦИПИ ТА МЕТОДИ ЗАХИСТУ СІЛЬСЬКО-ГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР ВІД ХВОРОБ	304
9.1. Фітосанітарні заходи	305
9.2. Селекційно-насінницький метод	306
9.3. Агротехнічний метод	308
9.4. Фізико-механічний метод	314
9.5. Біологічний метод	316
9.6. Хімічний метод	320
9.7. Карантин рослин	321
ТЕРМІНОЛОГІЧНИЙ СЛОВНИК	324
СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ	376

ВСТУП

Збудники хвороб рослин завдають величезної шкоди сільськогосподарським культурам. Серед них переважна більшість видів належить фітопатогенним грибам (понад 80 %). Втрати врожаю оброблюваних культур від грибних хвороб, залежно від агроєкоресурсів, у різні роки варіюють від 5 до 30 %, а в епіфітотійні – до 50 % і більше.

Науково обґрунтований захист рослин та заходи щодо максимального зниження втрат урожаю ґрунтуються на точній діагностиці шкідливого виду, систематичного положенні, знанні життєвого циклу розвитку гриба, шляхів та способів збереження, поширення, відновлення та динаміки інфекційного процесу. Точна ідентифікація збудника стала можлива з використанням молекулярних методів вивчення грибів. Це призвело до корінних змін у пізнанні структури, систематичного становлення, філогенетичного зв'язку, біології та екології. Новітня молекулярна систематика (геносистематика) дозволяє на генетичному рівні стверджувати про філогенетичні зв'язки таксонів будь-якого рівня. Однак, до теперішнього часу не вироблено єдиного наукового погляду на систематичне положення фітопатогенних грибів. Водночас проблема уточнення систематичного положення збудників фітопатогенів вкрай актуальна як з теоретичної, так і з практичної точок зору.

У більшості сучасних наукових видань робляться спроби викласти систематику з урахуванням міжнародного рівня вирішення даного питання, однак у них відзначаються значні відмінності за структурою систематики, латинською назвою таксонів високого рангу та іншим особливостям.

У навчальному посібнику зроблено спробу викласти уточнену, відповідно до новітніх досліджень, класифікацію грибів. Принципові зміни стосуються класів *Chytridiomycetes*, *Oomycetes* та меншою мірою – вищих справжніх грибів. На думку авторів посібника, така систематика може допомогти студентам орієнтуватися у відмінностях з таксономічних питань мікологічної, ботанічної та фітопатологічної літератури.

Основною метою навчального посібника є поглиблення та закріплення теоретичних та практичних знань з новітньої систематики грибів, їх морфології, циклів розвитку, отримання практичних навичок у визначенні хвороб рослин та біологічному обґрунтуванні заходів щодо захисту сільськогосподарських культур.

До посібника включені розділи з морфології (будова вегетативного тіла та репродуктивних органів, видозміни міцелію), розмноженню (вегетативне, нестатеве, статеве), систематиці грибів, вказані також види мікологічного матеріалу, що використовуються для лабораторно-практичних занять, їх мікроскопування. У книзі наведені оригінальні фотографії найбільш типових відмінних ознак збудників хвороб сільськогосподарських культур з різних царств, відділів, класів грибоподібних, псевдогрибів та справжніх грибів.

1. ФІТОПАТОЛОГІЯ, ЯК НАУКА

Фітопатологія – це наука про хвороби рослин (назва походить від грецьких слів: *phyton* – рослина, *pathos* – хвороба, *logos* – вчення). Предметом фітопатології є хвора рослина у зв'язку з факторами, що викликають хворобу та умовами, що впливають на її розвиток.

Фітопатологію можна розглядати як фундаментальну науку та прикладну дисципліну. Займаючись з'ясуванням причин зниження врожаю, дослідженням біології хворої рослини та вивченням біологічних процесів взаємодії рослини з патогеном і зовнішнім середовищем – фітопатологія виступає як фундаментальна наука. А на етапі застосування відомостей про вплив процесів на зниження врожаю – фітопатологія займається технологічними, прикладними питаннями. Значення фітопатології в тому, що вона обґрунтовує заходи боротьби з хворобами рослин. Розвиток фітопатології як науки привів до виникнення таких галузей знань, як етіологія (вивчає причини виникнення захворювань), фітоімунологія (вивчає стійкість рослин до хвороб), епіфітотіологія (розглядає закономірності прояву хвороб та причини їх масового розвитку).

Завдання фітопатології є вивчення хвороб рослин, викликаних грибами, актиноміцетами, бактеріями, вірусами, віроїдами, мікоплазмовими організмами, квітковими паразитами, нематодами, а також впливом несприятливих факторів навколишнього середовища; розробка різних способів боротьби з хворобами (стійких сортів, прийоми агротехніки, хімічний, фізико-механічний, біологічний методи та карантинні заходи) з метою зведення до мінімуму втрати врожаю.

За своєю суттю фітопатологія – це реакція суспільства на збитки, завдані йому хворобами рослин. Загальні світові втрати від шкідників, хвороб та бур'янів складають: для зернових – 35 %, для картоплі – 32,3 % потенційно можливого врожаю, що становить у грошовому вираженні близько 75 млрд. доларів щорічно. Тільки у США, наприклад, сума збитків, які приносять хвороби рослин, становила три мільярди доларів щорічно.

При масових захворюваннях рослин – епіфітотіях – втрати бувають величезні. Наприклад, епіфітотія фітофторозу – «картопляної чуми» – в 1845–1847 рр. викликала найсильніший голод в Ірландії, де населення харчувалося майже однією картоплею. У результаті близько мільйона ірландців померло від голоду, а два мільйони емігрувало за

океан, до Америки. Наприкінці ХІХ століття країни Латинської Америки вирощували 85 % світового обсягу бобів какао. Однак у 1964 р. його виробництво впало до 20 % через ураження цієї культури хворобами (гниллю плодів та «відьминими мітлами»). У 1970 р. у США епіфітотія південного гелмінтоспориозу кукурудзи призвела до втрат 20 млн. т зерна, а вартість його зросла на 20 %. У 1979 р. ураження тютюну пероноспорозом у США втрати врожаю оцінювалися в 240 млн доларів.

1.1. Історія розвитку фітопатології

Фітопатологія виникла як наслідок необхідності шукати способи порятунку врожаю. Це завдання – збереження рослин, що дають їжу – стояла перед людством з найдавніших часів. Займаючись сільським господарством, людина не могла не звертати уваги на несприятливі явища, які перешкоджають розвитку рослин. Виділяють кілька етапів розвитку фітопатології. Перший, або старий, період історії фітопатології тривав від давнини до середини ХІХ ст. Повідомлення про хвороби рослин та способи боротьби з ними доходять до нас з літературними пам'ятниками Стародавньої Греції та Риму. Відомо, що давньогрецькі землероби страждали від уражень злаків іржею, а винограду – борошнистою россою. У давніх грецьких і римських філософів (Аристотеля, Теофраста, Плінія, Діаскорида, Демокрита та інших) знаходять вказівки на таких хвороб рослин, як іржа, сажка, борошниста роса, рак дерев.

Вважається, що перші згадки про грибів у науковій літературі належать Аристотелю (384—322 рр. до н. е.). Учень Аристотеля Теофраст (370—288 рр. до н. е.) (рис. 1 а, б), названий «батьком ботаніки», ймовірно, перший з античних мислителів спробував систематизувати знання про гриби, відомі в давнину. Він згадує сморчки, трюфелі та печериці, які називає $\mu\acute{o}\kappa\eta\varsigma$, від цього слова пізніше походить одна з наукових назв грибів — лат. *mucetes*, і назва науки мікології. Крім того, в його працях під загальною назвою $\acute{\epsilon}\rho\upsilon\sigma\iota\beta\eta$ (*erysibe*) описані хвороби рослин — борошниста роса та іржа (пізніше збудником першої стали називати латинською *Erysiphe*). Походження цих хвороб античні вчені, звісно, ще не могли пов'язати з грибами, а пояснювали впливом надлишкової вологості. Близько 150 року до н. е. поет, грамастик та лікар Нікандр Колофонський (250—170 рр. до н. е.) (рис. 1 в), вперше розділив гриби на їстівні та отруйні, це вважається початком класифікації грибів.

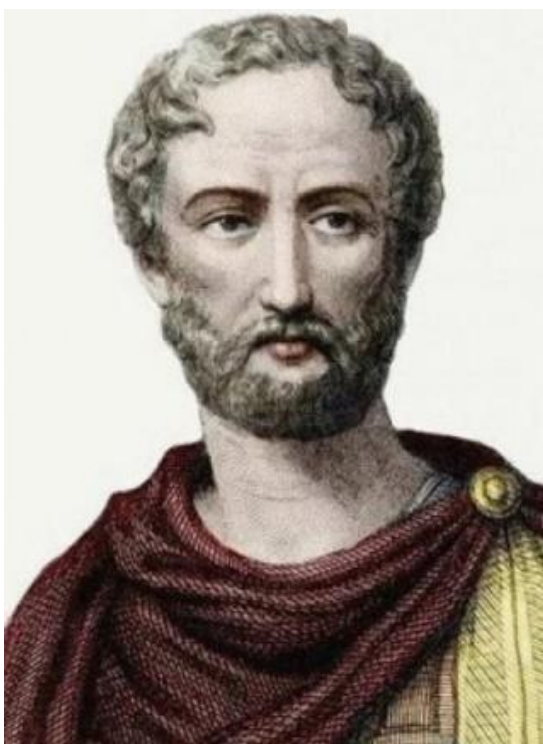


Рис. 1. Давньогрецькі вчені: а) Аристотель (384—322 рр. до н. е.); б) Теофраст (370—288 рр. до н. е.); в) Нікандр Колофонський (250–170 рр. до н.е.)

Більш ґрунтовну класифікацію грибів розробив давньоримський учений Пліній Старший (23–79 рр. н. е.) (рис. 1.2.а) у своїй книзі «Природна історія» («*Historia Naturalis*»). Він розглядав гриби як відособлену групу *Fungi* й виокремлював в її складі низку «видів»: *Fungus laricis* або *Agaricum* (модриновий трутовик *Laricifomes officinalis*, не плутати із сучасним *Agaricus*, печериця), *Fungus porosus* (боровики, моховики тощо), *Fungus ramosus* (рогатикові гриби), *Fungus sambuci* (дрижалка Іудине вуха), *Fungus ophioglossoides* (гриб-дискоміцет *Geoglossum*), *Fungus pulverulentus* (грибидощовики, або

порхавки), *Tubera terrae* (трюфелі), *Pezizae Plinii* (глива) тощо. Так само, як і Нікандр, Пліній поділяв гриби на дві групи: неїстівні й отруйні (*Fungi noxici et perniciosi*) та їстівні (*Fungi esculenti*).

У Стародавньому Римі також робилися описи деяких грибів. Педаній Діоскорид (40–90 н. е.) (рис. 2 б) присвятив грибам два розділи свого твору «Про лікарські речовини» «*De materia medica*». Крім описів їстівних та отруйних грибів, він описує медичне застосування трутовика модринового під назвою *Agaricus*, з тих пір ця назва збереглася у фармакопії (агарик аптечний, лат. *Agaricus officinalis*).



а)



б)

Рис. 2. Давньоримські вчені: а) Пліній Старший (23–79 рр. н. е.); б) Педаній Діоскорид (40–90 н. е.)

У Римській імперії, очевидно, були добре відомі властивості деяких грибів. «Цезарський гриб», який називався *boletus*, згадується в «Сатирикони» Петронія та «Сатирах» Ювеналу (Сатира V). Припускають, що політичних супротивників могли усувати, подаючи їм страви, які готувалися із блідої поганки замість цезарських грибів. Згідно з однією з версій, таким способом було отруєно імператора Клавдія.

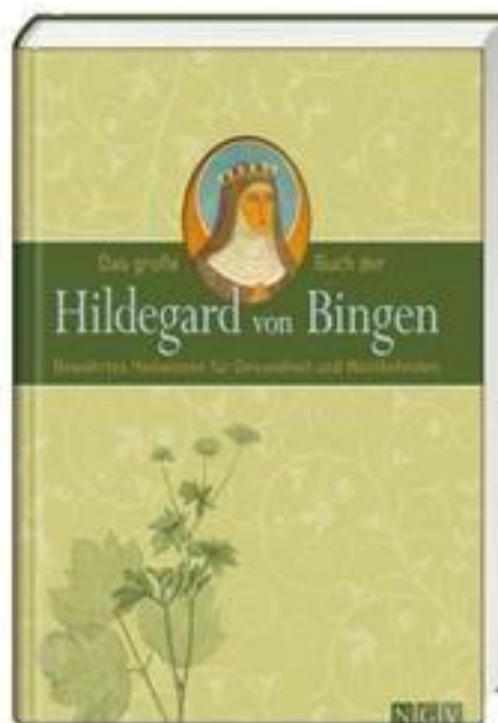
Незважаючи на деякі практичні успіхи у захисті рослин, древні греки та римляни не здогадувалися про паразитарну природу хвороб рослин. Вони вважали, що хвороби – це зміни самої рослини в результаті переродження рослинних тканин під впливом певних умов.

А причиною таких змін був, на їхнє переконання, божий гнів. Оскільки давні землероби вважали, що все земне у владі богів, то для захисту рослин влаштовували жертвопринесення.

Античні вчені не проводили наукових досліджень пов'язані з грибами, а лише коротко описували їх, головним чином як продукти харчування. З падінням Римської імперії занепали й класичні античні науки. Деякі середньовічні автори лише переказували відомості про гриби. Єдина відома оригінальна праця цієї епохи належить німецькій черниці Гільдегарді Бінгенській (1098–1179) (рис. 3 а, б), у її рукописі «Книга про рослини» містяться унікальні для того часу за кількістю та повнотою описи грибів.



а)



б)

Рис. 3. Гільдегарда Бінгенська (1098—1179) (а) та сучасне видання її рукопису «Книга про рослини» (б)

Грибам поклонялися племена ацтеків, про що говорять знахідки кам'яних статуєток грибів (рис. 4 а, б). Наскальні зображення людей грибів також свідчать про поклоніння їм народів, що населяли Сибір.

Проте відомостей про істину природу грибів, їх біологію не було. Виникнення грибів після дощів пов'язували з ударами блискавки. Поява грибів на листях рослин пояснювали впливом роси або продуктів виділення рослин.



Рис. 4. Кам'яні статуетки грибів

З початком епохи Відродження європейськими вченими знову досліджувалися різні групи живих організмів, зокрема й гриби. Їх описи та малюнки беруть свій початок з XVI століття у Німеччині. У «Травнику» (нім. *Kräuterbuch*) Ієроніма Бока (1498–1554) є розділ на 5 сторінках, що містить описи близько 10 шапинкових грибів та трутовиків, описане їх поширення, сезон, вказується їстівність або отруйність та способи приготування грибів.

Ремберт Доденс (1517–1585) (рис. 5 а, б) відомий вчений свого часу, який протягом двох століть служив класичним довідником з ботаніки. Вважав, що гриби складають одну з шести груп рослин, і класифікуються за різними ознаками: формою, токсичністю, сезоном появи.

Сучасника Доденса італійського натураліста П'єра Андреа Чезальпіно (1524–1603) (рис. 5 в) називають основоположником справжнього наукового підходу з вивчення грибів. У праці «Книга (знань) про рослини в XVI столітті» («*De Plantis libri XVI*») Чезальпіно вперше вказав на особливе становище грибів у царстві рослин: – «Серед усіх рослин природа грибів є найбільш специфічною» – «*Fungorum natura inter plantas maxime peculiaris est*».

П. А. Чезальпіно виділив три «класи» грибів – *Tuber*, або *Tartufi* – підземні; *Pezicae* – наземні гриби без ніжки; *Fungi* - шапинкові гриби та трутовики. Останній клас був поділений на 16 «таксонів», найменування яких ґрунтувалися на італійських народних назвах. Наприклад, для трубчастих грибів, які тепер відносяться до порядку болетових, було взято назву *Suilli*, або *Porcini* – «свинячі гриби». У сучасній номенклатурі *Suillus* використовується як назва роду маслюк.



Рис. 5. Вчені епохи Відродження: а) Ремберт Доденс (1517–1585); б) «Травник» Ремберта Доденса; в) П'єр Андреа Чезальпіно (1524–1603)

У другій половині XVI ст. французький натураліст Карл Клузіус (1526–1609) (рис. 6 а, б) зробив вагомий внесок у становлення мікології, як науки. Використовуючи власні збори та матеріали інших дослідників, склав першу систематичну збірку про гриби. Безцінна його колекція, що складається з 221 акварельного малюнка грибів, відома під назвою Кодекс Клузіуса (зберігається у бібліотеці Лейденського університету, у Голландії).



а) б)
Рис. 6. Карл Клузіус (1526–1609) (а) та його «Кодекс Клузіуса»

Через шість десятиліть після першої публікації «Кодексу Клузіуса» в історії мікології відбулася ще одна визначна подія. Відомий винахідник мікроскопа, англійський дослідник природи Роберт Гук (1635–1703) (рис. 7 а, б) вперше описав мікроскопічні гриби. У книзі «Micrographia» (1664) він помістив малюнок «блакитної плісняви» (можливо, *Aspergillus*), а також «іржу троянди» (іржастий гриб *Phragmidium*). Однак Гук обмежився лише поверховим описом виявлених ним структур і не дав їм жодного наукового трактування.

У 1644 році Франциск Стербек (1631–1693) (рис. 8 а, б) опублікував працю під назвою «Theatrum Fungorum», де були точні описи грибів.

Відомий італійський ботанік Пьетро Антоніо Мікелі (1679–1737) (рис. 9 а, б). Випадково залишивши капелюшок гриба на чистому аркуші паперу, П. А. Мікелі виявив, що через деякий час на ньому з'явився геометрично правильний візерунок. Цей дивовижний візерунок повністю повторював розташування пластин на нижній поверхні капелюшка та був утворений чимось, що впало на папір цих пластин. Досліджуючи «пилінки» під мікроскопом, вчений з'ясував, що потрапивши у воду, вони проростають. У 1729 р. Мікелі видав книгу «Nova plantarum genera» – одну з найважливіших робіт для мікології. У цій роботі Мікелі описав 1900 видів рослин та грибів. Також у ній вперше описані такі роди як *Polyporus*, *Mucor*, *Aspergillus*, *Botrytis*, *Clathrus*.

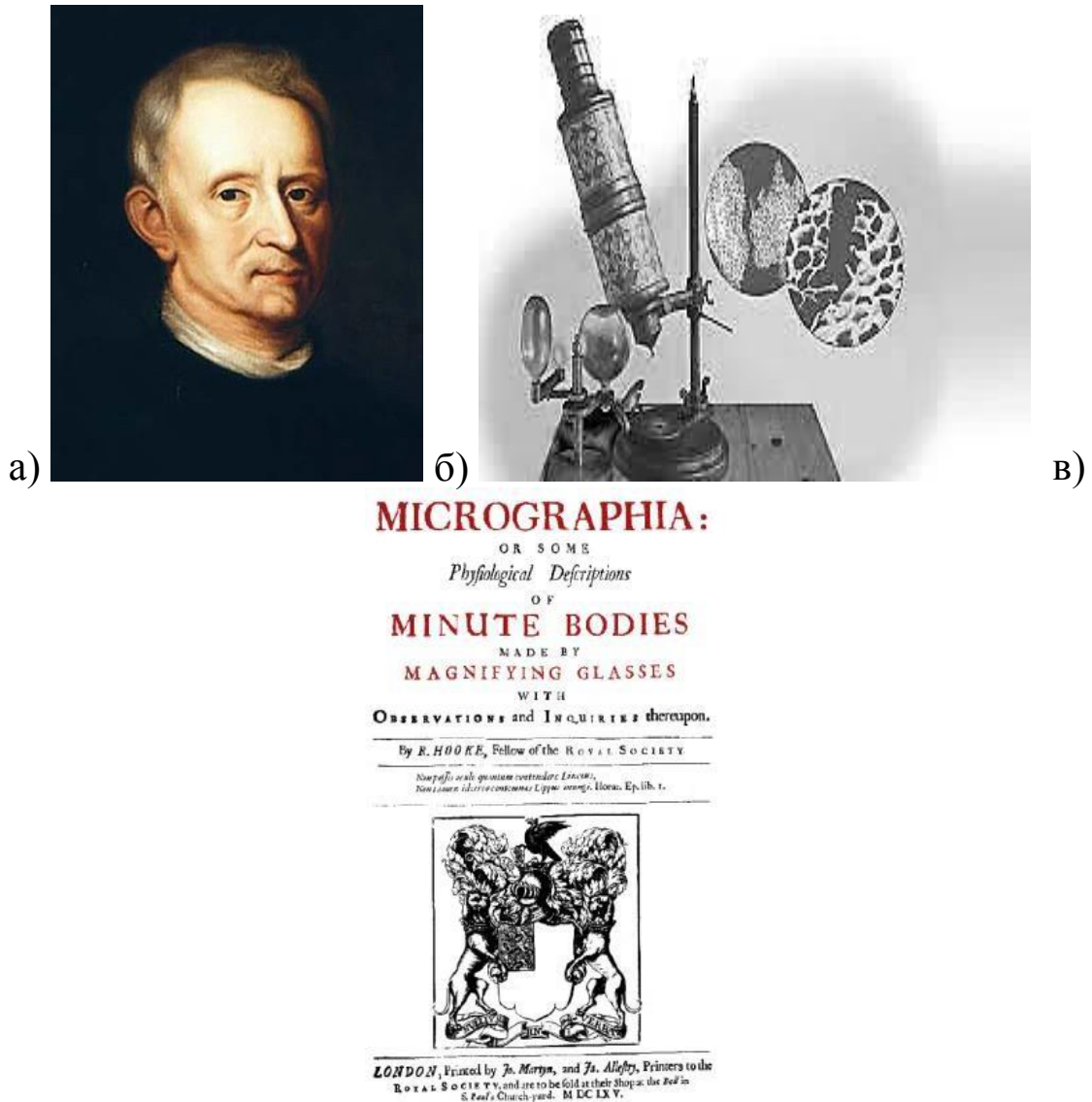


Рис. 7. Роберт Гук (а) (1635–1703), Мікроскоп Гука (б) та Книга Гука (в)

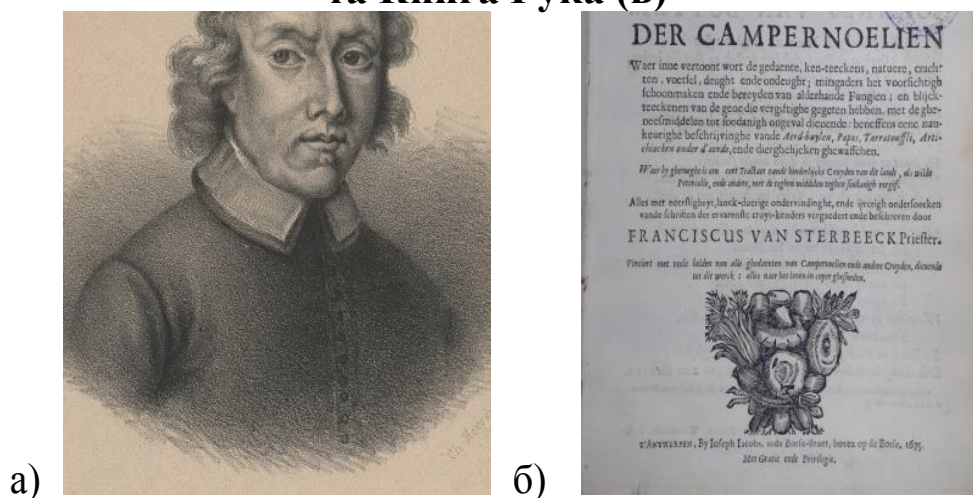


Рис. 8. Франциск Стербек (1631–1693) (а) та його «Theatrum Fungorum» (б)

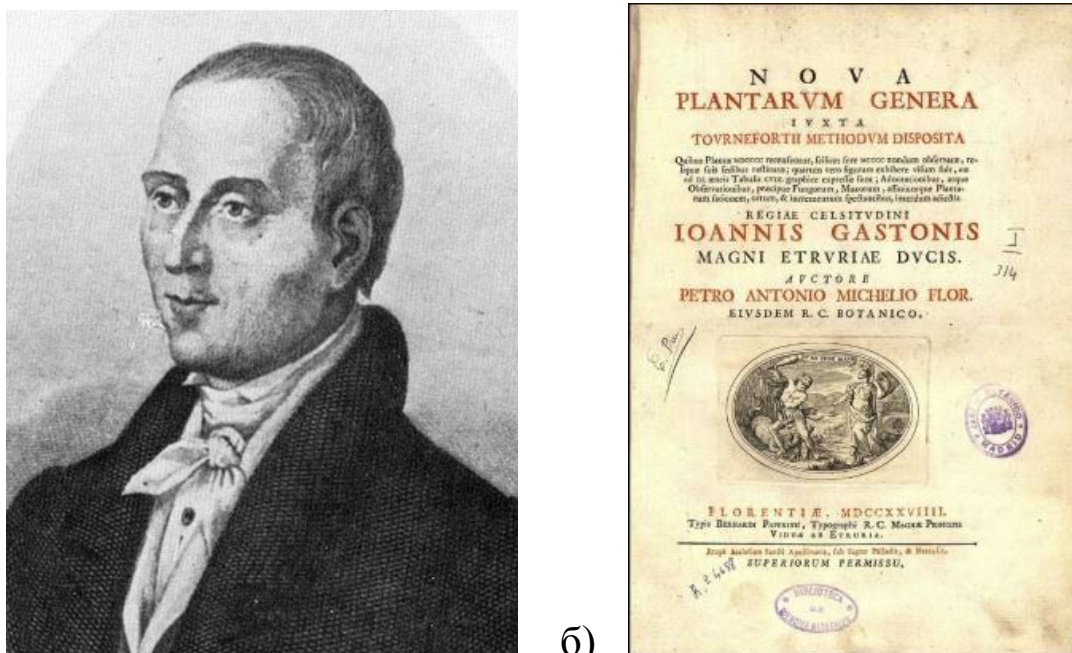


Рис. 9. Пьетро Антоніо Мікелі (1679–1737) (а) та його «Nova plantarum genera» (б)

У XVIII ст. в галузі мікології працювало багато дослідників. Ось найвідоміші з них: голландський енциклопедист Герман Бургава (1668–1738) – професор медицини, ботаніки та хімії Лейденського університету; французький ботанік та мандрівник Жозеф Пітон Турнефор (1656–1708) – член Паризької академії наук; і, звичайно, шведський натураліст Карл Лінней (1707–1778).

Поворотним пунктом у розвитку мікології стали праці Персона і Фріза, які систематизували накопичені до того часу не розрізнені відомості про гриби. Христиан Генріх Персон (1755–1863) – написав книгу «Synopsis methodica fungorum». Еліас Магнус Фріз (1794–1878) – шведський міколог, випустив свою книгу «Systema mycologicum» (рис. 10 а, б, в, г). І зараз для багатьох видів грибів, відомих з давніших часів, але вперше детально описаних у цих книгах, – зберігаються дані Персоном і Фріз назви.

Діяльність Х. Г. Персона та Е. М. Фріза сприяла популяризації мікології. Під їх впливом та за безпосередньої допомоги вчених у багатьох країнах Європи почали зароджуватися власні мікологічні школи.

Ці події не минули й Україну. Невдовзі з'явилися роботи власних українських вчених – Василя Матвійовича Черняєва (1794–1871) (рис. 11 а) з Харківського університету та Іллі Григоровича Борщова (1833–1878) (рис. 11 б), який працював у Київському університеті.



а)

SYNOPSIS METHODICA
FUNGORVM.

SISTENS
ENUMERATIONEM OMNIUM HVC VSQVE
DETECTARVM SPECIERVM, CVM BRE-
VIBVS DESCRIPTIONIBVS NEC NON
SYNONYMIS ET OBSERVATIONIBVS
SELECTIS.

AUCTORE
D. C. H. PERSOON,
SOCIET. REGIAE GOTTING. CORRESP., LINNAEAN.
LONDIN., PHYSIC. GOTTING., JENENS., BEROLIN.,
TIGVRIN. ET SOC. MINERALOG. JENENS.
MEMERO.

PARS PRIMA.
CVM TABVLIS AENEIS.

GOTTINGAE
APVD HENRICVM DIRTERICH.
1801.

б)



в)

SYSTEMA
MYCOLOGICVM,

SISTENS
FUNGORVM
ORDINES, GENERA ET SPECIES,
HVC USQVE COGNITAS,
QUAS

AD NORMAM METHODI NATURALIS
DETERMINAVIT, DISPOSVIT ATQVE
DESCRIPSIT

ELIAS FRIES,
doct. Carol. Altonae,
doct. Caes. Leopold. Carol. Nat. Christianorum,
Reg. Sac. Nat. Caes. Lips., Botan. Resident.,
Physiag. Lond. Membrum.

VOLUMEN I.

LEVIA MUCHE.
Et PRICES HALLERIANA.

г)

Рис. 10. Христиан Генріх Персон (1755–1863) (а) та його «Synopsis methodica fungorum» (б) і Еліас Магнус Фріз (1794–1878) (в) та його «Systema mycologicum» (г)



а)

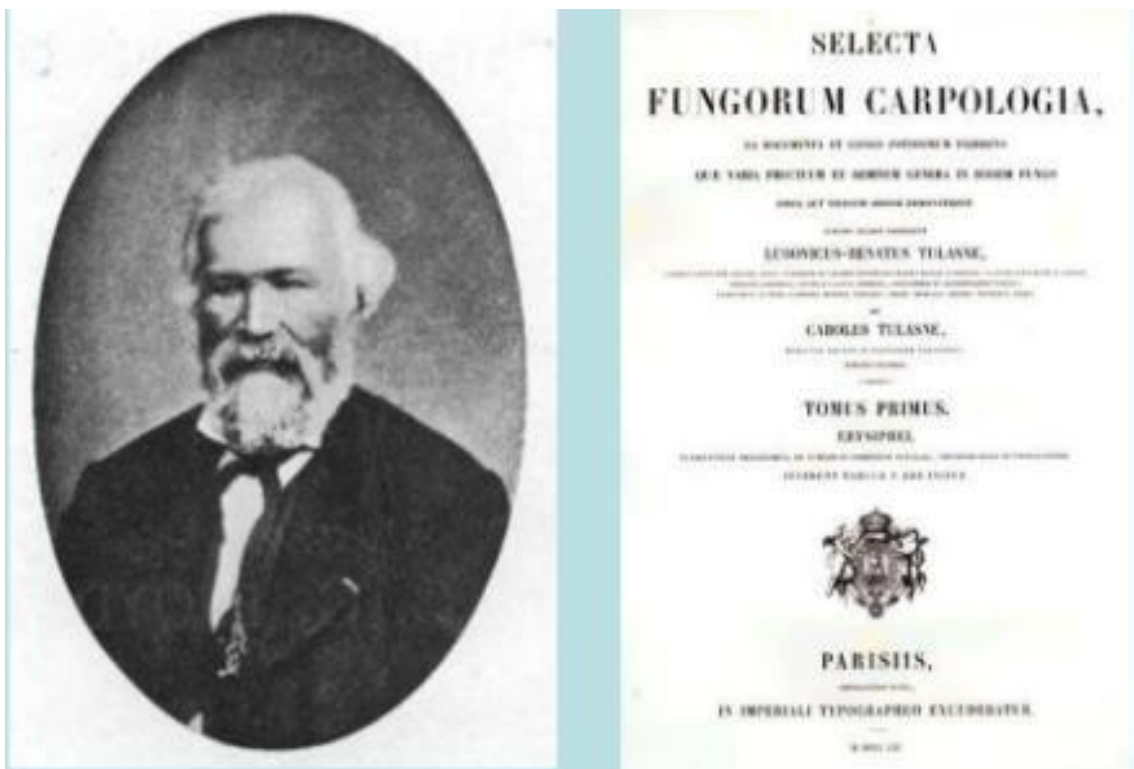


б)

Рис. 11. Українські мікологи Василь Матвійович Черняєв (1794–1871) (а) та Ілля Григорович Борщов (1833–1878) (б)

Другий етап характеризується підйомом у розвитку мікології (з другої половини до кінця ХІХ ст.). Вивчаються онтогенез та філогенез у грибів, що досліджуються цикли розвитку, особливо паразитичних видів. У цей час закладаються наукові основи фітопатології – науки про хворобах рослин. Погляди мікологів спрямовуються на дослідження не лише макроскопічних, а й мікроскопічних грибів. Цей період пов'язаний з роботами видатних вчених – Луї Тюлянь (1815–1885) (рис.12 а), та Шарль Тюлянь (1816–1884) у Франції.

Луї Тюлянь встановив, що явище плеоморфізму притаманне всім групам грибів. Плеоморфізм – наявність різних послідовних спороношень у життєвому циклі грибів. Це відкриття є одним з найбільших у мікології. До цього багато стадій спороношення одного й того виду приймали за різні види. Основним результатом роботи братів Тюлянь стала тритомна праця «Вибрана карпология грибів» («*Selecta Fungorum Carpologia*»), видана впродовж 1861–1865 рр. Ця книга містить точні та естетично цінні ілюстрації, виконані Шарлем Тюлянь.



а) **ис. 12. Луї Тюлянь (1815–1885) (а) і його «Selecta Fungorum Carpologia»(б)**

Генріх Антуан де Барі (1831–1888) (рис. 13) є основоположником експериментальної мікології та по праву вважається «батьком мікології». Він був автором першої філогенетичної класифікації грибів, заснованої на визнанні їх походження від водоростей.



Рис. 13. Генріх Антуан де Барі (1831–1888)

Величезною заслугою Антуана де Барі стало створення великої школи мікологів та фітопатологів, серед яких було багато російських вчених. Вивчення видового різноманіття грибів цього періоду не втратило актуальності, дослідження проводяться в різних куточках земної кулі. В 1853 р. роботу «Про дослідження сажкових грибів», присвячену встановленню циклу розвитку грибів від спори до спори, в якій довів походження спор сажкових та інших фітопатогенних грибів з міцелію, а не з тканин рослини. У 1861 р. де Барі опублікував роботу про картопляну хворобу – фітофторозу – в 1845 та 1847 рр. уразила майже все поля картоплі у Західній Європі. Де Барі виявив збудника хвороби – гриб *Phytophthora infestans* – вивчив його біологію, застосувавши при цьому штучне зараження живої рослини спорами грибів. Користуючись тим самим методом (експериментальним зараженням), де Барі показав, що у іржастих грибів існує складний життєвий цикл, в якому одні стадії розвитку гриба збудника іржі проходять на злаковій рослині, інші – на барбарисі. Де Барі також ввів у науку поняття «гриби паразити» та «гриби-сапротрофи».

Дослідження А. де Барі поклали початок новому, мікологічному напрямку у фітопатології. З цього часу її розпиток був поставлений на експериментальну основу. Фітопатогенні гриби, їхня будова, особливості розвитку, класифікація стали головним предметом досліджень фітопатологів.

Михайло Степанович Воронін (1838–1903) видатний ботанік, альголог, міколог та фітопатолог, автор ряду досліджень онтогенезу та екології грибів. Одним із перших описав азотфіксуючі бульбочкові бактерії бобових, паразитизм мікроскопічних грибів на водоростях, збудника хвороби кіли капусти, соняшника.

Дослідження грибів у ХХ столітті насамперед стали експериментальними, хоча значущість гербарної справи теж не варто недооцінювати.

П'єтро Андреа Саккардо (1845–1920) (рис. 14 а), узагальнив накопичений матеріал, який описав усі відомі до цього часу види грибів земної кулі. У 25 томах було представлено відомості про 74 323 види. Перевести дослідження життєвого циклу грибів на якісно новий рівень зміг учень А. де Барі, німецький міколог Оскар Брефельд (1839–1925) (рис. 14 б). Він уперше застосував для грибів тверді поживні середовища, що їх перед тим винайшов видатний мікробіолог Роберт Кох (1843–1910).



а)



б)

Рис. 14. П'єтро Андреа Саккардо (1845–1920) (а) та Оскар Брефельд (1839–1925) (б)

Найбільш видатним вченим був професор Артур Артурович Ячевський (1863–1932) (рис. 15 а, б) який завоював світову популярність своїми численними працями з мікології та фітопатології досліджував видове різноманіття грибів, іржастих та борошнисторосяних грибів, бактеріальних та вірусних хвороб рослин. Основні його праці присвячені систематиці та філогенії грибів.



а)



б)

Рис. 15. а) Артур Артурович Ячевський (1863–1932); б) Визначник грибів (1897)

Ячевський є автором першого слов'яномовного визначника грибів (1897). Відома велика організаторська діяльність А. А. Ячевського. У 1902 р. у Петербурзі створена Центральна ботанічна станція, 1907 р. – Бюро з мікології та фітопатології при Міністерстві сільського господарства, відділ мікології та фітопатології (згодом лабораторія мікології ім. А. Ячевського) при Інституті дослідної агрохімії. Під керівництвом А. А. Ячевського регулярно видавалася збірка «Матеріалів з мікології та фітопатології». Будучи професором вищих навчальних закладів у Петербурзі, він був відомий своєю активною просвітницькою діяльністю.

З огляду праць А. А. Ячевського, можна з впевненістю сказати, що він є одним з основоположників мікології і фітопатології.

Івановський Дмитро Йосипович (1864–1920) (рис. 16) знаний фізіолог рослин та мікробіолог. У 1892 р. відкрив віруси – нові патогени рослин і започаткував нову галузь науки – вірусологію. Роботи у області вірусології дали йому світове визнання.



Рис. 16. Івановський Дмитро Йосипович (1864–1920)

З появою його робіт стало відомо, що крім грибів збудниками хвороб рослин є бактерії та віруси та таким чином, фітопатологія стає комплексною наукою. Став переважати етіологічний напрям у фітопатології, тобто вивчалися не стільки хвороби рослин, а їх збудники.

Володимир Андрійович Траншель (1868–1941) (рис. 17) займався в основному вивченням біології іржастих грибів, які були зібрані ним

особисто або входили до численних колекцій. Він запропонував метод дослідження різногосподарства іржастих грибів, що нині використовується у всьому світі.



Рис. 17. Володимир Андрійович Траншель (1868–1941)

Класичним мікологом, який працював в Україні на рубежі століть, був харківський вчений Андрій Олександрович Потебня (1870–1919) (рис. 18 а, б), син відомого філолога Олександра Опанасовича Потебні, ім'я якого носить Інститут мовознавства НАН України. Андрій Потебня опублікував чимало цінних робіт. Серед них слід зазначити такі роботи: «Fungiim perfecti Південної Росії» (1900), Мікологічні нариси. I. Рух плазми в гіфах грибів. II. Мікроміцети Курської та Харківської губерній» (1907), «Матеріали до мікологічної флори Курської та Харківської губерній» (1910), «Грибні симбіонти» (1912) та інші.

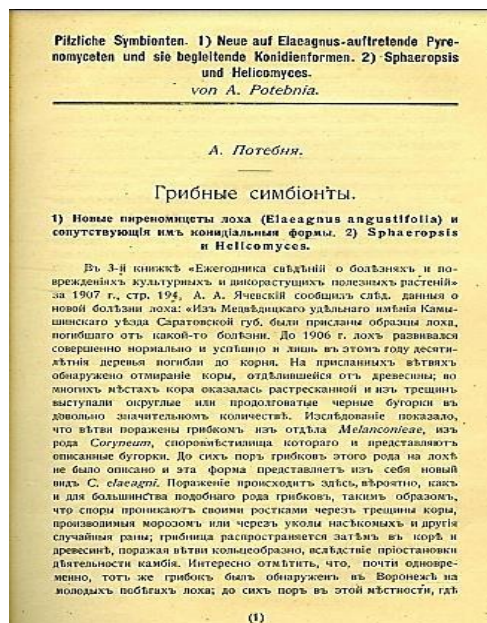
Найбільш характерною рисою робіт А. О. Потебні було експериментальне встановлення генетичних зв'язків між різними формами грибів шляхом вивчення розвитку. Одним із перших він встановив філогенетичний зв'язок між статевими та нестатевими формами грибів.

Кінець XIX – початок XX ст. стали періодом зародження цитології грибів. У ці роки у грибів були виявлені ядра й хромосоми, встановлена різноманітність типів джгутикових апаратів. На гриби звертають увагу не тільки мікологи, а й фізіологи рослин, вивчали вони різні фізіологічні процеси (дихання, бродіння, метаболізм). Багато

досліджень носять екологічний характер, оскільки в ході їх з'ясовувалося вплив факторів середовища на онтогенез грибів. З розвитком техніки з'являється можливість вивчення клітин грибів, її хімічного складу.



а)



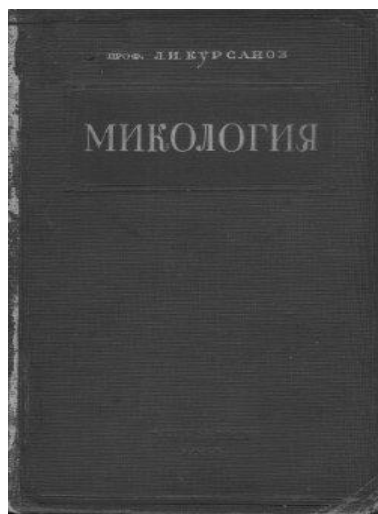
б)

Рис. 18. а) Андрій Олександрович Потебня (1870–1919) та його наукова праця «Грибні симбіонти» (1912) б)

Лев Іванович Курсанов (1877–1954) (рис. 19 а, б) досліджував морфологію та цитологію грибів, головним чином іржастих, паразитичних взаємовідносин грибів та рослин-господарів. Ним було впроваджено цитологічний метод в мікологію. Його підручник «Мікологія» досі популярний серед мікологів.



а)



б)

Рис. 19. Лев Іванович Курсанов (1877–1954) та його «Мікологія» (1933) б)

Микола Олександрович Наумов (1888–1959) (рис. 20 а, б), учень Ячевського, продовжив вивчення мікобіоти різних регіонів Європи,

Середньої Азії, Алтаю, Далекого Сходу. У результаті експедицій зібрав велику мікол. колекцію, зокрема описав 25 нових родів і понад 200 нових видів грибів.

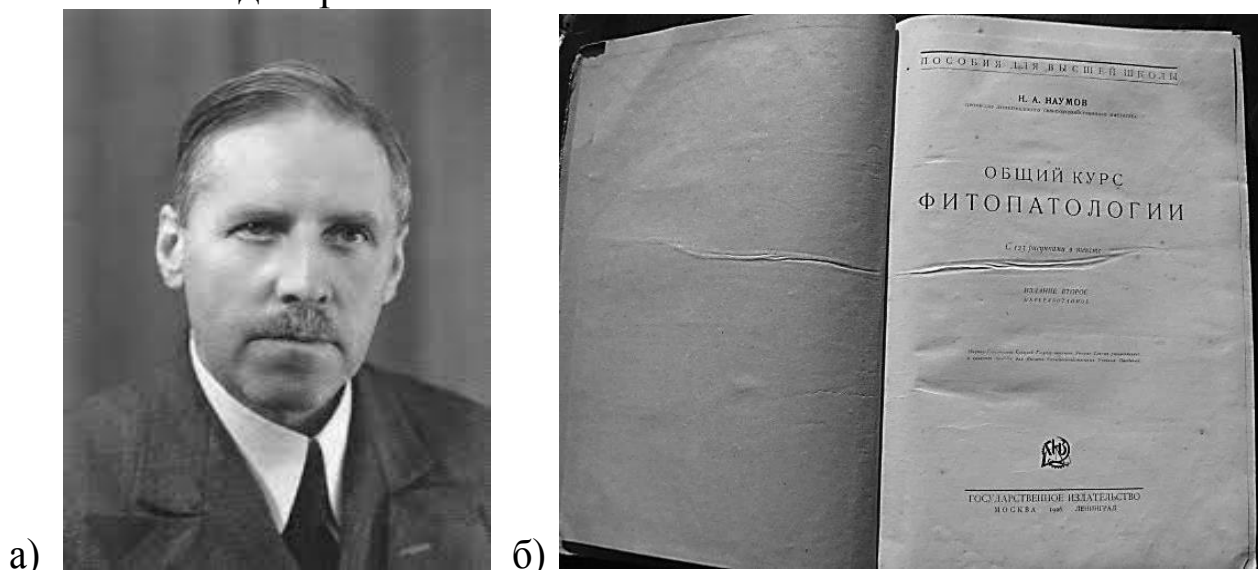


Рис. 20. Микола Олександрович Наумов (1888–1959) (а) та його «Курс загальної фітопатології» (1926) (б)

Відомі дослідження вченого з фітопатології, були присвячені явищам і проблемам паразитизму, імунітету, закономірності поширення хвороб рослин та механізму дії фунгіцидів.

Особливо велику роль у становленні лісової фітопатології, як окремої галузі знань, відіграли роботи видатного ученого професора Степана Івановича Ваніна (1890–1951) (рис. 21), якого вважають засновником лісової фітопатології.



Рис. 21. Степан Іванович Ванін (1890–1951)

Коло наукових інтересів С. І. Ваніна було дуже широким: хвороби деревних порід, методика фітопатологічних досліджень,

хвороби насіння лісових порід, морфо- і біологія домових грибів, вивчення фізико-морфологічних особливостей деревини на початкових стадіях гниття, вплив фітонцидів і антибіотиків на розвиток грибів і багато інших.

А. А. Ячевський за участю С. І. Ваніна в 1920 р. відкрив кафедру лісової фітології в Петроградському лісовому інституті, що стало поштовхом до створення кафедр, кабінетів, відділів фітопатології в інших вузах і науководослідних установах.

У 30-х роках з появою праць С. І. Ваніна та А. А. Юницького почався екологічний етап розвитку лісової фітопатології. Дослідники тепер вивчають не тільки збудників хвороб, а й хвору деревну рослину з урахуванням факторів зовнішнього середовища, типу умов місцезростання, умов поширення інфекції і та ін.

Тимофій Данилович Страхов (1890–1960) (рис. 22) один із організаторів справи захисту рослин в Україні. Доктор біологічних наук, професор, член-кореспондент АН України, почесний академік ВАСГНІЛ, заслужений діяч науки України.



Рис. 22. Тимофій Данилович Страхов (1890–1961)

У 1909 р. закінчив природниче відділення фізикоматематичного факультету Харківського університету. Був організатором Українського інституту захисту рослин у 1930 р., першого у Світі факультету захисту рослин (1930 р.) і кафедри фітопатології Харківського сільськогосподарського інституту (1924 р.), відділів фітопатології в Українському інституті прикладної ботаніки (1928 р.), УкрНДІ захисту рослин (1930 р.), Інституті біології Харківського

університету імені В.Н. Каразіна (1944 р.), Інституту генетики і селекції АН України. Працював завідувачем кафедри фітопатології (1932–1956), деканом факультету захисту рослин Харківського сільськогосподарського інституту ім. В.В. Докучаєва (1932–1951), завідувачем відділу фітопатології Інституту генетики і селекції АН УРСР (1944–1956). У 1920–1925 рр. створив мережу спостережних фітопатологічних пунктів. Страхов першим запропонував метод ранньої діагностики ступеня стійкості сортів проти сажкових хвороб, розробив десорбційно-газовий метод боротьби із сажковими хворобами зернових культур. Є засновником наукового напрямку вивчення хворої рослини в усіх його взаємозв'язках: рослина–патоген–живитель. практиці Розробив і впровадив у виробництво комбіновану шкалу оцінки імунологічних властивостей сортів. Підсумком його фундаментальних досліджень є створення теорії фізіологічного імунітету рослин до інфекційних захворювань.

Едуард Едуардович Гешеле (1900–1978) (рис. 23) видатний вчений-фітопатолог. Вперше розробив теорію та методику удосконалення методів фітопатологічної та ентомологічної оцінки в селекції рослин. Оpubліковано понад 180 наукових робіт.



Рис. 23. Гешеле Едуард Едуардович (1900–1978)

Одним із засновників експериментальної мікології в Україні був Микола Макарович Підопличко (1904–1975) (рис. 24), який створив у 1934 р. відділ експериментальної мікології в Інституті мікробіології та вірусології імені Д. К. Заболотного НАН України.

Вчений та його учні встановили причини невідомої хвороби коней, яку викликав токсин гриба стахіботріс внаслідок використання

соломи, ураженої токсичною формою гриба. Вони також отримали з гриба один із перших антимікробних препаратів – Мікроцид.



Рис. 24. Микола Макарлович Підопличко (1904–1975)

Найближчим соратником і помічником Підопличка була Віра Йосипівна Білай (1908–1994) (рис. 25), яка продовжила вивчення грибів, що утворюють токсини, що пошкоджують харчові та кормові продукти, чим спричиняють захворювання людини та тварин, зокрема фузаріотоксикоз, а також призводять до руйнування промислових речовин.



Рис. 25. Віра Йосипівна Білай (1908–1994)

В. Й. Білай – одна із співавторів винайденого нового антибіотика «Мікроцид», за широке впровадження якого в медичну практику в

1952 р. їй було присуджено Державну премію СРСР. Велике значення для народного господарства країни також мало впровадження ферменту глюкооксидази, яка зараз активно використовується, наприклад, в хлібопекарській промисловості.

Видатний український вчений у галузі фітопатології Володимир Федорович Пересипкін (1914–2004) (рис. 26). У 1936 р. закінчив факультет захисту рослин Харківського сільськогосподарського інституту та працював лаборантом кафедри фітопатології, а згодом асистентом. У 1937–1940 роках навчався в аспірантурі й захистив кандидатську дисертацію. За своє життя вчений зробив значний внесок у вчення про імунітет, агротехнічні та хімічні методи захисту рослин. Наукові дослідження відображені в понад 300 працях, серед яких «Сільськогосподарська фітопатологія», «Хвороби зернових культур», «Атлас хвороб польових культур».



Рис. 26. Володимир Федорович Пересипкін (1914–2004)

Академік В. Ф. Пересипкін у 1960 р. разом з Й. Т. Покозієм створив факультет захисту рослин в Українській сільськогосподарській академії (нині НУБіП України) і залишив після себе велику фітопатологічну школу.

Великим досягненням у вивченні грибів України стало завершення робіт колективом лабораторії мікології Інституту ботаніки АН УРСР (С. Ф. Морочковський, М. Я. Зерова, І. О. Дудка,

М. Ф. Сміцька, Г. Г. Радзієвський, за редакцією Д. К. Зерова) п'ятитомним «Визначником грибів України».

Із теоретичних проблем, над якими в цей період працювали фітопатологи були: систематика грибів; філогенез грибів і бактерій; еволюція паразитизму у грибів та бактерій; внутрішньовидова мінливість і різновидність у грибів і бактерій; генетика імунітету; роль і механізм захисних реакцій у рослин; вивчення нових патогенів рослин; імунізація рослин; вакцинація рослин; вивчення фітопатогенних вірусів; теорія прогнозів і причин епіфітотій.

У вивченні цих питань фітопатології значний вклад внесли видатні українські вчені академік УААН М.М. Кирик та І.Л. Марков.

Микола Миколайович Кирик (1937) видатний вчений, професор, академік (рис. 27). Значна частина робіт вченого присвячена вивченню теоретичних і практичних питань етіології й патогенезу хвороб зернобобових культур, біологічних властивостей збудників, природи імунітету та розробці захисних заходів. Теоретично обґрунтовано й експериментально досліджено механізм дії протруйників насіння на мікробіологічні процеси ґрунту та розвиток сходів.



Рис. 27. Кирик Микола Миколайович

Розроблені за його участю системи захисту зернобобових культур та методики фітопатологічного моніторингу найбільш шкідливих хвороб зернобобових культур використовуються у селекційних центрах і пунктах сигналізації й прогнозу України та країн СНД. Вченим створено наукову школу з питань фітопатології та імунітету рослин. Під його керівництвом підготовлено 7 докторських дисертацій та 26 кандидатських. Опубліковано понад 350 наукових праць,

співавтор 12 монографій та книг, 34 авторські свідоцтва, патенти на винаходи. Співавтор 9 сортів сільськогосподарських культур, які включено до Реєстру.

Іван Лукич Марков (1941) один із провідних аграрних фахівців країни, кандидат біологічних наук, професор НУБіП України (очолював кафедру фітопатології ім. В. Ф. Пересипкіна) (рис. 28).



Рис. 28. Іван Лукич Марков

З-під його пера виходять нові підручники та книги, присвячені фітопатології. Опублікував понад 400 праць, в т. ч. 35 навчально-методичних розробок та 8 типових програм навчальних дисциплін.

Видатний вчений та педагог, професор-фітопатолог зі світовим ім'ям – консультант у галузі фітопатології відомих провідних фірм і фермерських господарств.

Одним із найяскравіших представників харківської школи фітопатологів був Василь Карпович Пантелєєв (1942–2006 рр.) (рис. 29). Доктор біологічних наук, професор кафедри фітопатологій ХНАУ ім. В.В. Докучаєва. У 1974 р. успішно захистив кандидатську дисертацію «Імунологічні особливості проявлення і успадкування реакції надчутливості пшениці до збудника бурої листової іржі».



Рис. 29. Василь Карпович Пантелєєв (1942–2006)

Це була одна з перших наукових робіт, присвячена вивченню генетики імунітету рослин на рівні ідентифікації генів стійкості. Результати 25-річних наукових досліджень було узагальнено в докторській дисертації «Імунологічні основи створення стійких до *Ruscinia recondite* Rob. et Desm. f. *sp. tritici* Erikss сортів пшениці в Україні», яку вчений захистив у 2002 р. За період наукової і педагогічної діяльності опублікував понад 100 наукових і навчально-методичних праць. У 2002–2006 рр. В. К. Пантелєєв працював директором першого у Світі Науково-дослідного інституту фітосанітарного моніторингу ХНАУ ім. В. В. Докучаєва.

Контрольні запитання до розділу 1:

1. Перший етап розвитку фітопатології – морфологічний. Роботи А. Тіллета, як попередників паразитарного напрямку у фітопатології.
2. Другий етап розвитку фітопатології – мікологічний. Роботи братів Тюлян, А. де Барі, М.С. Вороніна – їх роль у дослідженнях про паразитичність грибів.
3. Третій етап розвитку фітопатології – комплексний. Дослідження А. А. Ячевського, А. С. Бондарцева, А. Л. Курсанова, І. Еріксона, П. Саккардо Т. Д. Страхова та ін.
4. Сучасні вчені мікологи-фітопатологи.

2. ХВОРОБИ РОСЛИН І ПРИНЦИПИ ЇХ КЛАСИФІКАЦІЇ

Під хворобою рослин слід розуміти стан рослинного організму, що виникає та мінливо розвивається під дією хвороботворних агентів, факторів навколишнього середовища та проявляється у вигляді порушення його анатомо-морфологічної структури, фізіолого-біохімічних функцій, продуктивності та навіть загибелі.

Існує декілька принципів класифікації хвороб рослин.

1. За причинами їх виникнення (етіологією) – неінфекційні (непаразитарні – пов'язані з дією несприятливих абіотичних факторів навколишнього середовища) та інфекційні (паразитарні) – виникають під дією біотичних факторів (збудників), якими можуть бути гриби, бактерії, віруси, віроїди, фітоплазми, рикетсії, квіткові паразити і напівпаразити.

2. За віком або фазою розвитку рослин (хвороби рослин, проростків, дорослих рослин).

3. За місцем прояву: місцеві (локальні) – уражують окремі органи: листки, стебла, квітки, плоди, корні; загальні (дифузні) – уражують всю рослину: хлороз, різні види деформацій, загальне пригнічення росту тощо.

4. За тривалістю перебігу хвороби: гострі (розвиваються швидко) й хронічні (розвиваються на рослині повільно, іноді впродовж ряду років).

5. За культурами або групами культур (хвороби зернових, технічних, овочевих, плодових, ягідних культур тощо).

2.1. Неінфекційні (непаразитарні) хвороби

Нормальний перебіг процесів обміну речовин у рослин певною мірою залежить від забезпеченості їх умовами життя. Невідповідність умов навколишнього середовища вимогам рослин спричинює до порушення у них обміну речовин і призводить до розвитку патологічних процесів.

Неінфекційні хвороби не передаються від хворих рослин або їх решток до здорових. Однак вони в значній мірі ослаблюють рослинні організми, що знижує їх стійкість до інфекційних хвороб.

Причиною неінфекційних хвороб є абіотичні фактори: нестача або надлишок елементів живлення, несприятливі умови температури,

вологості та освітленості, забруднення навколишнього середовища, іонізуючі випромінювання.

Для боротьби з неінфекційними хворобами застосовують: культивуацію стійких сортів; створення високих агрофонів; використання підживлень; ведення правильних сівозмін; дотримання оптимальних строків сівби, способів сівби, глибини загортання насіння, ширини міжрядь, строків збору урожаю тощо.

Нестача елементів живлення. Однією із основних умов нормальної життєдіяльності рослин і продуктивності є забезпеченість їх необхідними елементами живлення. Відсутність або нестача у ґрунті певного елемента живлення може спричинити до суттєвих порушень росту та розвитку рослин.

Нестача азоту. Загальною ознакою азотного голодування рослин є відставання їх у рості і поява блідо-зеленого або жовто-зеленого забарвлення (хлороз). Воно проявляється по різному у різних культур. Зокрема, у рослин картоплі спостерігається загальне пригнічення росту, слабкий ріст пагонів, блідо-зелене забарвлення листків. У капусти нестача азоту призводить до утворення дрібних листків, блідо-зеленого їх забарвлення, яке поступово переходить, починаючи з нижніх, у рожеве та пурпурне. При нестачі азоту кушніння озимих зернових слабке або взагалі відсутнє, листки дрібні, стебла короткі і тонкі, колос і зерна дрібні, спостерігається завчасне дозрівання. Цвітіння у більшості плодових і ягідних культур слабке, молоді зав'язі передчасно опадають, плоди дрібні, часто спостерігається раннє опадання листя.

Нестача азоту найбільш інтенсивно проявляється за умов високої вологості ґрунту після рясних тривалих дощів, коли легкорозчинні азотні сполуки вимиваються з поверхневих шарів ґрунту у більш глибокі. Крім того, азотне голодування посилюється за умов тривалої прохолодної або жаркої посушливої погоди, коли у ґрунті уповільнюються процеси нітрифікації.

При перших ознаках азотного голодування необхідно провести підживлення аміачною селітрою, пташиним послідом.

Нестача фосфору затримує ріст і розвиток рослин. Різко послаблюється ріст пагонів, коренів, особливо репродуктивних органів. Листки утворюються дрібні, забарвлення їх стає темно-зеленим з синюватим відтінком.

На зернових культурах спостерігається слабке кушніння, або воно повністю відсутнє. Листки набувають червоно-фіолетового

забарвлення. При нестачі фосфору у цукрових буряків молоді листки ростуть слабо, вони дрібні, краї нижніх листків стають темно-коричневими, чорними, згодом вони відмирають. У картоплі фосфорне голодування призводить до ослаблення росту кущів, листки набувають темно-зеленого забарвлення, відходять від стебла під гострим кутом. На м'якоті бульб з'являються іржаві плями (іржава плямистість). У капусти ознаки нестачі фосфору схожі з ознаками азотного голодування.

Для боротьби з фосфорним голодуванням практикують внесення суперфосфату, фосфоритного борошна, тощо.

Нестача калію проявляється в першу чергу на більш старих листках. Спочатку вони жовтіють, згодом краї їх відмирають (краєлистий некроз). Забарвлення листків, як правило, темно-зелене, з синюватим відтінком. У рослин буряків листки, разом з тим, стають зморшкуватими, по їх краях з'являється зеленувато-жовта смужка, яка поступово набуває коричневого або бурого забарвлення. У картоплі листки стають темно-зеленими, куполоподібними, зморшкуватими. Між жилками і ближче до країв на них з'являються дрібні коричневі плями.

При нестачі калію у яблуні листки набувають темно-зеленого забарвлення, їх краї, починаючи з верхівки, жовтіють, згодом стають сірими, коричневими або бурими.

При появі перших ознак нестачі калію необхідно провести підживлення рослин хлористим калієм, сульфатом калію, попелом.

Нестача кальцію призводить до пошкодження і відмирання верхівкових бруньок, спостерігається розетковість дрібних листків, надмірне розгалуження коренів. У капустяних культур нестача кальцію проявляється у вигляді хлорозу листків, появи по їх краях білих смуг. У буряків і картоплі краї листків закручуються догори. У помідорів спостерігається втрата тургору, у кісточкових плодів культур – виділення камеді.

Нестача заліза спричинює хлороз плодів і ягідних культур, що супроводжується суттєвим порушенням обміну речовин. В хлорозних листка знижується інтенсивність фотосинтезу та його якісна спрямованість (зменшується вміст сухої речовини, зростає вміст вільної води), зростає осмотичний тиск клітинного соку, знижується транспірація і активність багатьох ферментів.

Для боротьби з хлорозом практикують внесення у ґрунт залізного купоросу, хелатів заліза в кінці серпня – на початку жовтня, коли

відбувається активний ріст всмоктуючих коренів. З лікувальною метою хлорозні дерева обприскують під час вегетації (в період найвищого листкоутворення) солями заліза 2...3 рази.

Нестача марганцю спричинює міжжилковий хлороз, часто – плямистість листків. Жилки листків залишаються зеленими, що надає листкам строкатого забарвлення.

Нестача цього мікроелементу у різних культур проявляється по-різному. Зокрема, у вівса листки набувають сіруватого з коричневим відтінків. У картоплі на листках вздовж жилок з'являються дрібні темно-коричневі плями. У буряків листки набувають форми трикутника, їх краї закручуються догори.

Дефіцит марганцю попереджають внесенням в ґрунт сірчанокислового марганцю або обприскуванням рослин 0,2...0,5 % розчином сірчанокислового марганцю (в період спокою бруньок плодкових дерев можна обприскувати 5% розчином).

Нестача міді проявляється на осушених торф'яних ґрунтах. Рослини відстають у рості, стеблуння затримується, часто спостерігається хлороз молодих листків, втрата тургору, кінчики листків біліють, затримується формування насіння. Найбільш уразливі від мідного голодування зернові культури – пшениця, овес, ячмінь.

Нестача цинку спричинює вкорочення міжвузля, пожовтіння, асиметрію та плямистість листків. Цинкове голодування особливо позначається на плодкових культурах. На яблуні хвороба проявляється у вигляді розетковості та дрібнолистковості, суховершинності та загибелі дерев. У кісточкових культур спостерігається потворна деформація плодів і дрібноплідність, у кукурудзи – верхівки рослин стають білими. Цинковий дефіцит найбільше спостерігається на карбонатних ґрунтах з рН 7 і більше.

Надмірне азотне удобрення, велика кількість гною та фосфору також можуть викликати цинковий дефіцит.

Нестача бору призводить до відмирання верхівкових бруньок (конусу наростання) у помідорів, і тютюну, верхівок стебла і вузьколистості у льону, у буряків – до загнивання верхньої частини коренеплоду („гниль сердечка”), у плодкових – до опробковіння плодів, хлорозу молодих (верхівкових) листків.

При борному голодуванні в ґрунт вносять борат магнію, бормагнієві добрива, рекомендується позакореневе підживлення розчином борної кислоти.

Надлишок поживних елементів. Надлишок азоту спричинює до інтенсивного наростання вегетативної маси рослин, затримки формування репродуктивних органів, подовження періоду вегетації, зниженню стійкості до хвороб і несприятливих факторів навколишнього середовища.

Надлишок калію може призводити до завчасного дозрівання, однак рослини при цьому низькорослі, плоди утворюються дрібні. Надлишок міді може спричинити затримку росту та навіть загибель рослин.

Високий вміст у ґрунті кальцію знижує доступність для рослин марганцю, заліза та інших мікроелементів. Надлишок бору спричинює некрози, затримку росту і навіть загибель рослин.

Типовою ознакою надлишку поживних елементів часто є утворення *фасціацій* – розростання пагонів і гілок, перетворення їх у пласкі ремнеподібні утворення. Таке явище часто спостерігається на квітконосах буряків, на картоплі, помідорах, огірках, деревних та чагарникових рослинах.

Нестача або надлишок вологи в ґрунті. Ростові процеси особливо чутливі до зневоднення колоїдів цитоплазми. Тому водний дефіцит спричинює різноманітні хвороби рослин.

„*Запал*” зерна злакових культур спричинюється комплексом факторів (нестачею вологи в ґрунті, високою температурою повітря і наявністю сухих вітрів – суховіїв). За таких умов надземними органами рослин вологи витрачається більше, ніж надходить з ґрунту, що порушує забезпеченість нею колосу. Це призводить до утворення дрібного та щуплого зерна, а в окремих колосках воно взагалі не утворюється.

В'янення рослин. Дефіцит вологи в ґрунті при посиленій транспірації призводить до втрати рослинами тургору, відмирання корневих волосків, руйнування зелених пластид, порушення ферментативної діяльності, розпаду білків у тканинах рослин. Таким чином відбуваються незворотні зміни у рослинних організмів, що спричинює їх загибель.

Стікання зерна (ензимо-мікозне виснаження) відбувається за умов тривалих дощів і високої температури в кінці молочної – початку воскової стиглості зерна. Ці умови порушують ферментативні процеси у зерні: відбувається гідролітичний розпад крохмалю і екзосмос цукру, який у вигляді солодкого сиропу виступає на поверхні зерна. Це призводить до різкого зниження врожаю.

Вимокання відбувається внаслідок застою води навесні в низинах на важких за механічним складом ґрунтах. За таких умов порушується дихання молодих рослин, зростає витрата ними цукрів, що призводить до їх ослаблення. Крім того, повітря не надходить до коріння і рослини гинуть.

Суховершинність дерев може бути пов'язана як із дефіцитом, так і нестачею води у ґрунті. Спочатку засихає верхівка, а згодом і все дерево. Це явище часто виникає із-за дефіциту вологи в піщаних ґрунтах в соснових насадженнях. Суховершинність і загибель дерев спостерігається і при високому рівні ґрунтових вод, у місцях, схильних до заболочування. Із-за нестачі кисню порушується ріст і функції кореневої системи.

Біль качанів кукурудзи проявляється у вигляді розтріскування зернівок, яке може бути різної глибини і ширини. Причиною цього явища є різка зміна посушливої погоди на дощову в період наливу зерна.

Розтріскування плодів, овочів і коренеплодів пов'язане із рясними дощами або поливами після тривалої посухи.

Дія високих температур. Максимальна температура, що спричинює патологічний процес і загибель рослин неоднакова і залежить від виду і віку рослин. Більш чутливі до дії високих температур молоді рослини, які часто гинуть. У дорослих рослин відмирають окремі, найбільш чутливі органи.

Сонячні опіки листків проявляються у вигляді появи на них з обох боків неправильних жовтих або бурих плям. При сильному перегріванні часто спостерігається завчасне опадання листків. Це часто має місце при настанні високих температур після тривалих дощів. Листки, що пристосувалися до посиленої транспірації під час дощів з настанням сухої жаркої погоди продовжують випаровувати велику кількість вологи, швидко втрачають тургор, в'януть і відмирають.

Сонячні опіки кори плодових дерев пов'язані із нерівномірним нагріванням стовбурів, особливо у весняний період. З сонячного боку кора нагрівається сильніше, швидко підсихає, розтріскується вздовж, краї відстають від деревини.

Череззерниця проявляється внаслідок дії високої температури і суховіїв в період формування пилку та сім'ябруньок і цвітіння злаків. Ці фактори призводять до порушення процесу запліднення в окремих колосках.

Дія низьких температур ґрунту і повітря може призводити до незворотного згорання колоїдів цитоплазми.

Вимерзання озимих. Найчастіше відбувається у роки з різким переходом від осені до зими, коли озимі не встигають набути морозостійкості. Вимерзання озимих спостерігається також і у малосніжні морозні зими, коли температура у вузлі куштиння тривалий період становить понад 13–15 °С.

Випирання посівів. Причиною є періодичне замерзання та відтавання поверхневого шару ґрунту за умов нестабільних температур під час зимівлі озимих. При замерзанні ґрунт збільшується у об'ємі, а при відтаванні осідає. При цьому відбувається обривання кореневої системи рослин, що призводить до їх загибелі.

Морозобійні тріщини у плодкових дерев утворюються внаслідок нерівномірного охолодження внутрішньої та зовнішньої частин стовбура при різкому зниженні температури. При цьому кора стискається скоріше, ніж деревина, що призводить до розриву кори і деревини і виникнення поздовжніх тріщин.

«Простуда» рослин спричинюється низькими позитивними температурами (при ранньому висіванні теплолюбних культур, при поливі холодною водою тощо). При цьому коренева система перестає всмоктувати воду і елементи живлення, рослини ослаблюються, знижується їх стійкість до нектрофних патогенів.

Вплив нерівномірного освітлення. При нестачі світла паростки і листки стають блідими (етіолованими), недорозвиваються, викривляються. У більшості дводольних рослин спостерігається видовження стебла. Механічні тканини у таких рослин розвинуті слабо, внаслідок чого вони вилягають.

При надлишку світла у тіньлюбних рослин спостерігається посилене випаровування вологи. Внаслідок порушення водного балансу продири закриваються, інтенсивність фотосинтезу різко знижується або він зовсім припиняється. В результаті у таких рослин виникають сонячні опіки, листки скручуються, часто засихають.

Отруєння рослин. Інтенсивна господарська діяльність людей суттєво впливає на стан культурних і диких рослин, що на даний час є глобальною проблемою. Отруєння рослин може спричинюватись отруйними для рослин речовинами, які знаходяться в повітрі, ґрунті, воді. Найчастіше отруєння рослин відбувається через повітря, ґрунт і внаслідок їх безпосереднього контакту з різноманітними пестицидами.

Отруєння через повітря і ґрунт. Отруєння через повітря відбувається внаслідок дії на рослини диму, отруйних газів, інших викидів промислового виробництва та транспортних засобів.

Внаслідок неповного згорання палива дим промислових підприємств містить отруйні газоподібні продукти (окис і двоокис вуглецю, сірчистий та сірчаний ангідриди, пари соляної та сірчаної кислот тощо). Ці продукти по-різному діють на рослини. Вони потрапляють у вигляді газів або розчинів (у вигляді дощу) на листки, стебла, квітки, проникають в тканини і призводять до пригнічення росту рослин, в'янення і передчасного опадання листків, відмирання пагонів, гілок і т. ін. Крім того, отруйні продукти з дощовою водою потрапляють у ґрунт, проникають в рослини через кореневу систему і негативно впливають як на її функції, так і на життєдіяльність всієї рослини.

Отруєння пестицидами найчастіше спричинюється внаслідок невмілого або недбалого їх використання, грубого порушення регламентів їх застосування на різних культурах. Дія пестицидів, які потрапляють на рослини і проникають в них призводить до глибоких анатомічних, фізіолого-біохімічних і цитологічних змін, які проявляється у вигляді опіків листків, їх масового опадання (інсектициди і фунгіциди), скручування листків, в'янення, карликовості, потворного розростання різних органів, загибелі рослин (гербіциди).

Дія іонізуючих випромінювань. Під дією тривалого опромінення великими дозами проникаючої радіації (рентгенівських, космічних і гама-променів, альфа- і бета-часток) в рослинах відбуваються пошкодження життєво важливих структур, порушуються фізіологічні функції, внаслідок чого виникає патологічний процес, який називають променевою хворобою. Ступінь її розвитку залежить від дози опромінення. Рослини досить витривалі до дії іонізуючих опромінь (летальна доза знаходиться в межах 2–3 тис рентгенів). Дози до 1 тис. рентгенів призводять до помітного відставання рослин у рості, зміни забарвлення листків і зовнішнього вигляду коренів (інтенсивний ріст корневих волосинок).

2.2. Інфекційні (паразитарні) хвороби

Хвороби, які виникають в результаті впливу патогенних для рослин організмів, називаються *інфекційними*, або *паразитарними*. Вони здатні передаватись від однієї рослини іншій.

До цієї групи відноситься переважна більшість хвороб рослин. Вони виникають під впливом біотичних факторів – чужорідних для рослин організмів (грибів, бактерій, актиноміцетів, вірусів, віроїдів, мікоплазм, квіткових паразитів і напівпаразитів).

Однією із характерних особливостей інфекційних хвороб є здатність поширюватись від хворих рослин та їх решток на здорові рослини. Поширення їх може відбуватися різними шляхами: вітром, водою, комахами, людьми під час догляду за посівами та насадженнями, транспортними засобами тощо. Другою особливістю цих хвороб є їх швидке поширення внаслідок здатності фітопатогенних організмів до швидкого і масового розмноження.

2.3. Еволюція паразитизму фітопатогенних організмів

Всі організми, що населяють землю, за способом живлення поділяються на дві великі групи — *автотрофи* та *гетеротрофи*. Автотрофи, до яких відносяться всі зелені рослини, здатні створювати у процесі фотосинтезу органічну речовину. Гетеротрофи через відсутність у них хлорофілу не здатні самостійно створювати органічну речовину і пристосувались до живлення за рахунок органічної речовини, що створена автотрофами. Тому ця велика група організмів в значній мірі залежить від автотрофів як джерел енергії.

В залежності від способу використання органічної речовини всі гетеротрофи поділяються на дві групи: *некротрофи* та *біотрофи*. Перші одержують необхідну їм енергію від живих клітин рослин-живителів, другі - від мертвих. Але такий поділ в значній мірі є умовним, бо ці групи пов'язані між собою перехідними формами, що можуть, залежно від обставин, змінювати свій спосіб живлення. Головними з них є: *облігатні сапрофіти*, *факультативні паразити (напівсапрофіти)*, *факультативні сапрофіти (напівпаразити)* та *облігатні паразити*.

Облігатні сапрофіти – організми, живильним субстратом для яких можуть бути тільки мертві органічні речовини. Серед них багато корисних організмів, завдяки яким, зокрема, розкладаються органічні рештки і створюється природна ґрунтова родючість. Велика група сапрофітних базидіоміцетів представлена їстівними грибами. Але багато з них є дуже шкідливими руйнівниками деревини, чинниками псування тваринних та рослинних жирів, продуктів переробки сільськогосподарської сировини, чинниками шкідливого шумування, тощо.

Факультативні паразити (напівсапрофіти) – це організми, які все своє життя існують як сапрофіти, але здатні завдяки своїм токсичним виділенням руйнувати і живі тканини (здебільшого старі, пошкоджені та ослаблені). Вони є паразитами у вузькому розумінні, бо спочатку вбивають клітини рослини-живителя, а потім живуть на мертвих рештках. Такі організми, як правило, не є вузькоспеціалізованими і здатні уражувати широке коло рослин-живителів. Більшість із них добре ростуть на різних живильних середовищах. Типовими представниками цієї групи є збудники різних гнилей (*Botrytis cinerea* Fr., *Sclerotinia sclerotiorum* de Bary, *Monilia fructigena* West., *Erwinia carotovora* Holland та ін.).

Факультативні сапрофіти (напівпаразити) – це організми, які здебільшого ведуть паразитичний спосіб життя, але при певних обставинах можуть існувати і як сапрофіти. Рівень їх спеціалізації значно вужчий, ніж у попередньої групи, бо вони мають більш вузьке коло рослин-живителів. Типовими представниками цієї групи є збудники багатьох шкідливих хвороб (*Venturia inaequalis* Wint., *Phytophthora infestans* de Bary, *Septoria spp.* Fr., *spp.* Rybert та ін.).

Облігатні паразити – це організми, що живляться тільки за рахунок живих клітин рослини-живителя і ніколи не ведуть сапрофітного способу життя. Для них характерна повна залежність від рослини-живителя. Тому після проникнення паразита в клітину останнього взаємовідносини між ними на перших етапах складаються близькі до симбіотичних. Паразит справляє сильний вплив на загальний характер процесів, що відбуваються в клітинах сприйнятливої рослини, спрямовуючи весь обмін речовин в потрібний для нього бік. Однак на початку захворювання ці зміни не завдають серйозної шкоди рослині-живителю, бо припинення життя клітини призвело б до загибелі паразита. Загибель клітини відбувається лише після того, як паразит утворює спороношення. Рослини, що уражуються облігатними паразитами, повинні бути міцними і життєздатними, щоб паразит, який у повній мірі залежить від існування рослини, не міг досягнути репродуктивної стадії.

Облігатні паразити, як правило, є вузькоспеціалізованими організмами, здатними уражувати тільки певні види, а іноді і сорти рослин. Типовими представниками цієї групи є збудники іржастих, борошнистороссяних, сажкових хвороб, пероноспорозів та псевдопероноспорозів, раку картоплі, кили капустяних та ін.

На даний час доведено, що еволюція паразитизму відбувалася шляхом послідовної еволюції сапрофітних організмів. Гетеротрофи, що поселялись на відмерлі тканини рослин, могли утворювати форми, здатні завдяки своїм токсичним виділенням вбивати близько розташовані живі, але ослаблені тканини рослини і цим самим одержувати нові джерела живлення, що давало їм переваги перед іншими формами. Внаслідок природного добору такі форми закріплювались в популяціях мікроорганізмів і завдяки більшій конкурентній здатності почали в них домінувати. Подальша еволюція могла йти як у бік більшої агресивності, так і в бік пристосовування до обміну речовин рослини.

2.4. Динаміка розвитку та поширення інфекційних хвороб

Патологічний процес у рослин розвивається на фоні взаємовідносин рослина-живитель-патоген – досить складної біологічної системи, яка складається як мінімум із двох компонентів, що співіснують на основі особливої взаємодії. В залежності від того, кому належить провідна роль у цій взаємодії, таким буде і кінцевий результат.

Патологічний процес розвивається за таких головних умов: наявність сприйнятливої для певного патогенна рослини; наявність джерел та резерваторів інфекції, що забезпечують появу у певний період достатньої кількості інфекційного матеріалу в активному стані; наявність відповідних умов навколишнього середовища, що сприяють зараженню рослин і розвитку хвороби.

Джерела і резерватори інфекції. Виникнення хвороби у певному агробіоценозі неможливе без наявності місцевого осередку інфекції, де впродовж зимового періоду зберігається збудник хвороби або занесення його з насінням, посадковим матеріалом, ґрунтом тощо. Тому, головними джерелами і резерваторами інфекції є: насіння. Посадковий матеріал, рослинні рештки, ґрунт, зимуючі культурні рослини. Багаторічні насадження (дерева, кущі), дикорослі рослини, у т.ч. бур'яни, комахи-переносники.

Насіння є резерватором збудників багатьох хвороб. Інфекція разом з насінням може зберігатися у різному вигляді: грибноцею у стані спокою в насінні, спорами на поверхні насіння, склероціями як домішками до насіння тощо. Зокрема збудники кореневої гнилі зернових культур, гриби із родів *Fusarium* Link., *Drechslera*, *Bipolaris* і

ін. тривалий час зберігаються в насінні у вигляді міцелію. Міцелієм в насінні зберігаються збудники летючої сажки пшениці (*Ustilago tritici* Jens), ячменю (*Ustilago nuda* Kell. Et Swingl.), жита (*Ustilago vavilovi* Jacz.), збудники аскохітозу гороху (*Ascochyta pisi* Libert., *A. pinodes* Jones), збудники білої (*Whetzelinia sclerotiorum*) і сірої (*Botrytis cinerea* Pers.) гнилей, несправжньої борошнистої роси (*Plasmopara helianthi* Novot) соняшнику, фузаріозу (*Fusarium oxysporum* Schl. f. *lini* Biall), поліспорозу (*Polyspora lini* Laff.), антракнозу (*Colletotrichum lini* Manus et Bolley) льону, альтернаріозу (*Alternaria brassicae* (Bark.) Sacc.) капусти, фузаріозного в'янення помідорів (*Fusarium oxysporum* Schl. f. *lycopersici* Biall), гарбузових культур (*Fusarium oxysporum* Schl. f. *niveum* (E. Smith) Biall), антракнозу гарбузових (*Colletotrichum lagenarium* (Pass) Ell. et Halst.) і багато інших. В насінні зберігаються понад 30 вірусів-збудників хвороб, більшість збудників бактеріальних хвороб. Чимало збудників хвороб зберігаються на поверхні насіння у вигляді спор, плодових тіл тощо. Зокрема збудники твердої сажки ячменю (*Ustilago hordei* Bref.), пухирчастої (*Ustilago maydis* (D.C) Sda.) та летючої (*Sorosporium reilianum* (Kühn) Mc Alp.) сажок кукурудзи зберігаються на насінні теліоспорами; збудник несправжньої борошнистої роси сої (*Peronospora manshurica* Syd.) – ооспорами; фомозу буряку (*Phoma betae* Frank), фомозу моркви (*Phoma rostrupii* Sacc.) – пікніками. З насінням зберігається понад 80 вірусів – збудників шкідливих хвороб (штрихуватої мозаїки ячменю, звичайної мозаїки сої і квасолі, тютюнової мозаїки та стріку помідорів). Як домішки до насіння зберігаються склероції збудників білої і сірої гнилі соняшнику, насіння повитиць разом із насінням конюшини і люцерни. Для їх відділення застосовують спеціальні методи та машини, зокрема, для відділення склероцій *Whetzelinia sclerotiorum* від насіння соняшнику використовують спеціальні вібраційні столи. Однак більш ефективним є застосування 5 %-ного розчину кальцинованої соди, підігрітого до 50 °С, у якому намочують насіння. Через 10 хв. склероції, що швидко поглинають цей розчин, осідають на дно, чисте насіння залишається на поверхні розчину. Для очищення посівного матеріалу конюшини і люцерни від насіння повитиць, використовують спеціальні електромагнітні машини.

Посадковий матеріал. В коренеплодах, бульбах, цибулинах, живцях зберігаються збудники багатьох хвороб. Зокрема, переважна кількість збудників вірусних хвороб фітофторозу (*Phytophthora infestans* de Bary), ризоктоніозу (*Rhizoctonia solani* Kuehn.), порошистої

парші (*Spongospora subterranea* Wallr.), чорної ніжки (*Erwinia carotovora* Holland), фомозу (гудзикової гнилі) – (*Phoma solanicola* Prill et Del.) і ін. зберігаються в посадкових бульбах. Збудники судинного (*Xanthomonas campestris* pv. *campestris* Dowson) і слизистого (*Erwinia carotovora* pv. *carotovora* Bergey et all.), бактеріозів зимує в маточних голівках. Маточні коренеплоди буряків є резерваторами вірусів мозаїки та жовтяниці, несправжньої борошнистої роси (*Peronospora schachtii* Fckl), борошнистої роси (*Erysiphe communis* Grev. f. *betae* Roteb.); коренеплоди моркви – збудників чорної гнилі (*Alternaria radicina* M.D. et E.), фомозу або бурої гнилі (*Phoma rostrupii* Sacc.), ризоктоніозу (*Rhizoctonia violacea* Tul.), мокрої бактеріальної гнилі (*Erwinia carotovora* pv. *carotovora*). Міцелій гриба *Peronospora destructor* Casp. – збудника пероноспорозу цибулі зберігається міцелієм у шийковій частині маточних цибулин. Вони ж є резерваторами збудника шийкової гнилі (*Botrytis allii* Munn.) та вірусних хвороб (мозаїки та жовтої смугастості, або карликовості).

Рослинні рештки є джерелом інфекції великої кількості збудників грибних, бактеріальних і деяких вірусних хвороб. Зокрема, збудники іржастих хвороб багатьох культур з повним циклом розвитку зберігаються саме на рослинних рештках теліоспорами. На рештках уражених рослин зберігаються грибницею і конідіями збудники кореневих гнилей зернових культур із родів *Fusarium* Link, гриб *Vipolaris sorokiniana* Subram., збудник ринхоспоріозу ячменю і жита (*Rhynchosporium graminicola* Heins.), збудник церкоспорельозу пшениці і жита (*Cercospora herpotrichoides* Fron), збудники альтернаріозу капусти (*Alternaria brassicae* Sacc.), бурої плямистості листків помідорів (*Cladosporium fulvum* Sacc.), чорної гнилі, або альтернаріозу моркви (*Alternaria radicina* M. D. et E.) і ін. Рослинні рештки є джерелом багатьох збудників хвороб із порядку *Sphaeropsidales*, які зберігаються пікніками (аскохітози, септоріози), із порядку *Erysiphales*, які зберігаються клейстотеціями. Для деяких сумчастих грибів рослинні рештки є єдиним місцем збереження інфекції. Зокрема, збудники парші яблуні і груші, білої плямистості або септоріозу груші, бурої плямистості або філостиктозу яблуні, кокомікозу вишні і черешні, полістигмозу сливи, антракнозу і септоріозу смородини зберігаються на опалих листках у вигляді псевдотеціїв, грибниці, пікнід. В рослинних рештках впродовж 2–3 років можуть зберігати життєздатність теліоспори збудників пухирчастої і летючої сажки кукурудзи (*Ustilago zae* Unger і

Sorosporium reillianum Me Apl.). Переважна більшість збудників бактеріальних хвороб зберігається в неперегнилих рослинних рештках. Вони є також джерелом інфекції ряду вірусних хвороб.

Ґрунт є джерелом інфекції збудників багатьох хвороб. Інфекція може зберігатися як безпосередньо у ґрунті, так і в організмах грибів та нематод, що мешкають у ньому. Зокрема, безпосередньо у ґрунті впродовж тривалого часу зберігаються спори збудника кили капусти (*Plasmodiophora brassicae* Wor.; цисти збудника раку картоплі (*Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Pers.); склероції збудників білої і сірої гнилей різних культур; ооспори грибів із порядку *Peronosporales*; теліоспори збудника карликової сажки пшениці (*Tilletia controversa* Kuehn.); збудника сажки цибулі (*Urocystis cepulae* Frost.); насіння вовчка (*Orobanche cumanana* Wallr.); хламідоспори грибів із роду *Fusarium* тощо. ВТМ може зберігатися у ґрунті у вільному вигляді, у вигляді кристалів або адсорбованим на ґрунтових колоїдах. Бактерії тривалий час не можуть зберігати життєздатність безпосередньо у ґрунті, тому вони зберігаються здебільшого в рослинних рештках. Безпосередньо у ґрунті зберігаються актиноміцети, які інтенсивно розвиваються на перегнилих органічних залишках рослин.

Серед грибів, що мешкають у ґрунті деякі є джерелами збудників вірусних хвороб. Зокрема, резерватором збудника ризоманії цукрових буряків є гриб *Polimyx betae*; збудника бронзовості тютюну – гриб *Olpidium brassicae* Wor. Резерваторами деяких вірусів є і непатогенні для рослин нематоди.

Тривалість збереження інфекції у ґрунті збудників хвороб, що сапрофітно розвиваються на органічних рештках, у значній мірі залежить від життєдіяльності інших мікроорганізмів, особливо антагоністів. Під дією останніх патогени пригнічуються і поступово гинуть, а ґрунт таким чином очищається від інфекції. Крім того, відоме явище розпаду інфекційних утворень, зокрема, сажкових грибів, яке Т.Д.Страхов і ін. назвали дегенерацією, в результаті якої ґрунт самоочищається від сажкових і інших грибів під дією комплексу різних біологічних факторів.

Зимуючі культурні рослини. Посіви озимих культур, заражені з осені, є резерваторами багатьох шкідливих хвороб. Зокрема в озимих посівах зимують грибноцею збудники бурої іржі пшениці і жита (*Puccinia recondita* f. *tritici* і *P. Recondita* f. *secalis*), борошнистої роси (*Erysiphe graminis* D. C.), септоріозу (*Septoria tritici* Rob. et Desm., *S. secalis* Prill et Del.) і ін. В озимих посівах зимують віруси – збудники

російської мозаїки пшениці і жовтої карликовості ячменю. Резерваторами багатьох хвороб є багаторічні злакові та бобові трави. Зокрема, збудники антракнозу (*Colletotrichum trifolii* Bein et Essary), аскохітозу (*Ascochyta trifolii* Bond et Truss), іржі (*Uromyces fallens* Kern), борошнистої роси (*Erysiphe communis* Grew f. *trifolii* Rab.), раку (*Whetzelinia trifoliorum* M. Chochv.), тифульозу (*Typhula trifolii* Rostr.), конюшини зберігаються на зимуючих заражених рослинах. Таким же способом зимують і збудники багатьох хвороб люцерни і еспарцету. Заражені плантації суниць є резерваторами збудників борошнистої роси (*Sphaerotheca macularis* Mag f. *fragariae* Jacz), в'янення (*Fusarium sporotrichiella* Biali), фітофторозу (*Phytophthora cartorum* (Leb. et Cohn) Schröot), вірусних хвороб (крапчастості, зморшкуватості листків).

Багаторічні насадження (дерева, кущі) є резерваторами багатьох грибних, бактеріальних, вірусних і мікоплазмових хвороб. Зокрема, збудник борошнистої роси яблуні (*Podosphaera leucotricha* Salm.) зимує грибноцею у бруньках уражених гілок, збудник чорного раку яблуні і груші (*Sphaeropsis malorum* Peck.) – грибноцею в ураженій корі штамба, скелетних гілок і пікніками, збудник цитоспорозу (гриби із роду *Cytospora* spp.) – пікнідами на уражених органах, збудник кучерявості листків персика (*Taphrina deformans* Tul.) – грибноцею в уражених пагонах та сумкоспорами між лусками бруньок та у тріщинах кори. Резерваторами всіх бактеріальних (бактеріального раку кори яблуні і груші, бактеріального раку кісточкових і ін.) і вірусних (мозаїки, хлоротичної плямистості, борозен частості деревини яблуні, віспи, або „шарки” сливи, некротичної кільцевої плямистості кісточкових, мозаїки персика і ін.) є уражені дерева, які заражені системно. Уражені кущі смородини, агрусу, винограду є джерелами інфекції збудників борошнистої роси (відповідно, *Sphaerotheca mors-uvae* Berk et Curt. і *Oidium tuckeri* Berk.), антракнозу (*Gloeosporium ampelophagum* Sacc.), плямистого некрозу, або „чорнилки” (*Rhacodiella vitis* Schterenb.), чорної плямистості, або фомопсису (*Phomopsis viticola* Sacc.) винограду, пурпурової плямистості (*Didymella applanata* Sacc.), антракнозу (*Gloeosporium venetum* Speg.) малини і ін., де збудники хвороб зимують грибноцею в уражених пагонах. Збудники всіх вірусних хвороб ягідних культур зберігаються роками в соку уражених рослин. В бруньках смородини зимує також смородиновий бруньковий кліщ (*Eriophes ribis* West.), який є переносником мікоплазми – збудника махровості або риверсії смородини.

Бур'яни є резерваторами переважної більшості вірусних і мікоплазмових хвороб. Зокрема, дикорослі злаки, особливо багаторічні, є постійним джерелом вірусів російської мозаїки пшениці, смугастої мозаїки пшениці, жовтої карликовості ячменю, червоної смугастості сорго, мозаїки кукурудзи і ін. Вірус жовтяниці цукрових буряків може зберігатися тривалий час у різних бур'янах (шириці, зірчатці, буряку). Мікоплазми – збудники стовбуру пасльонових, зберігається в багаторічних бур'янах, в першу чергу – у березці польовій, молочаї.

Бур'яни є резерваторами і деяких грибних хвороб. Зокрема, на рослинах молочаю (*Euphorbia* spp.) відбувається еціальна стадія збудників іржі гороху і люцерни (*Uromyces pizi* (Pers.) Schroet. і *U. striatus* Schr.), вони зберігаються в кореневищах урединіоміцелієм.

Переносники. Збудники багатьох вірусних хвороб зберігаються в організмах попелиць, цикадок, кліщів і ін., які є їх біологічними переносниками. Наприклад, вірус російської мозаїки пшениці зберігається у яйцях, відкладених вірофорними смугастими цикадками; вірус смугастої мозаїки пшениці може зберігатися в яйцях кліщів; вірус заляльковування вівса- у личинках 3-го і 4-го віків темної цикадки; вірус деформуючої мозаїки гороху – в організмах попелиць. Вірус ризоманії цукрових буряків зберігається в цистокупках гриба *Polimuxa betae* впродовж 10 років і ареал поширення цієї хвороби визначається ареалом переносника.

Шляхи і способи поширення інфекційних хвороб. Найважливішою умовою виникнення хвороби і її поширення є здатність патогенів до розселення. Чим більше виражена ця здатність у патогенна, тим більше вірогідність масового прояву хвороби і навпаки.

Розрізняють два способи поширення інфекції: пряма передача інфекційного початку (інокулюму) безпосередньо від хворої рослини до здорової і непряма передача, коли інокулюм поширюється з допомогою різноманітних абіотичних і біотичних факторів.

Пряма передача інокулюму. Найбільш поширеними способами передачі збудників хвороб є: інфіковане або заспорене насіння, заражений посадковий матеріал та матеріал для щеплення.

З інфікованим насінням передається велика кількість хвороб зернових, зернобобових, технічних, овочевих і інших культур. Типовими прикладами передачі грибних хвороб з інокульованим насінням є летюча сажка пшениці (*Ustilago tritici* Jens.), летюча сажка

ячменю (*Ustilago nuda* Kell. et Sw.). Інфекція цих збудників у вигляді грибниці зберігається у зародковій частині насінневого зерна, яке зовні нічим не відрізняється від здорового. Часто заражене грибними патогенами зерно зовні відрізняється від здорового забарвленням, виповненістю, наявністю на ньому плям, плодоношення тощо. Зокрема, заражене фузаріозом зерно злаків набуває рожевого відтінку, стає щуплим, втрачає блиск% насіння гороху, уражене аскохітозом, в залежності від збудника, має чітко виражені темні округлі плями, часто воно зморшкувате, світло-жовтого забарвлення. При ураженні насіння пшениці септоріозом (*Septoria tritici* Rob. et Desm.), на ньому утворюються пікніди у вигляді чорних крапок. Пікніди утворюються і на оплідді насіння буряків, ураженого фомозом (*Phoma betae* Frank.). Уражене альтернаріозом (*Alternaria tenuis* Nees. et Fr.) насіння зернових злаків має темне забарвлення у зародковій частині («чорний зародок»). Уражені чорним плямистим бактеріозом зерно злаків (*Xanthomonas translucens* Dows. var. *indulosa* Hagb.) покривається жовтими смугами, а в подальшому набуває у зародковій частині темно-сірого або темно-бурого забарвлення.

Насінням передаються і цілий ряд вірусів. Це стосується деяких хвороб, що уражують зернові, зернобобові, технічні і інші культури. Зокрема з насінням передається вірус штрихуватої мозаїки ячменю, звичайної мозаїки сої, квасолі, тютюнової мозаїки на помідорах тощо. Візуально заражене вірусами насіння діагностувати неможливо, для цього використовують спеціальні методи.

Багато хвороб передається із заспореним насінням. Поверхнєве заспорення насіння характерне для збудника твердої сажки пшениці (*Tilletia caries* Tul.), кам'яної сажки ячменю (*Ustilago hordei* Kell. et Sw.), сажки проса (*Sphacelotheca panici-miliaceae* Bub.), пухирчастої (*Ustilago zaeae* Unger.) та летючої (*Sorosporium reilianum* MeApl.) кукурудзи, теліоспори потрапляють на насіння під час збирання та обмолоту.

З насіннєвим матеріалом поширюються льонова (*Cuscuta epilinum*), конюшинова (*C. trifoliorum*) повитиці.

З посадковим матеріалом (бульбами) передаються всі вірусні та бактеріальні хвороби картоплі, фітофтороз (*Phytophthora infestans* de Bary), рак (*Synchytrium endobioticum* Schillb.), ризоктоніоз (*Rhizoctonia solani* Kuchn), звичайна (*Streptomyces scabies* Waks. et Hern.), порошиста (*Spongospora subterranea* Wallr.), срібляста (*Spondilocladium atrovirens* Harz.) парша і ін. Збудник несправжньої

борошнистої роси буряків (*Peronospora schachtii* Fckl.) зимує в голівках маточних коренеплодів грибницею і первинні осередки хвороби виникають саме на висадках, з яких вона поширюється на посіви першого року. Маточні коренеплоди є також основним джерелом мозаїки і жовтяниці. Ці хвороби спочатку теж виникають на висадках. Збудник пероноспорозу цибулі (*Peronospora destructor* Casp.) зимує у шийковій частині маточних цибулин і перші осередки хвороби з'являються на насінниках цибулі.

При щепленні і живцюванні від заражених дерев і кущів передаються всі вірусні і мікоплазмові хвороби, які уражують плодові і ягідні культури. Особливістю такого способу передачі є те, що багаторічні насадження, заражені збудниками цих хвороб, як правило, системно та патогени в їх тканинах знаходяться в активному стані впродовж всього життя рослин-живителів. Таким чином, останні є постійним джерелом інфекції.

Непряма передача інокулюму здійснюється як абіотичними (повітря, вода), так і біотичними (тварина, людина) факторами.

Поширення інокулюму повітрям (анемохорія) найбільш характерне для грибів. Це підтверджується наявністю спор грибів у різних шарах атмосфери, у різних зонах (від тропіків до Арктики) на відстані тисяч кілометрів від місць можливого їх утворення.

Ефективне поширення спор повітряними течіями можливе тоді, коли патоген утворює велику їх кількість, вони легко звільнюються і тривалий час не втрачають життєздатності. Тому дуже важливим є особливості утворення, звільнення, розсіювання і осідання спор. Найбільш повно цим вимогам відповідають урединіоспори іржастих грибів. Висока репродуктивна здатність (декілька генерацій за сезон), легке звільнення, розсіювання в повітряних шарах і осідання, висока їх життєздатність може призводити до виникнення хвороби за сотні і тисячі кілометрів від місця їх утворення. Зокрема, над зараженим полем пшениці урединіоспори *Puccinia graminis* Pers. Можна виявити на висоті декількох тисяч метрів. Теоретично допустима відстань, на яку вони можуть бути перенесені повітряними течіями – 10 тис. кілометрів. Зокрема, відмічено поширення цієї хвороби із північної Мексики через США в Канаду (відстань 3200 км) за два місяці.

На значну відстань можуть поширюватись аскоспори багатьох аскових грибів. Зокрема, завдяки сумчастій стадії збудника фомопсису соняшнику (*Diaporthe helianthi* Munt.), яка утворюється на рослинних рештках, хворобу неможливо обмежувати такими заходами, як

просторова ізоляція і карантин. Конідії збудників несправжньої і справжньої борошнистої роси теж утворюються на уражених рослинах у великій кількості, здатні переноситись повітрям на значні відстані, однак із-за невисокої життєздатності виникнення нових осередків хвороби можливе не більше ніж за декілька кілометрів від первинних.

Ефективному поширенню хвороб через повітря завадять атмосферні опади, висока температура повітря, наявність гір, великих лісових масивів, водних перепон тощо. Крім того, дуже важливо, щоб спори потрапили на сприйнятливі рослини за умов, що сприяють зараженню.

Крім спор грибів – збудників хвороб повітря відіграє важливу роль у поширенні насіння вовчків. Воно дуже дрібне, має високу життєздатність, пилоподібне, тому легко підхоплюється повітряними потоками і легко переноситься ними на великі відстані.

Фітопатогенні бактерії, віруси і мікоплазми можуть переноситись повітрям разом з дрібними шматочками рослин, крапельками води тощо на невеликі відстані.

Поширення інокулюму водою (гідрохорія). Роль води у поширенні інфекції у порівнянні із повітрям невелика. Вода забезпечує поширення збудників грибних і бактеріальних хвороб на невеликі відстані. В природних умовах це найчастіше відбувається шляхом розбризкування спор краплинами води під час дощу. Крупні краплі води потрапляють на уражені органи рослин із спороношенням, розбиваються на дрібні бризки, які разом із спорами або бактеріями потрапляють на сусідні рослини. Дрібні краплини можуть підхоплюватись вітром і розноситись на більші відстані. При розбрискуванні спори або бактеріальні клітини осідають на поверхню рослин у водяних краплинах, що забезпечує їм, особливо в сиру погоду, можливість для проростання та зараження рослин.

Особливо це стосується збудників несправжньої борошнистої роси (*Peronosporales*), для яких вода – необхідна умова життя.

Аналогічний механізм поширення інфекції спостерігається і при зрошуванні шляхом дощування.

Поширення інфекції крім розбрискування, відбувається і з дощовими поливними або поверхневими водами. Типовими прикладами є поширення міцелію гриба *Ophiobolus graminis* Sacc. – збудника офіобольозної кореневої гнилі пшениці на невеликі відстані від уражених рослин, цист нематод раку картоплі, спор збудника кили капустяних тощо. Особливо небезпечним є поширення інфекції при

гідропонному вирощуванні овочевих культур у закритому ґрунті. Таким способом можуть поширюватись і спричинювати масові зараження рослин збудники фузаріозного в'янення, вірус тютюнової мозаїки тощо.

З допомогою дощу, роси і поливу рослин відбувається зараження бульб картоплі фітофторозом (*Phytophthora infestans* de Bary) зооспорангії патогенна зливаються у ураженого бадилля, потрапляють на поверхню ґрунту, просочуються через нього, проростають і зооспори заражують бульби.

Поширення інокулюму тваринами (зоохорія) може здійснюватися птахами, дикими і домашніми тваринами, нематодами, дощовими черв'яками, кліщами і комахами.

Спори деяких грибів (*Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Pers.; *Spongospora subterranea* Wallr.; *Plasmodiophora brassicae* Wor. і ін., насіння повитиці (*Cuscuta* spp.) не втрачають життєздатності при проходженні через травневий тракт тварин, потрапляють з гноєм на поля, що спричинює нові осередки хвороб. Це ж стосується і насіння омели (*Viscum* spp.), яке поширюють з екскрементами птахи. Кліщі поширюють деякі віруси. Зокрема, бруньковий смородиновий кліщ є переносником махровості нематод (як паразитичних, так і не паразитних) поширювати цілий ряд грибних і бактеріальних хвороб, переносячи їх збудників на своїх тілах. Крім того через ранки, нанесені нематодами, деякі гриби із роду *Fusarium* spp. Проникають в кореневу систему рослин, спричинюючи кореневі гнилі або трахеомікози різних культур.

Комахи поширюють багато інфекційних хвороб, причому їм належить головна роль в поширенні вірусних, віроїдних і мікоплазмових хвороб. Основними переносниками вірусів і мікоплазм є комахи із колюче-сисним ротовим апаратом (попелиці, цикадки, щитівки, трипси). Швидкість передачі цих збудників від хворої рослини до здорових залежить від багатьох факторів (ступеню приуроченості певного вірусу до переносника. Механізму передачі тощо). Часто комахи є носіями вірусів і мікоплазм впродовж всього життя і навіть декількох поколінь. Таких переносників називають біологічними переносниками.

Комахи також є переносниками ряду бактеріальних і грибних хвороб. Зокрема, у поширенні бактеріального опіку плодів важливу роль відіграє попелиця. Яка живиться ексудатом збудника. В період цвітіння ця хвороба може поширюватися і бджолами від хворих квіток

до здорових. Личинки капустяної і росткової мух переносять одного із збудників «чорної ніжки» картоплі – *Erwinia carotovora* pv. *Bergey et al.* Комахи, які живляться рослинами, поширюють багато видів бактерій та забезпечують їх проникнення в тканини рослин. За деякими даними понад 66 видів фітопатогенних грибів передаються понад 100 видами комах. На тілі або на щетинках останніх часто знаходять велику кількість спор грибів, що прилипли до них. Передача відбувається як при пошкодженні рослин, так і без нього. Наприклад, конідії збудника квіткової плісені конюшини (*Botrytis anthophila* A. Bond.) переносять джмелі, що запилюють квітки, конідії *Claviceps purpurea* Tul. (збудника «ріжки» жита) переносяться із заражених зав'язей на здорові комахами, що живляться цукристими виділеннями, в яких утворюються конідії. Однак частіше передача патогенна пов'язана із пошкодженням рослин. Наприклад, казарка (*Rhynchites bacchus* L.) пошкоджує плоди яблуні і заносить в ранки конідії збудника плодової гнилі – *Monilia fructigena* Aderh. З допомогою комах відбувається перенесення спермаціїв іржастих грибів, що призводить до їх диплоїдизації і утворення нових рас і біотипів патогенів, це нагадує участь комах у запиленні вищих рослин.

Поширення інокулюму людиною (антропохорія) – людина у ході своєї господарської діяльності сприяє поширенню збудників хвороб в посівах, в межах континенту і між континентами.

Поширення на невеликі відстані відбувається під час догляду за посівами і насадженнями. Спори грибів, шматочки міцелію, віруси, бактеріальні клітини переносяться на одязі, сільськогосподарському реманенті, на взутті, комахам і гусеницям тракторів і автомашин тощо. Наприклад, збудник бактеріального раку помідорів (*Corynebacterium michiganense* Jensen) переноситься при пасинкуванні; більшість вірусних хвороб помідорів і огірків у закритому ґрунті передаються при підв'язуванні, пасинкуванні із соком хворих рослин; всі бактеріальні і вірусні хвороби картоплі передаються при розрізуванні бульб; вірусні хвороби картоплі передаються при боронуванні, міжрядному обробітку посівів; всі вірусні хвороби плодових і ягідних культур передаються при щепленні і живцюванні.

Збудники хвороб поширюються при обміні насіннєвим матеріалом між господарствами і регіонами, при міжнародній торгівлі зерном, фруктами, овочами, рослинним волокном, квітами. При наявності сприятливих умов на новому місці виникають нові осередки хвороб. У деяких випадках патоген не має економічного значення у

себе на батьківщині (у первинному осередку), однак стає дуже шкідливим. Коли потрапляє у нові умови, входить в контакт з новими, часто більш сприйнятливими до нього різновидами і сортами рослини-живителя. Крім того, існує можливість спеціального занесення патогенів на територію інших країн як форми ведення біологічної війни.

Типи інфекцій. За ступенем поширення збудника хвороби в ураженій рослині розрізняють дві форми інфекційних хвороб: місцева, або локальна і системна, або дифузна.

При місцевій (локальній) формі патоген паразитує безпосередньо у місці проникнення в тканини рослини-живителя і поширення його обмеження лише тканинами, що знаходяться поблизу цього місця. Така форма характерна для різних плямистостей листків, спричинюваних грибами і бактеріями, урединіальної стадії іржастих грибів, хвороб, що проявляються у вигляді пухлин і наростів, пухирчастої сажки кукурудзи тощо.

При системній (дифузній) формі патоген після проникнення в рослину поширюється по всіх її тканинах і хвороба набуває хронічного характеру. Типовими симптомами системного ураження є в'янення рослин, пригнічення їх росту, деформації всієї рослини, виродливість тощо. Системна форма хвороби характерна для рослин, уражених вілтом, деякими видами пероноспорівих грибів, вірусами, віроїдами і мікоплазмами.

Збудники хвороб дифузного типу поширюються по рослині разом з точкою росту, по судинній системі, через плазмодесми між клітинами, досягаючи всіх її органів, у т.ч. і генеративних.

В процесі інфекційного захворювання рослин розрізняють первинну і вторинну інфекцію. Вони характерні для хвороб, що спричинюються грибами.

Первинна інфекція – зараження рослин від джерел, де збудник хвороби зберігався впродовж зими, або в результаті занесення його із інших районів. Її наслідком є виникнення первинних осередків хвороби.

Вторинна інфекція – зараження рослин від первинних осередків хвороби. Вона пов'язана із поширенням хвороби і сприяє інтенсивності її наростання.

Первинною інфекцією збудника парші яблуні є аскоспори гриба *Venturia inaequalis* Wint., які утворюються навесні в псевдотеціях, що зимують на опалих листках. Вони спричинюють зараження молодих

листіків яблуні, наслідком якого є утворення на них бурих плям із нальотом конідіального спорношення (*Fusicladium dendriticum* Fuckl.). Конідії є вторинною інфекцією, завдяки якій відбувається масове поширення хвороби.

У збудника бурої листової іржі пшениці (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Erikss.) первинною інфекцією є урединіоміцелій, який зимує в живих тканинах заражених з осені озимих посівів. Навесні він дає урединіоспороношення, яке є вторинною інфекцією. Масовий розвиток хвороби виникає як наслідок декількох генерацій урединіоспор.

У іржастих різнохазяйних грибів із обов'язковим повним циклом розвитку (наприклад у *Puccinia coronifera* Kleb. – збудника корончастої іржі вівса) первинною інфекцією є еціоспори, які утворюються на проміжній рослині-живителі – жостері проносному. Вони заражують основну рослину-живителя – овес. На якому утворюється декілька генерацій урединіоспор, які являють собою вторинну інфекцію. У іржастих однохазяйних грибів (наприклад у *Puccinia helianthi* Schw. – збудника іржі соняшнику) первинною інфекцією є базидіоспори, що утворюються при проростанні теліоспор, а вторинною – еціо- і урединіоспори.

У сажкових грибів із дифузним ростом міцелію (*Tilletia caries* Tul., *Tilletia controversa* Kuehn., *Ustilago hordei* Kell et Swing., *Sorosporium reillianum* McApl.) вторинна інфекція взагалі відсутня. Проростки заражуються від базидіоспор, що утворюються при проростанні теліоспор. Міцелій дифузно поширюється всередині рослин разом із точкою росту і ніякого спорношення, яке спричинило б вторинну інфекцію, не утворюється. У збудника пухирчастої сажки кукурудзи (*Ustilago zeaе* Unger.) з локальним проявом хвороби первинною інфекцією є, як і у вищезазначених збудників, базидіоспори, а вторинною – теліоспори, що утворюються в пухирях на різних органах рослин.

Таким чином, для первинної інфекції характерне зараження, яке відбувається безпосередньо із джерел перезимівлі патогенна, а для вторинної – наступні зараження і поширення хвороби.

2.5. Патологічний процес у рослин

Взаємовідносини рослина-живитель – патоген – це своєрідна і досить складна біологічна система, яка складається, як мінімум із двох

компонентів, що співіснують на основі особливої взаємодії. В залежності від того, кому належить провідна роль у цій взаємодії буде і кінцевий результат.

В сумісних комбінаціях рослина-патоген (сприйнятливість до хвороби) провідна роль належить патогену. Він безперешкодно проникає в рослину, порушує структуру її тканин, забирає із клітин в тому чи іншому вигляді поживні речовини, поширюється по окремих органах або по всій рослині, порушує нормальні процеси її життєдіяльності, що призводить до патоморфологічних, патоанатомічних і патофізіологічних змін, які, як правило, спричиняють загибель окремих органів або рослини в цілому.

Патологічний процес у рослин складається із таких фаз: проникнення патогену в рослину, інкубаційний період, саме захворювання.

Проникнення патогена в рослину. Існують три основні шляхи проникнення патогенів в тканини рослин-живителів: пряме проникнення (безпосередньо через кутикулу і епідерміс); через природні отвори (продихи, гідатоци, сочевички тощо); через поранення. Особливе місце займає так зване непряме зараження.

Пряме проникнення. Воно відбувається безпосередньо через непошкоджені покривні тканини – кутикулу та епідерміс. Цей шлях найбільш поширений у грибів і квіткових паразитів і напівпаразитів. При цьому, безумовно, важливу роль відіграють фізико-хімічні особливості кутикули і стінок клітин епідермісу.

Після проростання спори на поверхні органів рослин утворюється апресорій, з допомогою якого грибок закріплюється на поверхні органів рослин. Згодом на нижньому його боці з'являється інфекційна гіфа (тяж), яка повинна пройти через кутикулу і потовщену зовнішню оболонку клітини епідермісу або його міжклітинниками. Тонка, загострена інфекційна гіфа у більшості достатньо тверда, що обумовлено високим осмотичним тиском (до 7 атм. і вище).

Успішне проникнення залежить від товщини кутикули. Воно значно легше відбувається в молоді листки із значно тоншою кутикулою, ніж в старі.

Подальше проникнення інфекційної гіфи може відбуватися по-різному. У деяких грибів інфекційні гіфи проходять між радіальними стінками клітин епідермісу, у деяких – міцелій розвивається між кутикулою та епідермісом і проникає в клітини епідермісу. У більшості ж випадків проникнення відбувається в значній мірі за

рахунок пектолітичних ферментів, які розм'якшують субстрат, створюючи можливості для росту інфекційної гіфи і фізичного тиску.

Проникнення через природні отвори. Основними природними отворами у рослин є продихи, гідатоди, сочевички,

Проникнення через продихи. У більшості рослин продихи зосереджені на нижньому боці листків від декількох сотень до декількох тисяч на 1 мм², за виключення злаків, конюшини та люцерни, у яких, навпаки, більшість їх зосереджена з верхнього боку листків. У більшості випадків розмір продихового отвору більший за діаметр росткових трубок збудників хвороб. Тому вони фізично можуть пройти через продихи, не зустрічаючи опору, як це відбувається у *Cladosporium fulvum* Cooke., *Cochliobolus carbonum* Nols. Однак більшість грибів утворюють апресорії. Цей процес добре вивчено для уредініоспор іржастих грибів, зокрема, збудників стеблової та бурої іржі пшениці. Після проростання уредініоспори росткова трубка росте в напрямку впоперек листової пластинки. Після досягнення ростковою трубкою замикаючих клітин, її кінчик прикріплюється до поверхні останньої і утворює роздутий апресорій, куди переміщується більша частина протоплазми росткової трубки. Потім з нижнього його боку виростає невеличка проникаюча гіфа, яка проникає між замикаючими клітинами продиху в підпродихову порожнину, де вона роздувається у міхурець, куди переміщується протоплазма з апресорію.

Найчастіше цей процес відбувається вночі, коли продихи відкриті. Але за наявності крапельної вологи це може відбуватися і вдень, бо продихи майже ніколи не бувають повністю закритими, а проникаюча гіфа здатна розсовувати замикаючі клітини.

З підпродихового міхурця виростає інфекційна гіфа, яка вступає в контакт з найближчою клітиною рослини-живителя. Подальший розвиток гриба залежить від багатьох факторів: природи патогену, зовнішніх умов, реакції рослини-живителя.

Проникнення через гідатоди. Таким шляхом у більшості відбувається зараження рослин фітопатогенними бактеріями. Щодо проникнення через гідатоди грибів відомостей дуже мало, хоча умови для цього є майже ідеальними (гідатоди зв'язані безпосередньо з судинами, вони, на відміну від продихів, відкриті більш-менш постійно, виділяють крапельки розчину органічних і неорганічних речовин, у т.ч. і цукру і азотистих сполук, що сприяють проростанню спор). Однак гідатод значно менше, ніж продихів на одиницю

поверхні листка, вони розміщені по його краях та на кінчику, тому вірогідність зараження через них значно менша.

Проникнення через сочевички. Цьому в значній мірі сприяє будова сочевичок, які заповнені пухким сукупченням клітин, неспроможних чинити суттєвий опір проникненню гриба. Зараження частіше відбувається через молоді, ніж через старі сочевички. Так, наприклад, ураження бульб картоплі збудником звичайної парші (*Actinomyces scabies* Gussow.) відбувається через молоді сочевички, що не опробковіли. Суттєву роль відіграє форма, розмір і число клітин сочевичок, їх структура. У стійких до цієї хвороби сортів сочевички складаються із дрібних і компактно розташованих, а у сприйнятливих – з неоднакових за розміром пухко розташованих клітин.

Оскільки сочевички різноманітні за розміром і морфологією, через одну із них одночасно може проникати декілька росткових трубок або гіф патогену. Однак майже всі патогени, що проникають через сочевички, здатні проникати і іншими способами, часто більш важливішими для них: через поранення, листові рубці, місця виникнення бокових коренів, нектарники, приймочки тощо.

Проникнення через поранення. Таким способом проникають патогени, які не здатні подолати захисні утворення рослин у вигляді кутикули і перідерми. Їх називають раневими паразитами. Такий спосіб проникнення характерний, в першу чергу, для напівпаразитних та напівсапрофітних мікроорганізмів, які здатні певний або проникають в прилягаючі живі клітини, або вбивають і руйнують їх своїми токсинами і ферментами. Окреме місце займають облігатні паразити – віруси, що передаються контактним шляхом або неперсистентно комахами (ВТМ, Х та Y-віруси картоплі тощо), які проникають в клітини рослини через поранення.

Пошкодження рослин і утворення ран можуть спричинюватись різноманітними факторами: 1) кліматичними (вітер, злива, град, сніг, мороз, спека); 2) тварини (попелиці, клопи, кліщі, цикадки, жуки, нематоди, слимаки, гризуни, травоядні копитні тощо); 3) господарська діяльність людей при сівбі, догляду за посівами та насадженнями, збиранні врожаю, використанню с.-г. реманенту, застосування добрив, пестицидів; 4) самопоранення внаслідок розривання листків колючками, пошкодження покривних тканин при контакті рослин, особливо при наявності вітру, природні розтріскування кори і насіння, утворення рубців після опадання листя і в місцях утворення вторинних коренів; 5) поранення спричинені іншими патогенами (наприклад,

гриб *Fusarium solani* проникає в бульби картоплі через ураження, спричинені *Phytophthora infestans* de Bary або *Spongospora subterranea* Lahern.)

Непряме зараження. Це досить поширений спосіб зараження рослин фітопатогенами із різних систематичних груп, які проникають через органи і тканини, у яких вони взагалі не спричинюють симптомів хвороби або вона проявляється дуже слабо а згодом досягають тих частин рослин, на яких вони паразитують.

Зараження через квітки. У більшості воно відбувається через приймочку або нектарники. Таким способом проникають збудники летючої сажки пшениці (*Ustilago tritici* Jens.), ячменю (*U. nuda* Kell. et Swing), вівсу (*U. avenae* Jens.), смугастої плямистості ячменю (*Drechslera graminea* Ito) тощо. Їх спори проростають на приймочці і росткові трубки проникають в зав'язь і в зерно, де гриби і зберігаються у вигляді міцелію. Симптоми летючої сажки у вигляді руйнування колосу і смугастої плямистості листя проявляються наступного року. Конідії збудника моніліального опіку кісточкових плодів (*Monilia cinerea* Bon) проростають в квітках, міцелій через плодоніжку проникає в пагони; збудник бактеріального опіку плодів (*Erwinia amylovora* Holland) проникає через нектарники в зав'язі і гілки, а симптоми обох хвороб проявляються принаймні через рік. З пилком через квітки проникають і деякі віруси.

Зараження через проростки. Найбільш типовим є непряме зараження рослин через проростки збудниками твердої сажки пшениці (*Tilletia caries* Tul.), жита (*T. secalis* Wint.), кам'яної сажки ячменю (*Ustilago hordei* Kell. et Swing.), летючої сажки кукурудзи (*Sphacelotheca reiliana* Clint) та ін. Міцелій грибів росте дифузно всередині тканин рослин здебільшого не спричиняючи видимих симптомів хвороби, а на завершальній стадії патологічного процесу вони проявляються в яскраво вираженій формі (руйнування генеративних органів). Виключення становить карликова сажка пшениці (збудник *Tilletia controversa* Kuehn.), типові симптоми якої проявляються вже починаючи з фази трубкування рослин.

Зараження через кореневі волосинки. Через кореневі волосинки проникають збудники кили капустяних (*Plasmidiophora brassicae* Wagon.), в'янення льону (*Fusarium oxysporum* f. sp. *lini* Snid. et Hans.), жовтизни капусти (*Fusarium oxysporum* f. sp. *conglutinans* Bialli) і ін. Нарости, що утворюються на корінні капусти, являються результатом антиінфекційної захисної реакції рослин на вторгнення патогену.

Симптоми ж фузаріозного в'янення льону та капусти проявляються на інших органах через тривалий проміжок часу після проникнення патогенів.

Зараження через бруньки. Таким шляхом відбувається зараження кісточкових плодкових культур грибами із роду *Taphrina* – збудники “відьминих метел” вишні (*Taphrina cerasi* Sadeb.), кучерявості листя вишні (*Taphrina minor* Sadeb.) і персика (*Taphrina deformans* Tul.), росткові трубки яких після проростання аскоспор проникають через ростові бруньки.

Інкубаційний період – період від проникнення патогена в тканини рослин до появи перших симптомів (ознак) захворювання. Впродовж інкубаційного періоду у хворих рослин відбуваються патоморфологічні та патофізіологічні зміни, які згодом проявляються у вигляді симптомів хвороб. Симптоми можуть бути слабкими або різко вираженими в залежності від природи та агресивності патогену, імунологічних властивостей рослин, умов навколишнього середовища тощо.

Патоморфологічні зміни проявляються в порушенні росту, зміні форми всієї рослини або її окремих органів.

Порушення росту найчастіше проявляється в його пригніченості. Так, при ураженні пшениці карликовою сажкою (збудник *Tilletia contraversa* Kuehn.), соняшника несправжньою борошнистою россою (збудник *Plasmopara helianthi* Novot.), при системному ураженні зернобобових культур пероноспорівими грибами, різних видів рослин при ураженні вірусами і мікоплазмами хворобами спостерігається вкорочення міжвузлів, що спричиняє карликовість рослин.

Патологічний процес призводить також до інших анатомо-морфологічних змін, які проявляються у вигляді різних деформацій рослин і їх окремих органів (заляльковування, утворення розеток, кучерявість, ниткоподібність і папоротеподібність листя, гіпертрофія, гіпоплазія, дегенерація та склеротинізація клітин, аномалії генеративних органів, некроз флоєми, паренхіми, коленхіми, розрив епідермісу, мацерація тканин тощо).

Патофізіологічні зміни проявляються в порушенні водного режиму, фотосинтетичної активності та вуглеводного обміну, процесу дихання рослин.

Порушення водного режиму рослин відбувається головним чином із-за порушення надходження води в рослину внаслідок ураження кореневої та судинної системи і посилення транспірації

внаслідок пошкодження покривних тканин, порушення режиму роботи прорихів тощо. Це, в свою чергу, може призводити до відчутних змін в обміні речовин (посиленню гідролізу і послабленню або взагалі припиненню біосинтезу).

Порушення фотосинтезу і вуглеводного обміну відбувається внаслідок зменшення асиміляційного апарату із-за часткового відмирання листової поверхні або вкриття її міцелієм гриба, порушення процесу і відтоку продуктів фотосинтезу із-за відмирання клітин флоєми.

Ступінь зниження фотосинтетичної активності значно вищий при ураженні рослин факультативними паразитами (напівсапрофітами), бо в даному випадку цей процес починається вже на перших етапах патогенезу і посилюється з його розвитком. При ураженні рослин облігатними паразитами різке порушення фотосинтезу спостерігається на завершальному етапі патологічного процесу, бо на перших етапах його інтенсивність навіть підвищується, бо патогени до утворення спороношення можуть житись тільки за рахунок живих клітин. Але кінцевий результат по суті однаковий – загибель фотосинтетичної поверхні рослин.

Порушення фотосинтезу призводить до порушення вуглеводного обміну. Оскільки вуглеводи – основне джерело енергії не тільки самої рослини, а і патогену, то під час патологічного процесу їх використання відбувається значно інтенсивніше із-за підвищеної активності окислювально-відновлюваних процесів, спричиненій патогенезом. Це призводить до вуглеводного виснаження рослинного організму і переважанню процесів гідролізу їх складних запасних форм.

Порушення дихання проявляється в його активізації на перших етапах патогенезу, а згодом – в зниженні. Це пов'язано з підвищенням активністю окислювальних ферментів (пероксидази та поліфенолоксидази) в декілька разів, що призводить до порушення обміну речовин, всі ланки якого контролюють ферменти.

2.6. Ареали та епіфітотії хвороб, їх поширення та шкідливість

Поширеність певної хвороби на певній території повною мірою залежить від наявності на ній кола рослин, на яких певний патоген здатний паразитувати.

Взаємовідносини між рослинами-живителями і патогенами формувалися впродовж їх тривалої взаємної еволюції в центрах походження видів рослин, які одночасно є і центрами походження збудників хвороб, які первісно тут існували. Під впливом природних шляхів поширення та діяльності людей патогени захоплюють нові території і нові рослини, на яких вони раніше не паразитували. Так виникли області поширення фітопатогенних організмів, або *ареали*.

Склад фітопатогенних організмів на певній території не постійний і змінюється у часі. Ці зміни відбуваються в залежності від погодних умов і інших факторів (зміни у видовому і сортовому складі рослин, нові технології вирощування с.-г. культур тощо). Тому ареали збудників хвороб можуть швидко розширюватись і охоплювати нові регіони, спричинюючи на нових територіях більшу шкоду, ніж в первинних ареалах. В зв'язку з цим розрізняють загальний ареал збудника і ареал шкідливості.

Загальний ареал – область його природного поширення, куди збудник потрапив в наслідок дії абіотичних факторів і господарської діяльності людей. Загальний ареал патогенів у більшості співпадає із ареалом культурних рослин-живителів. Це стосується в першу чергу патогенів з вузькою спеціалізацією (збудники іржастих, сажкових хвороб, борошнистої роси і ін.). Широко спеціалізовані патогени з некротрофним типом живлення (збудники гнилей, віруси, мікоплазми) як правило мають значно ширший ареал, ніж культурні рослини, на яких вони паразитують, оскільки вони здатні уражувати широке коло дикорослих рослин у т.ч. й бур'янів. Іноді ці ареали не співпадають із-за несприятливих погодних умов для розвитку патогенна. Наприклад, збудник парші (*Venturia inaequalis* Wint). Масово уражує яблуню в країнах Європи і здебільшого відсутня у країнах Азії.

Ареал шкідливості – область, де патоген швидко поширюється, розмножується і спричинює масовий розвиток хвороби, що призводить до великих втрат врожаю.

Ареал поширення патогенів і ареали шкідливості не завжди співпадають. Це пов'язано, у першу чергу із біологічними особливостями патогенна і погодно-кліматичними умовами. Зокрема, збудник фітофторозу картоплі (*Phytophthora infestans* de Bary) поширений всюди, однак найбільш шкідливим є у північно-західних областях України, де існують найбільш оптимальні умови для його розвитку (висока вологість, помірна температура). Збудник стеблової (лінійної) іржі пшениці (*Puccinia graminis* Pers.) зустрічається по всій

території України, однак хвороба шкідлива лише в південних областях, де патоген не страждає від низьких температур під час перезимівлі. З іншого боку, збудник бурої іржі пшениці (*Puccinia recondita* f.sp. *tritici* Erikss.) шкідливий у всіх регіонах України, де вирощується як озима, так і яра пшениця.

Епіфітотії – масові поширення і розвиток хвороб, що призводять до великих втрат врожаю, а іноді і загибелі рослин. Необхідними умовами для виникнення і розвитку епіфітотій хвороб є:

- 1) наявність достатньої кількості інокулюму;
- 2) наявність сприйнятливих рослин-живителів на великих площах, у яких період максимальної сприйнятливості співпадає із періодом масового поширення патогенна;
- 3) наявність у цей період умов, сприятливих для поширення інокулюму, і його контакту з рослиною-живителем, зараження останнього і подальшого проявлення хвороби. Всі ці умови визначають динаміку чисельності первинної і вторинної інфекції і тим самим – виникнення і розвиток епіфітотій.

Визначальною умовою виникнення і перебігу епіфітотій є наявність збудника хвороби, що характеризується високою вірулентністю і агресивністю. Саме тому потужні епіфітотії виникають тоді. Коли в природних умовах з'являється збудник з такими характеристиками (нові раси, біотики, патотипи, штами). Наприклад, однією із головних причин сильної епіфітотії бурої листової іржі пшениці на території європейської частини колишнього СРСР у 1973 р. була поява в популяції патогенна високо вірулентних і агресивних біотипів раси 77. Вона призвела до втрат 40 % врожаю пшениці.

Розвиток епіфітотії визначається вихідним запасом інокулюму та швидкого його наростання. Швидкість наростання інокулюму залежить від багатьох факторів: сприйнятливості або стійкості рослини-живителя; біологічних особливостей патогенна (вірулентності, агресивності); сприятливих умов погоди, наявності переносників тощо. Епіфітотії спричинюють збудники, які характеризуються високою репродуктивною здатністю. Це, в першу чергу, збудники іржастих хвороб, борошністої і несправжньої борошністої роси, септоріозу, сірої гнилі, фомопсису та ін.

Важлива роль у виникненні епіфітотій належить рослинам-живителям. Вони виникають на сприйнятливих до хвороб сортах, особливо коли останні вирощуються на великих площах. Епіфітотія бурої іржі у 1973 р. виникла на сортах озимої пшениці Аврора і Кавказ,

які на той час лише в Україні займали 2,1 млн га. Особливо велика роль сприйнятливих рослин у виникненні епіфітотій, якщо вони вирощуються у певному регіоні тривалий період без наявності збудника хвороби. Наприклад, епіфітотія несправжньої борошнистої роси огірків (збудник – *Pseudoperonospora cubensis* Rost.) на території європейської частини колишнього СРСР у 1986 р. виникла внаслідок того, що ця культура, інтродукована на початку ХХ ст. із Східної Азії виявилася сприйнятною до хвороби, оскільки в процесі селекції без наявності у цьому регіоні патогенна, були остаточно втрачені гени стійкості до нього.

Для виникнення епіфітотій іржастих важливе значення має різнохазяйність збудників. Проміжні рослини-живителі (для *Puccinia graminis* Pers. – види барбарису; для *Puccinia coronifera* – жостера проносного і ін.) відіграють подвійну роль. По-перше внаслідок статевого процесу, що відбувається на них (еціальна стадія грибів) можуть виникати нові, більш вірулентні і агресивні раси патогенів. По-друге – на них накопичується інфекція у вигляді еціоспор. Зокрема, на одному кущі барбарису утворюється в середньому понад 60 млрд. Еціоспор *Puccinia graminis* Pers.

Важливу роль у виникненні епіфітотій відіграють дикорослі трави і бур'яни. Вони є резерваторами збудників грибних, бактеріальних, вірусних і мікоплазмових хвороб.

Погодно-кліматичні умови суттєво впливають на виникнення і розвиток епіфітотій. Особливо важливим є оптимальне співвідношення факторів, що сприяють накопиченню інокулюму, його поширенню і зараженню рослин-живителів. Крім того фактори навколишнього середовища можуть несприятливо діяти на рослини, що спричинює знищення їх стійкості до хвороб.

Динаміка епіфітотій. Розвиток епіфітотій – це динамічний процес, що відбувається у часі і просторі. Він має три послідовні стадії: передепіфітотійну (підготовчу); власне епіфітотія (кульмінація спалаху хвороби); депресію, або затухання епіфітотії.

Передепіфітотійна стадія пов'язана із змінами, що відбуваються в популяціях патогенів і рослин-живителів. Зміни в популяціях патогенів (поява нових рас, біотипів, патотипів, штамів) відбуваються впродовж тривалого періоду. Зміни в сортовому складі на певній території теж потребують певного часу. Тому ця стадія може бути досить тривалою.

Спалах хвороби (друга стадія) починається з появи перших її симптомів на уражених рослинах і закінчується або загибеллю рослин,

або відчутним зниженням врожаю. Характерною її особливістю є одночасне масове ураження рослин певного агроценозу.

Депресія (третя стадія) характеризується зниженням поширеності хвороби, ступеню її розвитку. Вона може бути пов'язана як із дією абіотичних факторів (несприятливі для розвитку патогенів погодні умови), так і діями людей (застосування захисних заходів, заміна сприйнятливих сортів стійкими тощо).

За тривалістю епіфітотії ділять на *сезонні* і *багаторічні*. Сезонні епіфітотії мають однорічний цикл. До них відносять епіфітотії фітофторозу. Іржастих, борошністо- і несправжньоборошністороссяних хвороб, парші яблуні, кокомікозу вишні і черешні тощо. Багаторічні епіфітотії мають багаторічний цикл і найбільш характерні для хвороб, що спричинюються широко спеціалізованими факультативними паразитами (видами із родів *Fusarium*, *Drechslera*, *Verticillium* і ін.) та вузькоспеціалізованими облігатними паразитами (*Plasmodiophora*, *Spongospora*, *Synchytrium*), що мешкають у ґрунті. Епіфітотії, що спричинюються широко спеціалізованими патогенами виникають значно швидше. Вони спроможні створити достатньо великий запас інфекції оскільки здатні розвиватися як у паразитній (в живих тканинах рослин), так і у сапрофітній на рослинних рештках) фазах.

Вузькоспеціалізовані патогени здебільшого утворюють одну генерацію спор, які самостійно не розносяться по території. Тому їх епіфітотії мають досить тривалу перед епіфітотійну стадію і виникають в одних і тих же місцевостях і мають ще назву стаціонарних хронічних.

Типи епіфітотій. В залежності від масштабів і характеру розвитку розрізняють три типи епіфітотій: місцеві (енфітотії), прогресуючі і повсюдні (панфітотії).

Місцеві (енфітотії) охоплюють невеликі території, розвиваються регулярно із року в рік. Вони можуть бути обмежені територією господарства, району, області. Інтенсивність їх розвитку залежить від погодно-кліматичних умов, ефективності господарювання, стану захисних заходів тощо. Вірогідність виникнення таких епіфітотій в господарстві або районі, де не порушується чергування культур у сівозмінах, де належна агротехніка, на належному рівні застосовуються профілактичні, біологічні, хімічні і інші заходи захисту рослин значно менша, ніж там, де цьому не приділяється достатньої уваги.

Прогресуючі епіфітотії. Мають здебільшого сезонний характер і виникають як наслідок розширення місцевих епіфітотій і охоплюють значні території. Переростання місцевих епіфітотій у прогресуючі залежить як від погодних умов, так і від практичної діяльності людей. Безконтрольне завезення посівного і посадкового матеріалу сприйнятливих до певної хвороби сортів, порушення вимог щодо карантину рослин і ін. призводить до виникнення масового розвитку хвороб на великих територіях. Типовими прогресуючими епіфітотіями є епіфітотії іржастих, борошносторосяних, деяких бактеріальних і вірусних хвороб. Їх збудники характеризуються високою репродуктивною здатністю, легко поширюються на великі відстані і за наявності сприйнятливих рослин і відповідних погодних умов можуть спричинювати ураження посівів на великих площах.

Повсюдні епіфітотії (панфітотії) виникають в окремі роки і охоплюють всі посіви певної культури на території однієї або навіть декількох країн одночасно. Іноді панфітотії охоплюють цілі континенти. Наприклад, панфітотія фітофторозу картоплі у 1845–1846 рр. охопила більшість країн західної Європи. Особливо шкідливою вона була на території Ірландії, внаслідок чого населення цієї країни скоротилося на 2 млн. Із-за голоду і еміграції до інших країн. У 60-х рр. ХХ ст. виникла потужна панфітотія пероноспорозу тютюну (збудник – *Peronospora tabacina* Adam.), яка охопила більшість країн східної і західної Європи, західні області України, Молдову і Крим.

Виникнення панфітотій найчастіше пов'язано із появою нових агресивних рас патогенів. Яскравим прикладом цього є епіфітотія гельмінтоспоріозу кукурудзи спричинена расою Т (*Helminthosporium maidis* Nisikado Miyake) на гібридах кукурудзи з цитоплазматичною чоловічою стерильністю техаського типу у 1968–1970 рр. на території багатьох країн Америки, Азії, Європи, Африки, Австралії. На даний час виникнення панфітотії цієї хвороби неможливе, оскільки у більшості країн селекціонери відмовились від використання ЦЧС техаського типу для створення гібридів кукурудзи.

2.7. Спеціалізація збудників хвороб

Паразитні організми, які володіють широким діапазоном у виборі харчового субстрату (паразитують на більшості видах рослин), називаються *поліфагами*. Ними можуть бути збудники корневих гнилей багатьох культурних рослин та бур'янів.

Паразитні організми з обмеженим колом рослин-живителів називаються монофагами. Наприклад, збудник стеблової іржі і збудник борошнистої роси злаків, уражують тільки злакові культури.

Види спеціалізації збудників хвороб:

1. спеціалізація паразитів за рослинами-живителями;
2. органотропна спеціалізація паразитних організмів;
3. спеціалізації паразитів за віком рослин-живителів.

Спеціалізація паразитів за рослинами-живителями навіть у межах родин рослин буває дуже вузькою. Наприклад у збудника стеблової іржі злаків встановлено шість спеціалізованих форм, які пов'язані з окремими видами злаків: пшеницею, житом, ячменем, пирієм повзучим, вівсом, лисохвостом, тощо.

Встановлено, що спеціалізовані форми неоднорідні та складаються із *фізіологічних рас*, які відрізняються між собою неоднаковою здатністю уражати різні сорти. Фізіологічна раса в свою чергу представляє собою комплекс (популяцію) генетично однорідних особин, які називаються *біотонами*.

Органотропна спеціалізація паразитних організмів пов'язана з ураженням ними окремих органів і тканин рослин. Так, збудник кіли хрестоцвітих культур вражає тільки кореневу систему, деякі гриби живляться тканинами судин, інші – покривними тканинами рослин. Типи паразитизму збудників хвороб рослин облігатні, або обов'язкові паразити (віруси, віроїди, деякі гриби, тощо) необов'язкові паразити, або умовні, факультативні паразити (збудники парші яблуні та груші, збудники білої плямистості листків груші, антракнозу смородини, тощо) необов'язкові сапрофіти, або факультативні сапрофіти (гриби – збудники цитоспорозу і чорного раку яблуні, збудники сірої гнилі капусти та інших сільськогосподарських культур).

При віковій спеціалізації паразитів уражуються тільки молоді (розсада, сходи) або дорослі рослини.

2.8. Зовнішні ознаки (симптоми) прояву хвороб

Патоморфологічні та патофізіологічні зміни у рослин супроводжуються появою зовнішніх ознак (симптомів) хвороб. В залежності від збудника одна хвороба може проявлятися у вигляді декількох симптомів. Симптоми однієї і тієї ж хвороби можуть бути

різними в залежності від навколишніх умов. Всю їх різноманітність можна об'єднати в декілька основних типів.

Гнилі. Хвороби цього типу уражують багаті на воду та поживні речовини плоди, коренеплоди, бульби, цибулини, особливо в період їх зберігання. Гнилі спричинюють напівсапрофітні гриби та бактерії, які за допомогою ферментів руйнують пектинові речовини міжклітинних пластинок і призводять до мацерації тканин, і їх руйнування. Гнилями уражуються також стебла і кошики соняшнику, стовбури дерев (гниль деревини), коренева система всіх без виключення культур. Типовими збудниками гнилей є гриби

При ураженні гнилями, що спричинюються грибами, на поверхні уражених органів з'являються нальоти грибниці або спороношення, які є типовими діагностичними ознаками. При ураженні гнилями, що спричинюються бактеріями, нальоти не утворюються, а на поверхні уражених тканин спостерігається поява краплинок ексудату, що являє собою скупчення бактерій.

В'янення. Хвороби цього типу спричинюються як абіотичними, так і біотичними факторами. Здебільшого вони проявляються як загальні захворювання, при яких уражується коренева або судинна система рослин. Часто в'янення пов'язане із механічними пошкодженнями, нестачею вологи в ґрунті, посиленому випаровуванню вологи листками, із відмиранням кореневої системи внаслідок дії мікроорганізмів (корневих гнилей), внаслідок закупорювання судинної системи рослин (трахеомікози і трахеобактеріози), стовбурне в'янення тощо.

Некрози – місцеве відмирання тканин або частини рослин. Цей тип хвороби може проявлятися у вигляді відмирання паренхімних клітин (плямистостей на різних органах рослин), жилок листків і коренів, судинних пучків, стовбурів і гілок дерев (кори, лубу, камбію і периферійних шарів деревини), внутрішнього некрозу плодів тощо. Некрози можуть бути різного походження: неінфекційного (дії абіотичних факторів) і інфекційного (дії патогенних організмів – грибів, бактерій, вірусів). На некротичних плямах часто утворюються спороношення грибів у вигляді нальотів, конідіальних лож, пікнід тощо. Некрози можуть бути наслідком реакції надчутливості рослин відносно грибів, бактерій та вірусів.

Нальоти на поверхні органів рослин. Хвороби цього типу спричинюються паразитичними та сапрофітними грибами. Вони

проявляються у вигляді білого, сірого, бурого або рожевого нальотів поверхневої (екзофітної) грибниці і спороношення, що легко струшується. Типові нальоти утворюються борошнисто росяними грибами, збудниками рожевої, чорної та оливкової плісені Крім того, нальоти можуть з'являтися на різних видах плямистості як наслідок утворення спороношення грибів від грибниці, що знаходиться всередині тканин (ендофітної) рослин. Таке проявлення хвороби спричинюють гриби – збудники несправжньої борошнистої роси. При цьому нальоти різного забарвлення (білого, сірого, фіолетового) утворюються здебільшого з нижнього боку листків, а при дифузній формі хвороби – на всіх органах.

Виразки. Виникають при ураженні багатих на воду тканин. Характеризуються розм'якшенням тканин навкруги місця ураження, внаслідок чого утворюються заглиблення, частіше мокрі, що містять спороношення патогена. Виразки є типовим проявленням антракнозів (антракноз гарбузових, квасолі і т.ін.).

Пустули – округлі або овальні опуклі подушечки спороношення різного розміру і забарвлення, що утворюються під покривними тканинами (епідермісом, перидермою). Згодом під тиском спороутворень покривні тканини розриваються і спори оголюються. Пустули є типовим проявом ураження рослин іржастими грибами (уредінію- і теліостадії), бульб картоплі звичайною паршею і т. ін. Утворення пустул, як правило, супроводжується відмиранням ділянок тканин.

Пухлини, нарости, гали. Утворюються внаслідок життєдіяльності деяких грибів, бактерій, вірусів, нематод і деяких видів комах. Уражені клітини рослин посилено діляться (гіперплазія) або збільшуються у розмірі (гіпертрофія), в результаті чого уражені тканини або органи надмірно розростаються. Такий тип ураження може зустрічатися на всіх органах рослин. Найбільш типовим проявом таких хвороб є ураження картоплі раком, капусти – килою, різних видів рослин – галовою нематодом тощо.

Деформації. Проявляються на різних органах, а частіше – на всій рослині у вигляді зміни їх форми під впливом патогена (зморшкуватість, скручування, гофрованість, ниткоподібність, папоротеподібність, крапивоподібність, пильчастість, кучерявість листової пластинки; проліферація, махровість квіток; розеточність, надмірна кущистість, карликовість, надмірне гілкування рослин,

„відьмині метли” пагонів). Такі симптоми спричинюють здебільшого віруси і мікоплазми, іноді – голосумчасті та деякі інші гриби.

Муміфікація. Уражуються плоди або насіння, які повністю пронизуються міцелієм гриба, поступово засихають і перетворюються у склероціальну строму, покривні тканини якої набувають темного забарвлення. Типовим проявом хвороби є муміфіковані плоди яблуні при ураженні плодовою гниллю.

Руїнування органів – ураження колосся, стебел, листків і інших органів, що спричинюється сажковими грибами. Уражений орган або його частина перетворюється у порошкоподібну масу темно-коричневого до чорного забарвлення, що являє собою теліоспори (сажкові спори) гриба. Вона здебільшого легко розпилюється (летюча сажка пшениці, жита, ячменю, вівса, проса, кукурудзи). Іноді спори зібрані у вигляді сажкових мішечків (тверда сажка пшениці, жита, карликова сажка пшениці) або склеєні у вигляді сажкових грудочок (кам'яна сажка ячменю).

Зміна забарвлення органів рослин. Вона може спричинюватись як абіотичними, так і біотичними факторами. Найчастіше результатом впливу абіотичних факторів є пожовтіння та хлороз листків. Схожі симптоми можуть спричинювати віруси та мікоплазми (жовтяниця), гриби (жовтизна капусти). Віруси спричинюють різні види мозаїк (зелену, жовту, білу, крапчасту, смугасту, стрічкову, кільцеву, жилкову, прижилкову, міжжилкову). При стовбурі пасльонових рослини набувають бронзово-фіолетового забарвлення (збудник – мікоплазми). Причиною краснухи винограду є гриб.

Зміна забарвлення органів пов'язана із зміною властивостей хлоропластів, що завжди супроводжується повною або частковою втратою їх здатності до асиміляції.

Виділення камеді (гомоз) – тягучої клейкої речовини на стовбурах, гілках, плодах кісточкових плодових та інших культур (бавовнику, кунжуту і т. ін.). На повітрі вона твердіє, утворюючи прозорі або темні склоподібні скупчення. Причиною гомозу є розрідження клітинних оболонок і гідроліз крохмалю. Виділення камеді є одним із характерних симптомів моніліозу та кластероспоріозу кісточкових, гомозу бавовнику тощо. Причиною цього явища можуть бути і механічні пошкодження дерев кісточкових плодових культур.

Контрольні запитання до розділу 2:

1. Назвіть хвороби, викликані механічними пошкодженнями рослини.
2. Назвіть хвороби, які спричинені дією надмірно високої і низької температури навколишнього середовища.
3. Назвіть хвороби, які спричиняються дефіцитом або надлишком води в ґрунті.
4. Назвіть хвороби, які спричиняються порушенням умов освітлення.
5. Назвіть хвороби, спричинені несприятливими умовами живлення.
6. Що таке хвороба рослин?
7. Визначення патологічного процесу.
8. Які основні принципи класифікації хвороб рослин?
9. Які є способи живлення організмів?
10. Які є типи паразитизму збудників хвороб рослин?
11. Що таке симбіоз?
12. Назвіть типи збудників хвороб рослин.
13. Дайте характеристику основним зовнішнім ознакам прояву хвороб.

3. МОРФОЛОГІЯ ГРИБІВ ГРИБИ, ЯК ЗБУДНИКИ ХВОРОБ РОСЛИН

Гриби – велика група безхлорофільних гетеротрофних організмів, яка налічує понад 75 тисяч описаних видів. У системі органічного світу вони займають проміжне місце серед рослин та тварин. За наявності сечовини в обміні речовин, хітину в оболонці клітин, запасного продукту – глікогену (не крохмалю) вони наближені до тварин. З іншого боку, за способом харчування шляхом всмоктування, відсутності рухливості у вегетативному стані вони нагадують рослини. Однак гриби – не рослини і не тварини. Розвиток цієї групи організмів відбувався у природі окремо. Грибам належить самостійне царство живих організмів – *Mycota* (гриби).

Переважна більшість грибоподібних, псевдогрибів та справжніх гриби мають мікроскопічні розміри. Такі організми називають *мікроміцетами*. У ряду грибів в якому утворюються плодові тіла досить великих розмірів називають *макроміцетами*. Однак розподіл грибів на мікро- та макроміцети умовний, оскільки основну частину плодового тіла складає мікроскопічний міцелій.

Гриби є гетеротрофами: як джерело живлення вони використовують готову органічну речовину рослинного або тваринного походження. Беручи активну участь у трансформації складних органічних сполук у природі, гриби є продуцентами корисних для людини речовин (антибіотики та ін.). Ферментативну активність грибів використовують у хлібопекарстві, пивоварінні, виноробстві, молочній промисловості та ін. Деякі гриби мають цінні харчові, смакові та лікувальні якості.

Поряд із грибами, які володіють корисними властивостями, існує багато грибів – збудників хвороб рослин. Вони складають численну групу, що включає понад 10 тисяч видів. Залежно від джерела живлення всі гриби поділяться на *паразитів рослин (фітотрофів) і сапротрофів*. Фітопатогенні гриби поділяються за паразитичною спеціалізацією на групи *факультативних паразитів, факультативних сапротрофів та облігатних (обов'язкових) паразитів* (збудники сажкових та іржастих хвороб, несправжньої борошнистої роси).

Класифікаційні системи грибів ґрунтуються на комплексі ознак, у тому числі на будові вегетативного тіла (*талому*), способах розмноження, хімічному складі оболонок.

3.1. Будова клітини та вегетативного тіла грибів

Клітина гриба (рис. 30) складається із клітинної оболонки, ядра (ядер) і цитоплазми з плазмалемою, ендоплазматичним ретикулулом, мітохондрій, рибосом, лізосом, вакуоль і жирових включень.



Рис. 30. Клітина гриба

Клітинна оболонка(стінка) є у всіх грибів. Вона має певні властивості, які залежать від функцій, виконуваних клітиною (клітини вегетативного росту, розмноження, поширення, збереження). Хімічний склад клітинної оболонки різноманітний. Містить близько 80–90 % полісахаридів, зв'язаних з білками, ліпідами, поліфосфатами, пігментами. Вона складається з кількох шарів (*зовнішнього та внутрішнього, або первинної та вторинної клітинної стінки*). *Матричні (скелетні) структури* (або первинна стінка) складаються з хітину та целюлози, зовнішній шар (вторинна стінка), — як правило, з глюканів з різними типами зв'язку у різних таксонів грибів. Так, у клітинних оболонках ооміцетів переважають целюлозно – глюканові полісахариди, у зигоміцетів – целюлозно – хітинові, у сумчастих, базидіальних і мітоспорових – хітинно – глюканові сполуки. Зовнішні шари оболонки часто містять певні пігменти, які надають клітинам різноманітного забарвлення.

Ломасоми — везикулярні тільця (бульбашки), які розміщуються між клітинною стінкою та цитоплазматичною мембраною. Виявлені майже у всіх грибів, беруть участь у синтезі клітинної стінки.

Протопласти грибів — сферичні утворення клітини, позбавлені клітинної оболонки, чутливі до осмотичного шоку. їм властиві метаболічні процеси та здатність до регенерації. Протопласти одержують шляхом лізису клітинних стінок. Для цього використовують ферменти або мікроорганізми, які спричиняють лізис, а також сполуки, які порушують синтез клітинної стінки. Наприклад, антибіотик гризеофульвін пригнічує синтез клітинної стінки у хітин-вмісних грибів. Антибіотик ністатин зв'язує стероли цитоплазматичної мембрани та клітинної стінки. Утворення протопластів у грибів як при культивуванні, так і в природі вивчено недостатньо. Ймовірно, що воно має значення у патогенезі захворювань, які спричиняються грибами.

Плазмалема — зовнішній тонкий шар цитоплазми, який складається з білків і ліпоїдів, вона відокремлює цитоплазму від клітинної стінки. Головна функція плазмалеми — регуляція надходження речовин з навколишнього середовища в клітину і навпаки.

Цитоплазматична мембрана — аналогічна за будовою мембрані рослинної, тваринної та прокариотичної (так звана універсальна «елементарна мембрана»), складається з подвійного шару ліпідів, який міститься між тонкими шарами білка. Білкові молекули розміщуються не тільки на поверхні мембрани, а й пронизують її наскрізь.

Цитоплазма клітини являє собою гідрофільний колоїд, який містить структурні білки і не зв'язані з органоїдами клітини ферменти, амінокислоти, вуглеводи і ліпіди.

Ендоплазматичний ретикулум — різноманітна система білково — ліпоїдних каналців і трубочок, які виконують циркуляційну і синтетичну функції.

Вакуолі — добре видимі структури округлої або неправильної форми. В них концентруються резервні речовини або токсичні проміжні метаболіти клітини. Вважають, що вакуолі у клітині можуть походити від ендоплазматичного ретикулуму або апарата Гольджі.

Лізосоми — дрібні органоїди клітини, які містять протеолітичні ферменти і юті, розщеплення полімерів білка, нуклеїнових кислот і ліпідів.

Ядро — оточене двошаровою з порами оболонкою, яка утворюється зовнішньою та внутрішньою ядерними мембранами, містить ядерце, хромосоми. Ядро містить ДНК (у вигляді хромосом), яка є носієм генетичної інформації клітини. У грибній клітині, в

залежності від виду гриба, може бути одне, два або кілька ядер. Вони дрібні (0,5–3 мкм у діаметрі) та різноманітні за формою, контролюють процеси життєдіяльності цитоплазми за допомогою генів, дезоксирибонуклеїнової (ДНК) рибонуклеїнової (РНК) кислот.

Рибосоми – дрібні кулясті тільця, які складаються з білка та матричної РНК. Багато їх в ядрі, цитоплазмі, мітохондріях і на поверхні ендоплазматичного ретикулу. Рибосоми беруть участь у синтезі білка.

Мітохондрії – найважливіші органели клітини. Вони заповнені строною й двошаровою білково – ліпоїдною мембраною. Внутрішня мембрана вип'ячується всередину, утворюючи кристи. На поверхні крист і в стромі мітохондрій є велика кількість ферментів, які здійснюють біологічне окиснення органічних речовин. При цьому вся енергія, яка частково запасатися в макрозв'язках АТФ. Форма і кількість мітохондрій залежать від фізіологічного стану клітини та умов культивування гриба.

Включення. Основною запасною речовиною у грибів є глікоген, який розміщений у вигляді дрібних гранул по всій цитоплазмі. *Поліфосфати* — містяться у колоїдному стані у вакуолях. їх вміст у клітині становить до 22 % вмісту всіх мінеральних компонентів. *Ліпіди* та *жирові речовини* містяться у клітині у вигляді крапельок, які називаються *ліпосомами*.

Усі гриби беруть свій початок зі спори. Вегетативне тіло грибів може бути представлено: *амебоїдом*, *плазмодієм*, *ризоміцелієм*, *несептованим та септованим міцелієм (грибницею)*.

Вегетативне тіло у найбільш примітивних грибоподібних протистів, псевдогрибів та справжніх грибів відділу *Chytridiomycetes* представлено *плазмодієм*.

Плазмодій, або *амебоїд* – багатоядерна, позбавлена оболонки, мінливої форми клітина грибів.

У більшості справжніх грибів вегетативне тіло складається з тонких гілкуючих ниток – гіф, що мають вигляд циліндричних труб до 10 мкм у діаметрі. Вони характеризуються апікальним (верхівковим) зростанням та рясним розгалуженням. Сукупність гіф називається *грибницею*, або *міцелієм*. Він може бути одноклітинним, або *несептованим* (у нижчих) та багатоклітинним, або *септованим* – у вищих грибів (рис. 31).

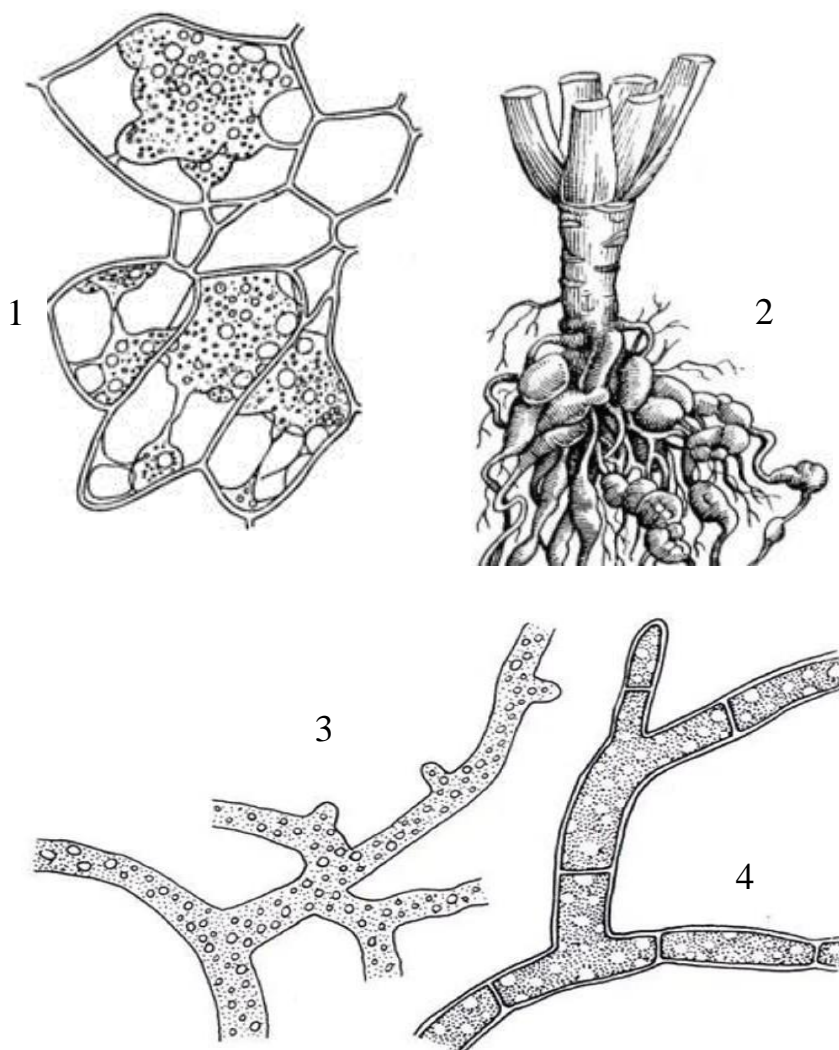


Рис. 31. Вегетативне тіло грибів:

1 – плазмодій, амебоїд збудника кіли капусти *Plasmodiophora brassicae* (2); 3 – одноклітинний, несептований міцелій грибів роду *Mucor*, 4 – багатоклітинний, септований міцелій грибів роду *Botrytis*

Грибниця, яка розвивається на поверхні субстрату, найчастіше має вид ніжного павутинистого нальоту або ватоподібних скупчень. Міцелій ендопаразитів на рослині – живителі може розвиватися місцями (тоді його називають *місцевим*) або пронизувати всі органи рослини (тоді його називають *дифузним*).

Міцелій, який поширюється всередині субстрату, називають *внутрішнім*, або *ендогенним* (грецьк. endon – всередині). У свою чергу ендогенний міцелій у деяких представників проникає в клітину рослини-господаря (*Olpidium brassicae* Dang. – збудник чорної ніжки капусти, *Synchytrium endobioticum* Pers. – збудник раку картоплі), але у переважної більшості грибів він поширюється по міжклітинниках (*Plasmopara halstedii* (Farlow) Berlese & de Toni – збудник неправжньої

борошністої роси соняшнику, *Uromyces pisi* (Pers.) de Bary – іржа гороху).

Гіфи, з яких формується міцелій, ростуть верхівками, тому наймолодші клітини розташовані ближче до них. При утворенні вегетативного міцелію та різних типів спороношень гіфи шляхом щільного переплетення формують спеціальні утворення. У багатьох грибів гіфи безбарвні все життя; у деяких видів з віком гіфи забарвлюються в сірий, оливковий чи коричневий кольори, і тільки в окремих грибів вони мають темний колір.

3.2. Видозміни гіф

В залежності від умов розвитку і виконуваних функцій окремі гіфи і міцелій можуть видозмінюватися на пряжки, анастомози, гаусторії, ризоїди, столони, придатки.

Пряжки – дугоподібні гіфи, які з'єднують сусідні клітини. Часто спостерігаються у базидіоміцетів. За допомогою пружок при статевому розмноженні ядро та протоплазма переходять з однієї клітини в іншу. Характерні для гриба *Merulius lacrymans* Pers. (*Serpula lacrymans* Karst.) – збудник домового гриба.

Анастомози (грец. *anastomosis* – сполука) – бічні, короткі вирости клітин, які з'єднують гіфи міцелію між собою та за допомогою яких цитоплазма та ядра з однієї клітин переходять в іншу. В окремих випадках за допомогою анастомозів здійснюється перехід міцелію від галоїдного стану до диплоїдного. При сильному розвитку анастомозів міцелій стає сітчастим. Характерні для відділу *Basidiomycota*.

Апресорії – розширені вирости гіфи, за допомогою яких паразитні гриби, наприклад борошністоросяні, прикріплюються до поверхні субстрату. Типовий представник *Blumeria graminis* Speer – збудник борошністої роси злаків.

Гаусторії (лат. *haustor* – той, що черпає, той, п'є) характерні для паразитичних грибів, це бічні вирости гіф булавовидної або гіфоподібної форми. Вони проникають у клітини рослини – живителя і передають поживні речовини із клітини до міцелію. Гаусторії грибів роду *Albugo* мають вид маленьких булавочок, у *Blumeria* – пальчасто – лопатеві, у *Peronospora* – великі, гіллясті, займають значну частину порожнини клітини.

Ризоїди грец. (*rhiza* – коріння + *eidos* – вид) – прості або розгалужені коренеподібні відростки гіф, за допомогою яких гриб проникає у субстрат та прикріплюється до нього.

Столони (лат. *stolo (stolonis)*) – кореневий пагін) – дугоподібні товсті гіфи, за допомогою яких гриб швидко поширюється по субстрату. Ризоїди та столони характерні для гриба *Rhizopus nigricans* Ehrenb. – збудника чорної головчастої плісняви на продуктах харчування.

Придатки (лат. *appendix* – придатак) – спеціальні, різної форми та розміру, безбарвні чи забарвлені гіфи, одно- чи багатоклітинні; відростають від оболонки клейстотеціїв і утримують плодові тіла на поверхні субстрату, сприяючи їхньому поширенню. Придатки усіх видів борошнесторосяних грибів (відділ *Ascomycota*) є важливою систематичною при класифікації грибів. Наприклад, у грибів роду *Sphaerotheca* – придатки прості гіфоподібні, у грибів роду *Microshaera* – тричі дихотомічно – розгалужені, а у грибів роду *Uncinula* – спіралью закручені на кінцях.

Війки – ниткоподібні безбарвні клітини, розташовані на кінці конідії в кількості від 2 до 5 шт. Характерні грибам роду *Pestalotia* і виконують функцію утримання спори на поверхні рослини – живителя.

Спеціальні стерильні гіфи утворюються на гіменіальному шарі сумчастих (відділ *Ascomycota*) або базидіальних (відділ *Basidiomycota*) грибів і виконують розділювальну або захисну функцію: парафізи – одно- або багатоклітинні безплідні гіфи, розташовані між сумками або базидіями, запобігають їх всиханню та механічним пошкодженням; *цистиди* – це стерильний, звичайно світлозабарвлений, різної форми кінець несудинної гіфи на гіменіальному шарі базидіоміцетів; *щетинки* – великі, товстостінні, темнозабарвлені клітини з шипиками на кінцях, які піднімаються над базидіями; *глеоцистиди* – дрібні, булавовидні клітини, розташовані в нижній частині гіменіального шару базидіоміцетів; *псевдофізи* – тонкі, неоднакової товщини гіфи з краплинами жиру, які розташовуються у гіменіальному шарі базидіоміцетів; *дендрофізи* – тонкі, безбарвні гіфи, сильно розгалужені на вершині; *пегі* – гіфи, зібрані в пучки і розташовані над базидіями.

3.3. Видозміни міцелію грибів

Залежно від умов розвитку та виконання функцій міцелій або окремі гіфи грибів можуть видозмінюватися (рис. 32).

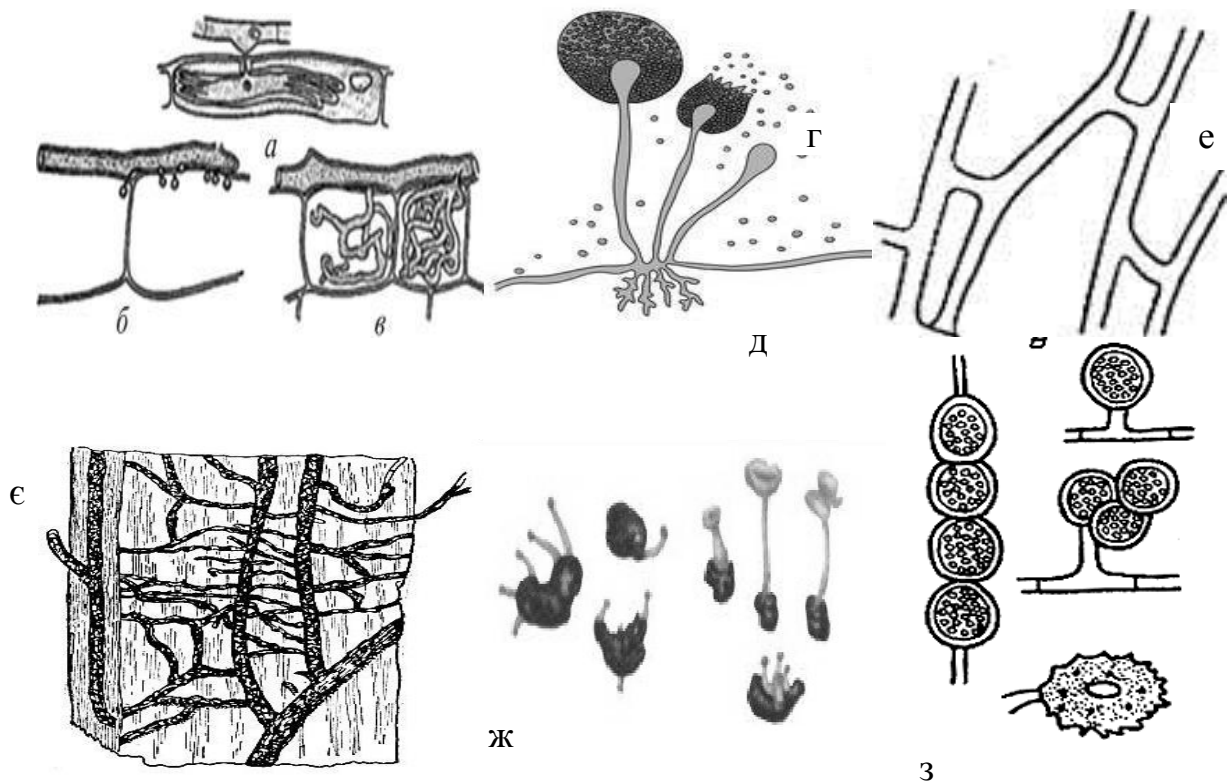


Рис. 32. Видозміни міцелію грибів:

а – гаусторії у грибів роду *Erysiphe*; б – гаусторії у грибів роду *Peronospora*; в – гаусторії у грибів роду *Albugo*; г, д – ризоїди та столони у грибів роду *Rhizopus*; е – анастомози; є – ризоморфи у грибів роду *Armillariella*; ж – склероції у грибів роду *Sclerotinia*; з – хламідоспори.

Пряжки – напівкруглі клітини, розташовані збоку гіф у місцях перегородок та зв'язують порожнини сусідніх клітин. Пряжки характерні для багатьох базидіальних грибів. За їх допомоги при статевому процесі переміщується вміст ядра з однієї клітини в іншу. Наявність або відсутність пряжок, їх форма та кількість є систематичною ознакою для гіменомицетів.

Анастомози (грец. *anastomosis* – з'єднання) бічні короткі вирости клітин, що поєднують гіфи міцелію між собою. За допомогою анастомозів протоплазма та ядро з однієї клітини переходить до іншої. В окремих випадках анастомози здійснюють перехід міцелію від гаплоїдного стану до диплоїдного. При сильному їх розвитку міцелій стає сітчастим.

Апресорії (грец. *apprimere* – притискати) – розширені вирости гіф, за допомогою яких збудники прикріплюються до поверхні субстрату.

Гаусторії (лат. *haustor* – той, що п'є) – бічні, лопатевидної або гіфоподібної форми, вирости міцелію грибів, характерні для obligатних фітотрофів. Мають булавоподібну форму, проникають у клітини рослин-господарів і транспортують поживні речовини з клітини до міцелію.

Ризоїди (грец. *rhiza* – корінь + *eidos* – вид) – прості або розгалужені коренеподібні відростки гіф, за допомогою яких гриб проникає в субстрат і прикріплюється до нього.

Столони (лат. *stolo, stolonis* – кореневий пагін) – дугоподібні товсті гіфи, за допомогою яких гриб швидко поширюється по субстрату. Ризоїди та столони є у виду *Rhizopus nigricans* Ehr. – збудника чорної головчастої плісені на продуктах харчування.

Міцеліальні тяжі (шнури) дуже часто утворюються у різних груп найвищих грибів. Вони бувають прості та складні, різної довжини, товщини, кольору та консистенції. Складаються з невеликої кількості гіф, що паралельно ростуть. Останні або склеюються один з одним, або утворюють міцні з'єднання за допомогою численних коротких анастомозів у справжнього домового гриба – *Serpula lacrymans* Pers). Виконують функції зберігання, поширення грибів при вегетативному розмноженні, служать своєрідною провідною системою для пересування поживних речовин: води до плодових тіл, що розвиваються.

Міцеліальні плівки – щільні міцеліальні сплетення, що розвиваються на поверхні або всередині субстрату. У дереворуйнівних трутовиків вони формуються в тріщинах деревини ураженого дерева. Плівки мають високу міцність, іноді досягаючи в товщину 10–15 мм.

Ризоморфи (грец. *rhiza* – корінь + *morphe* – форма) – складні шнуроподібні темні або чорні сплетення гіф, що нагадують форму коріння вищих рослин. Їх довжина може досягати кількох метрів при товщині в кілька міліметрів. Гіфи, що утворюють ризоморфи, відрізняються за будовою та функціями. Зовнішня частина ризоморф складається з темних товстостінних гіф, а внутрішня – з безбарвних тонкостінних гіф, тобто нерозгалужених, без перетинок, з широкими просвітами. Вони виконують функції збереження при несприятливих умовах та пересування поживних речовин. Типові ризоморфи утворює опеньок – *Armillariella mellea* Karst.

Склероції (грец. *skleros* – твердий) – це міцеліальні утворення твердої, щільної консистенції, округлої, видовжено-овальної, плоскої або неправильної форми, розміром від десятих часток міліметра

(мікросклероції) до 30 см. Склероції складаються з темнозабарвленого поверхневого шару, який включає 1–4 шари товстостінних округлих, щільно з'єднаних між собою клітин (параплектенхіми) та білої внутрішньої частини, сформованої з пухкого сплетення подовжених тонкостінних безбарвних гіф (прозоплектенхіми). Вони містять до 10 % води та близько 30 % жиру. Легко переносять несприятливі умови середовища та тривалий час зберігаються. Склероції відомі у багатьох грибів, головним чином з родів *Sclerotinia*, *Verticillium*, *Claviceps* та інші.

Хламідоспори (лат. *chlamyda* – верхня вовняна сукня) – одна з форм видозміни міцелію, що утворюється шляхом розпаду міцелію або окремих його ділянок на самостійні клітини, що округляються та під колишньою клітинною стінкою покриваються щільною, товстою пігментованою оболонкою. Найчастіше оболонка темнозабарвлена, покрита шипиками, щетинками, горбками або сіточкою. Хламідоспори містять значні запаси поживних речовин, тому здатні зберігатися до 10, а за деякими даними – до 15 років. Формуються у всіх факультативних сапро – та фітотрофів за несприятливих умов середовища.

Гемі (лат. *gemma* – різний камінь) утворюються так само, як і хламідосори, але відрізняються різноманітністю форм. Вони зустрічаються у сумчастих, базидіальних та недосконалих грибів.

Міцеліальні строми – сплетення, ущільненого міцелію, що пронизує субстрат, на поверхні або всередині якого утворюються спороносні органи або плодові тіла сумчастих та частково базидіальних грибів.

3.4. Розмноження грибів. Вегетативне

У грибоподібних та справжніх грибів розрізняють два типи розмноження: вегетативне та репродуктивне. Репродуктивне розмноження відбувається нестатевим та статевим шляхом.

Вегетативне розмноження грибів здійснюється частинами гіф міцелію, або його видозмінами – одіями, бластоспорами, хламідоспорами, гемами та іншими (рис. 33).

Оідії (грец. *oos* – яйце, овальна клітина), або *артроспори*, утворюються в результаті фрагментації конідіоносця, гіфи або всього міцелію на окремі еліпсоїдальні або кулясті клітини з тонкою оболонкою. Вони недовговічні та сприяють поширенню інфекції в період вегетації. Оідії утворюють гриби з родів *Endomyces*, *Oidium* та інші.

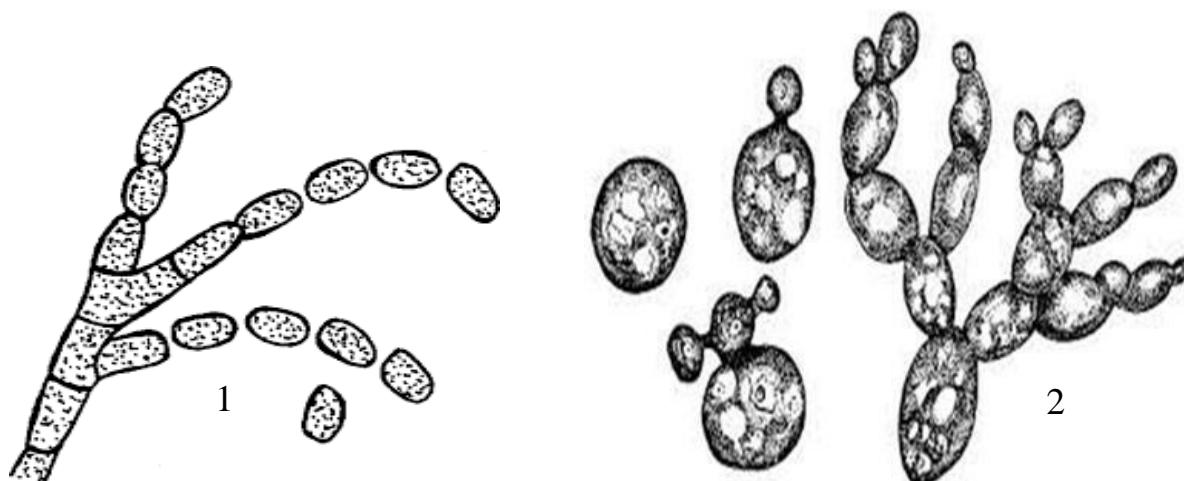


Рис. 33. Вегетативне розмноження грибів

1 – оїдії, або артроспори (*Blumeria graminis*), 2 – брунькування гіф, або бластоспори (рід *Saccharomyces*)

Бластоспори (грец. *blastos* – паросток + *spora* – насіння) утворюються в результаті брунькування гіф (міцелій, який брунькується у дріжджових грибів роду *Saccharomyces*) або спор (спора, що брунькується у голосумчастих грибів роду *Taphrina*). При цьому на міцелії утворюється маленький виріст, який поступово збільшується у розмірі, а після закінчення росту відокремлюється від материнської клітини та знову починає брунькуватися. В результаті брунькування формується ланцюжок бластоспор, який називається *псевдоміцелієм*.

3.5. Репродуктивне розмноження грибів. Нестатеве розмноження

Воно відбувається за допомогою особливих спор, що мають специфічні назви *зооспор*, *спорангіоспор* та *конідій*. По відношенню до утворюючих їх органам бувають *ендогенними* – *зооспори*, *спорангіоспори* (грибоподібні), *півноспори* (справжні гриби) та *екзогенними* – *конідії* (у грибоподібних та справжніх грибів).

Зооспори (грец. *spora* – насіння + *zoon* – тварина) – одноклітинні, одноядерні рухливі спори з одним або двома джгутиками, що зберігають життєздатність лише у воді (рис. 34).

Утворюються в спеціальних кулястих або грушоподібних вмістилищах – *зооспорангіях* (грец. *zoon* – тваринне + *spora* – насіння + *angeion* – посудина), які формуються на кінцях особливих гіф – *зооспорангієносіях*. При дозріванні оболонка зооспорангія розривається, зооспори звільняються та за допомогою джгутиків

активно пересуваються у воді. Це найпростіша форма нестатевого розмноження грибоподібних (роду *Plasmodiophora* – клас *Plasmodiophoromycetes*; роду *Synchytrium*, *Olpidium* – клас *Chytridiomycetes*; родів *Saprolegnia*, *Plasmodara*, *Phytophthora* – клас *Oomycetes*).

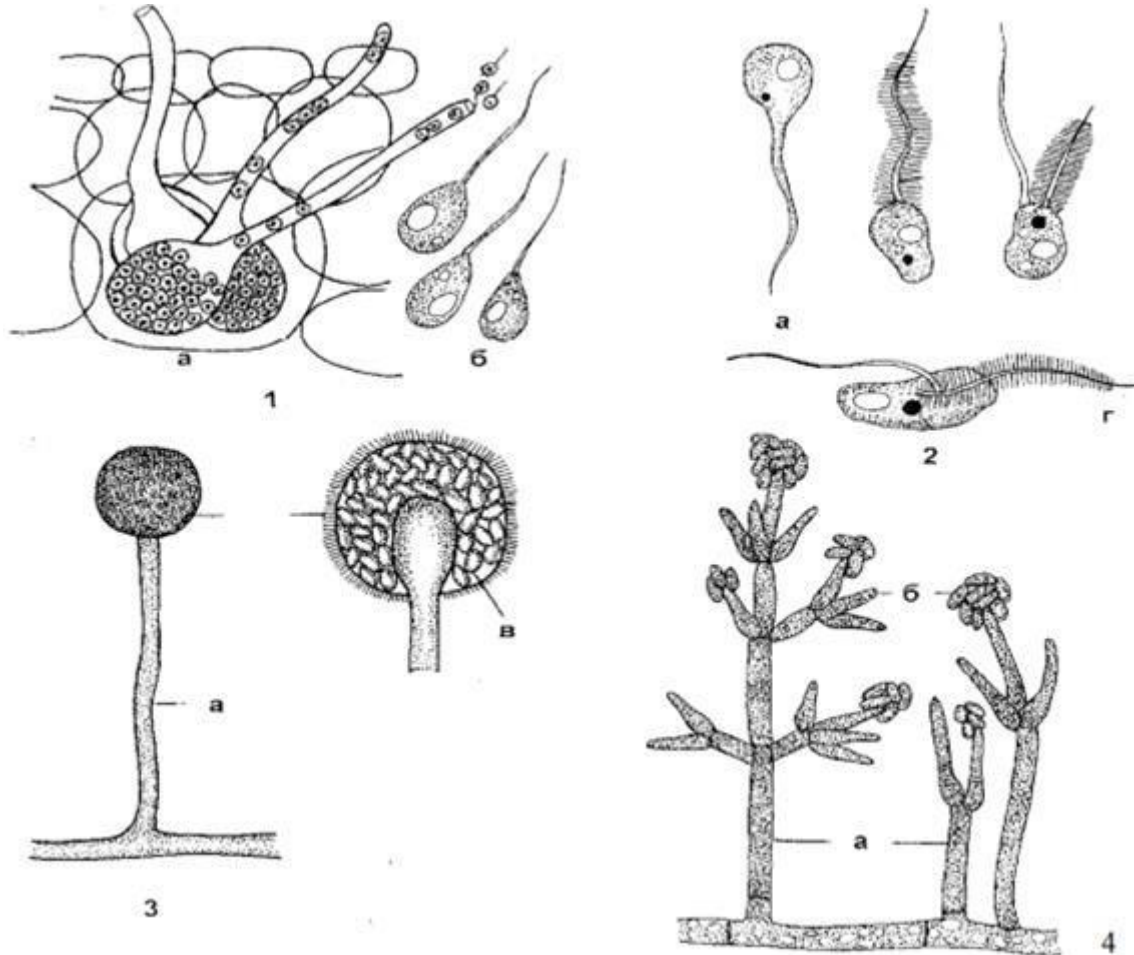


Рис. 34. Органи нестатевого репродуктивного розмноження грибів

1 – зооспорангії (а) із зооспорами (б) у грибів роду *Olpidium*;
 2 – типи будови джгутиків: (а) – задній биче видний, (г) – передній перистий, і зооспора з двома типами джгутиків – перистим та бичевидним; 3 – спорангієносець (а), спорангії зі спорангіоспорами (в) у грибів роду *Mucor*; 4 – конідієносець (а) та конідії (б) у грибів роду *Verticillium*

Спорангіоспори – одноклітинні нерухомі спори, що утворюються в кулястих вмістищах – *спорангіях* (грец. *spora* – насіння + *angeion* – судина) на особливих гіфах міцелію – спорангієносцях. Спорангіоспори мають тверду оболонку. Звільняючись через розриви спорангія, вони поширюються з потоками вітру на великі відстані.

Даний тип нестатевого розмноження характерний для грибів порядку *Mucorales* (клас *Zygomycetes*).

Ендогенні спори, характерні для грибоподібних хромістів і протистів, чітко демонструють їх зв'язок з водним способом життя. Перехід до життя на суші призвів до еволюції зооспорангії в спорангій, рухливих зооспор – в нерухомі спорангіоспори. Подальше вдосконалення грибів за життя на суші призвело до виникнення екзогенного спороутворення – конідієносців з конідіям. *Конідії* (грецьк. *konia* – пил + *eidos* – вид) – спори, що утворюються на конідієносцях. *Конідіоносці* – це прості або більш-менш диференційовані відгалуження гіф, які виникають клітини, що утворюють конідії. Конідії та конідіоносці дуже різноманітні за розмірами, формою, забарвленням і будовою, а також за характером розвитку та розміщенням. Конідії бувають одно-та багатоклітинні, кулясті, округлі, булавоподібні, ниткоподібні та інші, а також безбарвні та забарвлені.

Конідієносці бувають простими, що нагадують гіфи, або складними, з різним за складністю розгалуженням. Конідіоносці можуть розташовуватися на міцелії *поодинокі* або формувати агрегації у вигляді *коремій*, *спородохій*, *піоннотів*, а також утворювати тісний шар на *ложі* та в *пікніді* (рис. 35).

Коремії – це пучки щільно зближених, зазвичай склеєних, інколи зрощених один з одним конідієносців. В результаті цього утворюється компактна колонка, на вершині якої на гілочках конідіоносців синхронно розвиваються конідії. Коремії характерні представникам порядку *Hyphomycetales* (родина *Tuberculariaceae*, клас *Hyphomycetes*).

Спородохії – це конідіоносці з конідіями, зібрані в подушечки на поверхні опуклого сплетіння гіф. Якщо конідіальне спорonoшення такого типу має слизову або желеподібну консистенцію, а в основі більш пухке сплетіння гіф міцелію, їх називають *піоннотами*. Такий тип спорonoшення характерний для представників порядку *Hyphomycetales*.

Ложе – тісний шар конідієносців з конідіями на більш-менш плоскому сплетінні гіф. Ложе може розташовуватися на поверхні або всередині рослини. Воно часто вкрите покривними тканинами (кутикулою або епідермісом) та розкривається на момент дозрівання конідій. Ложе характерне для представників порядку *Melanconiales* (клас *Coelomycetes*).



Рис. 35. Способи формування конідіального спороношення:
 1 – поодинокі конідіоносці (а – рід *Ramularia*, б – рід *Cephalosporium*,
 в – рід *Arthrobotrys*, г – рід *Embellisia*, д – рід *Alternaria*);
 2 – спородохії (рід *Tubercularia*); 3 – коремія; 4 – ложе
 (рід *Marssonina*); 5 – пікніда (рід *Diplodia*)

Пікніди – кулясті або глечикоподібні вмістища, зі щільною, світлою або темною оболонкою, що складається із сплетіння міцелію, з вузьким від версті вгору – продихом. Усередині пікніди (ендогенно) утворюються щільним шаром конідієносці, на яких формуються конідії (*пикноспори*), що виходять потім з пікніди через продихи або

тріщини в оболонці, часто в масі слизу. Пікніди характерні для представників порядку *Sphaeropsidales* (клас *Coelomycetes*).

У грибів можна простежити поступовий перехід від ендogenous нестатевого розмноження за допомогою спорангіоспор до екзогенного нестатевого розмноження за допомогою конідій. Форма нестатевого розмноження характерна переважно для справжніх грибів, але зустрічається в нижчих з більш високою організацією.

У багатьох фітопатогенних грибів у період вегетації виникає кілька генерацій нестатевого репродуктивного спороношення. Ці спори сприяють масовому поширенню природного інокулюма та вторинному зараженню рослин.

3.6. Статеве розмноження грибів

Статеве розмноження грибів полягає в злитті чоловічих і жіночих статевих клітин – *гамет* (грец. *gametes* – чоловік, *gamete* – дружина), в результаті чого утворюється *зигота* (грец. *zygote* – з'єднання в пару).

При утворенні зиготи ядра *гаплоїдних* гамет зливаються, число хромосом подвоюється, тобто настає *диплоїдна* фаза. Надалі, після репродуктивного поділу диплоїдного ядра, настає гаплоїдний стан.

У статевому процесі розрізняють три основні фази:

- плазмогамія – злиття батьківської та материнської клітини;
- каріогамія – злиття ядер;
- редукція – розподіл ядер.

Ці фази проходять дуже швидко одна одною, а інколи – розтягуються на період, що охоплює майже все життя даного організму.

У нижчих псевдогрибів і нижчих грибів – зигоміцетів після запліднення клітина перетворюється на спору спокою (*ооспору*, *зигоспору*). У справжніх грибів після запліднення клітина не переходить у стан спокою, що розвивається, а розвивається в дикаріотичний, або диплоїдний міцелій. Згодом на цьому міцелії формуються *аски* (сумки) з *аскоспорами* (сумкоспорами) – у аскоміцетів, і *базидії* з *базидіоспорами* – у базидіоміцетів.

Відомі такі типи статевого розмноження грибів:

– *плагіогамія*, *оогамія* та *зигогамія* – у нижчих організмів (протистів, хромістів) та справжніх грибів (хітридіоміцетів, зигоміцетів) (рис. 36);

– *гаметангіогамія* та *соматогамія* – у справжніх грибів.

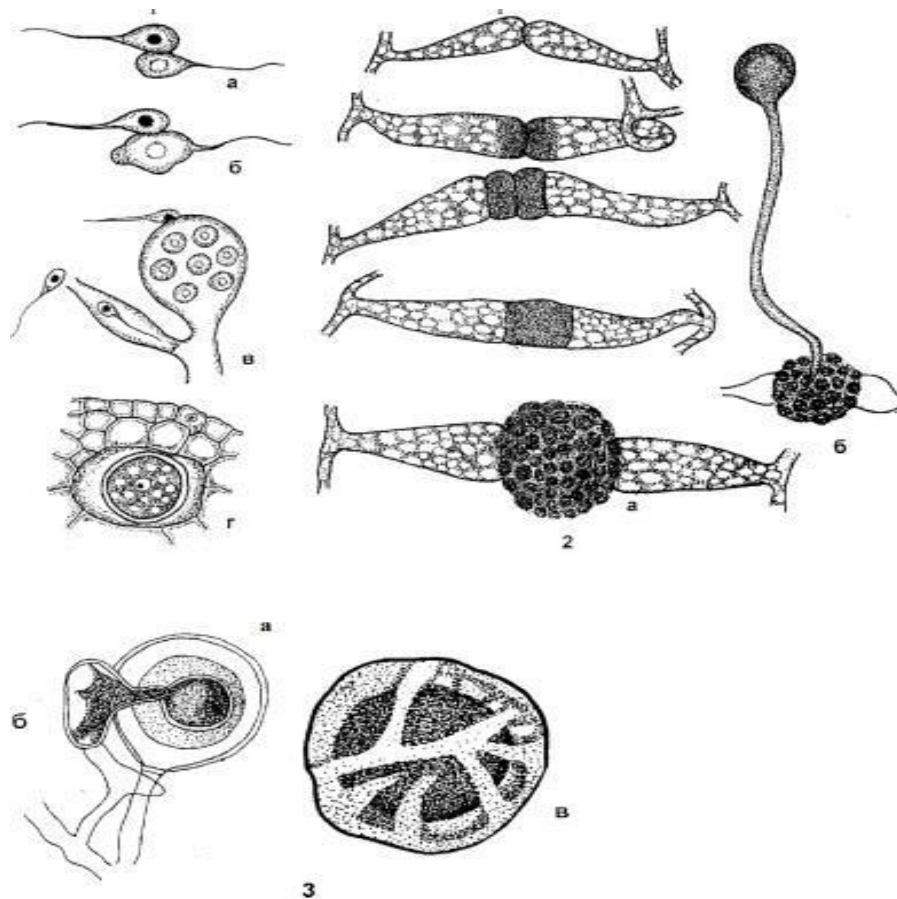


Рис. 36. Статеве репродуктивне розмноження у деяких справжніх грибів та псевдогрибів:

1 – *планогамія* (ізогамна (а), гетерогамна (б), оогамна (в) у хітрідіоміцетів; 2 – *зигогамія*: послідовні стадії формування зигоспори (а) та її проростання (б); 3 – *оогамія*, запліднення *оогонія* (а) за допомогою *антеридія* (б) у ооміцетів; *ооспора* (в)

Планогамія – злиття рухомих та різностатевих гамет, ослаблених умовами навколишнього середовища чи голодуванням. В результаті копуляції утворюється дикаріон – рухлива *планозигота*, забезпечена джгутиком. Вона проникає в тканини рослини, втрачає джгутик, стає нерухомою, покривається щільною оболонкою та перетворюється на спору – *цисту*. Циста легко переносить несприятливі умови довкілля та після періоду спокою проростає, як зооспорангій. Статевий процес типу планогамії спостерігається у представників класів *Plasmodiophoromycetes* та *Chytridiomycetes*. Планогамія буває:

ізогамною (грец. *isos* – однаковий + *gamos* – шлюб) – копуляція двох рухомих, однакових за формою та розміром гамет, але різних у статевому відношенні;

гетерогамною (грец. *heteros* – інший + *gamos* – шлюб) – злиття рухомих різностатевих гамет неоднакової величини;

оогамна (грец. *oov* – яйце + *gamos* – шлюб) – злиття чоловічої одноджгутикової рухомої гаметети з жіночою одноядерною кулястою гаметою – яйцеклітиною, що вільно лежить в *оогонії*.

Оогамія – злиття нерухомих, різних за формою та будовою статевих клітин: жіночої – *оогонія* (грец. *oov* – яйце + *gonos* – народження) з чоловічою – *антеридієм* (грец. *antheros* – квітучий). В оогонії може бути одна яйцеклітина (порядок *Peronosporales*) або кілька (порядок *Saprolegniales*).

Після злиття вмісту статевих клітин утворюється спора спокою – *ооспора*, оточена щільною багаточисловою оболонкою. Після періоду спокою ооспора проростає в зародковий зооспорангій (*Albugo*), або в коротку гіфу з зародковим зооспорангієм на кінці (*Plasmopara*), або міцелій (*Peronospora*). Оогамія характерна для представників класу *Oomycetes*.

Зигогамія – злиття двох зовні однакових багатоядерних клітин різностатевих міцеліїв. При цьому два гаметангії ростуть назустріч один одному, в місці зіткнення вони відокремлюють по одній багатоядерній клітині, оболонка між ними в результаті цього розчиняється та вміст їх зливається, а ядра утворюють безліч дикаріонів. Клітина, що утворилася – *зигоспора*, вкривається багаточисловою, пігментованою, горбкуватою оболонкою. Проростає зигоспора в міцелій із первинним (зародковим) спорангієм. Зигогамія характерна для мукових грибів (клас *Zygomycetes*).

3.7. Статеве розмноження сумчастих грибів та базидіальних грибів

Гаметангіогамія (грец. *gametes* – чоловік + *angeion* – судина + *gamos* – шлюб) – запліднення жіночої статевої клітини – *аскогона* чоловічою клітиною – *антеридієм* за допомогою *трихогін* (рис. 37). Багатоядерний *антеридій* формується на чоловічій гіфі, на жіночій – багатоядерний *аскогон* з вузькою витягнутою клітиною на вершині – *трихогіною*. При заплідненні в оболонці трихогін утворюється отвір, через який вміст антеридію переливається в аскогон. В результаті гаметангіогамії утворюються сумки, або *аски* (лат. *asc* – сумка) з парною кількістю, частіше з вісьма, аскоспорами. Гаметангіогамія відбувається у більшості представників відділу *Ascomycota*. Формування аскоспор відбувається наступним чином. Після плазмогамії з *аскогону* відростають *аскогенні гіфи*, які поділяються на клітини з двома ядрами в кожній. У кожній клітині спочатку проходить

простий розподіл ядер. Потім вони зливаються, утворюючи диплоїдне ядро, в якому відбувається редуковане та два простих поділу. З верхньої частини гачкоподібного виросту формується *аск* (сумка) із *вісьмома аскоспорами*.

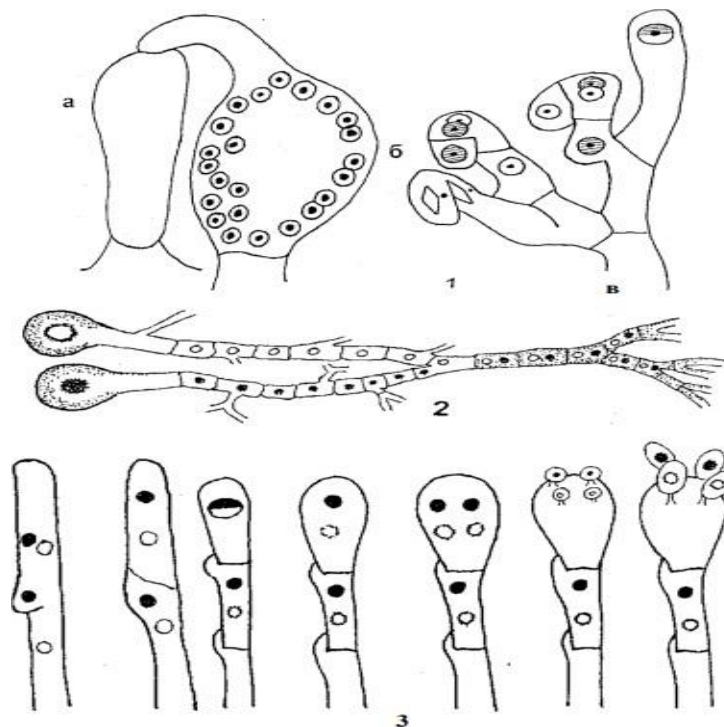


Рис. 37. Статеве репродуктивне розмноження справжніх грибів
 1 – статевий процес та розвиток сумок у аскоміцетів (антеридій (а) та аскогон (б) з трихогіною; розвиток сумок (в); 2–3 – статевий процес у базидіоміцетів (2 – утворення дикаріофітної гіфи; 3 – схема поділу дикаріофітної гіфи та утворення базидіоспор)

Гриби класу *Hemiascomycetes* (голосумчасті) не утворюють плодових тіл. Сумки формуються на міцелії із зиготи, без утворення аскогенних гіф. У представників класу *Euascomycetes* (плодосумчасті) сумки включені в плодове тіло: *клейстотеції*, *перитеції* та *апотеції*. Група порядків *Loculoascomycetes* характеризується відсутністю справжніх плодових тіл. Аски формуються в спеціальних порожнинах (*локулах*) *міцеліальних стром* – *аскостромах* чи *псевдотеціях*.

Соматогамія (грец. *soma* – тіло + *gamos* – шлюб) злиття двох клітин вегетативного гаплоїдного міцелію, що виріс із базидіоспор (відділ *Basidiomycota*) (рис. 38). У базидіальних грибів у циклі розвитку переважає дикаріотичний та диплоїдний стан. Перехід від гаплоїдного стану до дикаріотичного може відбуватися в межах одного міцелію. Таке явище називається *гомталізмом* (грец. *homos* – однаковий + *thallus* – тіло).

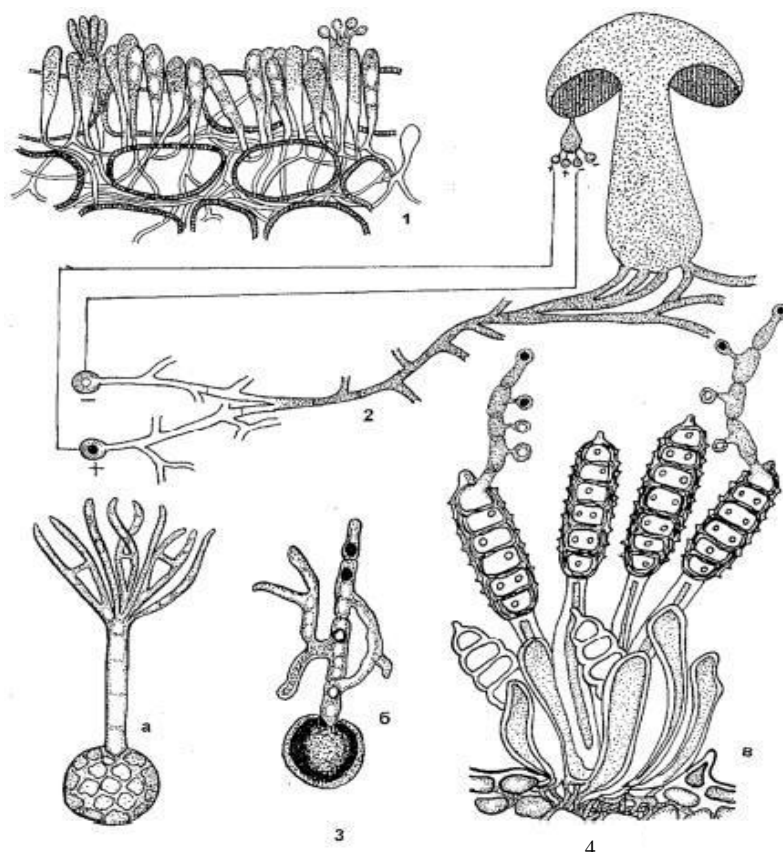


Рис. 38. Способи формування базидій з базидіоспорами
 1 – на кінцевих розгалуженнях ендофітного міцелію (рід *Exobasidium*); 2 – на гіменофорі плодових тіл; 3 – з теліоспор сажкових (а – холобазидія, рід *Tilletia*; б – гетеробазидія, рід *Urocystis*), 4 – у іржастих грибів (гетеробазидія, рід *Phragmidium*)

У гомоталічних (обоєполюх) видів чоловічі та жіночі ядра знаходяться у різних клітинах одного й того ж міцелію. Утворення двоядерних клітин відбувається шляхом переходу чоловічого ядра в клітину, що містить жіноче ядро. Такий диплоїдний міцелій служить для формування теліоспор сажкових (клас *Ustomycetes*) та іржастих грибів (клас *Teliomycetes*).

Перехід від гаплоїдного стану до дикаріотичного при об'єднанні ядер клітин міцеліїв, які однакові морфологічно, але різні в статевому відношенні, називають *гетероталізмом* (грец. *heteros* – різний + *thallos* – тіло). У гетероталічних видів у більшості випадків відбувається злиття та зростання двох одноядерних міцеліїв, що несуть чоловічі та жіночі ядра. На двоядерному міцелії частіше утворюються плодові тіла або безпосередньо на міцелії формуються *базидії* (відділ *Basidiomycota*).

В подальшому в гіменіальному шарі плодових тіл з теліоспор сажкових та іржастих грибів та безпосередньо на двоядерному міцелії формуються базидії. *Базидія* є булавоподібною або циліндричної форми клітина, на поверхні якої формуються стерильні вирости – *стерігми*. На стерігмах екзогенно утворюється парна кількість (частіше чотири) *базидіоспор*. Розвиток базидії починається з диплоїдної клітини, що знаходиться на кінці гіфи. Ядро, що утворилося в результаті копуляції, проходить редукційний і міотичний поділ, під час якого утворюється чотири гаплоїдних ядра, що переходять в базидіоспори.

Розрізняють два основні типи базидій:

– *холобазидії* – одноклітинні. Вони утворюються на кінцевих розгалуженнях ендofітного міцелію, на *гіменофорі* плодових тіл (різних по формі, величині та будові);

– *гетеробазидії* (фрагмобазидії) – багатоклітинні, що мають поздовжні та поперечні перетинки. Вони формуються з теліоспор сажкових та іржастих грибів після їх проростання.

Базидіоспори після проростання дають недовговічний гаплоїдний міцелій. Між гаплоїдними гіфами гомоталічного або гетероталічного міцелію за допомогою анастомозів знову утворюється дикаріотичний міцелій та цикл гриба повторюється.

Здатність одного й того ж гриба давати кілька типів різних за формою, походженням та функціями спороношень називається *плеоморфізмом*. Послідовне проходження цих спороношень одного за іншим у визначеній послідовності, що завершується утворенням вихідних спор, називається *циклом розвитку гриба*.

Контрольні запитання до розділу 3:

1. Розкажіть про будову вегетативного тіла грибоподібних, псевдогрибів та справжніх грибів.
2. Охарактеризуйте видозміни міцелію.
3. Дайте характеристику вегетативного розмноження грибів.
4. Розкажіть про нестатеве розмноження грибів.
5. Як здійснюється статеве розмноження грибоподібних та справжніх грибів?

4. СИСТЕМАТИКА ГРИБІВ

В даний час загально визнана філогенетична самостійність грибних організмів, віднесених до *Mycota*. У природі існує близько 1,5 млн. видів грибів, з яких описано 75 тис. (Хауксворт, 1992). З них 5 % є патогенними рослин. Вивчення грибів призвело до необхідності розробки класифікації їх за групами зі подібними еволюційними, морфологічними ознаками.

Систематика – це наука про класифікацію організмів. Термін «систематика» походить від грецького слова «*systema*».

Систематика головним чином заснована на даних морфології, фізіології, генетики, цитології, біохімії, екології й інших наук та представляє собою синтез різноманітних знань. Можливості систематики в значній мірі визначаються здатністю тих галузей знань, якими вона користується.

Задачі систематики важкі та різноманітні. Перш за все визначення та описання видів. Чітке та точне визначення виду необхідне для будь-якої галузі біологічної науки. Жодне наукове дослідження не повинно проводитися без ретельного визначення того виду, з яким дослідник має справу.

Однак точне визначення виду – це тільки одна із задач систематики. Більш складною задачею є об'єднання відомих видів в систему, яка б відображала спорідненість форм, а саме створення філогенетичних класифікацій організмів.

Вивчення мінливості видів (внутрішньовидова), спадковість цих змін – найбільш важлива та складна задача систематики, бо для цього потрібно дослідити проблеми формо- та видоутворення.

З вище перерахованих задач, які стоять перед систематикою витікає її велике значення, як наукової дисципліни.

Систематика грибів – одне із фундаментальних напрямків в мікології. Вона виступає не статичною, а динамічною її областю.

З поглибленням знань за допомогою найновіших методів досліджень знаходяться нові факти, які призводять до уточнення положення в системі тих або інших таксонів. Перш за все підлягає зміні положення грибів у системі органічного світу. Зараз вже не викликає сумніву, що гриби представляють самостійне царство та дана точка зору достатньо міцно закріпилась серед мікологів. Зазнали зміни положенню в системі окремих крупних таксонів.

За сучасними уявленнями фітопатогенні гриби відносяться до трьох царств живих організмів, у тому числі два царства представляють нижчі гриби – грибоподібні протисти та гриби – водорості, або псевдо гриби, і одне – справжні гриби.

Систематика (номенклатура) грибів – розподіл представників царств на відділи, класи, підкласи, групи рядків, порядки, сімейства, пологи та види. В основі побудови систематики покладено вид мікроорганізму «species».

Сучасна систематика грибів заснована на особливостях живлення, морфологічної подібності, еволюційних (філогенетичних) зв'язках між організмами. З появою електронних мікроскопів растрових (сканують) різко покращилося розгляд поверхневих компонентів на таломі і спороношеннях грибів, а застосування мікроскопії, що просвічує, дозволило уточнити внутрішню будову об'єктів. В результаті виявились деталі клітин, недоступні при використанні світлових мікроскопів, що призвело до розширення пізнання філогенетичних побудов біоти.

Хімічний склад і метаболізм мають велике значення при виділенні високих таксонів. Так, клітинна оболонка ооміцетів цементується целюлозою, а у справжніх грибів – хітином. Синтез амінокислот консервативний, однак у різних організмів є невеликі варіації, властиві таксономічним зв'язкам. У псевдогрибів – ооміцетів були виявлені особливості синтезу лізину та швидкості осадження ферментів при біологічному синтезі амінокислот, що дозволило відокремити ооміцети від інших класів і розташувати у царстві грибів – водоростей, чи псевдогрибів.

З 90-х років минулого століття у систематиці стали активно застосовуватися молекулярні методи досліджень грибів. Вони засновані на аналізі білків, РНК та ДНК. Розроблена на цій основі систематика одержала назву «Геносистематика» або «Молекулярна систематика». Сучасна система найбільш об'єктивна тому, що дозволяє визначити нуклеотидні послідовності окремих генів або ділянок ДНК, і судити про філогенетичних зв'язках таксонів будь-якого рівня, їх монофілії (таксони, які філогенетично походять від однієї вихідної спадкової форми) і поліфілії (таксони, які філогенетично походять від декількох вихідних спадкових форм).

Застосування молекулярних методів досліджень грибів призвело до корінних змін структури їх систематики. З часів К. Ліннея (в «до молекулярний» період) вивчення грибів та їх класифікація була

заснована на пізнанні морфологічних, онтогенетичних, фізіолого-біохімічних особливостей мікроорганізмів. Однак такі наукові підходи не дозволяли виявити ключові ознаки для виділення основних еволюційних ліній грибів: будова крист мітохондрій, визначення нуклеотидних послідовностей окремих генів, або ділянок ДНК, накопичення в еволюції нуклеотидів (принцип «молекулярного годинника»), що дозволяють підтвердити або спростувати монофілію тих чи інших груп, на цій основі визначити їх еволюційні зв'язки між собою та внести зміни до класифікації.

Методи геносистематики дають змогу оцінити вік таксонів. Так, найдавнішою групою були хитридіоміцети. Через 100 млн років виникли зигоміцети. Виникнення сумчастих та базидіальних грибів відбулося пізніше – у девонський період. Проте сучасні методи генної систематики мають недоліки. Так, молекулярні послідовності можуть піддаватися еволюції, тому їх закономірності, можливо, до теперішнього часу не збігаються зі структурою бацьківських форм.

Визначення систематичного положення збудника – обов'язків етап при діагностиці хвороби, що дозволяє біологічно обґрунтувати та розробити заходи захисту рослин від хвороб.

За сучасною класифікацією справжні гриби відносять до царства Гриби – Fungi, або Mycota, та поділять на 4 відділи: Хитридіомікота – Chytridiomycota, Зигомікота – Zygomycota, Аскомікота – Ascomycota, Базидіомікота – Basidiomycota. Сюди ж відносять анаморфні гриби, статеві стадії яких – *телеоморфа* – невідома. Ці гриби проходять весь життєвий цикл у нестатевій стадії, яка називається *анаморфою*. Раніше їх відносили до недосконалих грибів – Дейтеромицетів – Deuteromycetes.

До царства Хроміста – Chromista належать відділи: Оомікота – Oomycota, Гіфохитридіомікота – Hyphochytridiomycota та Лабіринтуломікота – Labyrinthulomycota.

Відділи Міксомікота – Mucromycota, Плазмодіофоромікота – Plasmodiophoromycota, Акразіомікота – Acrasiomycota та Диктіостеліомікота – Dictyosteliomycota включені в царство Найпростіші – Protozoa (табл. 1).

Відділи розрізняють за наявністю або відсутністю рухомих – джгутикових стадій у циклі розвитку, типу вегетативного тіла, складу клітинної стінки, запасних поживних речовин, метаболізму, ультраструктурі клітин, типу мітозу та інших ознак.

Таблиця 1

Схема класифікації фітопатогенних грибоподібних організмів та справжніх грибів Мусота (Ainsworth and Bisby's Dictionary of the fungi, 9th Edition, 2001)

Царство Protozoa (грибоподібні протисти)		Царство Fungi (Eumycota) – справжні гриби											
Відділ Plasmodiophoromycota	Клас Plasmodiophoromycetes	Відділ Zygomycota		Відділ Ascomycota		Відділ Basidiomycota			Відділ Fungi imperfecti, Mitosporius fungi – Незавершені або Мітоспорові гриби				
		Клас Archiascomycetes	Клас Hamiascomycetes	Клас Euastrcomycetes	Клас Basidiomycetes	Клас Teliomycetes	Клас Uromycetes	Клас Zygomycetes	Клас Chytridiomycota	Клас Chytridiomycetes	Клас Oomycota	Клас Oomycetes	
Розмноження: статеве – ізогамія; нестатеве – зооспори	статеве – оогамія (ооспори); нестатеве – зооспори та кондії	статеве – планогамія (писти); нестатеве – зооспори	статеве – гаметангіогамія (аскоспори) нестатеве – відсутнє	статеве – гаметангіогамія (аскоспори) нестатеве – фрагментація гіф	статеве – гаметангіогамія (аскоспори) нестатеве – кондії	статеве – статеве – статеве –	статеве – статеве – статеве –	статеве – статеве – статеве –	статеве – статеве – статеве –	статеве – статеве – статеве –	статеве – статеве – статеве –	статеве – статеве – статеве –	статеве – статеве – статеве –
Вегетативне тіло – плазмодій	Одноклітинний міцелій	Амебоїд	Сетлований міцелій	Міцелій, брунькується та септований міцелій	Сетлований міцелій	Сетлований міцелій	Сетлований міцелій	Сетлований міцелій	Сетлований міцелій	Сетлований міцелій	Сетлований міцелій	Сетлований міцелій	Сетлований міцелій
Протисти та псевдогриби	Нижчі гриби	Вищі гриби											

Відділи, у свою чергу, поділяють на класи, враховуючи при цьому особливості їх розмноження. Основні характеристики класів наведені при описі відповідних відділів. Спосіб назви грибів латинською мовою, який пропонує Міжнародний кодекс ботанічної номенклатури визначає правила, що забезпечують однотипні назви та описи кожного гриба у всьому світі. Початкові уявлення про номенклатуру грибів дано в роботах Е. Фріза та Х. Персона. Назва роду пишеться з великої літери, а видове – з малої. Назва таксономічних категорій складають також відповідно до Міжнародного кодексу. Найменування видів, родів складають за правилами латинської граматики. Якщо назва виду походить від прізвища певної особи або назви рослини-господаря, вона приймає закінчення родового відмінка, наприклад *Ustilago vavilovi*, *Ustilago tritici*.

Закінчення в назві таксонів такі: царство *Mycota*, відділ *Oomycota*, клас *Oomycetes*, порядок *Peronosporales*, родина *Peronosporaceae*, рід *Peronospora*, вид *Peronospora brassicae*.

4.1. Походження, особливості біології грибів

Гриби, виникли 900 млн років тому незалежно від рослин та тварин. Гриби та грибоподібні організми із різних гіпотез походять від бурих, червоних водоростей, амеб, джгутиконосів, ціанобактерій. За будовою, характером обміну речовин і способом харчування гриби займають проміжне положення між тваринами та рослинами. Наприклад, справжні гриби – аскоміцети та базидіоміцети – з можливими пращурами (хитридієвими грибами) походили від джгутиконосних еукаріотів. Еукаріоти втратили джгутики під час пристосування до наземного способу життя. Це пізніше сталося і з найвищими рослинами. Мабуть, еволюція хитридієвих пішла шляхом удосконалення клітини, а справжніх грибів – шляхом удосконалення морфологічної структури талому.

Поєднує хитридієві та справжні гриби подібний синтез лізину – однією з амінокислот, яку вони використовують для синтезу білків цитоплазми. Цим гриби схожі між собою так, як *Protozoa* (найпростіші) і тварини (*Animale*), зелені водорості (*Chlorophyta*) та рослини (*Plantae*).

Досить добре визначилися три лінії еволюції у грибоподібних протистів та різних груп грибів. У них здійснено перехід до наземного способу життя та змінено морфологічну структуру талому. Вони

мають розвинений осмогідротрофний спосіб харчування та три його типи – сапротрофний, паразитарний та симбіотрофний. Третя лінія – їх репродукція з появою величезної різноманітності видів та структур що дозволяють їм здійснювати статеве і нестатеве розмноження. Ці дослідження призвели в даний час до загального визнання положення про філогенетичної самостійності грибних організмів. Вже описано достатньо багато видів грибів із існуючих на Землі (Рейвн, Еверт, Айкхорн, 1990).

Сучасна систематика заснована на:

- морфологічних особливостях;
- онтогенетичних особливостях;
- ультраструктурних особливостях (будова крист мітохондрій; наявність сформованих диктіосом, порового апарату септ, зон контакту з рослиною – господарем);
- хемотаксономії (склад полісахаридів клітинних стінок, шляхів синтезу лізину та інші);
- молекулярних (білків, РНК, ДНК);
- визначення нуклеотидних послідовностей окремих генів або ділянок ДНК; визначення накопичених у процесі еволюції замін нуклеотидів за принципом «молекулярного годинника»;
- вивчення філогенетичних зв'язків таксонів з виявленням моно філії або поліфілії.

Отже, в основу сучасної систематики покладено: будову та склад клітинної стінки, особливості розмноження грибів, фізіолого-біохімічні властивості, ультраструктурні особливості клітини, філогенетичний і еволюційний зв'язок між таксонами.

4.2. Царство Protozoa (Грибоподібні протисти)

Царство Protozoa об'єднує 4 відділи, серед яких лише грибоподібні протисти (Plasmodiophoromycota) є фітопатогенними. Вони не мають міцелію. Вегетативне тіло – *плазмодій* або *псевдоплазмодій*. Спорозносі структури – *спорокарпи* або *сорокарпи*, подібні до спорозносних структур грибів, що стали підставою для зближення протистів з грибами. З псевдоплазмодія утворюється сорокарп, клітини та вирости якого перетворюються на спори. Спори бувають дводжгутикові та безджгутикові. У клітинних стінках спор грибоподібних або в сорокарпах присутня целюлоза. У циклі розвитку грибоподібних є рухливі, з двома гладкими джгутиками та нерухомі

форми. Це нестатеве розмноження у грибоподібних, а статевий процес – ізогамія (з утворенням диплоїдного плазмодія). Кристи мітохондрій здебільшого трубчасті, рідше – дископодібні. Представники царства поліфілетичні, але це вимагає подальших наукових підтверджень. Поряд з фітопатогенними грибоподібними відділами *Plasmodiophoromycota* (плазмодіофорові) в царство входять й найбільш поширені представники відділу *Мухомycota* – справжні слизовики.

4.2.1. Відділ *Мухомycota* (Слизовики)

До відділу віднесені типові слизовики. Вегетативне тіло слизовиків – диплоїдний, багатоядерний плазмодій (протопласт). У гаплоїдно-диплоїдному циклі розвитку мейоз здійснюється перед формуванням спорокарпу. Розмноження відбувається в основному гаплоїдними спорами, що утворюються в спорокарпі, клітинна стінка яких містить целюлозу. Статевий процес – ізогамія – відбувається при копуляції різностатевих планогамет з утворенням диплоїдного амебоїда. Сьогодні відділ слизовиків, як таксон також відноситься до тварин. Відділ включає кілька класів, у тому числі й найчисленніший – *Мухомycetes* (Міксоміцети) із сапротрофним способом життя представників.

Клас *Мухомycetes* (Міксоміцети або Справжні Слизовики)

У класі налічується понад 1000 видів (Белякова, Дьяков, Тарасов, 2006). Вегетативне тіло – багатоядерний плазмодій (амебоїд). Рухається плазмодій завдяки цитоплазматичним струмам всередині та виростам у бік руху.

При нестатевому розмноженні утворюються зооспори з двома нерівновеликими гладкими джгутиками. Спори можуть бути і без джгутиків. Статевий процес – копуляція планогамет. Представники класу мешкають у ґрунті, в зруйнованій деревині та плодових тілах шапинкових грибів.

Найбільш відомий вид *Physarum polycephalum* Schwein. з яскраво-жовтим або зеленим – жовтим плазмодієм, що розвивається на гнилих плодових тілах (гіменофори) шляпинкових грибів. На плазмодіях утворюються спорангії з довгими звивистими ніжками. На спорангіях є перидій з вапняними вузликами (рис. 39).



Рис. 39. *Physarum polycephalum* Schwein.

4.2.2. Відділ Plasmodiophoromycota (Плазмодіофорові)

Відділ представлений грибоподібними організмами, що викликають шкідливі захворювання рослин і паразитують на гіфах грибів-господарів. Вегетативне тіло – багатоядерний диплоїдний та гаплоїдний *плазмодій*. Статевий процес – *ізогамія* – злиття різностатевих гаплоїдних гамет з утворенням диплоїдного *амебоїда*, який розпадається на масу дрібних, круглих спор спокою. Поширюються плазмодіофорові статевими спорами спокою та нестатевими двожгутиковими зооспорами з нерівними гладкими джгутиками на передньому кінці. Нестатеве розмноження утворенням одножгутикових зооспор.

Клас Plasmodiophoromycetes (Плазмодіофорові)

Представники класу є внутрішньоклітинними паразитами. У на відміну від слизовиків вони утворюють спорангії, а спори розвиваються з плазмодія всередині клітини рослини-господаря, яка виконує функцію своєрідного вмістилища спори. Плазмодіофороміцети – паразити, викликають *гіпертрофію* тканин рослини та утворення пухлин. Клас включає всього один порядок Plasmodiophorales (Плазмодіофоральні) та 4 роди, найважливішими з яких є *Plasmodiophora* (плазмодіофора) та *Spongospora* (спонгоспора).

Порядок Plasmodiophorales (Плазмодіофорові)

Плазмодіофорові включають до складу понад 30 видів. Всі вони ендогенні паразити, що часто викликають *гіперплазію* та *гіпертрофію* уражених тканин рослин. Плазмодії всередині гіпертрофованих клітин господарів зливаються та утворюється багатоядерний плазмодій. Потім плазмодій розпадається на спори з тонкою оболонкою. Після перегнивання уражених рослин спори звільняються з клітин і проростають у зооспорангій з однієї зооспорою, що має два нерівновеликі джгутики.

Родина Plasmodiophoraceae (плазмодіофорові)

В основу поділу родини на роди покладено особливості будови спочиваючих спор.

Рід *Plasmodiophora* (Плазмодіофора)

Включає види з безбарвним зернистим плазмодієм, що розпадається при дозріванні на окремі, не об'єднані в *цистосоруси* одноклітинні, кулясті, дрібні цисти з тонкою безбарвною, гладкою або шипуватою оболонкою. При проростанні цисти зазвичай перетворюються на зооспори з довгим і коротким джгутиками.

Plasmodiophora brassicae Wor. – збудник кіли капусти. На коренях ураженої рослини утворюються нарости та здуття, поступово розвиваються дуже великі пухлини найрізноманітнішої форми (рис. 40).



Рис. 40. *Plasmodiophora brassicae* Wor.

Таке коріння майже не розгалужується й мало всмоктує води. У більш дорослих рослин листя стає млявим, жовтуватим, качани недорозвиваються або зовсім не утворюються. *Характерною особливістю збудника є утворення в клітинах рослини-господаря не склеєних в купки спор спокою.* Цикл розвитку збудника кіли капусти (рис. 41) відбувається наступним чином: при загниванні коренів капусти спори потрапляють у ґрунт, де вони можуть зберігатись від 5 до 6 років. Для їх проростання потрібні сприятливі умови (оптимальна вологість та температура). Зооспори, що утворилися при проростанні спор втрачають джгутики та перетворюються на гаплоїдні міксоамеби, які живуть у ґрунті, потім проникають у кореневі волоски капусти, де утворюють первинний гаплоїдний плазмодій. Через деякий час він виходить із кореневих волосків і формує зооспори, що попарно копулюють та утворюють спочатку двоядерну, а потім, після каріогамії, диплоїдну зооспору. Остання втрачає джгутики й перетворюється на диплоїдну міксоамебу, яка уражує клітини кореня та розростається в ньому у вторинний диплоїдний плазмодій. Клітини кореня, що містять збудника, помітно збільшуються в розмірах у порівнянні із здоровими та посилено діляться, внаслідок чого утворюється пухлина. Через деякий час усі плазмодії розпадаються на численні (до 25 000) спори спокою (цисти), що звільняються після перегнивання коріння.

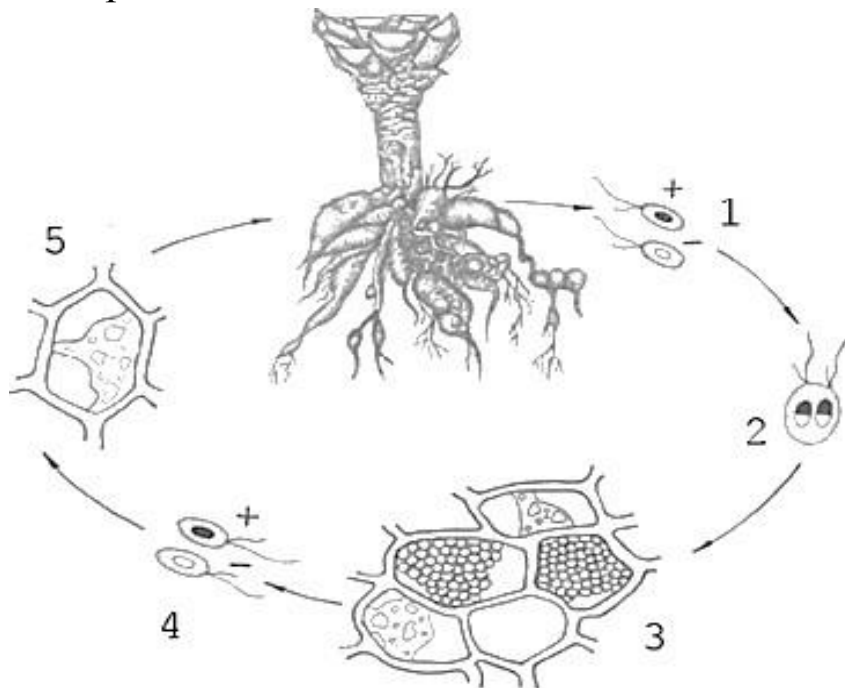


Рис. 41. Цикл розвитку збудника *Plasmodiophora brassicae* Wor.

1 – гаплоїдні зооспори; 2 – диплоїдна зооспора; 3 – спори, що спокою; 4 – гамети; 5 – плазмодій

Рід *Spongospora* (Спонгоспора)

Вид *Spongospora subterranea* Lahern. – збудник порошистої парші картоплі. Спричиняє на бульбах опуклі білі або темнуваті пухлини (*пустули*), які в міру підсихання зірчасто розтріскуються, оголюючи порошисту масу спор, які щільно з'єднані у кулясті або еліпсоподібні клубочки (*спорокупки*) (рис. 42).

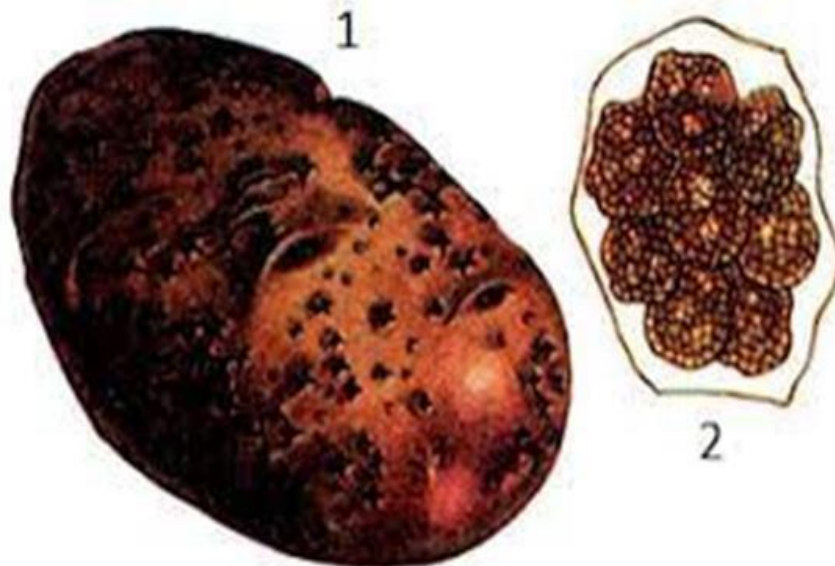


Рис.42. *Spongospora subterranea* Lahern.

1 – уражена бульба; 2 – спорокупки

Багатоядерний плазмодій у клітинах покривних тканин бульб картоплі розпадається на численні овальні, бурі цисти, зібрані зазвичай у округлі соруси. У ґрунті спори спокою проростають зооспорами, які проникають у рослини через кореневі волоски, сочевики, тріщини в шкірці бульби. *На відміну від збудника кіли капусти спори спокою склеєні між собою.*

Контрольні запитання до підрозділу 4.2:

1. Назвіть основні принципи сучасної систематики грибів та грибоподібних організмів.
2. Розкажіть про походження та особливості біології грибів та псевдогрибів.
3. Дайте характеристику царства *Protozoa* (Протисти).
4. Які основні представники родини плазмодіофорових, типи захворювань, що їх викликають?
5. Розкажіть про цикли розвитку збудників кіли капусти та парші картоплі.

4.3. Царство Chromista (Гриби-водорості, або Псевдогриби, Хромісти)

У царстві Chromista об'єднані гриби-водорості та грибоподібні нефотосинтезуючі гетеротрофи відділу Oomycota. Молекулярні дослідження генів р-РНК малої та великої субодиниць рибосом показали, що гриби-водорості (псевдогриби) відділу Oomycota складають єдину лінію еволюції з гетероконтними водоростями. Царство включає бурі, золоті, діатомові гетероконтні водорості. Ще у 1969 році Kreisel виключив гриби-водорості із царства справжніх грибів. Для псевдогрибів характерні такі особливості:

- синтез лізину у всіх проходить однаково, через аміноадипінову кислоту (ДПА);
- клітинні стінки містять основні полісахариди: целюлозу, глюкани, іноді – хітин;
- у примітивних представників в клітинах немає справжньої стінки, але вони вкриті шарами лусочок, що продукуються апаратом Гольджі. На поверхні клітин є органели – ботросоми, пов'язані із ендомембранною системою та беруть участь у транспорті речовин;
- статевий процес – оогамія, рідше ізогамія;
- нестатеве розмноження здійснюється зооспорами або апланоспорами. Зооспори двожгутикові, один з яких гладкий, а другий – перистий. Рідше у псевдогрибів утворюється один передній джгутик;
- у деяких наземних представників роль зооспорангіїв втрачена та вони функціонують, як конідії;
- трофічні зв'язки: сапротрофи на органічних залишках та паразити водоростей, прісноводних та наземних рослин;
- псевдогриби складають єдину лінію еволюції з гетероконтними водоростями;
- мають монофілію.

4.3.1. Відділ Oomycota (Оомікота)

Відділ поєднує понад 700 видів – від примітивних водних організмів до високоспеціалізованих паразитів наземних рослин. Незважаючи на екологічне різноманіття, представника відділу надзвичайно однорідні онтогенетично, хімічно та фізіологічно, чітко відрізняються від інших грибоподібних протистів та справжніх грибів.

Веgetативне тіло представлене добре розвиненим несептованим (позбавленим перегородок) міцелієм, рідше *ризоміцелієм*. Веgetативна

стадія – диплоїдна. У клітинних стінках міститься переважно полісахаридний комплекс глюкан-целюлоза; тільки у лептомітальних виявлено також хітин.

Як запасний продукт накопичується водорозчинний глюкан міколамінарін. Глікоген, який типовий для справжніх грибів, відсутній.

У всіх представників відділу статевий процес – своєрідна *оогамія*, при якій вміст антеридії не диференціюється на гамети. Нестатеве розмноження здійснюється дводжгутиковими зооспорами з гетероморфними джгутиками – гладким і перистим, рідше – одним переднім джгутиком. Деякі представники відділу утворюють зооспорангії, що функціонують, як конідії. Статевий процес завершується утворенням – *ооспор*.

Відділ Oomycota включає один клас Oomycetes, що повторює ознаки відділу.

Клас Oomycetes (Ооміцети)

Ооміцети мають добре розвинений багатоядерний несептований міцелій. До складу клітинної стінки входять целюлоза та глюкани. Нестатеве розмноження здійснюється дводжгутиковими зооспорами, рідше конідіями. Статевий процес – *оогамія*. Вміст *антеридія*, не диференційован на гамети, через антеридіальні відростки переливається в *оогоній*, де його ядра зливаються з яйцеклітинами. Заплідні яйцеклітини покриваються багат шаровою оболонкою і перетворюються на зиготи (*ооспори*), що проростають після періоду спокою *зооспорангієм* або *міцелієм*. Перед проростанням ооспори відбувається редуційний поділ її диплоїдного ядра.

Ооміцети мешкають у воді та на суші. Серед них є як паразити водоростей, водних тварин та вищих наземних рослин, так і сапротрофи.

Ооміцети у своєму походження пов'язують із водоростями, зокрема з різноджгутиковими. У них аналогічний джгутиковий апарат, у клітинній стінці міститься целюлоза, подібні до шляху біосинтезу лізину. У ооміцетів а відміну від грибів кристи мітохондрій мають трубчасту будову.

В основу класифікації псевдогрибів покладено особливості будови міцелію, зооспорангіїв, зооспор та ооспор, будови клітинної стінки, наявності трубчастих крист у мітохондрій та філогенетичної спеціалізації.

До складу класу входить 10 порядків, понад 70 родів та понад 550 видів. Порядки виділяються за рівнем організації вегетативного тіла та особливостями нестатевого та статевого розмноження. Фітопатогенними представниками є види із двох порядків – *Saprolegniales* (Сапролегніальні) та *Peronosporales* (Пероноспоральні).

Порядок *Saprolegniales* (Сапролегніальні)

Порядок складається з найпростіших ооміцетів, що містить близько 100 видів. Вегетативне тіло грибів-водоростей (псевдогрибів) – неклітинний, товстостінний, багатоядерний міцелій, на якому утворюються тонкі *ризоїди*, що прикріплюються до субстрату. В оболонці міцелію є целюлоза. На гіфах розвиваються зооспорангії, а також статеві гаметангії – оогонії та антеридії. За несприятливих умов гіфи утворюють *геми*, які у сприятливих умовах стають спорами вегетативного розмноження.

Статевий процес – оогамія: злиття жіночої статевої клітини – *оогонія* – та чоловічої – *антеридія*. Ооспори, що спочивають, мають товстостінну оболонку. При проростанні ооспори утворюються найчастіше зооспорангії з дводжгутиковими зооспорами. Нестатеве розмноження здійснюється дводжгутиковими зооспорами. Паразитують у прісних і морських водоймах на бурих й червоних водоростях, планктоні та рибах.

Родина *Saprolegniaceae* (Сапролегніальні)

Гриби з добре розвиненим міцелієм, давно стали об'єктами різних експериментів щодо з'ясування умов, що сприяють вегетативному зростанню, нестатевому розмноженню, статевому процесу. Гриби можна «виманити» із ставкової води на трупи мух, курячий білок, ляльки. За кілька днів на цих субстратах з'являється білий пушок – наліт (споро ношення), що складається з гіф. Тонкі ризоїдні гіфи проникають в субстрат, а основні товсті гіфи ростуть вільно на поверхні субстрату або біля нього. Ооспори проростають у *зооспорангії із зооспорами*. Зооспори мають 2 джгутики –перистий та гладкий.

Рід *Saprolegnia* (Сапролегнія)

Найбільш відомий представник *Saprolegnia parasitica* Coker. – збудник сапролезніозу риб (рис. 43).



Рис. 43. Риба уражена *Saprolegnia parasitica* Coker.

Має добре розвинений, диференційований на ризоїдальні та вегетативні гіфи міцелій. Кінці деяких гіф булавовидно здуті та мають темну, зернисту цитоплазму, що відокремлюється перегородкою. Так утворюються *зооспорангії*. Після виходу з нього через отвір первинних зооспор у спорожній зооспорангій знизу може врости новий зооспорангій від тієї ж гіфи, та процес вrostання (*проліферація*) може повторюватися декілька разів. *Первинні зооспори* грушоподібної форми з двома джгутиками на передньому кінці – після виходу із зооспорангії перетворюються на *цисту*. Згодом із цисти виходять *вторинні зооспори* ниркоподібної форми з двома прикріпленими збоку джгутиками (рис. 44). Вторинні зооспори здатні проростати у новий міцелій. Наявність двох різних розселених стадій, пов'язаних зі здатністю зооспор впадати в стан спокою, а потім знову проростати, називається *дипланетизм*. Оскільки спори можуть самотійно пересуватися, сприяючи поширенню виду, їх називають «*бродяжки*». Явище, при якому джгутики переміщуються з переднього кінця на бічну сторону зооспор, називається *диморфізм*.

Спори осідають на тілі риби, джгутики втягуються. Потім проростають гіфами, розчиняючи клітинні оболонки – гіфи проникають в тіло риби. Таким чином, у субстраті знаходяться тонкі гіфи, що гілкуються (ризоїдальні), а основна маса міцелію у вигляді товстих гіф розвивається на поверхні.

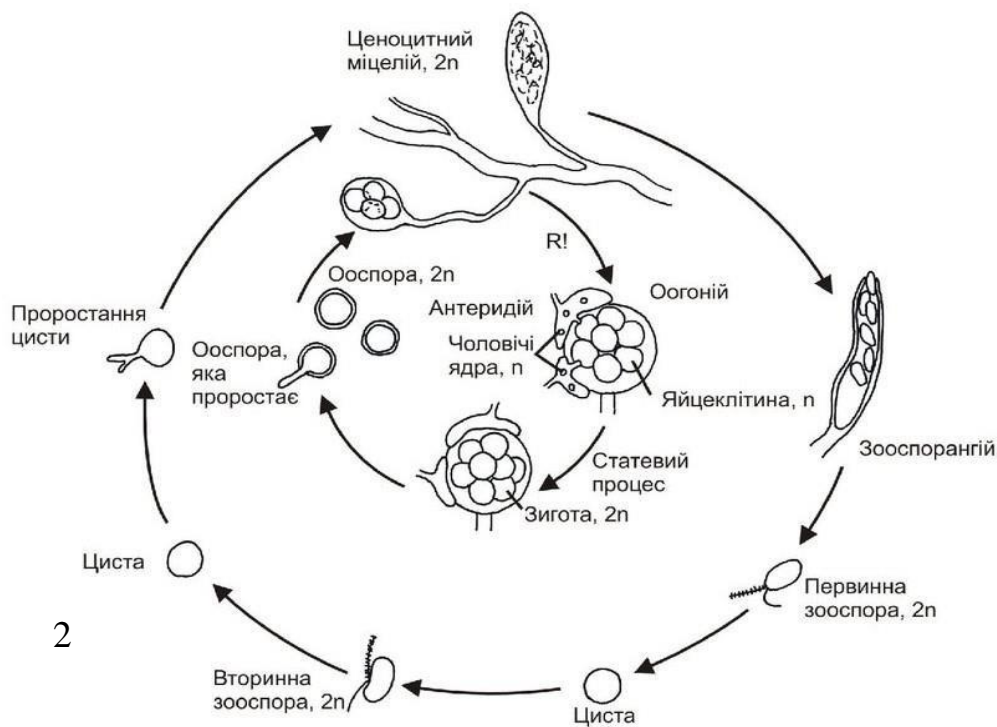


Рис. 44. Цикл розвитку *Saprolegnia parasitica* Coker.

При статевому розмноженні на диплоїдному міцелії формуються органи статевого розмноження – оогонії та антеридії. Вміст оогоніїв редукційно ділиться з утворенням кількох гаплоїдних яйцеклітин. Вміст антеридіїв також редукційно ділиться, але гамети не формуються, а утворюються гаплоїдні ядра. Вміст антеридіїв переливається в оогонії, відбувається запліднення. Зигота має подвійну клітинну стінку та перетворюється на ооспору. Після періоду спокою ооспора проростає спорангієм чи гіфами.

Порядок Peronosporales (Пероноспоріві)

Представники порядку відрізняються від близького, але більш примітивного порядку Saprolegniales за ознаками, що відображають еволюційні напрями розвитку класу Oomycetes:

- перехід від сапротрофного типу живлення до факультативного та облігатного паразитизму;
- втрата здатності синтезувати стерини;
- формування спеціалізованого спорангія;
- втрата первинної зооспори (дипланетизму або взагалі зооспор);
- скорочення числа антеридіїв;
- зменшення числа ооспор в оогонії;
- подавлення гомоталізму гетероталізмом;
- зменшення діаметра гіф та поява внутрішньоклітинної гаусторії.

У представників порядку міцелій добре розвинений, неклітинний з відокремленими зооспорангієносцями. Спори спокою – ооспори – зберігаються в ґрунті, рослинних рештках. Проростають вони зооспорангієносцем або в короткою гіфою із зооспорангіями. Зооспори дводжгутикові. Нестатеве розмноження може здійснюватися також конідіями.

Еволюція йде у напрямку поступової заміни зооспор конідіями та переходу до облигатного паразитизму. Представники родин мають добре розвинений неклітинний міцелій, що розвивається у міжклітинниках рослин. У клітини рослин проникають гаусторії псевдогрибів. На поверхню, частіше з нижньої сторони листа, зооспорангієносці виступають з продихів.

Розподіл порядку на родини відбувається за морфологічними особливостями, ступенем паразитизму та характером викликаних хвороб. Однак, головна ознака – *особливості будови зооспорангієносців та характер проростання спор*. Порядок поділяється на родини – Pythiaceae (питієві), Phytophthoraceae (фітофторові), Peronosporaceae (пероноспоріві), Albuginaceae (альбугіві).

Родина Pythiaceae (Питієві)

Представники родини – паразити. Вегетативне тіло – добре розвинений багатоядерний міцелій. Вони уражають рослини через рани, виділяють токсини та руйнують тканини рослин. Міцелій товстий, поширюється по міжклітинниками. У клітини рослини-господаря проникають *гаусторії* паразита. Нестатеве розмноження – зооспори та конідії (поширюється краплинами води, вітром комахами). Статеве розмноження – оогамія (в результаті утворюються спори спокою – ооспори, мають товстостінну оболонку).

Рід *Pythium* (Пітіум)

Вегетативне тіло – внутрішній міцелій, міжклітинний. Нестатеве розмноження – зооспори з двома джутиками, які утворюються у зооспорангіях шароподібної форми та клювоподібним виростом. Зооспорангієносець деревоподібно розгалужений. Статеве розмноження – оогамія.

Гриби мешкають у воді та ґрунті. Багато видів паразитують на коренях сходів культурних рослин. Уражені ділянки буріють і загниють, проростки гинуть, оскільки гриб виділяє токсини, що згубно

діє на клітини рослини. Деякі гриби можуть викликати кореневі гнилі проростків у 80 видів вищих рослин (злакові культури, гарбузові, після нові, яблуні, груші та ін.).

Представник *Phythium debaryanum* Hesse. – чорна ніжка, коренева гниль, коренеїд цукрових буряків (рис. 45).

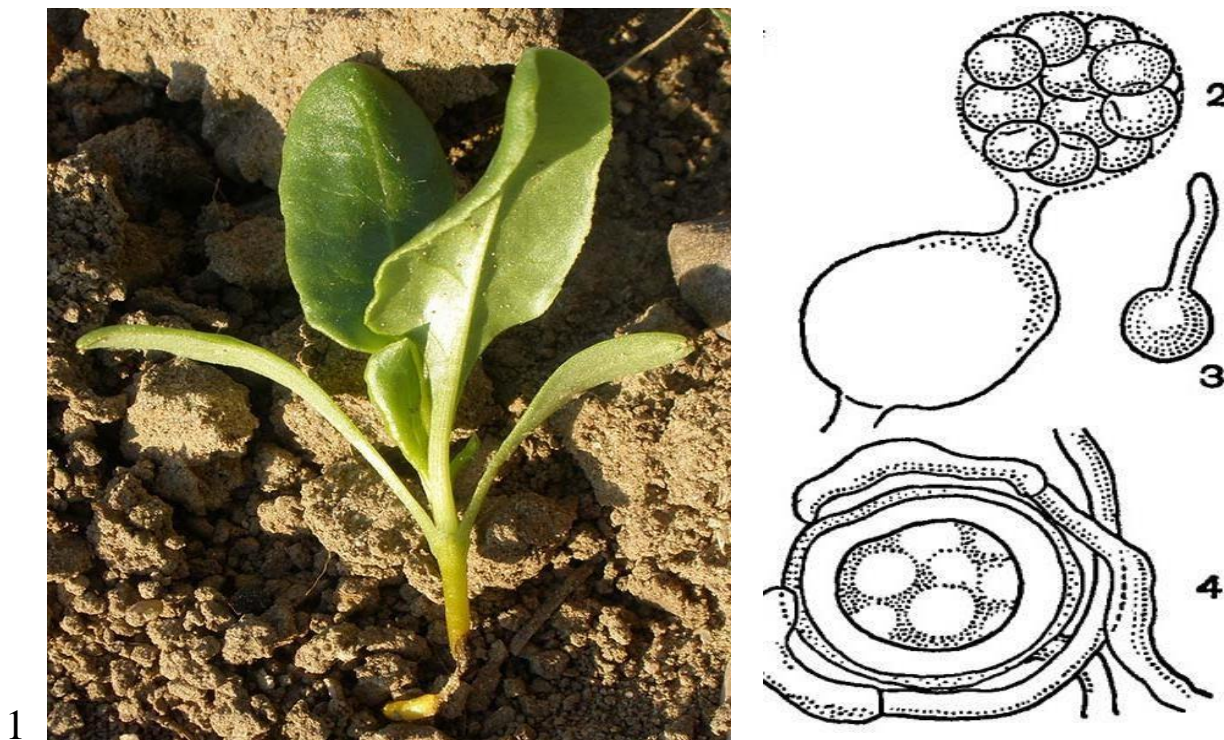


Рис. 45. *Phythium debaryanum* Hesse.

- 1 – ураження проростків та сходів цукрових буряків;
2 – вихід зооспор із зооспорангія; 3 – зріла зооспора;
4 – оогоній з двома антеридіями

Родина *Phytophthoraceae* (Фітофторові)

Представники родини – паразити. Вегетативне тіло – добре розвинений багатоядерний міцелій. Уражають рослини через рани, виділяють токсини та руйнують тканини рослин. Міцелій товстий, що поширюється по міжклітинниках. У клітини рослини – господаря проникають *гаусторії*, на кінцях яких знаходяться поодинокі *зооспорангії* з *дводжгутиковими зооспорами*. На міцелії утворюються та *ооспори* з товстою темною оболонкою.

Рід *Phytophthora* (Фітофтора)

Включає представників з чітко вираженим *плеоморфізмом*, що зумовлює утворення різних стадій зі зміною гаплоїдної фази диплоїдною: міцелію, зооспорангієносців з зооспорангіями (конідіями), хламідоспор, зооспор, оогоніїв з антеридіями та ооспор.

Вегетативне тіло – внутрішній міцелій, міжклітинний. Нестатеве розмноження – зооспори з двома джутиками, які утворюються у зооспорангіях шароподібної форми та клювоподібним виросом. Зооспорангієносець *деревоподібно розгалужений*. Статеве розмноження – у наших умовах відсутнє.

Гриб *Phytophthora infestans* de Vary викликає фітофтороз картоплі та томатів, що завдає великої шкоди врожаю цих культур. Гриб уражає листя, бульби картоплі, плоди томатів (рис. 46).



Рис. 46. Уражене листя та бульби фітофторозом

Міцелій ендогенний, товщиною близько 8 мкм. Уражені тканини починають відмирати, а паразит поширюється на сусідні здорові ділянки. На поверхні листа, на межі живої та мертвої тканини, з'являється білуватий наліт, що складається із зооспорангієносців та конідіоносців (рис. 47).

Вони симподіально розгалужуються, утворюють лимоноподібні зооспорангії, які залежно від температури та вологості повітря, проростають у зооспори або гіфи. Зберігається міцелієм у бульбах картоплі. Уражена картопля – джерело зараження томатів фітофторозом. У шкірці уражених плодів томатів утворюються спори спокою – *ооспори*.

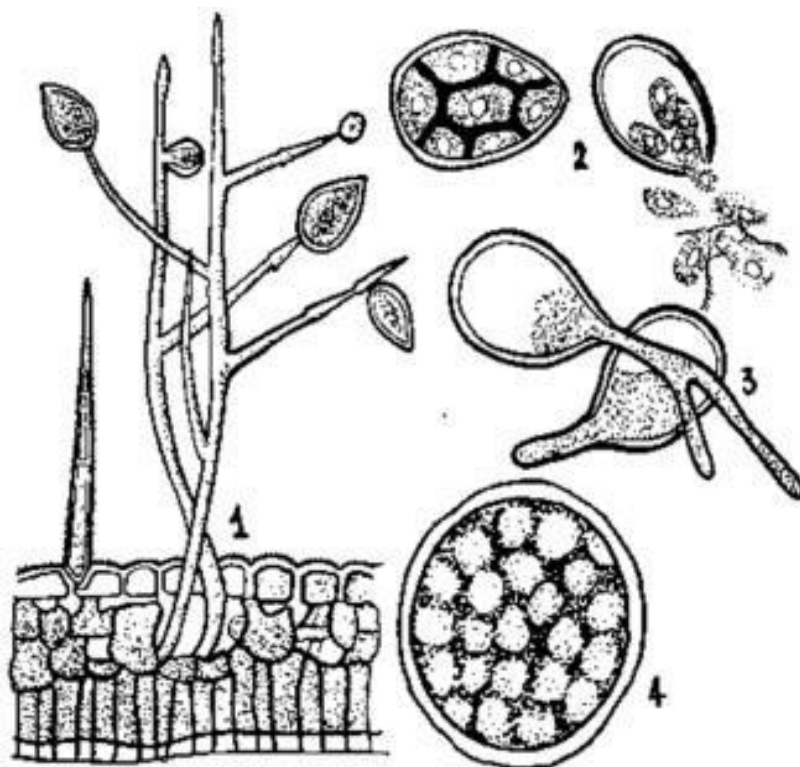


Рис. 47. *Phytophthora infestans* de Bary фітофтороз картоплі
 1 – зооспорангієносець (конідієносець); 2 – зооспорангій;
 3 – конідії; 4 – ооспора

Довгий час вважали, що в Європі у фітофтори не має статевого процесу, а є тільки на батьківщині картоплі – у Мексиці. Пояснюється це тим, що в першу хвилю міграції гриба до Європи проникли штами лише з одним статевим знаком. Оскільки для фітофтори характерний *гетероталізм*, то статевий процес був неможливий. Зараз спостерігається друга хвиля міграції гриба. Мігрували штами обох типів спарювання (+ та –). Життєвий цикл гриба змінився, і статевий процес у фітофтори виявлено і в Європі (Перевенцева, 2022).

Родина Peronosporaceae (Пероноспоріві)

Представники родини – облігатні паразити, що викликають несправжню борошністу росу багатьох сільськогосподарських і дикорослих рослин.

Для розвитку грибам потрібна висока вологість повітря. Міцелій розвивається завжди всередині тканин по міжклітинниках, а в клітини проникають гаусторії (рис. 48).

На поверхню ураженої клітини виходять тільки бокові відгалуження міцелію, які називаються зооспорангіоносцями, якщо на їх кінцях утворюються зооспорангії, або конідієносцями, якщо

утворюються конідії (тобто спори, які проростають міцелярним пагоном, а не зооспорами). Конідієносці та зооспорангієносці виходять назовні тканини завжди тільки через продихи, тому при ураження листків – майже завжди на нижню частину. Конідієносці (зооспорангієносці) різко відрізняються від вегетативних гіфів і мають характерне галузнення – дихотомічне або моноподіальне

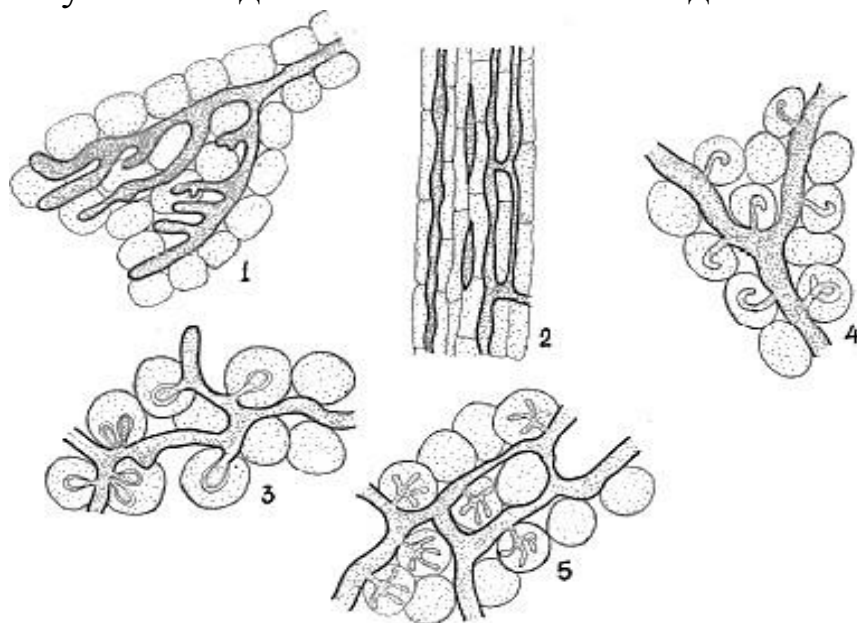


Рис. 48. Особливості міцелію та гаусторій пероноспорових грибів:

- 1.– товсті розгалужені міжклітинні гіфи;
- 2 – тонкі міжклітинні гіфи;
- 3 – пухиревидні гаусторії;
- 4 – ниткоподібні гаусторії;
- 5 – ниткоподібні розгалужені гаусторії

В основу розподілу родини на роди покладено кінцеву будову зооспорангієносця (конідієносця).

Рід *Peronospora* (Пероноспора)

Представники роду є облігатними паразитами багатьох культурних і дикорослих рослин, викликаючи несправжню борошністу росу.

Міцелій розгалужений, міжклітинний, із великими гаусторіями. Конідієносці мають *деревоподібну, дихотомічно розгалужену форму*. Кінці загострені та клювоподібно вигнуті конідії мають еліпсоподібну форму.

Проростають конідії гіфою. Оогонії та антеридії, а також ооспори формуються всередині тканин рослин-господарів.

Є найбільш досконалою групою організмів у родині пероноспорових. Це виражається в тому, що у представників цього

роду нестатеве розмноження здійснюється лише конідіями, які втратили свій зв'язок із зооспорангіями, від яких вони беруть свій початок.

Вид *Peronospora destructor* (Berkeley) Caspary – несправжня борошниста роса цибулі. Пригнічує зелені частини рослини, переважно листя. На хворих частинах рослини утворюються плями, з нижнього боку яких з'являється білуватий, сіруватий або фіолетовий наліт – спороношення гриба (зооспорангії з спорангієносцями) (рис. 49).



Рис. 49. *Peronospora destructor* Berk.

1 – уражене пір'я цибулі; 2 – дихотомічно розгалужений зооспорангієносець

Зооспорангії дихотомічно розгалужені – поширюються повітряним шляхом, виступають основним джерелом інфекції. Розвитку хвороби сприяє висока вологість повітря і ґрунту. У більшості збудників грибниця однорічна, відмирає разом із зараженими частинами рослини, але може бути і багаторічною, зберігатися в цибулинах, корінні та інших зимуючих органах.

Рід *Pseudoperonospora* (Псевдопероноспора)

Веgetативне тіло – внутрішній, міжклітинний міцелій, має гаусторій. Нестатеве розмноження – дводжутикові зооспори, які формуються на дихотомічно розгалуженому зооспорангієносці, мають загострення. Статеве розмноження – оогамія.

Вид *Pseudoperonospora cubensis* Rostowz. – збудник несправжньої борошнистої роси або пероспорозу огірків. Хвороба проявляється на листках з верхнього боку листової пластини у вигляді бурувато-жовтих, переважно кутастих плям, а з нижнього з'являється білуватий, сіруватий або фіолетовий наліт – спороношення гриба (зооспорангії з спорангієносцями) (рис. 50).



Рис. 50. Уражений лист огірка та дихотомічно розгалужений зооспорангієносець *Pseudoperonospora cubensis* Rostowz.

Рід *Plasmopara* (Плазмопара)

Гриби роду є облигатними паразити. Їхні конідієносці розгалужуються *моноподіально*. Спорангії знаходяться на загострених у вигляді зубців кінцевих гілочках. Проростають зооспорами або функціонують як конідії (проростають гіфами). Зимують у вигляді *ооспор* – спор спокою, або у вигляді міцелію з пухирцевидними гаусторіями.

Вид *Plasmopara viticola* Berl. викликає несправжню борошністу росу (мілдью) винограду.

Хвороба уражує листя, пагони, вусики, ягоди. Зараження відбувається лише через продихи. У середині тканин розвивається міцелій з кулястими гаусторіями. На верхній стороні ураженого листя утворюються маслянисті блідо-зелені плями, а на нижній – наліт білого кольору, що складається з безлічі зооспорангієносців із зооспорангіями. Наприкінці вегетації утворюються ооспори, що зимують у відмерлій тканині (рис. 51–52).

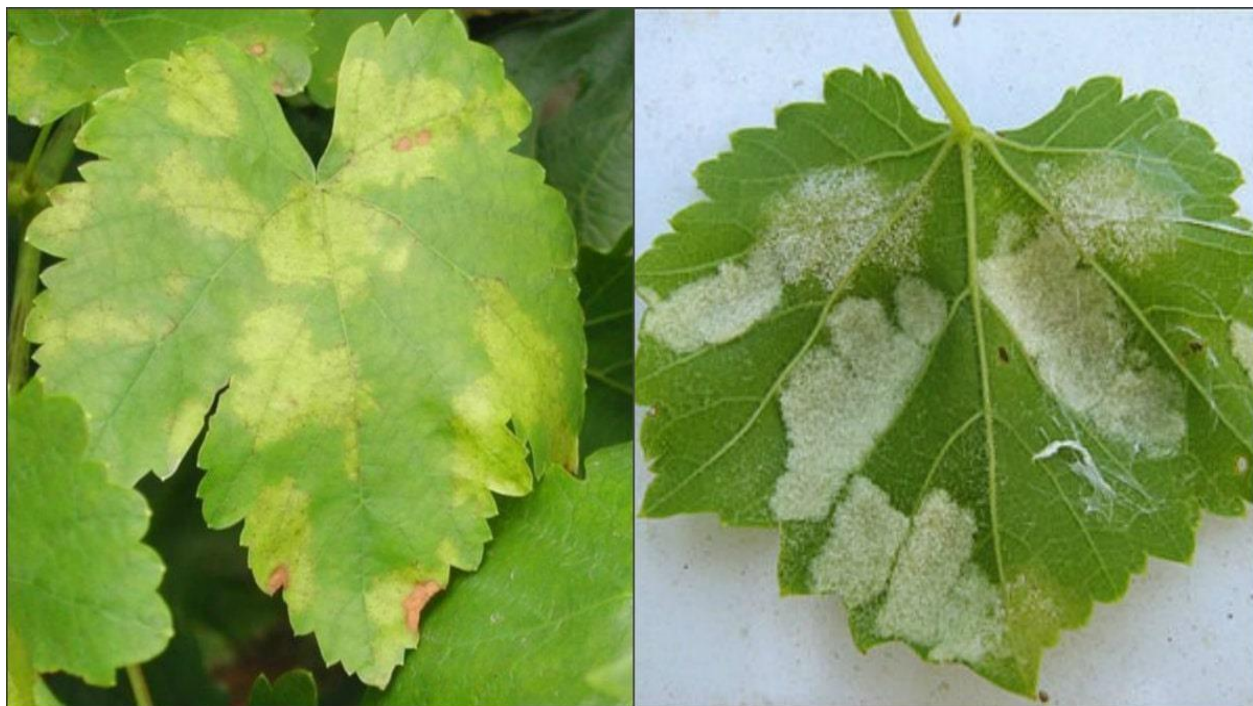


Рис. 51. Уражене листя линограду збудником *Plasmopara viticola* Berl.



Рис. 52. Зооспорангієносець збудника мілдью винограду

Рід *Bremia* (Бремія)

Веgetативне тіло – внутрішній, несептований міцелій, має гаусторії. Нестатеве розмноження представлено конідіями. Конідієносець має 3 або 5-тикутне закінчення. Статеве розмноження – оогамія.

Вид *Bremia lactucae* Regel. – збудник несправжньої борошнистої роси салату (рис. 53).



Рис. 53. *Bremia lactucae* Regel.

1 – конідієносець; 2 – пророслі конідії; 3 – ооспора

Родина Albuginaceae (Альбугові)

Родина представлена облігатними паразитами вищих рослин. Міцелій міжклітинний, ендогенний. Зооспорангієносці – булавоподібні, розгалужені. Зооспорангії утворюються під епідермісом у вигляді ланцюжків. Паразитують на рослинах родин хрестоцвітих, викликаючи потовщення, викривлення, деформацію уражених стебел, квітконосів, черешків. На листках та інших органах утворюються *білі пустули*.

Рід *Albugo* (Альбуго)

У роду *Albugo* міцелій розгалужений, міжклітинний, з численними кулястими гаусторіями. Спорангієносці короткі, прості, булавоподібні, формуються тісно скупченими групами у вигляді суцільного шару під епідермісом листа. Округлі спорангії розташовуються на спорангієносці у вигляді ланцюжків. Після розриву епідермісу спорангії розсіюються та проростають дводжгутиковими зооспорами. Ооспори кулясті, з товстою бурою оболонкою, проростають зооспорами, рідше міцелієм із спорангієм на кінці.

Найбільш поширений вид – *Albugo candida* Kuntze (рис. 54) утворює білі пустули зооспорангіїв, які проростають у краплинно-рідкій волозі з утворенням дводжгутикових зооспор.

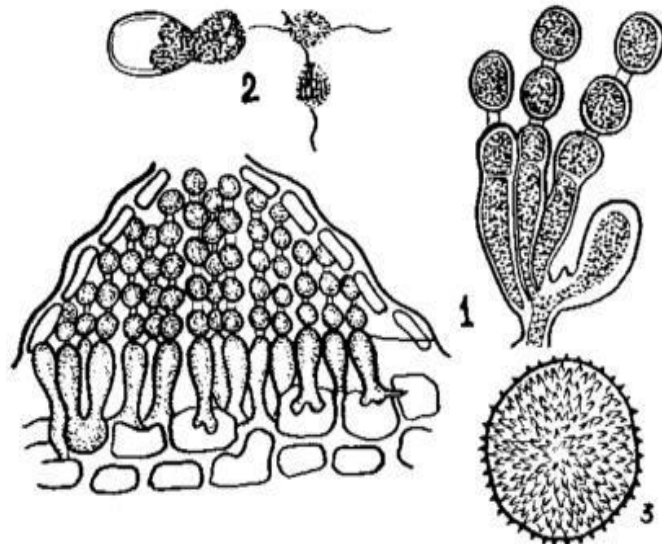


Рис. 54. *Albugo candida* Kuntze:

1 – спороношення гриба; 2 – зооспори; 3 – ооспора

Контрольні запитання до підрозділу 4.3:

1. Опишіть особливості класифікації царства *Chromista*.
2. Дайте характеристику класу *Oomycetes*.
3. Назвіть найважливіших представників порядку Сапролегнієвих.
4. Дайте характеристику грибів-водоростей порядку пероноспорівих.
5. Назвіть представників родини питієвих.
6. Дайте характеристику представників родини пероноспорівих.
7. Назвіть морфологічні та біологічні особливості грибів родів *Peronospora* та *Phytophthora*.

4.4. Царство Fungi (Eumycota) Справжні гриби

Царство справжніх грибів Fungi – найбільше за кількістю видів фітопатогенних збудників небезпечних хвороб сільськогосподарських культур.

До складу царства входять 5 відділів:

- Chytridiomycota (Хітрідіомікота);
- Zygomycota (Зигомікота);
- Ascomycota (Аскомікота);
- Basidiomycota (Базидіомікота);
- Deuteromycota (Дейтеромикота).

Еволюційна єдність відділів справжніх грибів базується на наступних основних ознаках:

- клітинні стінки талому за складом полісахаридів належать до *хітинглюканового* типу – *хітину та хітозану*;
- синтез лізину йде через d-аміноадипінову кислоту;
- мітохондрії мають пластинчасті кристи;
- ациклічні поліюли утворюються активно.

Гриби мають септовані гіфи з порами у центрі септ. Тільки представники хитридіоміцетових, відділ Chytridiomycota мають *амебоподібний талом*.

Ниткоподібні гіфи мають товщину близько 5 мкм. Завдяки наявності пор у септах цитоплазми клітини грибниці пов'язані між собою. Збереження виду, популяції, розмноження та поширення грибів відбувається за допомогою видозмін грибниці та спеціальних плодових тіл – ризоморф, склероціїв, міцеліальних стром, клейстотеціїв, перитеціїв і т. д. Гриби проникають у клітини уражених рослин, поглинають поживні речовини з допомогою гаусторіїв-пенетраційних (проникаючих) гіф. Гриби розмножуються репродуктивним та вегетативним способами.

Відповідно до старої «домолекулярної» систематики гриби відділу Chytridiomycota відносили до нижчих справжніх грибів. Розташовувалися вони відразу після слизовиків та плазмодіофорових – примітивних грибів.

Проте новітніми дослідженнями на генетичному рівні вдалося встановити філогенетичний зв'язок таксонів відділу Chytridiomycota з представниками більш високорозвиненого відділу Zygomycota. Виявилось, що у представників відділу хитридіоміцетових грибів

статеве розмноження відбувається зигогамним типом, як у зигоміцетів, а нестатеве – зооспорами.

Справжніми грибами вважаються еукаріотичні, спороутворюючі, безхлорофільні організми з адсорбтивним харчуванням, що розмножуються статевим і нестатевим шляхом. Таломи грибів нитчасті, розгалужені, що складаються з клітин із жорсткими оболонками, а у примітивних форм вегетативне тіло – *одноклітинний амебоїд* або *зародковий ризо міцелій*.

Осмотрофний спосіб живлення дозволяє цим грибам:

- створювати оптимальні типи талому;
- максимально освоювати живильний субстрат;
- спрощено, швидко та ефективно формувати репродуктивні органи, спори яких поширюються практично у всіх екологічних зонах Землі.

Царства відрізняються один від одного за походженням, типом вегетативного тіла, особливостями складу полісахаридів клітинних стінок, розмноженню. Об'єднуються вони загальною назвою – царство *Fungi*, або справжні гриби, які мають гетеротрофний спосіб харчування. Вони мають справжні клітинні ядра (Eucarionti) з хромосомами та клітину з мембраною, або без неї. У представників є один гладкий джгутик для руху зооспори та гамети. Існують аеробні представники з 10 і більше джгутиками. За трофічними зв'язками справжні гриби належать до сапротрофів, паразитів і симбіонтів.

4.4.1. Нижчі (Справжні гриби)

Відповідно до генно-молекулярної систематики серед справжніх грибів є два відділи – Chytridiomycota та Zygomycota, до складу яких входять найпростіші, примітивні за своєю організацією гриби. Це дрібні організми із *зародковим міцелієм* (або без нього) у вигляді *плазмодія* (Chytridiomycota). Представники іншого відділу – Zygomycota мають добре розвинений міцелій без перегородок або з перегородками. Філогенетично вони близькоспоріднені, а статевий процес у них здійснюється зигогамним типом.

4.4.1.1. Відділ Chytridiomycota (Хитрідіоміцети)

Це єдина група у царстві справжніх грибів, у циклі розвитку яких є джгутикові стадії – *зооспори* та *паногамети*. Вони мають один гладкий джгутик, спрямований під час руху назад. Тіло представлене *голою цитоплазматичною масою* або *одноклітинним ризоміцелієм*. Клітинна стінка міцелію містить *хітин*. Статевий процес (*теліоморфа*)

здійснюється декількома типами: *гаметогамією*, *ізогамією*, *гетерогамією*, *оогамією* та *соматогамією*. Нестатеве розмноження (*анаморфа*) здійснюється зооспорангіями із зооспорами. *Тільки у хітрідіоміцетів є джгутикові стадії*.

Відділ представлений паразитами водоростей, квітковими паразитами грибів. За способом харчування серед них також є сапротрофи, що руйнують целюлозу та хітин. Відділ містить один клас *Chytridiomycetes*.

Клас *Chytridiomycetes* (Хитрідіоміцети)

Хітрідіоміцети налічують близько 1000 видів грибів. Класифікація класу *Chytridiomycetes* ґрунтується на особливостях *ультраструктурного будови зооспор*.

Порядок *Chytriales* (Хитридієві)

Життєдіяльність цих грибів пов'язана з водним середовищем. У ґрунті для них потрібна кисла реакція. Вегетативне тіло – *багатоядерний плазмодій або зародковий міцелій (ризоміцелій)*. Нестатеве розмноження здійснюється *одноджгутиковими зооспорами*. Характерною особливістю зооспор є наявність мітохондрій, включених в комплекс мікротілець – ліпідних глобул, а ядро розташоване неподалеку від цього комплексу та рибосом. Внаслідок статевого процесу (*ізогамії*) утворюються спори спокою – *цисти*, вкриті *товстою трьох шаровою оболонкою*. Цисти зберігають життєздатність у рослинних залишки та ґрунті до 10 років і більше.

Родина *Synchytriaceae* (Синхітрієві)

Представники родини – внутрішньоклітинні паразити рослин, які мають просте за розвитком вегетативне тіло у вигляді шматочка протоплазми. Зооспори та гамети утворюють один гладкий бічеподібний джгутик, прикріплений на задньому кінці.

Рід *Synchytrium* (Синхітрій)

Характерна особливість грибів цього роду: замість одного зооспорангія розвивається *5–9 спорангіїв, зібраних у соруси*. У місцях ураження утворюються галли – здуття клітин епідерми. Гриби цього роду зустрічаються у природі, але можуть пошкоджувати й культурні рослини. Коло рослин-господарів дуже широке.

Представник – *Synchytrium endobioticum* Perc., що викликає рак картоплі (рис. 55).

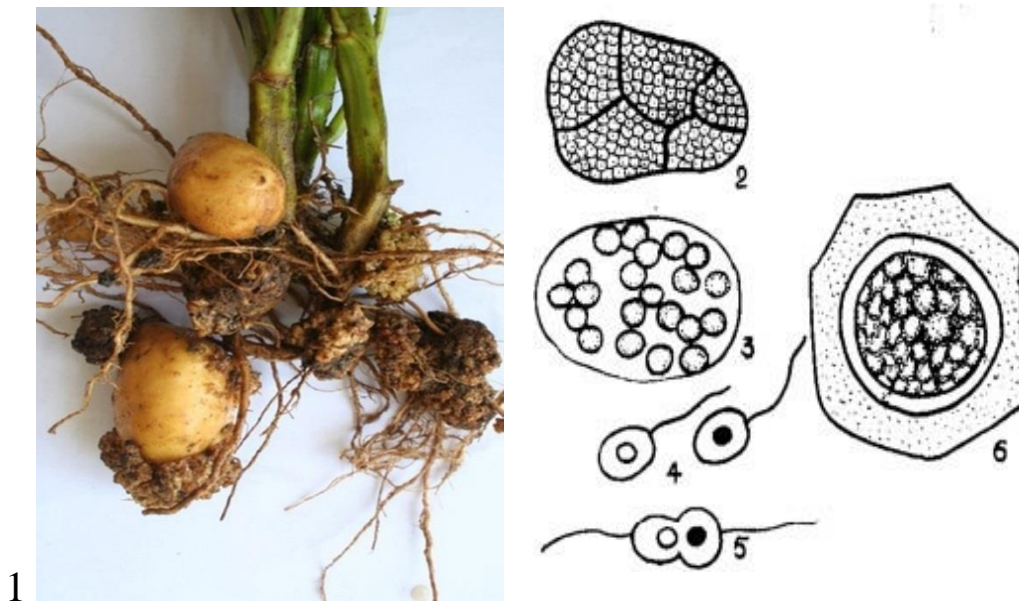


Рис. 55. *Synchytrium endobioticum* Perc. збудник раку картоплі
 1 – симптоми раку на бульбах картоплі; 2 – сорус зооспорангіїв; 3 – зооспорангій; 4 – зооспори; 5 – зигота; 6 – циста – спора спокою

Гриб усередині клітини росте, потім вкривається оболонкою та перетворюється на літню цисту, що формує при проростанні соруси з 5-9 зооспорангіїв, що містять приблизно по 300 гаплоїдних зооспор, які можуть знову уражати сусідні бульби (рис. 56).

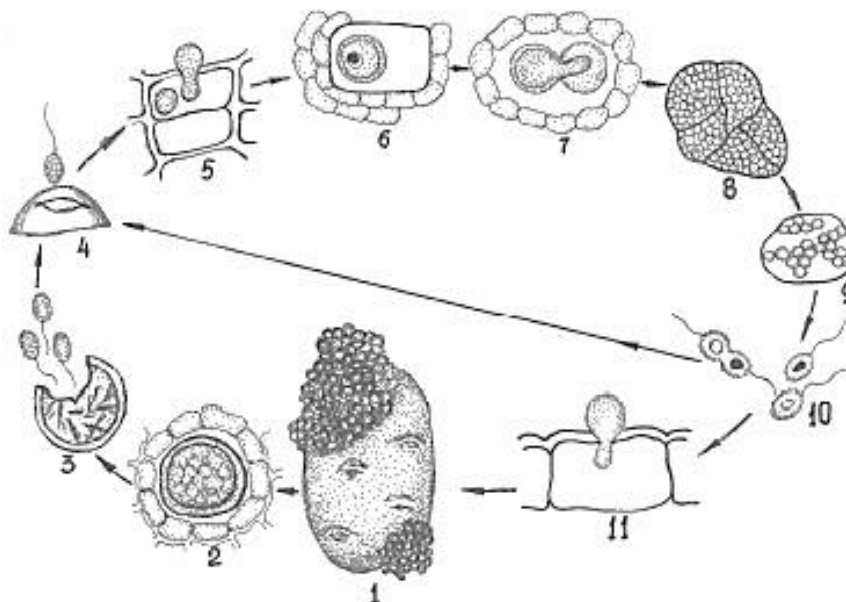


Рис. 56. Цикл розвитку *Synchytrium endobioticum* Perc.
 1 – симптоми раку на бульбі картоплі; 2 і 3 – проростання цисти у зооспори; 4, 5 – інфікування клітин бульби картоплі; 6 – розвиток просорусу; 7 – проростаючий зооспорангій; 8 – сорус зооспорангіїв; 9, 10, 11 – вихід зооспор, їх копуляція, впровадження у клітини бульби картоплі

Так відбувається нестатеве розмноження. Восени відбувається статевий процес. Рухливі ізогамети, які неможливо відрізнити від зооспор, зливаються. Диплоїдна рухлива зигота проникає в бульбу та розростається в цисту ($2n$) з товстостінною здеревілою оболонкою. Цисти можуть зберігатися у ґрунті до 20 років. Перед її проростанням відбувається редуційний поділ з утворенням гаплоїдних зооспор. Недобір урожаю може досягати 40-60 %. Розрізняють наступні форми: листоподібна – відбувається розростання листочків, паршеподібна – утворюються на бульбі виразки, скоринки, відбувається зморщування бульби. Захворювання ускладнюється тим, що зооспори можуть бути переносниками вірусів рослин.

Порядок *Spizellomycetales* (Спізеломіцетові)

Для представників порядку характерна наявність одноклітинного вегетативного тіла, часто без оболонки. У зооспорах неправильної форми ядро тісно наближене до основи джгутика. Рибосоми відносно рівномірно розсіяні по всьому об'єму зооспор. Статевий процес невідомий. Серед примітивних грибів порядку є паразити вищих рослин та водоростей, а також сапротрофи.

Родина *Olpidiaceae* (Ольпідієві)

Представники родини мають *амебоїдне тіло* у вигляді циліндричної клітини та зародкового міцелію. *Амебоїд* в уражених клітинах рослин перетворюється на один зооспорангій з одноджгутиковими зооспорами. У циклі розвитку зооспори можуть зливатися з утворенням двоядерної *планозиготи*. З планозиготи формується спочиваюча *циста*, яка завжди *проростає в один зооспорангій*.

Рід *Olpidium* (Ольпідіум)

Вегетативне тіло – *амебоїд* живе всередині клітин рослини-господаря. До кінця вегетації усередині клітин утворюються продукти статевого розмноження – *цисти*, що зимують. Після закінчення періоду спокою відбувається редуційний поділ ядра, та циста проростає, утворюючи гаплоїдні зооспори, що дають початок гаплоїдним амебоїдам.

Серед представників роду збудником небезпечного захворювання є чорна ніжка капусти – *Olpidium brassicae* Dang. Уражається коренева шийка сходів. Тканина розм'якшується, чорніє, загніє, рослини жовтіють, гинуть (рис. 57).



Рис. 57. *Olpidium brassicae* Dang.

Спори спокою, мають товсту оболонку зірчастої форми. Спори проростають у кулясті зооспорангії з видовженою циліндричною шийкою. В них формуються зооспори з одним джгутиком. Одноджгутикові зооспори на поверхні кореневої шийки сходів вкриваються оболонкою, вміст переливається в клітину, перетворюючись на спорангій (рис. 58).

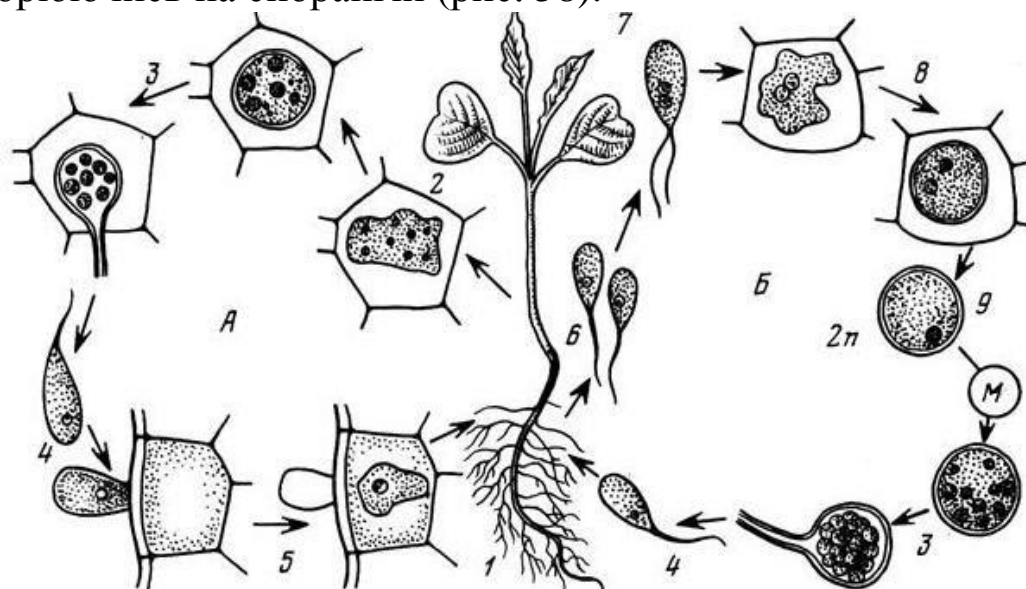


Рис. 58. Життєвий цикл розвитку *Olpidium brassicae* Dang.

А – нестатеве розмноження; Б – статеве розмноження, М – мейоз; 1 – розсада капусти уражена; 2 – плазмодій в клітині кореневої шийки; 3 – утворення зооспорангій; 4 – зооспора; 5 – проникнення зооспори в клітину епідерми; 6 – ізогамети, 7 – зигота, 8 – двоядерний зимуючий плазмодій; 9 – проростання зиготи.

4.4.1.2. Відділ *Zygomycota* (Зигоміцети)

Веgetативне тіло грибів відділу *Zygomycota* представлене *одноклітинним багатоядерним міцелієм*. У деяких спеціалізованих груп, наприклад, ентомофторових, міцелій містить септи з мікропорами. Септи утворюються в зрілих мукорових гіфах. У багатьох представників відділу спостерігається міцеліально-дріжжовий диморфізм: в одних умовах вони існують у вигляді міцелію, а в інших – у вигляді спор спокою. Стінки клітин міцелію містять *хітин* та *хітозан*. Запасна речовина – *глікоген*.

Нестатеве розмноження (*анаморфа*) здійснюється *спорангіоспорами*. Вони утворюються в односпорових чи багатоспорових спорангіях. Рідше в розмноженні беруть участь *геми* та *хламідоспори*. Статевий процес – *зигогамія* – відомий не у всіх груп. В результаті зигогамії утворюється *телеоморфа* (*зигоспора*).

Клас *Zygomycetes* (Зигоміцети)

Статевий процес у грибів цього класу – *зигогамія*. На двох міцеліях з різним статевим знаком чи одному міцелії формуються зигофори – вирости міцелію, які ростуть назустріч один одному. У місці контакту вони потовщуються. У кожній зигофорі відокремлюється багатоядерний гаметангій. Стінки у точках контакту лізуються та цитоплазми зливаються. Ядра "+" та "-" перемішуються. З'являється єдина клітина, оточена багат шаровою стінкою – формується *зигоспорангій*, в якому дозріває *спочиваюча зигоспора*. Ядра розташовуються попарно та відбувається процес *каріогамії*. Поступово всі ядра, крім одного, гинуть. Диплоїдне ядро, що залишилося, після мейозу дає 4 гаплоїдних. Дочірні ядра переходять у проросткову гіфу. З останньої утворюється *спорангій*, в який переходять ядра. Важливою систематичною ознакою грибів класу є будова поверхні виростів та їх форма. У примітивних видів поверхня гладка. У грибів порядку *Mucorales* вона має довгі ниткоподібні або шиповидні вирости – придатки, захищають, прикривають зигоспорангій.

Більшість представників ведуть наземний та сапротрофний спосіб життя. Веgetативне тіло – добре розвинений *несептований міцелій*. Нестатеве розмноження здійснюється за допомогою нерухомих, не пов'язаних з водою *спорангіоспор*, що розвиваються *ендогенно*, всередині спорангіїв.

Порядок Mucorales (Мукорові)

Представники викликають плісняву харчових продуктів (хліба, варення, плодів, овочів). Деякі види викликають гнилі овочів, плодів та пліснявіння насіння. Багато представників порядку мукорових мінералізують рослинні залишки в ґрунті, створюючи гумус. Є також паразити на грибах, комах, деяких видах тварин, водоростях, також паразитують на людині. Серед грибів цього порядку частіше зустрічаються сапротрофи. Міцелій розвивається всередині та на поверхні живильного субстрату. Спори нестатевого розмноження (*спорангіоспори*) без джгутиків, утворюються всередині кулястих спорангіїв з *колонкою* та без неї. Спорангії утворюються на довгих простих *спорангіоносцях*. При розриві оболонки спорангія зрілі спори розносяться повітряними течіями.

Статеве розмноження відбувається при злитті морфологічно однакових, але різних за статевими знаками *гаметангії* – утворюється спора спокою – *зигота* або *зигоспора*. У сприятливих умовах вона проростає в кулястий *спорангій* з гаплоїдними *спорангіоспорами*. Найбільш поширеними є представники родини Mucoraceae.

Родина Mucoraceae (Мукорові)

До складу родини входять найбільш поширені гриби, що викликають плісняву овочів, харчових продуктів, насіння багатьох культур. Характерні особливості опису порядку збігаються з описом родини.

В основу поділу родини на роди лежать особливості будови спорангієносців. Родина *Mucoraceae* поділяється на 3 роди: *Mucor*, *Rhizopus*, *Thamnidium*.

Рід *Mucor* (Мукор)

Гриби роду *Mucor* утворює кулясті *спорангії* з гаплоїдними, без джгутиковими *спорангіоспорами*. Спорангії на довгих спорангієносцях виростають на міцелії вільно один від одного. Під ними виростають *ризоїди*. Спорангієносці *нерозгалужені*, *колонка з комірцем*. Статевий процес (*зигогамія*) супроводжується злиттям двох нерухомих клітин міцелію з утворенням *зигоспори*, що спочиває.

Представник *Mucor racemosus* Fr. викликає головчасту плісняву овочів та харчових продуктів (рис. 59).

Спорангії – круглі, багатоспорові з тонкою оболонкою, з *циліндричною колонкою всередині та з комірцем*. Спорангіоспори овальні, майже кулясті (рис. 60).



Рис. 59. *Mucor racemosus* Fr. на хлібі

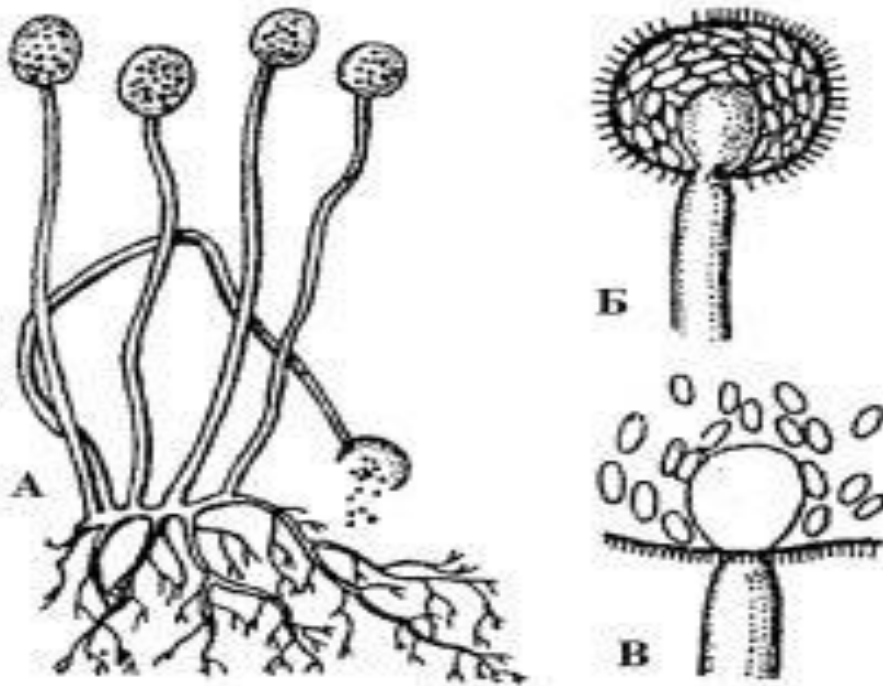


Рис. 60. *Mucor racemosus* Fr.

А – міцелій та спорангієносці зі спорангіями; Б – спорангій зі спорангіоспорами; В – колонка з комірцем

Рід *Rhizopus* (Різопус)

Гриби цього роду найчастіше оселяються на продуктах харчування та називаються «чорною пліснявою» або «головчастою пліснявою», мають ферментативну активність, а також можуть продукувати органічні кислоти.

Гриби роду утворює пучок спорангієносців по 3–5 шт., ризоїди яких відходять від пучка спорангієносців у вигляді коренеподібних придатків. Між пучками спорангієносців утворюються дугоподібні столони.

Основним представником є *Rhizopus nigricans* Ehr. – збудник чорної головчастої плісняви продуктів харчування (рис. 61).



Рис. 61. *Rhizopus nigricans* Ehr. на ягодах суниці

Спорангії кулясті, великі мають кулясту колонку. Спорангіоспори овальні темно-сірі. Спорангіоносець нерозгалужений, закінчується колонкою із потовщенням. У основі вирости – ризоїди (рис. 62).

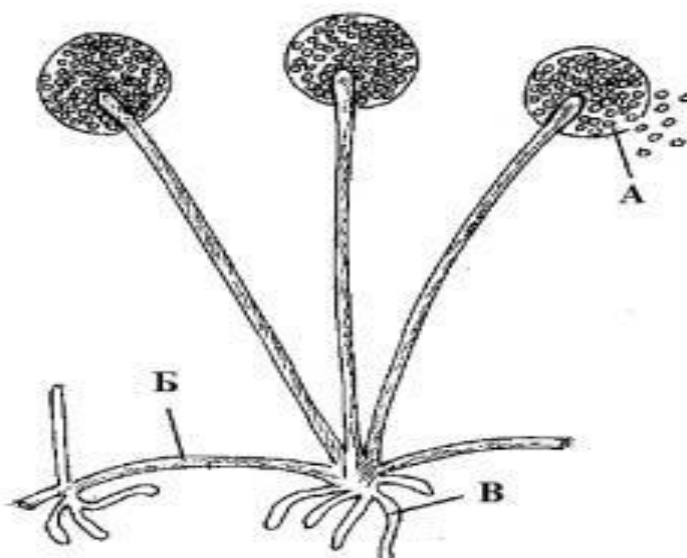


Рис. 62. *Rhizopus nigricans* Ehr. – збудник чорної головчастої плісняви харчових продуктів

А – спорангій зі спорангіоспорами, Б – столони, В – ризоїди

Рід *Thamnidium* (Тамнідіум)

Спорангієносці, які стоять вертикально несуть на вершині великий спорангій з колонкою та численними спорами (рис. 63). На рясно розгалужених бічних виростах спорангієносців утворюються численні *спорангіоли* (без колонки), що містять близько від 1 до 10 штук.

Основним представником є *Thamnidium elegans* Link. – збудник плісняви на мишачих екскрементах. Потрапивши на трав'янисті рослини, спорангії приклеюються до них. Тварини поїдають ці рослини, спори проходять через травний тракт і виділяються разом з екскрементами. Потім спори проростають.

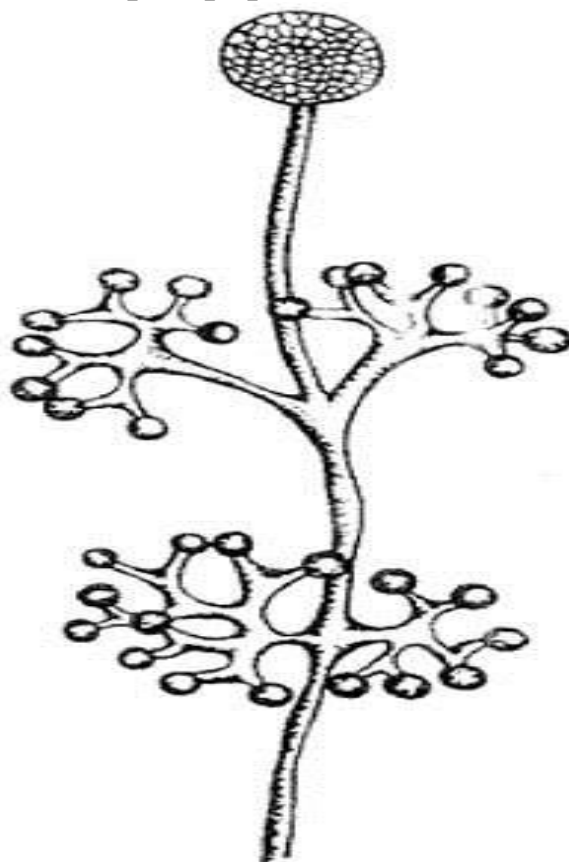


Рис. 63. Спорангієносець зі спорангіолами *Thamnidium elegans* Link.

Порядок Entomophthorales (Ентомофторові)

До нього відносяться паразити комах, у тому числі ті, що викликають захворювання кімнатних мух, попелиць, комарів та інших комах. Міцелій неклітинний багатоядерний, часто розпадається на окремі клітини. На простих конідієносцях поодинокно утворюються конідії – спори нестатевого розмноження. Статевий процес – *зигогамія*. Зигоспори, що утворилися, мають товсту багат шарову оболонку. У деяких представників утворюється міцелій із септами.

Родина *Entomophthoraceae* (Ентомофторові)

У представників родини на зміну спорам з'являються *конідії*. В основному це паразити комах. Смерть комах настає від порушення циркуляції крові, впливу токсинів та ферментів. Деякі види паразитують на рослинах, інші можуть бути патогенними для людини. Значна частина грибів цього порядку – сапротрофи.

Рід *Entomophthora* (Ентомофтора)

Включає види із внутрішнім, добре розвиненим міцелієм, утвореним товстими кулястими гіфами. Конідієносці прості, булавоподібні або роздуті на вершині. Конідії одноклітинні, багатоядерні (по 10–12 ядер в одній конідії), шаро-, лимоно- або сочевицеподібні, з товстою двошаровою оболонкою. *Зигоспори* (результат статевого процесу) кулясті, жовтуваті або коричнюваті, з гладкою або щетинистою поверхнею.

Entomophthora muscae (Cohn) Fresen. – гриб викликає захворювання кімнатних мух «осіння хвороба». Уражені міцелієм комахи щільно приклеюються до скла підвіконня білим борошнистим нальотом. На грибниці паразита утворюються *конідієносці з конідіями*, що виходять через дихальні отвори та хітиновий покрив. Конідії потрапляють на тіло здорових мух, проростають, гіфи пронизують тіло комах. Зрілий міцелій розпадається на клітини, які поширюються на тілі мухи, викликаючи її загибель. На білому нальоті міцелії утворюються конідієносці з кулястими конідіями. Вони відкидаються конідієносцями та на субстраті проростають грибницею, на якій з'являються нові конідієносці з конідіями. Можливе застосування цих грибів, як засіб біологічної боротьби зі шкідливими комахами в сільському та лісовому господарстві (рис. 64).

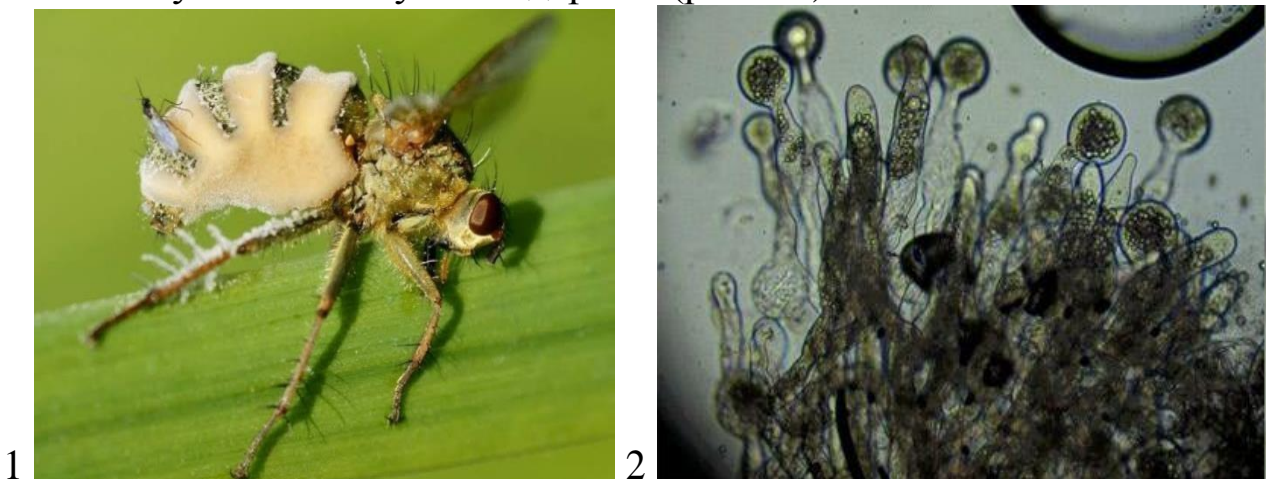


Рис. 64. *Entomophthora muscae* Fres.

1 – муха з конідіями гриба; 2 – конідієносці та конідії

4.4.1.3. Відділ *Ascomycota* – Сумчаті гриби, або Аскоміцети

Відділ Аскоміцети – дуже велика група грибів, що поєднує близько 45 тисяч видів. Представники відділу Сумчасті мають розгалужений багатоклітинний гаплоїдний міцелій. В результаті статевого процесу утворюються сумки (*аски*) із сумкоспорами (*аскоспорами*), яких найчастіше буває вісім. Нестатеве розмноження здійснюється за допомогою конідій, які екзогенно утворюються на конідієносцях різної будови та служать для масового розселення аскоміцетів.

Сумки формуються безпосередньо на міцелії або у спеціальних вмістилищах (плодових тілах) різної будови, що є характерною ознакою для поділу відділу на три класи:

Голосумчасті – *Archiascomycetes*,

Ендоміцети – *Hemiascomycetes*,

Плодосумчасті – *Euascomycetes*, які поділяться на 4 групи порядків:

Cleistomycetes;

Pyrenomycetes;

Discomycetes;

Loculoascomycetes.

У відділі об'єднані гриби із загальною монофілією, що й дозволило виділити їх у загальний таксон високого рангу.

Основні таксономічні ознаки, що поєднують гриби відділу *Ascomycota*:

- у циклі розвитку є дикаріотична фаза різної тривалості;
- міцелій містить септи різної будови з центральною опорою;
- таллом являє собою багатоядерний міцелій, в окремих групах – дріжджоподібний;
- у двошаровій клітинній стінці присутні хітин-глюкан, а у дріжджоподібній фазі – маннани;
- нестатеве розмноження здійснюється екзогенними спорами – конідіями у спеціальних конідіомах;
- є тенденція до утворення плодових тіл.

У статевому процесі аскоміцетів характерне утворення ендогенних сумкоспор (у сумці). Дикаріофаза у грибів нетривала, обмежена періодом утворення аскогенних гіф. На них утворюються багатоядерні гаметангії з переходом ядер з одного до іншого.

Характерною особливістю представників еволюційно високорозвинених сумчастих грибів є не тільки дикаріотичний

міцелій, але й утворення сумок із сумкоспорами (аскоспорами) на міцелії або в *аскомах* (спеціальних плодових тілах). Статевий процес різноманітний – *гаметангіогамія* (злиття двох гаметангіїв – спеціалізованих клітин, не диференційованих на гамети), *партеногамія* (дикаріонтизація відбувається внаслідок мітотичного поділу гаплоїдного ядра клітини міцелію, що брунькується) та інші, що призводять до дикаріотизації міцелію. Статевий процес складається з кількох фаз. На одній із гіф утворюється жіночий *аскогон* із *трихогіною*, на іншій чоловічій – *антеридій*. При контакті антеридія із трихогіною ядро чоловічого гаметангія переливається в аскогон. Після запліднення виростають дикаріотичні аскогенні гіфи у вигляді гачків. В них попарно розташовуються ядра жіночої та чоловічої клітин (аскогона і антеридія). Потім ядра зливаються *мейозом* або *мітозом* утворюється, як правило, 8–10 сумкоспор. Утворення сумок з сумкоспорами відбувається безпосередньо на міцелії або у спеціальних плодових тілах (аскомах) – *клејстотеціях*, *перитеціях*, *апотеціях*, *псевдотеціях* (рис. 65).

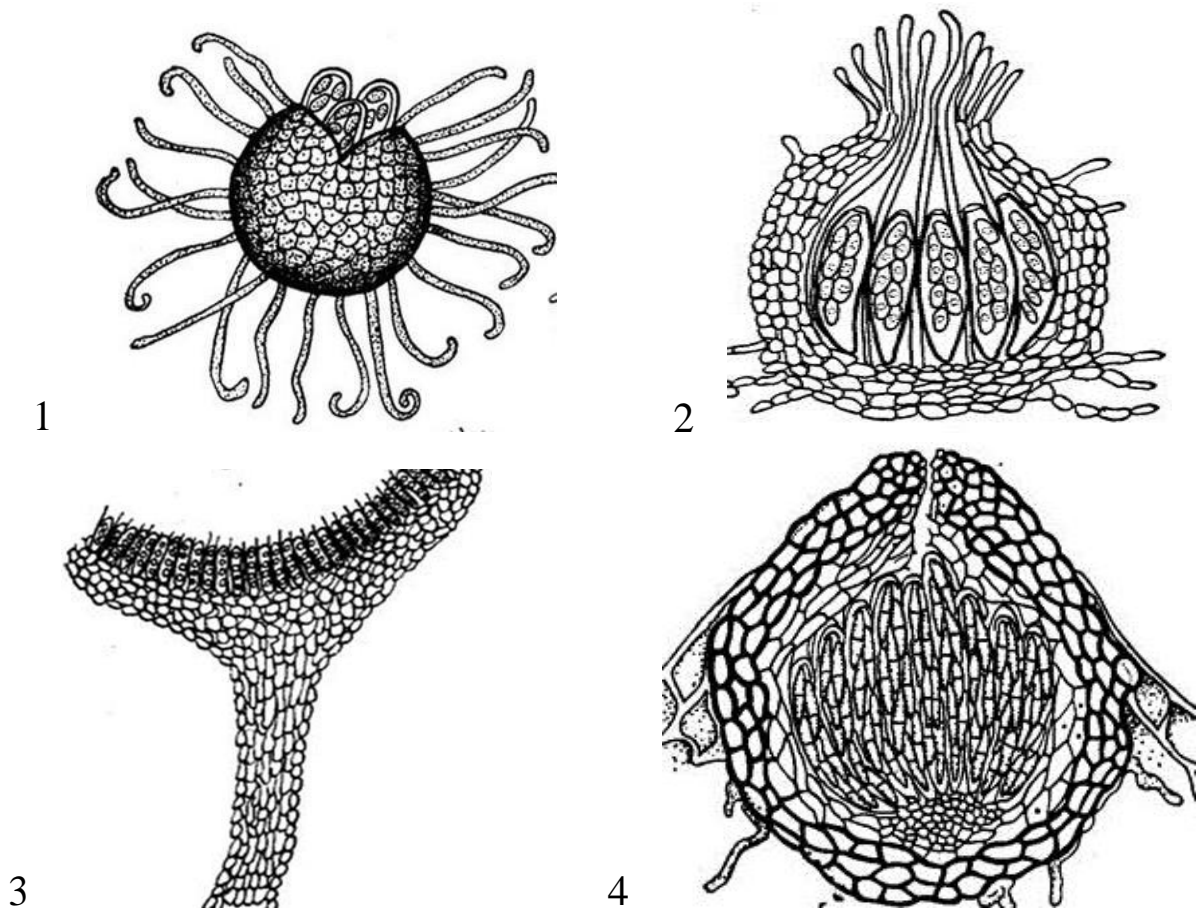


Рис. 65. Типи плодових тіл (аском) сумчастих грибів:
 1 – клејстотецій; 2 – перитецій; 3 – апотецій; 4 – псевдотецій

Клейстотеції – округлі, повністю замкнені плодові тіла. Сумки розташовуються безладно або пучком. Дозрілі сумкоспори звільняються з клейстотеція пасивно, внаслідок поступового руйнування оболонок плодового тіла та сумок або активно виходять через розриви їх оболонок (у фітопатогенних видів).

Перитеції – округлі плодові тіла, що мають природний подовжений отвір у вигляді шийки колби (колбоподібні). Сумки розташовані найчастіше пучком і активно викидаються через отвір, рідше спостерігається пасивне їх виділення зі слизом.

Апотеції – плодові тіла чашоподібної або блюдцеподібної форми, що щільно зрослися з субстратом. За будовою бувають сидячі або на ніжці. Сумки в апотетіях розташовані шаром і активно вилітають на відстань до 60 см.

За будовою оболонки сумки (аски) поділяються на: *протунікатні* – тонка оболонка лопається та спори виходять пасивно; *еутунікатні* – оболонки щільні при розриві викидають спори. Еутунікатні сумки поділяються на *унітунікатні* – оболонка одношарова та *бітунікатні* – двошарові (верхня руйнується, а нижня розтягується та викидає спори). Нестатеве розмноження (*анаморфа*) більшості сумчастих відбувається у вигляді конідієносців із конідіями. Аскоміцети Землі поширюються практично повсюдно. Вони мають велике економічне значення, як продуценти антибіотиків, вітамінів, ферментів і т.д. Серед них є велика кількість представників, які паразитують на культурних та дикорослих рослинах. Зазвичай конідіальне спороношення утворюється на живій рослині, а сумчасте – після відмирання її окремих органів у кінці періоду вегетації або після зимівлі. Конідії можуть бути забарвлені та безбарвні, одноклітинні та з перетинками. Поширюються із потоками вітру, краплями дощу, комахами, дрібними тваринами. Утворюються вони на спеціальних міцеліальних виростах – *конідієносцях*.

Часто на грибниці конідієносці розташовуються поодинокі. Однак деякі гриби формують конідії в спеціальних *ложках*, коли конідієносці з конідіями виростають на сплетінні гіф. Якщо конідієносці з конідіями розташовані шаром на сплетенні гіф та занурені у загальний слиз, то спороношення називають *піаннотою*. Конідієносці можуть розташовуватися у вигляді віночка, утворюючи *коремії*, або у вигляді подушечок – *спородохії*.

Пікніди – складні конідіальні структури глечикоподібної, кулястої форми з отвором на вершині. У пікнідах утворюються короткі *пінноспори*, занурені в масу слизу.

На сьогодні в результаті новітніх філогенетичних досліджень прийнято розділяти аскоміцети на 3 основних класи та 4 групи порядків. Статева (сумчаста) – теліоморфа, і нестатева або конідіальна – *анаморфа*, мають різні назви. Необхідно використовувати лише назва телеоморфи. Наприклад, збудник фомопсису соняшнику в анаморфній стадії називається *Phomopsis helianthi* Munt et Cvetk, а у стадії телеоморфи – *Diaportha helianthi* Munt. et Cvetk; збудник септоріозу пшениці відповідно *Septoria nodorum* Berk et Br. та *Phaeosphaeria nodorum* Sacc. За кордоном види грибів прийнято називати по телеоморфі, в Україні – частіше за анаморфою, хоча слід використовувати єдину назву – за телеоморфою. За особливостями формування сумок безпосередньо на міцелії або в особливих плодових тілах гриби поділяють на 3 класи: Hemiascomycetes, Archiascomycetes та Euascomycetes.

Клас Hemiascomycetes (Дріжджові гриби)

У цьому класі об'єднані гриби, які не мають плодових тіл. Вегетативне тіло грибів складається з клітин, які брунькуються на септованому міцелії або з псевдоміцелію – колоній окремих клітин. Є диморфні види, у яких залежно від умов середовища утворюється справжній міцелій або окремі клітини. Статевий процес представлений *гаметангіогамією*, коли після копуляції гаметангіїв відразу починається *каріогамія*. Диплоїдна зигота перетворюється на сумку або утворює виріст – *аскофор*. Тонкостінні сумки розриваються та аскоспори звільняються. Сумки зазвичай прототунікатні. Нестатеве розмноження здійснюється брунькуванням клітин.

Порядок Endomycetales (Ендоміцети чи Сахароміцети)

Міцелій нитчастий, з перегородками, що розпадається на клітини та брунькується. У багатьох представників міцелій відсутній, але є клітини, що брунькуються. У статевому процесі (гаметангіогамії) зигота утворюється при злитті двох відрогів міцелію або вільноживучих клітин. Аски утворюються як поодинокі клітини. Здебільшого дріжджові гриби – сапротрофи.

Родина Saccharomycetaceae (Сахароміцети)

Дріжджі – це гриби, які існують протягом усього життєвого циклу або його більшої частини у вигляді окремих поодиноких клітин. Завдяки одноклітинній будові дріжджі мають вищу швидкість обміну

речовин, ніж міцеліальні гриби, завдяки відносно більшій площі поверхні клітин. Дріжджі ростуть та розмножуються з великою швидкістю, викликаючи при цьому суттєві зміни у навколишньому середовищі. Історично дріжджі завжди розглядали окремо від інших грибів, оскільки методи їх вивчення більш подібні.

Представники родини дріжджові гриби *Saccharomyces cerevisiae* J.M. Lew. (пекарські дріжджі) – збудники спиртового бродіння та продуценти кормового білка.

Міцелій відсутній. Можуть утворюватися бластоспори. Аскоспори овальні, іноді моновидні утворюються по 2–4 у сумці (рис. 66).

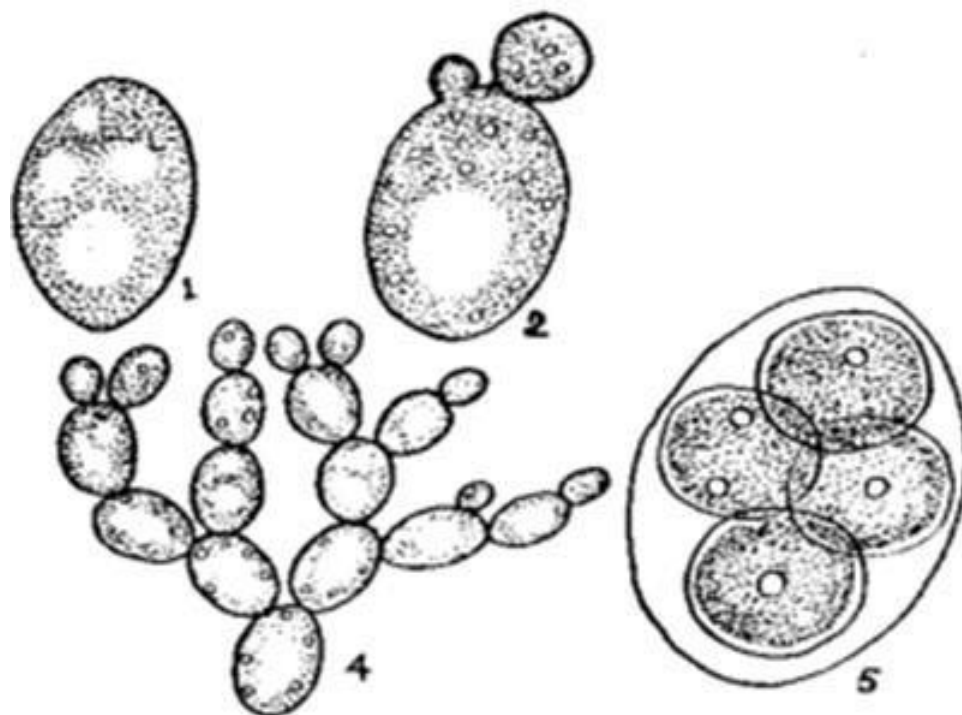


Рис. 66. *Saccharomyces cerevisiae* J.M. Lew.

1 – поодинокі клітини; 2 – початок брунькування;
3 – брунькування; 4 – брунькування; 5 – сумка з сумкоспорами

Клас Archiascomycetes (Голосумчасті гриби)

Клас Archiascomycetes – голосумчасті гриби (архіаскоміцети). Це найбільш давня група грибів, що є вихідною для інших аскоміцетів (Verbee, Taylor, 1995). Вона відрізняється за морфологією, представниками та складається з 4 порядків. З них найбільш відомий мікологам порядок Taphrinales. Правильність виділення Архіаскоміцетів, як самостійної таксономічної одиниці у відділі Ascomycota обґрунтована результатами аналізу нуклеотидних послідовностей генів 18S та 28S р-РНК, РНК-полімерази, тубуліна, що підтвердило спільність властивостей таксонів на молекулярному рівні.

Новий клас виділено в самостійну структуру на підставі результатів біохімічних та морфологічних досліджень тканин рослини-господаря, пронизаного міцелію. Аскогенні гіфи вони відсутні. Викидання аскоспор буває пасивним та активним, що залежить від одного і того ж виду від умов довкілля. Статевий процес відомий не у усіх представників класу.

Порядок Taphrinales (Тафрінові)

Міцелій грибів – септований. Перед утворенням сумок міцелій під епідермісом ураженої тканини рослин розпадається на короткі двоядерні аскогенні гіфи. Вони діляться навпіл – нижня відмирає, а верхня перетворюється на сумку. В результаті мейозу та мітотичного поділу ядер навколо восьми гаплоїдних ядер формуються аскоспори. Сумки утворюються на міцелії, розривають кутикулу листа та активно викидають аскоспори.

Тафрінові можуть синтезувати фітогормон – стимулятори росту рослин. Під дією фітогормонів у клітинах рослин спостерігається *гіперплазія* та порушуються процеси диференціації клітин рослини. Їх число значно збільшується на уражених тканинах, що призводить до деформації органів. До порядку входить одна родина (Taphrinaceae) та один рід (*Taphrina*), що включає 100 видів.

Дикаріотичний міцелій буває однорічним та багаторічним. Багаторічний міцелій зберігається в пагонах і бруньках. Однорічний міцелій розвивається у листках та плодах. Цитологічно всі вивчені види можуть бути розбиті на три групи:

1) види, у яких сумка має ніжку, де відбувається перше ділення диплоїдного ядра, услід за чим одне із дочірніх ядер залишається на ніжці та дегенерує, а друге переходить в сумку й ділиться три рази, утворюючи 8 спор (більшість видів);

2) види із сумками без ніжок, у яких диплоїдне ядро безпосередньо переходить в сумку і ділиться каріокінетично (непряме ділення ядра або мітоз) 3 рази;

3) види із сумками без ніжок, у яких диплоїдне ядро в сумці ділиться багаторазово, внаслідок чого утворюється велика кількість спор.

Нестатеве розмноження відсутнє. Статевий процес – або *соматогамія*, при якій копулюють клітини, що утворюються внаслідок брунькування аскоспор, або *партеногамія*, при якій дикаріонтизація відбувається внаслідок мітотичного поділу гаплоїдного ядра клітини

міцелію, що брунькується. Плодові тіла відсутні, аски унітунікатні, проте двошарові та аскоспори звільняються активно. При утворенні асків гачок не розвивається, але під сумкою часто зберігається диплоїдна клітина-ніжка. Всі Тафрінові є облигатними паразитами, що викликають «курчавість листя персика» – *Taphrina deformans* Tul., «кишеньки» плодів сливи – *Taphrina pruni* Fckl., «відьмині мітли» – *Taphrina cerasi* Sadeb.

Taphrina deformans Tul. – вузькоспеціалізований паразит, що уражає головним чином кісточкові плодові культури. Аскоспори зимують у тріщинах кори або між лусочками бруньок. Вони брунькуються навесні. Гаплоїдні аскоспори попарно копулюють та дають початок дикаріотичному міцелію, який проникає в бруньки, що розпускаються. Листя збільшується в розмірах, листові пластини гофруються.

Міцелій гриба диплоїдний. Сумки розташовуються тісним гіменіальним шаром прямо на грибниці. Сумки утворюються на міцелії під кутикулою листя й плодів (рис. 67). Сумки булавоподібні або циліндричні, заокруглені, розміром 25–40 × 8–11 мкм. Сумкоспори кулясті, одноклітинні, безбарвні.

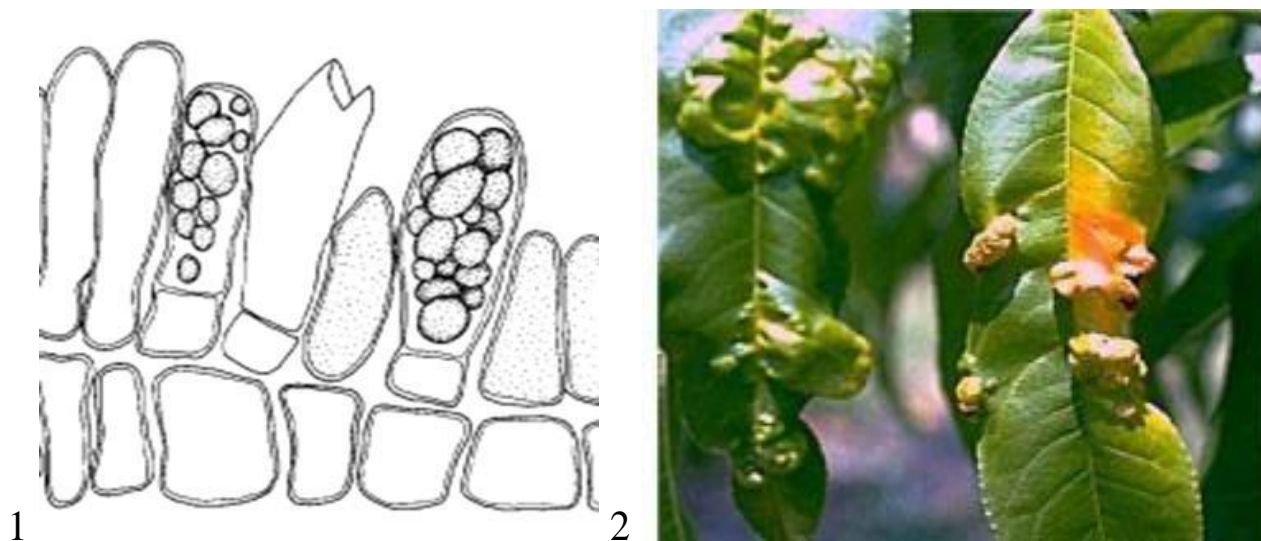


Рис. 67. *Taphrina deformans* Tul.

1 – сумки з сумкоспорами; 2 – уражене листя персику

Taphrina pruni Tul. – збудник хвороби плодів сливи, «кишеньок слив». Хвороба проявляється у вигляді надмірного розростання зав'язі, замість плодів утворюються мішкоподібні утворення – кишеньки (дуті плоди), які не мають кісточок (рис. 68).

Рис. 68. *Taphrina pruni* Tul.

1 – сумки з сумкоспорами; 2 – уражені плоди сливи

Під кутикулою плодів не утворює гіменіальний шар сумчастого спороношення у вигляді суцільного шару сумок із сумкоспорами. Кожна сумка «сидить» на підсумковій продовгуватій клітині, що виросла з грибниці. Сумки циліндричні, $40\text{--}60 \times 8\text{--}15$ мкм, що містять по 8 короткоовальних сумкоспор, $4\text{--}5 \times 4$ мкм. Від сумкоспор, звичайно, не відбувається зараження рослин у рік утворення, вони зберігаються у тріщинах кори дерев. Навесні брунькуються, й від вторинних спор заражаються квітки. Гриб може зимувати грибницею, яка поширюючись по міжклітинниках, уражає квітки.

Taphrina cerasi Sadeb. – збудник хвороби вишні та черешні «відьмині мітли». На окремих гілках у великій кількості з'являються близько розміщені один до одного пагони, на яких утворюється багато дрібних листків і розгалужень. Від хвороби складається враження куща, що виріс на дереві. Листки на них дрібні, більш блідніші і крихкі. З нижньої сторони вони покриті шаром сумок гриба. На уражених пагонах не утворюється квітка.

Міцелій міжклітинний, зимує у тканинах гілок. Сумчастий шар («гіменій») розвивається на уражених плодах, має вигляд борошнистого воскоподібного нальоту. Аски восьмиспорові, циліндричні або булавоподібні із закругленою вершиною, розмірами $35\text{--}50 \times 10\text{--}13$ мкм. Базальні клітини розміром $5\text{--}7$ мкм. Аскоспори майже кулясті або еліпсоїдальні, розмірами $5\text{--}7,5 \times 5\text{--}6,3$ мкм, можуть брунькуватися в асках (рис. 69).

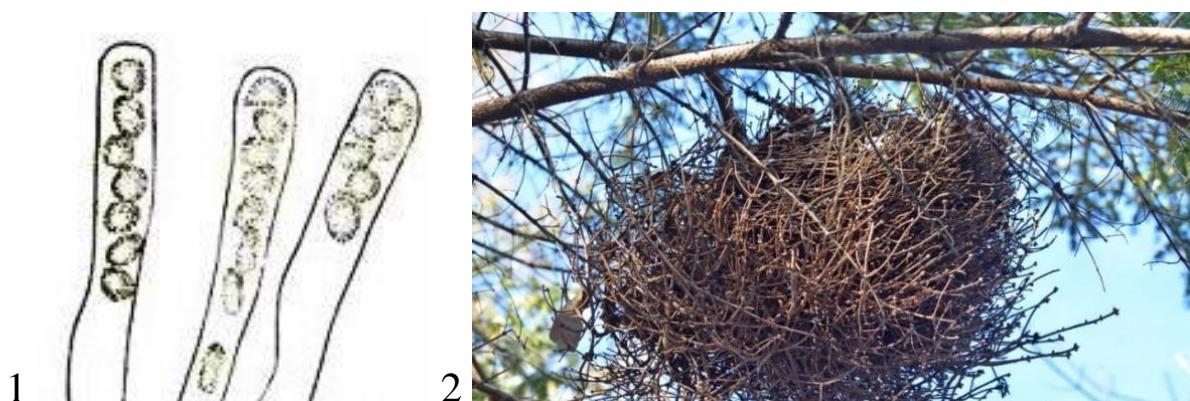


Рис. 69. *Taphrina cerasi* Sadeb.

1 – сумки з сумкоспорами; 2 – уражені пагони вишні

Клас *Euascomycetes* (Плодосумчасті)

До класу належить більшість відомих сумчастих грибів. Єдність їх підтверджується даними молекулярно-філогенетичних досліджень. Тіло грибів – розвинений септований міцелій. При статевому процесі у них формуються справжні плодові тіла – асками з сумками та сумкоспорами:

– *клеистотеції* – сумки в них розташовані безладно, або вони розташовуються пучком;

– *перитеції* – сумки у цих плодових тілах частіше розташовуються пучком, рідше – безладно. Перитеції занурені в струму або утворюються гриб ніці;

– *апотеції* – сумки усередині або на поверхні плодових тіл. Апотеції утворюються на міцелії, струмах чи склероціях;

– *псевдотеції* – кулясті плодові тіла з однією або численними локулами всередині.

У життєвому циклі розвитку плодосумчастих, крім статевого спороношення, утворюється і нестатеве – конідіальна стадія.

Залежно від типу та місця формування плодових тіл, розташування сумок у них, будови сумок, звільнення сумкоспор, клас ділиться на 17 порядків. Порядки із загальними ознаками плодових тіл, сумок тощо об'єднуються в 4 групи порядків. У них встановлена монофілія, хоча дискроміцети виявилися парафілетичні.

Група порядків *Cleistomycetes* (Клейстоміцети або Плектоміцети)

Характерною особливістю грибів цієї групи є утворення сумок з сумкоспорами у двох типах клейстотеціїв: примітивних – плектотеціях без придатків на поверхні та добре розвинених плодових тілах – клейстотеціях із придатками на поверхні. В обох типах клейстотеціїв ніколи не утворюються парафізи між сумками.

Гриби групи порядків *Cleistomycetes* мають прототунікатні сумки, звільнення спор пасивне. Трофічні зв'язки – паразити рослин, тварин, сапротрофи.

При аналізі генів РНК встановлено, що група порядків клейстоміцетів ближче до дискоміцетів, ніж до піреноміцетів, до яких вони належали раніше. Тому запропоновано тимчасово вивести їх із групи порядків *Pyrenomycetes* та залишити, як самостійну групу порядків.

За особливостями будови будови клейстотецій гриби групи поділяються на 2 порядки: *Eurotiales* (Євроцієві) та *Erysiphales* (Еризифові).

Порядок *Eurotiales* (Євроцієві)

Порядок складається з 30 родів, 150 видів біологічно та морфологічно примітивних грибів Вони здебільшого – сапротрофи деревини, паперу, рослинних рештках. Є й плісняві гриби, що викликають гнилі соковитих тканин багатьох сільськогосподарських культур. Характерною особливістю грибів порядку є утворення в статевому процесі дрібних, зародкових клейстотецій на міцелії. Сумки прототунікатні (примітивні), розташовуються в плодкових тілах безладно. Сумкоспори звільняються із сумок пасивно. Такі клейстотеції називаються «плектотеціями», роль яких у циклі розвитку незначна. Це дрібні, замкнуті плодові тіла, розташовані на міцелії, які не мають вивідних отворів для виходу аскоспор. Основне значення у розповсюдженні цих грибів, зокрема, родів *Penicillium*, *Aspergillus*, відіграє конідіальна стадія – *анаморфа*, тому їх відносять до відділу *Deuteromycota*. Представники роду *Aspergillus* (аспергіллус) можуть заражати людей та тварин, викликаючи мікози уражених органів.

Деякі гриби роду *Penicillium* (пеніциліум) уражають плоди яблуні та цитрусових у період зберігання, викликаючи гірку гниль. Багато видів використовуються в мікробіологічній промисловості для виробництва органічних кислот, ферментів та антибіотиків, наприклад. Отже, у циклі розвитку цих грибів основну роль відіграє нестатеве (конідіальне) спороношення. Основний напрямок еволюції спороношень цих грибів – удосконалення нестатевої стадії при редукції або повній втраті статевої стадії.

Родина *Eurotiaceae* (Євроцієві)

Клейстотеції у грибів родини утворюються *без придатків*. Аскоспори одноклітинні, світлозбарвлені, звільняються після руйнування тканин плодового тіла. За трофічними зв'язками представники родини сапротрофи та факультативні паразити рослин.

Рід *Eurotium* (Євроцій)

Вид *Eurotium repens* V. Tiegh. – євроцій повзучий (анаморфа – *Aspergillus glaucus* Link.). Більшість видів утворює лише конідіальне спороношення (рис. 70).

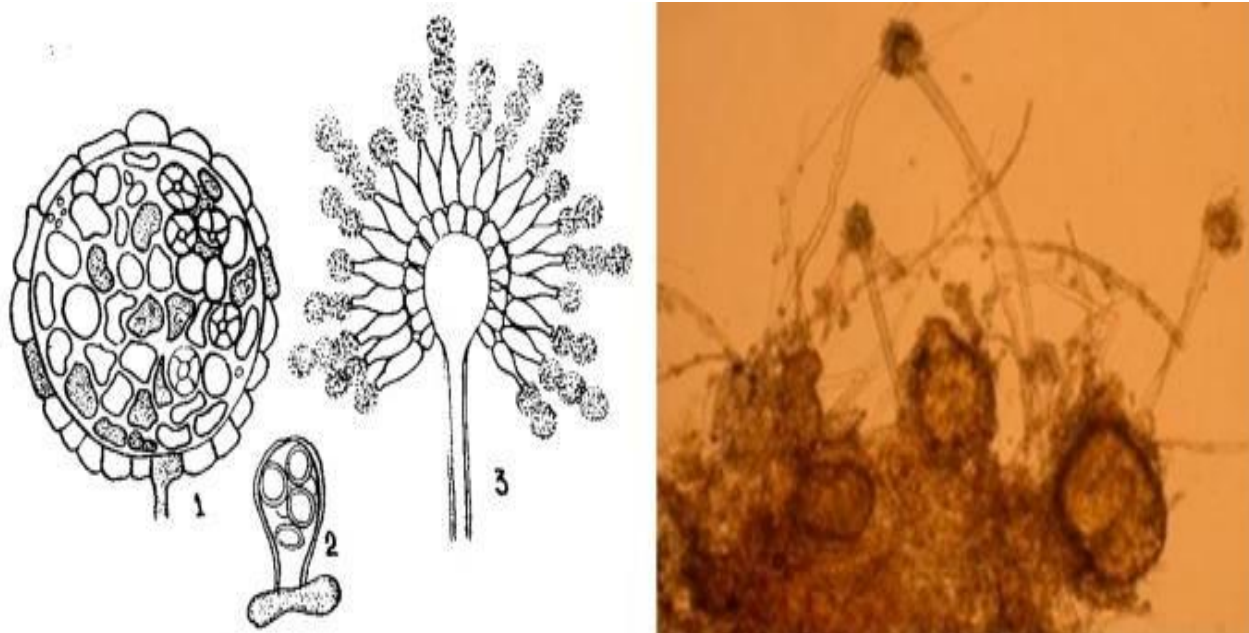


Рис. 70. *Eurotium repens* V. Tiegh.

1 – клейстотецій; 2 – сумка з аскоспорами; 3 – конідієносець
(рід *Aspergillus*)

Викликають пліснявіння насіння, мікози, аспергільози у людини й тварин, руйнують пластмаси, пальне космічних ракет, фарби на старовинних картинах. Вони утворюють антибіотики, органічні кислоти, ферменти, тому їх використовують у промисловості та медицині.

Рід *Carpenteles* (Карпентелес)

Рід *Carpenteles* (анаморфа – *Penicillium glaucum* Link.). Багато видів роду *Penicillium* втратили здатність утворювати клейстотеції з сумками (рис. 71).

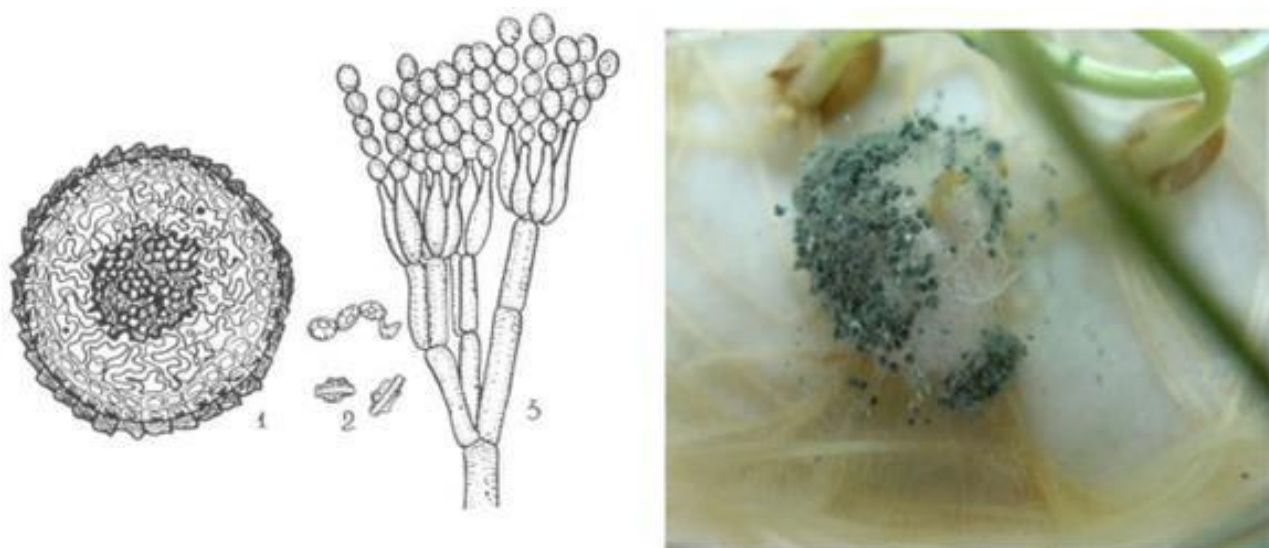


Рис.71. Рід *Carpenteles*

1 – клейстотецій; 2 – сумки з аскоспорами; 3 – конідієносець (рід *Penicillium*); 4 – пліснявіння насіння пшениці ярої

Порядок Erysiphales (Ерїзіфові)

Міцелій добре розвинений, багатоклітинний, багатоядерний. Більшість представників порядку має поверхневу грибницю, білу, з віком сіріє або буріє. Представники деяких родів мають спочатку ендofітний міцелій, а потім поверхневий – епіфітний.

Сумки утворюються в клейстотеціях. Аски унітунікатні, розташовуються пучком, спори звільняються активно. Клейстотеції розташовуються на грибниці. Конідії утворюються на рослинах під час вегетації та служать для масового розмноження та поширення. Наприкінці вегетації клейстотеції з сумками утворюються на опалому листі, стерні. Сумки здатні переносити несприятливі умови навколишнього середовища, в тому числі в зимовий період.

Порядок Ерїзифових називається борошнистороссяним через білий за кольором наліт, що нагадує борошно на верхній та нижній стороні листя. Екзогенний міцелій прикріплюється до рослинного субстрату *апресоріями* (присосками), з інфекційних трубок яких виростають *гаусторії*, що проникають у клітини рослини-господаря та утилізують поживні речовини. У різних родів борошнистороссяних грибів на клейстотеціях формуються різної форми придатки, а всередині плодових тіл – один чи кілька асків.

Конідіальне спороношення розвивається на екзогенному міцелії. Конідієносці ерїзифоміцетів мають цікаву особливість: вони ростуть по висоті та на вершині з'являються перегородки. Так утворюються поодинокі або у вигляді ланцюжка одноклітинні бочкоподібні конідії (роди *Sphaerotheca*, *Podosphaera*).

В інших випадках конідіоносці багатоклітинні, з поодинокими циліндричними конідіями, на верхівці подовжені (телеоморфи – *Erysiphe (Blumeria)*, *Uncinula*, *Microsphaera*).

Родина Erysiphaceae (Ерізіфові)

У більшості борошнисторосяних грибів міцелій поверхневий. У статевому процесі гриби утворюють сумки з сумкоспорами у спеціальних плодових тілах – кулястих, замкнутих клейстотеціях, у порожнині яких вони розташовуються пучком. Клейстотеції із сумками – зимуюча стадія гриба. Навесні або на початку літа зрілі клейстотеції розтріскуються, аскоспори, звільняючись із сумок, уражують молоде листя та плоди рослин. Сумкоспори проростають міцелієм, на якому утворюються конідіоносці з конідіями. Конідії є джерелом вторинного та наступних заражень рослин.

До родини входять 5 родів, що викликають справжню борошнисту росу. Типові ознаки: білий борошнистий наліт на нижній та верхній сторонах листя, на плодах, пагонах. Вид нальоту – зрошуючий, борошнистий. На грибниці утворюються короткі конідіоносці з конідіями, які поширюються повітряними течіями та викликають масове ураження рослин. Наприкінці вегетації на міцелії утворюються клейстотеції – чорні точки плодових тіл, видимі неозбросним оком.

Клейстотеції мають спеціальні вирости – придатки різноманітної будови. За будовою придатків і кількістю асків усередині клейстотецій родину борошнисторосяних грибів подвляють на роди: *Sphaerotheca*, *Podosphaera*, *Microsphaera*, *Phyllactinia*, *Uncinula*, *Erysiphe* (рис. 72).

Рід Erysiphe (Ерізіфе)

У грибів роду *Erysiphe* придатки клейстотеціїв прості, схожі на вегетативні гіфи. У клейстотеції кілька сумок. Нестатева стадія гриба (*Oidium*) являє собою ланцюжки конідій, що відокремлюються від конідіоносців, схожих на вегетативні гіфи. Багато видів роду мають кілька спеціалізованих форм. Морфологічно ці форми майже невідрізняються, всі вони мають як конідіальну, так і сумчасту стадію. Однак значення кожної з цих стадій у життєвому циклі гриба відрізняється.

Рід *Erysiphe* (конідіальна стадія *Pseudoidium*) має декілька преставників – *Erysiphe pisi* DC. – збудник борошнистої роси гороху (рис. 73); *Erysiphe trifolii* Grev. – збудник борошнистої роси конюшини;

Erysiphe betae Wetz. – збудник борошнистої роси буряків. Міцелій у грибів роду екзофітний. У порожнині кулястого клейстотеція декілька сумок. Придатки прості та не відрізняються за будовою від грибниці.

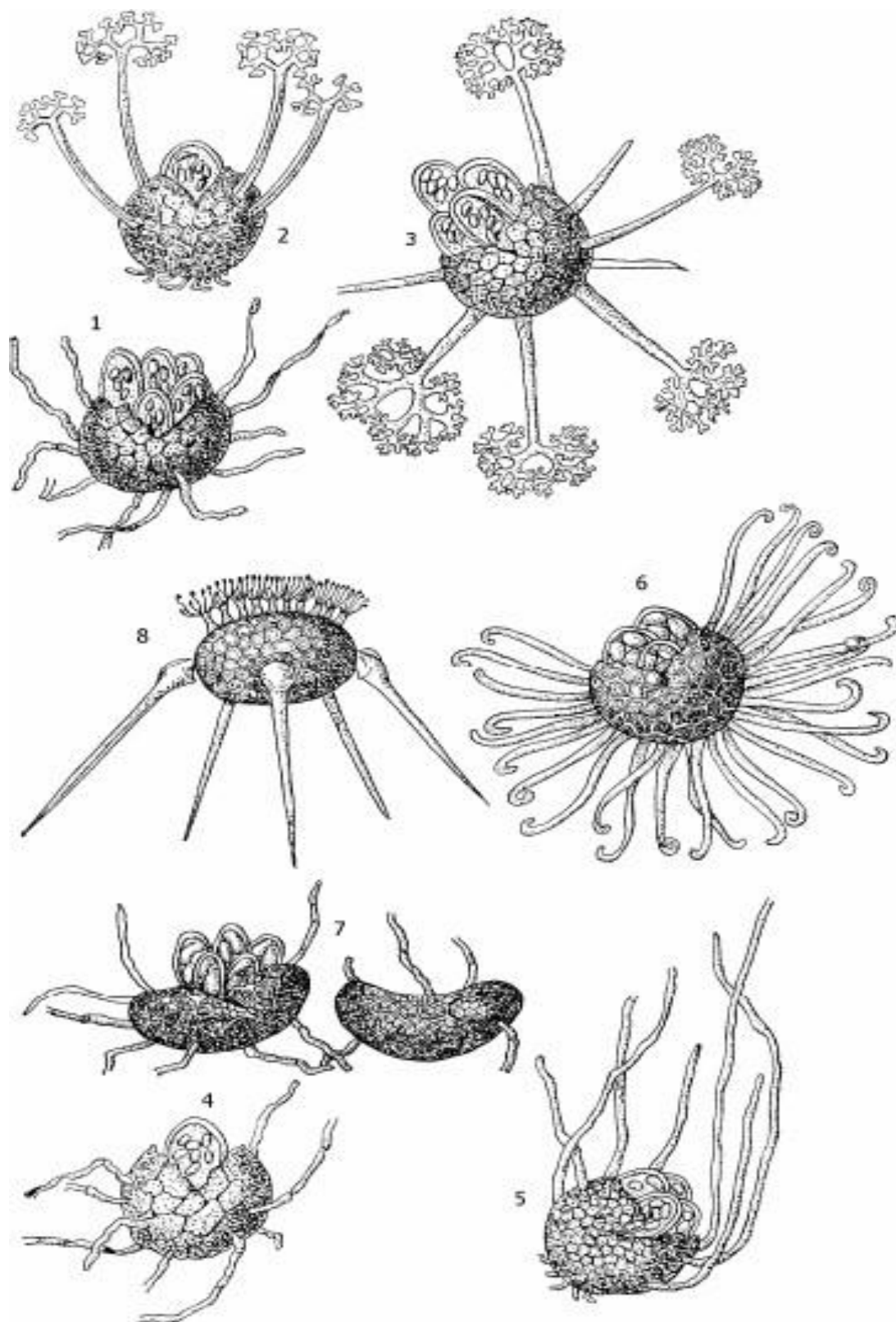


Рис. 72. Плодові тіла (клейстотеції) борошністоросяних грибів
1 – *Erysiphe*; 2 – *Podosphaera*; 3 – *Microsphaera*; 4 – *Sphaerotheca*;
5 – *Trichocladia*; 6 – *Uncinula*; 7 – *Leveillula*; 8 – *Phyllactinia*



Рис. 73. *Erysiphe pisi* DC.

1 –клейстотецій з сумками та сумкоспорами;
2 – уражене листя гороху

Рід *Sphaerotheca* (Сферотека)

У роду *Sphaerotheca* клейстотеції кулясті, з простими звивистими придатками. У клейстотеціях – по 1 сумці. Сферотека утворює на уражених рослинах павутинний, борошністий наліт міцелію, який спочатку має білий колір, а потім темніє – стає темно-коричневим, повстяним.

Вид *Sphaeroteca mors-uvae* Berk. et Curt. (сферотека агрусова) – збудник американської борошністої роси агрусу (рис. 74).

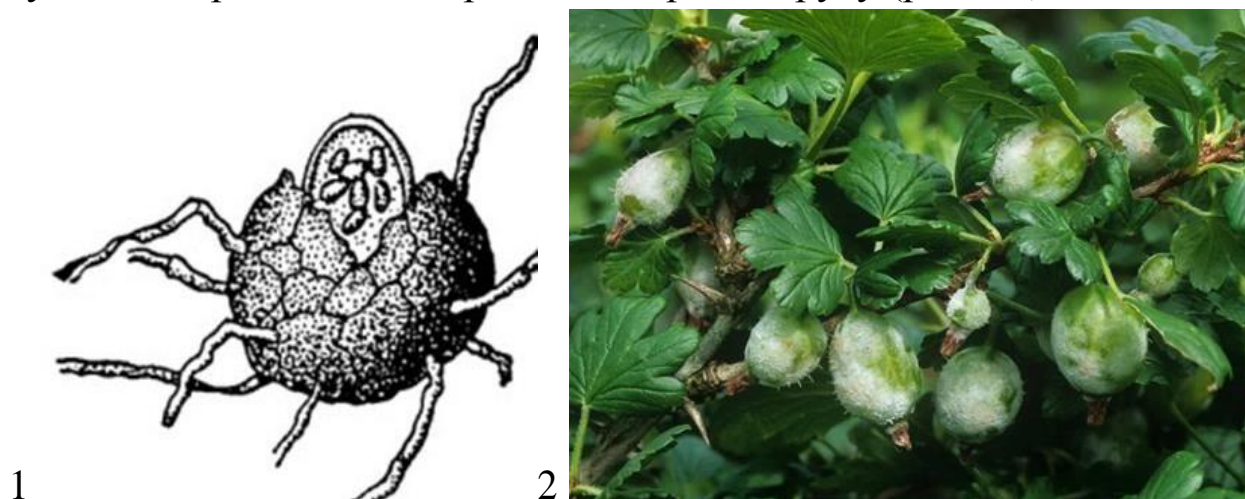


Рис. 74. *Sphaeroteca mors-uvae* Berk. et Curt.

1 –клейстотецій з сумками та сумкоспорами;
2 – уражена гілка агрусу

Сферотека агрусу зимує у вигляді клейстотецій на хворих пагонах та опалих хворих ягодах. Після перезимівлі аскоспори дозрівають, і в перші весняні дні, коли на агрусі розпускаються бруньки, аскоспори викидаються з сумок і уражують рослину.

Рід *Podosphaera* (Подосфера)

У борошністоросяних грибів роду *Podosphaera* у плодових тілах по одній сумці, а на вершині клейстотецій розташовуються придатки – відносно короткі, прямі або дугоподібно вигнуті, дихотомічно розгалужені, розташовуються на вершині плодового тіла, у основи коричневі та безбарвні догори.

Збудник борошнистої роси яблуні – *Podosphaera leucotricha* Salm (рис. 75).

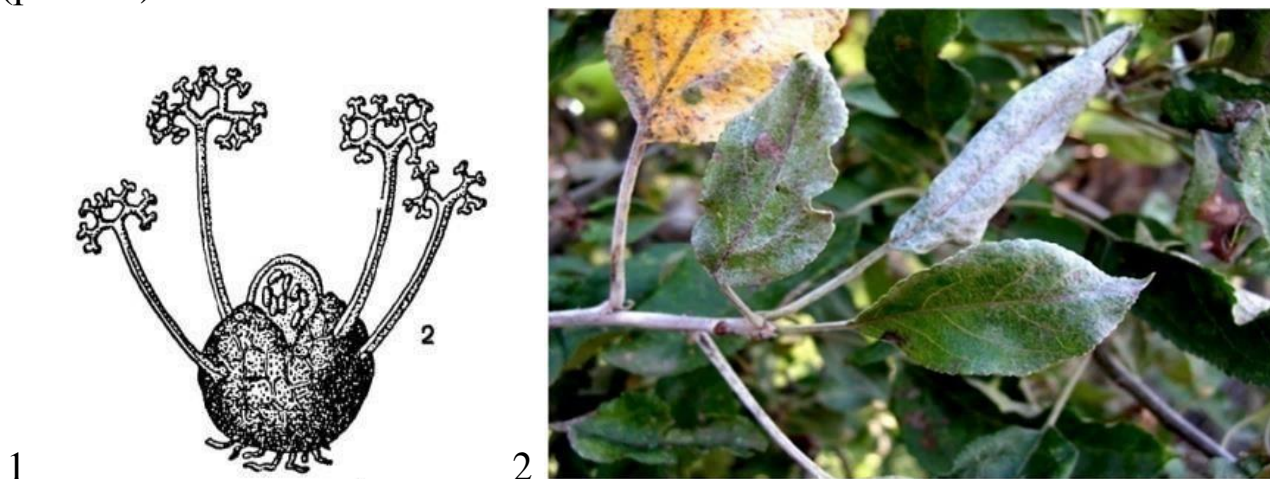


Рис. 75. *Podosphaera leucotricha* Salm

1 – клейстотецій з сумками та сумкоспорами;
2 – уражене листя яблуні

Podosphaera leucotricha Salm уражує всі органи яблуні. Поширюється, переважно, конідіями. Клейстотеції утворюються рідко, а сумкоспори в сумках здебільшого не дозрівають. На уражених органах з'являється наліт – спочатку білий, а потім ледве жовтий. Хворе листя та пагони ростуть повільно, буріють і засихають.

Рід *Microsphaera* (Мікросфера)

До роду *Microsphaera* відносяться борошністоросяні гриби, у яких клейстотеції частіше кулясті, конідії утворюються на вершинах подовжених конідиносців – по одній або ланцюжками. Придатки короткі, на кінцях дихотомічно вигнуті, розташовуються за екватором плодового тіла. У кожному клейстотеції розвивається кілька сумок, що вміщують по 3–8 спор.

Збудник борошнистої роси дуба – *Microsphaera alphitoides* Griffon et Maubl. – уражує листя та пагони (рис. 76).

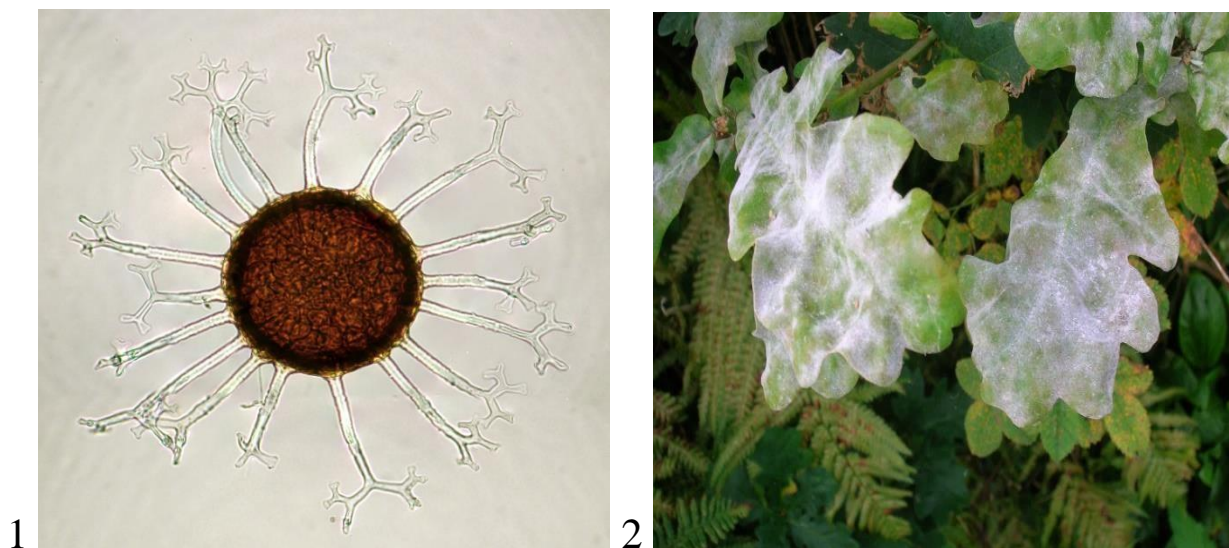


Рис.76. *Microsphaera alphitoides* Griffon et Maubl.

1 –клейстотецій з сумками та сумкоспорами;
2 – уражене листя дуба

Влітку на хворому листі помітний білий порошистий наліт грибниці та конідій, а до осені з'являються блідо-жовті клейстотеції, які при дозріванні чорніють. Зрілі клейстотеції – коричнево чорні, всередині них – сумки зі спорами.

Рід *Uncinula* (Унцинула)

Для роду *Uncinula* характерні кулясті клейстотеції, які при висиханні вдавлюються знизу. Придатки клейстотеціїв – жорсткі, зі спіралью закрученими кінцями. Сумок багато.

Збудник борошнистої роси винограду *Uncinula necator* Burril (рис. 77). На листях, пагонах і ягодах розвивається тонкий, борошнисто-білий наліт, який згодом буріє. Ягоди розтріскуються, засихають, загниють.

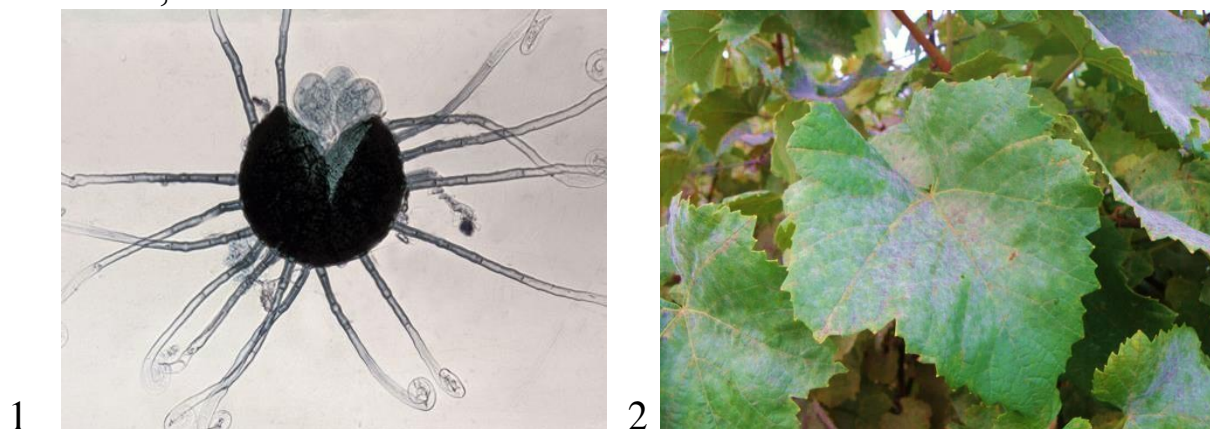


Рис. 77. *Uncinula necator* Burril.

1 –клейстотецій з сумками та сумкоспорами;
2 – уражене листя винограду

Довгий час була відома тільки конідіальна стадія борошнистої роси винограду – *Oidium tuckeri*, тому що в умовах Європи клейстотеції гриба утворюються рідко. Гриб зимує всередині бруньок винограду та на однорічних пагонах у вигляді міцелію або його видозмін – вузлуватих, з потовщеною оболонкою, сплетень гіф. Клейстотеції рясно розвиваються та сприяють розмноженню гриба в Середній Азії, а в Європі клейстотеції до весни зазвичай не зберігаються.

Рід *Phyllactinia* (Філактінія)

Гриби роду *Phyllactinia* паразитують на деревних та чагарникових рослинах. Грибниця павутиниста, що дає короткі відростки, які проникають у міжклітиники листя через продихи. Конідії у поодинокі, утворюються на вершині досить довгого конідієносця. У клейстотеціїв є два роди придатків: за екватором клейстотеція – жорсткі, шилоподібні, загострені на кінцях і здуті біля основи; на вершині клейстотеція – м'які, слизисті, зібрані в кісточку. У звичайних умовах перші, “екваторіальні”, придатки розташовані горизонтально. Але коли вологість зменшується, то у здутих основ придатків клейстотеція частина оболонки зморщується, придатки в результаті опускаються –впираються гострими кінцями у субстрат. Клейстотеції піднімаються за допомогою придатків над поверхнею субстрату, тому буває достатньо легкого вітерця, щоб клейстотеції відірвався від місця його утворення та перелетів в інше місце.

При польоті клейстотеції перевертається верхівкою вниз та, потрапивши на поверхню рослини, приклеюється до неї слизом, який виділяють верхівкові придатки. Найбільш поширений вид *Phyllactinia suffulta* Sacc.– збудник борошнистої роси фундуку (рис. 78).

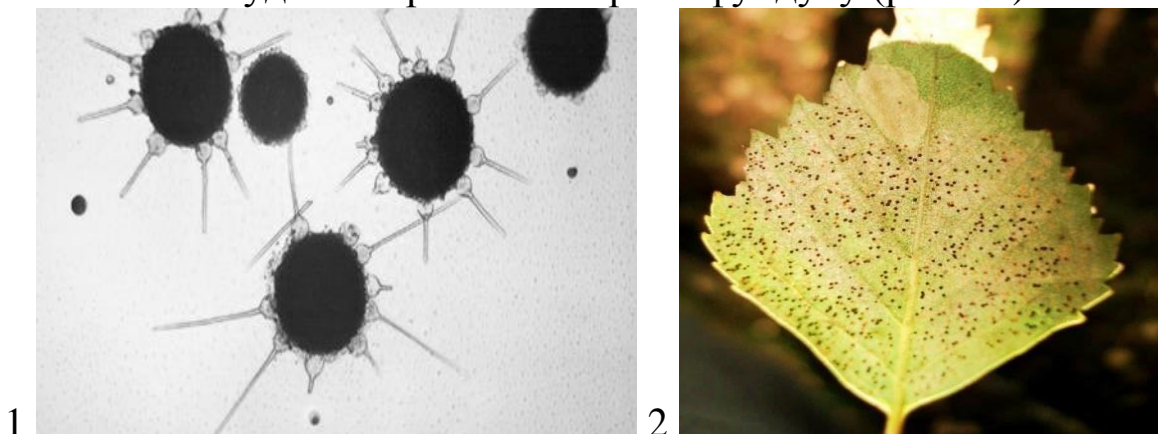


Рис. 78. *Phyllactinia suffulta* Sacc.

1 – клейстотеції з сумками та сумкоспорами; 2 – уражене листя фундуку

Рід *Leveillula* (Левейлула)

Гриби роду *Leveillula* поширені, в основному, в південних районах земної кулі – у Середземномор'ї, у Південно-Східній Азії, у Південній Америці. Життя в жарких умовах призвело до появи у цих грибів ендofітного міцелію (тобто розповсюджується всередині тканин живильної рослини). Після зараження рослини під його епідермісом спочатку розвивається ендofітна грибниця, яка поширюється у міжклітинниках та утворює там сплетення гіф. Потім гіфи проникають глибше, у міжклітини паренхіми, утворюють у її клітинах гаусторії. Окремі нитки грибниці виходять на поверхню листка рослини та утворюють там довгі конідиєносці, на вершині яких розвивається по одній конідії (*Oidiopsis*). Від основи конідиєносців відростають гілки міцелію, що розвиваються в ектофітну грибницю. Протягом вегетаційного періоду грибок поширюється конідіями, а восени з'являються клейстотеції – спочатку округлі, а потім сильно вдавнені з вершини, майже чашоподібні. З нижнього боку клейстотеція розташовуються численні придатки. У клейстотеціїв багато сумок, у кожній сумці – по 2 аскоспори.

Основним представником роду є грибок *Leveillula taurica* Arnaud. – збудник борошнистої роси пасльонових (рис. 79).

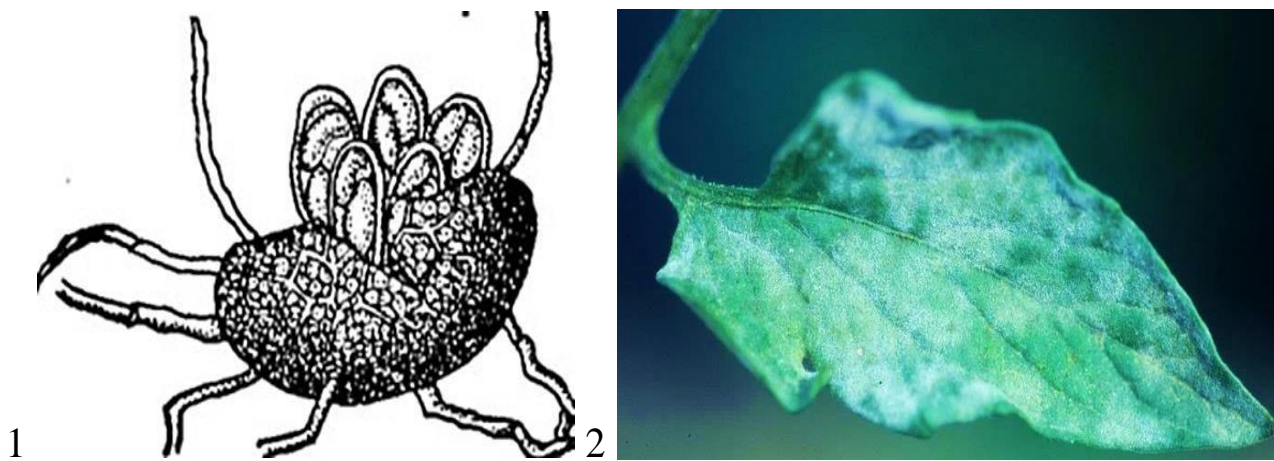


Рис. 79. *Leveillula taurica* Arnaud.

- 1 – клейстотецій з сумками та сумкоспорами;
2 – уражене листя томатів

Група порядків *Pyrenomycetes* (Піреноміцети)

Основний тип плодових тіл – перитеції. Це напівзамкнені плодові тіла, округлі або глечикові, з вузьким отвором на вершині, з перидієм або без нього (тоді перитецій обов'язково розташовується в стромі). На денці – шар сумок і парафіз між ними. Нестатеве розмноження

відбувається за допомогою конідій. Часто плодові тіла глечикоподібної форми спочатку використовуються для конідіального спороношення, потім – для статевого з утворенням сумок із сумкоспорами. У більшості піреноміцетів перитеції або строми темнозабарвлені, у деяких – світлі, іноді яскраво забарвлені.

Сумчаста стадія розвивається найчастіше у плодових тілах одного типу (у перитеціях), тоді як конідіальне спороношення зазвичай розвивається у кількох типах і генераціях. Тому найбільш патогенними виявляються конідіальні стадії. Вони у піреноміцетів не тільки різноманітні, а й досить шкідливі.

Розподіл групи порядків на порядки відбувається за особливостями будови, забарвленням, консистенції плодових тіл, розташуванням їх на рослинних субстратах, будовою сумок і сумкоспор.

Група порядків включає такі порядки: *Hypocreales*, *Phyllachorales*, *Diaporthales*, *Clavicipitales*.

Порядок *Hypocreales* (Гіпокрейні)

Порядок включає гриби (понад 100 родів) з м'якими м'ясистими перитеціями яскравого або світлого забарвлення. Перитеції утворюються на міцелії – на поверхні або всередині субстрату, на міцеліальному сплетенні (субікулюмі) або на добре розвинених стромах. Перитеції мають добре розвинений *перидій* та вивідний отвір (остилу), вистелене перифізами. Справжні парафізи в перитеціях відсутні, але розвиваються апікальні парафізи – стерильні гіфи, що врастають у порожнину молодого перитеція зверху. Сумки циліндричні або булавоподібні, відходять від дна та бічних стінок перитеція, врастаючи між апікальними парафізами. У зрілих перитеціях апікальні парафізи часто повністю руйнуються. У багатьох гіпокрейних перитеціях розвиваються у стромах. Строми бувають наступних типів:

- *субікулярні*. *Субікулюм* – це досить пухке сплетення гіф гриба на поверхні субстрату.
- *базальні* – щільні сплетення гіф, які закладаються під корою на міцелії та проривають кору в міру розростання. Базальні строми зазвичай дрібні, подушкоподібні. Перитеції зазвичай занурені в такі строми лише основою.

• *компактні* строми з зануреними в них перитеціями. Компактні строми можуть бути різноманітної форми та досягають досить великих розмірів.

Строми гіпокрейних зазвичай мають світле (біле, жовте) або яскраве забарвлення – зазвичай жовте, помаранчеве, червоне, рідше фіолетове або сине. Іноді зустрічаються темно-зелені, сине-чорні та коричневі строми. У циклі розвитку гіпокрейних грибів важливу роль відіграє конідіальна стадія. Найчастіше конідії гіпокрейних є фіалоспорами, у деяких – алевріоспори та бластоспори.

У грибів цього порядку у циклі розвитку часто утворюються дві конідіальні стадії. Наприклад, у родів *Nectria* і *Gibberella*, що мають конідіальні стадії *Fusarium*, утворюються *макро-* і *мікроконідії* (*фіалоспори*).

За особливостями будови стром, аскоспор та анаморф у порядку виділяють 3 родини: Nectriaceae, Nuromycetaceae, Nurocreaceae.

Родина Nectriaceae (Нектрієві)

У представників родини плодові тіла – перитеції, які утворюються на поверхні субстрату або на строми. Строми зазвичай невеликого розміру, подушкоподібні. Центральний рід родини – *Nectria*.

Рід *Nectria* (Нектрія)

У грибів цього роду аскоспори двоклітинні, що не розпадаються при дозріванні на окремі клітини. Повсюдно зустрічаються збудник всихання гілок деревних порід – *Nectria cinnabarina* Fris. (анаморфа – *Tubercularia vulgaris* Fr.) (рис. 80).

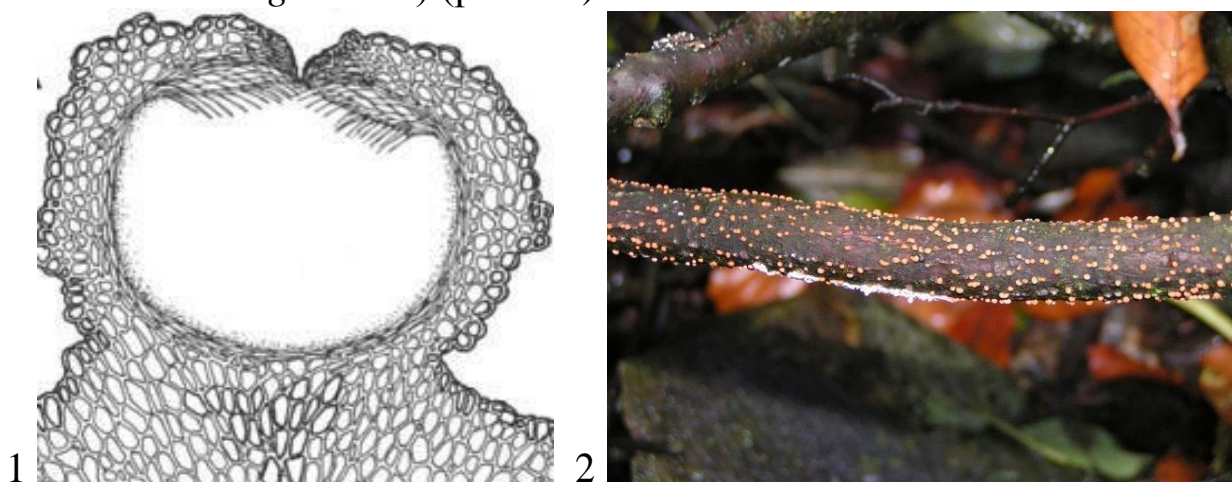


Рис. 80. *Nectria cinnabarina* Fris.
1 – перитецій; 2 – ураження гілок вишні

Міцелій гриба розвивається під корою гілок, проникаючи в деревину. Весною на міцелії утворюється конідіальне спороношення – *Tubercularia vulgaris* Fr. (туберкулярія звичайна). Конідіальні строми виглядають як оранжево-рожеві подушечки діаметром 0,5–2 мм. На них шаром розташовуються прості або слабозгалужені конідієносці з конідіями. Утворення конідій відбувається все літо, а в районах з м'якою зимою – весь рік. Конідії поширюються вітром або краплями дощу. Восени на стромах або поряд з ними розвиваються темно-червоні перитеції гриба. Зазвичай вони утворюються по краях конідіальної строми, біля її основи великими групами (до 30 перитецій). Викидання аскоспор зазвичай відбувається навесні.

Інший вид нектрії – *Nectria galligena* Wr. (нектрія галоутворююча) (анаморфа – *Cylindrocarpon mali* Wr.) – викликає європейський або звичайний рак яблуні.

Хвороба викликає некроз кори з утворенням глибоких ран. Розвиток раку плодівих дерев відбувається за наступною схемою (рис. 81).



Рис. 81. *Nectria galligena* Wr. на яблуні

На уражених пагонах утворюються перитеції та спородохії, в перитеції дозрівають сумки з аскоспорами, а на конідієносцях у спородохіях утворюються конідії. Потрапляючи на пошкоджений пагін дерева, аскоспори та конідії проростають та заражають рослину. У місці ураження кора відмирає, утворюються напливи та глибокі рани. В середині уражених пагонів зимує міцелій гриба, на поверхні

відмерлих тканин утворюється статеве спороношення гриба (перитеції) та нестатеве спороношення (спородохії). Гриб проникає в рослину тільки через свіжі рани, при зараженні спори активно всмоктуються в судини дерева.

Рід *Gibberella* (Гіберелла)

Поєднує 13 видів паразитів. У цих грибів м'які шкірясті. перитеції чорного або чорно-коричневого кольору, вони утворюються прямо на субстраті або на темно-синіх струмах.

Вид *Gibberella saubinetii* Sacc. з конідіальною стадією *Fusarium graminearum* Schw. викликає фузаріоз колосу пшениці, качанів кукурудзи, але може уражати сходи, коріння, стебла та суцвіття рису, ячменю, жита, вівса (рис. 82).



Рис. 82. *Gibberella saubinetii* Sacc.

1–2 колос та колоски, уражені фузаріозом; 3 – перитеції; 4 – сумки із сумкоспорами; 5 – сумкоспори; 6 – спори конідіального спороношення *Fusarium graminearum* Schw.

Уражене зерно містить токсини та споживання його в їжу викликає отруєння (так званий «п'яний хліб»). Перші ознаки захворювання з'являються на момент дозрівання зерна. На колосках та соломині утворюється рожевий наліт – це конідіальне спороношення гриба *Fusarium graminearum* Schw. Уражене колосся світліше, ніж здорове; виглядає ніби вицвілими. Перитеції гриба розвиваються на ураженій соломі в кінці вегетації та після збирання. Вони чорно-сині, утворюються групами на нижніх вузлах соломини та виглядають як шорсткий темний наліт. Зараження рослин відбувається за рахунок

насінневої інфекції або з ґрунту. Міцелій гриба проникає в зерно, поширюється у його покривах, а при сильному ураженні – в ендоспермі та зародку. Заражене зерно зазвичай легковагове та рожевого кольору. Розвитку хвороби сприяють рясні роси та тумани.

Гриб *Microdochium nivale* (Berk. et Br) Wr. з конідіальною стадією *Fusarium nivale* (Fr.) (фузарій сніжний) викликає хворобу злаків, яку називають «снігова пліснява» (рис. 83).



Рис. 83. *Microdochium nivale* (Berk. et Br) Wr.

Цей гриб живе в ґрунті сапротрофно та у сприятливі умови викликає зараження озимих. Конідії гриба заражають рослини з осені, а якщо сніг випадає на незамерзлий ґрунт, то паразит розвивається під снігом. На ураженому листі з'являється пухкий міцелій. Конідіальне спороношення гриба розвивається біля основи стебел, на рослинних рештках. Перитеції утворюються у нижній частині стебла, на піхвах листків під епідермісом та мають вигляд чорних точок.

Родина Нуромусетасеае (Гіпоміцетові)

Гриби з грушоподібними перитеціями, які утворюються на міцелії, стромі або в субікулюмі (повстяному сплетенні гіф). Аскоспори – одноклітинні або двоклітинні, веретеноподібні, з загостреними придатками на кінцях. Оболонка сумки у верхній частини потовщена у вигляді ковпачка із порою в центрі. Всі гіпоміцетові гриби паразитують на плодкових тілах інших грибів.

Найчастіше – на шляпинкових грибах. На живому господарі утворюються тільки конідіальні стадії, а перитеції формуються на відмерлих плодових тілах господаря.

Родина Нуросреаса (Гіпокрейні)

Представники родини гриби з перетиціями, повністю зануреними в добре розвинені строми. Більшість грибів – сапротрофи. Центральний рід родини – *Нуросреа*. Для роду характерне утворення циліндричних сумок з вісьмома двоклітинними аскоспорами, які при дозріванні розпадаються на окремі клітини. Перитеції утворюються по краю строми, в один ряд. Строми світлозбарвлені (білі, світло-жовті, зелені), м'ясисті або воскуваті за консистенцією. Конідіальна стадія відноситься до формального роду *Trichoderma* (триходерма). У деяких видів вона переважає у життєвому циклі. Наприклад, у ґрунтах та на рослинних субстратах широко поширена *Trichoderma viride* (тиходерма зелена) – конідіальна стадія гриба *Нуросреа руда* Pers. (гіпокрея руда). Цей гриб здатний пригнічувати розвиток інших мікроорганізмів – за рахунок прямого паразитизму та шляхом конкуренції за субстрат, за допомогою виділення ферментів, антибіотиків, інших біологічно активних речовин. У ґрунті розвивається на багатих на целюлозу рослинних залишках, на плодових тілах і міцелії фітопатогенів. Тому його активно використовують у біологічному методі боротьби з хворобами рослин, найбільш успішно – проти корневих гнилей.

Порядок Phyllachorales (Філахорові)

Характерною особливістю грибів цього порядку є утворення перитеціїв або кутастих стром жорсткої консистенції, які завжди темнозбарвлені. Сумки зазвичай булавоподібні, з вузьким апікальним кільцем, не амілоїдні. Аскоспори безбарвні, часто асиметричні, іноді з придатками.

Гриби порядку відрізняються один від одного за формою перитеціїв, будовою продихів, сумок і сумкоспор. У грибів глечикоподібні перитеції темного кольору, які утворюються на міцелії або в стромах. За типом живлення відносяться до сапротрофів, але серед них є гриби, що викликають захворювання рослин. Порядок складається з однієї родини – Phyllachoraceae.

Родина *Phyllachoraceae* (Філахорові)

Фітопатогенні паразити родини уражують листя та стебла рослин, на яких утворюються темнозбарвлені або чорні перитеції та строми на дрібних плямах. Сумки в перитеціях булавоподібні, аскоспори одно- та багатоклітинні. У циклі розвитку цих грибів відсутнє конідіальне спороношення.

Рід *Phyllachora* (Філахора)

Вид *Phyllachora graminis* Fuckel – збудник чорної плямистості листя злаків. Строми на плямах подовжені, чорні, опуклі, блискучі. Перитеції грушоподібні або яйцеподібні містять циліндричні сумки на коротких ніжках з парафізами. Спори безбарвні, одноклітинні, еліпсоподібні (рис. 84).

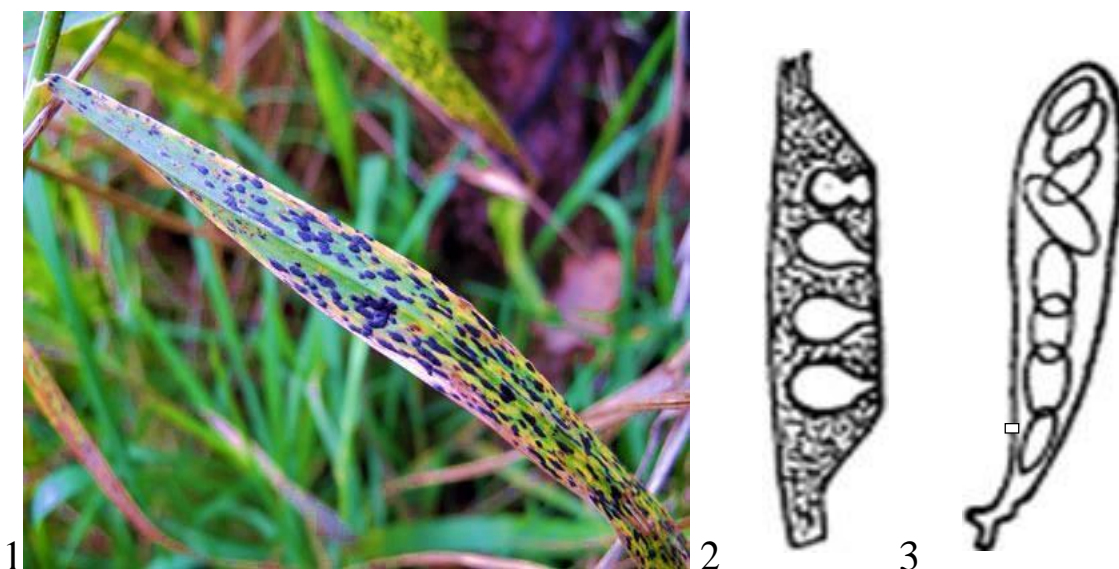


Рис. 84. *Phyllachora graminis* Fuckel:

1 – уражена рослина; 2 – розріз строми з перитеціями;
3 – сумка з сумкоспорами

Рід *Polystigma* (Полістігма)

Перитеції занурені у строми. Сумки булавоподібні, без парафіз.

Вид *Polystigma rubrum* (Pers.) Wint. (анаморфа – *Polystigma rubra* Sacc.) – збудник полістігмозу або червоної плямистості листків сливи, вишні, черешні.

На уражених органах утворюються яскраво-червоні м'ясисті плями з обох сторін листя. Конідіального спороношення немає. Є вигнуті спермації в пікнідах, які влітку забезпечують статевий процес. Восени та навесні на опалому листі дозрівають перитеції. Дозріли в

них сумки з сумкоспорами навесні заражають молоді тканини рослин. Аскоспори еліп соїдні. На листі вони проростають у грибницю і заражають молоду тканину (рис. 85).

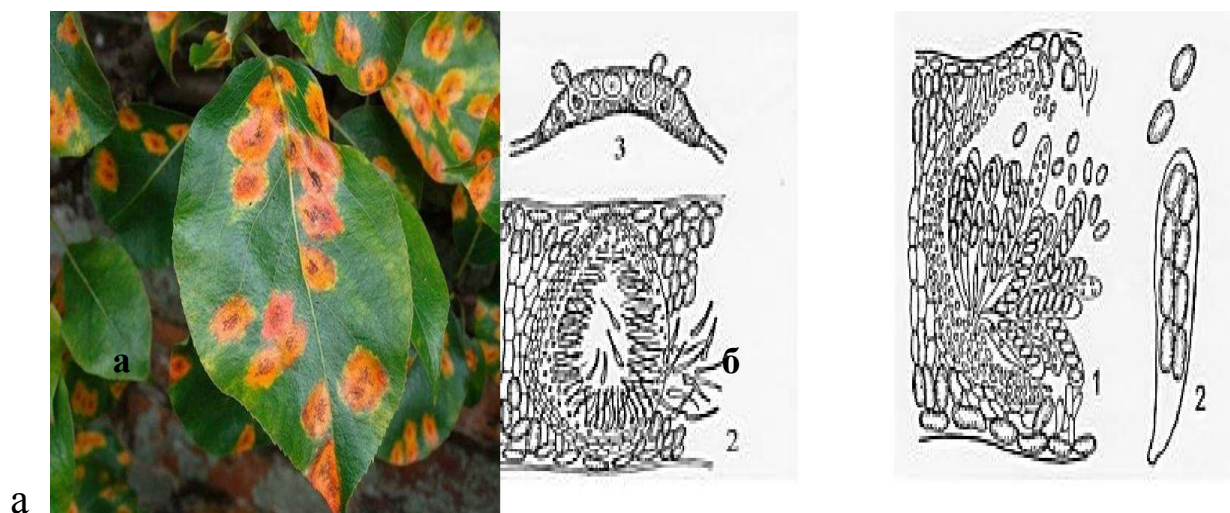


Рис. 85. Полістигмоз сливи:

- а) – спермогональна стадія – *Polystigma rubra* Sacc. – 1 – уражений лист; 2 – пікніда зі спермаціями; 3 – шар пікнід під епідермісом;
б) *Polystigma rubrum* Pers. – 1 – перитецій; 2 – сумка з аскоспорами

Порядок Diaporthales (Діапортові)

Гриби цього порядку утворюють перитеції, які занурені в тканини рослин або в строми. Назовні зі строми виходить тільки носик перитеція, який слугує для виведення зрілих аскоспор. Перитеції мають щільну шкірясту оболонку темного кольору. Характерною ознакою порядку є сумки з ніжкою, яка при дозріванні аскоспор розчиняються. Вплодових тілах відсутні парафізи, тому сумки розташовуються вільно.

Перитеції діапортових грибів розвиваються сапротрофно, а конідіальна стадія – на живих рослинах, які уражують листя та плоди. Порядок діапортові поділяється на 2 родини: Diaporthaceae (Діапортові) та Valsaceae (Вальсові).

Родина Diaporthaceae (Діапортові)

У грибів родини Diaporthaceae перитеції занурені в строми діатріпоїдного типу. Типовим представником є рід – *Diaporthe*. Конідіальна стадія відноситься до роду *Phomopsis* (фомопсис).

Економічне значення мають такі види: *Diaporthe helianthi* Munt. – збудник фомопсису або раку стебла соняшнику, *Diaporthe*

perniciosa Marchal – збудник раку плодових дерев та бурі гнилі плодів; *Diaporthe vexans* Harter – викликає гниль плодів баклажану.

Родина Valsaceae (Вальсові)

У родини *Valsaceae* один рід – *Valsa*, що налічує близько 400 видів. Характерною ознакою родини – є наявність вальсоїдної строми. Строма знаходиться всередині субстрату та виступає назовні. Строми мають різноманітну форму та утворюються з міцелія за участю елементів субстрату. Перитеції з довгими носиками, що піднімаються над стромою. Вона відокремлюється від субстрату та має чорний колір з облямівкою. Спочатку на стромах розвиваються конідіальні спорношення, а згодом – перитеції.

Вид *Valsa leucostoma* Persoon викликає цитоспороз або всихання гілок дерев. Недосконала стадія відноситься до роду *Cytospora*, вона представлена пікнідами з пікноспорами. У хворих дерев жовтіють та опадають листя, засихають кінці уражених гілок. На них з'являються овальні сірувато-жовті плями. Міцелій гриба розвивається в корі та деревині. Пікніди конідіальної стадії утворюються в стромі, в порожнинах неправильної форми, що відкриваються назовні єдиним отвором. У стромі також утворюється по 2–3 перитеції з довгими носиками (рис. 86).

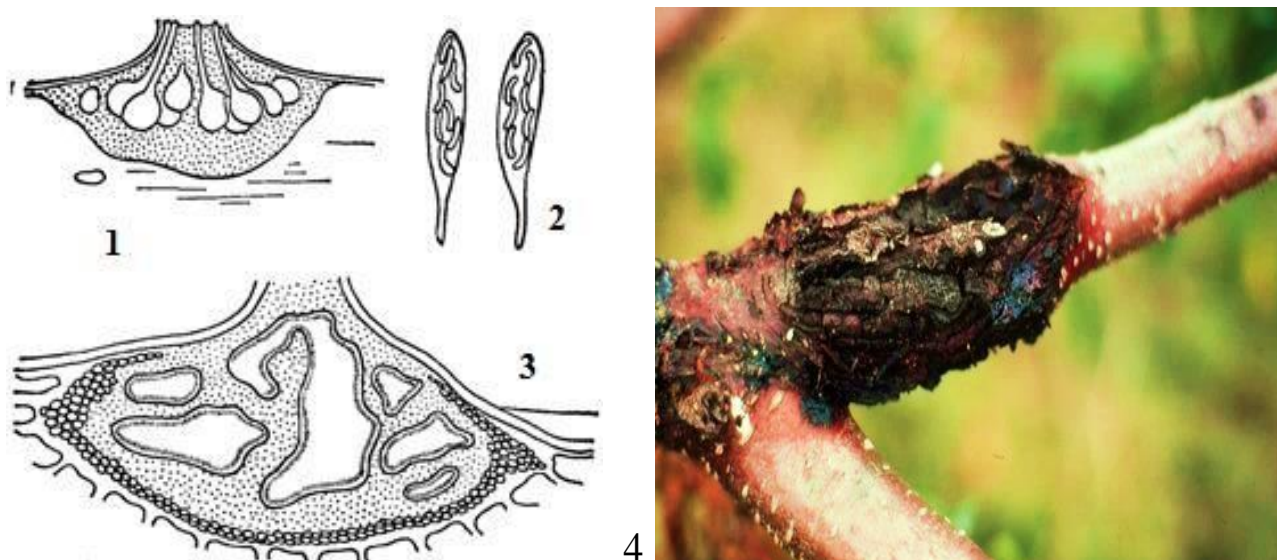


Рис. 86. *Valsa leucostoma* Persoon

1 – розріз строми з перитеціями; 2 – сумки з сумкоспорами;
3 – пікніда; 4 – уражена гілка

Порядок *Clavicipitales* (Клавіцепсові)

Гриби порядку утворюють пляшкоподібні, грушоподібні перитеції, повністю занурені у строму. Сумки утворюються пучком, не мають парафіз. Перитеції утворюються на листі у світло- або яскраво забарвлених стромах булавоподібної форми з ніжкою. Аскоспори ниткоподібні, спочатку одноклітинні, потім з перегородками, розташовані в асках паралельними пучками та викидаються по черзі. Велику роль грає конідіальна стадія. Представники порядку об'єднані в одну родину *Clavicipitaceae*.

Родина *Clavicipitaceae* (Ріжкові)

За ступенем паразитизму представники родини фітопатогенні види близькі до облігатних паразитів. Перитеції пляшкоподібні розташовані в головчастій стромі. Продихи перитеціїв виступають на поверхню головки строми. Ніжка блідо-фіолетова, а головка – червонофіолетова. Сумки ниткоподібні на короткій ніжці, сумкоспори безбарвні, одноклітинні, ниткоподібні.

Рід *Claviceps* (Клавіцепс)

Вид *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul. викликає збудник «ріжків» хлібних та дикорослих злаків (рис. 87).

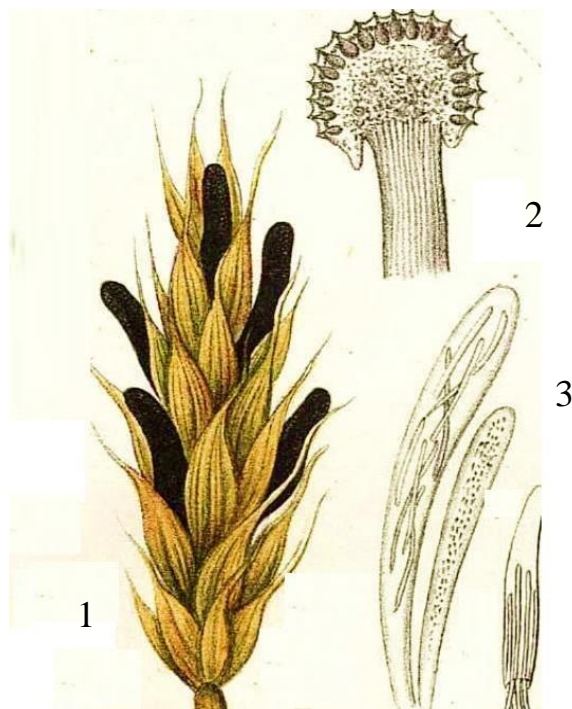


Рис. 87. *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul.
1 – уражений колос; 2 – головчата строма;
3 – перитецій та сумки з сумкоспорами

Міцелій збудника пронизує нижню частину зав'язі, рясно розростається та утворює велику кількість дрібних конідій, занурених у липку солодку рідину, яка називається «медв'яна роса». Конідіальна стадія (*Sphacelia segetum* Lev.) продовжує уражувати квітки злакових культур. Після цвітіння в ураженій зав'язі замість зерна утворюються великі ріжки (склероції) фіолетового, потім чорного кольору.

Життєвий цикл *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul (рис. 88) включає наступні стадії:



Рис. 88. Життєвий цикл *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul

1) навесні аскоспори потрапляють на приймочки квіток рослини-господаря та проростають;

2) гіфи гриба проникають у зав'яз та утворюють щільний міцелій, руйнуючи тканини рослини;

3) на міцелії утворюється конідіальне спороношення *Sphacelia segetum* Lev. та виділяється солодка рідина – «медв'яна роса». Ці виділення приваблюють комах, і вони разносять конідії на здорові рослини;

4) міцелій розвивається у чорному твердому склероції, який стирчить із колосу;

5) склероції падають на землю, зимують та потім навесні проростають. Зі склероціїв утворюються численні стромі пурпурово-фіолетового кольору у вигляді головок на ніжках;

б) у стромах, по периферії кожної з голівок, розвиваються перитеції. Їх утворення супроводжується копуляцією антеридіїв з багатоядерними аскогонами. З аскогонів виростають аскогенні гіфи, у яких по типу гачка формуються сумки з сумкоспорами.

Кількість стром, що виростають зі склероція та їх розмір залежать від розміру склероцію. Щоб склероції проросли, необхідна їх активізація дією низької температури (від -3 до $+5$ °С) впродовж тривалого часу (4–6 тижнів), а потім – встановлення температури від 10 до 20 °С.

Рід *Epichloe* (Епіхлое)

У грибів роду *строми розлогі, утворюються на стеблах рослин-господарів, часто оточуючи їх у вигляді чохла*. Спочатку строми білі, а потім – з розвитком перитеціїв – набувають яскравого забарвлення, зазвичай помаранчового. Аскоспори у видів цього роду ниткоподібні, багатоклітинні.

Типовим представником роду є вид *Epichloe typhina* (Fr.) Tul. – збудник чохлакоподібної хвороби злаків (рис. 89).

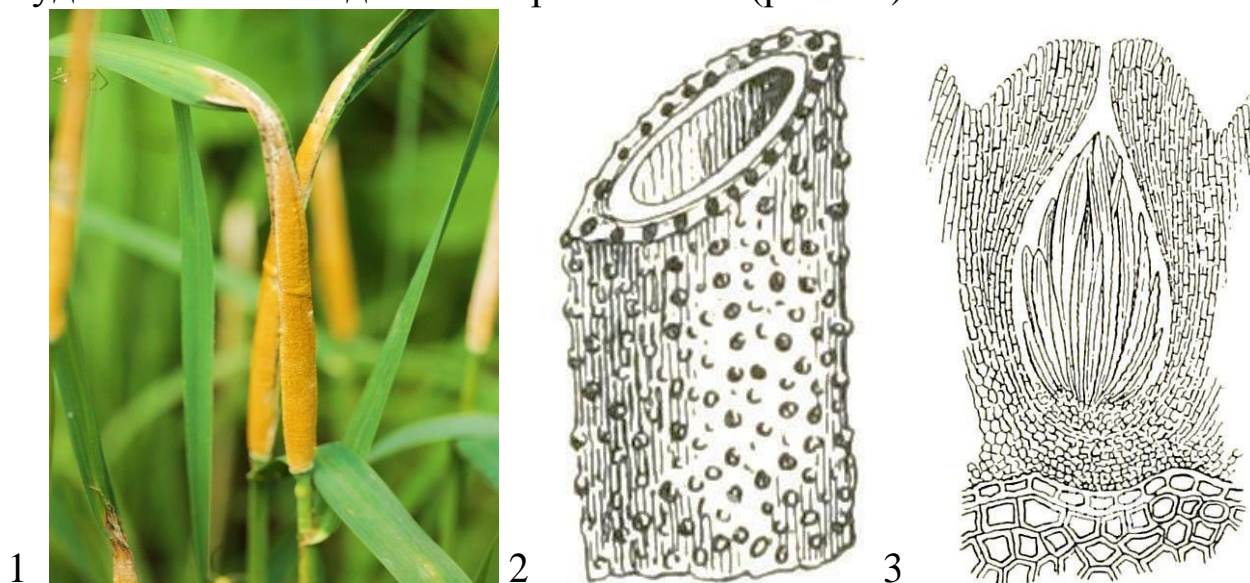


Рис. 89. *Epichloe typhina* (Fr.) Tul.

1 – уражене стебло злаків; 2 – строми; 3 – перитеції

Під час утворення суцвіть навколо листової піхви верхнього листа злаків утворюється білий міцеліальний чохол завдовжки 2–5 см. На його поверхні з'являються дрібні одноклітинні конідії. У липні–серпні конідіальна строма потовщується та набуває помаранчевого забарвлення, в ній розвиваються численні перитеції. Міцелій гриба поширюється в рослині дифузно, по міжклітинниках, а у зону зародку

його гіфи проникають в клітини судинних пучків. Перитеції розвиваються лише на пагонах, що містять суцвіття.

Група порядків *Discomycetes* (Дискомицети)

Плодові тіла дискомицетів – *апотеції*. Зазвичай мають блюдцеподібну, чашоподібну, бокальчасту, дископодібну форму. Апотеції бувають сидячими на субстраті або розташовуються на ніжці. Рідше апотеції розташовуються на стромі. Сумки унітунікатні. Аскоспори у більшості звільняються активно. Апотецій складається з кількох шарів:

- *гіменій* – щільний палісадний шар сумок та парафіз або лише сумок);
- *субгіменій* (гіпотецій) – тонкий шар гіф, які переплітаються та знаходиться під гіменієм;
- *епітецій* – частина парафіз, що виступає з гіменія та закриває сумки зверху.

- *ексципул* – корова частина апотеція, його «хмара». Складається з двох частин: більш жорсткої зовнішньої, що вкриває апотецій ззовні (зовнішнього ексципула) та м'якої внутрішньої (внутрішнього або медулярний ексципула).

Зазвичай апотеції м'які, соковиті, щільні або дерев'янисті, шкірясті. За забарвленням бувають світлі, яскраві, темні. Загалом апотеції розглядаються як подальший етап розвитку перитецій. Сумки подовженої форми, причому вони розкриваються простим отвором чи кільцевим розривом. Тому верхня частина оболонки сумки відкривається у вигляді ковпачка.

В основу поділу групи порядків дискомицетів на порядки покладені такі ознаки:

- розташування апотеціїв на субстраті, на склероціях або вільно на грибниці;
- характер розкриття апотеціїв;
- консистенція тканини плодового тіла;
- наявність або відсутність *перидія* – оболонки плодового тіла, яка в подальшому розривається або утворює отвори для виходу спор.

У циклі розвитку грибів крім сумчастої стадії є конідіальна. Гриби часто утворюють склероції. За способом живлення представники групи порядків відносяться до сапротрофів та паразитів. Практичний інтерес представляють три порядки: *Euphacidiales* (Фацидієві), *Helotiales* (Гелоцієві) та *Pezizales* (Пезізіві).

Порядок *Euphacidiales* (Фацидієві)

Плодове тіло – апотецій. Але у грибів цього порядку апотецій має особливість: абсолютно замкнене містище плоскої форми, дуже що нагадує піреноміцетний тип будови (перитецій), залишається замкнутим до повного дозрівання. Апотеції утворюються на субстраті або в стромах. Розкривається апотецій *щілиною* чи *кількома лопатями*. Сумки розташовуються шаром – перидієм. Вони мають циліндричну або булаводібну форму, без кришечки. Сумкоспори безбарвні, одноклітинні або з нечисленними перегородками. Фітопатогенні гриби порядку викликають плямистості на уражених органах рослин.

Порядок поділяють на 2 родини: *Phacidiaceae* та *Pseudophacidiaceae*. У представників першої родини оболонка апотеція зростається з розташованими над ним тканинами рослини. Гриби цієї родини – здебільшого паразити.

Родина *Euphaciaceae* (Фацидієві)

Апотеції утворюються на стромі або занурені у тканину рослини. Розкриваються вони *щілиною*, з якої виходять сумкоспори. До родини входять паразити на листях і гілках деревних та чагарникових порід.

Конідіальна стадія часто представлена короткими конідіеносцями з конідіями, що виростили в спеціальних ложах. До складу сімейства входять такі пологи, як *Coccomyces*, *Rhytisma*, *Phacidium* та інші.

Рід *Coccomyces* (Кокоміцес)

Coccomyces hiemalis Higg. – сумчаста стадія кокомікозу кісточкових (анаморфа – *Cylindrosporium hiemale* Higg.) Апотеції поодинокі, дрібні, чорні, занурені в тканину (рис. 90).

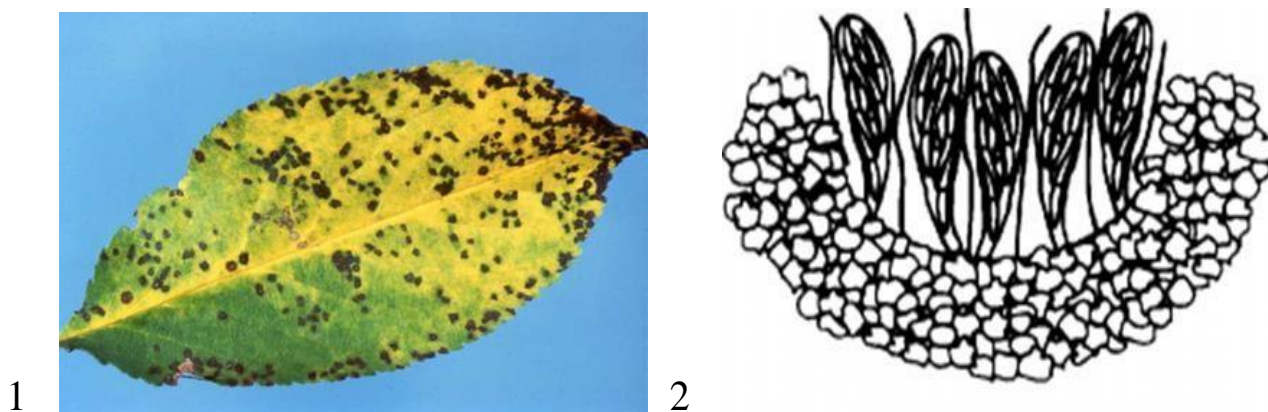


Рис. 90. *Coccomyces hiemalis* Higg.

1 – симптоми прояву хвороби; 2 – апотецій збудника

Перші симптоми хвороби з'являються навесні. З верхнього боку листової пластинки утворюються дрібні червоно-бурі округлі плями, що збільшуються до 1,5–2,0 мм. З нижньої сторони листа під епідермісом формуються плоскі конідіальні ложа – конідіальна стадія *Cylindrosporium hiemale* Higg. На широкому шарі тісно розташованих конідієносців утворюються макроконідії – довгі (довжиною 25–86 мкм та товщиною 3–4,5 мкм) серповидно вигнуті, зазвичай двоклітинні, з більш товстими, закругленими базальними кінцями. Під тиском конідіального спороношення епідерміс розривається та макроконідії виходять назовні. Вони переносяться вітром і з краплями води, викликаючи їх зараження. На опалому листі після перезимівлі, у середині травня, утворюються апотеції. Вони дрібні, діаметром до 0,25 мм, глибоко занурені в тканину субстрату, мають кулясту форму та чорне або темно-буре забарвлення. При дозріванні оболонка апотеція розривається, відкривається диск гіменію. Сумки гриба довгі, булавоподібні. Аскоспори – тонкі, продовгуваті, одноклітинні або з 1–3 поперечними перегородками

Рід *Rhytisma* (Рітізма)

Вид *Rhytisma acerinum* Fr. – збудник чорної пятнистості листя клена (конідіальна стадія *Melasmia acerina* Lev.) (рис. 91).

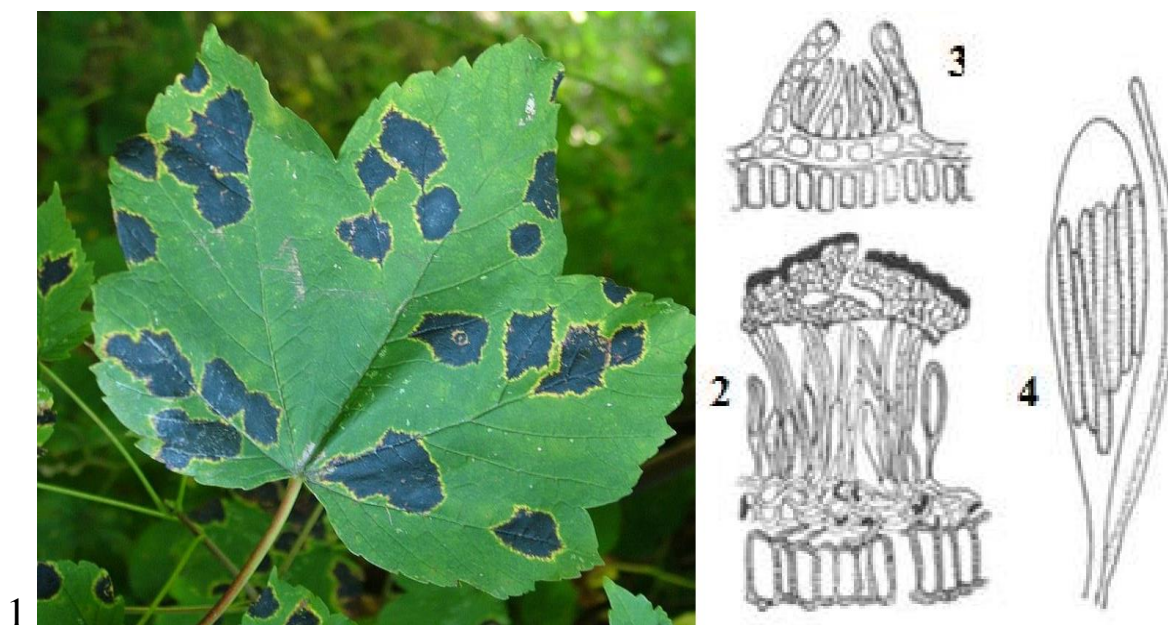


Рис. 91. *Rhytisma acerinum* Fr.:

1 – уражене листя клену; 2–3 – розріз апотеція; 4 – сумка зі спорами

Перші ознаки хвороби з'являються у липні-серпні. На листях утворюються блідо-жовті плями неправильної форми. Пізніше на плямах виникають потовщені склероціальні строми чорного кольору. При великій кількості плям листя передчасно засихає та опадає. На плямах опалого листя до весни наступного року утворюються апотеції гриба. Вони мають подовжену або неправильну форму, які розкриваються щілиною. Сумки булавоподібні, аскоспори ниткоподібні, один кінець – потовщений та інший – загострений. Поширення спор та зараження молодих кленів відбувається наприкінці весни. Основним джерелом інфекції збудника є опале листя.

Рід *Lophodermium* (Лофодерміум)

Різні види цього роду уражують хвою сосен, ялівцю, ялини, ялиці та листя рослин із родини верескові. Захворювання хвої сосни типу шютте викликає гриб *Lophodermium pinastri* Chevall. – збудник несправжнього шютте сосни (рис. 92).



Рис. 92. *Lophodermium pinastri* Chevall.:

- 1 – уражена хвоя сосни; 2 – ділянка ураженої хвої з апотеціями, пікнідами та поперечними лініями;
3 – поперечний зріз через апотецій

На ураженій хвої з'являються окремі коричневі подушечки, оточені жовтою облямівкою. Потім хвоя жовтіє або буріє, найчастіше це відбувається навесні, коли сходить сніг. Протягом літа на пожовклій хвої утворюються апотеції гриба. Вони чорні, блискучі, розміром близько 1–2 мм. При дозріванні вони розкриваються широкою поздовжньою щілиною. Зрілий апотецій містить шар булавоподібних

сумок, розділений ниткоподібними парафізами. У сумках – довгі ниткоподібні аскоспори. Ступінь зараження хворобою підвищується при загущених посівах, сильному забур'яненню.

Порядок Helotiales (Гелоцієві)

Апотеції грибів порядку за розміром бувають дрібні та великі. Апотеції диско-, чашечко- воронкоподібні, частіше на ніжці. Забарвлення їх різне, але переважно темне. Консистенція апотецієв м'ясиста, воскоподібна, іноді кутаста. Плодові тіла завжди утворюються на субстраті, формують ніжку або без неї (сидячі апотеції). Зазвичай вони формуються при проростання склероціїв, склероціальних стром після періоду спокою. Аски утворюються відкрито на увігнутій поверхні апотеція. Аскоспори – округлі, подовжені або голкоподібні. Конідіальна стадія утворюється у вигляді конідієносців з конідіями на грибниці, в міцеліальних ложах і пікнідах. Анаморфа може переважати у циклі розвитку телеоморфу, іноді практично відсутня.

Більшість видів беруть участь у розкладанні рослинних залишків, але багато видів викликають гнилі рослин. До цього порядку належать також й хижі гриби.

Родина Sclerotiniaceae (Склеротинієві)

Об'єднує гриби, в яких у життєвому циклі присутня стадія склероція або строми, з яких виростають апотеції. Склероції можуть утворюватися різними способами:

- на повітряних гіфах. При цьому форма склероція повторює форму порожнини в субстраті, де вони утворилися;
- під епідермісом уражених плодів рослини-господаря; тоді склероції утворюються порожнисті та кулясті;
- при муміфікації плодів або тканин рослини-господаря грибні гіфи заміщають собою орган рослини, але його форма зберігається;
- замість склероцієві утворюються субстратні строми. Вони помітні на поверхні ураженого листя у вигляді скоринок (кори строми), а всередині стром тканин субстрату пронизані гіфами гриба.

Апотеції у представників родини *Sclerotiniaceae* розвиваються, як правило, навесні – одночасно з цвітінням їх рослин-господарів. Вони мають позитивний *фототропізм* – тягнуться до світла. Завдяки цьому плодові тіла виростають із склероція, які часто занурені в ґрунт або

підстилку, витягуються до відкритого повітря та викидають аскоспори так, що спори розносяться вітром.

Більшість видів – некротрофи, тобто вони спочатку живляться клітинами та тканинами господаря, а потім харчуються вже мертвою органічною речовиною.

Найбільш характерне конідіальне спороношення для грибів родів *Monilinia* (Монілінія) та *Botryotinia* (ботріотинія). Як збудники хвороб рослин найбільш важливі гриби, що відносяться до родів *Monilinia* та *Sclerotinia*.

Рід *Monilinia* (Монілінія)

Рід включає один з найбільш поширених паразитичних видів – *Monilinia fructigena* (Schroet.) Honey. Для цього гриба характерне утворення порожнистих склероцій у плодах рослин з родини розанових.

У циклі розвитку гриба переважає конідіальна стадія (*анаморфа*) *Monilia fructigena* (Tak.) Whet., що викликає плодову гниль яблук та груш (рис. 93).

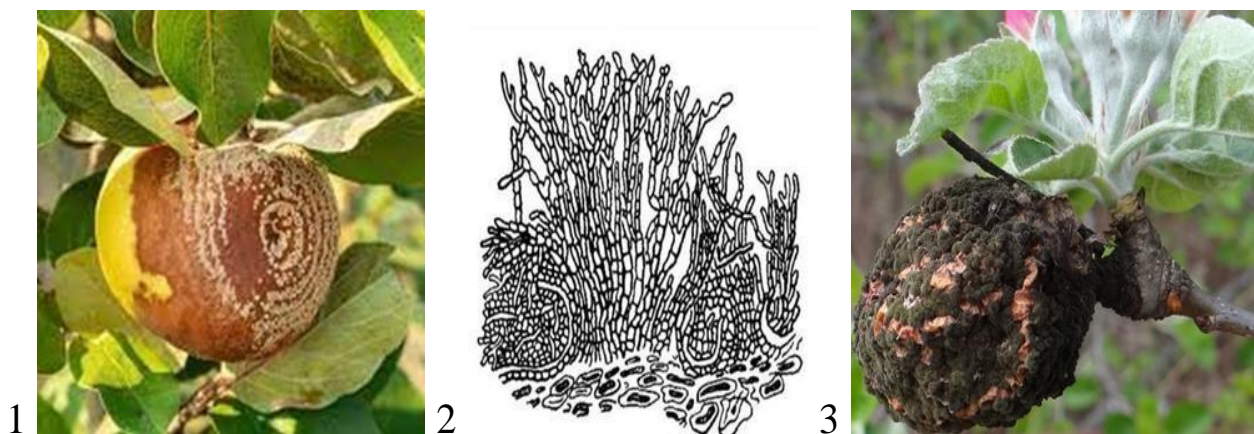


Рис. 93. *Monilinia fructigena* (Schroet.) Honey

1 – уражене яблуко з конідіальним спороношенням гриба;
2 – ланцюжки конідій *Monilia*; 3 – псевдосклероцій

Плоди, що залишилися на дереві, перетворюються на порожнинні псевдосклероції. Після перезимівлі псевдосклероції знову проростають конідіями (*рідко апотеціями*). У поширенні інфекції бере участь яблунева плодожерка, жук-казарка. Жук живиться ураженими плодами, до його лапок, черевця приклеюються конідії, які він переносить на здорові плоди, де відкладає яйця. Конідії гриба проростають разом із розвитком личинок, які харчуються ураженою м'якоттю плодів.

Рід *Sclerotinia* (Склеротінія)

Представники роду мають прості, відокремлені, чорні склероції. На них виростають поодинокі або групами сіруваті, коричневі на ніжках апотеції. У грибів роду циліндричні аски з аскоспорами відокремлюються один від одного парафізами.

Sclerotinia sclerotiorum (Lib.) de Bary (синонім *Whetzelinia sclerotiorum*) – збудник білої гнилі соняшнику та моркви (рис. 94).

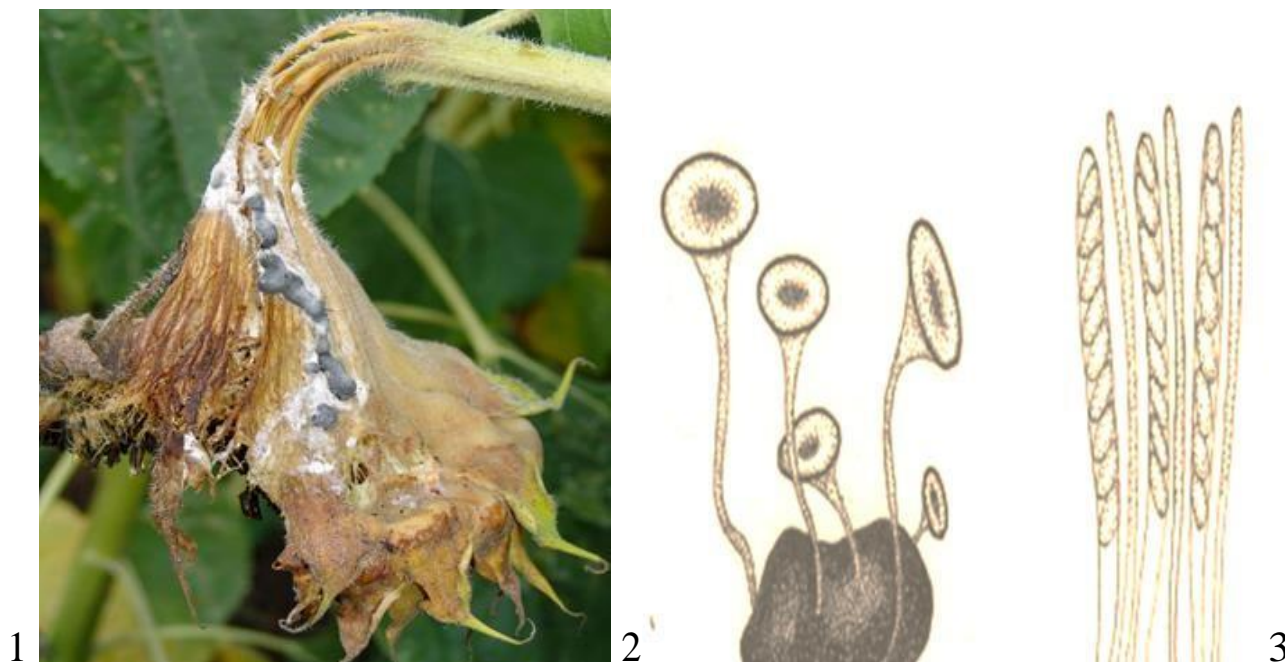


Рис. 94. *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary:

1 – уражений кошик соняшника; 2 – склероцій з апотеціями та сумки з сумкоспорами

Склероції зберігаються у зимовий період. Навесні на них утворюються лійкоподібні апотеції діаметром 5–9 мм. Гіменіальний шар плодового тіла складається з циліндричних сумок, розміром 130–135 × 8–10 мкм. Сумкоспори еліптичні, розміром 9–13 × 4–6 мкм. Потім аскоспори потрапляють на рослини та проростають, уражуючи тканину біля основи стебла, рідше на корінні. У місці зараження утворюються мокрі плями та білий ватоподібний наліт. Міцелій формує склероції, а при зберіганні соковитих плодів (морква) гриби руйнує тканину, викликаючи мокру гниль. Збудник зимує міцелієм, склероціями на живих, відмерлих рослинах або в ґрунті.

Рід *Botryotinia* (Ботріотінія)

Представники роду паразити сільськогосподарських рослин та хвороб для зберіганні. Уражують плоди суниць, виноград, квіткові культури вкриваються пухнастою сірою пліснявою.

Типовий вид *Botryotinia fuckeliana* (de Bary) Whetzel – збудник сірої гнилі. Розвивається в основному *анаморфа*, яка має назву – *Botrytis cinerea* Pers. (рис. 95).

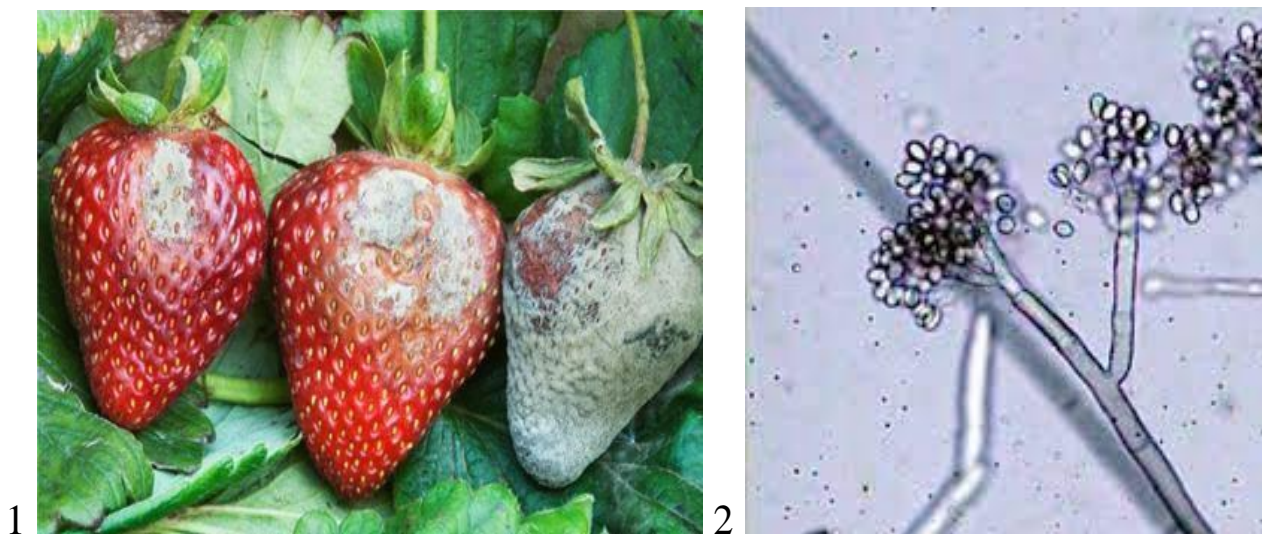


Рис. 95. *Botrytis cinerea* Pers.:

1 – уражені ягоди суниці; 2 – конідіоносець з конідіями *Botrytis cinerea* Pers.

Конідіоносці розгалужені, конідії безбарвні одноклітинні розташовуються групами. На міцелії можуть формуватися склероції, на яких розвивається телеоморфа – апотеції до 5 мм у діаметрі. Гриб здатний мешкати в ґрунті, як сапротроф.

Родина Dermateaceae (Дерматеацієві)

До родини належать гриби, у яких апотеції м'ясисті, які сидять на субстраті, дрібні. Серед представників дерматеацієвих грибів є сапротрофні та паразитичні види.

Рід *Pseudopeziza* (Псевдопезіза)

Представники роду викликають плямистості листя різних квіткових рослин. Найбільш шкідливими для сільськогосподарських культур є 2 види: *Pseudopeziza medicaginis* Sacc. та *Pseudopeziza ribis* Sacc.

Вид *Pseudopeziza medicaginis* Sacc. – збудник бурої плямистості листя люцерни (рис. 96).

Апотеції утворюються в центрі плям листя, іноді на стеблах, на черешках та ступках бобів. Конідіальна стадія (*анаморфа*)– *Phoma medicaginis* Sacc. Зимують апотеції та пікніди.

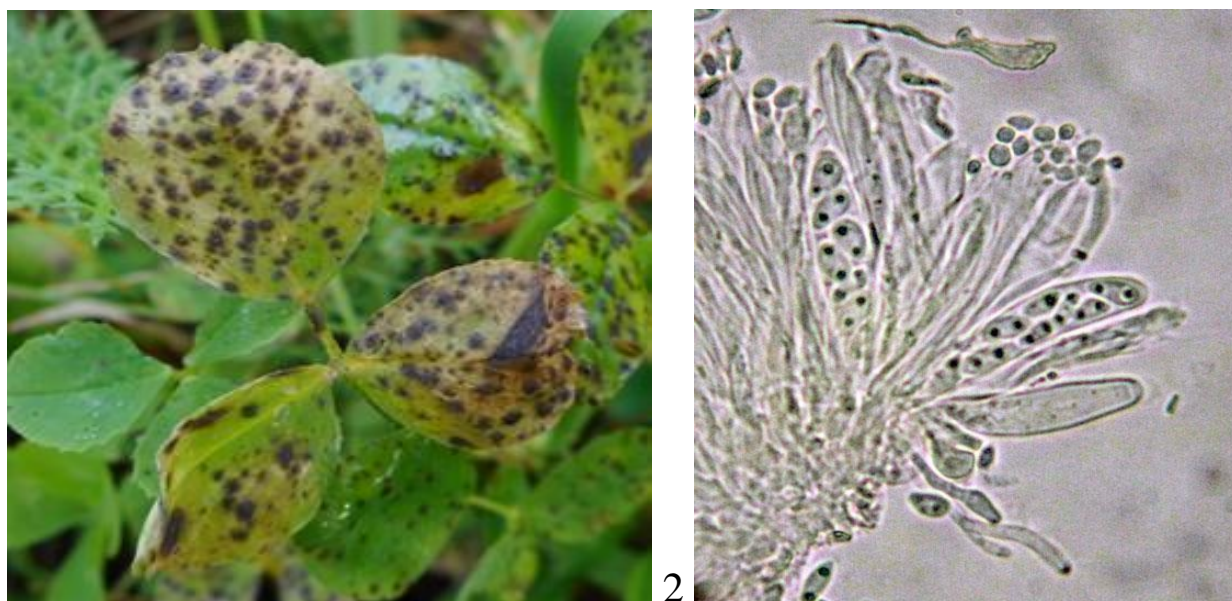


Рис. 96. *Pseudopeziza medicaginis* Sacc.:

1 – уражений лист люцерни; 2 – апотецій з сумками

Вид *Pseudopeziza ribis* Sacc. – збудник антракнозу смородини (анаморфа *Gloeosporium ribis* Mont. et Desm.) (рис. 97).

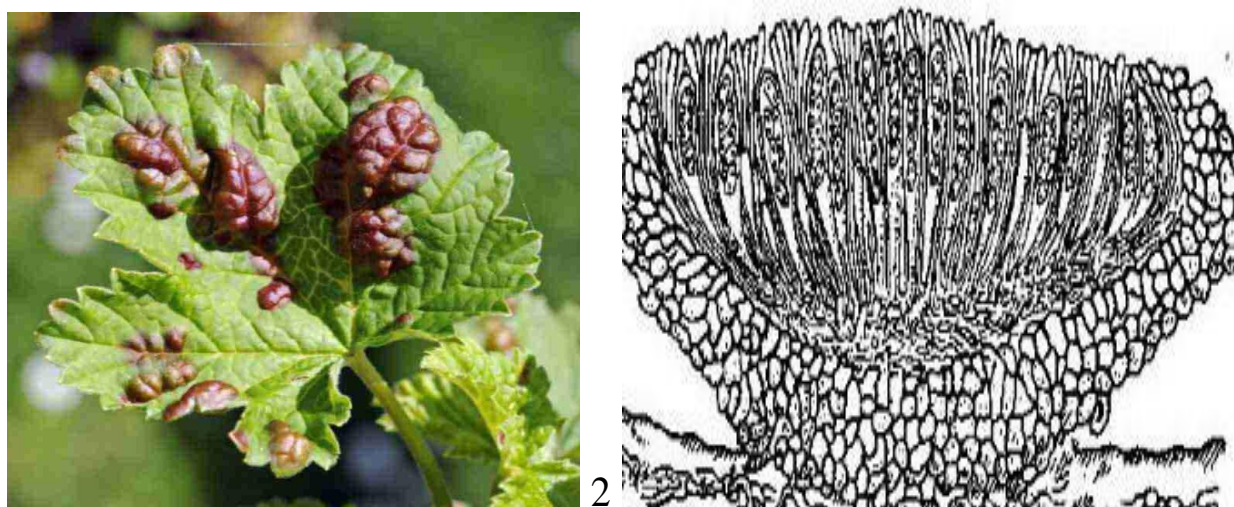


Рис. 97. *Pseudopeziza ribis* Sacc.:

1 – уражене листя смородини; 2 – апотецій з сумками

На листі дрібні темно-бурі, незграбної форми плями 0,8–1,2 мм у діаметрі. На плямах чорні, лакові горбочки зі спороношенням збудника. Покривна тканина рослин розривається та на черешках листків, плодоніжок, зелених пагонах з'являються чорні, злегка втиснуті плями у вигляді виразок.

На них утворюється конідіальне спороношення з безбарвними, одноклітинними, довгастими, серповидними конідіями на міцеліальному ложі. Спорношення утворюється на верхній стороні листя. Конідії розповсюджуються з краплями дощу та комахами. Весною на перезимувалому листі утворюються дрібні жовто-коричневі апотеції на коротких ніжках.

Клас *Pezizomycetes* (Пециціоміцети)

Плодові тіла представників класу – апотеції, розміри яких коливаються від 1 мм до 10 см. Забарвлення різноманітне: від коричневих, чорних до яскраво-жовтогарячих, жовтих, червоних.

В основному це сапротрофи, але можуть бути паразити та мікоризоутворювачі. У класі лише один великий порядок *Pezizales* (Пезізальні).

Порядок *Pezizales* (Пециціові)

Апотеції великі, до 10 см у діаметрі, м'які, м'ясисті, яскраво-або темно-забарвлені, чашоподібні або кубкоподібні. Мають довгі ніжки або майже сидячі. В апотетіях завжди присутні парафізи. Сумки – циліндричні або булавоподібні з кришечкою на вершині. Спори одноклітинні або з перегородками, безбарвні або забарвлені.

Рід *Peziza* (Пецица)

Навесні та влітку в лісах на вологому ґрунті, особливо на старих вогнищах, часто утворюються великі фіолетово-коричневі апотеції фіолетової пецици – *Peziza violaceae* Pers. (рис. 98).

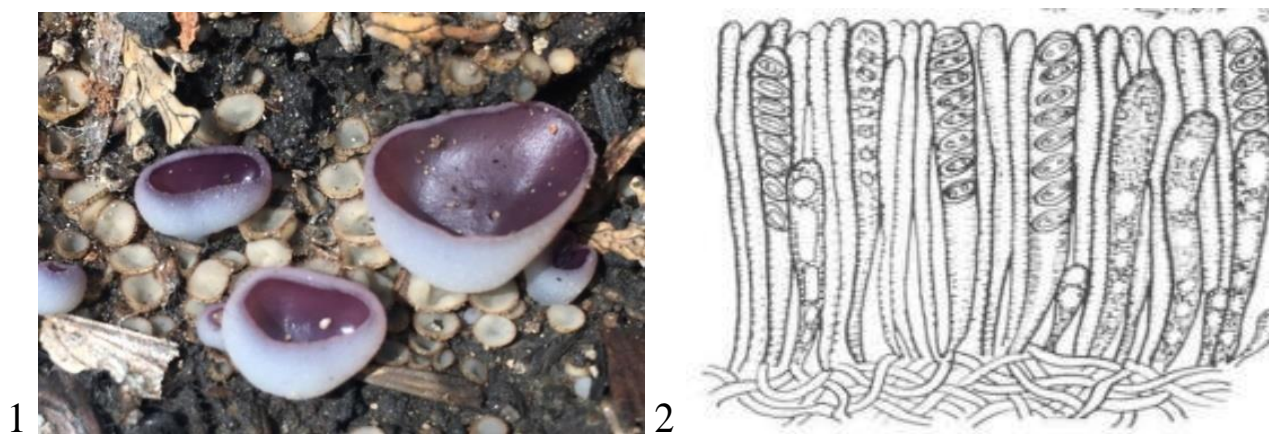


Рис. 98. *Peziza violaceae* Pers.
1 – апотецій; 2 – сумки з сумкоспорами

Група порядків *Loculoascomycetes* (Локулоаскомицети)

У грибів цієї групи порядків справжні плодові тіла відсутні, аски утворюються в особливих порожнинах (*локулах*) міцеліальних аскостром – псевдотеціями. Виникають локули за рахунок руйнування та витіснення псевдопаренхіми аскогенними гіфами, утвореними на них сумками. Тому в псевдотеціях сумки розташовуються в окремих локулах, які ізольовані від інших залишками тканини строми. Аски *бітунікатні*. Сумкоспори активно викидаються із сумок. Зовнішня, не еластична оболонка сумки лопається на вершині, що дозволяє внутрішній, еластичній висуватися через отвір та викидати аскоспори. У групи порядків *Loculoascomycetes* розрізняють 4 типи розвитку сумок:

- тип *Elsinoe* (Ельсіное) – у кожній локулі утворюється тільки одна сумка;

- тип *Pseudosphaeria* (Псевдосферія) – аскострома містить одну або кілька перитецієподібних локул. Сумки утворюються поодинокі в тканині, що становить центр аскостроми. Вони розділені псевдопарафізами, але при дозріванні сумок інтераскулярна тканина може повністю руйнуватися. Аскоспори – з товстими стінками, мають перегородки, бувають багатоклітинними (муральні спори);

- тип *Dothidea* (Дотідея) – аскострома містить одну або кілька локул. Сумки розвиваються пучком із базальної частини строми, що призводить до повного руйнування тканини центру аскостроми;

- тип *Pleospora* (Плеоспора) – аскострома містить одну або кілька локул. Спочатку в них утворюється маса гіф, які відростають від нижньої частини локули та зростаються з її верхньою частиною. А потім між цими паралельними гіфами вросли сумки.

Плодові тіла, що утворюються, у локулоаскомицетів бувають наступних типів:

- *псевдотеції* – кулясті плодові тіла з однією або кількома локулами;

- *туріотеції* – щитовидні сплюснені плодові тіла;

- *міріотеції* – подушкоподібні плодові тіла з безліччю безладно розташованих локул;

- *гістеротеції* – витягнуті у довжину плодові тіла, які при дозріванні відкриваються щілиною.

Залежно від будови псевдотеція, числа та розташування локул, асків у локулі група порядків поділяється на порядки *Myriangiales*, *Dothideales*, *Pleosporales*.

Порядок *Myriangiales* (Міріангієві)

Псевдотеці великі, локули безладно розташовані у стромі. У локулі одна сумка. Плодові тіла занурені в субстрат, при дозріванні оголюються. Серед грибів багато сапротрофів. У паразитичних грибів велике значення при поширенні та шкідливості відіграє конідіальне спороношення: конідієносці з конідіями формуються всередині ложа. Вони утворюються на плямах листя, виразках на стеблах, ягодах, плодах.

Родина *Elsinoaceae* (Ельсинольні)

Гриби родини є збудниками антракнозу різних сільськогосподарських культур.

Вид *Elsinoë veneta* (Speg.) Jenk – збудник антракнозу малини (анаморфа *Sphaceloma venetum* (Speg.) Jenk. (синонім *Gloeosporium venetum* Speg.) (рис. 99).

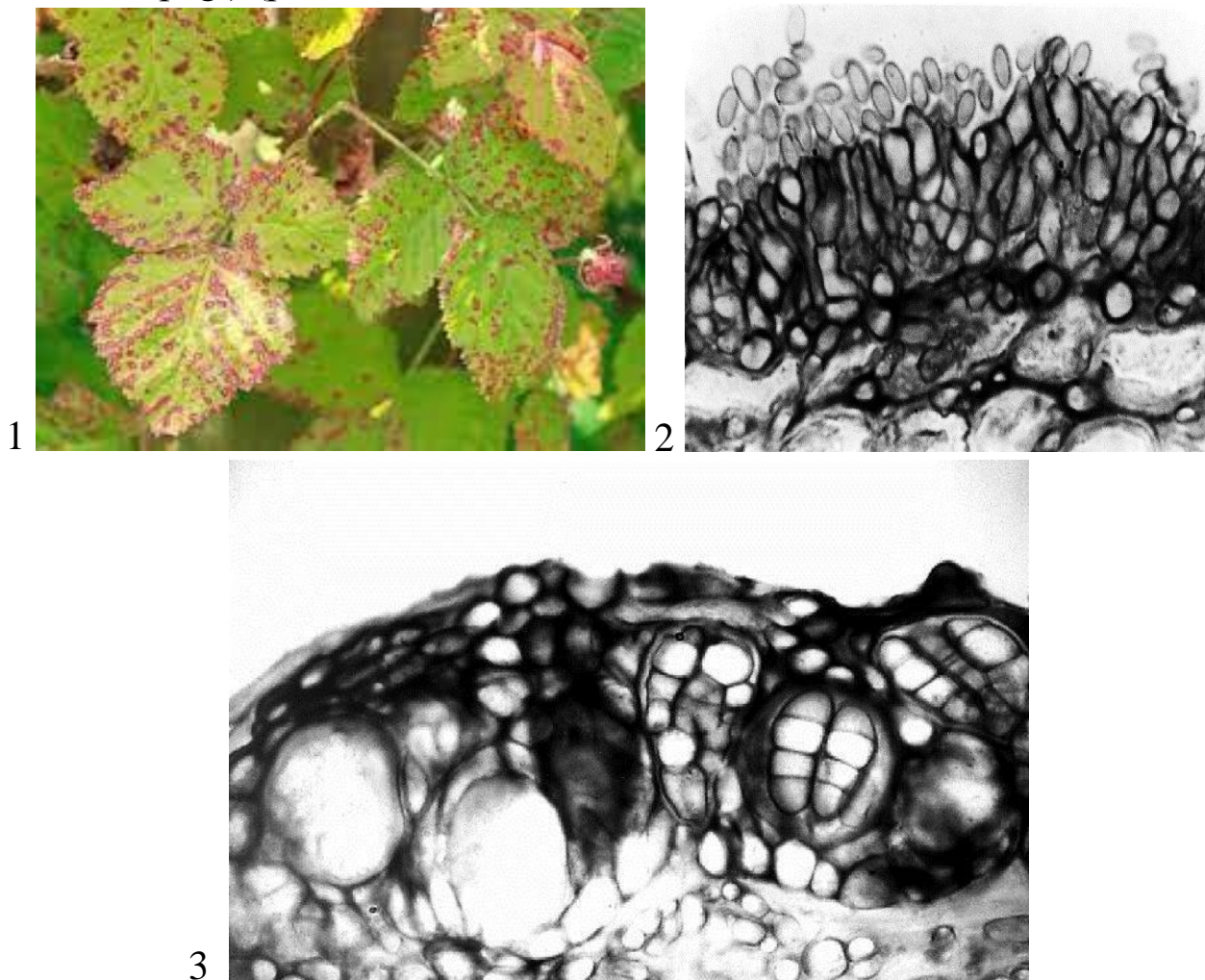


Рис. 99. *Elsinoë veneta* (Speg.) Jenk:

1 – уражене листя малини; 2 – конідії в ложі;
3 – сумки з сумкоспорами псевдотеція

На листях, стеблах утворюються білувато-сірі з пурпуровою облямівкою плями, центр яких часто випадає. Влітку на них формуються конідієносці з конідіями всередині міцеліальних лож (*анаморфа*). На лозях формуються короткі конідієносці з безбарвними еліпсоподібними конідіями без перетинок, розміром $5-8 \times 2-3$ мкм.

Конідіальна стадія гриба є найбільш шкідливою для малини. Наприкінці вегетації всередині міцеліальних стром починають формуватися псевдотеції з локулами.

Вид *Elsinoë ampelina* Shear. – збудник антракнозу винограду з агресивною та шкідливою конідіальною стадією (*анаморфа*) *Gloeosporium ampelophagum* San. (рис. 100).

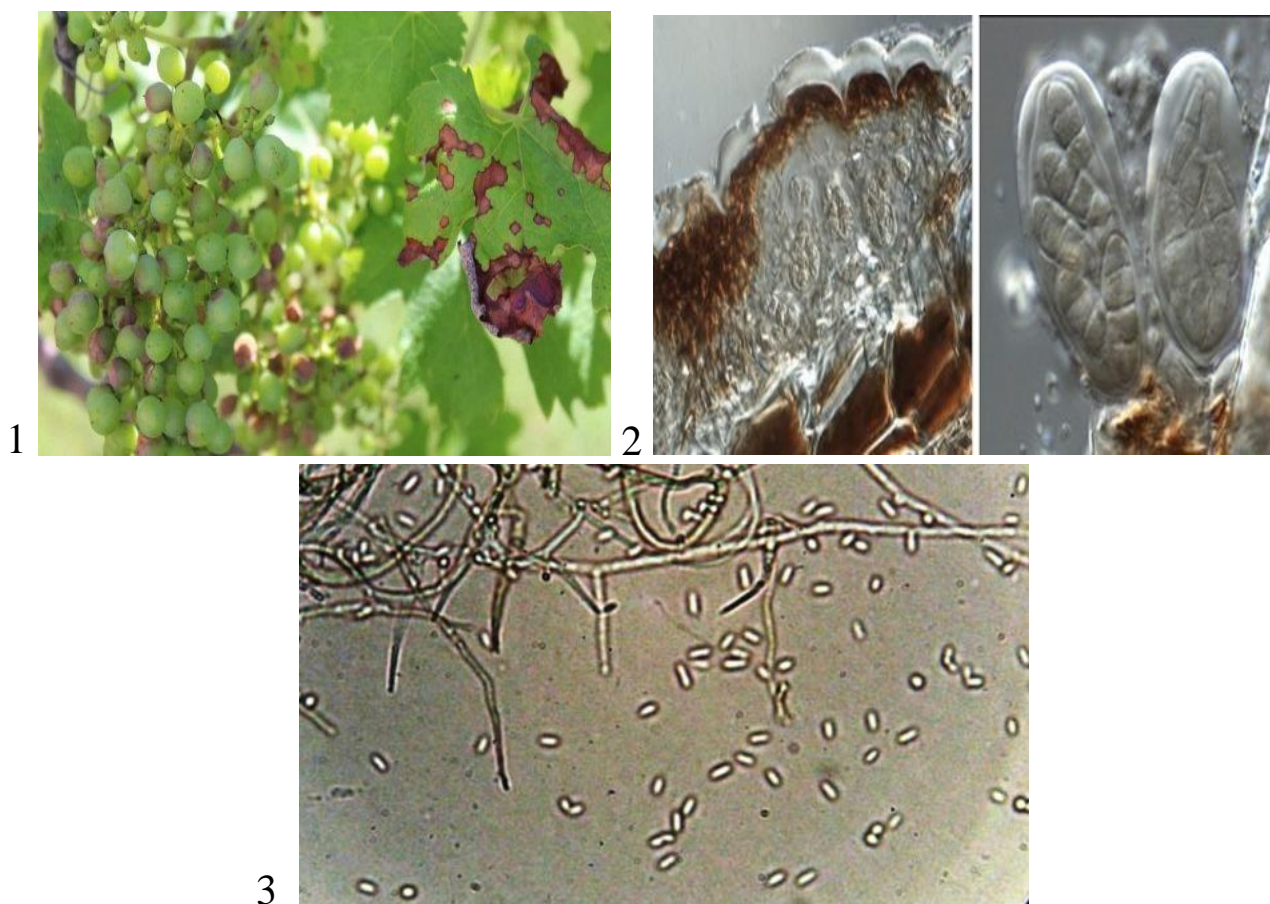


Рис. 100. *Elsinoë ampelina* Shear.:

1 – уражене листя та грони винограду; 2 – псевдотецій з сумками;
3 – конідії

На листі патоген утворює світло-коричневі плями з темно-фіолетовою облямівкою. Тканина плями руйнується та випадає. На ягодах плями вдавнені темно-фіолетові, пізніше сірі з темно-фіолетовим заглибленням. На лозі плями витягнуті, що нагадують виразки. На епідермісі ураженої тканини рослини гриб утворює дрібні сіруваті ложа конідієносців з конідіями. Спори безбарвні, еліптичні,

одноклітинні розміром 3–6 × 2–4 мкм. Сумкоспори з трьома поперечними перегородками, розміром 11–16 × 4–6 мкм. Однак, сумкоспори незавжди звільняються навесні з локул, тому їх роль у поширенні антракноза незначна. Гриб зазвичай зимує міцелієм на уражених тканинах лози.

Порядок *Dothideales* (Дотидієві)

У представників порядку дотидієвих псевдотеції кулястої або грушоподібної форми занурені в тканину. В аскостромі утворюється одна або декілька локул із компактною групою сумок. Аскоспори бурого кольору, одноклітинні або з поперечною перегородкою. Є конідіальне спороношення.

Родина *Mycosphaerellaceae* (Мікосферелові)

Псевдотеції поодинокі чорні, сумки – булавоподібні. До складу родини входять 14 видів найпоширенішого роду *Mycosphaerella*.

Рід *Mycosphaerella* (Мікосферелла)

Вид *Mycosphaerella fragariae* (Tul.) Sacc. (конідіальна стадія або анаморфа – *Ramularia tulasnei* Sacc.) збудник септоріозу або білої плямистості листя суниці (рис. 101).

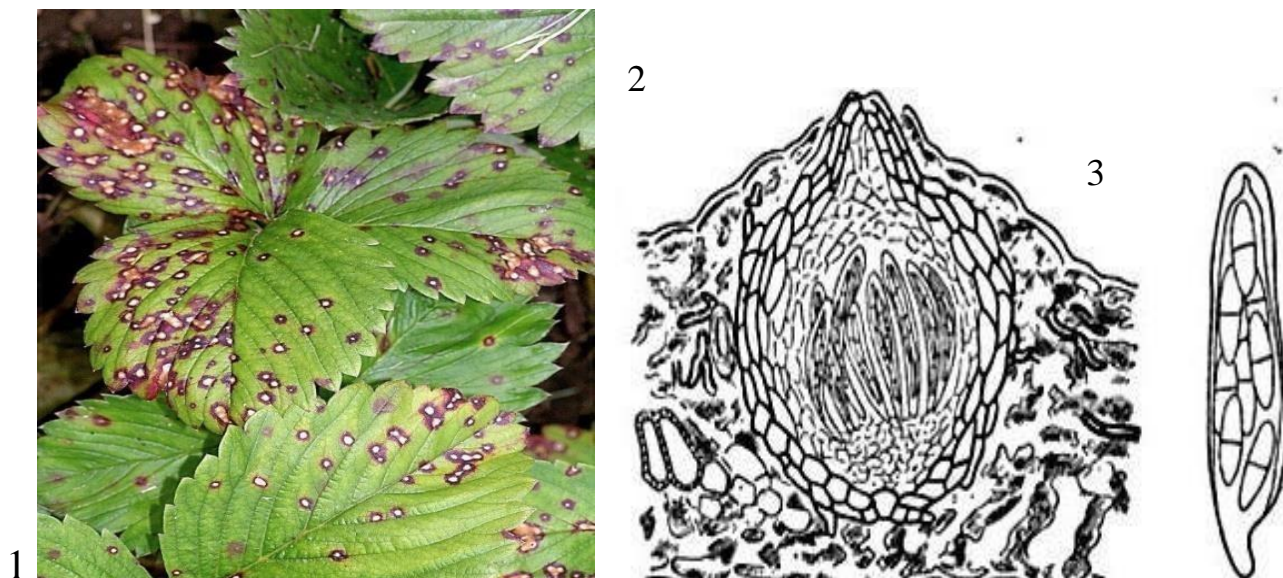


Рис. 101. *Mycosphaerella fragariae* (Tul.) Sacc.

1 – уражене листя суниці 2 – псевдотецій; 3 – сумка з сумкоспорами

Спочатку на молодому листях утворюються округлі, коричневі, без облямівки плями. Потім їх центр біліє та з'являється пурпуровий обідок. На черешках, квітконосах і вусиках плями подовжуються, стають коричневими, а центр біліє. На верхньому та нижньому боці

уражених ділянок листя утворюється конідіальне спороношення. Конідії циліндричні, безбарвні, одноклітинні або з 1–3 перегородками. Псевдотеції утворюються на відмерлому листі. Сумки циліндричні, розміром 50–90 × 7–9 мкм. Сумкоспори двоклітинні, безбарвні, викликають зараження рослин навесні.

Вид *Mycosphaerella sentina* (Fckl.) Schroet. – збудник септоріозу або білої плямистості листя груші (анаморфна або конідіальна стадія – *Septoria piricola* Desm. – служить масового поширення патогена влітку (рис. 102).

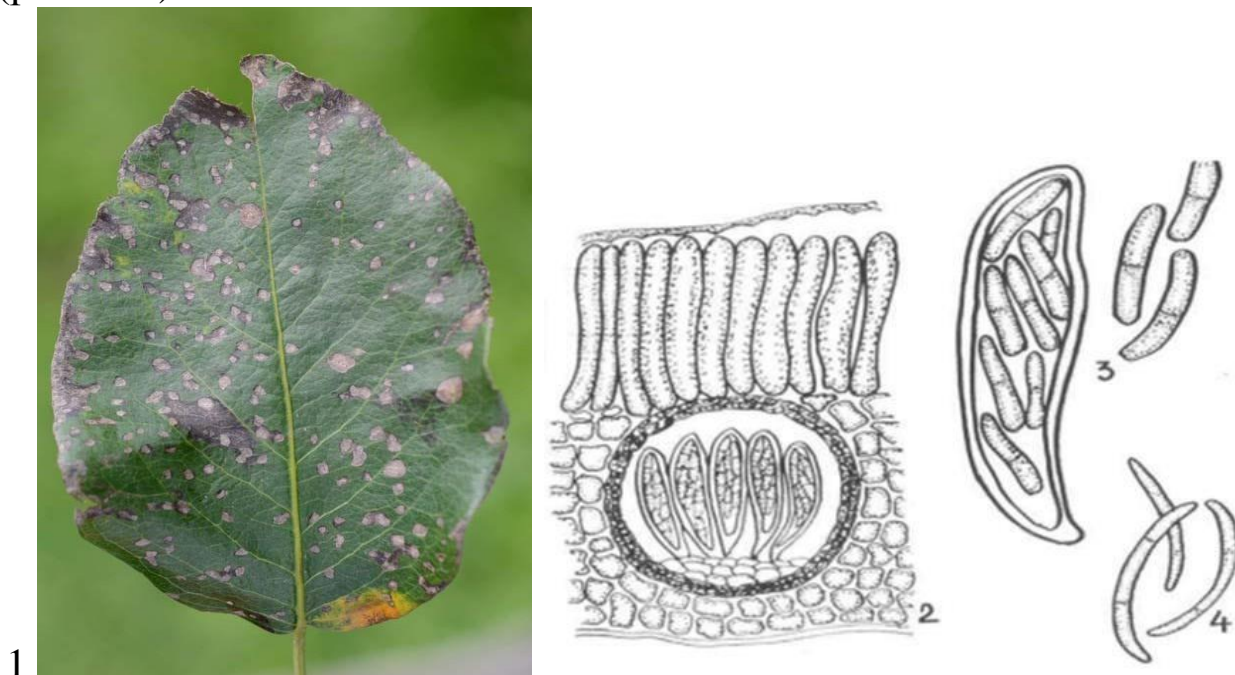


Рис. 102. *Mycosphaerella sentina* (Fckl.) Schroet.

1 – уражений лист груші; 2 – розріз через псевдотеції; 3 – сумка з сумкоспорами; 4 –анаморфа *Septoria piricola* Desm.

Хвороба проявляється на листках, іноді на плодах у вигляді дрібних, округлих, сірувато-білих або жовто-сірих плям з темно-бурою облямівкою. Пізніше в центрі плям з'являються чорні крапки – пікніди (конідіальна стадія збудника *Septoria piricola* Desm.). Пікніди світло-бурі, кулясті, діаметром 110–200 мкм. Пікноспори ниткоподібні, світло-оливкові, з двома поперечними перегородками, зігнуті, розміром 48–60 × 3–3,5 мкм. Навесні на опалому ураженому листі гриб формує темно-бурі або чорні псевдотеції, діаметром 120–150 мкм. Сумки булавоподібні, з короткою та товстою ніжкою, розміром 55–70 × 9–15 мкм. У кожній сумці формується 8 сумкоспор. Аскоспори веретеноподібні, злегка зігнуті, двоклітинні, із загостреними кінцями, зеленувато-жовті, розміром 27–31 × 4 мкм. Джерело інфекції є пікнідіальна та сумчаста стадія гриба на опалому листі.

Вид *Mycosphaerella ribis* Linl. – збудник білої плямистості або септоріозу смородини (анаморфа – *Septoria ribis* Desm.) (рис. 103).

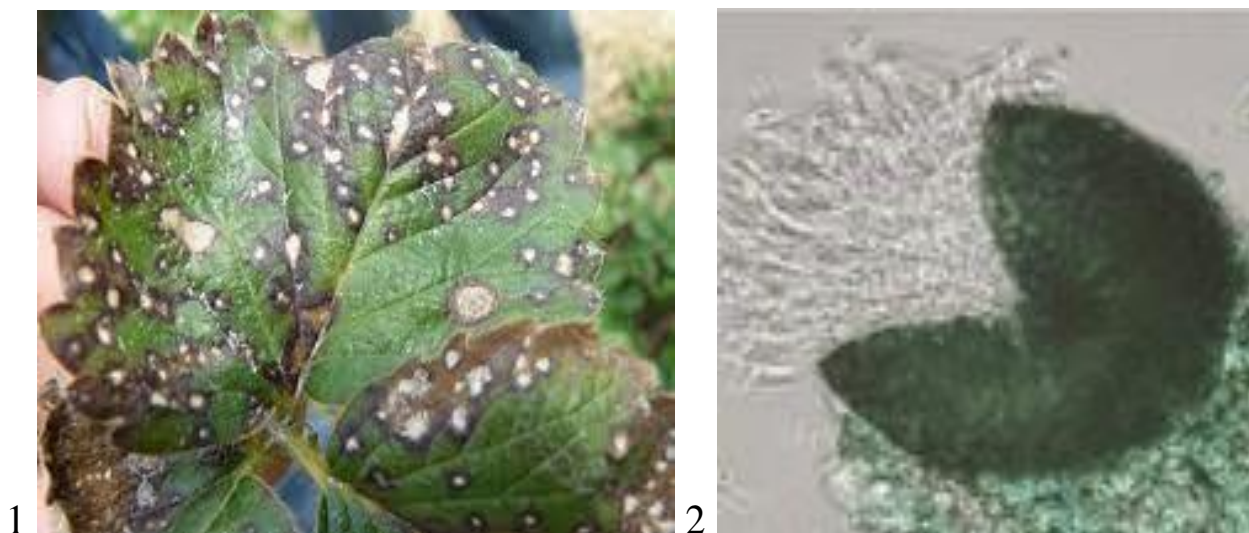


Рис. 103. *Mycosphaerella ribis* Linl.

1 – уражене листя смородини; 2 – псевдотеції з сумками та сумкоспорами

На листях та стеблах утворюються дрібні до 3 мм в діаметрі округлі світло-коричневі плями. Центр плями стає білим або сірим з тонкою бурою облямівкою. На верхній стороні листа у центрі плям утворюються чорні крапки – *пикніди*. Центр плям випадає, на листі з'являються отвори, які зливаються. Тканина на стеблах розривається, епідерміс кори закручується, лушиться. Стебла та бруньки відмирають. Після перезимівлі гриба у псевдотеціях утворюються сумки розміром 80–90 × 10–12 мкм. Вони довгі, безбарвні, зібрані у пучки.

У видів роду у циклі розвитку крім сумчастої стадії може бути *макроконідиальна* та *мікроконідиальна стадії*. Встановлено, що сумчаста стадія служить для перезимівлі грибів та первинного зараження рослин, макроконідиальна стадія – для масового поширення гриба влітку та восени, а мікроконідії грають роль спермаціїв у статевому процесі.

Порядок Pleosporales (Плеоспорові)

Аскостроми грибів цього порядку розвиваються по типу «Pleospora». У локулах довго зберігаються псевдопарафізи. Аскоспори з поперечними перегородками. Аскостроми мають форму перитеціїв та подібних до перитеціїв локул. Серед представників порядку є паразити, сапротрофи та симбіотрофи (лишайники). До цього порядку належать важливі паразити вищих рослин з родів *Venturia*, *Ophiobolus*, *Pleospora*, *Pyrenophora*, *Didymella*.

Рід *Venturia* (Вентурія)

Псевдотеції у грибів роду – чорні кулясті.

Вид *Venturia inaequalis* (Ске) Went. викликає паршу яблуні (анаморфа – *Fusicladium dendriticum* Fusk.) (рис. 104).

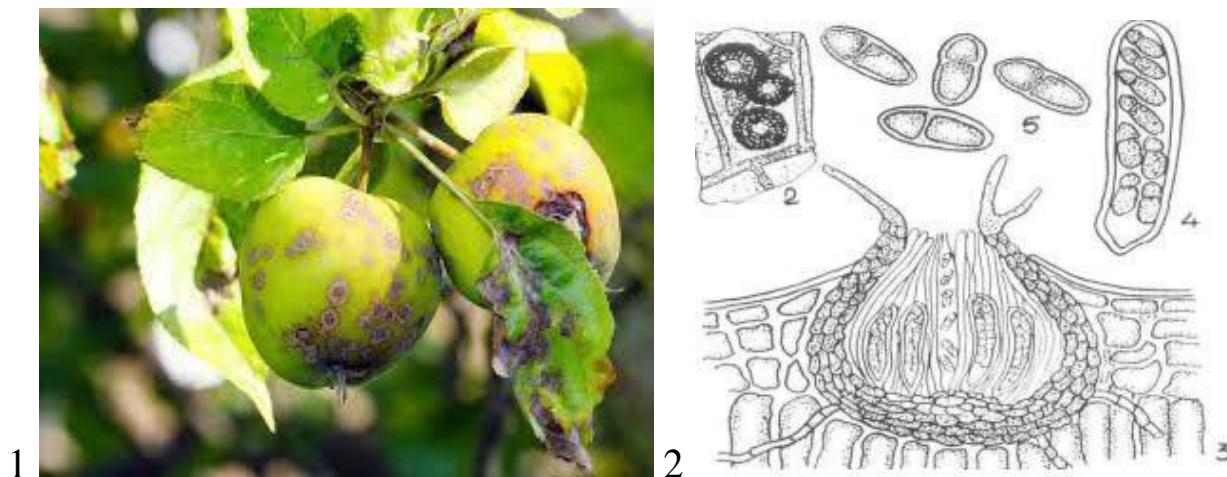


Рис. 104. *Venturia inaequalis* (Ске):

1 – уражені листя та плоди яблуні; 2 – псевдотецій на опалому листі; 3 – розріз через псевдотецій; 4–5 – сумка із сумкоспорами

Навесні на ураженому паршею листі, пагонах та зав'язі плодів яблуні утворюються оксамитові оливкові плями конідіального спороношення (*Fusicladium dendriticum* Fusk.). За допомогою конідій грибок швидко поширюється впродовж вегетації. Чорні, кулясті псевдотеції з численними бурими загостреними щетинками на вершині утворюються на плямах листя. У псевдотеціях сумки бітунікатні з зеленувато-жовтими, двоклітинними сумкоспорами розміром $13\text{--}17 \times 6\text{--}7$ мкм. Аски з аскоспорами дозрівають ранньою весною.

Рід *Pyrenophora* (Піренофора)

Псевдотеції вкриті щетинками.

Вид *Pyrenophora graminea* Ito et Kuriboy – збудник смугастого гельмінтоспоріозу ячменю (*Drechslera graminea* Ito – анаморфа (рис. 105). Теліоморфа та анаморфа гриба виявляють паразитичні властивості. На листі утворюються спочатку блідо-жовті, а згодом – світло-коричневі з пурпуровою облямівкою подовжені плями. Смуги розтріскуються та лист розривається вздовж.

На плямах утворюється оливково бурий наліт конідіального спороношення. Конідіознощі темні, багатоклітинні, зубчасті.



Рис. 105. *Pyrenophora graminea* Jto et Kuriboy:
1 – уражене листя ячменю; 2 – псевдотеції з сумками та сумкоспорами

Конідії циліндричні, бурі, з 2–6 перегородками, розміром 80–110 × 12–20 мкм. На насінні паразит викликає почорніння чи побуріння зародка. Грибниця проникає в меристему, тому насіння часто є джерелом внутрішньої інфекції. В кінці вегетації та після перезимівлі на міцелії утворюються псевдотеції з сумками та сумкоспорами. Псевдотеції великі (до 3 мм у діаметрі), кулясті. Зрілі плодові тіла верхнім кінцем проривають тканину та вершиною виступають назовні, викидаючи сумкоспори. Псевдотеції темні, тому на рослинних залишках вони помітні, як чорні горбики.

Рід *Didymella* (Дідімелла)

Псевдотеції без щетинок, спори з однією поперечною перегородкою. До роду відноситься вид поширеного паразита, збудника аскохітозу огірка – *Didymella bryoniae* (Pass.) (недосконала стадія гриба – *Ascohyta cucumeris* Fautr. et Roum.). Уражаються листя, стебла та плоди. Біля вузлів стебел утворюються чорні пікніди та псевдотеції. Локули в псевдотеціях – сочевицеподібної форми, чорні. Уражена тканина стебел стає сірою та розмочується. На листях великі плями з більш світлим центром вкриті чорними пікнідами. При ураженні плоди загнивають (рис. 106).

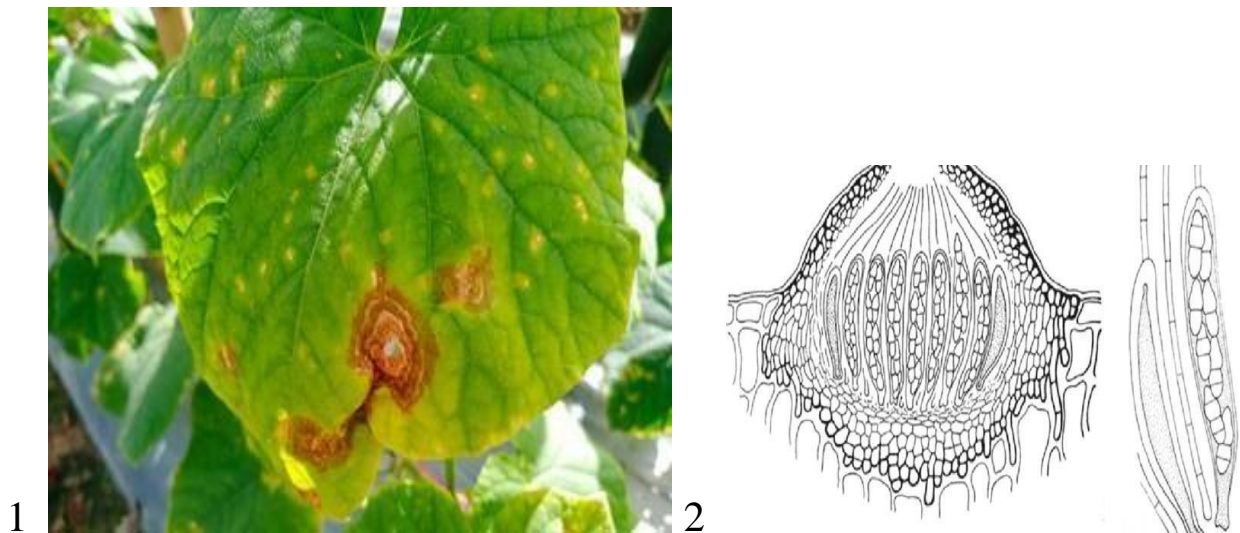


Рис. 106. *Didymella bryoniae* (Pass.):

1 – уражений лист огірка; 2 – псевдотецій з сумками та сумкоспорами

Рід *Pleospora* (Плеоспора)

Гриби, як субстрат використовують відмерлі органи рослин. На листьях утворюються плодові тіла у вигляді чорних крапок. Псевдотеції у представників роду гладкі.

Вид *Pleospora betae* (Berl.) New – сумчаста стадія збудника фомозу цукрових буряків (конідіальна стадія – *Phoma betae* Frank.). На ураженому листі утворюються великі округлі жовті або світло-бурі некротичні плями з концентричними зонами. На плямах видно чорні крапки пікнід (анаморфа гриба). У пікнідах утворюються одноклітинні безбарвні пікноспори розміром 5–7 × 3,5–4 мкм (рис. 107).

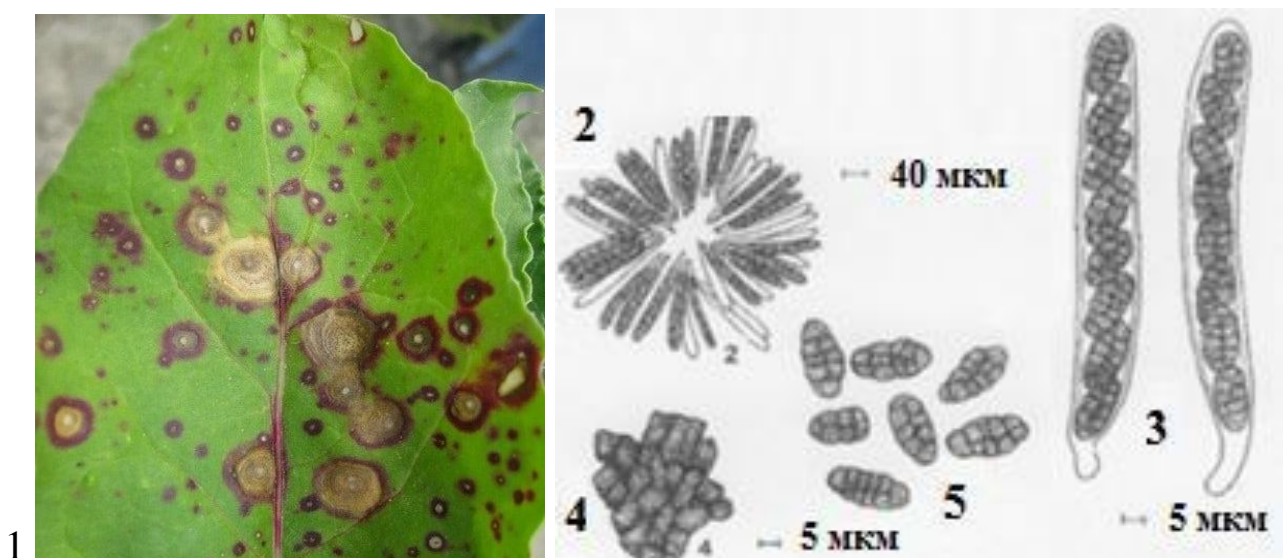


Рис. 107. *Pleospora betae* (Berl.) New:

1 – уражений лист буряку; 2 – псевдотеції; 3 – пучок аск та парафіз;
3 – сумки з аскоспорами; 4 – перидій; 5 – аскоспори;

На коренеплодах хвороба виявляється у вигляді почорніння тканин, починаючи з головки, яке видно на розрізі. При використанні уражених коренеплодів на висадки насінники не відростають або при відростанні випадають. На насінниках уражуються листки, стебла та насінні клубочки у вигляді таких же зональних плям з численними крапками – пікнідами. Передається інфекція рослинними рештками, насінням і зараженими коренеплодами. При висіві зараженим насінням на сходах виявляється коренеїд. Протягом вегетації хвороба поширюється пікноспорами, які разносяться вітром.

Рід *Ophiobolus* (Офіоболус)

Рід об'єднує близько 100 видів. Гриби роду – сапрофіти, вони розвиваються на відмерлих стеблах і листках переважно трав'янистих рослин; рідше – на листках дерев та чагарникових рослин. Серед них є паразити сільськогосподарських культур.

Гриби цього роду мають ті ж ознаки, але аскоспори світлозабарвленні (жовті), вузькоциліндричні, часто ниткоподібні. Часто одна із клітин аскоспори (друга, третя або одна із середніх) здута, що в окремих випадках служить причиною подібності аскоспори зі змією (звідки й назва роду). Зазвичай, сапрофіти (на стеблах, що перезимували), дуже рідко паразити.

Вид *Ophiobolus graminis* Sacc. (синонім *Gaeumannomyces graminis* Arx. et. Oliv.) – збудник офіобольозної прикореневої гнилі злаків (рис. 108).

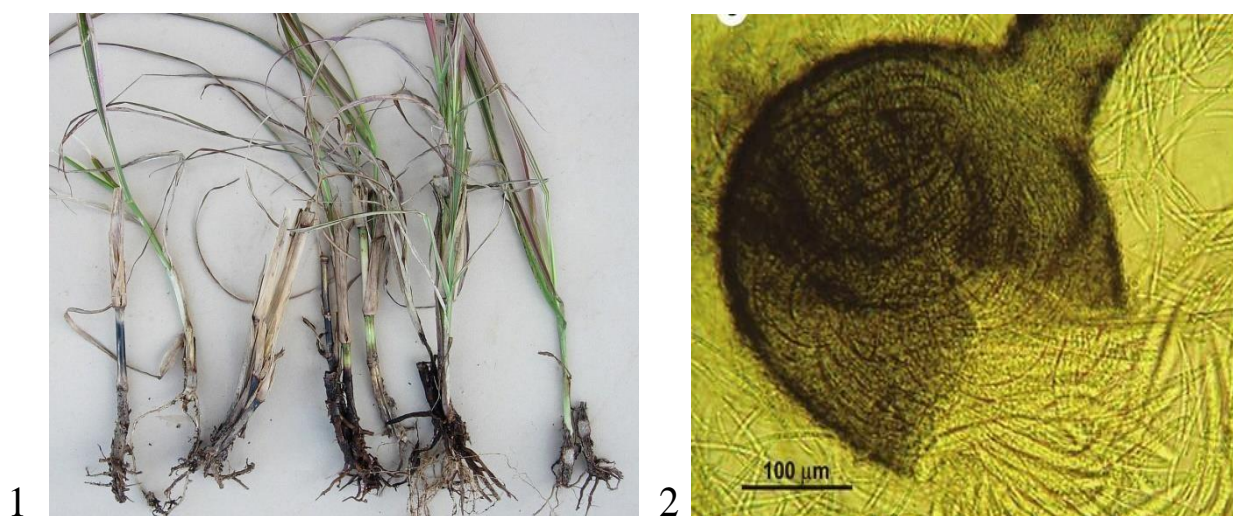


Рис. 108. *Ophiobolus graminis* Sacc.

1 – уражені рослини пшениці; 2 – перитецій з сумками та сумкоспорами

Патоген зимує у вигляді міцелію та хламідоспор на рослинних рештках.

Коріння уражених рослин темніє та загниває, чорніє основа стебла. Рослини погано кущаться, стебла відмирають, зерно шупле. Наприкінці вегетації під піхвою першого листка стебло темніє та вкривається чорним нальотом міцелію. На якому утворюються псевдотеції із сумками. Сумки бітунікатні. Спори циліндричні, з поперечними перегородками розміром 70–90 × 3–4 мкм. Псевдотеції зберігаються на рослинних рештках, у ґрунті та на багаторічних злакових бур'янах.

4.4.1.4. Відділ *Basidiomycota* (Базидіальні гриби)

Численні дослідження з молекулярної філогенії (Bruns et al., 1992; Verbee, Taylor, 1995; Taylor, 1999 та ін.) підтвердили, що відділ *Basidiomycota* – група грибів із загальною монофілією.

Відділ включає майже одну третину відомих грибів. Базидіоміцети належать до вищих грибів. Вони мають багатоклітинний дикаріотичний міцелій з пряжками. Характерна особливість базидіоміцетів – наявність у циклі їх розвитку *базидій з базидіоспорами*, утворенням яких завершується статеве розмноження грибів. Статевий процес відбувається за типом *соматогамії* без утворення гаметангіїв шляхом контакту гаплоїдних міцеліїв або функцію виконують *спермації*. За допомогою базидіоспор відбувається первинне зараження рослин. Систематика базидіоміцетів ґрунтується не тільки на фізіолого-біохімічних особливостях грибів відділу, молекулярній філогенії, а також на морфологічних особливостях будови базидій.

Базидії бувають *несептованими* (*холобазидії*) мають 4 гаплоїдних базидіоспори; *септованими* (*фрагмобазидії*), біля септ яких на спеціальних *стерігмах* виростають базидіоспори (рис. 109). Базидіоспори вивільняються активно чи пасивно. При активному тургор у базидії збільшується та передається на спори через стерігми. Базидіоспори іноді відриваються за рахунок дії сил поверхневого натиску гігроскопічної рідини, що утворюється спеціальною крапелькою базидіоспори.

Нестатеве розмноження здійснюється *брунькуванням* та *конідіями*. Вегетативне розмноження відбувається *оїдіями*, *артроспорами* та *иматочками грибниці*.

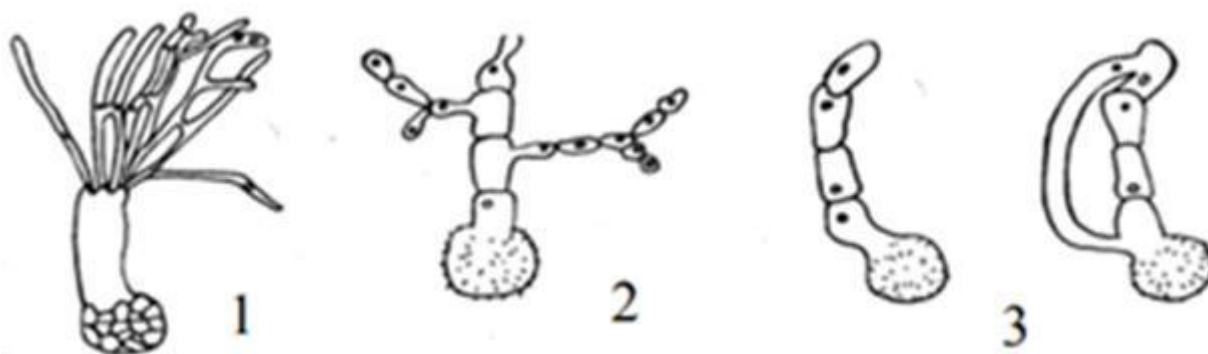


Рис. 109. Типи базидій

1 – хомобазидія; 2 – фрагмобазидія; 3 – копуляція клітин епібазидії

Гриби відділу відносяться до наступних трофічних груп: паразити рослин, сапротрофи та симбіотрофи (мікоризотворні). У циклі розвитку переважає дикаріотична фаза, а дикаріотичний міцелій буває навіть *багаторічним* (трутові гриби, агарикові та ін). Будова септ міцелія базидіоміцетів різноманітна, що має велике значення в таксономії грибів. Наприклад, у сажкових грибів родини *Ustilaginaceae* септи прості шаруваті однакової товщини, а у іржастих (*Uredinales*) септи звужуються до пори без мембранних структур, що закривають пору. *Базидії з базидіоспорами можуть утворюватися прямо на дикаріотичному міцелії або на різноманітних за формою та консистенції плодових тілах.*

У деяких представників відкриті плодові тіла, складаються з сплетіння, яке наростає краями міцелію на субстрат. Плодоносний шар – *гіменій* – знаходиться на вільній верхній поверхні плодового тіла (наприклад, у *Serpula (Merulius) lacrymans* Wulff.). Гіменіальний шар вистилає поверхню *гіменофора*. У базидіальних грибів гіменофор може бути гладким, горбкуватим, жилкуватим, шипуватим, трубчастим, лабіринтоподібним, пластинчастим та ін. Еволюція гіменофора пов'язана зі збільшенням поверхні за допомогою появи різних виростів. Тому найбільш примітивним вважається *гладкий*, а найбільш досконалим – *пластинчастий гіменофор*, у якого поверхня може бути в 16 разів більша в порівнянні з гладким гіменофором.

Базидії є частиною гіменія, «спороносного шару», до складу якого входять безплідні утворення – *цистиди* (рис. 110). Вони зазвичай більші за базидії. Форма їх різноманітна та є діагностичною ознакою. Недорозвинені базидії називають *базидіолями*. Частина міцелію, на якому знаходяться базидії та базидіоли, називається *субгіменієм*. Під ним розташовується м'якоть пластинки – *трама*. Цистиди є стерильними елементами. Їх функції не з'ясовані. Вважають, що у

цистидах накопичуються продукти метаболізму, а у пластинчастих і трубчастих грибів вони відіграють роль розпірок між пластинками та всередині трубочок. Гриби мають різне екологічне походження. Серед них можуть бути підстилкові та гумусові сапротрофи, *ксилотрофи* (мешкають на деревині), мікоризні гриби.

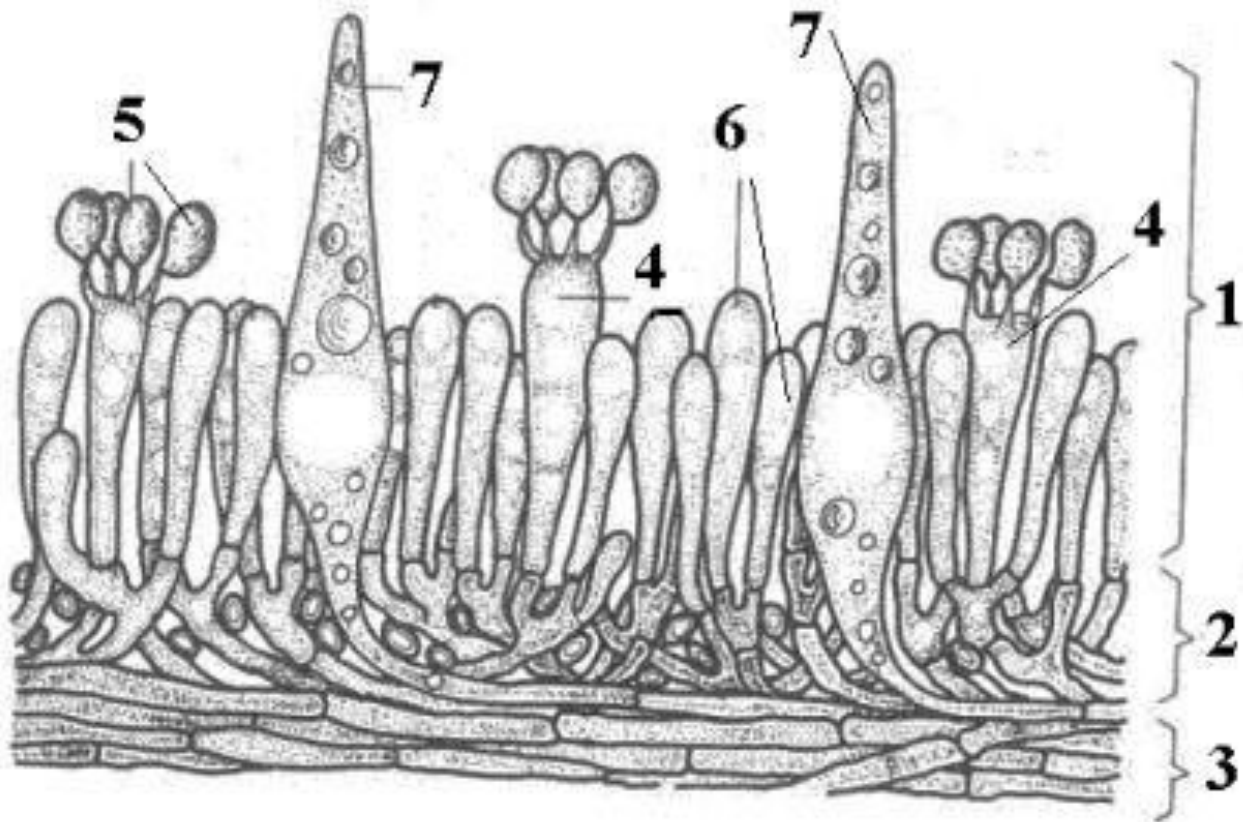


Рис. 110. Будова пластинчастого гіменофора

1 – гіменій; 2 – субгіменій; 3 – трама; 4 – базидії; 5 – базидіоспори;
6 – базидіолі; 7 – цистиди

Відповідно до молекулярної систематики відділ включає три класи: *Basidiomycetes* (Базидіоміцети), *Ustomycetes* (Устоміцети) та *Teliomycetes* (Теліоміцети).

Клас *Basidiomycetes* (Базидіоміцети)

До класу належать види, що утворюють *холобазидії* (*holos* – єдиний, цілий). Більшість представників класу утворюють плодові тіла (*базидіоми*), на яких базидії утворюються в гіменіальному шарі. Плодові тіла відрізняються великою різноманітністю. У найпростіших представників класу вони відсутні, базидії розташовані безладно на міцелії. Деякі гриби утворюють на уражених органах рослин мікроскопічні базидіоми. Плодові тіла можуть бути великими, різної

консистенції та форми. Найчастіше базидія є цільною (холобазидією). Септи на міцелії доліпорові. За трофічними зв'язками до класу входять сапротрофи, мікоризоутворювачі та паразити рослин, а також нечисленні водні гриби та збудники хвороб у людей.

Підклас Homobasidiomycetidae (Гомобазидіоміцети)

Підклас Homobasidiomycetidae поєднує гриби з простими одноклітинними, зазвичай булавоподібними базидіями. У грибів підкласу базидії без перегородок утворюються на міцелії. За трофічними зв'язками паразити та сапротрофи.

За характером розташування базидій, наявності або відсутності плодового тіла, його будови (відкрите, закрите), консистенції гіменофору підклас ділять на порядок Exobasidiales (Екзобазидіальні), групу порядків Hymenomycetes (Гіменоміцети) – та групу порядків – Gasteromycetes, (Гастроміцети).

Серед цих порядків фітопатогенні гриби, що паразитують на вищих рослинах, представлені в підкласі Homobasidiomycetidae та групі порядків Hymenomycetes (порядки Aphyllophorales (Трутові або Афілофорові) і Agaricales (Агарикові гіменоміцетів).

Група порядків Gasteromycetes (Гастероміцети) за трофічними зв'язками не належить до фітопатогенів. Плодові тіла у них замкнуті до повного дозрівання базидіоспор. Гіменіальний шар знаходиться всередині плодового тіла та до моменту дозрівання базидіоспор майже завжди руйнується. Спори звільняються в результаті місцевого розриву або загального руйнування оболонки плодового тіла. Плодові тіла різноманітні за формою та розмірами. На початку розвитку вони найчастіше кулясті, грушоподібні, яйцеподібні.

Найбільш поширений вид – дощовик шипуватий *Lycoperdon perlatum*. Плодове тіло дощовика шипувато-біле, кулясте або грушоподібне. У молодому віці має білу, пухку, їстівну м'якоть (рис. 111).

Плодове тіло (*глебо* – стерильна частина плодового тіла, на якій розвивається спороносна частина) формується на щільних міцеліальних шнурах. По мірі дозрівання внутрішня частина ґрунту поділяється на камери, в яких перебуває гіменій. Він складається з округлих, коротких базидій з подовженими базидіоспорами на стерігмах. При дозріванні ендоперидій на вершині розривається та плодове тіло «пилить» при найменшому струсі – з нього висипаються базидіоспори. Коли біла м'якоть починає жовтіти, гриб стає неїстівним.



Рис. 111. *Lycoperdon perlatum* Pers.

За характером розташування базидій гриби підкласу *Homobasidiomycetidae* або *Basidiomycetidae* поділяться на три порядки: Екзобазидіальні, Афілофорові та Агарикові. Останні два великі порядки відносяться до групи порядків *Numenomycetes*.

Порядок *Exobasidiales* (Екзобазидіальні)

До порядку входять представники фітопатогенів, у яких базидії утворюються без плодових тіл. Базидії не мають перегородок (*холобазидії*), утворюються не на плодових тілах, а на мицелії. Ендофітна грибниця розвивається на вегетативних частинах рослин-господарів та викликає *гіпертрофію* тканин під епідермісом рослини. На мицелії утворюється пухкий шар паралельно розташованих базидій, які згодом руйнують епідерміс. На базидіях утворюються від 2 до 8 базидіоспор. Такі фітопатогенні гриби-паразити рослин представлені в родині *Exobasidiaceae* (Екзобазидієві).

Родина *Exobasidiaceae* (Екзобазидієві)

До складу входить 4 роди та 50 видів. Види роду *Exobasidium* – основні фітопатогени серед представників гриби, що викликають плямистості або потовщені подушечки (*гіпертрофію*) на листях, гали, «відьмині мітли», потворні гілки.

Рід *Exobasidium* (Екзобасидіум)

Представники роду не мають плодових тіл, тому їх називають холобазидіальними грибами. Базидії розміщуються розсипчастим шаром між клітинами епідермісу уражених органів рослин і виходять через продихи на поверхню у вигляді білого нальоту.

Exobasidium vaccinii Woron. – збудник хвороби брусники, клюкви та інших видів роду *Vaccinium*, викликає деформацію та гіпертрофію молодих листків і стебел (рис. 112).

Під кутикулою на міцелії формуються базидії, які при дозріванні розривають кутикулу та базидіоспори розлітаються.

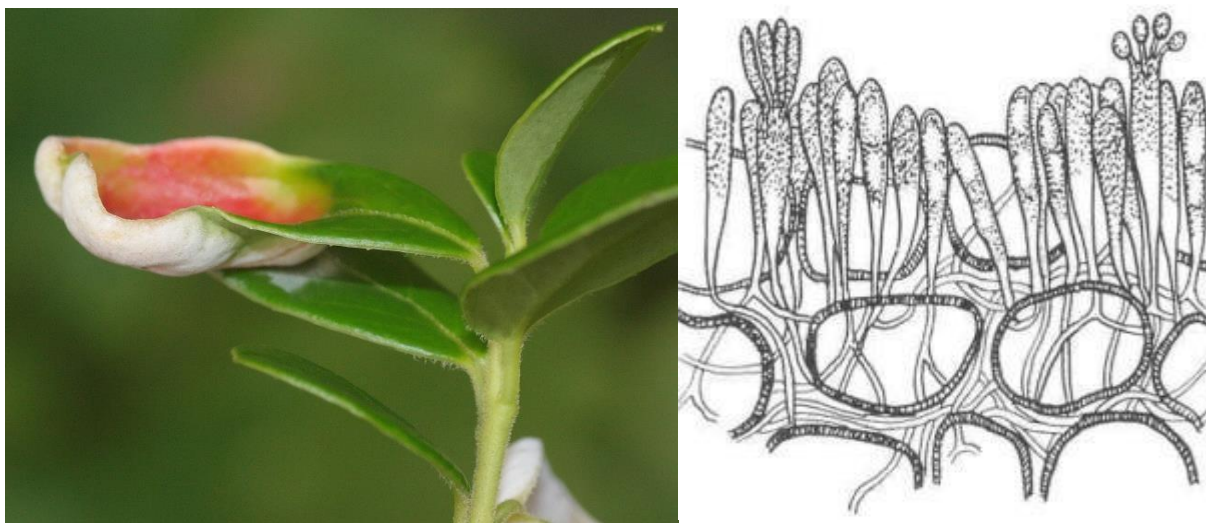


Рис.112. Уражене листя та базидії з базидіоспорами *Exobasidium vaccinii* Woron.

Група порядків *Hymenomycetes* (Гіменоміцети)

Гіменоміцети – найбільша група порядків у класі базидіоміцети. Характерною особливістю грибів групи є утворення великих плодових тіл (*базидіом*), що розвиваються на багатоклітинній грибниці. Одноклітинні базидії утворюються у вигляді гіменіального шару, розташованого на спеціальній частині плодових тіл – гіменофорі. Вони буває однорічними або багаторічними, пластинчастими, трубчастими, голчастими, лабіринтоподібними. Гіменоміцетам притаманне утворення *ризоморф* і *міцеліальних тяжів*.

В залежності від форми, будови та макроморфологічних особливостей базидіом, гіменофора, кольору базидіоспор, типу гіфальної системи плодових тіл групу порядків *Hymenomycetes* поділяють на порядки: *Aphyllphorales* (Афілофорові) та *Agaricales* (Агарикові).

Порядок *Arhylophorales* (Трутові або Афілофорові гриби)

Плодові тіла бувають різної форми, структури та зазвичай не загнивають при старінні. Розвиваються відкрито, без покривних утворень. Спори кольорові або безбарвні, завжди одноклітинні. *Базидіоми* одноклітинні або багатоклітинні. Консистенція м'якоті кіркова, дерев'яниста, рідше м'ясиста. Базидіоми можуть бути розтягнутими, сидячими, кіркоподібними, консолеподібними, капелюшкоподібними, віялоподібними, з центральною або бічною ніжкою або без ніжки. У всіх випадках гіменофор утворюється на нижній стороні або у верхній частині базидіоми. Еволюція розвитку плодових тіл, мабуть, йшла від плодових тіл з гладким гіменофором на верхній стороні до плодових тіл зі складним гіменофором, зазвичай трубчатим на нижній стороні. Від м'якоті плодового тіла не відділяється

Зустрічаються трутові гриби практично в усіх природних зонах, особливо у лісах на рослинних рештках, живих деревах. Трофічні групи: паразити, сапротрофи, мікорізні симбіотрофи. У більшості трутовиків *гіменофор трубчастий*, у інших – *лабіринтоподібний* та *пластинчастий*. Під кутикулою на міцелії формуються базидії, які при дозріванні розривають кутикулу та базидіоспори розлітаються.

Родина *Poriaceae* (Порієві)

У трутовиків плодові тіла однорічні або багаторічні, різної форми з гладким, горбистим, трубчастим, рідше пластинчастим гіменофором на радіально розташованих або переплетених складках, осередках.

Рід *Fomes* (Формес)

Гриб *Fomes fomentarius* (Z.et.Fr.) Gill. – трутовик справжній – відрізняється великими багаторічними плодовими тілами з твердою кіркою сірого чи світло-бурого кольору. Щороку на трутовику наростає новий шар трубочок, в якому на поверхні капелюшка відповідні консолеподібні зони. Тканина плодового тіла пробкова, рудувато-бура, порівняно пухка. Розвивається на ослаблених чи мертвих березах і руйнує їхню деревину (рис.113).

Деревину уражують базидіоспори, які проростають міцелієм, який проникає всередину тканини. Однорічні та багаторічні плодові тіла трутовиків утворюються на поверхні дерев. Вони прикріплюються до нього боком і орієнтовані гіменофором вниз, що сприяє кращому поширенню базидіоспор.



Рис. 113. *Fomes fomentarius* (Z.et.Fr.) Gill.

Родина Coniophoraceae (Коніофорові)

У родині зібрана невелика група грибів з розпростертими, бурими або темно-коричневими плівчастими, м'ясистими плодовими тілами. Гіменофори нерівні, гладкі, горбисті, складчасті або лабіринтовидносітчасті. Спори мають своєрідну будову – товстостінні, темно-жовті, іноді помітні у вигляді коричневого пилу. Проростають у міцелій, який проникає в деревину та викликає деструктивну гніль. У деревині руйнується целюлоза, а лігнін залишається майже незайманим. Така деревина стає бурою, розтріскується на численні кубики, які при натисканні перетворюються на дрібний порошок. Базидіоспори переносяться вітром, тваринами та людиною. При вологості повітря 90–95 % та при температурі 18–23 °C починається інтенсивна гніль деревини.

Рід *Serpula* (Серпула)

Плодові тіла розпростерті. Гіменіальний шар одноклітинних базидій з базидіоспорами утворюється на плодкових тілах та міцелії.

Найбільш відомий за своєю шкідливістю вид *Serpula lacrymans* (Fr.) S.F. Gray. – справжній домашній гриб (рис. 114). Уражує переважно складовану ділову деревину та деревину в будівлях і всередині споруд. Плодові тіла м'ясистогубчасті, розпростерті.



Рис. 114. Плодове тіло та базидіоспори *Serpula lacrymans* (Fr.) S.F. Gray.

Гіменофор у них у вигляді складок, у свіжому стані охристо-жовтого кольору, при висиханні – іржаво-червоного, що утворюють сітчастий візерунок. Гриб формує ватоподібний міцелій білого кольору, який потім перетворюється на сіру плівку і плоскі ламкі шнури (рис. 115). Останні настільки сильно розростаються, що досягають сусідніх підвальних приміщень і за підвищеної вологості заражають будови з деревини.



Рис. 115. Тяжі *Serpula lacrymans* (Fr.) S.F. Gray.

Родина Corticiaceae (Кортіцієві)

Характерною особливістю грибів родини є утворення тонких плодових тіл у вигляді *розпростертої гладкої плівки* павутинистої консистенції. Гіменофор гладкий, рідше – шипуватий або

бородавчастий. Гіменіальний шар завжди спрямований вниз. Він складається з щільного сплетення генеративних гіф. У більшості родів базидії мають чотири базидіоспори, у решти – дві. Вони безбарвні, тонкостінні, гладкі, циліндричні або кулясті гриби.

Заселяють підстилку, викликають гниль деревини та ослаблених сільськогосподарських рослин.

Представник *Typhula graminum* Karsten. – збудник тифульозу озимих злаків. В пазухах листя та всередині стебла, рідше на коренях утворюються темно-бурі або чорні склероції гриба. Вони кулясті, діаметром 0,5–5 мм. Восени або навесні склероції проростають грибницею або утворюють плодові тіла булавоподібної форми розміром 2,5–7 × 0,2–2,7 мм на більш-менш розвиненій, тонкій ніжці. Гіменофор гладкий. Плодове тіло – ніжно-рожеве містить базидії з чотирма еліпсоїдними базидіоспорами розміром 6–13 × 3–6 мкм (рис. 116).



Рис. 116. Плодове тіло *Typhula graminum* Karsten

Вид *Corticium cucumeris* (Frank) Donk (синонім *Thanatephorus cucumeris*) – збудник «білої ніжки» картоплі, огірка. На уражених стеблах огірка та картоплі утворюються зародкові плодові тіла у вигляді пухкого повстяного нальоту, щільні, шкірясті. Вони нагадують розпростерті пластинки. Базидії утворюються на міцелії. Базидіоспори округлі, яйцеподібні, подовжено-овальні або циліндричні, безбарвні (рис. 117).

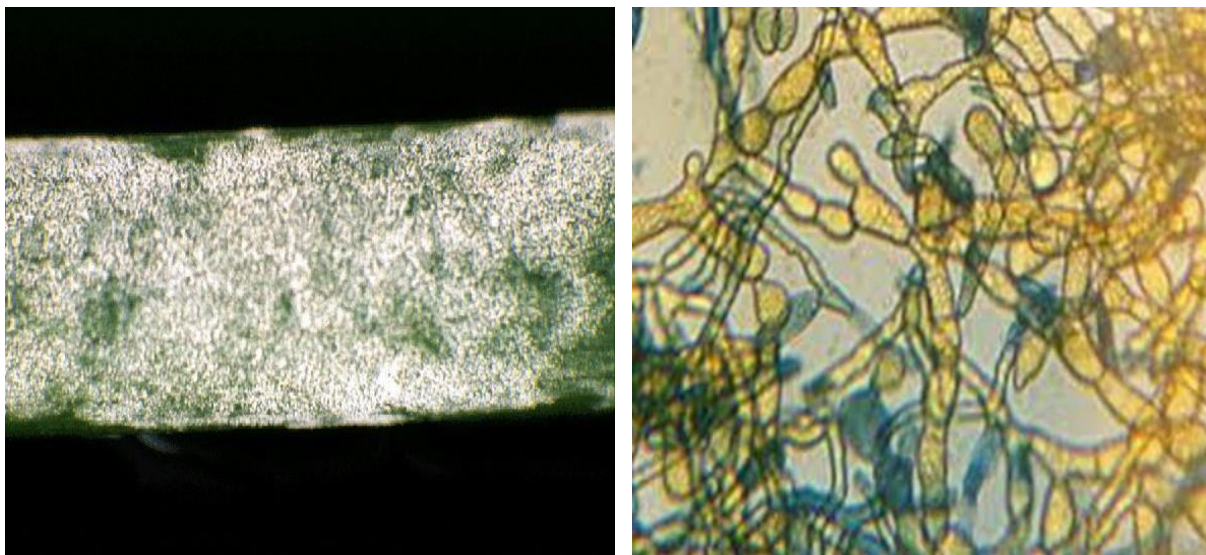


Рис. 117. Уражений плід огірка та бази дії з базидіоспорами *Corticium cucumeris* (Frank) Donk

Порядок *Agaricales* (Агарикові)

Агарикові гіменоміцети утворюють плодові тіла (*базидіоми*), які мають форму капелюшків з центральною, ексцентричною або бічною ніжкою. У деяких грибів ніжка не утворюється. При старінні вони загнивають. Плодові тіла за формою частіше представлені м'яккою, пружною, шкірястою, але не дерев'янистою консистенцією капелюшка.

Може утворюватися покривало, що охоплює всю базидіому або тільки гіменофор. Він трубчастий, пористий, пластинчастий, завжди розташований на нижній стороні капелюшка. Трофічні групи: паразити, сапротрофи, мікоризоутворювачі. Серед останніх є їстівні гриби (білий, рижик, сиріжка, маслюк, підосиновик) та отруйні – біла поганка, мухомор.

Родина *Agaricaceae* (Агарикові)

Представник *Armillariella mellea* (Walt.) Kars. – опеньок. Патоген росте на пнях і живих деревах, викликає кореневу гниль і спричиняє їх суттєву шкоду. Гриби уражують біля 170 видів рослин, які відносяться до 118 родів. Плодове тіло у вигляді капелюшка на порівняно тонкій ніжці, сіруватобурого забарвлення. Міцелій утворює темні ризоморфи, які розростаються у всіх напрямках від джерела інфекції, що знаходиться у вологому ґрунті (рис. 118).

Плодоношення опенька залежить від багатьох факторів. Появі плодівих тіл осіннього опенька передують зниження температури до 10–15 °С та підвищення кількості опадів. За таких умов через 10–15 днів можна очікувати на появу плодівих тіл. Капелюшок опуклий, із загорнутим краєм, з маленьким горбком. На ніжці біле кільце, що зберігається.

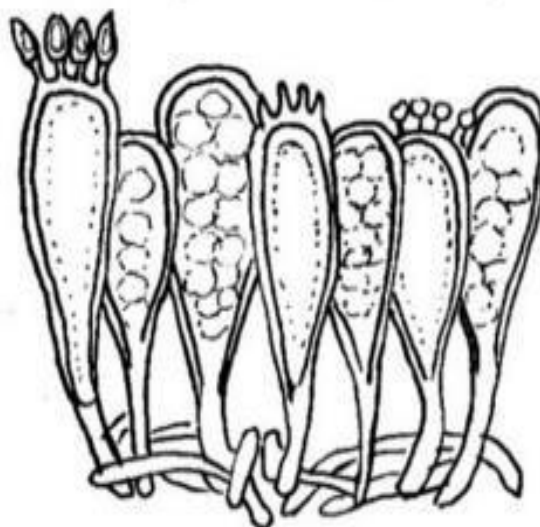


Рис. 118. Плодові тіла базидії *Armillariella melea* (Wahe) Kars.

Клас *Ustomycetes* (Сажкові гриби)

У класі представлені гриби – облігатні паразити багатьох родин рослин. Характерною особливістю грибів класу є утворення базидій з базидіоспорами та спор спокою – *телиоспор*. Міцелій багатоклітинний з простими септами. Порядок *Ustilaginales*, наприклад, включає 850 фітопатологічно важливих видів. Вони уражують репродуктивні органи рослин, руйнуючи та перетворюючи їх у темну, чорну спорову масу, що складається з теліоспор. Тип прояву хвороби – «сажка».

Теліоспори формуються в *сорусах* (*спорокупки*) або тканинах уражених рослин-господарів. *Сорус* – локальне спороношення сажкових грибів, що включає скупчення спор, що утворює «сажковий мішечок» замість зернівки, «чорна сажиста маса» на колосковому стрижні, «жовно» – пухлина замість качана). Практичне значення має порядок *Ustilaginales*.

Порядок *Ustilaginales* (Сажкові)

Усі представники порядку – вузькоспеціалізовані паразити. До порядку належать збудники хвороб зернових колосових культур, олійних, цибулі та інших культур. На генеративних та інших органах культурних і дикорослих рослин утворюють *телиоспори*, при проростанні яких утворюються базидії з базидіоспорами. Базидіоспори уражують рослини. Міцелій дикаріотичний.

По міжклітинниках рослин грибниця поширюється та проникає в клітини за допомогою *гаусторій*. У міцелії деяких грибів містяться стимулятори росту, що викликають утворення *пухлин* (*Ustilago zaeae*

Unger – збудник пухирчастої сажки кукурудзи). Розвивається дифузно в зав'язях, суцвіттях. Грибниця при дозріванні розпадається на клітини, кожна з яких вкривається оболонкою та перетворюється на темну масу сажкових спор – *теліоспор*. Уражене колосся має обгорілий вигляд (звідси назва хвороби – «сажка»). Перед утворенням теліоспор усередині ураженої тканини міцелій сильно розростається та гілкується. Гіфи додатково діляться перегородками на короткі клітини. Оболонка клітин ослизнюється та починає формуватись нова. Кожна утворена нова оболонка клітини потовщується, стає забарвленою та сажкові спори відокремлюються. За будовою теліоспори бувають поодинокими або зібраними в клубочки. В останньому випадку ці складні спори, що утворилися, називаються *спорокупками*.

В основу поділу сажкових грибів на роди лежить будова теліоспор (рис. 119). Оболонка потовщена, гладка, або забезпечена бугорками, шипиками, сітчастими потовщеннями. Забарвлення коричневе, оливково-коричнева, чорна або фіолетова.

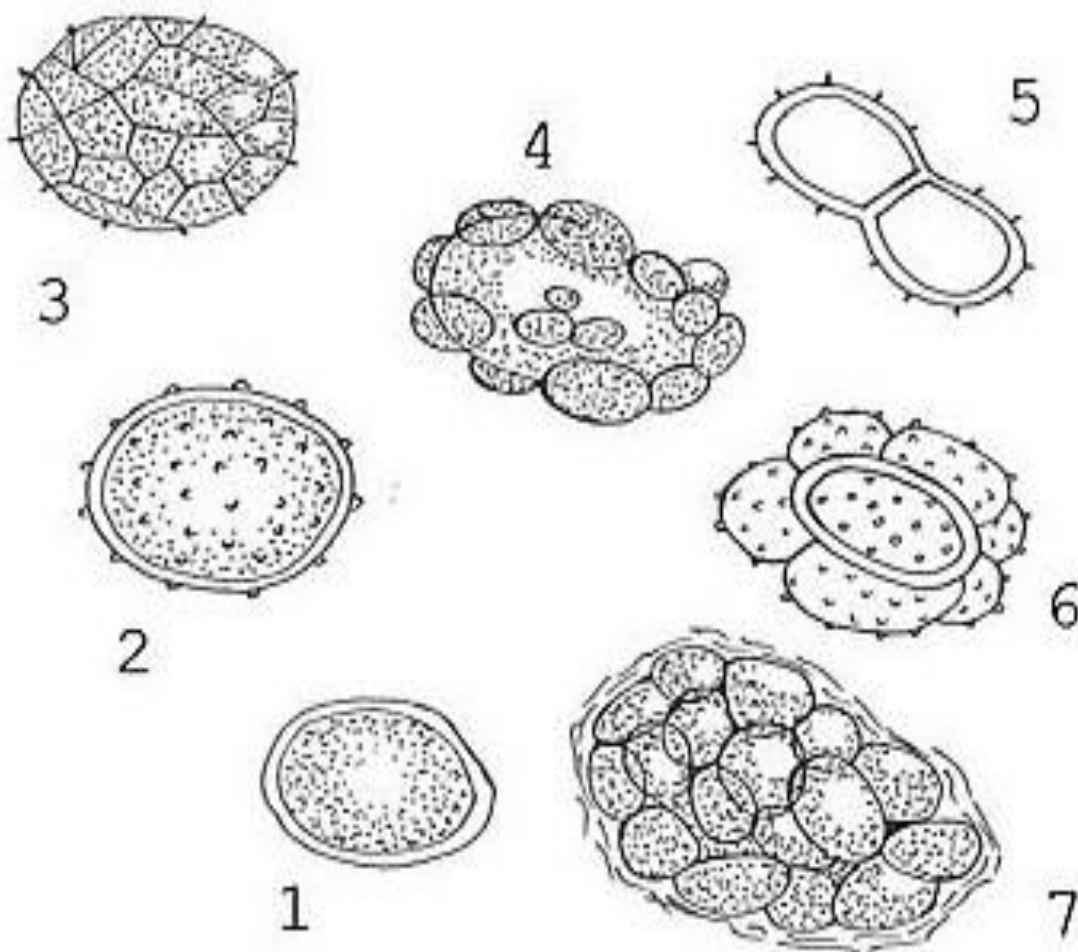


Рис. 119. Теліоспори родів порядку *Ustilaginales*:
 1 – *Ustilago*; 2 – *Tilletia caries*; 3 – *Tilletia foetida*; 4 – *Urocystis*;
 5 – *Beesemsiar* (sin *Cintractia*); 6 – *Neovossia*; 7 – *Sorosporium*

Базидіоспори грибів порядку – розностатеві, тому статевий процес здійснюється при злитті двох протилежних у статевому відношенні гаплоїдних спор або клітин. Базидіоспори у деяких грибів – *Tilletia caries* (DC) Tul. (збудник твердої сажки пшениці) – можуть копулювати майже відразу після появи на базидії, в інших – після опадання на ґрунт – *Urocystis occulta* (Walter.) Rab (збудник стеблової сажки жита). У гриба *Ustilago tritici* (Pers.) Jens. (збудник летючої сажки пшениці) базидіоспори взагалі не утворюються. У цьому випадку з теліоспори виростає епібазидія, у якої клітини порожнисті. Між ними утворюється міцеліальний місток, а потім – дикаріотичний міцелій, здатний заражати маточку квітки.

За типами зараження (фазами, в які відбувається зараження, і джерелами інфекції) всі сажкові гриби діляться на три основні групи:

1. зараження рослин відбувається в період (ґрунтовий):
 - за рахунок спор, які були на поверхні насіння;
 - за рахунок спор, які були у ґрунті;
2. зараження відбувається через квітку в період цвітіння (квітковий);
3. зараження можливе під час всієї вегетації (вегетаційний);
4. за рахунок спор або шматочків міцелія, які були під плівкою (у плівчастих культур) (проміжний).

За способом проростання теліоспор, розміром і формою базидій, величиною стерігм, співвідношення довжини спор, базидій порядок поділяється на 2 родини та родів.

Родина Ustilaginaceae (Устілагові)

До складу входить 3 роди та близько 300 видів. Теліоспори представників мають шипувату або гладку поверхню. Проростають з утворенням базидій, що мають чотири перегородки. Біля кожної перегородки виростає по одній стерігмі з базидіоспорою. У деяких грибів утворюються епібазидії з чотирма клітинами.

На увагу заслуговують роди *Ustilago*, *Sphacelotheca* і *Sorosporium*.

Рід *Ustilago* (Устілаго)

У грибів роду соруси не вкриті особливою оболонкою. Спори поодинокі, легко розпилюються при дозріванні, округлі, з гладенькою бородавчастою або шипуватою тонкою оболонкою. Найбільш шкідливими представниками роду є 4 види збудників.

Ustilago tritici (Pers.) Jens. – збудник летючої сажки пшениці. Руйнуються всі частини колосків. У колосі цілим залишається лише стрижень, який має чорний вигляд, що обгорів. Ості колоса сильно зруйновані грибом.

На початку виходу ураженого колоса з піхви листка спорова маса (теліоспори) вкрита тонкою прозорою оболонкою, яка незабаром швидко руйнується, та теліоспори розпорошуються. Теліоспори можуть бути дрібні, кулясті або довгасті, світло-бурі, 5–9 мкм діаметром, з слабкошипуватою оболонкою, тип зараження квітковий (рис. 120).



Рис. 120. Уражений колос пшениці летючою сажкою та теліоспори збудника

Ustilago zeaе (Beckm.) Ung. – збудник пухирчастої сажки кукурудзи. Уражує всі надземні органи, на яких утворюються здуття (жовна) різної величини. Пухлини, спочатку білого або рожевого кольору, виникають внаслідок гіпертрофії клітин рослини, спровокованої біологічно активними речовинами патогену. Міцелій гриба пронизує уражені тканини, що розпадається на теліоспори, заповнює пухлину та стає брудно-чорною. Згодом вона тріскається та спори розносяться вітром, комахами та краплями дощу. Теліоспори кулясті та еліпсоїдні 8–12 мкм у діаметрі, жовтокоричневі, дрібнощетинисті (рис. 121). Тип зараження вегетаційний.

Ustilago nuda (Jens.) Kell. et Sw. – збудник летючої сажки ячменю. Уражаються колоски колоса, які перетворюються на чорну масу теліоспор. Теліоспори збудника хвороби кулясті або еліпсоїдні, діаметром 3,6–9,0 мкм, з світло-коричневою оболонкою, вкритою щетинками. Недоторканим залишається лише стрижень та частина остюків (рис. 122). Патоген розвивається за квітковим типом зараження.



Рис. 121. Уражений качан кукурудзи пухирчастою сажкою та теліоспора *Ustilago zeae* (Beckm.) Ung., яка проросла фрагмобазидією



Рис. 122. Уражений колос ячменю летючою сажкою та теліоспори збудника

Ustilago avenae (Pers.) Rostr. – збудник покритої або летючої сажки вівса. Руйнуються всі частини колосків волоті, які перетворюються на чорно оливкову спорову масу. Спори еліпсоїдні, світло-коричневі, зі щетинками, 4–8 мкм у діаметрі (рис. 123).

Зараження здійснюється у фазу цвітіння рослин, коли теліоспори потрапляють на квітки здорової волоті та інфікують внутрішні частини

квіткових лусочок. Навесні зараження рослин відбувається у ґрунті при проростанні насіння. Тут вони розпадаються на геми та в такому стані зберігаються в зерні, під час проростання якого відбувається зараження проростків. Тип зараження проміжний.

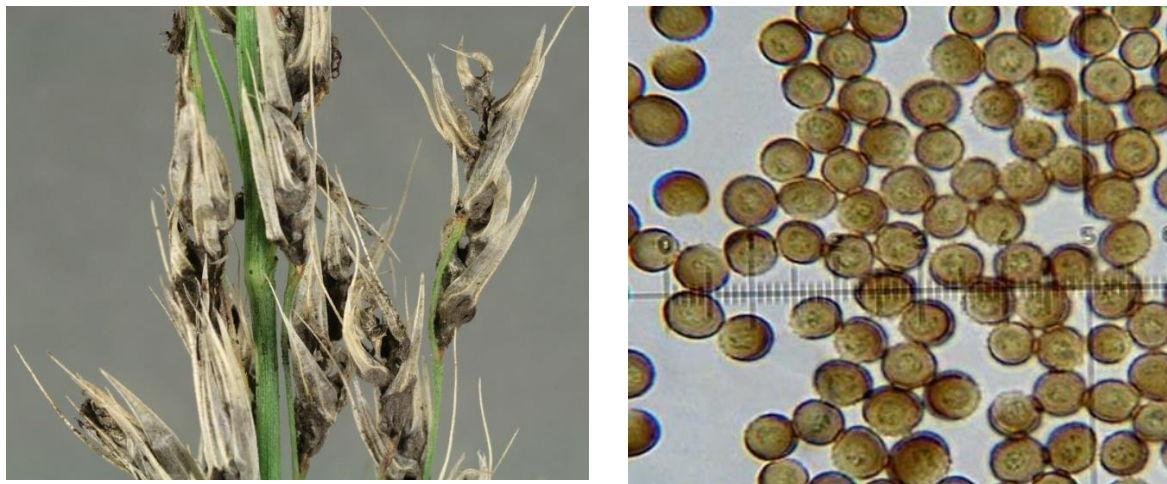


Рис. 123. Уражений колос вівса летючою сажкою та теліоспори збудника

Рід *Sphacelotheca* (Сфацелотека)

Соруси містяться в загальній оболонці, яка складається із залишків тканин субстрату та гіф міцелію. Сажкові спори при розпилені поодинокі, шипуваті; всередині сорусів утворюються стовпчики, який складається із ураженої тканини субстрату.

Основний представник роду *Sphacelotheca panici-miliacei* Vub. – збудник сажки проса. Проявляється під час викидання волоті. Уражене суцвіття має вигляд чорного жовна, яке вкрите сірувато-брудною тонкою оболонкою, що легко розривається. Вміст жовна складається з чорної маси теліоспор і решток органів волоті. Теліоспори кулясті або трохи кутасті, гладенькі чи слабощетинисті з двоконтурною оболонкою діаметром 6–14 мкм. (рис. 124). Тип зараження ґрунтовий.

Розпоршуються теліоспори під час збирання врожаю та обмолочування зерна, потрапляючи у ґрунт і на зерно. У ґрунті вони швидко проростають і значної ролі у зараженні рослин не відіграють. Рослини заражуються переважно теліоспорами, що знаходяться на насінні.

Навесні у вологому ґрунті разом з насінням проростають і теліоспори, утворюючи членисту базидію з базидіоспорами. Останні проростають, утворюючи інфекційні гіфи, які проникають у проростки рослин. У рослині грибниця досягає точки росту, а під час формування волоті швидко розростається, утворюючи велику кількість теліоспор.



Рис. 124. Уражене жовно проса сажкою та теліоспори збудника

Рід *Sorosporium* (Сороспоріум)

У грибів цього роду спостерігається слабка спаяність сажкових спор рихлою оболонкою гіф, які утворюють *клубочки*. В подальшому при дозріванні спор слизиста речовина підсихає та клубочки легко розпадаються.

Основний представник роду *Sorosporium reilianum* (Kuhn) Mc. Alp. – збудник летючої сажки кукурудзи та видів сорго. Качани та волоті руйнуються повністю та перетворюються на комоподібне утворення з чорною масою теліоспор гриба, покриті зверху обгортками кукурудзи. Теліоспори округлі, дрібно-шипуваті, 9–14 мкм у діаметрі (рис. 125). Зберігаються теліоспори на ґрунті або на зерні, тому уражається насіння в період проростання в ґрунті (*ґрунтовий тип зараження*).



Рис. 125. Уражений качан кукурудзи летючою сажкою та теліоспори збудника

Родина *Tilletiaceae* (Телецієві)

Характерною особливістю грибів родини є проростання теліоспор з утворенням одноклітинної базидії. Базидіоспори виростають на вершині базидії. Вони різностатеві та здатні попарно копулювати прямо на базидії. Процес проростання сажкових спор різний та за їх структурою відбувається розподіл на роди.

характеризуються цільними нерозділеними базидіями (*холобазидіями*). До складу родини входить 18 родів, на увагу заслуговують роди *Tilletia*, *Urocystis* і *Neovossia*.

За біологічними особливостями та типом зараження рослин сажкові гриби родини *Tilletiaceae* розвиваються за ґрунтовим типом ураження.

Рід *Tilletia* (Тілеція)

Сажкові спори поодинокі, зібрані в соруси, які містяться в оболонці зерна (*сажкові мішечки*), при руйнуванні яких перетворюються в летючу масу.

Основні представники роду: *Tilletia caries* Tul. (*Tilletia tritici* Wint.) – збудник твердої сажки пшениці, *Tilletia controversa* Kuhn. – збудник карликової сажки пшениці.

Tilletia tritici Wint. – збудник твердої сажки пшениці проявляється тільки на початку у фазі молочної стиглості пшениці. У колосі замість здорового зерна виростають округлої форми чорні утворення –

«сажкові мішечки». Вони легко роздавлюються та являють собою чорну масу, що містить теліоспори (рис. 126).

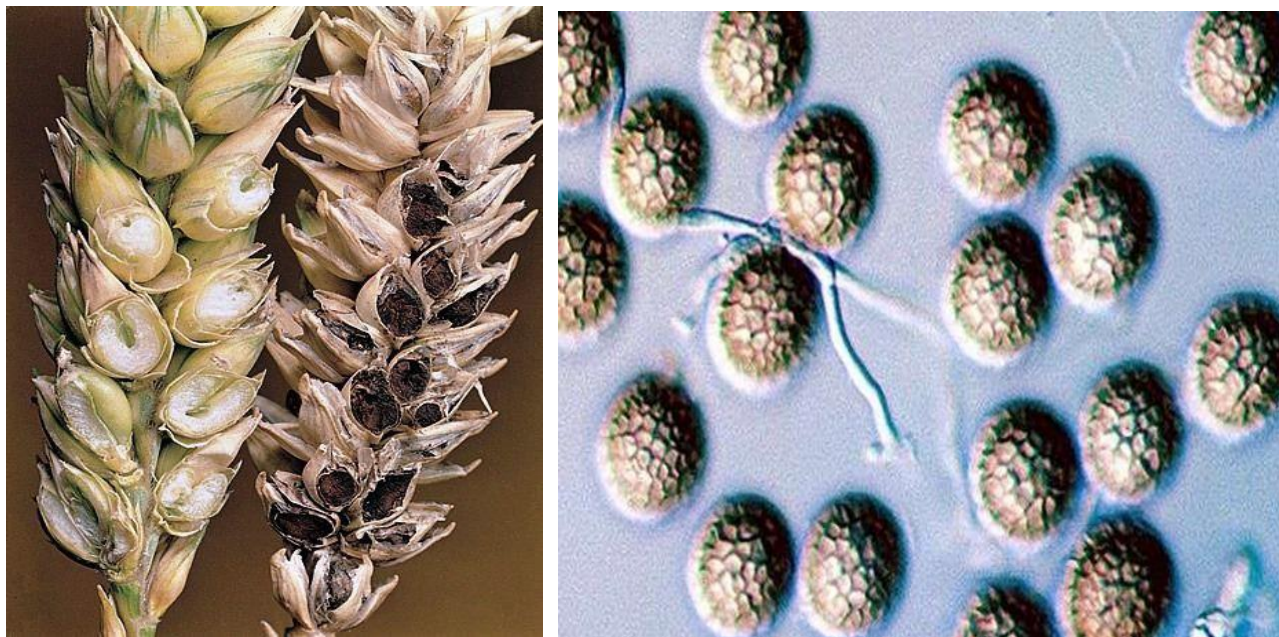


Рис. 126. Уражений колос пшениці твердою сажкою та теліоспори збудника

У фазі молочної стиглості уражений колос дещо сплющений, має інтенсивно зелене забарвлення з синім відтінком, колоски розпушені, тому лусочки їх розсунуті під дією збудника. Під час роздавлювання уражених колосків замість «молочка» виділяється сірувата рідина з запахом триметиламіну (запах розсолу оселедців), тому часто тверду сажку називають смердючою. Грунтовий тип ураження.

Tilletia controversa Kuhn. – збудник карликової сажки пшениці. За характером прояву та ураження рослин нагадує тверду сажку, але має відмінності. Уражені рослини дуже кущаться, утворюючи понад 50 стебел на одній рослині. Стебла хворих рослин в 1,5–4 рази нижчі за стебла здорових, тому частина з них залишається не зрізаною під час збирання врожаю. Уражений колос щільний, вкорочений, а іноді навіть не виходить з піхви верхнього листка. На високому агрофоні в розріджених посівах спостерігається розгалуження колосу та раннє колосіння. Остюки вкорочені, дуже покручені. Кількість ураженої зав'язі у колосках збільшується до 4–7. «Сажкові мішечки», які формуються в колосках, сферичні або широкоеліпсоїдальні, тверді й ламкі, верхівки ї закруглені, іноді з двома листкоподібними придатками (залишки приймочки). Теліоспори кулясті, темно-коричневі, з гладенькою, іноді сітчастою оболонкою в діаметрі 19–

24 мкм, з добре вираженою сітчастістю оболонкою (рис. 127). Теліоспори у ґрунті зберігають життєздатність від 2 до 7–9 років. Ґрунтовий тип ураження.



Рис.127. Уражені карликовою сажкою рослини пшениці та теліоспори збудника

Рід *Urocystis* (Уроцистіс)

Сажкові спори зібрані в соруси у вигляді грудочок, які складаються із центральних життєздатних спор і периферичних безплідних клітин.

Представники роду уражують надземні вегетативні органи, викликаючи їх потворність та викривлення. Представники роду: *Urocystis occulta* Rabenh. – збудник стеблової сажки жита, *Urocystis tritici* Korn. – збудник стеблової сажки пшениці, *Urocystis cepulae* Frost. – збудник сажки цибулі.

Urocystis occulta Rabenh. – збудник стеблової сажки жита. Поширена переважно в зоні Полісся. На стеблах (частіше у верхній частині), іноді на листках, піхвах і нижній частині колоса з'являються довгасті смуги. Спочатку вони жовто-сірі, вкриті епідермісом рослини-живителя. Пізніше епідерміс уздовж смуг розтріскується та оголюється чорна порошиста спорова маса (теліоспори). Рослини стають покрученими, іноді без колоса, а в деяких колос утворюються без зернівок. Теліоспори збудника зібрані в кулясті еліпсоїдні клубочки, що складаються з 1–2 (іноді з 3–4) центральних, темно-коричневих, з гладенькою оболонкою спор і 1–9 (частіше 5) периферичних жовтуватого-коричневих спор. Перші – кулясті або

еліпсоїдні, розміром 10–19 × 9–14 мкм, другі – напівкулясті чи приплюснуті, 3–13 мкм у діаметрі (рис. 128). Проростають центральні теліоспори без періоду спокою, утворюючи циліндричну базидію, біля верхівки якої формуються 3–16 циліндричних базидіоспор, що розвиваються у гіфах, які проникають у бруньки рослин. Ґрунтовий тип ураження.

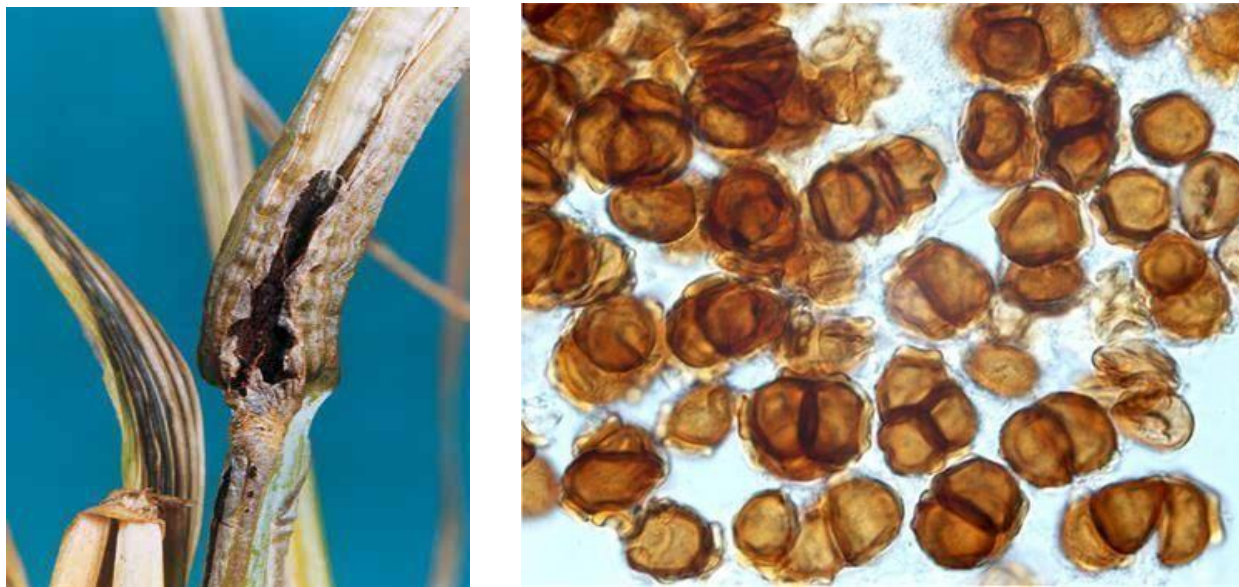


Рис. 128. Уражені стебловою сажкою рослини жита та теліоспори збудника

Рід *Neovossia* (Неовосіа)

Сажкові спори поодинокі, мають безбарвний придаток, коричневі, з бородавчастою або гладенькою поверхнею, містяться в сорусах всередині ураженої зав'язі.

Представник роду *Neovossia indica* Mitra – збудник індійської сажки пшениці. Об'єкт зовнішнього карантину.

Вперше хвороба описана в 1931 р. в Індії. Характерним для хвороби є часткове перетворення зерен на чорну масу теліоспор, що має запах гнилої риби. Уражуються 1–5 колосків у колосі. При сильному ураженні колоскові лусочки розходяться, уражені зерна оголюються, відпадають та потрапляють у ґрунт. Теліоспори гриба сітчасті, темні, округлі, часто зі хвостоподібним безбарвним придатком. Діаметр теліоспор 18–40 мкм (рис. 129).



Рис. 129. Уражені колоски пшениці індійською сажкою та теліоспори збудника

Свіжі теліоспори зразу не проростають, а потребують періоду спокою. Проростають при температурі 15...25 °С, утворюючи ниткоподібні проміцелії, на поверхні яких формується велика кількість одноклітинних споридій. Джерелом інфекції індійської сажки може бути заражений теліоспорами ґрунт або насіння.

КЛАС TELIOMYCETES (Теліоміцети або Іржасті)

Це виключно облигатні паразити – біотрофи, які уражують дуже багато видів рослин і викликають захворювання під назвою «іржа» через наявність каратиноподібної речовини в літніх уредіоноспорах. Тип прояви хвороби – *пустули*. Особливістю іржастих грибів є *різнохазяйність*, тобто здатність розвиватися в одних стадіях – на одному, а в інших стадіях – на іншому виді рослин. Якщо всі стадії розвитку у грибів проходять на одному виді рослин, то їх називають *одногосподарськими*, а якщо стадії розвитку відбуваються при зміні рослин-господарів, то вони називаються *різногосподарськими*. Рослини, на яких розвивається *спермогоніальна* та *еціальна стадія* (*весняні*), називають *проміжною*, а на яких розвивається *уредініостадія* (*літня*), *теліостадія* (*зимова*) та *базидіальна* (*весняна*) – *основною*.

Іржасті гриби спричинюють велику шкоду сільськогосподарським та іншим культурним рослинам, особливо зерновим колосовим. Міцелій ендofітний, поширюється по міжклітинниках, з апресоріями і гаусторіями, які впроваджуються в порожнину клітин рослини. У більшості видів міцелій поширюється локально – невеликими ділянками тканин рослин (місцевий міцелій), у деяких видів пронизує стебла та пагони дорослої рослини (дифузний міцелій).

У іржастих грибів є різні цикли розвитку (повний, не повний, необов'язково повний), що включають кілька стадій розвитку та спороношень, що послідовно змінюють один одного. Наприклад, гриб з повним циклом розвитку має 5 типів спороношень:

– *спермогонії* – дрібні глечикоподібні спороношення з дрібними спермаціями (спермоспорами) всередині. Спермоспори не уражують рослини, проте відіграють значну роль у статевому процесі;

– *еції* – великі вмістилища у вигляді кошиків, бокальчиків, міхурів з золотисто-жовтою, помаранчевою масою округлих еціоспор. Вони заражають основну рослину – господаря;

– *уредініоспори* формуються в урединіях (уредініопустулах) і утворюють кілька генерацій;

– *теліоспори* (спори спокою) утворюються в теліях;

– *базидії* з базидіоспорами з'являються під час проростання теліоспор. Базидіоспори спричинюють первинну інфекцію проміжної рослини.

В основу поділу іржастих грибів на родини та роди покладено відмінності в будові теліоспор (рис. 130).

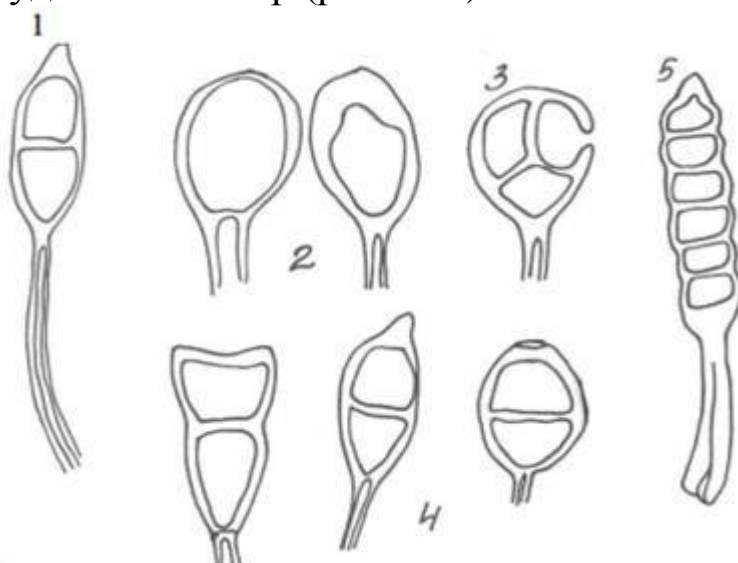


Рис. 130. Теліоспори іржастих грибів різних родів:
1 – *Gymnosporangium*; 2 – *Uromyces*; 3 – *Triphragmidium*;
4 – *Puccinia*; 5 – *Fragmidium*

Якщо у циклі розвитку іржастих грибів присутні три стадії розвитку та 5 типів спорonoшень, то такий цикл називають повним. Цикл розвитку, у якому відсутні ті чи інші стадії та спорonoшення, називають неповним.

Цикл розвитку, у якому за наявності проміжної рослини – господаря патоген розвивається за повним циклом, а за відсутності його – за неповним, називається необов'язково повним. Існують одногосподарські гриби, у яких всі стадії проходять, одній рослині (збудник іржі соняшнику *Russinia helianthi* Schw. та іржі буряків *Uromyces betae* Zev. та ін.).

Біологічні особливості іржастих грибів, що розвиваються за повним циклом:

«0» – весняна (нульова) стадія з утворенням спермогоніїв зі спермаціями. При дозріванні відкриваються продихом і на поверхні ураженої тканини разом з цукристою, приємно пахнучою рідиною з'являються спермації (спермоспори). Якщо комахи переносять спермоспори з одного спермогонія (наприклад, з біологічним знаком плюс) в інший (з біологічним знаком мінус), то починається статевий процес, який забезпечує біогенетичну різноманітність іржастих грибів. Спермації копулюють та утворюється дикаріотичний міцелій, що пронизує товщу листа та на нижній стороні з'являються еції з еціоспорами.

«I» – еціальна стадія. Це весняна стадія спорonoшення гриба. Еціоспори разносяться вітром, потрапляють на рослини-господарів, наприклад, злаків, проростають у дикаріотичний міцелій, який розвивається всередині тканин або міжклітинниках (жовта іржа). Незабаром на міцелії утворюються подушечки спор, що виходять з епідермісу – пусули – уредініоспори.

«II» – уредініостадія. Це літня, найбільш шкідлива стадія гриба. Уредініоспори впродовж сезону утворюють кілька поколінь, що призводить до масового зараження рослин. Формуються урединії – група уредініоспор в округлих розривах епідермісу та кутикули. На одному листі пшениці, може налічуватися до 100 урединій, у кожній з яких утворюється 2–10 тисяч уредініоспор. Наприкінці вегетації у цих пусулах можуть формуватися теліоспори.

«III» – теліостадія. Теліоспори – осінні та зимуючі спори. Вони темнозбарвлені, міцно сидять на ніжці, вкриті щільною оболонкою. Призначення теліоспор – збереження гриба у зимовий період.

«IV» – базидіальна стадія. Навесні, внаслідок проростання теліоспор, утворюються чотирьох клітинні базидії з одноклітинними базидіоспорами. Базидіоспори здійснюють *первинне зараження* рослин проміжників. Базидіоспора з біологічним знаком «плюс +» проросте у міцелій, на якому утворюється спермогоній зі спермаціями зі знаком плюс, а базидіоспора «мінус –» дає початок спермогоніям із мінус спермаціями.

Особливості будови теліоспор покладено в основу розподілу порядку на дві родини: Pucciniaceae та Melampsoraceae.

Родина Pucciniaceae (Пукцинієві)

Гриби цієї родини включають однодомних і дводомних патогенів. Телейтоспори не зростаються, на ніжках, відрізняються великим морфологічним різноманіттям.

Теліоспори поодинокі, складаються з однієї, двох або кількох клітин. Для вивчення інтерес представляють фітопатогенні гриби з родів *Uromyces* (Уроміцес), *Puccinia* (Пукцинія), *Gymnosporangium* (Гімноспорангіум), *Tranzschelia* (Траншелія) та *Phragmidium* (Фрагмідіум).

Рід *Uromyces* (Уроміцес)

Головна ознака – одноклітинні телейтоспори, поодинокі із довгою ніжкою. Види цього роду зустрічаються здебільшого на бобових і деяких інших культурах.

Uromyces pisi Schrot. – збудник іржі гороху. Уражує листки, стебла та боби, внаслідок чого на них утворюються порошисті й непорошисті подушечки (пустули) різного кольору, що залежить від виду збудника хвороби та стадії його розвитку.

Гриб дводомний, розвивається на горосі в уредо– та телейтостадіях. На початку цвітіння рослин на листках і стеблах утворюються світло-коричневі порошисті уредопустули з уредоспорами округлої форми одноклітинні діаметром 21–25 мкм, оболонка яких вкрита бородавчастими отворами. Пізніше на уражених органах з'являються темно-коричневі, майже чорні телейтопустули, розташовані кругами. В них на коротких безбарвних ніжках формуються одноклітинні дрібнобородавчасті еліпсоподібні або яйцеподібні розміром 20–3 × 14–22 мкм, телейтоспори з невеликими сосочками на верхівках (рис. 131).

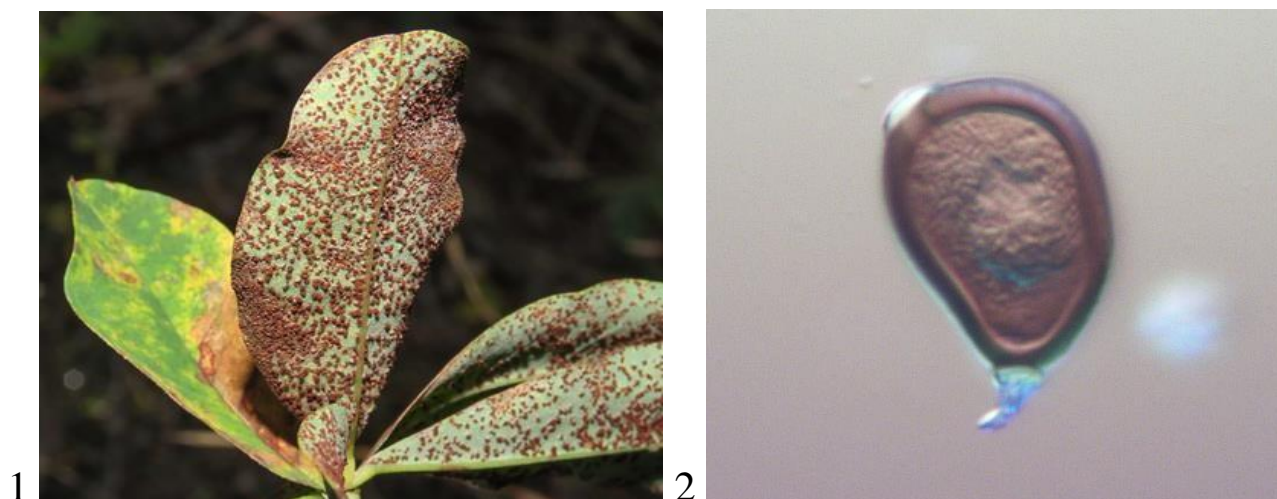


Рис. 131. *Uromyces pisi* Schrot.

1 – уредопустили на горосі; 2 – теліоспора

Проміжною рослиною-живителем цього гриба є молочай (*Euphorbia* L.), який заражається навесні від базидіоспор, що утворюються при проростанні телейтоспор. На молочаї гриб утворює дифузну грибницю, у вигляді якої зимує в кореневищах. Навесні наступного року на листках молочаю з'являються спермогонії та еції з еціоспорами, які уражують горох. Ецидіоспори округлі або видовжені, жовті, 18–22 мкм у діаметрі, оболонка яких густо вкрита дрібними бородавчастими отворами (рис. 132).



Рис. 132. Еціальна стадія на молочаї

Рід *Puccinia* (Пукцинія)

Теліоспори двоклітинні.

Puccinia graminis Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn – збудник стеблової або лінійної іржі пшениці. Уражаються стебла, листові піхви, рідше – стрижень колоса, на яких впродовж вегетації з'являються паралельними рядами коричневі урединії.

Патоген з повним циклом розвитку. Проміжна рослина-живитель – барбарис (*Berberis* L.) і магонія (*Mahonia* L.).

В травні на листках барбарису або магонії з верхнього боку гриб утворює поодинокі або невеликими групами кулясті (до 130 мкм в діаметрі) темно-жовті спермогонії з вивідним отвором. У спермогоніях формується велика кількість дрібних світлих одноклітинних спор – спермацій. За допомогою останніх відбувається запліднення інших спермогоніїв.

Літні урединії (уредініопустули з уредініоспорами) іржаво – бурі, довгасті, лінійні, одноклітинні, шипуваті. До кінця вегетації пшениці на стеблах утворюються паралельно розташовані чорні телії (теліопустули з теліоспорами). Часто вони утворюються в спорожнілих уредініопустулах (уредініях) (рис. 133).

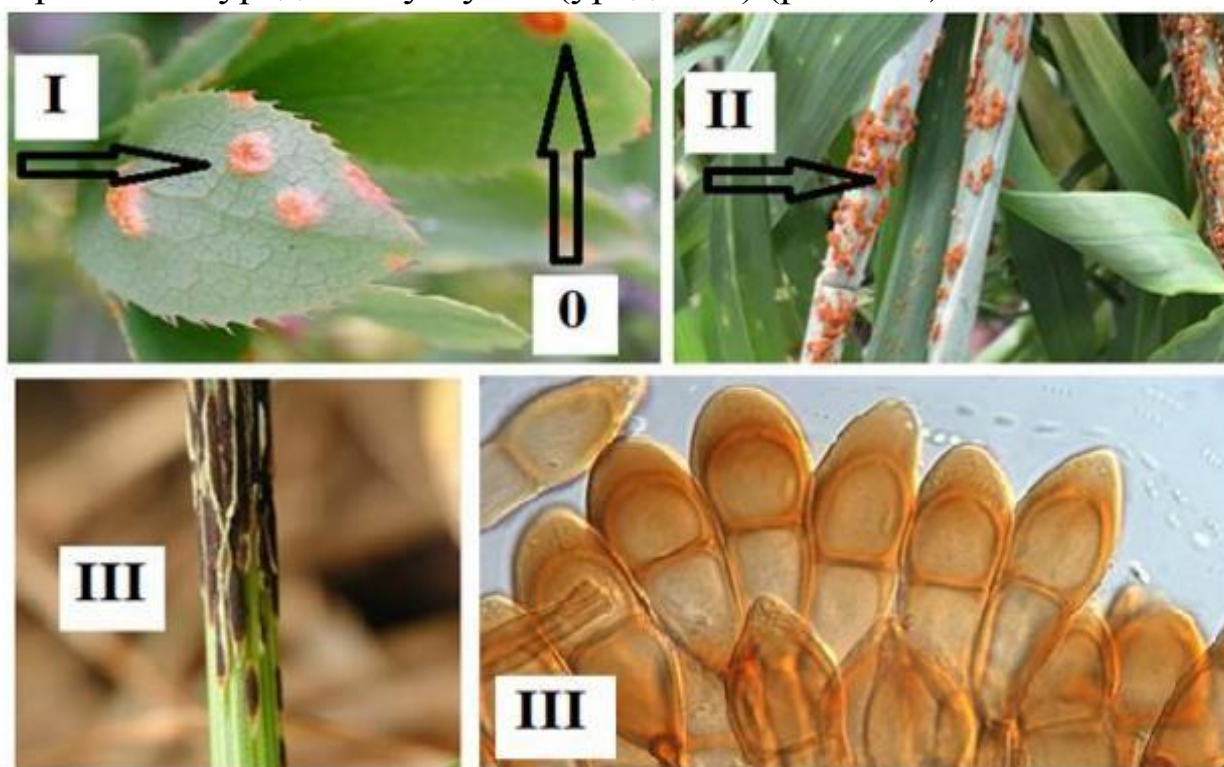


Рис. 133. Цикл розвитку збудника лінійної іржі пшениці

Puccinia recondita Rob. et Desm. f. *tritici* Erikss. (синонім *Puccinia triticina* Erikss.) – збудник бурої листової іржі пшениці. Уражує листя та листові піхви, на яких без упорядковано утворюються бурі пустули

(урединії). Навколо ушкоджень – хлоротичні, некротичні плями. Уредініоспори кулясті, розміром $17\text{--}29 \times 47\text{--}23\text{ мкм}$. Пізніше з'являються чорні телії, з двоклітинними, булавоподібними теліоспорами межах $32\text{--}49 \times 14\text{--}22\text{ мкм}$ (рис. 134).

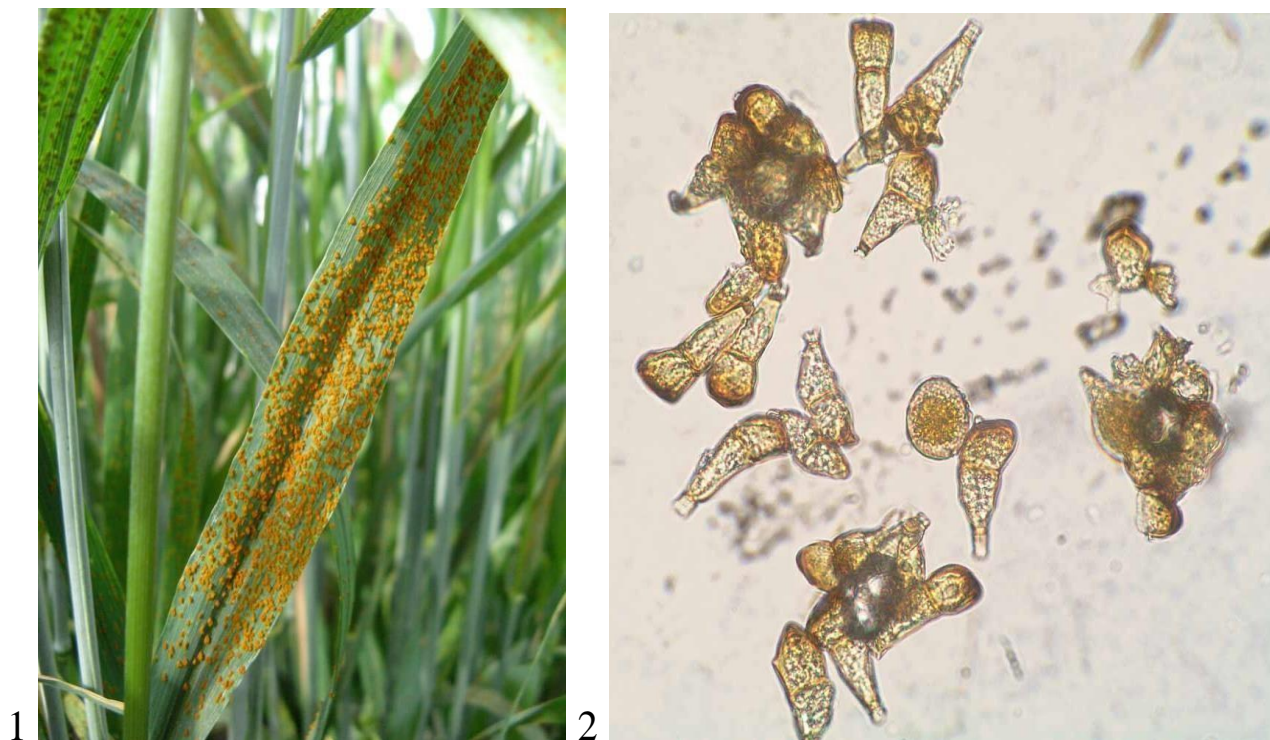


Рис. 134. *Puccinia recondita* Rob. et Desm. f. *tritici* Erikss.:

1 – уражений лист пшениці з уредоспорами;
2 – теліоспори збудника

Гриб інколи утворює спермогінальне і ецидіальне спороношення на рутвиці (*Thalictrum* L.), проте це буває рідко, тому в поширенні хвороби проміжна рослина не має значення.

Puccinia dispersa Erikss et Henn. – збудник бурої листової іржі жита. Оноклітинні уредініоспори бурої листової іржі, розміром $20\text{--}28 \times 17\text{--}22\text{ мкм}$, мають шипувату оболонку бурого кольору та містять жирові включення у вигляді крапель помаранчевого кольору. Теліоспори двоклітинні, булавоподібні з короткою безбарвною ніжною. Верхня клітина теліоспори округла зі скошеною потовщеною верхньою стінкою. Розмір їх $35\text{--}60 \times 12\text{--}22\text{ мкм}$. Проміжний господар – рослини з родини шорстколистих: воловик (*Anchusa officinalis* L.) і кривоцвіт польовий (*Lycopsis arvensis* L.). Цикл розвитку повний.

Puccinia coronifera Kleb. – збудник корончастої іржі вівса. Гриб уражує листя, піхви та рідше соломину, на яких утворюються безладно розкидані оранжеві округлі урединії. Уредініоспори жовті, кулясті

одноклітинні, 20–30 мкм у діаметрі, шипуваті. Пізніше утворюються темні двоклітинні теліоспори в теліях, які прикриті епідермісом ураженої тканини рослини. Проміжна рослина – жостер проносний (*Rhamnus cathartica* L.). У збудника корончастої іржі вівса повний цикл розвитку.

Puccinia sriiformis West. – збудник жовтої іржі пшениці, проміжна рослина-господар невідома. На рослинах пшениці розвиваються уредінію- та теліопустули. Пустули з'являються на листках, піхвах, колосоніжках, колоскових лусках і на виступаючих частинах зерна. В подальшому утворюються лимонно-жовті поздовжні смуги у вигляді пунктирних ліній. Пізніше з'являються темно-бурі, вкриті епідермісом теліопустули.

Яскраво-жовті уредініоспори одноклітинні, кулясті, шипуваті, 15–20 мкм у діаметрі. Теліоспори двоклітинні з короткою безбарвною ніжкою, довгасті, бурі, розміром 30–57 × 15–24 мкм. Життєвий цикл розвитку гриба неповний.

Рід *Gymnosporangium* (Гімноспорангіум)

Теліоспори на довгих ніжках, що набагато перевищують довжину спор, занурені у слизову масу. Теліостадія розвивається на ялівцю. Уредініоспори відсутні. Теліоспори формуються навесні, а еції з еціоспорами – влітку. Восени еціоспори заражають ялівець та в його корі розвивається багаторічний міцелій – зимуюча стадія гриба. Інкубаційний період триває два роки. Базидіоспори уражують листя рослин родини Розанові.

Gymnosporangium tremelloides Hartig – збудник іржі яблуні, *Gymnosporangium sabinae* (Diskd.) Wiut. – збудник іржі груші. Теліостадія розвивається на ялівцю (на стеблах якого патоген утворює потовщення (гіпертрофію), еціостадія – на груші. Теліоспори на довгі ніжки. Теліоспори двоклітинні з різновеликими клітинами (рис. 135).

Рід *Tranzschelia* (Траншелія)

Теліоспори двоклітинні, на ніжках, дуже перетягнуті біля перегородок.

Вид *Tranzschelia pruni-spinosae* Diet. – збудник іржі сливи. Патоген з повним циклом розвитку. Проміжні рослини-живителі – види *Anemone* (рис. 136).

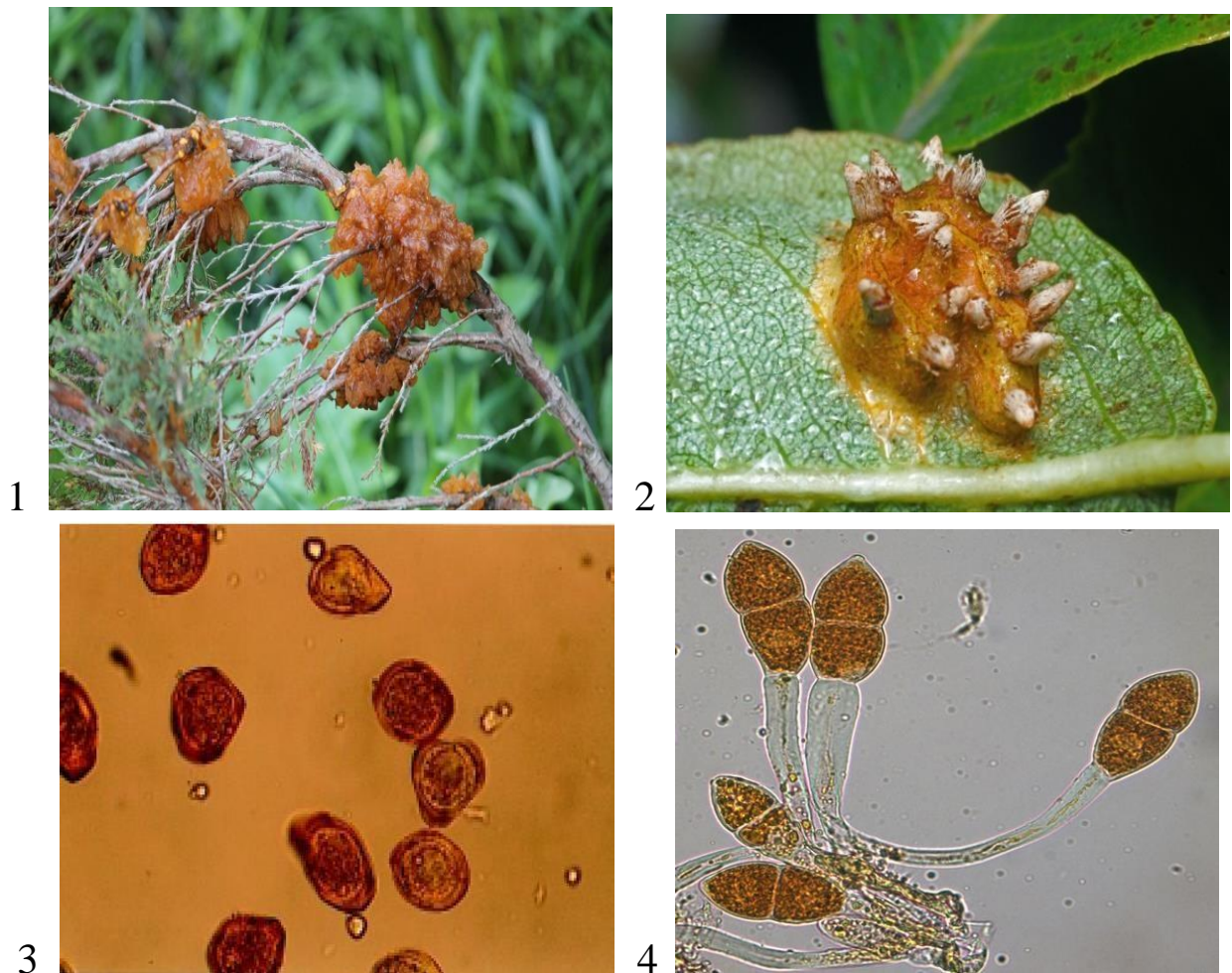


Рис. 135. *Gymnosporangium sabinae* (Diskd.):

1 – теліостадія на ялівці; 2 – еції на груші; 3 – еціоспори; 4 – теліоспори

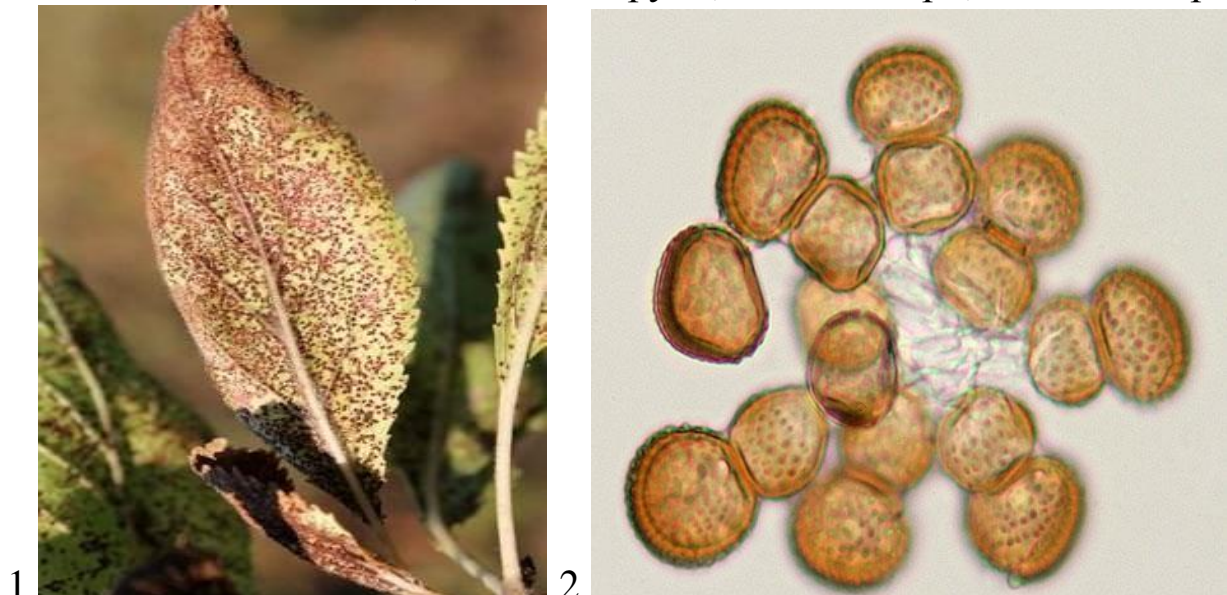


Рис. 136. *Tranzschelia pruni-spinosae* Diet.

1 – уражений лист сливи; 2 – теліоспори збудника

Еціостадія розвивається на трав'янистій рослині анемоні (вітряниці), урединію– і теліостадія – на сливі. На листках сливи в

другій половині літа з'являються жовті хлоротичні плями. Через деякий час, в основному на нижньому боці листків, утворюються численні темно-бурі, сажкові подушечки літнього спороношення гриба – урединії з урединіоспорами, за допомогою яких грибок поширюється впродовж літа та викликає повторні зараження.

Рід *Phragmidium* (Фрагмідіум)

Телейтоспори багатоклітинні, із 7–8 клітин, на довгій ланцето-подібній ніжці. Ецидіальне спороношення – цеома, яка має парафізи.

Більшість видів одногосподарські з повним циклом розвитку, паразитують на рослинах сімейства Розанові.

Представник *Phragmidium rubi-idaei* Karst. – збудник іржі малини. Патоген однодомний, з повним циклом розвитку. Проявляється на листках, рідше на стеблах. Урединіоспори одноклітинні, округлі, жовто-жовтогарячі, шипуваті. Розмір 15–28 × 13–18 мкм. До середини літа на нижній стороні листя утворюються темні телії. Теліоспори темно-бурі, з товстою гладкою оболонкою, з 6–10 перегородками. Розмір 50–140 × 20–35 мкм (рис. 137).



Рис. 137. *Phragmidium rubi-idaei* Karst.:

1 – уражений лист малини; 2 – еціоспори; 3 – теліоспори

Родина *Melampsoraceae* (Мелампсорові)

Гриби цієї родини включають одно- і дводомні патогени. Телейтоспори завжди без ніжок, які зрослися в горизонтальні коробочки або вертикальні колонки – особливість розподілу родини на 2 роди: *Melampsora* та *Cronartium*.

Рід *Melampsora* (Мелампсора)

Телейтоспори одноклітинні, зрослися боковими стінками, утворюють під епідермісом щільні шкоринки.

Вид *Melampsora lini* Desm. – збудник іржі льону. Однодомний патоген з повним циклом розвитку. Уражуються листки, стебла та коробочки (рис. 138). Прояви захворювання бувають трьох типів:

- рано навесні на молодих листках у вигляді невеликої кількості дрібних оранжевих пустул;
- у період бутонізації та цвітіння на листках у вигляді крупних оранжевих пустул;
- після цвітіння до кінця вегетації рослин, переважно на стеблах, плодоніжках і коробочках у вигляді довгастих щільних чорних з глянцевим блискучим виразок.



Рис. 138. Симптоми прояву іржі льону

Навесні на рослинах льону під кутикулою утворюються плоскі спермогонії та еції, в яких ланцюжками розташовуються одноклітинні еціоспори. Вони заражають листя та частину стебел, де утворюються іржаво-помаранчеві урединії з уредініоспорами. Через розриви

епідермісу оголюються помаранчеві одноклітинні, шипуваті уредініоспори розміром $16\text{--}25 \times 13\text{--}20$ мкм. Потім утворюються чорні, глянцеві, одноклітинні теліоспори, зрощені один з одним бічними стінками. Розмір спор $30\text{--}60 \times 10\text{--}20$ мкм. Зимують теліоспори, навесні вони проростають базидіями з базидіоспорами, які уражують сходи льону з утворенням еціальної стадії (рис. 139).

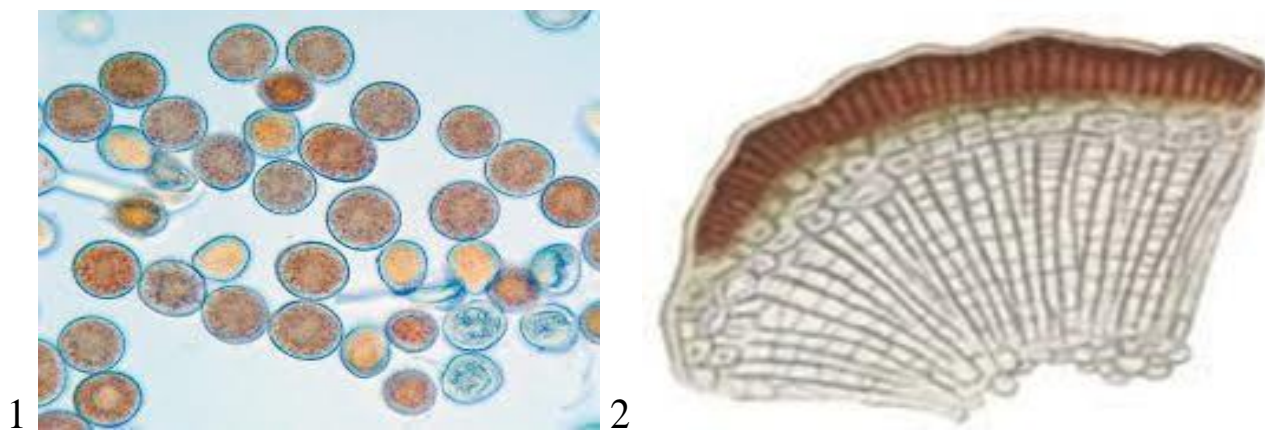


Рис. 139. *Melampsora lini* Desm.:

1 – уредініоспори; 2 – теліоспори збудника

Рід *Cronartium* (Кронартіум)

Теліоспори, зростаючись боками, утворюють стовпчик. Основні представники роду мають повний цикл розвитку.

Вид *Cronartium ribicola* Dietr. – збудник стовпчастої іржі смородини та агрусу. Двodomний вид з повним циклом розвитку.

З верхнього боку листків утворюються хлоротичні плями, а на нижніх – помаранчеві уредініопустули. Пізніше на спустошених урединіях утворюються коричневі, рогоподібні вирости телій. Рогоподібні вирости складаються з світлобурих одноклітинних, для довгих, об'ємом $20\text{--}60 \times 11\text{--}16$ мкм теліоспор (рис. 140).



Рис. 140. Симптоми прояву стовпчастої іржі смородини

Проміжники – сибірський кедр (*Pinus ribirica* Du Tour.) і веймутова сосна (*Pinus strobus* L.), на яких утворюється еціальна стадія. Уредініоспори еліптичні, жовті з темною оболонкою, одноклітинні. Розмір їх 21–25 × 13–18 мкм.

4.4.1.5. Відділ Deuteromycota (Дейтероміцети) (Fungi imperfecti, Mitosporius fungi) – (Недосконалі, або Мітоспорові гриби)

Відділ об'єднує 25 000 видів грибів. Це умовна група грибів без певного таксономічного статусу. До відділу віднесено вищі гриби, які повністю втратили здатність утворювати теліоморфи, або види, що розвиваються в анаморфній стадії, але в певних умовах, утворюють теліоморфи.

Відділ *Deuteromycota* поєднує гриби з багатоклітинним, екзогенним, або ендогенним, завжди гаплоїдним міцелієм. Мітоспорові широко поширені в природі та мають велике значення в практичній діяльності людини. Одні мешкають як сапротрофи в ґрунті, на рослинних залишки та беруть участь у процесах розкладання органічної речовини. Певні представники класу утворюють антибіотики. Більшість видів паразитують на рослинах, викликаючи різні типи хвороб: гнилі коренів, коренеплодів, бульб, плодів та овочів, різні плямистості, в'янення, виразки.

Більшість мітоспорових чи недосконалих грибів розмножуються за допомогою конідій, що розвиваються на багатоклітинних, рідше одноклітинних конідієносцях – спеціальних виростах (конідіомах) на міцелії. За типом конідіального спороношення мітоспорові гриби поділяються на два класи: *Hyphomycetes* та *Coelomycetes*. Третій клас (*Agonomycetes*) включає види, у циклі розвитку яких є лише міцелій та склероції.

У відділі є гриби, конідієносці яких виростають групами на міцелії та утворюють коремії, спородохії та ложа. В інших видів конідії формуються в спеціальних вмістилищах – пікнідах. Розподіл відділу на класи, порядки, родини та роди ґрунтується на особливостях будови органів нестатевого розмноження, розташування конідій, наявності пікнід, лож, перегородок в конідіях, особливостях будови септ і т. д. У інших представників відділу, що не відповідають цим вимогам, поділу класу на більш дрібні таксони не відбувається, У них конідіальне спороношення відсутнє та клас ділиться на роди та види.

На сьогодні існують принципово різні підходи до побудові систематики дейтеромицетів, тому таксони цих грибів прийнято називати формальними: формальний відділ, формальний клас, формальний порядок, формальна родина та формальний рід.

Відповідно до молекулярно-генетичної класифікації недосконалі або мітоспорові гриби включають три формальні класи:

- *Hyphomycetes* (Гіфоміцети);
- *Coelomycetes* (Целоміцети);
- *Agonomycetes* (Міцеліальні або Стерильні міцелії).

Формальний клас *Hyphomycetes* (Гіфоміцети)

До складу класу входить більшість недосконалих грибів. Вони широко поширені в природі та часто викликають масові захворювання рослин, псування кормів, продуктів харчування, лакофарбових покриттів старовинних витворів мистецтв, палива реактивних двигунів тощо. Грунтові гриби, наприклад, здійснюють процес мінералізації органічних залишків, оскільки мають набір ферментів (целюлазу, геміцелюлазу, лігніназу), здатних руйнувати клітковину. Гриби родів *Penicillium*, *Aspergillus*, *Trichoderma* продукують антибіотики, виявляють антагоністичні та гіперпаразитичні властивості. Антибіотики, що виробляються грибами, широко застосовуються в медицині та сільському господарстві. У боротьбі з фітопатогенами використовують чисті культури грибів-антагоністів та гіперпаразитів.

Міцелій у гіфоміцетів септований, добре розвинений. Розмноження здійснюється, переважно, конідіями. Конідієносці з конідіями розвиваються прямо на міцелії та виходять на поверхню субстрату поодинокі або пучками. Такі спороношення мають вигляд нальоту. Гіфоміцети відрізняються за різноманітністю форм, будовою, забарвленням конідієм (особливі спороутворювальні органи, що складаються з конідієносців з конідіями). Трофічні групи – сапротрофи та паразитні гриби.

Для класу деутеромицетів у наш час загальноприйнята система, запропонована Саккардо. В її основу покладено різноманітні форми конідіальних спороношень. Згідно цьому принципу всі деутеромицети поділяються на чотири порядки: *Hyphomycetales*, *Melanconiales*, *Sphaeropsidales*, *Myceliales*.

Формальний порядок *Hyphomycetales* (Гіфоміцети)

Гриби формального порядку *Hyphomycetales* мають найбільше практичне значення у класі *Hyphomycetes*. Вони частіше утворюють плямистості та гнилі. На відміну від розпливчастих плям, що викликають нижчі ооспорові гриби, гіфальні викликають плями з облямівками. Центральна частина плям світліша за периферичну, на них утворюються темно- або світлозабарвлений наліт міцелію зі спороношенням.

Конідіальне спороношення розвивається безпосередньо на грибниці або на міцеліальних стромах, які часто виступають на поверхню субстрату. Конідієносці можуть бути короткі або довгі, прості або розгалужені; конідії бувають одноклітинними або багатоклітинними, овальними, еліпсоїдними, безбарвними або забарвленими, ні тівидної чи іншої форми. За цими ознаками гіфоміцети поділяють на формальні родини: *Moniliaceae*, *Tuberculariaceae*, *Dematiaceae*.

Формальна родина *Moniliaceae* (Моніліальні)

Характерною особливістю грибів родини є наявність безбарвного міцелію, конідієносців та конідій. До монілієвих відносяться також гриби, у яких конідії можуть бути забарвлені, але міцелій і та конідієносці безбарвні. До таких представників належить, наприклад, *Aspergillus niger* V Tiegh. – конідієносці булавовидно-здуті на вершині з радіально розташованими стерігмами, на яких утворюються ланцюжки темнозабарвлених, майже чорних конідій. *Aspergillus niger* V Tiegh. – збудник чорної плісняви на насіння, рослинних рештках.

Рід *Monilia* (Монілія)

Конідії утворюються ланцюжками, які потім розпадаються на окремі конідії.

Вид *Monilia fructigena* Pers. – збудник моніліозу зерняткових плодкових культур. Ендогенний міцелій виступає на поверхню уражених тканин у вигляді щільних пучків (подушечок) гіф. Гіфи можуть розпадатися на оїдії, що формуються в ланцюжка – це конідіальна стадія гриба. При дозріванні ланцюжок розпадається на окремі конідії.

Інший представник роду *Monilia cinerea* Wop. є збудником сірої гнилі кісточкових. Навесні він викликає побуріння та засихання квіток, зав'язей, молодого листя, відмирання плодкових гілок та однорічних пагонів кісточкових дерев. У вологу погоду на уражених тканинах з'являються попелясто-сірі подушечки спороношення гриба (рис. 141).

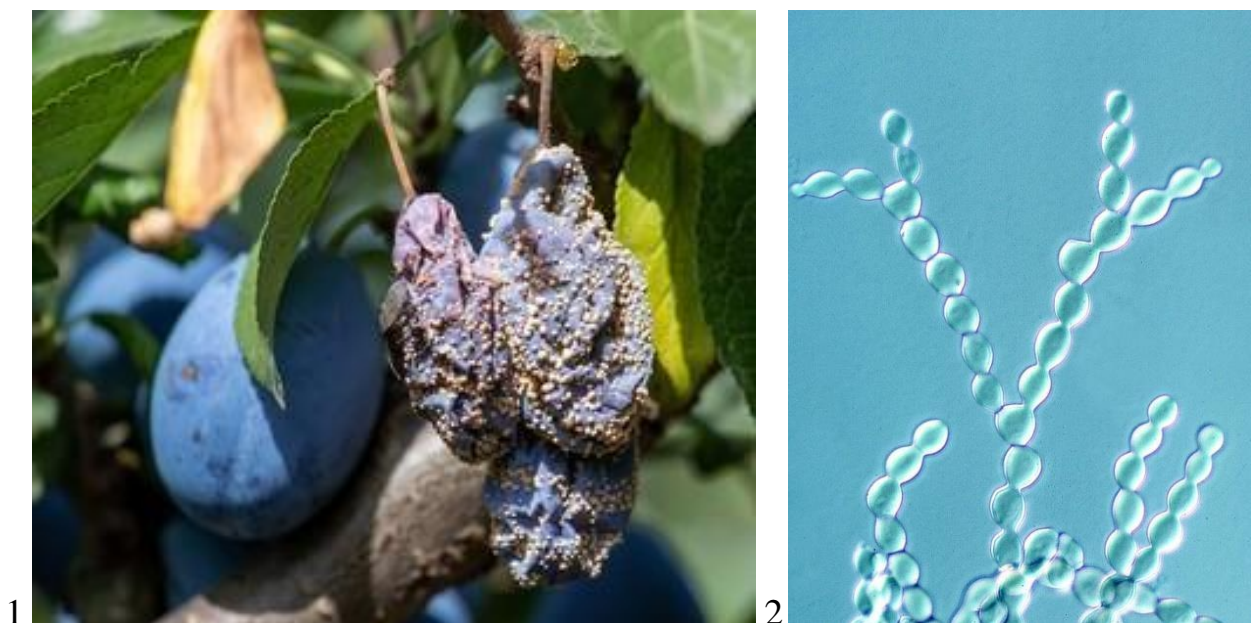


Рис. 141. *Monilia cinerea* Bon.:

1 – симптоми прояву моніліозу сливи; 2 – ланцюжок конідій

Збудник зимує в уражених органах рослин, переважно плодах, у вигляді міцелію (грибниці), який навесні утворює нове конідіальне спороношення. Конідії лимоноподібні, $9,5\text{--}12 \times 6\text{--}10$ мкм. Конідії інфікують переважно молоді дерева. Сприятливою для швидкого розвитку моніліозу навесні є прохолодна й волога погода під час цвітіння. Зараження відбувається під час цвітіння за допомогою вітру та комах. Конідії потрапляють на маточку квітки, а потім через квітконіжку – в гілку. Надалі моніліоз розвивається всередині гілки, дедалі глибше проникаючи у деревину.

Рід *Botrytis* (Ботрітіс)

Конідії еліптичні, конідієносці деревоподібно розгалужені.

Вид *Botrytis cinerea* Pers. – збудник сірої гнилі плодів, насіння, ягід, сіянців багатьох сільськогосподарських культур (вилягання).

Уражена тканина вкривається сірим повстятим нальотом грибниці та конідіального оливкового кольору спороношення. Міцелій гриба розвивається в широкому діапазоні температур (від 5 до 30 °С). Для проростання спор потрібна крапельно-рідка вода.

Конідії світлі, одноклітинні, еліпсоїдні. Конідієносці деревоподібно-розгалужені, гілочки на кінцях закруглені з короткими зубчиками (рис. 142).

Міцелій екзогенний, утворює добре розвинений. На поверхні якого формуються світлі, одноклітинні конідії у ланцюжках на

слаборозвинених конідієносцях. Види роду *Oidium* є конідіальними стадіями грибів *Sphaerotheca*, *Podosphaera* з класу *Euascomycetes*.

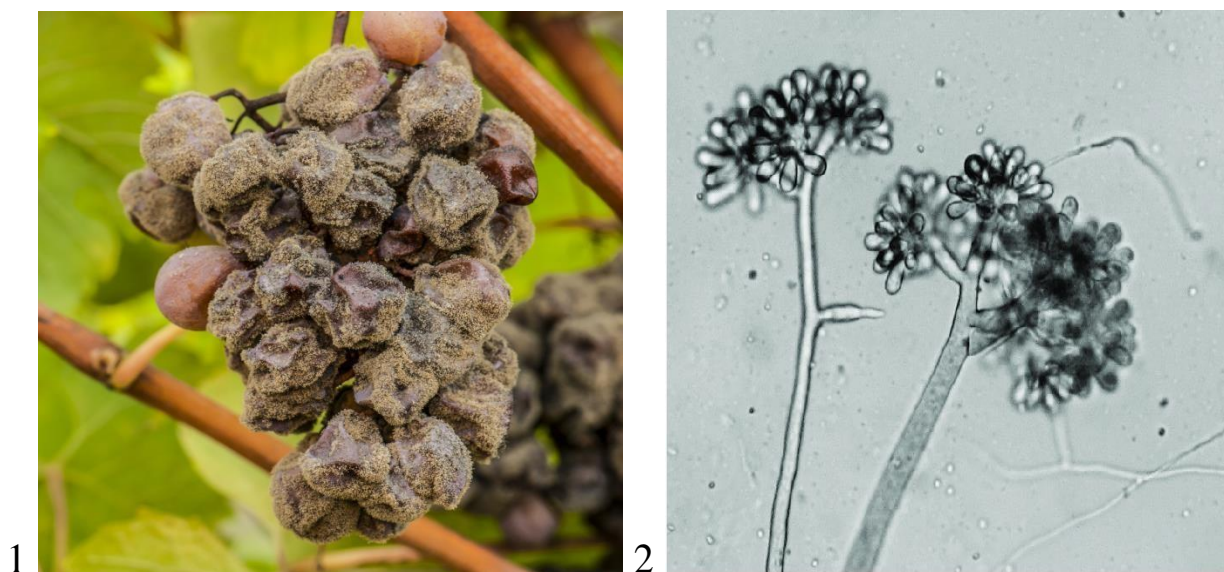


Рис. 142. *Botrytis cinerea* Pers.

1 – уражені ягоди винограду; 2 – конідієносець з конідіями

Рід *Oidium* (Оідіум)

Oidium moniliodes Link. – збудник борошнистої роси злаків (сумчаста стадія (теліоморфа) – *Blumeria graminis* (DC.) Speer). На листі, стеблах і рідше на колосках утворюється спочатку білий, при старінні – бурий борошнистосоросяний наліт грибниці.

Анаморфа гриба представлена одноклітинними, витягнутими конідієносцями, на яких виростають одноклітинні, безбарвні, бочкоподібні конідії розміром $25\text{--}30 \times 8\text{--}10$ мкм (рис. 143).

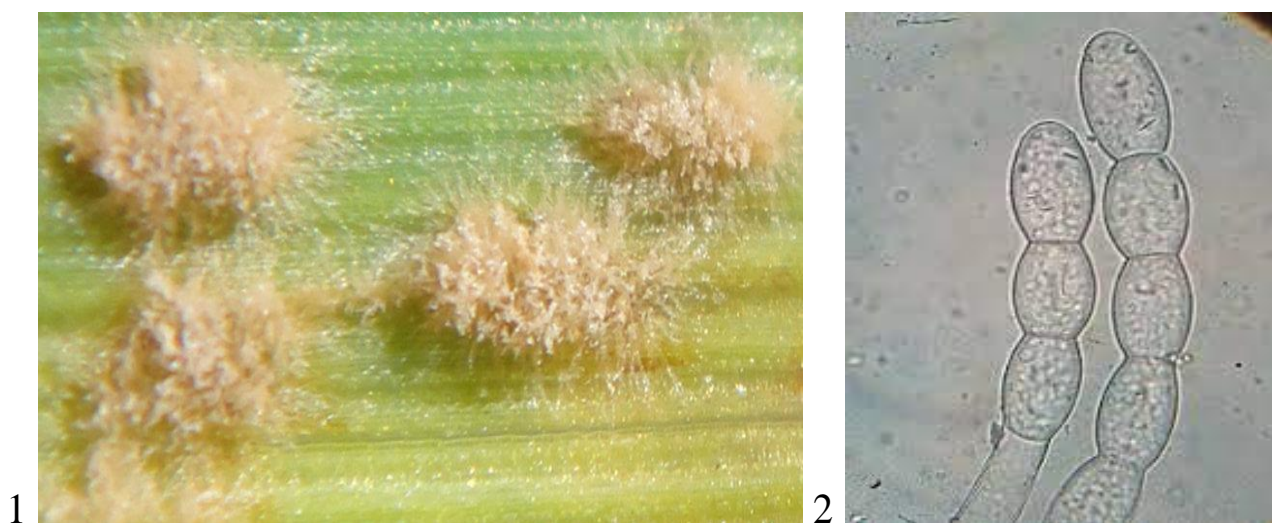


Рис. 143. *Oidium moniliodes* Link.:

1 – конідіальне спороношення збудника; 2 – ланцюжок конідій

Рід *Penicillium* (Пеніциліум)

Міцелій добре розвинений, безбарвний, багатоклітинний, розгалужений. Конідієносці у грибів роду у верхній частині утворюють пензлики різної складності. Конідії формуються в ланцюжках на стерігмах з подовженими фіалідами. Іноді конідієносці поєднуються в пучках – *кореміях*.

Представник *Penicillium glaucum* Fr. – збудник пліснявіння зерна та насіння зернових культур, що призводить до загибелі сходів та зниження густоти стояння рослин у полі. На уражених тканинах утворюється зелено-сизий наліт міцелію з пензликоподібними конідієносцями. На вершині яких верхівкові гілочки з метул несуть ланцюжки дрібних, округлих, безбарвних конідій діаметром 2–4 мкм (рис. 144).



Рис.144. *Penicillium glaucum* Fr.:

1 – конідієносець з конідіями; 2 – уражене насіння кукурудзи

Рід *Aspergillus* (Аспергілюс)

Конідії світлі, одноклітинні.

Види *Aspergillus* Link. викликають звичайну лійочну плісняву.

Грунтовий гриб утворює міцелій блакитно-зеленого кольору на насінні, плодах та коріннях рослин. Міцелій багатоклітинний, розгалужений з багатоядерними клітинами, що пронизує субстрат. Конідієносці кольорові, рідше жовті чи коричневі. Верхня частина конідієносця округла, що нагадує форму міхура. На міхуровій головці конідієносця розміщуються прапорцеподібні фіаліди, з вузької шийки якої виходять одноклітинні, в ланцюжок конідії (рис. 145).

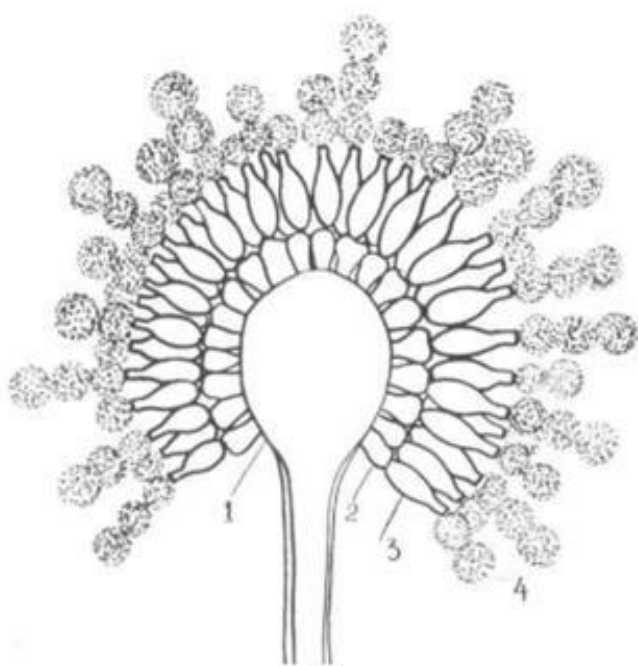


Рис.145. Рід *Aspergillus* spp.:

1 – верхівкове здуття конідієносця; 2 – стеригми першого порядку;
3 – стеригми другого ряду; 4 – конідії

На вершині ланцюжка розташовуються більш зрілі, округлі, одноклітинні конідії. При дозріванні конідії відокремлюються, розносяться вітром і в оптимальних умовах утворюють міцелій, що уражує рослини.

Рід *Verticillium* (Вертициліум)

Конідії дрібні. Конідієносці мутовчасто розгалужені.

Представник *Verticillium albo-atrum* Reink et Berth. – збудник трахеомікозного в'янення картоплі. Уражена рослина картоплі, спочатку в'яне, згодом на листках жовтіють краї, які переходять у світло-бурі плями з яскраво жовтою облямівкою. Листя засихає, опадає або звисає по стеблі вниз. На черешках і листках утворюється темно-сірий наліт грибниці. На зрізі стебла і кореня добре помітні пучки потемнілих судин. На сірому міцелії утворюються каламутні, розгалужені конідієносці, довжиною 100–800 мкм. На гілочках утворюються безбарвні, одноклітинні яйцевидно-довгасті конідії, часто з однією перегородкою. Вони безбарвні, розміром 6–12 × 3 мкм. Гриб утворює дрібні, майже чорні хламідоспори, які зберігаються у ґрунті або разом із грибницею – на рослинних рештках (рис. 146).

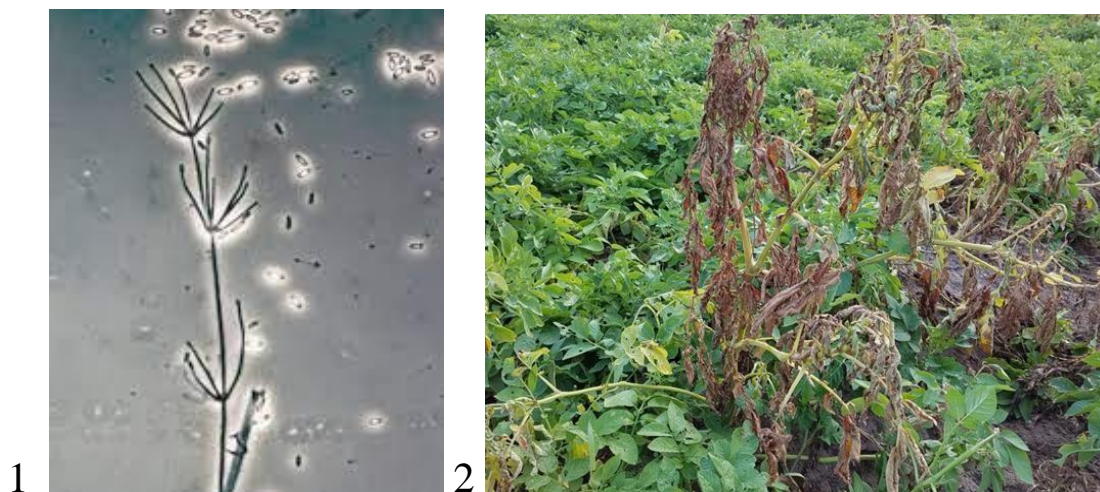


Рис. 146. *Verticillium albo-atrum* Reink et Berth.:

1 – мутовчасто розгалужений конідієносець;
2 – уражене бадилля картоплі

Рід *Trichoderma* (Триходерма)

Гриби роду мають гіперпаразитичні властивості, пригнічують розвиток багатьох мікроорганізмів. Деякі представники мають здатність прямого паразитування, виділяють ферменти та антибіотики, успішно конкурують за субстрат. Види триходерми пригнічують розвиток переважно ґрунтових фітопатогенів із родів *Fusarium*, *Pythium*, *Alternaria*, *Botrytis*, *Verticillium*.

Trichoderma viride (*lignorum*) Pers. – міцелій добре розвинений, багатоклітинний, спочатку білий, згодом зелений з жовтими ділянками. Конідієносці розгалужені, септовані. Фіаліди 8–14 × 2–3 мкм. Конідії дрібношипуваті, 3,5–4,5 мкм. Хламідоспори розміром до 14 мкм (рис. 147).

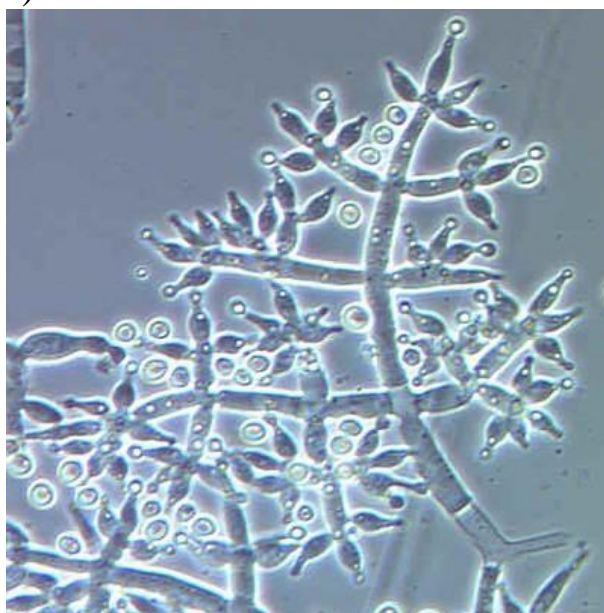


Рис. 147. Конідієносець з конідіями *Trichoderma viride* (*lignorum*) Pers.

Формальна родина *Dematiaceae* (Дематіаційні)

Характерною особливістю грибів родини є темно забарвлений міцелій, конідієносці та конідії оливкового, коричневого, бурого, чорного забарвлення. Винятком є види роду *Cercospora*, конідії яких можуть бути майже безбарвними, але міцелій та конідієносці залишаються темного кольору. До складу входять фітопатогенні види, що викликають небезпечні хвороби рослин.

Рід *Fusicladium* (Фузікладіум)

Конідієносці та конідії забарвлені. Конідії спочатку одноклітинні, а в подальшому двоклітинні, яйцеподібні, грушоподібні. Конідієносці короткі, з однією, двома перегородками.

Вид *Fusicladium dendriticum* Fukl. – викликає паршу яблуні на листі та плодах. Гриб є анаморфою сумчастої стадії гриба – *Venturia inaequalis* Wint. та викликає літнє ураження яблуні. Частіше уражується верхня сторона листа з утворенням округлих бурих плям із зелено-оливковим бархатистим нальотом спороношення. На плодах паршу проявляється у вигляді плям з вузькою облямівкою, темно-оливковим бархатистим нальотом.

Міцелій гриба ендогенний, оливковий, що розвивається під кутикулою. Конідієносці бурі, короткі, що звужуються до вершини. На вершині конідієносців розташовуються грушоподібні або булавоподібні, жовтувато-зелені, одноклітинні або з однією перегородкою конідії, розміром 20 – 30 × 6 – 9 мкм (рис. 148).

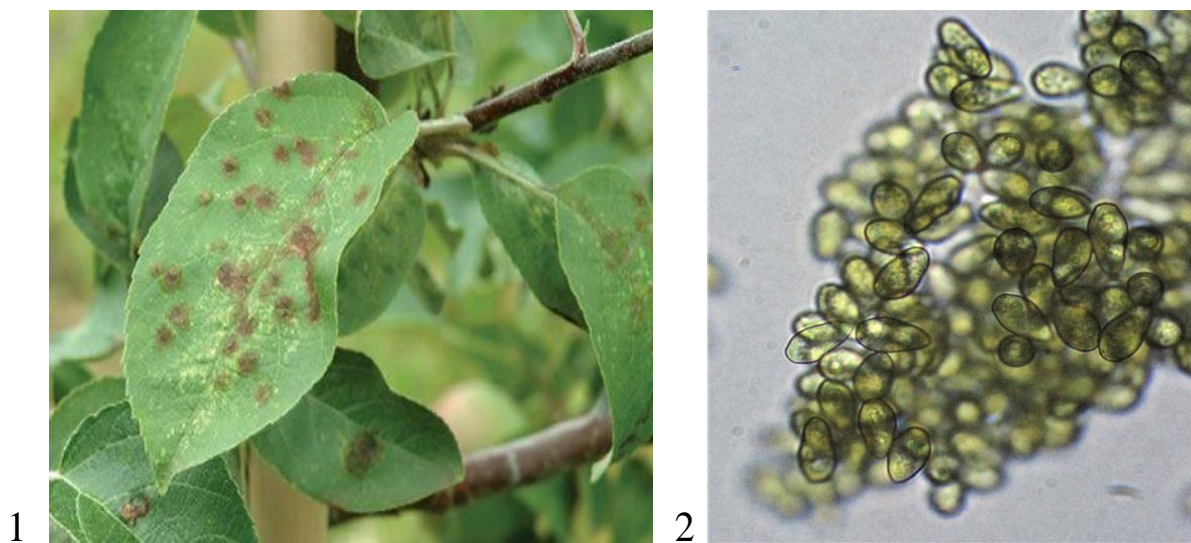


Рис. 148. *Fusicladium dendriticum* Fukl.

1 – симптоми прояву парші на яблуні; 2 – конідії збудника
Рід *Cladosporium* (Кладоспорвум)

Конідії одноклітинні або з 1–4 перегородками, овальні, зворотньоайцеподібні. Конідієносці розгалужені у вигляді пучків.

Представник *Cladosporium fulvum* Cooke. – збудник бурої плямистості листків томатів. На уражених листях томатів утворюється рясний, поверхневий темний міцелій, особливо при масовій колонізації рослин попелицями. На виділеннях комах добре розвиваються гриби цього роду, утворюючи багатоклітинну грибницю з пучками конідієносців. Знижується інтенсивність асиміляції у листя, термін дозрівання скорочується та рослини томатів передчасно всихають. Конідієносці темно-оливкові або бурі з циліндричними, округлими конідіями. Конідії, розміром 12–28 × 6–7 мкм, оливкові або брудно-коричневі з 1–4 перегородками (рис. 149).



Рис. 149. *Cladosporium fulvum* Cooke.:

1 – уражене листя томату; 2 – конідієносець з конідіями збудника

Рід *Macrosporium* (Макроспоріум)

Конідії темнозбарвлені, булавоподібні, з довгим придатком, з 7–8 поперечними та 1–3 поздовжніми перегородками.

Вид *Macrosporium solani* Ell. et Mart. – збудник макроспоріозу або бурої концентричної плямистості листя картоплі, томатів, перцю, баклажанів. На листі утворюються концентричні, великі, округлі коричневі плями з ледь помітним чорним нальотом. На плодах з'являються вдавлені плями з чорним бархатистим нальотом спороношення. Грибниця розташовується в тканинах рослини, а на поверхні утворюються конідієносці з конідіями. Вони темнозбарвлені, великі, довгасті, булавоподібні з кількома поздовжніми та поперечними перегородками (рис. 150).

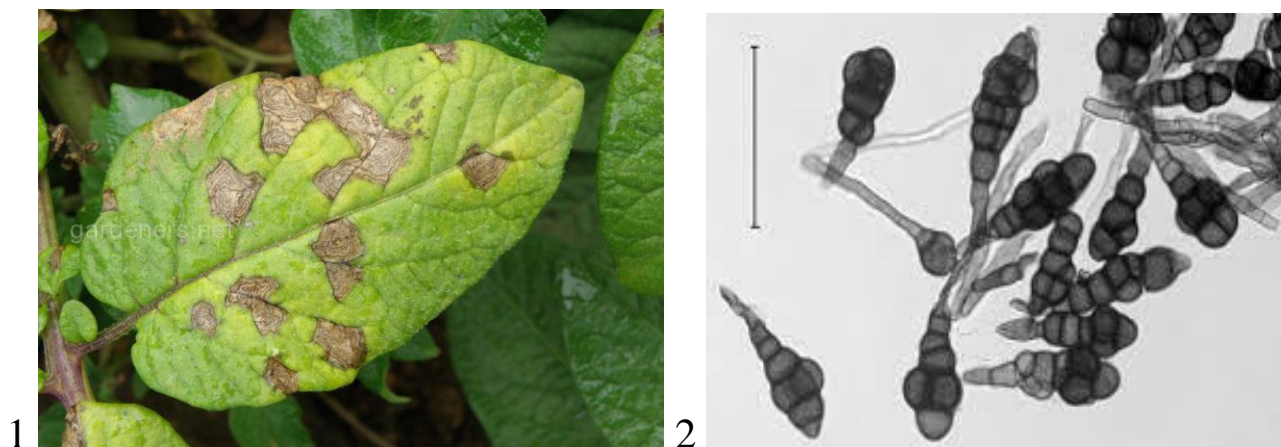


Рис. 150. *Macrosporium solani* Ell. et Mart.

1 – симптоми хвороби на листі картоплі; 2 – конідії збудника

Рід *Alternaria* (Альтернарія)

Конідії оливково-бурі, в ланцюжках, зворотньобулавоподібні з 3–8 поперечними та 1–2 поздовжніми перегородками. Конідієносці короткі, зібрані в купки.

Представник *Alternaria brassicae* Sacc. – збудник чорної плямистості або альтернаріозу капусти. Епіфітна мікрофлора – мікроорганізми, що розвиваються на поверхні рослин. Насіння уражує як факультативний паразит, викликаючи «чорний зародок». Конідії у гриба розташовуються ланцюжком. Вони великі, оливково-бурі, булавоподібної форми з 3–8 повздовжніми та 7–10 поперечними перегородками. Конідієносці прості, короткі, темнозабарвлені, зібрані в пучки або поодинокі (рис. 151).



Рис. 151. *Alternaria brassicae* Sacc.:

1 – уражене листя капусти; 2 – конідії збудника

Рід *Cercospora* (Церкоспора)

Міцелій у грибів цього роду забарвлений, розташовується в міжклітинному просторі уражених тканин. Конідії світлозабарвлені, з багаточисленними перегородками.

Вид *Cercospora beticola* Sacc. – збудник церкоспорозу цукрових та столових буряків. На ураженому листі утворюються округлі світло-бурі з червоно-бурою облямівкою, дрібні плями. розміром 2–3 мм в діаметрі. На стеблах – довгасті, вдавлені плями зі спороношенням. Конідієносці оливкові або коричневі, колінчасто-вигнуті, спочатку поодинокі, згодом – у вигляді пучків. Конідії світло-забарвлені або майже безбарвні, веретеноподібні, голкоподібні, видовжені з 3–5 перегородками (рис. 152).

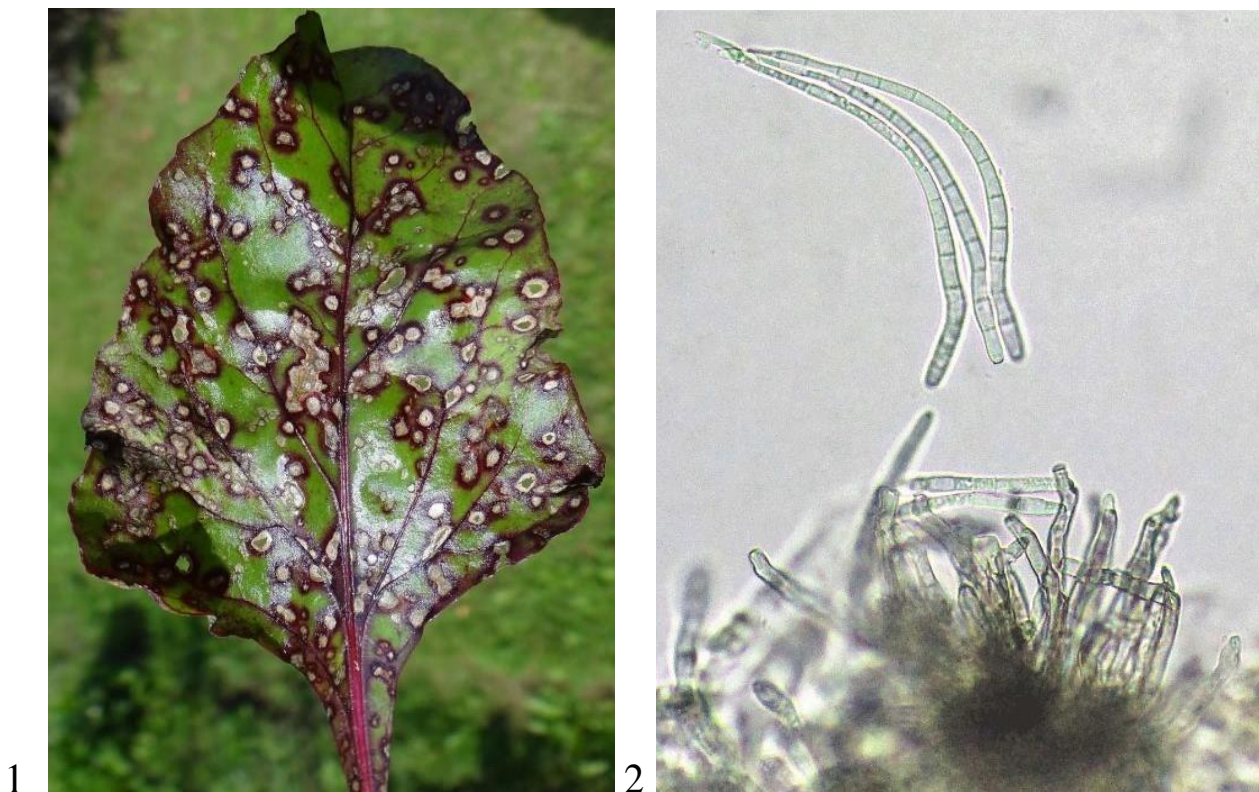


Рис. 152. *Cercospora beticola* Sacc.

1 – уражене листя буряку; 2 – конідієносці з конідіями збудника

Рід *Clasterosporium* (Кластероспоріум)

Конідії забарвлені з декількома перегородками.

Представник *Clasterosporium carophilum* Adern. – збудник кластероспоріозу або дірчастої плямистості кісточкових плодкових культур. Уражаються листя, молоді пагони, бруньки, ягоди. На листі з'являються округлі 2–5 мм світло-коричневі плями з червоно-бурою або малиноюю облямівкою. Плями випадають та на листі залишаються отвори з червоно-бурою облямівкою.

На пагонах та бруньках утворюються оранжево-червоні плями зі світлим центром. Плями тріскаються та з них виділяється світло-жовта або чорно-бура камідь, що застигає на пагонах. На плодах – дрібні пурпурові вдавлені виразки. Камідь витікає з плям – виразок і плоди

стають однобокими. На нижній стороні листя з'являється конідіальне спороношення збудника. Зимуює патоген на уражених органах дерев грибноцею та конідіями. Останні добре зберігаються під покривом каміди. Конідієносці короткі, колінчасті, жовто-бурі. Конідії видовженояйцеподібні, з 1–7 перегородками спочатку безбарвні, а потім жовто-бурі, розміром $23\text{--}65 \times 10\text{--}18$ мкм (рис. 153).

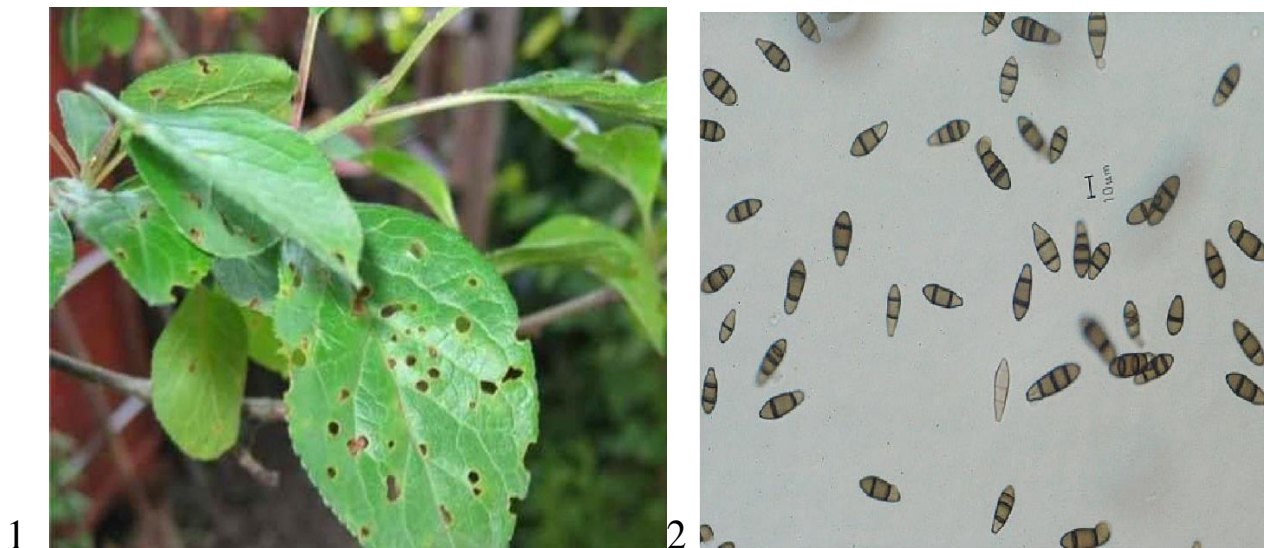


Рис. 153. *Clasterosporium carpophilum* Adern.

1 – уражене листя сливи; 2 – конідії збудника

Формальна родина *Tuberculariaceae* (Туберкулярійні)

У грибів родини конідіальне спороношення представлене у вигляді подушечок, які рано з'являються на поверхні субстрату та поверхнево розвиваються. Конідіальні подушечки драглисті, воскові, м'які, яскравозабарвлені. Конідії різного забарвлення, різної форми і будови. Трофічні групи таких грибів сапротрофи та паразитичні гриби. Найбільш шкідливі патогени відносяться до родів *Fusarium* (Фузаріум) та *Tubercularia* (Туберкулярія).

Рід *Tubercularia* (Туберкулярія)

Конідії світлі, одноклітинні.

Представник роду *Tubercularia vulgaris* Tode – збудник всихання та відмирання гілок смородини, вишні, пагонів берези. На уражених гілках утворюються яскраві, червоні конідіальні подушечки, що виступають через розрив кори. Конідії одноклітинні, світлі, яйцеподібноциліндричні. Конідієносці прості (рис. 154).



Рис.154. *Tubercularia vulgaris* Tode

1 – уражена гілка вишні; 2 – конідії збудника

Рід *Fusarium* (Фузаріум)

Конідіальне спороношення роду дуже різноманітне за морфологією конідій та за способом їх утворення. Фузаріуми можуть утворювати макро– та мікроконідії. Форма мікроконідій буває серповидною, веретеносерпоподібною з різним ступенем вигнутості. Макроконідії утворюються на простих або розгалужених конідієносцях, звичайно зібраних в *спородохії* або *піоноти*.

Спородохії – подушечки, вкриті зверху короткими конідієносцями, а знизу утворені більш або менш щільним плетенхіматичним сплетінням гіф. Макроконідії дають слизові скупчення. У різних видів в масі вони можуть бути забарвлені в оранжевий, лососевий, синій або фіолетовий тони.

Піоноти відрізняються більш рихлим сплетінням гіф, які не мають плектенхіматичного характеру. Забарвлення піонот таке ж саме.

В результаті досліджень В. Й. Білай (1955) запропоновано нову систематику цього роду, відповідно до якої рід *Fusarium* представлений 9 секціями, 26 видами та 29 різновидностями. Особливо багато патогенних форм містить *Fusarium oxysporum* Schl., серед яких: *f. vasinfectum*, – збудник фузаріозного в'янення бавовника, *f. pisi* – гороху, *f. niveum* – кавунів, *f. conglutinans* – капусти тощо.

Fusarium graminearum Schw. – фузаріоз колосу пшениці та фузаріоз качанів кукурудзи. Патоген може також уражувати коріння сходів, стебла та листя пшениці, ячменю, жита, волоті рису. На уражених колосках біліють колоскові лусочки. На стрижні колосу утворюється рожевий або оранжево-червоний наліт міцелію із спороношенням. Зерно стає щуплим, зморщеним, втрачає блиск і іноді набуває рожевого відтінку. Насіння не проростає або дає слабкі сходи.

Уражене зерно злакових містить токсини збудника, що викликають отруєння у птахів, свиней, великої рогатої худоби, а також отруєння у людини («п'яний хліб»). Грибниця патогена добре розвинена, багатоклітинна. Мікроконідії – одноклітинні, безбарвні, трохи зігнуті. Макроконідії великі веретеноподібні, серповидні, звужені до кінця, з ніжкою, з 3–5 перегородками, безбарвні. Розмір макроконідій – $8-72 \times 3-6$ мкм. Забарвлення спороношень у масі – біло-рожеве або пурпурно-червоне (рис. 155).

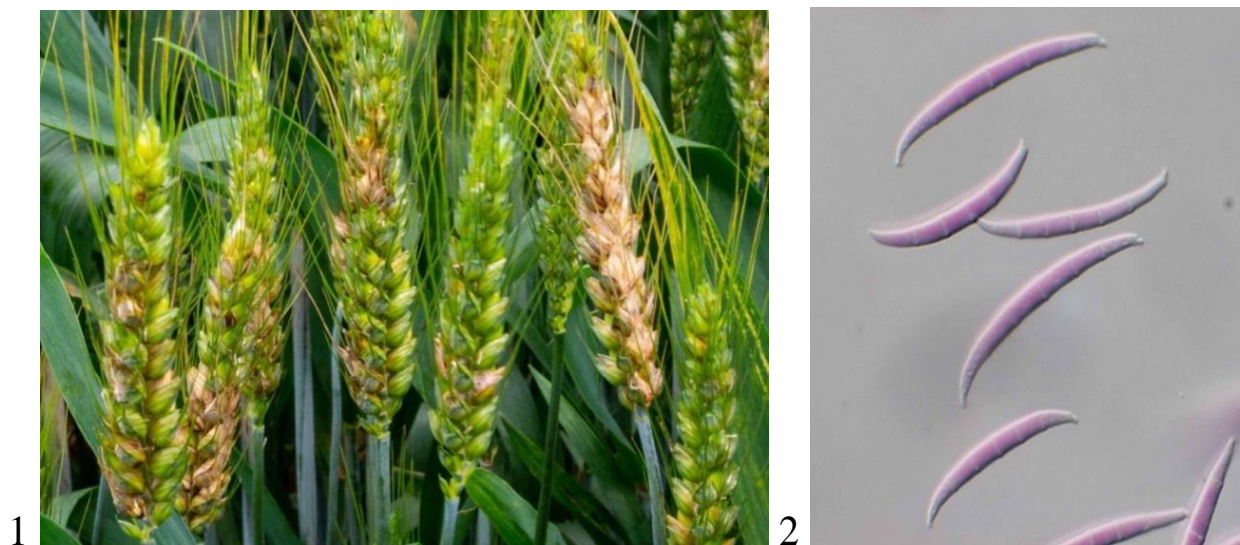


Рис. 155. *Fusarium graminearum* Schw.

1 – уражений колос; 2 – конідії збудника

Формальний клас *Coelomycetes* (Целоміцети)

Розмноження грибів класу здійснюється *конідіями*. Однак конідії з конідієносцями утворюються не на міцелії, а в особливих спороутворюючих органах – *конідіомах*. Найпростіша конідіома є спеціалізованою вертикально зростаючою гіфою міцелію, що відокремлює конідії (характерна для грибів формального класу *Hymenomycetes* – гіфоміцети). Еволюція конідіом йшла шляхом ускладнення розгалуження конідієносців. Вони стали мутовчастими, дихотомічно розгалуженими, симподіальними і т. д. В результаті на одному конідієносці формується велика кількість конідій. З'явилися конідіоми типу *коремій*, *спородохій* (характерні для грибів формальної родини *Tuberculariaceae* – туберкулярієві) та *лож* і *пикнід* (гриби формального класу *Coelomycetes* – Целоміцети).

Особливості будови конідій та конідіом були покладені в основу класифікації целоміцетів. Термін «целоміцети» означає, що конідіальне спороношення формується всередині порожнини,

утвореної гіфами гриба, тканинами рослини–господаря або комбінацією цих структур.

До класу входять два формальні порядки: *Melanconiales* та *Sphaeropsidales*.

Порядок *Melanconiales* (Меланконієві)

У грибів порядку конідієносці зібрані разом у основі, що має вигляд горбика, подушечки або диска. Це спороношення називають конідіальним ложем. Воно занурене у субстрат, а зверху прикрите кутикулою, епідермісом чи перидермою рослини–господаря. Після дозрівання конідій прикриття розривається та конідії зі слизом виступають назовні. Ложа зі спороношенням мають вигляд *виразки* на поверхні ураженої тканини. Викликають плямистості та антракнози з глибокими виразками на плодах, гілках та стеблах.

Формальна родина *Melanconiaceae* (Меланконієві)

У родині об'єднані однорідні за морфологічними, біологічними властивостями гриби, що викликають однотипні захворювання під назвою антракнози. Анаморфи представлені конідіями на коротких конідієносцях у спеціальних конідіальних ложах. Вони виступають на поверхню субстрату у вигляді плоских або опуклих подушечок. Ложе має щетинки або вони відсутні. Найцікавіші з погляду фітопатології види представлені у наступних родах – *Colletotrichum*, *Marssonina*, *Gloeosporium*.

Рід *Colletotrichum* (Колетотріхум)

Конідіальне ложе по краях з м'якими темними щетинками. Представники роду викликають антракнози гарбузових, льону, квасолі, томатів та інших культур.

Представник *Colletotrichum lagenarium* (Pass) Ell. Et Hal. викликає антракноз гарбузових культур. На листках, плодах, шкірці утворюються округлі, розпливчасті, жовті або бурі плями. Уражена тканина частково випадає, утворюючи отвори. На стеблах плями буро-жовті або світло-коричневі, вдавнені, довгасті. На плодах плями поглиблюються та перетворюються на виразки коричневого кольору з рожевими спорокупками всередині. Пізніше виразки темніють на яких утворюються мікросклероції. Конідієносці короткі, розташовані купкою, з країв конідіального ложа знаходяться темні щетинки. Характерна ознака лож гриба – бурі щетинки з потовщеннями до

основи та загостреними верхніми кінцями. Конідії одноклітинні, безбарвні еліптичні, серповидні, циліндричні розміром $11,5\text{--}20 \times 3,5\text{--}6,5$ мкм (рис. 156).

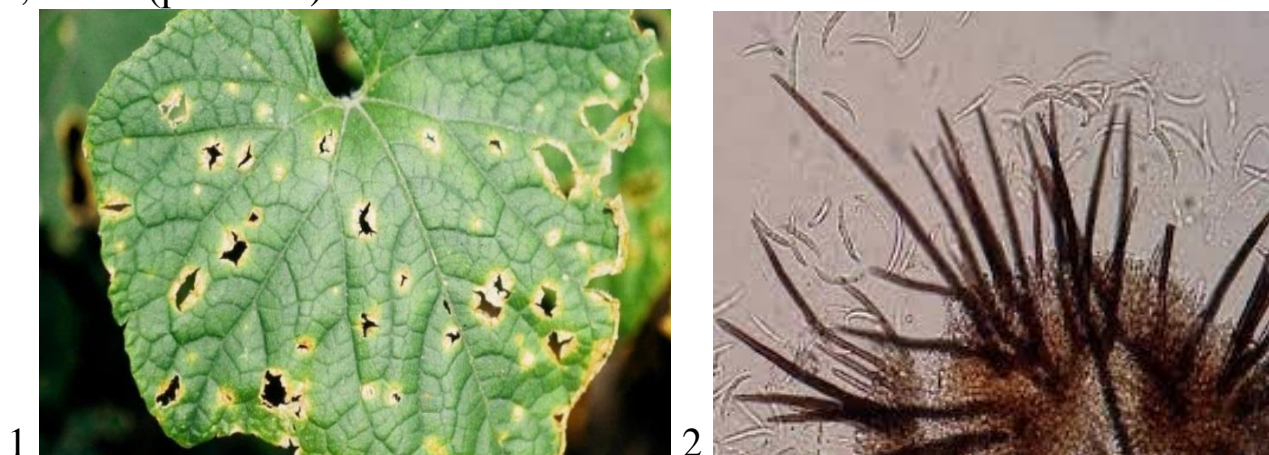


Рис. 156. *Colletotrichum lagenarium* (Pass) Ell. Et Hal.:
1 – уражений лист огірка; 2 – конідиальне ложе із щетинками

Рід *Marssonina* (Марсоніна)

Конідії світлі, двоклітинні. Верхня клітина конідії клювовидно-загострена, злегка вигнута, нижня – циліндрична.

Marssonina potentillae (Desm) Magn. *f. fragaria* (Lib.) Ohl. – збудник бурої плямистості листя суниці. Уражуються листя, на яких утворюються великі пурпурові, а потім бурі плями. На верхньому боці листа з'являються чорні подушечки – конідиальні ложа, часто прикриті епідермісом. Конідії $16\text{--}28 \times 5\text{--}7$ мкм безбарвні двоклітинні загострені з вигнутою верхньою клітиною та циліндричною нижньою, що нагадує «садовий ніж» (рис. 157).

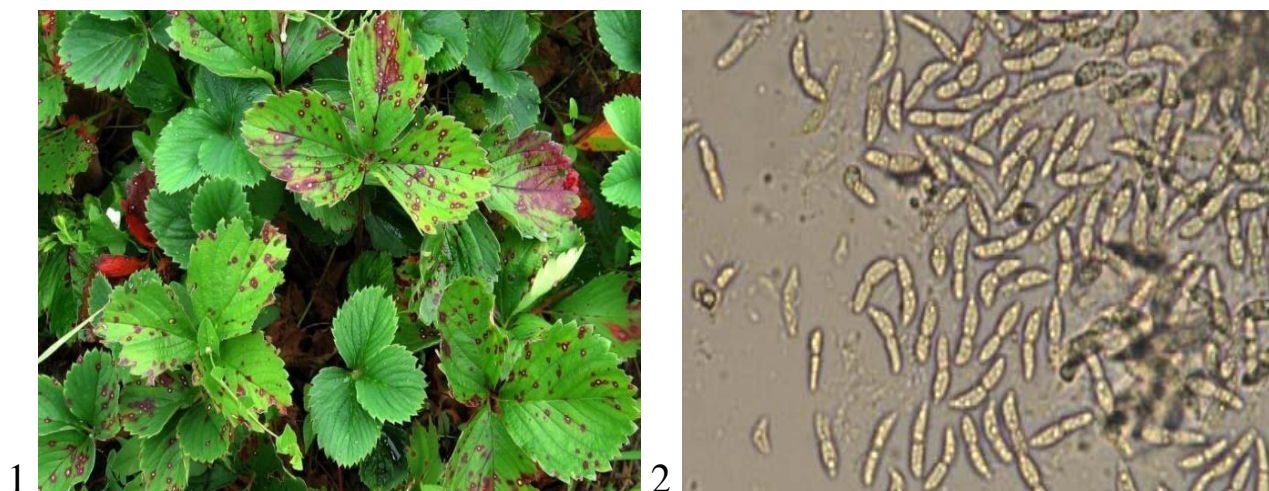


Рис. 157. *Marssonina potentillae* (Desm) Magn. *f. fragaria* (Lib.) Ohl.:
1 – уражені кущі суниці; 2 – конідії збудника

Рід *Gloeosporium* (Глеоспоріум)

Конідії світлі, одноклітинні, ложе без щетинок.

Представник *Gloeosporium ampelophagum* Sacc. – збудник антракнозу винограду. Грибниця спочатку безбарвна, пізніше буріє, що знаходиться в міжклітинниках рослин. На епідермісі ураженої тканини утворюються дрібні сіруваті подушечки – ложа з конідиеносцями, конідія. Конідії яйцеподібні, світлі, одноклітинні, довгасті $3-5 \times 2,5-3,5$ мкм. Короткі конідиеносці утворюються в сірих подушечках-ложах без щетинок. У ложах міститься слиз. При випаданні опадів слиз набухає та з крапельками дощу чи роси конідії розносяться на інші рослини (рис. 158).

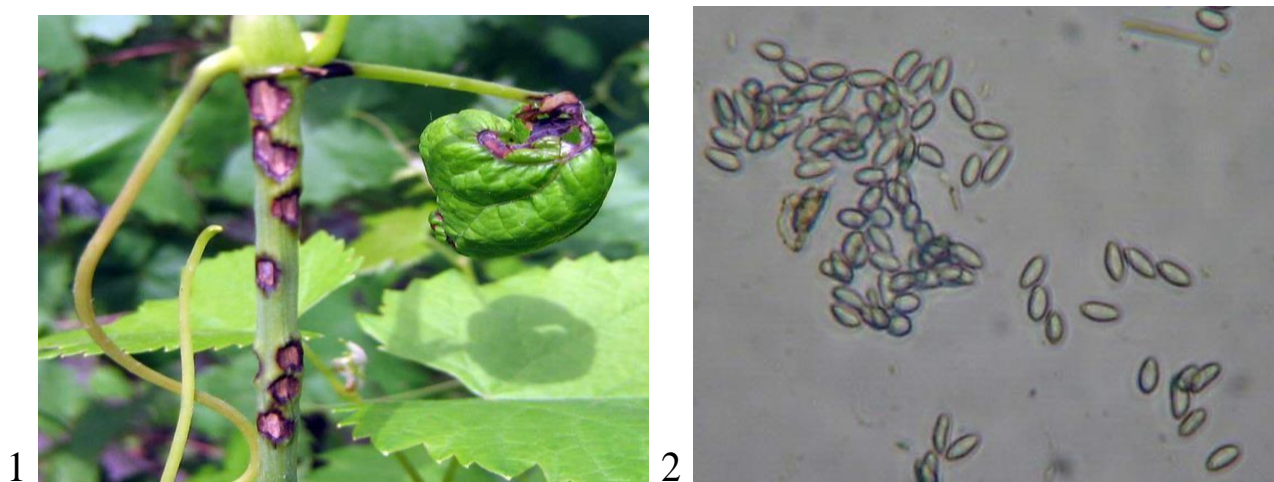


Рис. 158. *Gloeosporium ampelophagum* Sacc.:

1 – уражена листя та лоза винограду; 2 – конідії збудника

Формальний порядок *Sphaeropsidales* (Сферопсидні, або Пікнідіальні)

У представників цього порядку конідії утворюються в пікнідах, які мають кулясту або грушоподібну форму. Конідії в пікнідах занурені в слиз і виходять назовні при набуханні. Поділ грибів на родини відбувається в залежності від зовнішнього вигляду пікнід, їх форми, кольору, консистенції та інших особливостей, а на роди – від анатомо-морфологічної будови пікнід та конідій. Типи прояву хвороб, що викликаються паразитичними грибами: плямистості, в'янення уражених органів, «відьмині мітли», кореневі гнилі, махровість квітів. Гриби розподілені на чотири родини, з яких практичне значення мають представники двох: *Sphaeropsidaceae* та *Nectrioidaceae*.

Родина *Sphaeropsidaceae* (Сферопсидальні)

Гриби родини відрізняються будовою, формою та забарвленням конідій, які утворюються у спеціальних вмістилищах – *пикнідах*. Вони добре розвинені, мають чорну, буру чи яскраво забарвлену оболонку. Розташовуються на поверхні або занурені в строму. На вершині вмістилища є пори для виходу пікноспор, які склеєні слизом. Прості конідиєносці радіально розташовуються на внутрішній поверхні оболонки пікнід. На них виростають кулясті, нитчасті, одноклітинні, з перегородками, безбарвні або забарвлені пікноспори.

Рід *Phoma* (Фома)

Пікніди кулясті, еліпсоїдні, занурені в субстрат або виступають. Конідії безбарвні, довгасті, одноклітинні, виходять зі слизом у вигляді стрічки. Конідиєносці прості, короткі.

Вид *Phoma betae* Frank – збудник фомозу та коренеїду цукрових буряків. Фомоз рослин або зональна плямистість проявляється в вигляді округлих, великих, жовтих або світлобурих некротичних плям з концентричними зонами. При розростанні плями зливаються, на яких з'являються великі, темнокоричневі зони. На поверхні плям добре помітні чорні крапки – пікніди. У пікнідах багато одноклітинних, безбарвних пікноспор розміром $5-7 \times 3-4$ мкм (рис. 159).

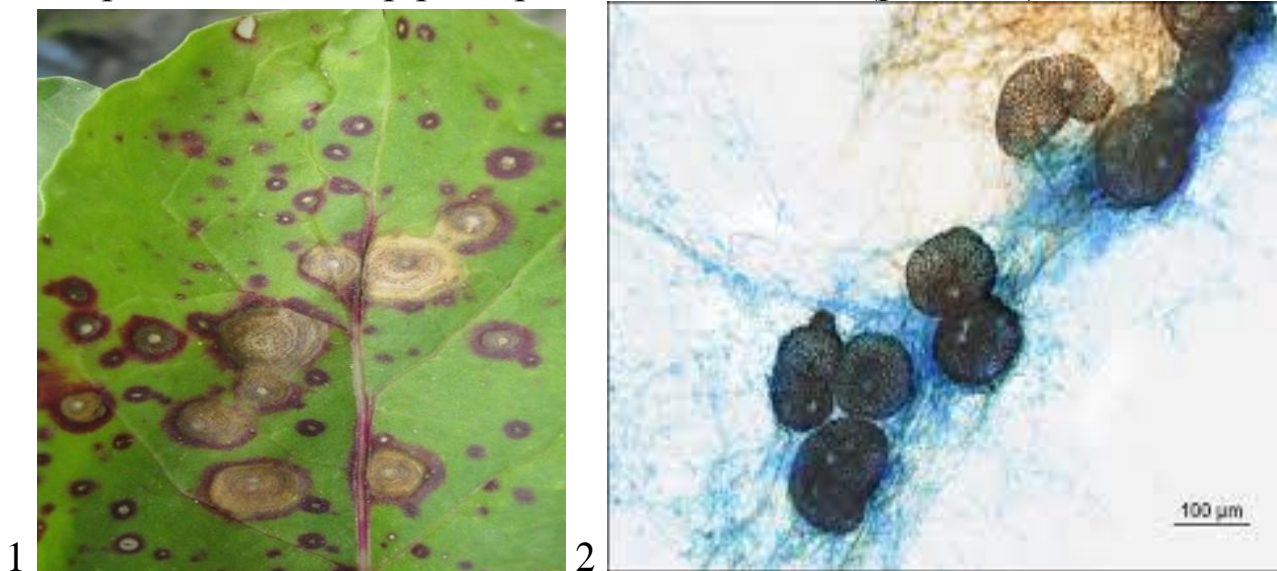


Рис. 159. *Phoma betae* Frank

1 – уражене листя буряку; 2 – пікніди з пікноспорами збудника

Коренеїд – хвороба проростків буряків до фази другої пари справжніх листочків. У проростків загнивають корінець та підсім'ядольне коліно. На уражених органах рослин утворюється кільцеподібне перехват із почорнілою тканиною, що загнила. Захворювання викликає близько 100 видів грибів, серед яких є гриби роду *Phoma*.

Рід *Ascochyta* (Аскохіта)

Пікніди кулясті або плескаті з округлим отвором – порусом. Конідії у грибів роду різноманітні за формою: від циліндричних до веретеноподібних, прямі або вигнуті, спочатку одноклітинні, а потім двоклітинні, іноді триклітинні, безбарвні або з дуже слабким забарвленням. Патогени викликають аскохітози на бобових, розанових, пасльонових та інших сільськогосподарських культурах. Хвороба супроводжується утворенням плямистостей на різних частинах рослин.

Вид *Ascochyta pisi* Lib. та *Ascochyta pinodes* L. K. Jones – збудники аскохітозу гороху. На листі спочатку жовті, потім бурі плями з чорними крапками пікнідами. На стеблах утворюються того ж кольору витягнуті плями. Хворе насіння стає щуплим та на ньому з'являються коричневі плями з чорними пікнідами. Пікноспори безбарвні, двоклітинні, розміром $15\text{--}20 \times 2\text{--}6$ мкм (рис. 160).

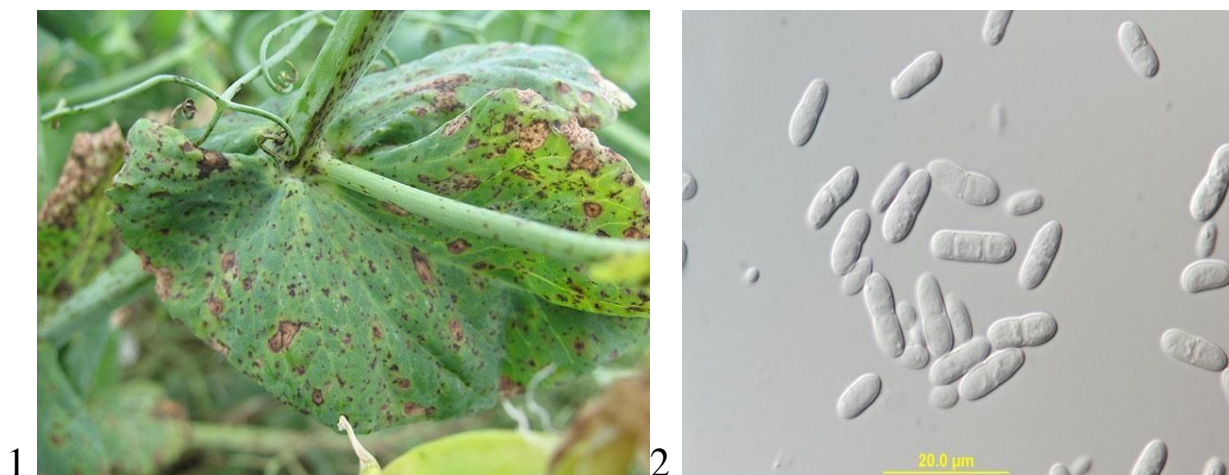


Рис. 160. *Ascochyta pisi* Lib.

1 – уражене листя гороху; 2 – пікноспори збудника

Вид *Ascochyta cucumeris* Fautr. et Roum. – збудник аскохітозу багатьох гарбузових культур: огірка, кавунів, гарбуза. Гриб уражує стебла, листя, плоди, на яких утворюються плями та виразки. Продуктивність пікноспор різко зростає при коливанні температур від 10 до 32 С та відносної вологості – 80 – 100 %. Найчастіше такі умови створюються у теплицях. У повітрі міститься величезна кількість конідій, які заражають рослини. Пікноспори яйцеподібні або довгасті, розміром $12\text{--}25 \times 3,5\text{--}7$ мкм (рис. 161).

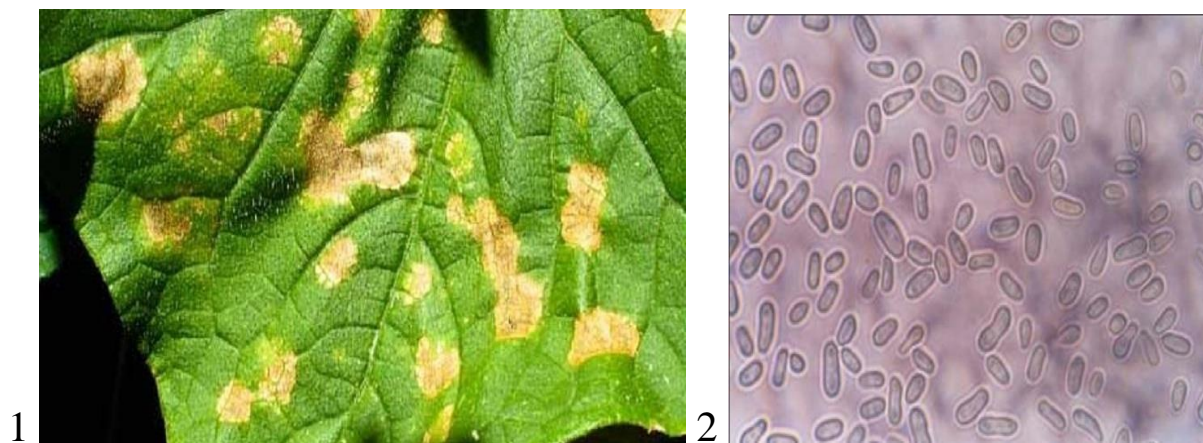


Рис. 161. *Ascochyta cucumeris* Fautr. et Roum.:
1 – уражений лист огірка; 2 – пікноспори збудника

Рід *Septoria* (Септорія)

Конідії у грибів багатоклітинні, ниткоподібні або циліндричні, забарвлені.

Вид *Septoria piricola* Desm. – збудник септоріозу або білої плямистості листя груші. На уражених органах утворюються дрібні округлі сіруваті плями з вузькою, темно-бурою облямівкою з чорними крапками – *пікнідами* патогена. Вони світло-бурі, майже кулясті, з вивідним отвором на вершині, що формуються з обох сторін листа. Пікноспори світло-оливкові, ниткоподібні, з двома поперечними перегородками вигнуті, розміром $46\text{--}60 \times 3,5$ мкм (рис. 162).

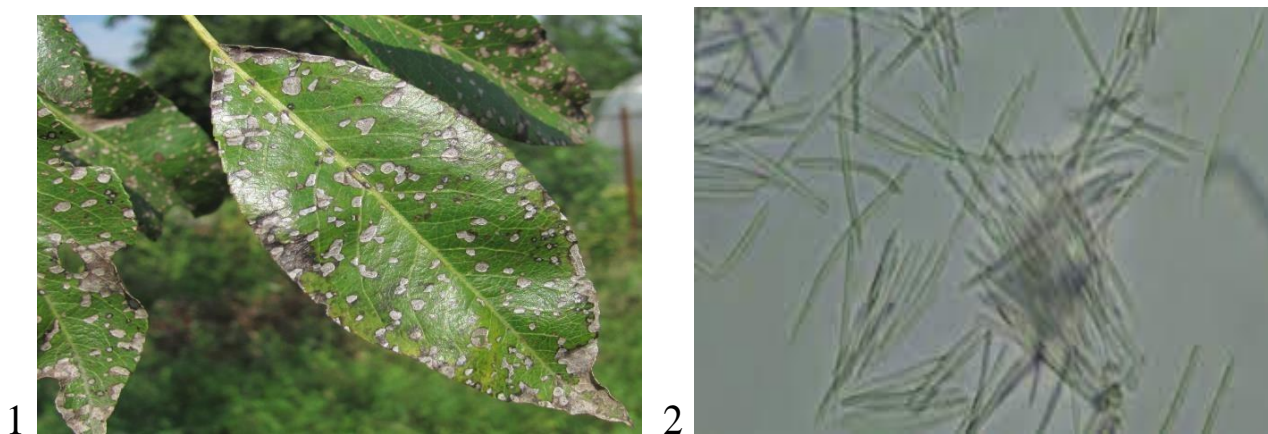


Рис. 162. *Septoria piricola* Desm.
1 – уражений лист груші; 2 – пікноспори збудника

Вид *Septoria lycopersici* Speg. – збудник септоріозу або білої плямистості листя томатів. Спочатку на нижньому боці листків утворюються дрібні брудно-білі з темно-бурою олямівкою плями. Згодом вони зливаються та на них утворюються темні крапки – *пікніди*.

Листя буріє, скручується та опадає. Пікніди кулясті, чорні з широким продихом, діаметром 100–160 мкм. Пікноспори безбарвні, ниткоподібноциліндричні, з одного кінця злегка вигнуті, мають 3–11 перегородок, розміром 32–130 × 1,5–3 мкм (рис. 163).

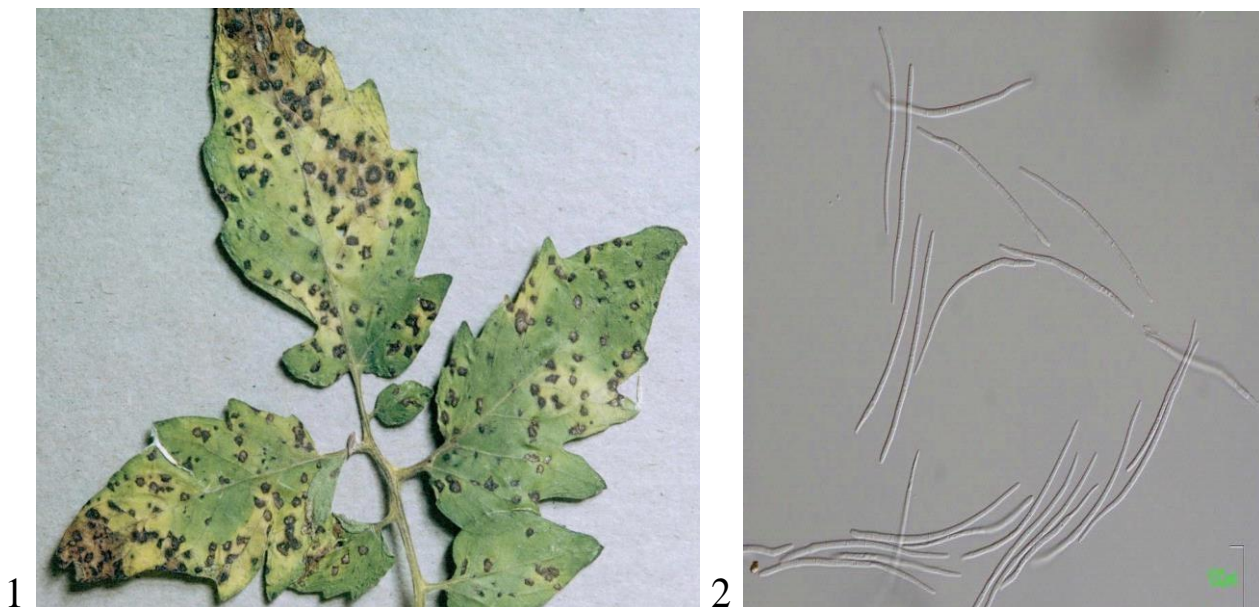


Рис.163. *Septoria lycopersici* Speg.

1 – уражене листя томатів; 2 – пікноспори збудника

Формальна родина Nectrioidaceae (Нектрієподібні)

Живуть, як сапротрофи або паразити. Серед грибів родини зустрічаються представники, які є конідіальною стадією сумчастих грибів, а в інших – ще не доведено існування відповідної теліоморфи. Основний рід родини – *Polystigmia*.

Рід *Polystigmia* (Полістігміна)

Пікніди занурені в яскраво-червоні строми. Пікноспори тонкі, вигнуті, голкоподібні.

Вид *Polystigmia rubra* Sacc. – збудник полістигмозу або червоної плямистості листя сливи. У другій половині літа на листі з'являються подушечкоподібні світло-червоні плями. Вони стають опуклими, лаковими, а навесні – чорними. На плямах гриб утворює міцелій у вигляді строми з пікнідами та пікноспорами. Пікніди дрібні, пікноспори голкоподібні, безбарвні розміром 25 × 3 км. Вони не викликають заражень, але забезпечують статевий процес, у якого виникає сумчаста стадія – *Polystigma rubrum* D.C. (рис. 164).

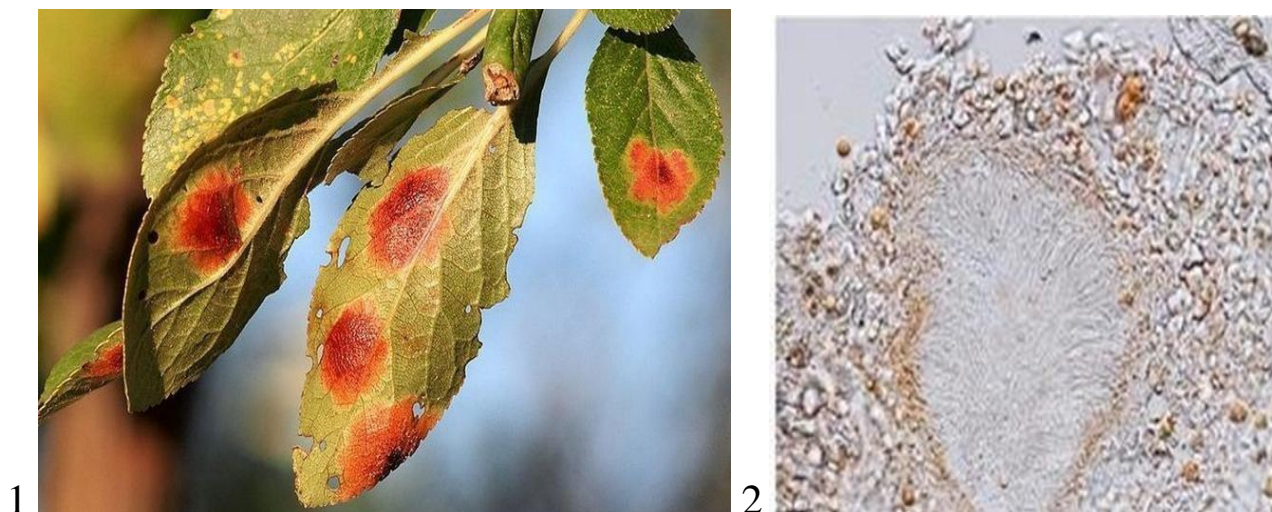


Рис. 164. *Polystigmia rubra* Sacc.

1 – уражене листя сливи; 2 – пікніда з пікноспорами збудника

Формальний клас *Micelia Sterilia* (Стерильні Міцелії)

Клас складається з грибів, у яких спороношення зустрічаються дуже рідко або зовсім не утворюються. У циклі розвитку є тільки міцелій та його видозміни: сплетення гіф, дрібних шнурів або склероціїв різної форми та розмірів. Такі гриби називають стерильними міцеліями чи агоніміцетами. Грибниця добре розвинена, із септами та порами в центрі перегородок. Обов'язковим елементом циклу розвитку є утворення склероціїв на уражених частинах рослин.

Гриби класу викликають хвороби рослин, що проявляються у вигляді плямистостей, гнилей, в'ялень. На ураженому зеленому листі, наприклад, утворюються чорні блискучі довгасті плями – строми, оточені хлоротичною облямівкою.

Гнилі, проявляються на коренях, кореневій шийці, вузлі кушніння та стеблах. Міцелій розм'якшує уражену тканину, викликаючи потемніння та утворення білого.

Дуже часто гриби класу викликають в'янення рослин. Хворі рослини спочатку зелені, потім верхівка жовтіє, листя скручуються та засихають. На уражених тканинах утворюються склероції патогена.

У зв'язку з нечисленністю представників клас не поділяють на великі таксони. У класі представлені паразитичні гриби. Найбільше практичне значення мають роди *Rhizoctonia* та рід *Sclerotium*.

Формальний рід *Sclerotium* (Склероціум)

Міцелій добре розвинений, білий. Склероції дрібні, округлі.

Представник роду *Sclerotium bataticola* Taub – збудник вугільної стеблової гнилі кукурудзи. Впродовж життєвого циклу патоген

розвивається в анаморфній стадії (безстатевій) у вигляді міцелію, який формує пікніди, що проникають у корені та нижню частину стебел рослин. При подальшому поширенні патогена в епідерміс та паренхіму руйнується серцевина стебла, залишаються тільки волокнисті тяжі. Пізніше вони вкриваються дрібними склероціями чорного кольору та нагадують вугільний пил. Міцелій білий. Склероції дрібні та плоскі (рис. 165).



Рис.165. *Sclerotium bataticola* Taub

Рід *Rhizoctonia* (Різоктонія)

У представників роду темнозabarвлений міцелій та темні неправильної форми склероції.

Представник *Rhizoctonia solani* Kuhn. – збудник чорної парші картоплі. На висаджених у ґрунт бульбах склероції проростають міцелієм, який уражує паростки, утворюючи темні вдавлені плями. Вподальшому паростки гинуть (рис. 166).

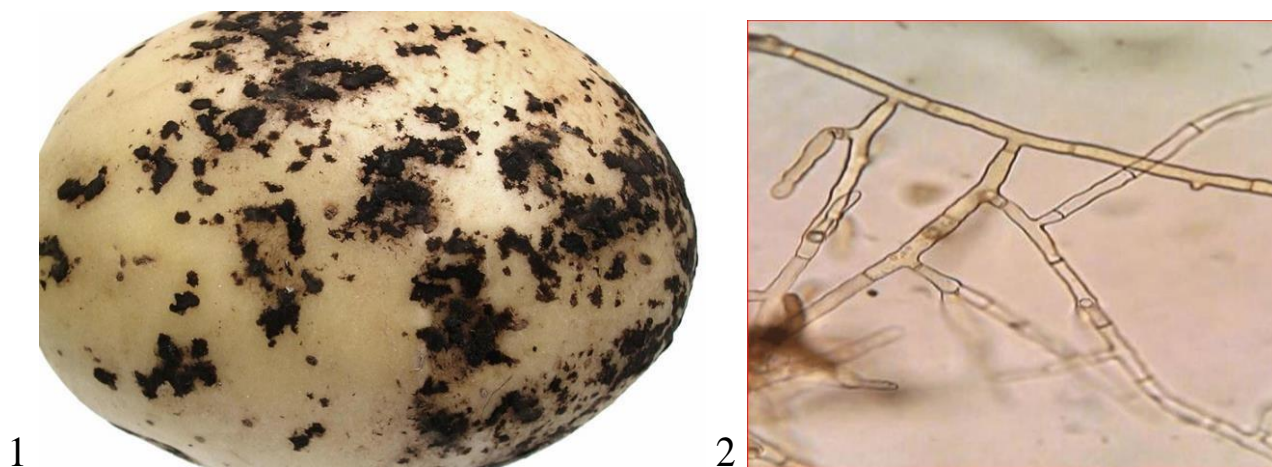


Рис. 166. *Rhizoctonia solani* Kuhn.

1 – уражена бульба зі склероціями; 2 – міцелій збудника

Влітку на дорослих рослинах ризоктоніоз може проявлятися у вигляді теліоморфи, що викликає «білу ніжку» картоплі – збудник хвороби – *Hypochynus solani* Prill et Del. Базидіальний гриб, що утворює на ураженій тканині білий наліт багатоклітинної грибниці, на якій утворюються базидії з базидіоспорами. Базидіоспори з дощем потрапляють у ґрунт та заражають молоді бульби.

Контрольні запитання до підрозділу 4.4:

1. Який спосіб життя та особливості будови вегетативного тіла хитридіоміцетів?
2. Як розмножуються хитридіальні гриби?
3. Охарактеризуйте цикл розвитку ольпідіуму капустияного – збудника «чорної ніжки» капусти та синхітріума внутрішньоклітинного – збудника раку картоплі. Які заходи боротьби із цими хворобами рослин?
4. Як можна уявити походження та еволюцію хитридієвих грибів?
5. Дайте загальну характеристику зигоміцетів.
6. У чому відмінність органів нестатевого розмноження ооміцетів та зигоміцетів та чим це можна пояснити?
7. Які особливості статевого процесу у зигоміцетів?
8. Які ознаки ентомофторальних грибів свідчать про їх високий рівень розвитку?
9. Як поширюється та які особливості способу життя мукоральних та ентомофторальних грибів?
10. Охарактеризуйте роль зигоміцетів у природі та господарській діяльності людини.
11. Назвіть принцип розподілу грибів на групи порядків. Особливості біології представників відділу Аскомікота.
12. Розкажіть про особливості біології та класифікації представників групи порядків локулоаскоміцети.
13. Вкажіть біологічні особливості грибів групи порядків Клейстоміцети, Піреноміцети та Дискоміцети.
14. Які характерні особливості представників порядків.
15. Які ознаки покладені в основу систематики класу Базидіальних грибів?
16. Які основні порядки класу Базидіальних грибів?

17. Назвіть основних представників порядку Сажкових грибів?
18. Які основні представники порядку Іржастих грибів?
19. Які гриби віднесені до класу Незавершених?
20. Назвіть основні порядки Незавершених грибів?
21. Назвіть основних представників родини *Melampsoraceae* та їх характеристика.
22. Загальна характеристика грибів класу Гіфоміцети.
23. Систематика грибів родини *Dematiaceae*.
24. Систематика грибів порядку *Melanconiales*.
25. Класифікація грибів порядку *Sphaeropsidales*.
26. Систематика грибів порядку *Mycelia sterilia*.

5. ВІРУСИ ТА ВІРОЇДИ – ЗБУДНИКИ ХВОРОБ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКИХ КУЛЬТУР

5.1. Віруси

Більше ніж 100 років тому мікробіологія вже знаходилася під впливом видатних відкриттів Л. Пастера, Р. Коха та інших мікробіологів. Однак вже тоді вони зіткнулися із явищами, які не мали пояснення – інфекційністю деяких хвороб (сказ, віспа, трахома, кір) із невизначеними збудниками, які Л. Пастер назвав «вірус», що у буквальному перекладі означало «отрута».

Існування першого вірусу було експериментально доведено 1888 р. Д. Й. Івановським при вивченні мозаїчної хвороби тютюну, який визначив комплекс ознак, що характеризують збудника цієї хвороби: фільтративність (здатність проходити через бактеріальні фільтри з найдрібнішими порами); облігатний паразитизм (здатність розмножуватись тільки в живих клітинах); нерозрізнюваність у світловому мікроскопі; корпускулярна природа).

Відкриття Д. Й. Івановського зіграло велику роль у біологічній науці. Згодом було доведено вірусну природу цілого ряду небезпечних хвороб людини, тварин і рослин і таким чином сформувалась самостійна наука – вірусологія та її окрема галузь – фітовірусологія.

Поворотним моментом у розвитку вірусології було створення електронного мікроскопу наприкінці 20-х років минулого століття, який дав можливість побачити віруси в натуральному вигляді, вивчити їх морфологію, структуру тощо.

Відкритий Д. Й. Івановським вірус тютюнової мозаїки (ВТМ) виявився дуже зручною моделлю для досліджень загальнобіологічного значення, що дало можливість досягти значних успіхів у теоретичній загальнобіологічній науці.

На ВТМ вперше у 1937–1938 рр. Ф. Боуденом, Н. Піпі і У. Стенлі було доведено існування такої форми матерії як *нуклеопротеїди*.

На ВТМ вперше у 1955–1957 рр. було в'яснено роль РНК в інфекційності вірусу, а також проведена реконструкція вірусних часток з повністю відновленою біологічною активністю, що було остаточним доведенням генетичної ролі РНК. Це послужило не тільки поштовхом для розвитку генетики, молекулярної біології, а і основою для розвитку генної інженерії.

На цьому ж об'єкті (ВТМ) у 60-х роках ХХ ст. було показано принципову можливість синтезу РНК-містких вірусів у позаклітинній системі. Завдяки вірусам були закладені основи у розшифровці генетичного коду передачі спадкової інформації на молекулярному рівні, експериментально обґрунтована матеріальна природа гена, будова вірусної РНК була розшифрована до хімічних елементів таблиці Д. Менделєєва, зняте ідеалістичне уявлення щодо гена, що господарювало у радянській біологічній науці за часів Лисінківщини.

Поширеність і шкідливість вірусів. Більше ніж 100 років після опублікування першої наукової роботи Д. Й. Івановського щодо вірусів було встановлено, що організми різноманітних типів і класів від вищих тварин і рослин до нижчих форм (водоростей і бактерій) можуть слугувати пристанищем для найдрібніших паразитів – вірусів.

На даний час ідентифіковано понад 600 фітопатогенних вірусів і не має жодного виду культурних рослин, на якому не було б виявлено вірусних хвороб.

Розмір збитків від вірусних хвороб складають 20 % від загальних економічних збитків, пов'язаних із діяльністю шкідників і збудників хвороб. У більшості випадків вірусні хвороби не призводять до загибелі рослин, а головним чином знижують врожай і його якість. Однак часто це зниження настільки серйозне, що виникає питання щодо недоцільності вирощування певної культури на значних площах або навіть в окремих регіонах. Прикладами цього є такі хвороби як кучерявість верхівки цукрових буряків, тристеця цитрусових, плямистий вілт помідорів тощо.

Великих збитків завдає тютюну, помідорам, особливо в парниковій і тепличній культурі вірус тютюнової мозаїки (ВТМ). Велика шкідливість цієї хвороби спостерігається у гідропонних теплицях, оскільки інфекція тут швидко поширюється, уражуючи 90–100 % рослин.

Дуже поширені у світі вірусні хвороби картоплі, які за сприятливих для розвитку умов здатні знизити врожай на 45–64 %. Саме вони є головною причиною вироджування картоплі особливо в умовах Півдня і Південного сходу України.

Дуже шкідливі вірусні хвороби для багаторічних плодкових і ягідних культур. Віруси з кожним роком накопичуються в заражених рослинах і вони настільки пригнічуються, що їх приходиться знищувати і замінювати. Саме з цієї причини у ряді регіонів земної

кулі припинили культивувати малину і полуниці, серйозні проблеми виникають із вирощуванням плантацій какао, цитрусових тощо.

Значні втрати врожаю від вірусних хвороб спостерігаються і на зернових культурах. Зокрема, вірус жовтої карликовості ячменю знижує врожай пшениці на 16,1 % і на даний час є серйозною проблемою для України.

Особливістю вірусних хвороб рослин є те, що вони не виліковуються. Вірус неможливо знищити в тканинах рослин, не знищивши саму рослину. Крім того, проти вірусів немає ефективних хімічних засобів боротьби.

Провідне місце у системі заходів боротьби з вірусними хворобами є профілактика, чого не завжди достатньо для суттєвого обмеження їх шкідливості.

Будова, морфологія і структура вірусів. Віруси – найдрібніші із збудників інфекційних хвороб. За розміром вони значно менші від бактерій – (17-2500 нм ($1 \text{ нм} = 1 \cdot 10^{-9} \text{ м}$)). Вібріони, або вірусні частки складаються із нуклеїнової кислоти (РНК або ДНК) і білкової оболонки (капсиду), тому їх відносять до нуклеопротеїдів, або нукеокапсидів (рис. 167). Більшість фітопатогенних вірусів містять РНК, і лише деякі – ДНК.

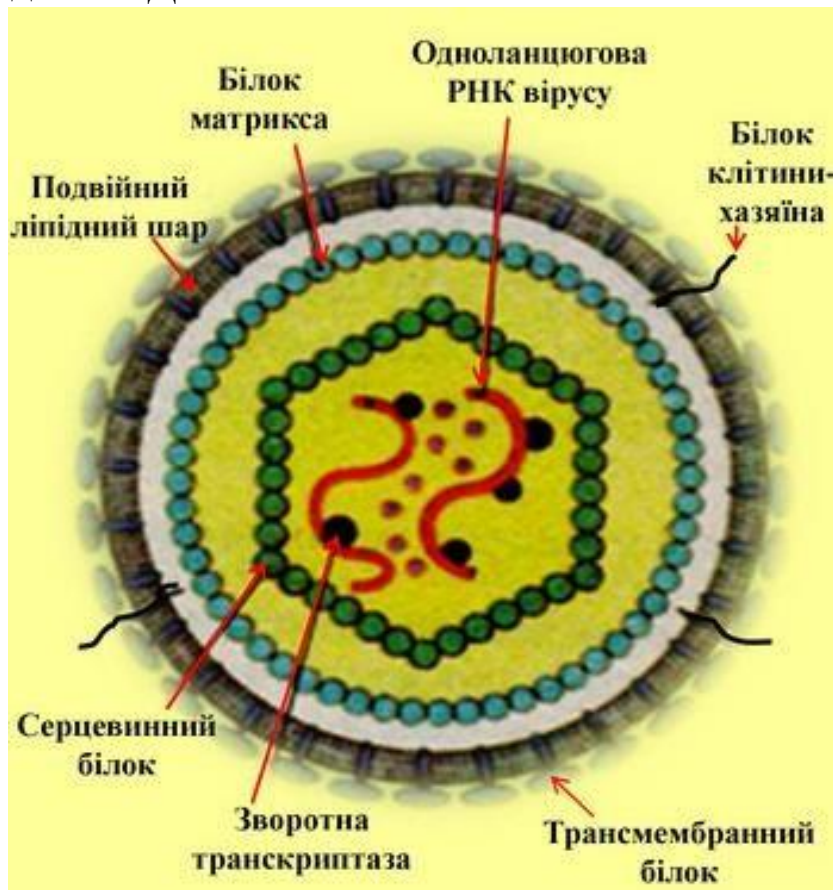


Рис. 167. Схематична будова вірусу

Нуклеїнова кислота складає, в залежності від вірусу, 1–45 % маси вібріона, остання частина представлена білком. Білкова оболонка виконує захисну функцію. Молекула білку містить приблизно 20 різних амінокислот. Будовою білкової оболонки визначається форма (морфологія) вібріонів. У деяких вірусів крім білкової оболонки наявна зовнішня оболонка (мембрана), яка може складатися із 3-х шарів. Однією із властивостей вірусів є здатність утворювати кристали як всередині клітин рослин, так і поза ними. Вони мають різноманітну форму (восьмигранники, тонкі голки, пластинки, веретеноподібні). При цьому вони не втрачають паразитичних властивостей і при активуванні спричиняють ту ж саму хворобу, якою була уражена рослина, що стала джерелом кристалів.

Більшість фітопатогенних вірусів належать до 4-х морфологічних груп:

1. *паличкоподібні* (вібріони у вигляді жорстких паличок різного розміру). Ця група вірусів не чисельна. Типовим її представником є вірус тютюнової мозаїки (ВТМ), вірус російської мозаїки пшениці (ВРМП) і ін.;

2. *сферичні* (вібріони сферичної форми діаметром 17–80 нм). Це досить численна група, типовими представниками якої є вірус огіркової мозаїки (ВОМ), вірус карликовості рису (ВКР). Вірус бронзовості помідорів (ВБП), вірус некрозу тютюну (ВНТ);

3. *ниткоподібні* (вібріони у вигляді тонких ниток розміром в межах 450–2500 нм). Це численна група, до якої належать збудники вірусних хвороб картоплі (Х, У, М, L, S – віруси), вірус жовтяниці цукрових буряків (ВЖЦБ), вірус тристеці цитрусових (ВТЦ);

4. *бацилоподібні* (вібріони у вигляді коротких паличок із заокругленими одним або обома кінцями). Типовими представниками є вірус штрихуватої мозаїки ячменю (ВШМЯ), вірус жовтої карликовості картоплі (ВЖКК).

Віріони мають два типи будови білкових оболонок: *спіральный* та *ікосаедричний*.

Спіральний (вібріони із спіральною симетрією) характерний для вірусів паличкоподібної та ниткоподібної форми. Наприклад, у вібріонів ВТМ 2100 молекул білку укладені по спіралі. Всередині спіралі – порожнина у вигляді циліндра, в якій розміщена молекула РНК, у вигляді якого полінуклеотидного ланцюжка із 6300 нуклеотидів. Кожна молекула білка пов'язана із трьома нуклеотидами РНК.

Ікосаедричний (вібріони із ікосаедричною симетрією) характерний для сферичних і бацило подібних вірусів. Білкові оболонки побудовані у вигляді багатогранників з 12 вершинами, 80 гранями і 30 ребрами. РНК глибоко занурена у білкову оболонку.

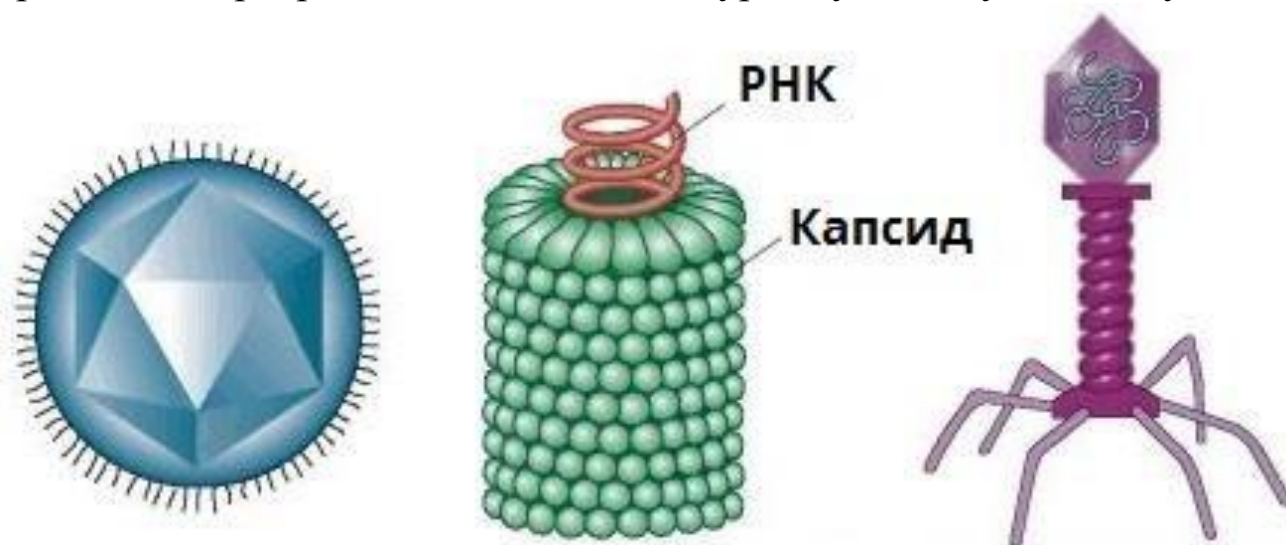


Рис. 168. Поширені форми вірусів

Хімічний склад вірусів. До елементарного складу вібріонів входять: вуглець – 50 %; водень – 7 %; азот – 15–17 %; фосфор – 0,5–4 %; сірка – 0–1,6 %. Від 10 до 50 % маси вібріонів складає вода, а у кристалів вірусів не менше 50 %.

Більшість фітопатогенних вірусів мають одно ланцюжкову РНК. Її вміст за масою у вірусних частках різних вірусів варіює в межах 1–45 %. Найменше її у бацило- і паличкоподібних вірусів. РНК складається із нуклеотидів, розміщених у певній послідовності, що обумовлює її генетичний код. До складу нуклеотидів входять: цукри (рибоза – для РНК і дезоксирибоза – для ДНК), залишок фосфорної кислоти і азотисті основи: у РНК – аденін, гуанін, цитозин, урацил; у ДНК замість урацила – тимін.

Відомі і багатокомпонентні віруси (віруси із роздільним геномом), у яких РНК різних типів, з різною молекулярною масою із різним запасом генетичної інформації.

Білки вібріонів за амінокислотним складом і співвідношенням амінокислот не відрізняються від білків бактерій, рослин і тварин. Основними амінокислотами білків вірусів є: серін, треонін (найчастіше) цистеїн, метіонін, триптофан, гістидін, тирозин (рідше). Білкові молекули складаються із 150–600 амінокислот.

Походження і природа вірусів. Існує дві концепції щодо походження вірусів: *ендогенна* та *екзогенна*, кожна з яких має свої

гіпотези. Найбільш відомими гіпотезами ендогенної концепції є: гіпотеза автокаталізу, трансмісійних білків, нормальних білків протоплазми. Сутність їх полягає у тому, що віруси походять із нормальних білків протоплазми рослин внаслідок різних біохімічних процесів. Слабким місцем цих гіпотез є те, що у відповідності із ними в природі існувала б безліч вірусів чого не спостерігається.

Гіпотезами екзогенної концепції є: гіпотеза регресивної еволюції бактерій (бактерії → рикетсії → мікоплазми → віруси) і гіпотеза походження вірусів як паразитичних неклітинних організмів. Згідно їй віруси – самостійна гілка патогенів, ніяк непов'язана у своєму розвитку із іншими мікроорганізмами. Простота вірусів первинна. Вірусну інфекцію завжди слід розглядати як екзогенну.

Найбільш вірогідною є остання гіпотеза, однак і вона потребує уточнень і вдосконалення.

Відносно природи вірусів на даний час немає єдиної думки. Існують дві теорії: живої і неживої природи вірусів.

Аргументами прибічників живої природи вірусів є такі їх властивості, як: пристосовуваність (поява нових, більш вірулентних штамів) та атенуанія (послаблення вірулентності, що покладено в основу виготовлення вакцин); інваріантність відтворення (передача спадкової інформації від одного покоління до іншого); приуроченість до певного кола рослин-живителів (певний рівень спеціалізації); зв'язок життєвих циклів вірусів із життєвим циклом переносників. Прибічники неживої природи вірусів явищу пристосовуваності протиставляють явище заміни однієї популяції іншою, відкрите у бактерій американськими мікробіологами Ледбергами; явищу відтворення вірусів – відтворення кристалів багатьох хімічних речовин, відтворення в клітинах рослин таких складних речовин як ДНК, РНК, гормони тощо; приуроченості до певного кола рослин-живителів – вибірковість дії, яка має місце у гербіцидів.

Таким чином, зараз прийнято вважати, що віруси – особлива форма існування матерії на межі живого і неживого; вони проявляють властивості неживого коли знаходяться поза живими організмами і живого – коли в них потрапляють.

5.2. Номенклатура та таксономія фітопатогенних вірусів

Більшість вірусів одержала свою назву за назвою рослини, що уражається ними, або за симптомами хвороби тієї рослини-живителя, з

якої їх вдалося виділити вперше. Тому в багатьох випадках з назви вірусу не впливає, яка рослина служить його найбільш типовим жителем. Для найменування вірусів прийняте англomовне позначення, наприклад, *tobacco mosaic virus* – вірус тютюнової мозаїки.

Нині запропоновано використовувати для характеристики вірусів такі параметри: вид нуклеїнової кислоти, наявність у віріоні оболонки, характер генома і морфологія часток.

Єдиної, досконалої класифікації вірусів не існує. Вважається, що для визначення вірусів доцільно признати біномінальну номенклатуру, яка прийнята в систематиці тварин та рослин. Розповсюдженою серед рослинних вірусів вважається номенклатура К. Сміта (1937), де родове визначення рослини-господаря дається латиною; наприклад, вірус тютюнової мозаїки називається *Nicotiana virus* 1; різні штами вірусів позначаються додаванням великих літер алфавіту, наприклад *Nicotiana virus* 1А. Для цілого ряду вірусів картоплі прийняті буквені вирази (Y – вірус, X – вірус, M – вірус). Вірус тютюнової мозаїки прийнято називати початковими літерами – ВТМ.

При подальшому вдосконаленні системи класифікації більшу увагу приділяють внутрішній будові вірусних частинок, хімічному складу, фізичним та імунологічним властивостям, тощо.

Ряд вірусологів (Гіббс, Харрісон та ін.) запропонували, щоб кожний вірус поряд з назвою містив ще і криптограму (інформацію про властивості вірусу, тип нуклеїнової кислоти (ДНК чи РНК), число ланцюгів в ній (одна або дві), молекулярну масу нуклеїнової кислоти та процентний вміст її у вірусній частинці, спосіб передачі інфекції).

Кожна криптограма складається із чотирьох пар символів, в яких літерами або цифрами зашифровані властивості вірусу.

В першій парі символів (R або D) – тип нуклеїнової кислоти і число ланцюгів в її молекулі (1 або 2).

У другій парі символів - молекулярна маса нуклеїнової кислоти в млн. вуглецевих частинок (дальтон) і її процентний вміст у віріоні.

В третій - форма віріону і форма нуклеокапсиду:

- S – близька до сферичної;
- E – продовгувата з паралельними сторонами, кінці не закруглені;
- U - продовгувата з паралельними сторонами, кінці (або кінець) закруглені);
- X – структура іншого типу, часто складна.

Четверта пара символів показує тип зараженого господаря:

- А – актиноміцети;
- В – бактерії;
- F – гриби;
- I – безхребетні;
- S – насінні рослини;
- V – хребетні; і тип переносника:
- Ac – кліщі;
- Al – білокрилки;
- Ap – попелиці;
- Au – цикади;
- Cc – кокциди;
- Cl – жуки;
- Di – мухи і комарі;
- Fu – гриби;
- Ne – нематоди;
- Ps – листоблішки (псиліди);
- Si – блохи;
- Th – трипси;
- Ve – переносник відомий, але не відноситься ні до однієї з вказаних груп;
- O – вірус розповсюджується без переносника.

В тих випадках, коли відомості про якусь ознаку невідомі (влюбій парі символів), ставиться знак * (зірочка).

У відповідності з прийнятими символами криптограма вірусу тютюнової мозаїки, наприклад, має наступний вигляд: R/1 : 2 /5 : E/E : S/O. Запис цієї криптограми означає, що вірус тютюнової мозаїки містить одноланцюгову РНК (R/1); молекулярна маса нуклеїнової кислоти 2 дальтон, у віріоні складає 5 % (2/5); віріон і нуклеокапсид ВТМ мають продовгувату структуру з паралельними сторонами і незакругленими кінцями (E/E); господарі – насінні рослини, вірус розповсюджується без переносника (S/O).

За класифікацією, прийнятою в наш час (Гіббс, Харрісон, 1978), всі рослинні віруси розподілені на 20 основних груп, в кожену з яких включені віруси, схожі за рядом ознак (розміром, формою, типом будови і загальним складом віріону); типом, числом ланцюгів і кількістю фрагментів нуклеїнової кислоти; антигенними властивостями вірусу, відношенням їх до температури; колом рослин-господарів; механізмом переносу; симптомами ураження, тощо. Назви

цим групам дають за скороченою назвою типового представника. Так, в групу немовірусів об'єднані віруси, переносниками яких є нематоди, а віріони їх багатогранні, діаметром 30 нм.

5.3. Перебіг патологічного процесу при вірусних хворобах

Взаємодія віруса з рослиною-живителем починається із моменту проникнення його у живу, нормально функціонуючу клітину. Якщо вірус потрапляє спочатку у неживу або пошкоджену клітину, то він деякий час пересувається по рослині з током поживних речовин або в результаті інших обмінних процесів, доки не досягає здорової клітини. Цей процес називають *міграцією*.

Першим етапом початку репродукції віруса є звільнення його нуклеїнової кислоти від білкової оболонки („роздягання”). Цей процес відбувається поступово по мірі проходження віруса всередину клітини.

Наступний етап – *транскрипція* – перетворення ДНК у РНК (характерний для ДНК-містких вірусів). З допомогою спеціальних ферментів на матриці вірусної ДНК будується комплементарна їй інформаційної РНК.

Наступний етап – *трансляція* – процес переведення генетичної інформації інформаційної РНК в специфічну послідовність амінокислот (синтез білків). Він відбувається тільки у рибосомах клітин рослин-живителів. Вірусна РНК вбудовується в генетичну систему рослини, завдає їй свій код, згідно з яким синтез білків рослини припиняється (однак не повністю) і починається синтез білків віруса.

Процес синтезу РНК віруса називається реплікацією. Вірусна РНК вбудовується в реплікаційну систему рослини, утворює реплікативну форму РНК, на якій як на матрицях відтворюється вірусна РНК. Цей процес відбувається в ядрах, ядерцях, мітохондріях, цитоплазмі і навіть у хлоропластах.

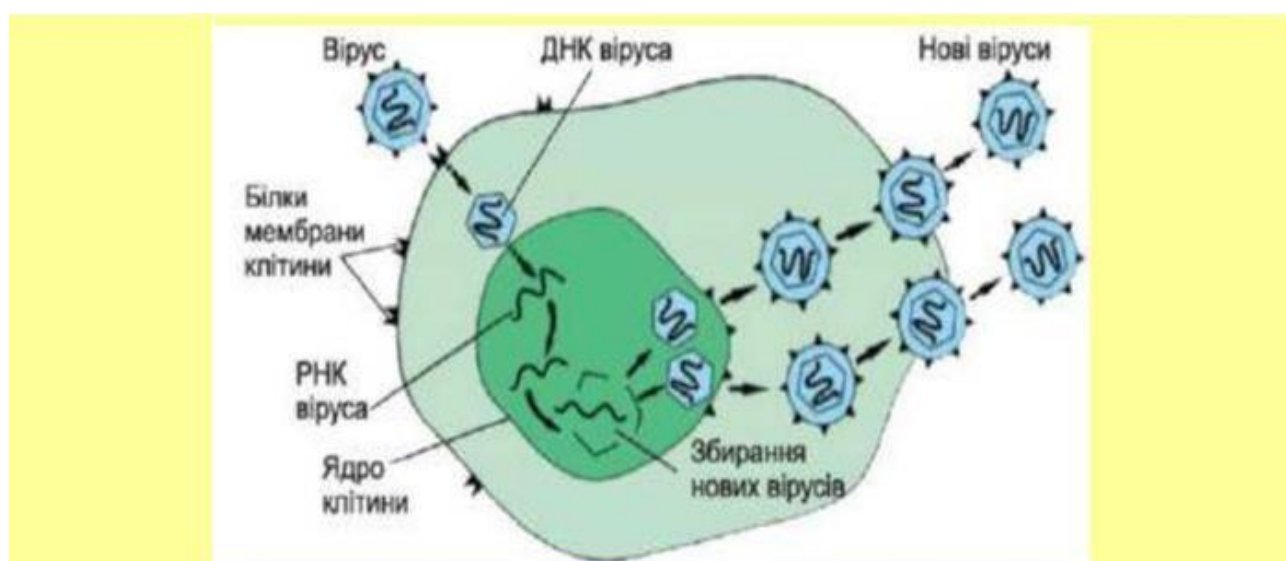
Заключним етапом відтворення вірусів є *самоскладання*. Компоненти віріона (білкові молекули і нуклеїнова кислота) нароблені нарізно у різних структурах клітини рослин розпізнають одне одного серед різноманіття клітинних білків і нуклеїнових кислот, і складаються у віріони. Останні наповнюють клітину, потім по плазмодесмах переходять в інші клітини. Таким чином інфекційний процес прогресує.

Перебіг патологічного процесу при вірусних хворобах має свої особливості.

Інкубаційний період відносно вірусних хвороб слід розглядати на трьох рівнях:

- а) вірус – клітина рослини-живителя;
- б) вірус – рослина-живитель;
- в) вірус – переносник.

На рівні вірус – клітина – інкубаційний період між проникненням вірусу в клітину і появою нових вібріонів. Його називають *екліпс-фазою*, або *екліпс-періодом* і тривалість його вимірюється в годинах.



1. Прикріплення до клітини
2. Проникнення в клітину
3. Реплікація вірусів
4. Вихід із клітини

Рис. 169. Стадії життєвого циклу вірусів

На рівні вірус – рослина-живитель інкубаційний період називають вегетативною фазою. Він триває 2–5 діб, впродовж його вірус неможливо виявити в соку рослин і він не здатний заражувати здорові рослини.

На рівні вірус – переносник інкубаційний період визначається від початку живлення переносника на хворій рослині до часу, коли вона стає *вірофорною* (здатною заражувати здорові рослини). На цьому рівні інкубаційний період характерний лише для біологічних переносників, життєві цикли яких тісно пов'язані із циклами розвитку вірусів. Тривалість його, в залежності від вірусу – впродовж діб і навіть тижнів.

Наступний етап патологічного процесу – *власне захворювання* – прояв специфічних симптомів – в значній мірі залежить від умов навколишнього середовища (температури, умов живлення, освітленості) і стійкості рослин до хвороби. Тому розрізняють *гостру* і *латентну* форми хвороби.

Гостра – типова форма хвороби супроводжується появою чітких симптомів на основній рослині-живителі і на рослинах-індикаторах.

Латентна (прихована) форма частіше спостерігається при несприятливих для розвитку вірусу і, навпаки, сприятливих для розвитку рослин, умовах. Рослини стають *безсимптомними носіями* вірусу.

Видужування і повернення рослинного організму до норми при вірусних хворобах не спостерігається. В інфікованих вірусами рослинах збудника поки що неможливо знищити, не знищивши при цьому самі рослини.

Симптоми вірусних хвороб. Хвороби що спричинюються вірусами, називають *вірозами*. Все їх різноманіття можна згрупувати в 6 типів: затримка і пригнічення росту; зміна забарвлення різних органів; зміна форми і розмірів листків, квіток, плодів; ураження некротичного типу; в'янення, пухлини.

Пригнічення росту проявляється у загальній карликовості рослин, пригніченні росту головних і посиленні росту бічних пагонів, розетковість, надмірна кущистість.

Зміна забарвлення різних органів проявляється у вигляді мозаїк, жовтяниць, хлорозів, антоціанозів, строкатопелюстковості.

Мозаїка – нерівномірність зеленого забарвлення листків. Мозаїку в залежності від: а)переваги кольору називають білою, зеленою, жовтою, пурпурною; б)форми малюнка – крапчастою, пунктирною, мармуровою, смугастою, штриху ватою, кільцевою, стрічковою; в)місця локалізації мозаїчних ділянок – жилковою, прижилковою, міжжилковою.

Жовтяниця (хлоротична мозаїка) – рівномірна зміна забарвлення листків, починаючи з нижніх. При цьому верхні листки можуть залишатися зеленими, однак мають спотворений вигляд.

Хлороз – дифузне пожовтіння тканин листка. Зустрічається: міжжилковий, краповий, верхівковий, загальний хлороз.

Антоціаноз – пурпурно-червоно-фіолетове забарвлення листків, їх країв, жилок, стебел, пагонів.

Строкатопелюстковість – нерівномірне забарвлення або часткове знебарвлення пелюсток квіток.

Зміна форми, розміру листків, квіток, плодів. Найбільш поширеними змінами є: редукція розміру листків – дрібнолистковість; зміна форми листкової пластинки: крапивоподібність, пильчатість, серполистість, ниткоподібність; деформація листкової пластинки – скручування, зморшкуватість, гофрованість.

Некрози – відмирання тканин рослин, що часто є продовженням мозаїк, хлорозів або ж проявляється самостійно. Некрози бувають місцеві, системні (розсіяні), верхівкові. Особливе місце займають *внутрішні* некрози бульб, плодів (концентричний, плямистий, сітчастий, судинний тощо).

В'янення спостерігається при сильному ураженні судинної системи рослин.

Пухлини та інші новоутворення на коріннях, енації (вирости вздовж жилок на нижній поверхні листків). Симптоми вірусних хвороб можуть змінюватись по мірі розвитку патологічного процесу. Часто одразу проявляється декілька симптомів (мозаїка, затримка росту, деформація листків). Крім того, вони залежать від умов навколишнього середовища. Наприклад, за звичайних умов вірус зеленої крапчастості огірків спричиняє зелену крапчастість листків, а при підвищенні температури до 32–35 °С білу або жовту мозаїку.

Часто симптоми вірусних хвороб можна сплутати із симптомами, що виникають при нестачі або надлишку макро- і мікроелементів, підвищенні і різких змінах температури, дії гербіцидів, поливі холодною водою тощо.

Циркуляція вірусів у природі. Життєдіяльність вірусів визначається трьома основними параметрами:

- 1) способом збереження інфекції;
- 2) шляхом передачі інфекції;
- 3) умовами середовища, в яких відбувається поширення патогенна і розвиток хвороби.

Первинні джерела інфекції. Існує чимало способів зберігання вірусів у природі в зимовий період. Найбільш широкі можливості для зберігання мають неспеціалізовані віруси, які уражують широке коло рослин-живителів.

З насінням культурних рослин. Таким способом зберігається понад 30 вірусів (віруси звичайної мозаїки сої, квасолі, вірус штрихуватої мозаїки ячменю, вірус тютюнової мозаїки на насінні

помідорів, вірус огіркової мозаїки, віруси, що уражують кісточкові плодові культури).

Такий спосіб збереження відіграє істотну роль у поширенні вірусних хвороб, оскільки із зараженого насіння виростають хворі рослини, які є первинними осередками захворювання в посівах. Крім того, в насінні віруси дуже важко діагностувати, тому хвороба легко і швидко може поширюватися у різні регіони при обміні насінням.

З насінням бур'янів і дикорослих рослин. Із зараженого насіння виростають заражені рослини – нові резерватори інфекції.

У ґрунті зберігається до 30 вірусів. Стійкі віруси (типу ВТМ) зберігаються у неперегнилих рослинних рештках. У вільному вигляді, адсорбованими на ґрунтових колоїдах, у вигляді кристалів. Термін зберігання залежить від умов середовища. Зокрема, ВТМ довше зберігається в анаеробних умовах у глинистому ґрунті, ніж у піщаному.

Менш стійкі віруси пристосувалися зберігатись в організмах переносників, які мешкають у ґрунті (збудник ризоманії буряків – гриб *Polymyxa betae*; некрозу тютюну – гриб *Olpidium brassicae*).

У посадковому матеріалі (бульбах, коренеплодах, живцях, цибулинах, відводках тощо). Культур, що розмножуються вегетативно і що мають двохрічний цикл.

В багаторічних культурних рослинах (деревних, чагарникових, суницях, бобових травах).

В дикорослих рослинах і бур'янах. Найчастіше резерваторами вірусів є зимуючі кореневищні та коренепаросткові бур'яни, а також ті, які передають віруси з насінням.

В заражених з осені озимих посівах (вірус російської мозаїки пшениці, вірус жовтої карликовості ячменю і ін.)

В організмах переносників – комах, які є біологічними переносниками персистентних вірусів.

Шляхи передачі вірусів. На відміну від інших збудників хвороб, для вірусів характерне велике різноманіття способів поширення в природі.

Контактно-механічна передача відбувається при контакті між здоровими і зараженими рослинами в посівах культури, при догляді за рослинами (боронування, міжрядний обробіток посівів, пасинкування, підв'язування до опор тощо). При цьому сік хворих рослин разом із вірусом потрапляє до здорових через пошкодження покривних тканин, зламані волоски тощо. Цим способом найчастіше поширюються

віруси, що розвиваються в клітинах епідермісу і спричинюють мозаїки (ВТМ, Х-вірус картоплі, віруси мозаїки огірків тощо).

Вегетативне розмноження, щеплення. Це один із найбільш поширених способів передачі вірусів плодових, ягідних культур, картоплі, лілейних. Зокрема, більшість вірусів, що уражують картоплю, поширюються бульбами, оскільки бульби, отримані із заражених рослин, дають початок хворим рослинам. Щепленням передаються виключно всі віруси.

Комахами і іншими членистоногими. Це найбільш поширений в природі спосіб передачі вірусів. Це в першу чергу стосується членистоногих із колюче-сисним ротовим апаратом. На даний час відомо понад 200 видів попелиць, що передають 160 вірусів. Рекордсменом у цьому відношенні є персикова попелиця, яка є переносником 60 вірусів. Впродовж всього життєвого циклу передають віруси 40 видів цикадок, у т.ч. і трансваріально (через яйця). Зокрема, вірус карликовості рису передається трансваріально впродовж шести поколінь цикадок за умов повної ізоляції. Віруси передають трипси (6 видів). Наприклад, ними передається вірус бронзовості помідорів, який уражує 166 видів рослин із 34 родин. Віруси передають жуки, клопи, щитівки, білокрилки, хлібні блохи тощо.

За тривалістю зберігання в організмах переносників віруси поділяють на 3 групи:

1. *неперсистентні* (стилетні). Вони здатні зберігати інфекційність впродовж 4-х годин, вірофорним (здатним передавати хворобу здоровим рослинам) переносник стає після живлення на хворих рослинах впродовж 0,5–2 хв.;

2. *напівперсистентні* – зберігають інфекційність 10–100 годин, вірофорними переносники стають через 30 хв. Живлення на хворих рослинах;

3. *персистентні* – зберігають інфекційність від декількох діб до декількох тижнів і навіть місяців, вірофорними переносники стають за умов живлення на хворих рослинах понад 30 хв. Персистентні віруси ще називають *циркулятивними*, а переносників, що їх передають – *біологічними переносниками*.

Нематодами. Відомі три роди нематод деякі види із яких здатні передавати віруси. Ці нематоли не є паразитними, однак при живленні на дрібних корінцях сприяють проникненню вірусів у кореневу систему рослин.

Грибами передаються декілька вірусів. Зокрема, вірус некрозу тютюну і деякі ін. передаються грибом *Olpidium brassicae*, вірус ризоманії цукрових буряків – грибом *Polimuxa betae*. В одних випадках, віруси знаходяться на поверхні зооспор, в інших – всередині них.

Пилком. Віруси із пилкових зерен потрапляють у приймочку здорових рослин, що запилюються, яйцеклітини заражуються і формується заражене насіння. Так передається вірус несправжньої штрихуватості ячменю, вірус кучерявої карликовості малини.

Повитицею. Різні види повитиці здатні передавати віруси, виконуючи роль листків між хворими і здоровими рослинами.

Через ґрунт передаються віруси, які зберігаються у ґрунті у вільному вигляді. Це явище поширене за умов гідропонного вирощування культур у закритому ґрунті. Віруси потрапляють у живильний розчин і з ним через кореневу систему потрапляють у здорові рослини.

5.4. Методи діагностики вірусів

Діагностика вірусних хвороб – це визначення вірусу, який є причиною того чи іншого захворювання. Повна діагностика включає багато етапів, однак кількість їх може бути значно меншою, а у ряді випадків достатньо і одного етапу для ідентифікації вірусу.

Візуальний метод – діагностика вірусів за зовнішніми ознаками (симптомами) хвороби. Однак цей метод є лише орієнтовним, оскільки аналогічні симптоми можуть бути спричинені і іншими факторами (зокрема, нестачею або надлишком поживних речовин, пошкодженням сисними шкідниками, гербіцидами тощо).

Встановлення інфекційності захворювання – відтворення на тому ж виді рослин патологічних змін, аналогічних із вихідними шляхом їх інокуляції. Це досягається, в залежності від вірусу, різними способами.

Механічним – шляхом натирання інфекційним соком, уколів голкою, ін'єкцією соку у судинну систему, обприскуванням соком із додаванням абразивних речовин (карборунду). Цим способом користуються в першу чергу, а інші способи вибирають якщо після його застосування не отримують бажаного результату.

З допомогою переносників – невірофорних (вільних від вірусів) безкрилих особин, розмножених на здорових рослинах в умовах ізоляції. Їх поселяють на 20 особин на лист на хворі рослини, де вони, в залежності від вірусу, харчуються впродовж декількох хвилин –

декількох діб (3–7). Потім їх переносять на здорові рослини (по 5 особин на рослину), харчування на яких триває в межах 3–7 діб. Після цього їх знищують з допомогою інсектицидів. Спостереження за розвитком симптомів хвороби на рослинах ведуть 1,5–2 місяці від початку інокуляції.

Серологічний метод оснований на взаємодії білку вірусу (антигена) з білком анти сироватки (антитілом). Цей метод вперше був застосований Двораком у 1927 р., а подальший розвиток він отримав в роботах М. С. Дуніна і Н. М. Попової, які розробили *крапельний метод* діагностики.

Метод складається із двох етапів:

1. *Отримання діагностичної анти сироватки.* Для цього очищений препарат певного вірусу вводять шляхом 3–4 ін'єкцій з інтервалом 2–4 тижні в вушну вену кроликів, які відрізняються високою активністю до утворення антитіл. У імунізованих таким чином кроликів забирають кров, відділяють еритроцити, а плазма і являє собою відповідну анти сироватку. Паралельно готують нормальну (без антитіл) сироватку від не імунізованих кроликів.

На даний час відомо до 100 видів діагностичних сироваток до фітовірусів.

2. *Серодіагностика.* На предметне скло наносять окремо по краплі діагностичної і нормальної (контрольної) сироваток. До кожної краплі додають по краплі соку, відтиснутого із досліджуваних рослин із симптомами хвороби. Після витримання крапель у вологій камері при 22 °С впродовж 40 хв. Спостерігають за реакцією. Реакція вважається позитивною якщо в краплі з анти сироваткою утворюється осад (реакція преципітації) внаслідок взаємодії антигену вірусу з антитілом діагностичної сироватки. В контрольній краплі осад не утворюється.

Метод рослин-індикаторів – що дають чітку специфічну реакцію на певний вірус. Наприклад, індикатором на ВТМ є *Nicotiana glutinosa* і у відповідь на інокуляцію цим вірусом через 2–3 доби на листках рослин з'являються некротичні плями.

На даний час як індикатори використовують понад 6 видів рослин, що належать до 43 родин і 175 родів. Найчастіше використовують рослини із родин пасльонових, гарбузових, бобових, злакових, амарантових. Іноді для ідентифікації одного вірусу використовують декілька рослин-індикаторів, іноді один і той же індикатор придатний для діагностики декількох вірусів.

Рослини-індикатори вирощують ізольовано в теплицях в умовах асептики. Для інокуляції використовують молоді рослини: дводольні – у фазі 2–3 справжніх листків; однодольні – у фазі 1–2 листків. Способи нанесення інокулюму, в залежності від вірусу, різні (див. „Встановлення інфекційності”).

Спостереження за реакцією рослин-індикаторів починають через 1–2 доби після інокуляції. Ознаки місцевої (локальної реакції) проявляються через 3–12 діб, а системної – через 7–30 осіб.

Електронна мікроскопія. Перші електронно мікроскопічні фотографії ВТМ і Х-вірусу картоплі були отримані у 1939 р.

Існує чимало способів приготування електронно мікроскопічних препаратів (метод втоплення, розбавленої суспензії, виготовлення препаратів лабільних вірусів, імуноелектронна мікроскопія і ін.). Загальним для всіх є те, що препарати готують на спеціальних сітках діаметром 2–3 мм, які виготовляються деякими фірмами у Нідерландах і Англії з міді, нікелю, нержавіючої сталі, золота. На сітки наносять тонкі плівки (підкладки) спеціального складу (частіше із 2 %-го колодію), а на них препарати.

Оскільки вірусні частки майже прозорі для електронів, то для отримання чіткого зображення препарати контрастують шляхом напилення *електрононепроникненими* металами (хромом, вольфрамом, золотом, платиною і ін.) в спеціальних камерах або обробляють їх хімічними сполуками: фосфорно-вольфрамова кислота – ФВК, вольфрамат натрію, молібденово-кислий амоній і ін. (так зване негативне контрастування). Тільки після цього проводять електронне мікроскопіювання.

Метод включень оснований на тому, що при репродукції деяких вірусів в клітинах рослин з'являються специфічні утворення (*включення*), які здебільшого добре видно у світловому мікроскопі. Включення типові для певних вірусів і навіть окремих їх штамів. Відомі кристалічні включення, які складаються виключно із вірусних часток (прямокутні, гексагональні, восьмигранні, у вигляді петель, голчастих кристалів тощо); аморфні (гомогенні, щільні, пухкі), які крім вірусних часток містять у собі компоненти клітин рослини-живителя); включення, які складаються виключно із клітинних органел; включення. Які містять структурний вірусний білок, або не ідентифікований білок у вигляді ниток, трубочок, коліщаток. Останні можна бачити лише під електронним мікроскопом.

Люмінесцентний метод застосовують для діагностики вірусів, що спричинюють ураження некротичного типу. Він оснований на здатності уражених вірусом тканин світитися у ультрафіолетовому світлі. Для цього застосовують спеціальні барвники (флюорохоми). Цей метод використовують здебільшого для уточнення природи некрозів при роботі з тест-рослинами.

5.5. Віроїди

Про віроїдів як збудників хвороб рослин стало відомо лише у 1971 р., коли Теодор О. Дінер встановив, що збудник веретеноподібності бульб картоплі за своїми властивостями суттєво відрізняється від вірусів.

Віроїди – це низькомолекулярні одно ланцюжкові РНК, здатні проникати в клітини рослин, реплікуватися (відтворюватися) в них і спричинювати захворювання.

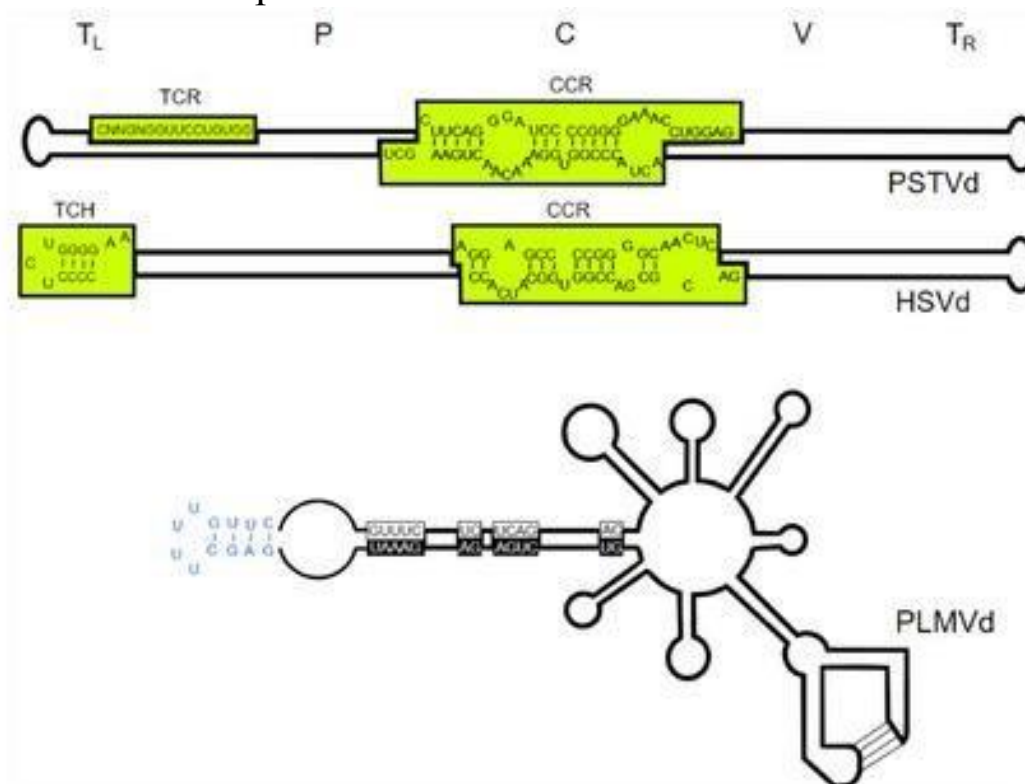


Рис. 169. Будова віроїдів

На відміну від вірусів, у віроїдів відсутня білкова оболонка.

Віроїди характеризуються більш високою у порівнянні із вірусами стабільністю при дії на них температури (як плюсової, так і мінусової) і хімічних речовин, тому мають більш високу інфекційність.

Хвороби, що спричинюються віроїдами, називають *віроїдозами*. Зовні їх симптоми дуже схожі на вірози. Найбільш типовими ознаками віроїдозів є: пригнічення росту, зміна загального вигляду рослин (зменшення розміру рослин і їх органів), послаблення інтенсивності забарвлення листків, їх хлороз, лускуватість і відшаровування кори.

Віроїди передаються здебільшого тими ж шляхами, що і віруси: контактним-механічним (із соком хворих рослин), при розрізуванні бульб, цибулин, щепленням, насінням, посадковим матеріалом. Повитицею, членистоногими тваринами (комахами і кліщами).

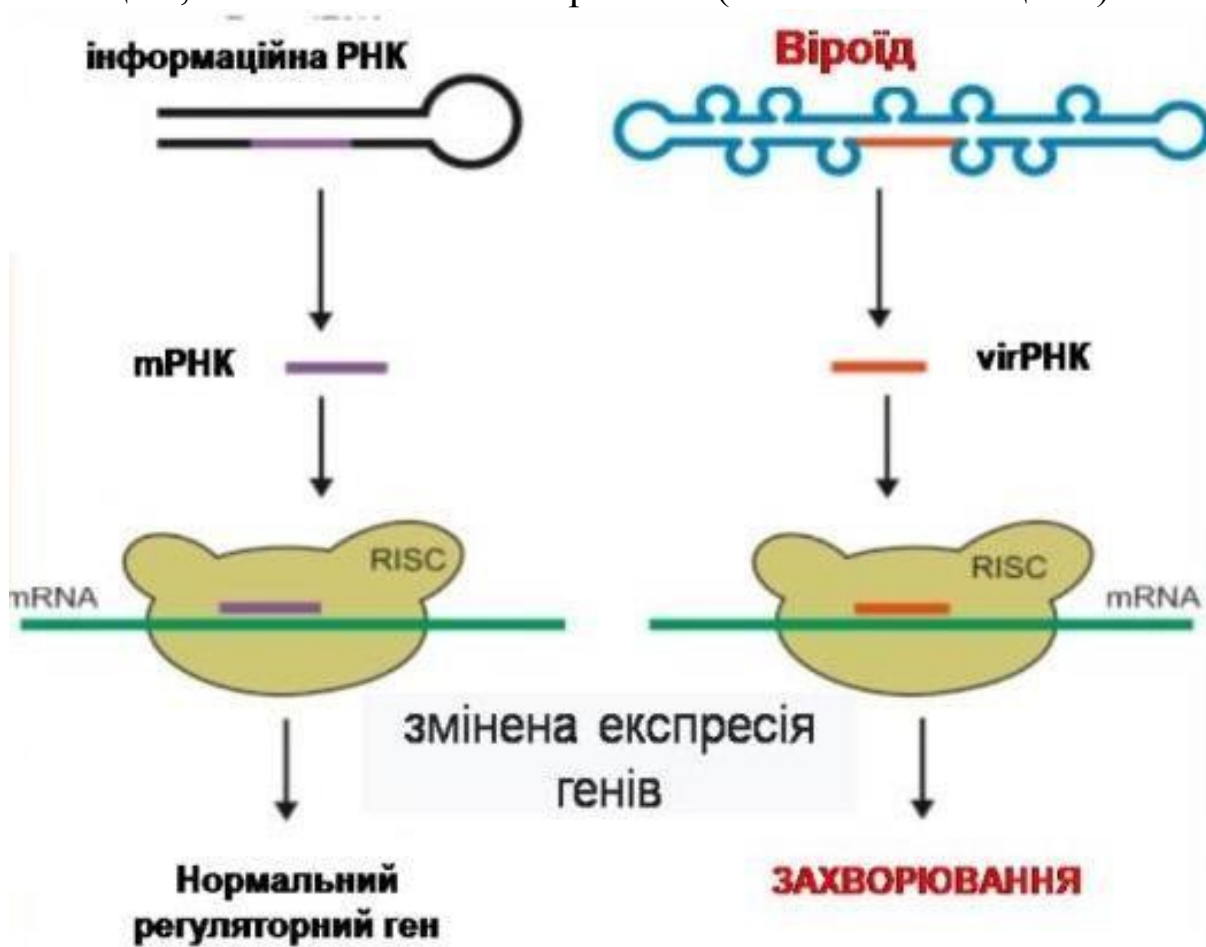


Рис. 170. Життєвий цикл віроїдів

Діагностика віроїдів проводиться тими ж методами, що і діагностика вірусів, за виключенням серологічного методу. Оскільки віроїди не мають білкової оболонки. Найчастіше віроїди діагностують методами електронної мікроскопії, з допомогою рослин-індикаторів, методами молекулярної біології.

Найбільш поширеними віроїдозами є: веретеноподібність бульб картоплі, або готика, екзокортис цитрусових, авокадо, кокосових пальм, хлоротична крапчастість огірків, блідоплідність огірків, карликова потворність хмелю, карликовість хризантем.

5.6. Мікоплазми

Мікоплазми – мікроорганізми, давно відомі як збудники хвороб тварин і людей. Як збудники хвороб рослин вони відкриті у 1967 р.

японськими вченими при електронному мікроскопіюванні флоєми рослин шовковиці, уражених карликовістю. Згодом було встановлено, що цілий ряд жовтяниць, карликовості, зростання квіток, «відьминих метел», які раніше вважали за вірусні, спричинюються мікоплазмами.

На даний час відомо понад 200 видів рослин із 59 родин, що уражуються мікоплазмами.

Морфологія і будова. *Мікоплазми* – найдрібніші із відомих на даний час організмів, здатних до самостійного існування. За розміром і складності будови вони займають проміжне положення між вірусами і бактеріями.

Мікоплазми – округлі, яйцеподібні або сферичні утворення, як правило, 300–1000 нм у діаметрі (рис. 171). Вони на відміну від бактерій не мають клітинної оболонки, а мають трьохшарову еластичну мембрану, завдяки якій можуть змінювати свою форму до ниткоподібної і проникати із клітини в клітину через ситоподібні пори і плазмодесми.

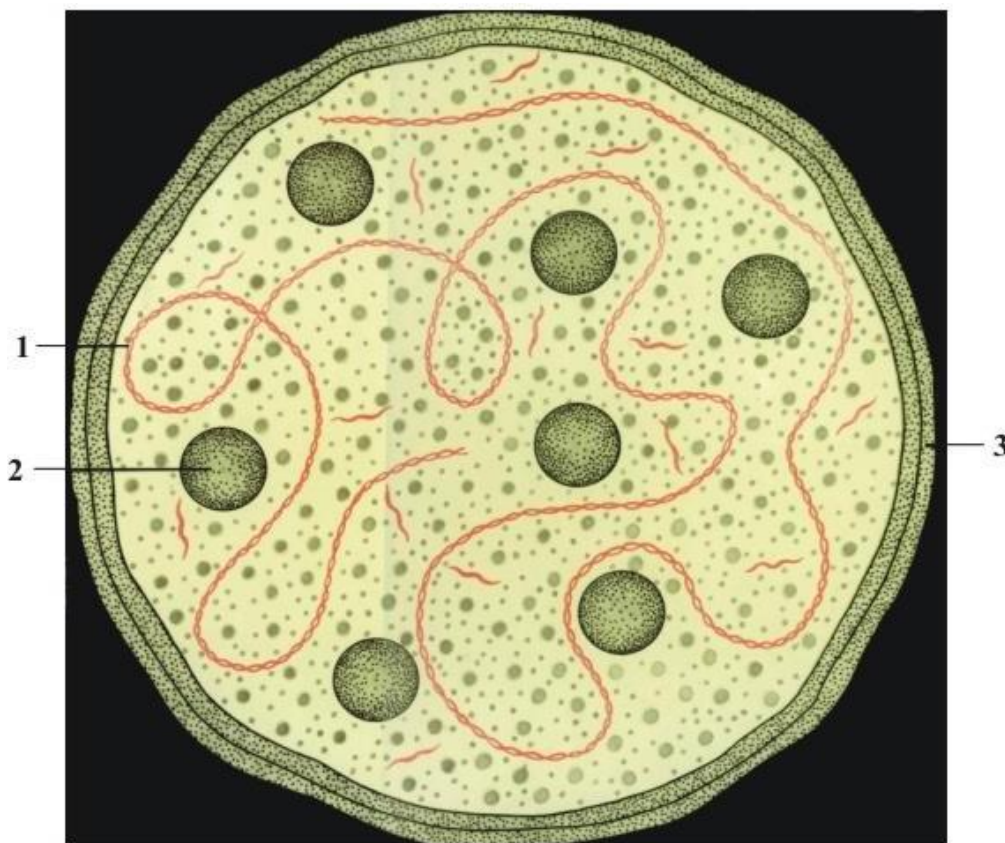


Рис. 171. Схема будови мікоплазми:

1 – ДНК; 2 – рибосоми; 3 – ліпопротеїнова мембрана

На відміну від вірусів мікоплазми мають більш складну будову. В їх клітинах є протоплазма із рибосомами, дифузне ядро із двома типами нуклеїнової кислоти – РНК і ДНК.

Один і той же мікоплазмений організм може мати клітини неоднакових розмірів і форми, які є різними стадіями у процесі їх відтворення. Крім того, клітини мікоплазм розділяють за віком на три типи: молоді, зрілі і старі.

Мікоплазми здатні розмножуватися на штучних живильних середовищах. При цьому, універсального живильного середовища немає, при їх культивуванні необхідно підбирати індивідуальне живильне середовище для кожного мікоплазменого організму.

Систематика. У відповідності до сучасної класифікації мікоплазми належать до еволюційно відокремленої групи мікроорганізмів, що складають клас Mollicutes (що мають зовнішній ніжний шар), який відноситься до царства прокариотів (Procaruotae), порядок Mycoplasmatales. До складу порядку входять три родини: Mycoplasmataceae, Acholeplasmataceae і Spiroplasmataceae. В основу розділу на родини покладено молекулярну масу геному, форму клітин, фізіолого-біохімічні властивості.

Родина Mycoplasmataceae включає два роди: *Mycoplasma* (77 видів), які виділені із рослин. Комах, тварин і людей і *Ureaplasma* (два види), виділені тільки із людей і тварин.

Родина Acholeplasmataceae включає тільки один рід – *Acholeplasma* (10 видів).

Родина Spiroplasmataceae включає один рід – *Spiroplasma* (7 видів). Представники цієї родини мають клітини спіральної форми, здатні до руху. Їх називають ще *спіроплазмами*.

Локалізація в рослинах. Мікоплазми живуть переважно в провідних судинах флоєми – в жилках листків, стеблах, деформованих квітках. Вони швидко розмножуються і пересуваються по провідних судинах по всій рослині. Мікоплазми можуть закупорювати судини флоєми, виділяти продукти своєї життєдіяльності, що призводить до в'янення, пожовтіння рослин, карликовості, виродливості та інших типових симптомів.

Іноді мікоплазми знаходяться у паренхімі, тоді вони спричиняють крапчастість листків, схожу на вірусну.

Мікоплазми нерівномірно роз приділені по клітинах рослини-живителя, тому не обов'язкова їх наявність у кожній клітині, що іноді затруднює їх виявлення. Мікоплазми не виявлені у більшості меристем

них клітин, тому вважають, що вони живуть лише у диференційованих тканинах нижче точки росту. Однак мікоплазми впливають на останні, порушуючи їх домінуюче положення, внаслідок чого спостерігається утворення додаткових бруньок та багатоклітинність (гіпертрофія).

Розмноження мікоплазм відбувається впродовж усього життя рослин. Основним способом розмноження є: бінарне ділення материнської клітини на дві дочірні; брунькування; для ниткоподібних – його різновидність – розділення материнської клітини на більш дрібні колоноподібні і овоїдні клітини.

Способи поширення в природі. Основний спосіб поширення мікоплазм – передача їх від хворих рослин до здорових з допомогою комах-переносників (понад 60 видів). Основними переносниками мікоплазм є цикадки, листоблішки, трипси і кліщі. Інкубаційний період мікоплазм в організмі переносників триває від 2-х тижнів до 1,5 місяців. За цей час мікоплазми пересуваються разом із соком рослин по травневому тракту стилета переносника в його травну систему і в гемолімфу, там розмножуються і потрапляють у клітини слинних залоз, звідки при живленні комах потрапляють у клітини флоєми і ті, що знаходяться поряд із ними і поширюються по всій рослині. Такий спосіб передачі інфекції називають *циркулятивним*. Тривалість збереження інфекційності переносників залежить від багатьох факторів: виду переносника, його статі, стадії розвитку, виду рослини, виду збудника.

Крім переносників, мікоплазми можуть передаватися при щепленні (симптоми хвороби проявляються через 6–16 діб), повитцею (симптоми через 4–5 місяців), вовчком.

Механічно із соком хворих рослин і з насінням мікоплазми не передаються.

Спеціалізація. Мікоплазми рідко бувають вузькоспеціалізованими. Тому коло рослин, які вони здатні уражувати, визначається видовим складом рослин, на яких живиться переносник тієї чи іншої хвороби. Таким чином, ареал поширення хвороби, як правило, визначається ареалом переносника.

Джерела та резерватори інфекції. Основним джерелом інфекції мікоплазмових хвороб є багаторічні бур'яни, дикорослі рослини, дерева, чагарники. В зимовий період мікоплазми зберігаються тільки в живих тканинах рослин (бульбах, коренеплодах, цибулинах, коренях і кореневищах). В насінні, що формується на хворих рослинах, мікоплазми не зберігаються.

Впродовж тривалого часу мікоплазми можуть зберігатися в організмах переносників (здебільшого – цикадок) які впродовж декількох поколінь можуть передавати збудника здоровим рослинам *трансоваріально* (через яйця). Таким чином, мікоплазми є типовими трансмісійними паразитами.

Симптоми. Хвороби, що спричинюються *мікоплазмами*, називають мікоплазмозами. Їх симптоми дуже схожі із симптомами вірусних хвороб (вірозів). Саме тому до того часу. Поки не була виявлена природа мікоплазмозових хвороб, їх відносили до вірусних.

Мікоплазмози проявляються у вигляді: деформації листків, „відьмині метли”, карликовості, жовтяниці, в’янення рослин тощо. Особливо характерним є спотворений розвиток генеративних органів: а) позеленіння пелюсток (віресценція); б) перетворення окремих частин квіток у листоподібні вирости (філлодія); в) поява замість однієї численних квіток із спотвореним розвитком. Або численних тонких пагонів із сплячих бруньок (проліферація).

Патологічний процес при мікоплазмозах досить складний. Внаслідок метаболізму мікоплазм дезорганізується проходження і по черговість реакцій фотосинтезу і він стає неконтрольованим. В результаті цього відбувається посилене утворення дегенеративних клітин, цитоплазма молодих клітин темніє, від насичення рибосомами і полісомами мембранні елементи клітин зникають, це ж відбувається і з мітохондріями, хлоропластами.

Механізм впливу збудників мікоплазмозів за точністю вибору мишені (саме процес фотосинтезу) іноді порівнюють із механізмом впливу вірусу імунодефіциту на організм людини (Скрипаль, 1993).

Діагностика мікоплазм. Діагностувати мікоплазми на основі з тієї ж причини, що і віруси. Тому існують більш точні методи їх діагностики.

1. Обробка хворих рослин антибіотиками групи тетрацикліну. Якщо внаслідок її рослини одужують, це свідчить про мікоплазмозову природу хвороби, якщо ні – про вірусну, оскільки віруси нечутливі до антибіотиків цієї групи.

2. Електронна мікроскопія. Має свою специфіку, оскільки процес приготування препаратів дуже складний.

3. Використання світлового мікроскопу. З допомогою спеціальних методів проводять забарвлення клітин і судин, що містять деякі мікоплазми і готують препарати.

4. Мікробіологічний метод (тріада Коха) – виділення збудника в чисту культуру; зараження рослин для отримання ідентичних симптомів; виділення із них патогенна в чисту культуру.

5. Використання рослин-індикаторів.

6. Методи молекулярної біології (вивчення складу білків, визначення маси геному, гібридизація ДНК різних штамів і ізолятів патогенна).

5.7. Заходи захисту рослин від мікоплазм

Вони включають комплекс міроприємств, спрямованих на профілактику хвороб. Зокрема, найбільш радикальним і ефективним способом боротьби з мікоплазмами є створення стійких до них сортів. Серед профілактичних заходів істотну роль відіграють: отримання здорового посадкового матеріалу, боротьба з бур'янами і дикорослими видами рослин – резерваторами інфекції, боротьба із переносниками.

Серед терапевтичних заходів у виробництві набула поширення *термотерапія* – теплова обробка саджанців плодкових культур (60 діб при t 38–39 °С і з 16-годинним фотоперіодом). Ефективним терапевтичним заходом є застосування антибіотиків групи тетрацикліну. Їх використовують різними способами: обприскування саджанців 0,1 % розчином антибіотика, намочування їх у розчині антибіотика, введення розчину антибіотику у стовбури дорослих дерев. Зокрема ефективним способом лікування груші від засихання (мікоплазмозна хвороба) є введення у стовбур дерев через просвердлені отвори 6–8 л розчину антибіотику (100 мкг/л) впродовж 2–3 років. Одужання дерев відбувається до нормального стану.

5.8. Рикетсії

Як збудники хвороб рослин рикетсії відомі з 1972 р., коли їх виявили в флоемі рослин конюшини з деформованими листками. Згодом подібні організми було виявлено у ксилемі виноградної лози, ураженої хворобою Пірса, у ксилемі коренів персика, ураженого хворобою фоні.

Рикетсії – облигатні внутрішньоклітинні колоноподібні, паличкоподібні і плеоморфні грам негативні організми (рис. 172). За розмірами вони дещо більші за бактерій (діаметр біля 20 нм, довжина до 2000 нм). На відміну від мікоплазм, рикетсії мають

цитоплазматичну мембрану і добре помітну клітинну оболонку, чутливі до пеніциліну і не ростуть на живильних середовищах.

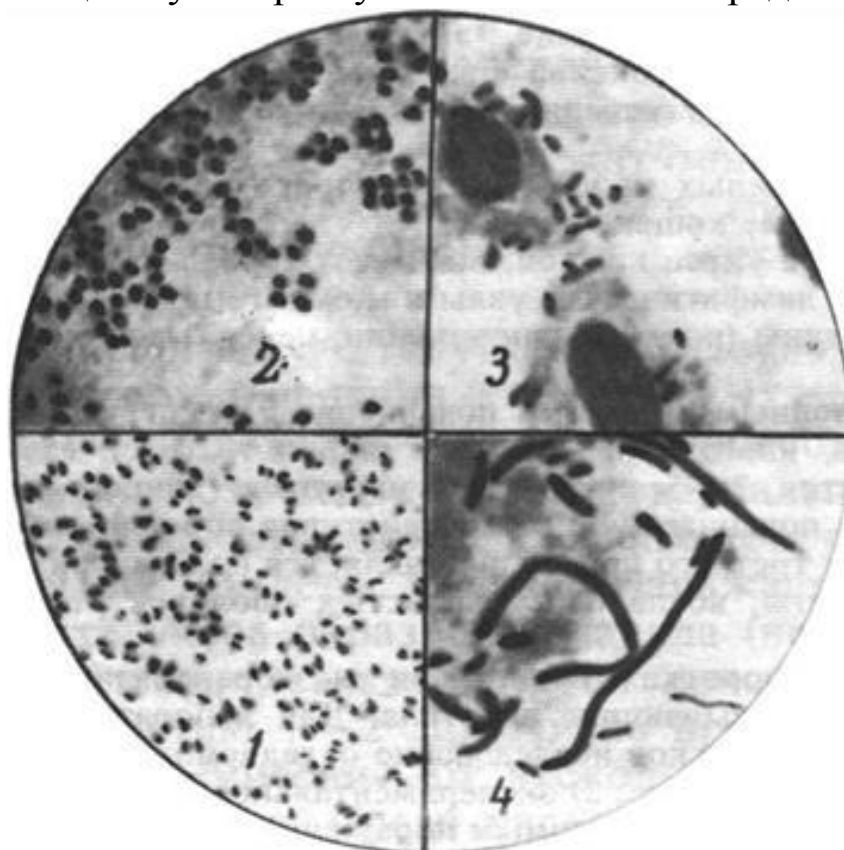


Рис. 172. Морфологічні типи риккетсій:

1 – кокоподібні; 2 – палочковидні; 3 – бацилярні; 4 – ниткоподібні

На даний час відомо 12 хвороб (риккетсіозів), що спричинюються риккетсіями. Ці хвороби, як правило, мають системний характер і проявляються у вигляді пригнічення і зупинки росту, в'янення. Поширюються риккетсії тільки з допомогою переносників, здебільшого цикадок, що живляться соком із клітин ксилеми. Проте, деякі риккетсії передаються переносниками, що живляться в клітинах флоєми. На відміну від мікоплазм, риккетсії передаються від одного покоління переносника до іншого через яйця (трансоваріально). Із соком хворих рослин і насінням не передається.

Незважаючи на чималу кількість відомостей щодо риккетсій, самі вони і хвороби, що ними спричиняються поки що вивчені недостатньо. Тому і заходи боротьби із ними поки що обмежені і включають, в основному прийоми по запобіганню їх поширення. Зокрема, ефективним прийомом по оздоровленню посадкового матеріалу шляхом прогрівання його у гарячій воді при $t\ 45\ ^\circ\text{C}$ впродовж 3 год. Поширення риккетсіозів у значній мірі обмежує боротьба із переносниками.

Контрольні запитання до розділу 5:

1. Охарактеризуйте теорії походження вірусів?
2. Яка історія розвитку фітовірусології?
3. Назвіть основні морфологічні та структурні ознаки фітопатогенних вірусів?
4. Які ознаки покладені в основу класифікації фітопатогенних вірусів?
5. У чому полягає патологічний процес вірусних хвороб рослин?
6. Назвіть основні форми виявлення вірусів?
7. Які основні шляхи циркуляції фітопатогенних вірусів у природі?
8. Які основні методи діагностики фітопатогенних вірусів?
9. Рикетсієподібні організми, морфологія, властивості. Симптоми проявлення рикетсіозів.

6. ФІТОПАТОГЕННІ БАКТЕРІЇ – ЗБУДНИКИ ХВОРОБ РОСЛИН

Вперше про можливе паразитарне ураження вищих рослин бактеріями зробив припущення ботанік М. С. Воронін у 1866 р. Першим довів бактеріальну природу опіку плодових культур американський фітопатолог І. Дж. Буррил у 1883 р. Так був описаний перший бактеріоз і закладена основа нового напрямку у фітопатології.

Засновником вчення про бактеріози є американський фітопатолог Ервін Сміт (1854–1927), який не тільки провів величезну кількість окремих досліджень, а і зробив великий внесок у розробку методики бактеріологічних досліджень у фітопатології, завдяки чому на початок нового століття бактеріологія сформувалася як важливий і самостійний напрямок у фітопатології.

Нині відомо понад 200 економічно важливих хвороб рослин, що спричинюються бактеріями. Зокрема, дуже шкідливі бактеріози щодо овочевих культур і картоплі, плодових, технічних культур тощо.

6.1. Характеристика фітопатогенних бактерій

Будова і біологічні особливості бактерій. Бактерії – дрібні одноклітинні організми розміром $1-3 \times 0,3-0,6$ мкм, видимі тільки з допомогою оптичних засобів (світлового або електронного мікроскопів). Фітопатогенні бактерії мають здебільшого паличкоподібну форму із заокругленим кінцем. Іноді – слабо зігнуті із булавоподібними здуттями на кінцях.

Нуклеоїд бактеріальної клітини складається з ДНК і розміщується в цитоплазмі у вигляді дрібних зерен. Не відокремлених від цитоплазми мембраною. В цитоплазмі є також позахромосомні ділянки ДНК – плазміни. Бактеріальна клітина оточена товстою багат шаровою оболонкою – клітинною оболонкою, внутрішній опорний шар якої надає бактерії певну форму (рис. 173).

При несприятливих умовах середовища, наприклад під впливом антибіотиків, у деяких видів утворюються L-форми без клітинних оболонок, які при певних умовах можуть відновлювати первинний стан. Втрата клітинних оболонок позбавляє бактерії притаманної їм форми і розміру; в такому вигляді вони проходять через бактеріальні фільтри. За цю здатність L-форми отримали назву фільтруючих.

Фітопатогенні бактерії мають особливе значення у розвитку бактеріозів, бо здатні тривалий час знаходитися у рослині в

прихованому стані. У заражених ними рослинах симптоми хвороби не проявляються, така зараженість називається латентною. При настанні сприятливих умов бактерії з L-форми переходять у звичайну, починають розмножуватися і викликають патологічний процес з типовими симптомами.

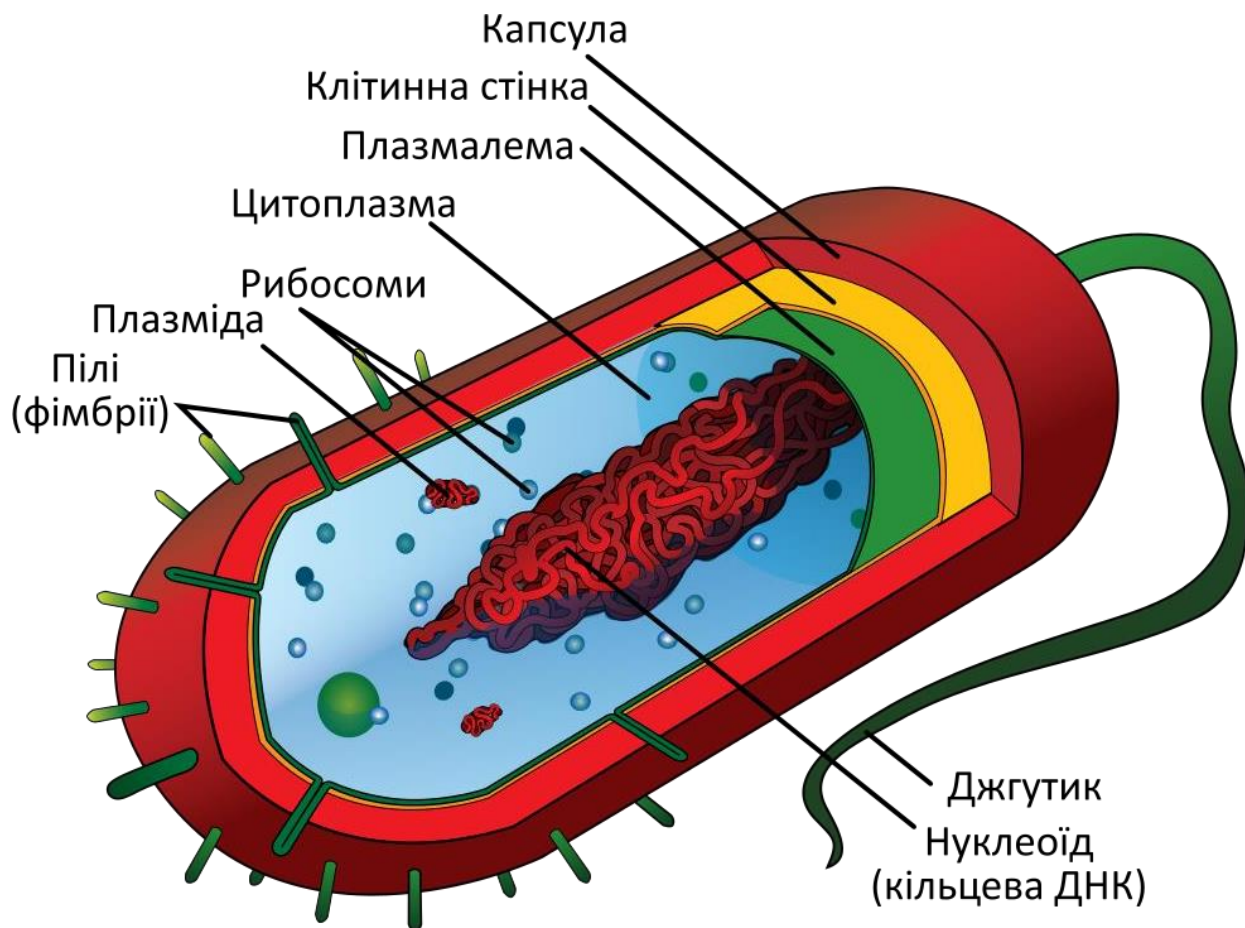


Рис. 173. Будова бактерії

Оболонка деяких фітопатогенних бактерій вкрита тонким слизистим шаром, який має здатність набухати, в результаті чого на поверхні бактеріальної клітини утворюється чохол або капсула. Слизова капсула має велике значення для виживання бактерій в несприятливих умовах: вони стають більш витривалими до дії температури, сонячних променів, хімікатів. У деяких фітопатогенних видів слизиста речовина містить токсини, які визначають їх патогенність, – роди *Pseudomonas*, *Xanthomonas*. У вологу погоду бактеріальні клітини, завдяки слизистій оболонці накопичуються на поверхні уражених рослин у вигляді слизу або ексудату.

Більшість видів фітопатогенних бактерій мають один або декілька джгутиків, завдяки яким вони можуть рухатись у водному

середовищі. Швидкість руху у різних бактерій різна, більшість рухливих форм за 1 сек. Долають відстань, близьку до розміру їх тіла. В залежності від кількості і місця розташування джгутиків всі рухливі бактерії поділяють на три типи: *монотрихи* – з одним полярним джгутиком; *лофотрихи* – з пучком джгутиків на одному кінці; *перитрихи* – джгутики розташовані по всій поверхні бактеріальної клітини.

За характером живлення всі фітопатогенні бактерії – гетеротрофи. З допомогою ферментів в першу чергу пропектинази вони роз'єднують серединні пластинки, роз'єднують клітини тканин рослин, які внаслідок цього відмирають, а потім з допомогою інших ферментів розчиняють вміст клітин рослини-живителя і переводять їх речовини із не засвоюваних у засвоювані. Патогенні властивості бактерій прямо залежать від складу та активності їх ферментів. Деякі види бактерій здатні виділяти в субстрат токсини. Які призводять до загибелі живих клітин.

У відповідності із різною паразитичною активністю фітопатогенні бактерії розрізняються за спеціалізацією відносно рослин-живителів. Серед бактерій є види, які вузькоспеціалізовані і паразитують на рослинах, що належать тільки до одного роду або навіть виду. До них, зокрема, відносяться: збудник гомосу бавовнику (*Xanthomonas malvacearum* Dowson); *Pseudomonas lachrymans* Ferr. – збудник бактеріозу огірків; *Xanthomonas campestris* pv. *translucens* Young et al. – збудник чорного плямистого бактеріозу злаків і ін. Є види, які здатні паразитувати на широкому колі рослин-живителів. Наприклад, вид *Xanthomonas campestris* Dowson паразитує на різних видах із родини капустних; збудник мокрої гнилі бульб картоплі, коренеплодів моркви, цибулі, помідорів і інших культур – *Pectobacterium carotovorum* Dowson.

На особливостях будови клітинної оболонки бактерій побудований важливий метод аналізу цих організмів – забарвлення по Граму. Цей спосіб був запропонований в 1884 р. німецьким вченим К. Грамом і розроблений з урахуванням здатності клітинних оболонок певних бактерій утримувати барвник. Бактеріальні клітини забарвлюють розчином грам-віолату і грам-йоду, а потім знебарвлюють етиловим спиртом, після чого в одних видів барвник вимивається з оболонок і він знебарвлюється, а в інших міцно пов'язується і вони залишаються синіми. Бактерії, які утримують барвник, називають грампозитивними, а ті що знебарвлюються –

грамнегативними. Майже всі фітопатогенні бактерії грамнегативні, лише декілька видів роду *Clavibacter* грампозитивні.

Розмноження і ріст бактерій залежить від різних факторів. Фітопатогенні бактерії починають розмножуватися при 5–10 °С, оптимальна температура для розмноження 25–30 °С, припиняється при 33–40 °С. На відміну від грибів, для росту яких сприятливе кисле середовище, фітопатогенним бактеріям для нормальної життєдіяльності потрібне нейтральне або слаболужне середовище. Переважно вони – аероби. Деякі види факультативно анаеробні, можуть рости всередині тканин рослини-живителя при відсутності молекулярного кисню.

За характером живлення фітопатогенні бактерії – гетеротрофи, необхідну енергію отримують шляхом розчеплення органічної речовини. Однак вони зберігають життєздатність у ширших температурних межах – від 2–4 до 45 °С, а іноді і при 70–80 °С (термофіли). При температурах, нижче нуля, припиняється процес гниття, але бактерії зберігають життєздатність навіть при температурі рідкого азоту (–190 °С). При температурах 50–60 °С плазма бактерій згортається, і вони гинуть протягом 30 хв., а при температурі 80–100 °С – через 5–10 хв. Тільки деякі спори можуть витримати температуру до 120 °С. Бактеріям для росту звичайно не потрібне світло, і прямі сонячні промені діють на них згубно. Облігатні паразити, які можуть розвиватися тільки в тканинах рослини-живителя, серед них не знайдені. Всі відомі на даний час збудники

бактеріозів рослин розмножуються на поживних середовищах. На твердих поживних середовищах бактерії утворюють колонії, які мають забарвлення, форму, поверхня яких типова для даного виду або штаму.

Фітопатогенні бактерії синтезують два види пігментів:

водонерозчинні, які не виділяються в поживне середовище, і

водорозчинні, які дифундують. Водонерозчинні пігменти надають бактеріальним колоніям характерне забарвлення, наприклад колонії

Xanthomonas мають жовте забарвлення. Розчинні забарвлюючі

речовини типові для видів роду *Pseudomonas*: вони виділяють зеленуватий флуоресцируючий пігмент і викликають в ультрафіолетовому світлі добре помітну флуоресценцію – родову ознаку.

Патогенні властивості бактерій пов'язані з активністю їх ферментів і токсинів. Більшість фітопатогенних бактерій мають ферменти, які розчиняють серединні пластинки клітини. Це – пектинази, протопектинази, полігалактуронази. Особливо високою

активністю відрізняються ферменти збудників гнилей. Патогенні бактерії можуть виділяти токсини. Впливаючи на рослину, ці речовини порушують їх ферментативні системи і викликають відмирання або в'янення уражених тканин і органів.

Основним способом розмноження бактерій є бінарне ділення материнської клітини. За сприятливих умов ділення кожної клітини може повторюватися кожні 20–30 хв. В природі така швидкість не має місця, однак розмноження бактерій відбувається швидко. Живлення бактерій відбувається поглинанням поживних речовин із розчинів осмотичним шляхом через клітинну оболонку. Крім того, на даний час, доведено, що у бактерій існує і статевий процес, в результаті якого відбувається обмін генетичною інформацією. Він представлений різними парасексуальними механізмами, зокрема, трансформаціями, трансдукціями і кон'югаціями. Однак ці механізми забезпечують не стільки розмноження бактерій, скільки їх мінливість, внаслідок чого виникають спадкові зміни і поява в популяціях бактерій форм з новими ознаками, у т.ч. і патогенними.

6.2. Систематика фітопатогенних бактерій

Згідно з 9-м виданням визначника бактерій Берджі (*Bergeys Manual of Determinative Bacteriology*), сформовано 35 груп споріднених родів (Шпаар та ін., 2004). Молекулярна класифікація, що містить сиквенірування (визначення послідовності нуклеотидів) рибосомальних генів, ДНК-ДНК і ДНК-РНК гібридизацію та інші прийоми, дозволила уникнути суперечностей фенотичних класифікацій. Наразі застосовують комплексні системи, що поєднують на різних за ієрархією таксономічних рівнях молекулярні і фенотипічні дані.

Крім поняття вид (*species-sp.*) і підвид (*subspecies-ssp.*), в класифікації фітопатогенних бактерій використовують також поняття патовар (*pathovar-pv.*), під яким розуміють «диференційовані штами одного виду, які розрізняються за патогенними властивостями, наприклад, ураження рослин-живителів і проявлення симптомів хвороби». Під расою бактерії розуміють «штами одного виду чи патовару, які різняться між собою за сортовою або генотиповою спеціалізацією». Вони визначаються за допомогою тест сортименту і позначаються буквами або цифрами.

Зміни в класифікації бактерій продовжують вносити і понині, в тому числі це стосується також і фітопатогенних видів. Класифікацію родів фітопатогенних бактерій наведено нижче (Шпаар і ін., 2004).

Група грам негативних аеробних паличок

Родина (*Pseudomonadaceae*) псевдомонадові

Рід *Pseudomonas* (псевдомонас)

Грамнегативні рухливі палички з одним або декількома полярними джгутиками.

Практичне значення мають представники цього роду, що спричиняють найбільш шкідливі хвороби. Зокрема, це *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* (Burk.) Dows. – який спричинює бактеріоз квасолі; *Pseudomonas syringae* pv. *lachrymans* (Sm. et Br.) Carsner. – кутасту плямистість огірків; *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* (Wolf et Foster) Stev – бактеріальну рябуху тютюну; *Pseudomonas xanthochlora* Stapp. – мокрої гнилі бульб картоплі і ін.

Рід *Xanthomonas* (ксантомонас)

Грам негативні рухливі палички з одним полярним джгутиком. Декілька видів є небезпечними збудниками хвороб. *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Pamm) Dows. – збудник бактеріозу капустних; *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* Dye. – збудник чорної бактеріальної плямистості, або бородавчатості помідорів; *Xanthomonas campestris* pv. *oryzicola* Dye. – збудник бактеріальної смугастості, або штрихуватості рису.

Родина *Rhizobiaceae* (ризівієві)

Рід *Agrobacterium* (агробактеріум)

Грам негативні рухливі палички з одним-чотирма перитрихальними джгутиками. Живуть у ґрунті, заражують підземні органи рослин, спричиняючи утворення наростів. Типові представники цього роду – *Agrobacterium tumefaciens* (Sm. Et Towns) Con. – збудник кореневого раку плодових та раку коренеплодів буряків.

Група грам негативних факультативних аеробних паличок

Родина *Enterobacteriaceae* (Ентеробактерії)

Рід *Erwinia* (Ервінія)

Представники роду – рухомі бактерії з перитрихальними джгутиками. Спричиняють некрози та мокру гниль різних видів рослин. Найбільш поширеними і шкідливими є: *Erwinia phytophthora* Berg. et al – збудник чорної ніжки картоплі; *Erwinia carotovora* subsp. *Atroseptica* (Van Hall) Dye – збудники слизистого бактеріозу капусти; *Erwinia amylovora* Burrill Winslow – збудник опіку плодових.

Група корінеформних бактерій

Практичне значення мають представники роду клавібактер (*Clavibacter*).

Грампозитивні нерухливі палички спричинюють переважно судинні бактеріози (*трахеобактеріоз*), що призводять до в'янення рослин. Типовими представниками цього роду є: *Clavibacter michiganense* subsp. *michiganensis* (E.F.Sm.) Gens. (= *Corynebacterium michiganense* Jens.) – збудник бактеріального раку помідорів; *Corynebacterium michiganense* subsp. *sepedonicum* (Spiek. et Koth) Skaptason et Burkh. (= *Corynebacterium sepedonicum* Scart. Et Burkh.) – збудник кільцевої гнилі картоплі.

6.3. Динаміка інфекційного процесу при бактеріозах

Загальні особливості бактеріозів. Бактеріози суттєво відрізняються від мікозів рядом особливостей, що пов'язано із властивостями їх збудників (бактерій). Зокрема, бактеріальні клітини не можуть, у протилежність грибам, проникати безпосередньо через покривні тканини рослин, тому для зараження рослин потрібні відповідні ворота інфекції. Успішне зараження рослин у значній мірі залежить від наявності краплинної вологи (опадів, роси або високої вологості повітря). Ці фактори також суттєво впливають на масове утворення інфекції на поверхні уражених органів у вигляді бактеріального слизу і її поширення на здорові рослини. Бактеріальна інфекція здебільшого має системний характер; збудник поширюється по судинній системі рослин пасивно, досягаючи всіх їхніх органів, у т.ч. і генеративних. Активне пересування бактерій можливе лише на короткі відстані, оскільки бактеріальні клітини не здатні до активного росту. Фітопатогенні бактерії у більшості не мають форм у стані спокою, повною мірою залежать від субстрату. Можливості виживання їх на неживому рослинному субстраті обмежені, а вільно у ґрунті – взагалі відсутні (за рідкими виключеннями).

Первинні джерела інфекції. Виникнення бактеріальних хвороб у певному агроценозі обумовлене, у першу чергу, наявністю первинної інфекції. Вона може зберігатися різними способами. Найбільш значимі із яких є насіння, посадковий матеріал, живі уражені рослини, рослинні рештки, комахи, рідше – ґрунт.

Насіння та посадковий матеріал. В насінні і посадковому матеріалі бактерії зберігаються найбільш тривалий період (до трьох і

більше років). Насіння і посадковий матеріал, що несе інфекцію. Може бути причиною появи бактеріозів в регіонах, де їх раніше не було і таким чином може сприяти поширенню хвороб по всій земній кулі. Наочним прикладом цього є поширення гомозу бавовнику (збудник – *Xanthomonas malvacearum* Dowson) у багатьох регіонах, де ця хвороба раніше не зустрічалась.

Бактерії можуть знаходитись як на поверхні. Так і у внутрішніх тканинах насіння. Зараження рослин від зараженого насіння і подальше поширення хвороби залежить як від типу зараження насіння, так і біологічних особливостей збудників. Подальше поширення хвороби може бути пов'язане із пересуванням бактерій по судинах (*Corynebacterium sepedonicum* Scapt. et Burkh – кільцева гниль картоплі), винесенням бактерій із сім'ядолями на поверхню (*Xanthomonas malvacearum* Dowson – збудник гомозу бавовнику), винесенням зараженої насінневої оболонки (*Pseudomonas tabaci* Stapp. – збудник бактеріальної рябухи тютюну).

Рослинні рештки. В рослинних рештках зберігається багато видів фітопатогенних бактерій. Життєздатність бактерій зберігається до повної мінералізації субстрату. Таким чином, чим повільніше відбувається процес руйнування рослинних решток, тим довше залишаються бактерії життєздатними.

Живі рослини. В тканинах багаторічних деревних, чагарникових рослин, хмелю бактерії зберігаються впродовж всього періоду життя живителів. Від них хвороби поширюються за допомогою комах, дощу, живцями при щепленні, садивним інструментом при догляді за плодовими і ягідними насадженнями. Бактерії зберігаються також в зимуючих рослинах багаторічних трав.

Численні види фітопатогенних бактерій можуть впродовж певного часу зберігатися в неактивній формі на поверхні рослин і латентно в їх тканинах. Наприклад, *Erwinia amylovora* Burrill Winslow (збудник опіку плодів) може зберігатися не спричинюючи прояву хвороби впродовж багатьох місяців на поверхні бруньок (поверхнева контамінація). Таке явище відмічене і відносно збудника мокрої гнилі картоплі – *Erwinia carotovora* subsp. *Atroseptica* (Van Hall) Dye).

Кормахи. Деякі види фітопатогенних бактерій зимують у тілах комах. Зокрема збудник слизистого бактеріозу капусти – *Erwinia aroideae* (Townsend) Holland зимує в личинках капустної мухи;

збудник в'янення огірків – *Erwinia tracheiphila* (Sm.) Holl. Зимує у кишковому тракті деяких жуків-листоїдів.

Грунт. Безпосередньо у ґрунті фітопатогенні бактерії здатні зберігати життєздатність нетривалий період (не більше 10–15 днів). Вони швидко гинуть внаслідок дії антагоністів або бактеріофагів. Більш тривалий час бактерії зберігаються у ризосфері коренів, де, напевне, менше антагоністів.

Шляхи передачі інфекції. Передача бактеріальної інфекції здійснюється завдяки існуванню інфекційного ланцюга. Він включає як джерела інфекції, так і шляхи її передачі, у т.ч. фактори навколишнього середовища, термінологічні процеси вирощування культури, висока концентрація певних с.-г. культур, відсутність ефективних засобів боротьби тощо. Тому безпосереднє знищення збудника не завжди є самим успішним способом попередження поширення хвороби. Для цього іноді достатньо розірвати інфекційний ланцюг з тим, щоб запобігти масовому вторинному зараженню рослин.

Перенесення бактерій з однієї частини рослин на іншу або на сусідні рослини в межах одного агробіоценозу як правило, здійснюється двома шляхами. На уражених частинах рослин за вологої погоди утворюється ексудат, що містить міріади бактерій, які з дощем розбризкуються на сусідні і незначно віддалені рослини, а також переносяться різноманітними комахами. Поширенню бактеріозів також сприяють поливні води, течії річок, коли в воду потрапляють залишки хворих рослин.

Повітряними потоками можуть поширюватись дрібні бактерії і найдрібніші частки хворих рослин. Однак такий спосіб поширення бактерій досить обмежений, оскільки вони швидко гинуть у сухому повітрі і під дією сонячного проміння.

Надзвичайно небезпечним є поширення бактерій при щепленнях, із живцями, при догляді за рослинами (обрізуванні, пасинкуванні тощо), при механізованому збиранні, транспортуванні, перебиранні, закладанні на зберігання. При розрізанні посадкових бульб.

Особливе значення має перенесення бактерій при імпорті та експорті плодів, оскільки таким шляхом інфекція може поширюватися в різні країни і інші континенти.

Багато бактеріозів поширюється із насінням. Збудники накопичуються або на поверхні насіння, або між насінневою

оболонкою і ендоспермом. Іноді вони зберігаються у зародку. Тривалість зберігання бактерій з насінням знаходиться в залежності від виду в межах 3–20 років.

Один із найпоширеніших способів передачі бактерій – заражений посадковий матеріал, з якого збудник переходить у вирості із нього надземні органи.

Переносниками бактерій можуть бути комахи та птахи. Комахи або безпосередньо переносять бактеріальні клітини із хворих рослин на здорові, або ж створюють умови для проникнення в них патогенів. Зокрема, комахи із колюче сисним ротовим апаратом. Живлячись на рослинах, ранять їх, створюючи таким чином ворота для інфекції.

6.4. Шляхи проникнення бактерій в рослині

Проникнення бактерій в тканини рослин може відбутися як пасивно, так і активно. При пасивному проникненні бактеріальна клітина потрапляє в тканини рослин через різноманітні поранення. При активному проникненні рухливі бактерії пересуваються по зволоженій поверхні рослин, досягають продихів сочевичок, гізатод і ін. природних отворів і через них потрапляють в тканини рослин.

Всі фітопатогенні бактерії нездатні проникати через кутикунізований епідерміс рослин. Оскільки не мають, на відміну від грибів, для цього спеціальних механізмів. Тому проникнення здебільшого відбувається через так звані природні ворота інфекції. І через випадкові поранення, або так звані штучні ворота інфекції. Через природні ворота інфекції проникають здебільшого паразитично активні вузькоспеціалізовані види бактерій. Більшість бактерій проникає через продихи. Через гідатоди (водяні пори). Зокрема проникає збудник судинного бактеріозу капусти (*Xanthomonas campestris* hv. *campestris*). Сочевички на корі є шляхом проникнення збудника плямистості кісточкових (*Xanthomonas arboricola* pv. *pruni* Dowson). Збудник опіку плодових (*Erwinia amylovora* Burrill Winslow) проникає через нектарники і цьому у значній мірі сприяють бджоли. Збудник мокрої гнилі картоплі (*Erwinia carotovora* subsp. *Atroseptica* (Van Hall) Dye) проникає через вічка бульб.

Штучні ворота інфекції виникають внаслідок градобою, пошкодження комахами. Гризунами, худобою, людиною, при щепленні, живцюванні, пасинкуванні. Збиранні врожаю тощо. Таким

шляхом проникають здебільшого широко спеціалізовані патогени з менш вираженою паразитичною активністю.

Фаза інкубації (інкубаційний період) – проміжок часу між проникненням патогена в тканини рослин і появою перших ознак (симптомів) хвороби. За цей час у рослинному організмі відбуваються патофізіологічні зміни, результатом яких є зовнішній прояв хвороби.

Тривалість інкубаційного періоду залежить від патогенності збудника, стійкості рослини і факторів навколишнього середовища і може вимірюватись днями і навіть місяцями. Зокрема, у *Erwinia amylovora* Burrill Winslow він дуже короткий (два дні), у *Ralstonia solanacearum* (Smith), Yabuuchi – 4–6 днів, у *Clavibacter michiganensis* subsp. *insidiosus* corrig. (McCulloch), Davis – від 3 до 4 місяців і навіть до року. Фактори навколишнього середовища суттєво впливають на перебіг інкубаційного періоду. Зокрема, високі температури скорочують його. Наприклад інкубаційний період у *Xanthomonas translucens* pv. *translucens* (збудника бактеріозу зернових культур) при 100 °C складає 8 днів, а при 20 °C – лише два дні.

Типи ураження рослин бактеріозами і симптоми. В тканинах рослин бактерії поширюються двома шляхами: по міжклітинних ходах і по судинах. У першому випадку бактерії з допомогою ферментів розчиняють серединні пластинки, що призводить до дезорганізації тканин. Таке ураження називають *міжклітинним*, або *паренхіматозним*. Воно має, як правило, місцевий (локальний) характер. У другому випадку бактерії досягають ксилемної частини судинної системи, швидко розмножуються, закупорюють судини, виділяють токсини, що призводить до в'янення та загибелі рослин. Таке ураження називають *судинним*. Воно має загальний (судинний) характер.

Іноді спостерігається змішаний тип ураження – судинно-паренхіматозний. При цьому уражуються не тільки судини, а і паренхіма. Бактерії проникають та руйнують їх, а потім переходять у паренхимні тканини, що знаходяться поблизу.

За зовнішніми ознаками ураження, характером патологічного процесу і особливостям дії патогенів на рослини відомо п'ять основних типів бактеріозів: гнилі, в'янення, некрози, опіки, нарости.

Гнилі частіше проявляються на органах рослин, багатих на воду і поживні речовини (бульбах, цибулинах, коренеплодах, плодах тощо) при паренхіматозному типі ураження. Бактерії з допомогою фермента пектинази розчиняють міжклітинні речовини, внаслідок чого

відбувається роз'єднання клітин (дезорганізація тканин) і перетворення ураженого органу у кашоподібну масу із неприємним запахом. Типовими прикладами такого типу бактеріозів є мокра гниль картоплі, слизистий бактеріоз капусти тощо.

В'янення проявляється внаслідок судинного типу ураження рослин. Такий тип бактеріозів ще називають *трахеобактеріози*. Рослинні клітини втрачають тургор, вся рослина або її частини в'януть. Іноді спостерігається потемніння судин і жиллок (бактеріальний рак помідорів – *Clavibacter michiganensis subsp. michiganensis*).

Некрози з'являються внаслідок відмирання невеликих ділянок ураженої тканини. Такі ураження називають плямистостями. Бактеріальні плямистості мають свої особливості; на відміну від грибних плямистостей у них відсутнє спороношення. Крім того, бактеріальні плями мають блідо-зелену або жовтувату облямівку, а за вологої погоди на плямах утворюється ексудат у вигляді крапель жовтуватої рідини, які при висиханні перетворюються у кірку. Типовим представником, що спричинює такий тип ураження є *Pseudomonas syringae p.v. lachrymans* Smith and Bryan – збудник кутастої плямистості огірків.

Опіки. Бактеріальні опіки проявляються у вигляді почорніння, засихання, а іноді і швидкого відмирання окремих органів або тканин рослин. Такий тип ураження проявляється генеративні і вегетативні бруньки, квітки, молоді листки, кора дерев. Найбільш шкідливою хворобою такого типу є опік плодових культур (*Erwinia amylovora* Burrill Winslow).

Нарости виникають внаслідок того, що патоген, виділяючи в тканини рослин в місцях проникнення особливих ростових речовин, стимулює посилений ріст і ділення клітин (гіперплазія). Тканини наростів недиференційовані, вони не мають судин і полостей, швидко загнивають і руйнуються. Типовим представником такого типу ураження є кореневий рак плодових (збудник – *Agrobacterium tumefaciens* Smith et Townsend).

Крім цих типів бактеріозів часто зустрічаються змішані типи, коли деякі фітопатогенні бактерії спричинюють різні симптоми на різних органах. Наприклад, *Clavibacter michiganensis subsp. michiganensis* (збудник бактеріального раку помідорів) спричинює в'янення рослин, розтріскування стебел, плямистості листків і плодів.

Шкідливість бактеріозів в цілому значно менша у порівнянні із вірозами та мікозами і значною мірою залежить від зони,

сільськогосподарської культури, погодно-кліматичних умов року, технології вирощування культури тощо. Однак чимало бактеріозів спричиняють істотні економічні збитки.

За різними даними, втрати врожаю картоплі від кільцевої гнилі (збудник – *Corynebacterium sepedonicus*) знаходяться в межах 10–50 %. Суттєвих економічних збитків завдає опік плодівих (збудник – *Erwinia amylovora* Burrill Winslow). В багатьох регіонах земної кулі ця хвороба спричинила загибель насаджень груші на великих площах. Збитки від опіку виражаються як у втратах врожаю, так і у витратах, пов'язаних із викорчовування загиблих дерев, відновлення садів.

Бактеріальна рябуха тютюну (збудник – *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci*) іноді призводить до загибелі 50 % рослин. Крім того, хвороба суттєво погіршує якість листків.

Збудники чорної ніжки та кільцевої гнилі картоплі (збудники, відповідно, (*Erwinia carotovora* subsp. *Atroseptica* (Van Hall) Dye та *Clavibacter michiganensis* subsp. *sepedonicus* (Cms) Spieck. et Kott. Skarp et Burkh) у значній мірі знижують якість посадкового матеріалу.

Смакові та товарні якості помідорів різко знижуються при ураженні їх бактеріальним раком (збудник – *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis*) й чорною бактеріальною плямистістю (збудник – *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*).

6.5. Методи діагностики бактеріозів

Успіх захисту рослин від бактеріозів повною мірою залежить від точної їх діагностики. Часто виявити і встановити хворобу лише за її симптомами неможливо. Тому для аналізу рослинного матеріалу можливо ураженого бактеріозами користуються рядом методів: візуальний – аналіз симптомів, мікроскопічний аналіз, ізоляція і детальне вивчення збудника.

Візуальний. Аналізується загальна картина ураження за симптомами. Однак цей метод дає здебільшого лише орієнтовні результати і не дає можливості ідентифікувати збудника хвороби.

Мікроскопічний. Для цього готують мікроскопічні препарати із уражених частин рослин, краще із граничних ділянок між здоровою і ураженою тканиною. Для аналізу необхідно використовувати свіжий матеріал, оскільки навіть нетривале його зберігання в умовах підвищеної вологості призводить до появи на ньому сапрофітних мікроорганізмів, які не дають можливості точно діагностувати збудника хвороби. Для підвищення точності цього методу

застосовують барвники (зокрема, карболтїонін + orange G). Бактерії забарвлюються в яскраво синій, клітинні стінки – в жовтий і зелений, здерев'янілі частини тканин – у світло-блакитний колір.

Виділення і ідентифікація збудника проводиться за методом Роберта Коха (триада Коха), який складається із трьох етапів: виділення збудника, зараження рослин для отримання аналогічних симптомів захворювання і повторне виділення збудника (ре ізоляція). Потім порівнюють вихідну і реізольовану культуру та ідентифікують бактерію.

Виділення проводять спеціальними бактеріологічними методами. Органи рослин, що досліджуються обережно миють у проточній воді, поверхнево стерилізують у водному розчині NaOCl (1 : 3) або 0,1 % розчині сулеми, потім у місці переходу від хворої до здорової тканини стерильним скальпелем вирізають маленькі шматочки, поміщують їх на предметне скло, додають 1–2 краплі стерильної води і тканину подрібнюють. Через декілька хвилин бактерії дифундують із рослинних тканин у воду.

6.6. Заходи по обмеженню розвитку бактеріозів

Захист рослин від бактеріозів включає цілий комплекс методів і засобів.

Створення стійких сортів. В перспективі – це найбільш ефективний метод обмеження шкідливості бактеріозів. На даний час вже є багато відомостей щодо типів стійкості рослин до бактеріозів, генетики цієї ознаки, розроблені методи визначення стійкості рослин до бактеріозів, генетики цієї ознаки, розроблені методи визначення стійкості рослин на різних етапах їх органогенезу, визначення патогенності збудників, їх мінливості тощо. Це дає можливість планування і реалізації проектів по створенню стійких сортів с.-г. культур до широкого кола збудників бактеріальних хвороб.

Карантин. Зростаючий обмін посівним і посадковим матеріалом, рослинною продукцією ставить досить серйозні задачі перед службою зовнішнього карантину – запобіганню завезення на територію України карантинних об'єктів. Завданням служби внутрішнього карантину є локалізація і знезараження осередків виникнення карантинних хвороб.

Профілактичні заходи (заходи по розриву інфекційного ланцюга) включають знезараження насінневого матеріалу (обробка насіння розчином формаліну 1:90, сулемою – HgCl₂ – 1:1000–3000, гарячою водою, вирощування насіння в посушливих районах, де бактеріальні

хвороби майже не проявляються тощо); використання методу апікальної меристеми для вирощування здорового посадкового матеріалу культур, що вегетативно розмножуються, знезараження інструменту при щепленні, обрізуванні плодових і ягідних культур, розрізанні бульб картоплі, догляду за рослинами тощо; знищення рослинних решток, знезараження ґрунту в теплицях і інших культивуваційних спорудах, боротьба із переносниками, викорчовування дерев і кущів з ознаками бактеріальних хвороб.

Агротехнічні заходи включають додержання чергування культур у сівозміні, оранка із обертанням пласта, збалансоване мінеральне живлення, створення оптимального мікроклімату в посівах (боротьба з бур'янами, оптимальна густина посіву і насаджень), своєчасне збирання врожаю у стислі строки, своєчасна первинна обробка і сортування насінневого матеріалу, збирання насіння із ділянок, не уражених хворобами і ін.

Хімічні заходи. На даний час хімічна боротьба із бактеріозами є проблематичною, оскільки відсутні пестициди, що відповідають вимогам захисту рослин за ефективністю проти бактерій. З появою антибіотиків і застосуванням їх у фітопатології намітились певні перспективи у цьому плані. Зокрема, застосування антибіотиків груп стрептоміцину і тетрацикліну у чистому вигляді або в комбінації із фунгіцидами створює реальну можливість захисту плодових від бактеріального опіку. Однак широке застосування антибіотиків поки що стримується із-за їх високої вартості. Крім того, під дією антибіотиків в популяціях патогенів з'являються резистентні до них форми. До того ж у багатьох країнах, стрептоміцин заборонено для використання як засіб захисту рослин. На основі цього антибіотику створені препарати (фітобактеріоміцин, поліміцин), які успішно використовуються у захисті бобових культур і шовковиці від бактеріальних хвороб.

6.7. Актиноміцети

Актиноміцети – ґрунтові організми, що відносяться до царства Procariota. З бактеріями їх поєднує відсутність справжнього ядра; як і у бактерій нуклеотид роздріблений у цитоплазмі у вигляді дрібних зерен і не відділений від неї мембраною. На відміну від бактерій, актиноміцети мають вегетативне тіло у вигляді тонких, розгалужених гіф несептованого міцелію, що розростаються у вигляді променів, за що їх ще називають лучистими грибами. Розмножуються

актиноміцети шматочками міцелію та спорами, які утворюються на спеціальних органах – спороносцях). Спори у актиноміцетів кулясті або паличкоподібні, проростають як конідії грибів – ростком.

За способом живлення актиноміцети – типові сапрофіти, широко розповсюджені в природі (в ґрунті, на рослинних рештках, у гної і т.ін.). Актиноміцетів можна виявити також у повітрі, водоймах. Деякі із них пристосувалися паразитувати на рослинах і тваринах, спричинюючи хвороби, які називають *актиномікози*.

За систематикою вони входять до однієї групи з каринеморфними бактеріями, до родини стрептоміцетові (*Streptomycetaceae*). Серед фітопатогенних видів практичне значення мають представники роду *Streptomyces*, або *Actinomyces*. Вони спричинюють появу на підземних органах рослин (в бульбах, коренеплодах) в місцях зараження тріщин, бородавок, виразок, які часто зливаються і весь уражений орган стає коростявим. Найбільш відомим є збудник звичайної парші бульб картоплі і парші коренеплодів буряків (*Streptomyces scabies* Waks et Hen.). Кількість актиноміцетів у ґрунті визначається його типом, метеорологічними умовами року, наявністю органічних решток. Розвитку актиноміцетів сприяють невисока вологість ґрунту (17–20 %) і підвищена температура. Суттєву роль відіграє рН ґрунту; вони більш інтенсивно розвиваються на лужних ґрунтах.

Актиноміцети є активними продуцентами антибіотиків. За цією властивістю вони значно перевищують всі мікроорганізми. Широко відомий антибіотик *стрептоміцин* є продуктом одного із видів із роду *Streptomyces*. Серед антибіотиків групи стрептоміцину є багато антагоністів грибів, бактерій і інших актиноміцетів, що обумовлює перспективи створення на їх основі біологічних препаратів і використання їх у захисті рослин.

В основі захисту с.-г. культур від актиноміцетів є застосування прийомів, що попереджують накопичення їх у ґрунті. До них відносяться: чергування культур у сівозміні (повернення культури що уражується актиноміцетами на попереднє місце через 4–5 років), внесення фосфогіпсу на лужних ґрунтах, недопущення внесення свіжого неперепрілого гною тощо.

Контрольні запитання до розділу 6:

1. Назвіть будову та біологічні особливості фітопатогенних бактерій?
2. Назвіть основні типи ураження рослин бактеріями?
3. Які основні властивості фітопатогенних бактерій?
4. На які основні систематичні групи поділяють фітопатогенні бактерії?
5. Назвіть джерела зараження рослин, шляхи поширення фітопатогенних бактерій?
6. Які основні симптоми бактеріозів?
7. Назвіть основні методи діагностики захворювань рослин спричинених фітопатогенними бактеріями?
8. Які основні представники збудників бактеріозів?
9. Назвіть особливості актиноміцетів, як збудників хвороб рослин?

7. НЕМАТОДИ – ЗБУДНИКИ ХВОРОБ РОСЛИН

Фітонематоди (Nematoda, Nemathelminthes), або фітогельмінти – це паразитичні рослиноїдні черв'яки, які належать до класу Nematodes, ряду Tylenchida та Dorylaimida.

Нематоди до належать об'єктів, які фахівці відмітили значно пізніше, порівняно з грибами, бактеріями, комахами. Зоологи зареєстрували паразитів на рослинах ще у XVIII ст., але тривалий час не приділяли їм особливої уваги в сільськогосподарській практиці. Це можна пояснити, очевидно тим, що ентомологи їх не помічали через малі розміри і патогенний ефект приписували різним хворобам рослин, а фітопатологи також не приділяли їм особливої уваги, тому що нематоди не розмножуються на штучних живильних середовищах, на яких вирощувались гриби і бактерії.

Втрати, яких завдають нематоди сільському господарству у різних країнах світу, оцінюють мільйонами доларів.

Група нематод становить в ґрунті більше 90 % усіх виявлених багатоклітинних тварин. Далеко не всі нематоди паразитують на рослинах. Значна більшість вільно-живучих нематод живе в морях, прісних водоймищах і ґрунтових водах; частина з них паразитує в організмі тварин і людей, а частина прямо або опосередковано пов'язана з рослинами. Цю групу прийнято називати фітоне-матодами (фітогельмінтами). Нематоди здатні уражати всі органи як нижчих, так і вищих рослин, спричиняючи їх захворювання і відмирання. Симптоми ураження можуть бути чітко вираженими (кореневі, стеблові і листкові гали, деформовані стебла, листки, надмірне ураження і загнивання коренів) або перебувають у прихованій (латентній) формі у вигляді загального ослаблення і пригнічення рослин.

За способом життя і морфологією фітогельмінти діляться на декілька груп: цистоутворюючі (рід *Heterodera*), мігруючі кореневі ендопаразити (рід *Pratylenchus*), стеблові (рід *Ditylenchus*), ектопаразити (роди *Paratylenchus*, *Helicotylenchus*, *Tylenchorhynchus*, *Longidorus*) і ін. За своїм відношенням до рослин фітонематоди поділено на кілька екологічних груп.

Прикорневі нематоди (парарізобіонти), які живуть у ґрунті, здатні проколювати списом (видозміненим зубом, пустим у середині і загостреним зовні) корінці рослин і висмоктувати з них речовини.

До групи парарізобіонтів належать види нематод, спосіб живлення яких не має суттєвого значення для рослин. Ці нематоди

живляться виділеннями кореневої системи рослин, а також різними мікроорганізмами. Вони переважно живуть у вологому ґрунті навколо кореневої системи і в прісних водоймищах. До цієї групи належать також види нематод, які живляться іншими видами нематод, тобто хижі нематоди. Інколи вони проникають і в тканини рослин, але не виявляють патогенності.

Типові сапробіонти (еусапробіонти) – нематоди, які живуть у гниючих тканинах (від гр. *sapros* – зіпсований, *biont* — існуючий).

Еусапробіонти – мешканці сапробіотичного середовища. Представники цієї групи здебільшого є санітарами ґрунту, сприяють очищенню його від згниваючих рослинних решток. Поряд з позитивним значенням вони здатні і негативно впливати. Це пов'язано з тим, що їх кутикула, а також кишечник, є субстратом для різних видів мікрофлори. Переходячи із хворого осередка на здорові частки рослинних органів, вони сприяють поширенню інфекції.

Наступні дві групи складають *фітогельмінти*, або *паразитичні нематоди* (гельмінти – паразитичні черв'яки).

Представники девісапробіонтів здатні жити як у сап-робіотичному середовищі, так і в здорових тканинах рослин. У процесі своєї життєдіяльності вони не виявляють негативного впливу на розвиток рослин.

Значний інтерес для рослинництва становлять фіто-патогенні (паразитичні) нематоди рослин. Представників цієї групи за способом живлення і за хворобами, які вони спричиняють, поділяють на дві групи: фітогельмінти специфічного патогенного ефекту і фітогельмінти неспецифічного патогенного ефекту.

До першої групи належать *ендо-* і *ектопаразитичні фітогельмінти*. Ендопаразитичні фітогельмінти – антагоністи сапробіосу – не контактують з грибами і бактеріями, а використовують для їжі тільки живильні соки живих рослин, переробляючи їх за допомогою своїх ферментів. Живлячись за рахунок рослин, вони здатні спричинити глибокі зміни в уражених тканинах, у зв'язку з чим рослини відмирають повністю. До складу цієї групи входять рухомі ендопаразити і сидячі прикріплені.

До другої групи належать фітогельмінти, які живляться міцелієм грибів, тому їх часто називають мікогельмінтами. Представники цієї підгрупи здатні заселяти рослини, уражені збудниками грибкових хвороб, їхня роль у патологічному процесі рослин не завжди виражена, тому що мікогельмінти тільки разом з іншими патогенними організмами

(грибами, бактеріями) спричиняють паталогічні зміни в тканинах рослин, тому їх і називають фітогельмінтами неспецифічного патогенного ефекту. Але в цій групі мають місце окремі види нематод, які у своєму розвитку пішли трохи далі і сформували самостійний спосіб живлення, тим самим вони є типовими паразитами рослин.

Для сільського господарства значний інтерес становить перша група фітогельмінтів. Кількість видів, які входять до неї, досягає 100 (табл. 2).

Таблиця 2

**Порівняльна характеристика найпоширеніших груп
фітогельмінтів**

Назва	Pratylenchus sp. (ендопаразити)	Tylenchorhynchus sp. (екзопаразити)	Helicotylenchus sp. (екзопаразити)
Фото			
Рівень ураження	Може варіюватися від незначного до дуже важкого, залежно від рівня зараженості й умов навколишнього середовища		
Розмір нематод (мм)	0,30–0,75	0,65–0,99	0,6–0,8
Характер пошкодження	Вгризаються і живуть у корінні кукурудзи, живляться та відкладають яйця	Занурюються передньою частиною тіла в корені. Внаслідок проколів тканин на коренях виникають численні дрібні некрози. Нерідко «спіральні» нематоди виявляються цілком зануреними в корені. У таких випадках у зовнішніх шарах коренів можна знайти усі стадії розвитку – від яйця до статевозрілої нематоди	
Симптоми	Сильне «обрізання» коренів, що призводить до низькорослості, зменшення діаметра стебла, ваги стебла і кореня, хлорозів або інших змін кольору	Зменшення кореневої системи, утворення галл, що призводить до пригнічення рослин, хлорозів, інших змін кольору	Зменшення кореневої системи, що призводить до пригнічення рослин
Контроль	Сівозміна, протруювання насіння, застосування хімічних нематоцидів		

Фітонематоди – вологолюбні тварини, які використовують для своєї життєдіяльності різні біотики (прісні і солоні водоймища, ґрунт, мох, лишайники, органи вищих рослин). Нйбільш примітивною групою фітонематод вважають представників сапробіотичних нематод – рабдітид. Від цієї групи виникла більшість фітонематод. Нині відомо кілька тисяч фітонематод, значна кількість яких живе в фунті. За даними Деккара (1977) 100 м² ґрунту містить 4–5 тис. нематод. З розширенням фітонематодологічних досліджень виявляється все більше видів фітонематод.

Коротка характеристика нематод

Розміри та форма тіла. Фітонематоди відносяться до мікроскопічних організмів, довжина тіла яких коливається від 300 мкм до 8 мм. Більшість видів мають тіло ниткоподібної форми, загострене на кінцях, несегментоване, у поперечному перерізі кругле, звідси назва типу – Круглі черви. У малорухливих видів тіло грушоподібне або кулясте. Тіло нематод поділяється на три відділи: передній або головний, середній або власне тіло і задній або хвостовий, що починається від анального отвору. У центрі головної ділянки знаходиться ротовий отвір, оточений рухомими губами. На головній капсулі розташовується комплекс органів чуття. У середньому відділі розташовуються травна, статева, видільна системи. Форма хвоста може бути різною і часто є систематичною ознакою.

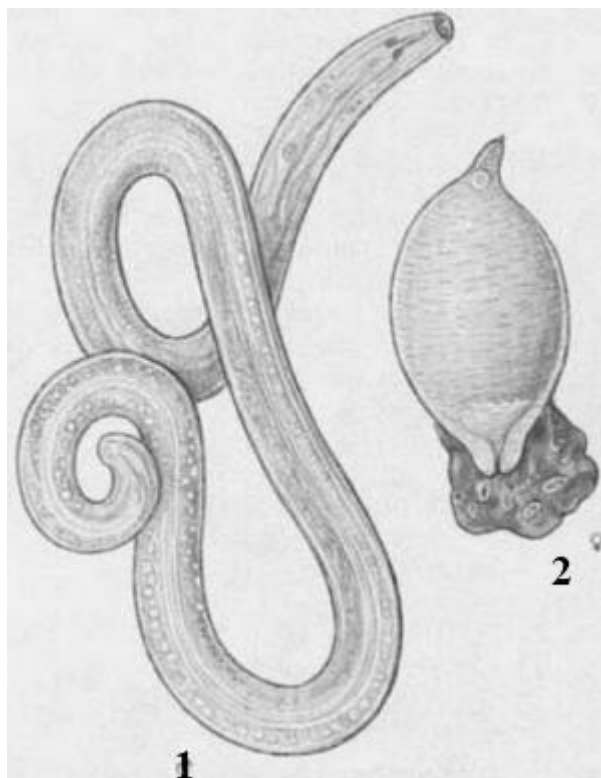


Рис. 174. Черв'якоподібний самець (1) і грушоподібна самиця (2) бурякової нематоди

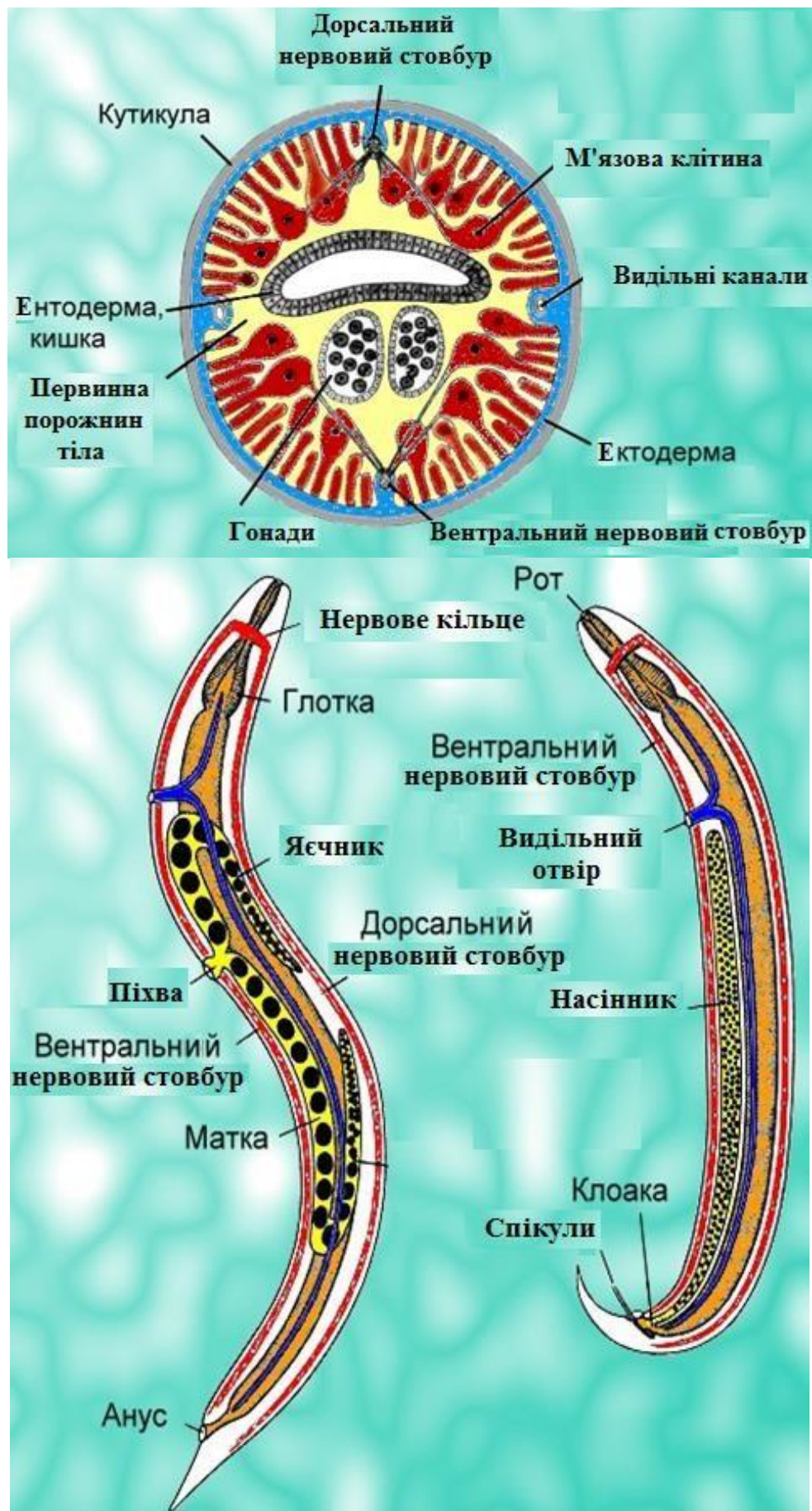


Рис. 175. Поперечний зріз через тіло нематоли та схема розташування внутрішніх органів

Покрови. Стінка тіла нематод є шкірно-м'язовим мішком і складається з трьох шарів – кутикули, гіподерми зі шкірними залозами і м'язів. У стінці тіла проходять нервові тяжі. Зовні тіло вкрите кутикулою. Це складне багат шарове утворення, до складу якого входять різні речовини білкової природи. Білки кератин і колаген роблять покрови міцними та еластичними, ліпопротеїни забезпечують їхню проникність. Кутикула може бути гладкою або мати кільчасту будову. На поверхні кутикули нематод часто є різні придатки, пов'язані з органами чуття. Це папіли або сосочки, що у вигляді невеликих горбків на голові та щетинки. Їх форма та розташування на тілі є діагностичною ознакою. Безпосередньо під кутикулою розташована гіподерма чи власне шкіра нематод. Вона розділена на 4 поздовжні частини потовщеннями або валиками, що йдуть вздовж тіла. Гіподерма складається із суцільної маси протоплазми. Клітини з рідкими ядрами і вакуолями, меж між ними немає (синцитій). Гіподерма пронизана численними фібрилами.

У гіподермі активно відбуваються обмінні процеси й інтенсивний біосинтез. Вона є також бар'єром, який затримує шкідливі для гельмінта речовини. У гіподермі лежать різноманітні залози. Шийна залоза або ренета розташована в передній частині тіла, складається з декількох клітин із протокою, що виходить назовні та виконує функцію виділення. Тилехіди, до яких належить більшість фітонематод, мають бічні хвостові залози, так звані фазміди. Вони виконують дотичну функцію. Під гіподермою розташовані м'язи, які складають окремі клітини, зібрані у 4 тяжі поздовжніх м'язів, відділених один від одного валиками гіподерми – спинним, черевним і двома бічними. Функції кутикули різноманітні. Насамперед, це опора для прикріплення мускулатури. Опорній функції кутикули сприяє тиск внутрішньопорожнинної рідини, яка є гідроскелетом. Кутикула також захищає тіло нематод від механічних та хімічних впливів та від висихання.

Епітеліально-м'язовий мішок. Всередині шкірно-м'язового мішка розташована первинна порожнина тіла, або псевдоцель, заповнена рідиною. Особливість цієї порожнини полягає в тому, що вона не вистелена мезодермальним епітелієм. У ній розташовані внутрішні органи нематод. Крім того, у порожнині під великим тиском знаходиться рідина, що створює опору для соматичної мускулатури. До складу органів входить невелика і, як правило, постійна кількість клітин.

Травна система представлена кишковим каналом, який починається ротовим отвором (рис. 176), що лежить на передньому кінці тіла, і закінчується анусом, розташованим на черевній стороні на межі середнього та заднього кінців тіла. Кишковий канал підрозділяється на три відділи: передню, середню та задню кишки. До передньої кишки відноситься ротова порожнина, стома та стравохід. Стома тиленхід і афеленхід має стилет – характерний орган фітонематод.

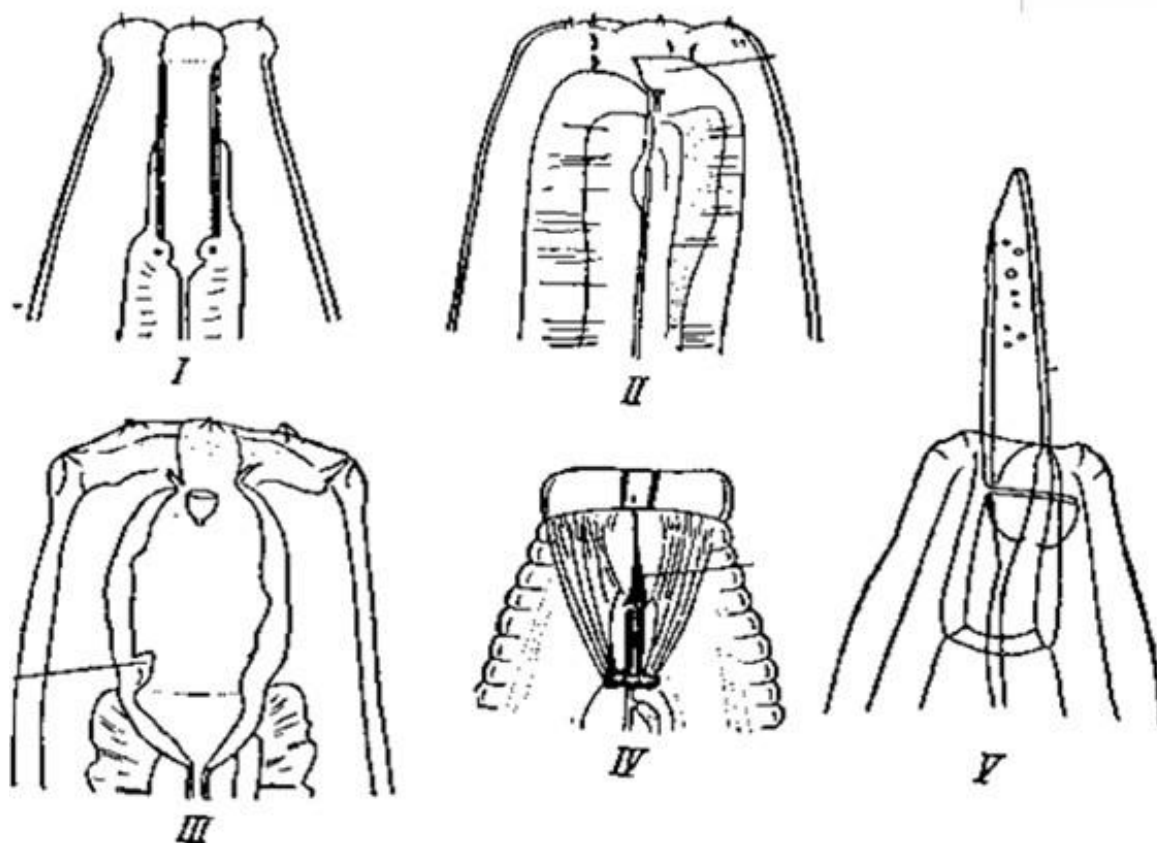


Рис. 176. Типи ротових порожнин нематод:

I – рабдитоїдна; II – цефалобоїдна; III – диплогастероїдна;
IV – тиленхоїдна; V – дорилаймоїдна

Стилет має видовжено-конічне вістря, циліндричний корпус і основу з потовщеними стінками, у складніше влаштованого стилету в основі є потовщення у вигляді 3 базальних голівок. До них прикріплюються м'язи – протрактори, що висувають стилет через ротовий отвір назовні у процесі живлення. Стилет має всередині вузький, майже капілярний канал, по якому у стравохід надходить рідка їжа. Стилет нематод працює за принципом колюче-сисного ротового апарату, висувається через ротовий отвір, проколює тканини рослин, уводить ферменти травних залоз і висмоктує напівперетравлений вміст. Капілярний просвіт стилету забезпечує достатню сисну силу органа. У

спокої стилет втягнутий у ротову порожнину. Стравохід має травні залози, протоки яких впадають до основи стилету. Секрети травних залоз викликають гідроліз високомолекулярних органічних сполук. Біля голови нематод накопичується готова для всмоктування їжа, таким чином травлення відбувається поза тілом тварини і має позакишковий характер. Середня кишка є трубкою, що складається з одного шару клітин ентодерми, призначення якої зводиться до всмоктування. Відділ позбавлений м'язів та залоз. Задня кишка вистелена кутикулою і забезпечена замикаючим м'язом – сфінктером. Відкривається назовні анальним отвором і служить виведення з кишечника неперетравлених залишків їжі. У деяких видів анальний отвір відсутній.

Кровоносна та дихальна системи. Кровоносна і дихальна системи відсутні, що вказує на примітивність організації нематод. Дихання здійснюється через покриви або біоенергетичний процес відбувається за типом аноксигібіозу (бродіння). Особливістю є те, що вони хоч і дихають покривами тіла, їхнє дихання є анаеробним, тобто майже не здійснюється.

Видільна система. Представлена однією чи двома одноклітинними шкірними залозами, що замінили протонефридії. Від залози відходять вирости у вигляді двох бічних каналів, які лежать у бічних валиках гіподерми. Позаду канали закінчуються сліпо, а в передній частині сполучаються у один непарний канал, який відкривається назовні порою позаду «губ». Функція виділення властива і особливим фагоцитарним клітинам, які розташовані вздовж видільних каналів. У клітинах нагромаджуються нерозчинні продукти дисиміляції, а також чужі тіла, що потрапляють у порожнину тіла.

Нервова система. Являє собою групу поздовжніх нервових стовбурів, з'єднаних між собою кільцевими перемичками. Найбільш помітна перемичка (навкологлоткове нервове кільце) розташована в середній частині стравоходу. Від навкологлоткового кільця шість нервів прямують до органів голови. З десяти нервових стовбурів, що прямують назад від навкологлоткового нервового кільця, найбільш розвинений черевний стовбур. Органи чуття у фітонематод представлені органами дотику – тангорецепторами та органами хімічного чуття – амфідами. Тангорецептори мають вигляд сосочків або щетинок, розташовані на головній ділянці тіла, у самців – хвостовій. Амфіди лежать у тиленхид (клас Secernentea) на губах, у нематод класу Adenophorea – з боків голови. Амфіди є поглибленнями

в кутикулі, до яких підходять великі нерви, переважно амфіди розвинені у самців.

Статева система. Більшість нематод мають виразний зовнішній статевий диморфізм та є роздільностатевими, хоча зустрічаються й гермафродити. Найчастіше нематоди відкладають яйця. Із запліднених яєць вилуплюються личинки. Це відбувається у зовнішньому середовищі за наявності повітря. У деяких нематод (зокрема у кишкової вугриці — збудника стронгілоїдозу) спостерігають живородіння. Ріст і розвиток личинок супроводжуються рядом послідовних линянь, при яких личинка звільняється від старої кутикули, яка замінюється новою. Для життєвого циклу більшості видів паразитичних нематод властива відсутність зміни господарів.

У самців задній кінець тіла загнутий на черевну сторону і є складним копулятивним апаратом. Утримують самицю під час копуляції різноманітні суплементарні органи самця і (у рабдитидних нематод) бурси. Спермії вводяться за допомогою спікул, що висувуються з клоакального отвору. Внутрішні статеві органи у вихідному варіанті парні й мають трубчасту будову. У самиць є одиничний або подвійний набір з яєчника, яйцепроводу і матки. Піхва завжди одинична. У самців є один або два сім'яники з сім'япроводами і непарна сім'явикидна протока. Спермії нематод мають вкрай різноманітну будову, позбавлені джгутиків, їм притаманна амебоїдна (але не за рахунок задіяння актину) рухливість.

Розмноження. Для нематод відоме лише статеве розмноження, після спарювання запліднена самка відкладає яйця. Нематоди червоподібної форми відкладають яйця у доквілля, у цистоутворюючих нематод вони дозрівають у тілі самки, у галових нематод – у яйцевих мішках. Плодючість фітонематод висока, але ніколи не досягає тих розмірів, які характерні для паразитів тварин. Розрізняють загальну плодючість самки за все її життя та кількість синхронних яєць, що одночасно розвиваються в матці. У більшості тилеших яйця мають відносно великі розміри, і в матці розвивається 1–2 яйця, загальна плодючість – до 500 яєць на самку. Після відкладання яєць нематоди проходять такі фази розвитку: з яйця виходять червоподібні личинки, проходять чотири личинкові стадії, які розмежовуються линяннями, тобто зміною кутикули, і стають дорослими особинами. Такий розвиток називається прямим. Сформована личинка у своїй організації відповідає загальному плану будови дорослих хробаків, але відрізняється недорозвиненою

статевою системою. Швидкість розвитку від кількох днів до кількох місяців і залежить від погодних умов. У дорослих нематод із завершенням розвитку зростання сповільнюється, але не закінчується. Число поколінь протягом року може бути різним, від одного у цистоутворюючих нематод до кількох галових, стеблових нематод і залежить від кліматичних умов.

7.1. Розповсюдженість і шкідливість паразитичних нематод польових культур

Ендопаразити. Ендопаразитичні фітонематоди родів *Pratylenchus* і *Ditylenchus* належать до найбільш небезпечних і шкідливих. Явища, які мають загальну назву «втома ґрунту», спричиняються представниками цієї групи нематод. Нематоди уражають як підземні (рід *Pratylenchus*), так і надземні (рід *Ditylenchus*) органи рослин.

Проникаючи в тканини рослин, нематоди живляться вмістом клітин, що негативно впливає на розвиток і продуктивність рослин. Нематоди своєю життєдіяльністю сприяють вторинному ураженню рослин фітопатогенними грибами і бактеріями.

Кореневі нематоди. Рід *Pratylenchus*, або пратиленхи, паразитують на багатьох сільськогосподарських культурах. Втрати врожаю бувають дуже значними.

В умовах помірного клімату цикл розвитку від яйця до нової яйцекладки триває 6–8 тижнів, або забезпечує 5–6 генерацій за рік. Пратиленхи живуть в коренях, але вони не приурочені до місця паразитування і здатні рухатися як в середині кори кореня, так і з одного кореня в інший.

Загальною ознакою ураження пратиленхами рослин є відставання їх у рості. В однолітніх культур поряд з пригніченням росту відмічається пожовтіння зовнішніх листків або їх кінців, інколи рослини відмирають. На кореневій системі уражених рослин проявляються бурі або чорні некротичні плями.

Через механічні пошкодження коренів створюються сприятливі умови для вторинного ураження різними фітопатогенними організмами. Для злакових культур, уражених пратиленхами, характерною ознакою є слабе кушіння та формування непродуктивних стебел. Меншою мірою страждають від них рослини гороху, квасолі, конюшини, еспарцету, буркуну. Злакові й бобові культури мають відносно велику кореневу масу, що сприяє швидкому накопиченню нематод у ґрунті.

Пратиленхи часто оселяються у ґрунті на полях багатьох овочевих культур, картоплі, буряків. Окремі з цих культур можуть бути господарями для пратиленхів.

Стеблові нематоди (Рід *Ditylenchus*), або дитиленхи, відносяться до найбільш небезпечних видів, уражають польові культури. Присутність 1–5 екземплярів їх у 100г ризосфери є небезпечним для вирощуваної культури. Нематоди уражають стебла і листки рослин, зокрема цибулини, бульби, можуть зосереджуватися в насінні. За сприятливих умов (підвищена вологість, температура 3–15 °С) дитиленхи живуть до року. Вони здатні в стані анабіозу зберігати свою життєздатність декілька років.

Залежно від рослини-живителя виділено біля 20 біологічних рас стеблових нематод: житню, вівсяну, черво-ноконюшинну, білоконюшинну, люцернову, картопляну, цибулеву, тютюнову, бобову, суничну і ін. Поряд з головною рослиною-живителем значна кількість рас має здатність додатково уражати інші види рослин, тобто спеціалізація рас у них різна.

Ектопаразити. Ектопаразитичні нематоди – це не єдина систематична група, вони належать до різних родин, рядів, родів. Враховуючи їх потенційну шкідливість, економічно значимими можна вважати представників родів *Tylenchorhynchus*, *Helicotylenchus*, *Paratylenchus*, *Longidorus*.

Спільним для них є те, що в процесі живлення нематоди – ектопаразити прикріплюються до коренів, висмоктують вміст клітин епідермісу й інших клітин. Інколи вони проникають в корені головою і навіть всім тілом. Через пошкодження, спричинені нематодами, в коренеплоди проникають фітопатогенні гриби і бактерії.

Найбільш широке розповсюдження має вид *Longidorus elongatus*, який паразитує на цукрових буряках, кукурудзі, райграді й інших польових культурах.

З представників роду *Tylenchorhynchus* найбільш поширеним є *Tylenchorhynchus dubius*, який зареєстрований на пшениці, житі, вівсі, ячмені, кукурудзі, горосі, картоплі й інших культурах.

Цистоутворюючі нематоди. У польових сівозмінах найбільш широко розповсюджені два види цистоутворюючих нематод – бурякова нематода *Heterodera schachtii* Schidt. та вівсяна нематода – *Heterodera avenae* Wollenweber.

Обидва види схожі як за зовнішніми ознаками, так і за біологією розвитку. Як і всі види роду *Heterodera*, проходять у своєму розвитку

стадію цисти – зрілу відмерлу самку, наповнену личинками та яйцями. Личинки у обох видів червеподібні. Після запліднення всередині самки розвиваються яйця, внаслідок чого тіло її збільшується у розмірах і має кулевидну лимоноподібну форму, і уворюється циста спочатку білого, а потім коричневого кольору. Зріла циста падає від коренів у ґрунт, де знову відбувається народження личинок і розвиток наступної генерації. Бурякова нематода дає за рік 3–6 генерацій, вівсяна – одну. За формою цисти бурякову і вівсяну нематоди відрізнити практично неможливо. Фахівцям для правильної діагностики цих видів нематод необхідно використувати метод біотесту, який ґрунтується на вузькій спеціалізації цих видів щодо рослин-живителів і здатності самок формувати білі цисти на коренях. Бурякова нематода паразитує на рослинах трьох родин: лободових, капустних, гвоздичних (рис. 177).

Вівсяна нематода здатна уражати рослини вівса, ячменю, пшениці, меншою мірою жито, кукурудзу, багаторічні і однорічні злакові трави. Не уражає соняшник, цукрові і кормові буряки, картоплю, гречку, горох, бобові трави.



Рис. 177. Бурякова нематода – *Heterodera schachtii* Schidt.

Серед найбільш небезпечних для овочевих культур є – галові нематоди, які належать до родини *Meloidogynidae* роду *Meloidogyne*. Вони викликають захворювання рослин – мелойдогіноз. Ці патогенні організми як джерела харчування, середовища для розмноження та розвитку використовують тільки живі клітини коренів овочевих

рослин. Перш за все це стосується огірків, томатів, перцю, баклажанів тощо. На кореневій системі цих культур утворюються пухлини (нарости, здуття) – *гали*.

В Україні зареєстровано 4 види галових нематод – арахісова *Meloidogyne arenaria*, північна *Meloidogyne hapla*, південна *Meloidogyne incognita* та яванська *Meloidogyne javanica*.

За будовою тіла галові нематоди істотно відрізняються від інших груп фітогельмінтів. Личинки іншого віку та самки безбарвні й мають червоподібну форму тіла (рис. 178). Личинки третього, четвертого віків та статевозрілі самиці – роздуті. Останні мають здебільшого грушоподібну, лимоноподібну або циліндричну форму завдовжки 0,5–1,0 мм і шириною 0,4–0,5 мм, білого, рідше ледь сіруватого кольору з виступаючим головним кінцем. Порожнина тіла заповнена білим дрібно-гранульованим вмістом. Іноді паразитів можна побачити незброєним оком на корінцях рослин.

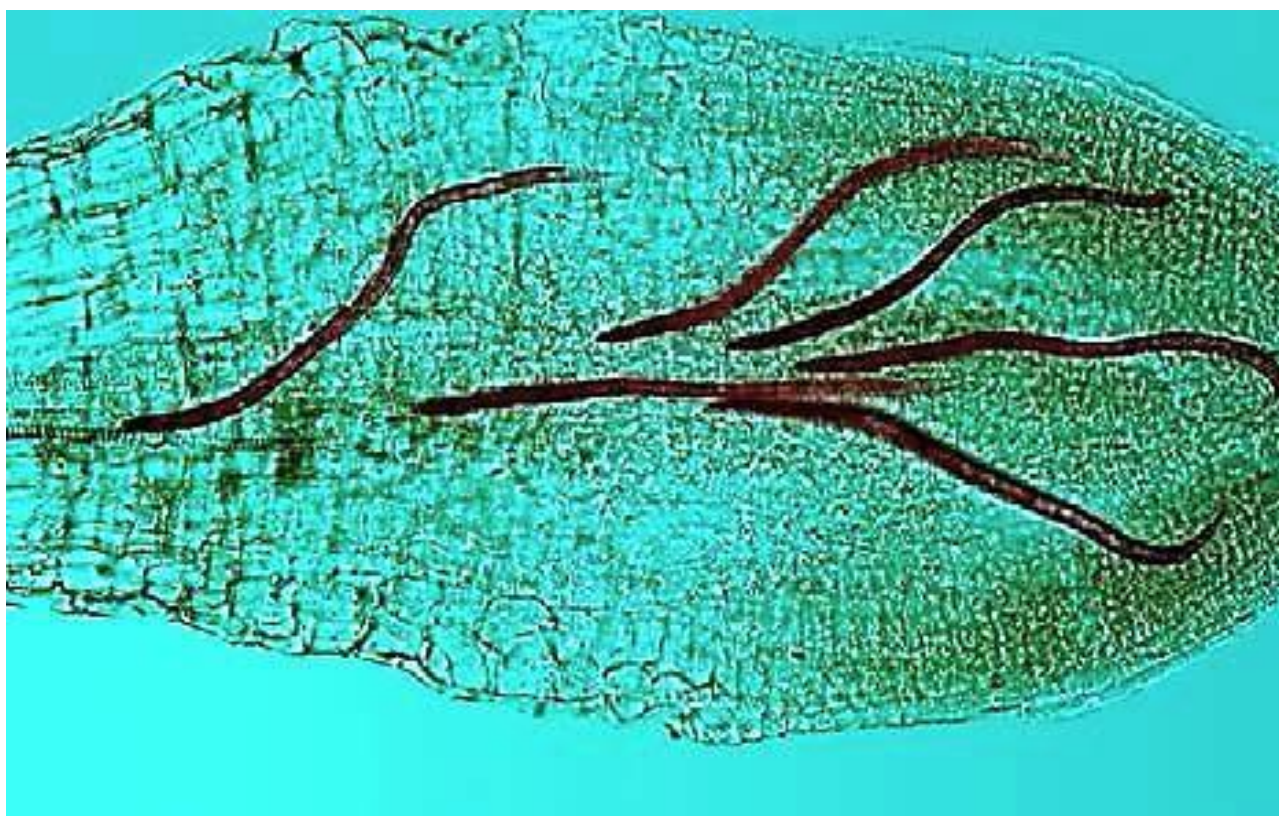


Рис. 178. Самиці галової нематоді *Meloidogyne* sp.

Контрольні запитання до розділу 7:

1. Які морфологічні особливості фітогельмінтів?
2. На які групи поділяються фітогельмінти?
3. Назвіть особливості фітогельмінтів, як збудників хвороб рослин?

8. КВІТКОВІ НАПІВПАРАЗИТИ ТА ПАРАЗИТИ – ЗБУДНИКИ ХВОРОБ РОСЛИН

Паразитизм притаманний не тільки грибам, бактеріям, вірусам, віроїдам і мікоплазмам, а і деяким вищим квітковим рослинам, які живляться за рахунок рослин-живителів, спричинюючи у останніх патологічні процеси, що призводять до недорозвиненості рослин, зниженню врожаю і погіршенню його якості.

За деякими даними паразити належать до 2500 родів і 10 родин квіткових рослин. В залежності від способів живлення їх ділять на дві групи: зелені напівпаразити і безхлорофільні паразити.

До першої групи (зелені напівпаразити) належать рослини, які мають хлорофіл і здатні самі синтезувати органічні речовини. Від рослини-живителя, вони отримують головним чином воду і мінеральні поживні речовини. Найбільш поширеними представниками цієї групи є погрімок великий (*Rhinanthus major* L.), мар'яник (*Melampyrum nemorosum* L.), різні види омели (*Viscum* spp.).

До другої групи (безхлорофільні паразити) належать рослини, які не мають хлорофілу і самі не здатні жити самостійно. Тому всі органічні і мінеральні речовини вони отримують від рослин-живителів. Найбільш типовими представниками цієї групи є небезпечні паразити сільськогосподарських культур – різні види повитиць (*Cuscuta* spp.) і вовчків (*Orobanche* spp.).

За місцем прикріплення до рослин-живителів квіткові паразити діляться на дві групи: надземних і підземних.

Надземні, або повітряні паразити прикріплюються до стебел, гілок і інших органів рослин (омела, повитиці). Підземні, або кореневі паразити прикріплюються до коренів-живителів (різні види вовчка).

За способом прикріплення до рослин-живителів паразити діляться на екто- і ентопаразитів. Ектопаразити контактують з живими клітинами рослин-живителів з допомогою гаусторій (багатоклітинних відростків), які проникають в них і забирають воду та поживні речовини. Більша частина тіла ектопаразитів знаходиться поза рослиною-живителем. Типовими їх представниками є види повитиці і вовчка. Ентопаразити майже повністю занурені в тканини рослин-живителів і назовні виносять лише генеративні органи.

8.1. Систематика, морфологія, біологія та особливості паразитизму

Квіткові паразити найбільш поширені належать до чотирьох родин: ранникові (*Scrophulariaceae*), ременецвітні (*Loranthaceae*), вовчкові (*Orobanchaceae*), березкові (*Convolvulaceae*).

Родина Ранникові (*Scrophulariaceae*)

Представники цієї родини – напівпаразитні рослини, що зустрічаються на луках, лісових галявинах. Більшість із них – широко спеціалізовані напівпаразити паразитують на лучних злаках. Вони здатні до самостійного фотосинтезу, однак забираючи у рослин-живителів воду і розчинені у ній поживні речовини, порушують обмін речовин, виснажують їх, що призводить до відставання у рості і розвитку та завчасного засихання.

Паразити із цієї родини заселяють лучні злаки, бобові трави у великій чисельності, зокрема кількість по дзвінцю великого (*Rhinanthus major* L.) (рис. 179) може складати 400–600 екз/м². За такої чисельності паразита рослини настільки пригнічуються, що практично не дають врожаю і луки втрачають кормову цінність.



Рис. 179. Дзвінець великий (*Rhinanthus major* L.)

Родина ременецвітні (Loranthaceae)

До цієї родини належать стеблові напівпаразити з кожистими зеленими і лускоподібними листками, які поселяються на деревах або кущах. Найбільш поширеними є види із роду омела (*Viscum* spp.) (рис 180). Це вічнозелені кущеподібні рослини майже кулястої форми. Стебло у них зелене, з несправжньою дихотомічним галудженням. Листки щільні, продовгуваті, плід ягода. За кольором ягід розрізняють два види омели: омела біла (*Viscum album* L.) – з білими і омела забарвлена (*Viscus coloratum* L.) – з помаранчевими ягодами, які найбільш поширені в Україні. Ягоди дозрівають взимку. Ними харчуються птахи і з екскрементами разносять з одного дерева на інше. Насіння вкрите липкою речовиною (вінценом) завдяки чому воно прилипає до стовбурів і гілок дерев. Навесні насіння проростає „корінцями”, які досягають кори дерева або куща, прилипають до неї і розростаються у апресорій, що нагадує пластинку. Із апресорію виростає тонкий відросток (гаусторій), який завдяки високому тиску проникає через кору до деревини. Згодом на ньому на рівні кори утворюються ризоїди, що нагадують корінці. Останні ростуть всередині кори паралельно її поверхні. Щорічно на кожному ризоїді утворюються по одному гаусторію, які проникають у деревину. Таким чином утворюється потужна своєрідна коренева система, завдяки якій паразит забезпечує себе водою і поживними речовинами.



Рис. 180. Омела біла *Viscum album* L.

Нерідко кущі омели досягають 120–125 см у діаметрі. При сильному ураженні дерева пригнічуються, часто гілки, що розміщені вище куща паразита, засихають. У плодкових дерев знижується або зовсім припиняється плодоношення.

Омела паразитує на різноманітних як хвойних, так і листяних деревах, хоча є певні відмінності у сприйнятливості рослин до цього паразита. Із листяних часто уражується яблуня, груша, тополя, деякі види дуба і каштана, липи. Особливо сприйнятлива до паразита верба.

Родина вовчкові (Orobanchaceae)

Представники цієї родини – безхлорофільні паразити, що поселяються на коренях різних видів культурних і диких рослин.

Стебло просте або розгалужене, білого, жовтого, рожевого або фіолетового забарвлення, прямостояче, заввишки до 50 см і більше, м'ясистий, з булавоподібною основою (рис. 181). На ній утворюються присоски, з допомогою яких паразит прикріплюється до коренів рослин. Листки редуковані і у вигляді бурих лусочок розміщуються почергово. Квітки пазушні, п'ятичленні із синього, білуватого або фіолетового кольору віночком, зібрані по декілька десятків у колос або колосоподібну мітелку конічної форми. Плід – суха коробочка, що розтріскується. Насіння чисельне (до 10 000 на одному квітконосі). Дрібне, легко розноситься вітром.



Рис. 181. Вовчок соняшниковий *Orobanche cymana* Wallr.

Переважна більшість насіння накопичується у ґрунті. Воно може зберігати життєздатність 8–12 років. Проростає насіння на будь-якій глибині, як правило, під дією кореневих виділень рослин-живителів. Із проростаючої насінини виходить росток з булавоподібним потовщенням на кінці, який росте у напрямку кореневої системи рослини-живителя. При контакті з коренем рослини потовщення розростається і вкривається горбиками (гаусторіями), один із яких проникає через покривні і паренхімні тканини у ксилему. В середині гаусторія формуються трахеїди, які зливаються із провідними пучками ксилеми рослини-живителя. На протилежному кінці потовщення утворюється брунька, із якої розвивається стебло (квітконос), що виходить на поверхню ґрунту.

При сильному засміченні ґрунту насінням вовчка на одній рослині може утворюватися до 200 квітконосів паразита. Уражені рослини недорозвиваються, відстають у рості і навіть гинуть. При слабкому ураженні рослини пригнічуються, знижується врожай.

На даний час нараховується понад 120 видів вовчка, які характеризуються порівняно високою спеціалізацією, що обмежується певним колом рослин-живителів. В Україні найбільш поширеними є три види вовчка: вовчок соняшниковий (*Orobanche cumana* Wallr.), вовчок гіллястий, або конопляний (*Orobanche ramosa* L.) і вовчок єгипетський, або баштанний (*Orobanche aegyptica* Pers.).

Вовчок соняшниковий паразитує головним чином на соняшнику; із інших рослин здатна уражувати тютюн, махорку, помідори, чимало видів бур'янів (ромашку непахучу, полин гіркий, полин звичайний, дурнушник звичайний тощо). У нього просте стебло, заввишки до 40 см. За ступенем паразитичної активності і спеціалізації у цього виду розрізняють три раси: А (саратівська), Б (донська) і В (молдовська), виявлена останнім часом. Наявність расового складу обов'язково враховується при селекції соняшника і інших культур на імунітет до цього паразита.

Вовчок гіллястий, або конопляний уражує коноплі, тютюн, махорку, капусту, помідори і багато інших овочевих культур, різні дикі рослини. На відміну від соняшникового вовчка, стебло у нього з численними розгалуженнями, охряно-жовтого забарвлення, заввишки 10–120 см. Квітки дрібні, до 10–15 мм в діаметрі.

Вовчок єгипетський, або баштанний уражує, головним чином, баштанні культури, а також картоплю, тютюн, помідори, капусту і інші овочеві, технічні і дикорослі рослини. Стебло у нього розлого-гіллясте, 20–30 см заввишки. Суцвіття пухке, віночок трубчасто-воронкоподібний, завдовжки 23–27 мм.

Родина березкові (Convolvulaceae).

Представники родини – наземні паразитичні рослини. Стебло у них тонке, витке, іноді розгалужене, жовтуватого або червонуватого забарвлення, без листків. В місцях контакту з рослиною-живителем на ньому утворюються гаусторії. Квітки дрібні, рожевуваті або білуваті. Зібрані в клубочкоподібні або гроноподібні суцвіття, розміщені безпосередньо на стеблі. Плід – коробочка, розкривається здебільшого круглою щілиною. У кожній коробочці утворюється 2–5 дрібних, покритих ям часто-шорсткою твердою оболонкою насінин, які роками не втрачають схожості.

Проростання насіння відбувається навесні у вологому ґрунті. Проросток нижнім кінцем знаходиться у ґрунті, а верхнім здійснює рухи по колу, шукаючи стебло рослини-живителя. Знайшовши підходящу рослину, проросток обвивається навкруги неї. За відсутності останнього проросток гине.

В місцях, де повитиця тісно контактує із стеблом рослини-живителя, від неї відходять гаусторії, які проникають в провідну систему і завдяки більш високому осмотичному потенціалу клітинного соку паразита забирають воду і поживні речовини. Після цього нижня частина повитиці відмирає і вона втрачає зв'язок із ґрунтом. Цвітіння і плодоношення відбувається в середині або наприкінці літа. Насіння розноситься водою, вітром, поширюється з допомогою машин, тварин, з гноєм, якщо худобі згодовували заражений повитицями корм, з посівним матеріалом.

У світі нараховується більше 270 видів повитиць, із яких в Україні зареєстровані повитиця польова, повитиця конюшинова, повитиця льонова, повитиця одно стовпчикова та повитиця хмелеподібна. Ознаки, за якими відрізняють види – спеціалізація на певних видах рослин-живителів і морфологія стебел та квіток.

Польова повитиця (*Cuscuta campestris* Yunck.) має жовті стебла, що галузяться, білі квітки (рис. 182). Насіння зимує у ґрунті, добре проростає на глибині 1–3 см. Уражує буряки, тютюн, моркву, вику, горох, сою, кауни, гарбузи, картоплю, конюшину, люцерну і інші культурні рослини та деякі бур'яни.

Конюшинова повитиця (*Cuscuta trifolii* Willd) має тонкі червонуваті стебла, білі квітки з приємним медовим запахом. Насіння, якого утворюється дуже багато, зберігає життєздатність у ґрунті 7–12 років. Паразитуює на конюшині, люцерні, виці, буряках, льоні, деяких бур'янах.

Льонова повитиця (*Cuscuta epilinum* Weihe.) має жовті або зеленувато-жовті потовщені нерозгалужені стебла з білими квітами.

Насіння її важко відділити від насіння льону. Крім льону, уражує коноплі, рижій, конюшину, люцерну, буряки і інші культурні рослини та бур'яни.



Рис. 182. Повитиця польова *Cuscuta campestris* Yunck.

Повитиця одностовпчикова (*Cuscuta monogyna* Vahl.) має шнуроподібні розгалужені стебла завтовшки 2 мм і більше. Квітки сидячі, зібрані в пухкі колосоподібні суцвіття. Уражує виноград, деревні і кущові породи. Із польових культур може уражувати соняшник, буряк, бавовник, кропиву, лободу, полин.

Шкідливість повитиць дуже велика. Забираючи воду та поживні речовини у рослин, вони порушують обмін речовин у рослин-живителів, що призводить до розладу асиміляції і інших функцій рослини-живителя. Завдяки швидкому росту, повитиці охоплюють цілі масиви. Сіно із уражених повитицями трав низької якості (погано сохне, пліснявіє) і спричинює отруєння худоби навіть із летальним кінцем.

Контрольні запитання до розділу 8:

1. На які групи поділяють квіткові гриби-паразити?
2. На які родини поділяють квітові паразити?
3. Опишіть морфологічні особливості польової повитиці?
4. До якої родини належить вовчок соняшниковий?
5. Дайте загальну характеристику родини ременецвітних?

9. ПРИНЦИПИ ТА МЕТОДИ ЗАХИСТУ СІЛЬСЬКОГОСПО ДАРСЬКИХ КУЛЬТУР ВІД ХВОРОБ

Сучасна система захисту сільськогосподарських культур від хвороб становить досить складний технологічний процес і здійснюється послідовним комплексом спеціальних заходів. Починаючи із 60-х років ХХ ст. світовою аграрною наукою розробляються і впроваджуються у виробництво інтегровані системи захисту рослин. Визначення цієї концепції було сформульовано робочою групою експертів ФАО: «Інтегрований захист – система управління шкідливими організмами в контексті зв'язку з навколишнім середовищем і динамікою популяції шкідливих видів, яка використовує всі можливі засоби та методи і стримує шкідливу популяцію на рівні нижче економічної шкоди».

Концептуальна модель такої системи включає:

- оцінку можливості максимального використання стійких сортів сільськогосподарських культур проти окремих видів, груп чи комплексів шкідливих організмів;
- аналіз інформації про домінування та ступінь загрози шкідливих організмів для с.-г. культур;
- оцінка фактичного фітосанітарного стану культури на різних етапах органогенезу рослин на основі систематичних спостережень за поширенням і розвитком шкідливих і корисних організмів;
- прийняття рішення щодо застосування комплексу захисних заходів;
- визначення біологічної, господарської та економічної ефективності проведених заходів по захисту рослин.

Така система спрямована на знищення джерел інфекцій та пригнічення шкідливих організмів у найбільш уразливий період їх розвитку, доки вони ще не завдали відчутної господарської шкоди, на одержання максимального врожаю з високою якістю продукції, виключаючи при цьому забруднення навколишнього природного середовища. Вона охоплює весь цикл робіт з технології виробництва насінневої і продовольчої продукції. На території України система захисту сільськогосподарських культур від шкідливих організмів враховує ґрунтово-кліматичні умови різних зон, сорти, які внесені до державного реєстру, матеріали щодо поширення шкідливих організмів в основних зонах вирощування сільськогосподарських

культур, а також оптимізацію системи сівозмін і попередників, систем обробітку ґрунту, удобрення та інших систем землеробства.

За спрямованістю дії всі заходи по захисту рослин від хвороб можна згрупувати у *профілактичні* (попереджувальні) і *терапевтичні* (лікувальні). Заходи, що застосовують з метою профілактики появи і поширення хвороб називають *фітосанітарними*.

За змістом методи захисту рослин від хвороб ділять на селекційно-насінницький, агротехнічний, біологічний, фізико-механічний і хімічний. Окреме місце у захисті рослин займає карантин рослин.

9.1. Фітосанітарні заходи

Спрямовані на знищення джерел інфекції. Зважаючи на різноманіття джерел інфекції, існує багато різноманітних заходів фітосанітарії, які здійснюються різними методами. Зокрема, заорювання рослинних решток, які є джерелами інфекції переважної більшості збудників грибних і бактеріальних хвороб. Сприяє їх швидкому розкладанню під дією мікроорганізмів у ґрунті і запобігає накопиченню патогенів. Для знезараження ґрунту в теплицях від збудників грибних хвороб, ВТМ, нематод, використовують його термічну обробку (пропарювання). Після знезараження ґрунту знезаражують внутрішні конструкції, реманент, тару та т.ін. 3 % розчином формаліну. Спеціальне обрізування дерев плодкових культур забезпечує знищення 70–80 % інфекції збудників борошнистої роси, кучерявості листків персика, моніліозу кісточкових і ін. хвороб.

До профілактичних відносять і санітарно-гігієнічні заходи, які застосовуються у закритому ґрунті, зокрема, забороняється паління і присутність у теплицях сторонніх осіб. Обов'язковим є дезінфекція взуття, рук, реманенту для догляду за рослинами розчином формаліну або тринатрійфосфату, трьохразове миття рук господарським милом перед початком робіт у теплиці, в одязі у якому працюють в теплицях. Не дозволяється виходити за їх межі і в інші теплиці.

Ефективним профілактичним заходом є фітопрочистки насінневих посівів різних с.-г. культур. Це в першу чергу стосується збудників вірусних і бактеріальних хвороб. Зокрема, фітопрочистка насінневих посівів картоплі від вірусних і бактеріальних хвороб проводиться у три строки. Хворі рослини знищують механічним або

хімічним способами; під час останньої прочистки, коли вже утворилися бульби, їх викопують разом із знищенням хворих рослин.

Скошування бадилля картоплі із вивезенням з поля перед збиранням є дієвим заходом профілактики зараження бульб фітофторозом. Таку ж роль відіграє і високе обгортання (12–15 см).

Важливим профілактичним заходом є запобігання тривалій вегетації сходів падалиці (самосівів), оскільки останні є істотним джерелом інфекції і проміжною ланкою її передачі на посіви різних культур. Зокрема, сходи падалиці озимої пшениці і жита є небезпечним джерелом і проміжною ланкою інфекції бурої іржі, борошнистої роси, септоріозу, що призводить до зараження озимих посівів з осені. При наявності таких сходів їх знищують шляхом дискування та оранки.

До профілактичних заходів відносяться і знищення (викоринення) проміжних рослин-живителів збудників іржастих хвороб (*Puccinia graminis* Pers.) – барбарису і магнолії; *Puccinia coronifera* Kleb. – жостер проносний; *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Erikss – рутвиця; *Puccinia recondita* f.sp. *secalis* Erikss. – кривоцвіт і воловик; *Uromyces pisi* Schröt – види молочаю та ін. Дієвими профілактичними заходами є боротьба з бур'янами – резерваторами збудників вірусних і мікоплазмових хвороб і їх переносників.

9.2. Селекційно-насінницький метод

На даний час біологічний потенціал урожайності сучасних сортів сільськогосподарських культур реалізується лише на 40–50 %. Однією із головних причин цього є сприйнятливість їх до шкідливих організмів. Масове застосування пестицидів не вирішує радикально проблему захисту рослин, оскільки вони діють на шкідливі організми здебільшого лише перманентно не є фактором тривалої регуляції їх чисельності і, відповідно, шкідливості. Доведено, що під дією пестицидів в популяціях шкідливих організмів відбираються особливо життєздатні форми і особини, які впродовж однієї-двох наступних генерацій відтворюють попередню чисельність і навіть перевищують її. Крім того, захист сприйнятливих сортів від шкідливих організмів за допомогою пестицидів потребує чималих додаткових витрат. Тому найбільш ефективним, економічно виправданим і доцільним з огляду на охорону навколишнього середовища способом захисту рослин є

створення і використання стійких сортів і гібридів, що є одним із найактуальніших завдань сучасності.

Вирощування сортів із підвищеною стійкістю до хвороб зводить до мінімуму проведення захисних заходів, значно знижує витрати на їх проведення, підвищує ефективність виробництва та істотно зменшує забруднення навколишнього природного середовища.

Завдяки створенню стійких сортів у світовому аграрному виробництві вирішено чимало проблем, пов'язаних із шкідливими хворобами, що часто набувають епіфітотійного характеру. Це стосується в першу чергу стеблової (лінійної), жовтої іржі злаків, бурої іржі пшениці, борошнесторосяних хвороб, фітофторозу та інших. На даний час 85 % сортів картоплі стійкі до раку, переважна більшість сортів соняшнику стійкі до вовчка і іржі. Підвищеною стійкістю до коренеїда та кагатної гнилі характеризуються сучасні сорти цукрових буряків. У селекційних установах України різного профілю інтенсивно проводиться робота по створенню стійких сортів зернових, зернобобових, технічних, овочевих культур. У цьому плані вже є певні результати. Які слід використовувати у виробництві. Це обмежить вирощування нестійких сортів і як наслідок – поширеність і розвиток шкідливих організмів.

Дуже важливим є тривале збереження хворобостійкості сортів. Тому особливу увагу необхідно приділяти контролю за імунологічними властивостями сортів і гібридів в первинних ланках насінництва (виробництво оригинаторського (ОН) та елітного (ЕН) насіння. Він полягає у своєчасних фітопатологічних прочистках (видаленню сприйнятливих рослин), систематичному покращую чому добору, захисті рослин від насінневої інфекції, фітопатологічній експертизі насінневого матеріалу тощо.

При вирощуванні насінневого матеріалу наступних репродукцій (1–3) враховують всі фактори, що можуть сприяти ураженню його хворобами. Зокрема, насінневі посіви розміщуються ізольовано від товарних; обов'язковим є знезараження насіння прийнятними для кожної культури способами; оптимальні строки посіву і висаджування по попередниках, що не мають спільних хвороб із культурою; фітопрочистки; добір здорового матеріалу при закладанні на зберігання та перед висаджуванням бульб, коренеплодів, цибулин та ін.; спеціальна агротехніка при безвірусному насінництву картоплі і ін.

9.3. Агротехнічний метод

Захисна функція агротехнічних заходів і прийомів полягає у підвищенні стійкості, витривалості і конкурентноспроможності рослин і запобіганні масовому розмноженні збудників хвороб.

Своєчасне та якісне проведення агротехнічних заходів дає змогу знизити запас інфекції збудників хвороб у ґрунті, змінює екологічні умови ґрунту, підвищує стійкість рослин. Все це впливає на умови існування збудників хвороб, на їх патогенні властивості. Агротехнічні заходи діють тривалий період і сприятливо впливають на загальний фітосанітарний стан агробіоценозу.

Особливо важливе значення у захисті рослин від хвороб мають: сівозміна, просторова ізоляція посівів, система обробітку ґрунту. Система удобрення, підготовка насінневого та садивного матеріалу, строки і способи сівби, строки і способи збирання врожаю, хімічна меліорація ґрунту тощо.

Сівозміна – це науково обґрунтоване чергування сільськогосподарських культур у часі і на території, в основу якого покладено науково обґрунтовану структуру посівних площ. Вона відіграє дуже велику роль у боротьбі із хворобами, інфекція яких тривалий час зберігається у ґрунті. Порушення чергування культур у сівозміні призводить до масового ураження їх хворобами.

Висока насиченість сівозмін зерновими культурами або монокультура призводить до накопичення інфекції в ґрунті збудників корневих гнилей і різкого зростання шкідливості цих хвороб, сприяє зростанню поширеності і шкідливості іржі, борошнистої роси, септоріозу, церкоспорельозу. Значно ускладнюється фітосанітарна ситуація при поверненні соняшнику у сівозміні на попереднє місце раніше ніж через 7–8 років, оскільки склероції збудників білої (*Whetzelinia sclerotiorum* [de Bary] Korl. Et Dumont та сіпої (*Botrytis cinerea* Pers.), насіння вовчка (*Orobanche cumana* Wallr.) зберігають життєздатність у ґрунті до 8 років. Тривалий час зберігаються у ґрунті спори збудника кили капустяних культур (*Plasmodiophora brassicae* Wor.), цисти раку картоплі (*Synchytrium endobioticum* [Schilb] Pers.), ооспори збудників несправжньої борошнистої роси різних культур.

Сівозміна відіграє суттєву роль у формуванні ґрунтових біоценозів; сприяє накопиченню у ґрунті мікробів-антагоністів, здатних пригнічувати фітопатогенні мікроорганізми. Зокрема, у спеціальних бавовниково-люцернових сівозмінах суттєво знижується ураженість бавовнику вілтом (*Verticillium dahliae* Kleb.), сівба льону після конюшини сприяє зниженню ураженості його фузаріозом (*Fusarium oxysporium* f. *lini* Snyd. et Hans). Сівозміна також може бути використана для зниження чисельності фітопатогенних нематод та ґрунтових шкідників, що сприяють поширенню різних хвороб.

Просторова ізоляція посівів у значній мірі знижує можливість поширення збудників хвороб. Особливо це стосується насінневих і товарних посівів. Наприклад, насінники буряків в першу чергу уражуються несправжньою борошнистою россою, мозаїкою і жовтяницею, оскільки їх збудники зимують у маточних коренеплодах. Тому вони є першоджерелом інфекції, яка вітром та переносниками поширюється на посіви першого року (фабричні та маточні). Розміщення насінників на відстані 1500 м значно зменшує можливість зараження останніх.

Просторова ізоляція посівів картоплі, на яких фітофтороз з'являється в першу чергу, зменшує зараженість цією хворобою помідори. Обов'язковою є просторова ізоляція насінневих і товарних посівів пшениці і ячменю, оскільки останні можуть бути джерелом інфекції збудників летючої сажки (відповідно, *Ustilago tritici* Jens. і *Ustilago nuda* Kell. et Swing.). Бура іржа, борошниста роса, септоріоз в природних умовах спочатку розвиваються на озимих посівах пшениці і без належної просторової ізоляції їх від посівів ярої пшениці останні швидко заражуються цими хворобами. Це ж стосується і вірусних хвороб.

Система обробітку ґрунту. Різні типи обробітку ґрунту істотно впливають на його фізико-хімічні властивості. Луцнення стерні і рання глибока зяблева оранка прискорює загибель збудників хвороб, у т.ч. і здатних до тривалого зберігання в ґрунті. Разом з рослинними рештками вони потрапляють у більш глибокі шари ґрунту. Рослинні рештки мінералізуються, а патогени під дією сапрофітної мікрофлори і мікробів антагоністів швидко втрачають життєздатність. В глибоких шарах ґрунту (25 см) загибель склероціїв білої гнилі соняшнику зростає до 86–90 % у порівнянні із 0–58 % на глибині 5 см. В дерев'янистих рослинних рештках, наприклад, життєздатність збудника фомопсису соняшника (*Phomopsis helianthi* Mor.) може

зберігатися тривалий час, тому перед заорюванням їх необхідно ретельно подрібнити дисковими боронами.

Паровий і напівпаровий обробіток ґрунту – дієвий фактор зниження забур'яненості полів, у т.ч. багаторічних кореневищних і коренепаросткових, які є резерваторами фітопатогенних вірусів і мікоплазм.

Боронування посівів до сходів і після сходів. Знищення ґрунтової кірки є одним із агро прийомів, що знижує ураженість сходів буряків коренеїдом, картоплі – ризоктоніозом і ін.

Підготовка насіннєвого і садивного матеріалу. Якість насіннєвого і посадкового матеріалу часто має вирішальне значення в ураженості посівів хворобами, оскільки велика кількість збудників грибних, бактеріальних і вірусних хвороб зберігається в насінні. Посадковому матеріалі і на поверхні насіння. З зараженого насіння, як правило, виростають хворі рослини, які або гинуть у молодому віці, або впродовж всієї вегетації пригнічуються хворобами, знижують продуктивність і утворюють заражене насіння. Заражене насіння має низьку якість (низьку енергію проростання, лабораторну і польову схожість). Тому одним із найважливіших заходів поліпшення сортів по стійкості до хвороб є добір кращого насіння. Важливе значення мають розміри і абсолютна маса насіння.

Калібрування насіння, видалення дрібних із низькою енергією проростання насінин значно підвищує стійкість сходів буряків до коренеїду.

Ретельний добір здорових насіннєвих качанів кукурудзи ще в полі від кращих рослин, не уражених пухирчастою сажкою, сприяє підвищенню стійкості кукурудзи до цієї хвороби. На насіння відбираються зернівки із середньої частини качана, без ураження хворобами, без тріщин і пошкоджень.

Добір здорових посадкових бульб, цибулин, коренеплодів – гарантія зниження ураженості рослин різними хворобами.

Ретельне очищення насіння зернових, льону зменшує зараженість його фузаріозом в полі. Дуже важливим заходом є відділення склероціїв збудників білої та сірої гнилей від насіння соняшнику, насіння повитиць від насіння конюшини і люцерни. Для цього розроблені ефективні методи і устаткування.

Обов'язковим заходом є знезараження насіння перед сівбою. На даний час існує два основних способи знезараження насіння: термічний і хімічний. Лише відмітимо, що передпосівне знезараження

насіння як міра боротьби із хворобами рослин, що передаються через насінневий матеріал, забезпечує надійний захист молодих рослин від хвороб і сприяє отриманню високих і стійких врожаїв.

Способи і строки сівби мають істотний вплив на поширеність і розвиток хвороб. Так, ранні посіви озимої пшениці завжди сильніше уражуються бурюю іржею, борошнистою росю, септоріозом, оскільки тривала осіння їх вегетація сприяє зараженню рослин ще з осені. Крім того, ранні загущені посіви формують велику вегетативну масу (переростають), що часто призводить до ураження сніговою плісенню (*Microdochium nivale* Fr.) і випрівання озимих. Ранні зріджені посіви озимих культур з осені сильно заражуються вірусними хворобами.

Ранні і пізні посіви цукрових буряків значно сильніше уражуються коренеїдом у порівнянні із посівами в оптимальні строки. При ранніх посівах сходи послаблюються із-за надлишкової вологи у ґрунті і різких коливань температури. При пізніх строках сівби сходи, навпаки, страждають від нестачі вологи у поверхневому шарі ґрунту.

При ранніх строках сівби кукурудза сильніше уражується кореневими гнилями, бактеріальною плямистістю та пухирчастою сажкою. Крім того, при ранніх строках сівби насіння сильно уражується пліснявими грибами, що призводить до зрідження посівів. Ранні посіви соняшнику теж призводять до загибелі сходів від ураження пліснявими грибами і їх зрідження.

В загущених посівах зернових колосових культур створюється специфічний мікроклімат, який сприяє інтенсивному розвитку іржі, борошнистої роси, септоріозу, корневих гнилей, церкоспорельозу. В загущених посівах кукурудзи спостерігається більш інтенсивне ураження рослин стебловими гнилями, в зріджених – пухирчастою сажкою.

Ступінь ураження рослин хворобами у значній мірі залежить і від глибини загортання насіння. Глибокий висів насіння сприяє зростанню ураження різних культур кореневими гнилями пшениці, жита, ячменю, кукурудзи – сажковими хворобами, буряків – коренеїдом тощо.

Система удобрення. Добрива у оптимальному співвідношенні поживних елементів важливий фактор підвищення стійкості рослин до хвороб. Незбалансоване мінеральне живлення, навпаки, підвищує сприйнятливність рослин. Зокрема, високий вміст азоту у ґрунті у легко засвоюваній формі сприяє росту вегетативної маси зернових культур і зростанню ураженості їх іржею і борошнистою росю.

Калійні і фосфорні добрива підвищують стійкість рослин до хвороб. Зокрема, калійні добрива підвищують в'язкість цитоплазми, активність дихальних ферментів, стримують розпад органічних речовин рослин, тобто приймають безпосередню участь у процесах, які включаються при захисних реакціях рослин. Підвищені дози калію, що вносилися в період вегетації, сприяють підвищенню стійкості овочів проти білої гнилі, картоплі – проти фітофторозу, кільцевої гнилі і інших хвороб під час зберігання.

Органічні добрива поліпшують структуру ґрунту, покращують умови росту та розвитку рослин, внаслідок чого вони стають більш стійкими до хвороб. Наприклад, на добре удобрених органічними добривами ґрунтах сходи буряків завжди менше уражуються коренеїдом. В той же час високий вміст органіки у ґрунті сприяє масовому утворенню спори дій при проростанні теліоспор збудника пухирчастої сажки кукурудзи (*Ustilago zeaе* Unger.) і зростанню ураженості цієї культури хворобою.

Важливу роль відіграє підживлення рослин під час вегетації. При відповідному підборі елементів живлення можна змінювати спрямованість біохімічних процесів рослин у певному напрямку впродовж всієї вегетації рослин. Зокрема. Доведено, що позакореневі підживлення добривами підвищують стійкість пшениці до бурої іржі, картоплі – до фітофторозу, квасолі – до бактеріозів і ін.

Важливу роль у стійкості рослин до хвороб відіграють мікроелементи. Зокрема, мідь, залізо, цинк входять до складу багатьох ферментів, що приймають участь у захисних реакціях рослин та у реакціях. Спрямованих на знешкодження токсичних виділень патогенів і пригнічення діяльності їх ферментів.

На даний час мікроелементи досить широко використовуються у сільськогосподарському виробництві. Зокрема, мікродози міді застосовують проти фітофторозу картоплі, бор – проти гнилі сердечка цукрових буряків, молібден – проти іржі, сажки і інших хвороб зернових культур.

Нестача мікроелементів у ґрунті призводить до виникнення не паразитарних хвороб рослин. При нестачі бору виникає гниль сердечка цукрових буряків, бактеріоз льону. Нестача солей заліза у ґрунті спричинює до неінфекційного хлорозу. При нестачі магнію спостерігається міжжилковий хлороз і навіть масове опадання листя. Мідне голодування зернових культур супроводжується крайовими некрозами листків, послабленням колосіння і навіть безплідність.

На даний час розроблено різноманітні способи застосування мікроелементів. Найбільш ефективними із них є передпосівна обробка насіння, позакореневе підживлення рослин, внесення у ґрунт у чистому вигляді або разом з мінеральними добривами (наприклад, марганізований суперфосфат).

Для нормального росту і розвитку рослини потребують мікроелементи у дуже малих кількостях. Підвищені їх дози спричиняють токсикацію рослин. В залежності від мікроелементу, надлишки можуть призводити до побуріння коренів, появи на листках різноманітних плям, хлорозів, некрозів, карликовості рослин, скручування листків, потовщення і вкорочення стебел тощо. Аналогічні результати можуть бути при надлишку мінеральних добрив у ґрунті. Тому дуже важливим є контроль за забезпеченістю рослин поживними елементами.

Способи і строки збирання врожаю. Від способів і строків збирання врожаю у великій мірі залежить не тільки максимальне його збереження, а і накопичення збудників хвороб як безпосередньо на полі, так і за насіннєвим та посадковим матеріалом. Так, запізнення із строками збирання врожаю озимих зернових культур, призводить до осипання значної частини зерна, появи сходів падалиці, яка є додатковим резерватом та проміжною ланкою передачі іржі, борошнистої роси, септоріозу на озимі посіви. Крім того, при пізніх строках збирання підвищується зараженість насіння будь-якої культури різними хворобами. Пізні строки збирання сприяють зростанню зараженості бульб картоплі фітофторозом, ризоктоніозом, порошистою паршею; коренеплодів моркви білою і чорною, буряків – бурою, червоною та фузаріозною гнилями. Це позначається як на втратах врожаю безпосередньо в полі так і втратах під час зберігання бульб і коренеплодів.

Своєчасне і у стислі строки збирання кукурудзи знижує ураженість качанів нігроспорозом, червоною гниллю, фузаріозом, що значно зменшує їх пліснявіння під час зберігання.

Важливе значення мають способи збирання врожаю. Наприклад, як роздільний спосіб, так і пряме комбайнування мають свої переваги і недоліки, тому спосіб збирання врожаю треба вибирати. Враховуючи погодні умови, біологічні особливості сорту (здатність до осипання, висота рослин тощо) та ін. До роздільного збирання слід приступати в середині воскової стиглості за 5–7 днів до повної стиглості зерна. Цей спосіб значно зменшує втрати зерна і, відповідно, знижує вірогідність

масової появи сходів падалиці. Збирання прямим комбайнуванням проводять із настанням повної стиглості зерна. Однак такий спосіб призводить до значних втрат врожаю, тому його слід застосовувати в першу чергу до низькорослих сортів і сортів, стійких проти осипання.

Хімічна меліорація ґрунтів – важливий фактор зниження ураженості різних культур хворобами. Зокрема, вапнування кислих ґрунтів істотно знижує ураженість капусти килою, чорною ніжкою, цукрових буряків – коренеїдом і ін. Внесення фосфогіпсу на ґрунтах із лужною реакцією зменшує ураженість картоплі звичайною паршею, збудники яких актиноміцети (*Streptomyces scabies* Walk. et Hern.) інтенсивно розвиваються на органічних рештках у лужному середовищі.

9.4. Фізико-механічний метод

Фізико-механічний метод ґрунтується на використанні фізичних явищ для захисту рослин від шкідливих організмів. Для цього використовуються різні джерела енергії (світло, тепло, радіоактивне випромінювання тощо).

Найбільше поширення в захисті рослин має таке фізичне явище, як температура. Термічне знезараження використовується для знищення збудників хвороб і шкідників, які знаходяться на поверхні і всередині насіння та садивного матеріалу рослин, а також для знищення шкідливих організмів в парниках і теплицях.

Для термічного знезараження зерна пшениці і ячменю проти летючої сажки використовується декілька типів установок, які відрізняються за конструкцією, продуктивністю та технологічним процесом. Найбільшого поширення в СНД набула установка КТС–0,5 (комплект устаткування для термічного знезараження насіння). Продуктивність – 0,4–0,5 т/год.

Для знищення комірних шкідників нагрівають зерно до 50–60 °С і витримують його при цій температурі відповідно 35–10 хв.

Проти вірусної інфекції ефективна термічна обробка насіння овочевих культур, при якій воно знезаражується не лише від зовнішньої, а й від внутрішньої інфекції.

Для знезараження насіння капусти його витримують 20 хв. у воді при температурі 50 °С, моркви – при температурі 52–53 °С, а потім охолоджують у холодній воді 2–3 хв. і підсушують. З цією ж метою

насіння гороху, огірків прогривають при температурі 50–60 °С протягом 4–5 год., кавунів, дині – 3–4 год. при такій же температурі.

Садивний матеріал цибулі (сіянка, вибірка, ріпка), одержаний з посівів, уражених пероноспорозом, прогривають при температурі 37–42 °С. Прогріванням цибулі при температурі 42–43 °С протягом двох діб можна також позбутись цибулевого трипса, кореневого кліща.

Для знищення суничного кліща розсаду знезаражують термічним способом: рослини занурюють у воду, нагріту до 45–46 °С на 13–15 хв. Для знищення суничної нематоди при температурі 47 °С – експозиція 10–15 хв. Проти стеблової нематоди малини садивний матеріал нагрівають до 48 °С – експозиція 12–17 хв.

Термічний засіб у закритому ґрунті полягає в дії на шкідливі організми високих температур при підготовці насіння до сівби, а також обробці шпалери, конструкцій і субстратів у теплицях. Пропарювання ґрунту в теплицях при температурі близько 100 °С знищує багатьох збудників хвороб, а також шкідників овочевих культур. Для термічного знезараження ґрунту в зимових теплицях використовується шатровий спосіб пропарювання.

Для знищення шкідників зерна у виробництві також використовуються і низькі температури (проморожування складських приміщень, субстратів парників і теплиць). Низькі температури уповільнюють або зовсім припиняють діяльність багатьох шкідливих комах і кліщів. Вологе насіння не слід проморожувати нижче (–5...–8 °С).

Очищення зерна сільськогосподарських культур на зерноочисних машинах також є ефективним заходом зменшення кількості шкідників і хвороб, які зберігаються і розповсюджуються із зерном. Своєчасне післязбиральне очищення і сушіння зерна до кондиційної вологості значно зменшує його ураженість багатьма фітопатогенними організмами.

Фізико-механічні засоби широко використовуються в боротьбі з шкідниками та хворобами в плодових і ягідних насадженнях. В багатьох випадках вони трудомісткі і проводяться вручну, але їх застосування є необхідним, наприклад, збір і знищення зимуючих гнізд білана жилкуватого і золотогуза, знищення яйцекладок непарного шовкопряда, а також сухих і муміфікованих плодів і падалиці з пошкодженням різними шкідниками та хворобами, очищення стовбурів та основних гілок від відмерлої кори, лікування

пошкоджених чорним раком, цитоспорозом та іншими хворобами місць і заробка дупел тощо.

З метою запобігання сонячних опіків стовбури та основні гілки білять вапняним молоком. В невеликих садах практикується струшування жуків-довгоносиків (рано весною) на полотнища, розстелені під деревами. Для виловлювання гусениць яблуневої плодожерки використовують ловчі пояси, під які заповзають на лялькування й інші шкідники.

Вирізання пагонів малини, смородини необхідно проводити під корінь. При можливості, згрібають і компостують листя і рослинні рештки, щоб запобігти накопиченню шкідників і збудників хвороб.

На фізико-механічних властивостях насіння соняшника і склероціїв збудника білої і сірої гнилей розроблено технологію очищення насіння. Цей засіб передбачає занурення насіння в нагріту до 35–40 ° С воду, що дає можливість повністю (95–98 %) видалити склероції із посівного матеріалу.

Для закритого ґрунту фізико-механічні заходи полягають у своєчасному збиранні та знищенні шкідливих організмів і рослин у вогнищах. З метою зменшення поширення тепличної білокрилки використовуються різного роду уловлюючі пастки. Атрактивність (приваблюваність) жовтої частини спектру використовується у формі кольорових клейових пасток. Для боротьби з тепличною білокрилкою в закритому ґрунті використовують пастки у вигляді пластин (25×40, 40×50, 30×60 см) або циліндрів. Для виготовлення кольорових пасток використовується жовтий синтетичний пластик, плівка, а також фанерні або алюмінієві пластинки, пофарбовані в жовтий колір. Пастки змащуються спеціальним ентомологічним клеєм. Для виловлювання метеликів яблуневої плодожерки та деяких інших шкідників використовують різні світлопастки.

До фізико-механічних засобів відносяться також заходи механічного знищення вогнищ шкідливих організмів у посівах і насадженнях сільськогосподарських культур, а також проміжних рослин-живителів. З фізичних явищ у захисті рослин можливе також використання приваблюючої або відлякуючої дії звукових сигналів тощо.

9.5. Біологічний метод

Це знищення або пригнічення розвитку збудників хвороб за допомогою інших живих організмів або продуктів їх життєдіяльності. В основу цього методу покладені такі явища, як антагонізм та гіперпаразитизм. Як засоби біологічного методу застосовуються мікроби антагоністи, продукти життєдіяльності мікробів-антагоністів – антибіотики, гіперпаразити, продукти життєдіяльності вищих рослин – фітонциди.

Використання мікробів-антагоністів. Розвиток багатьох фітопатогенних мікроорганізмів пов'язаний із ґрунтом. Тому саме в ґрунті вони найчастіше пригнічуються антагоністами. Однак антагоністична дія останніх ефективна лише у перший рік вирощування культури, коли вона незначно уражується хворобами ґрунтового походження. Повторне багаторазове вирощування культури призводить до накопичування фітопатогенів у такій кількості, що антагоністи невзможі ефективно стримувати їх розмноження. Це стосується в першу чергу закритого ґрунту, де культурообіг досить обмежений. В таких умовах достатньо високої ефективності антагоністів можна досягти шляхом їх сезонної колонізації.

Практичне значення в боротьбі з шкідливими організмами мають мікробіологічні препарати: бактоспеїн, БІП (біологічний інсектицидний препарат), бітоксібацилін, гомелін, дендробацилін, децимід, новодор, турингін, бактероденцид

Гриби-антагоністи. Найбільше вивчені як антагоністи гриби роду *Trichoderma*. Вони поширені у ґрунтах різних типів і продукують активні антибіотики – віридин, глітоксин, триходермін, аламецин і ін., які характеризуються анти грибними і антибактеріальними властивостями.

На основі гриба-антагоніста *Trichoderma lignorum* Harz. Розроблено різні форми препарату триходерміну, які з успіхом використовуються у боротьбі із хворобами с.-г. культур. Зокрема, достатньо високу ефективність отримано при застосуванні триходерміну у закритому ґрунті проти фузаріозів – збудників корневих гнилей огірків і помідорів, чорної ніжки капусти у закритому ґрунті. Крім того, доведена його ефективність у боротьбі із корневими гнилями зернових культур, білою гниллю огірків, корневими гнилями винограду, вілту бавовнику, сірої гнилі суниць тощо. Розробляються різні способи застосування препарату:

дражування насіння, внесення в ґрунт (в горщечки, під кущі, у міжряддя і ін.).

Бактерії-антагоністи на даний час інтенсивно вивчаються як практичний засіб боротьби із хворобами на різних культурах.

Наприклад, замочування коріння розсади помідорів у культурній рідині бактерії *Pseudomonas mусорhаgа* знижує ураженість рослин фузаріозним в'яненням з 28,2 % до 0,8 %. Доведена ефективність цієї бактерії проти корневих гнилей, гомозу насіння і листків, вілту бавовнику, корневих гнилей, фузаріозу льону, чорної ніжки капусти.

Бактерію *Pseudomonas fluorescens* використовують проти збудника гнилі сходів бавовника (*Rhizoctonia solani* Kuehn.). Отримані позитивні результати при випробуванні бактерії *Bacillus subtilis* проти фузаріозної гнилі кукурудзи, гнилей коренів моркви, ризоктоніозу сходів бавовника і ін. Виділена і випробовується бактерія-антагоніст *Agrobacterium radiobacter* проти бактеріального кореневого раку плодів культур (*Agrobacterium tumefaciens* [Smith. et Town] Conn.)

Віруси-антагоністи. В останні десятиріччя в технології вирощування помідорів у закритому ґрунті обов'язковою є вакцинація розсади слабо патогенними штамми вірусу тютюнової мозаїки (ВТМ). Для цього створені спеціальні вакцинні штамми, якими обробляють 8–10-денні рослини помідорів у фазі розгорнутих сім'ядольних листочків. Обробку проводять шляхом обприскування рослин вакцинним розчином з додаванням 15 г карборунду на 1 л. Карборунд спричинює мікротравми покривних тканин, через які вірус легко проникає в рослини. Ефект вакцинації полягає у тому, що розмноження введеного слабопатогеного штаму вірусу запобігає розмноженню сильно патогенного штаму. В основі захисту є антагоністичні відносини між штамми вірусу (інтерференція або перехрестний захист), а також захисні реакції, що розвиваються в рослинах після вакцинації (утворення інтерференоподібних білків). Імунітет до сильно патогенних штамів у вакцинованих рослин виникає через 7–10 днів і зберігається впродовж декількох місяців, тобто, практично весь період вегетації помідорів.

Антибіотики – це антимікробні речовини, які утворюються мікроорганізмами в процесі їх життєдіяльності і характеризуються специфічністю дії на певні групи організмів (гриби, бактерії, віруси, актиноміцети, мікоплазми тощо) і високою фізіологічною активністю.

Антибіотики мають певні переваги перед фунгіцидами. Вони ефективні в дуже низьких концентраціях, не отруйні для рослин.

Швидко поглинаються рослинами, зберігаються в їх тканинах тривалий час, відіграючи роль захисного фактора. Крім того, вони неотруйні для людей і навколишнього природного середовища. До недоліків антибіотиків слід віднести виникнення у фітопатогенних мікроорганізмів стійкості до них.

На даний час у світі на основі антибіотиків створено чимало препаратів для боротьби з хворобами рослин. Серед них пройшли виробничі випробування та рекомендовані до застосування трихотецин (на основі плісеневого гриба *Trichothecium roseum* Link.) і фітобактеріоміцин (продукт життєдіяльності *Actinomyces lavendula*).

Трихотецин ефективний у боротьбі з кореневими гнилями зернових культур, борошнистою россою в умовах закритого ґрунту, з коренеїдом цукрових буряків, мілдью винограду, гнилями цитрусових під час зберігання і транспортування тощо.

Фітобактеріоміцин (ФБР) – препарат широкого спектру бактерицидної і фунгіцидної дії. Однією із його модифікацій є фітофлавін-100. ФБР широко використовується у боротьбі із грибними і бактеріальними хворобами. Він ефективний проти корневих гнилей пшениці, коренеїда цукрових буряків, хвороб насіння гороху, борошнистої роси яблуні, мілдью винограду, бактеріозів сої, квасолі, слизового та судинного бактеріозів капусти.

Крім цих препаратів відомо багато антибіотиків, ефективних проти хвороб різної етіології. Зокрема, антибіотики імбрицин і леварин використовуються проти кам'яної сажки ячменю; гризеофульвін і поліоксин – проти вілту бавовнику; азаломіцин і леварин – проти гелмінтоспориозної кореневої гнилі пшениці; А-1618 – проти слизового бактеріозу капусти.

Способи застосування антибіотиків і препаратів на їх основі різноманітні. Вони залежать від біологічних особливостей рослин, збудників хвороб, місця збереження інфекції тощо. У їх розчинах і суспензіях намочують, дустами опудрюють насіння, намочування коріння розсади, обприскування рослин в період вегетації і ін. З метою запобігання виникнення стійких форм патогенів антибіотики рекомендується періодично міняти або застосовувати їх у вигляді сумішей.

Гриби-гіперпаразити або паразити другого порядку в природних умовах – досить поширене явище. На даний час їх відомо декілька сотень видів. Найбільш поширеними є *Darluca filum* Cast.,

Ampelomyces spp., *Tubercularia persicina* Sacc., *Ramularia* spp., *Fusarium orobanches* Jacz., *Alternaria* spp. і ін. Ступінь паразитичної активності у них неоднакова, більшість їх не є вузькоспеціалізованими паразитами.

Darlucalium Cast. паразитує на урединіоспорах іржастих грибів, особливо у роки з високою вологістю. Уражені урединіоспори руйнуються, пустули вкриваються білим міцелієм, на якому формуються дрібні кулясті пікніди. Іноді уражує еції і теліопустули.

Види із роду *Ampelomyces* spp. здебільшого паразитують на конідіях борошнисто росяних грибів, однак часто їх можна виявити і на міцелії та клейстотеціях. В останніх, як правило, не утворюються аски з аскоспорами. На конідіальному спороношенні з'являються брудно-сірі плями.

Alternaria cuscutateae Rudak паразитує на різних видах повитиці (*Cuscuta* spp.) і призводить до швидкого засихання і загибелі квіткового паразита.

Fusarium orobanches Jacz. паразитує на *Orobanche aegiaptiaca* Pers. Та призводить до різкого зменшення квітконосів паразита.

На основі найбільш активних гіперпаразитів створені препарати, які використовують у боротьбі із хворобами. Зокрема, на основі грибів із роду *Ampelomyces* spp. Створено препарат ампеломіцин. Який показав досить високу ефективність у боротьбі із борошнистою росою яблуні. Застосовують його шляхом обприскування рослин. Біологічний препарат „Ф”, створений на основі *F. orobanches*, при внесенні в ґрунт на глибину 5 см по 10 г у лунку спричинює до суттєвого зменшення квітконосів *O. aeaegiaptiaca*.

Паразитичною активністю характеризується гриб *Trichothecium roseum* Link. відносно різних видів фітопатогенних грибів (збудників парші яблуні і груші, іржастих і сажкових грибах тощо). Антибіотик трихотецин, що виділяється грибом, вбиває гіфи гриба-живителя і гіперпаразит живиться їх вмістом. Утворюючи рясне спороношення.

Незважаючи на деякі позитивні результати, гіперпаразити ще не набули достатнього поширення у боротьбі із хворобами із-за ряду причин, пов'язаних із технологіями їх наробки, зберігання тощо. Тому роботи у цьому плані мають поки що експериментальний характер.

9.6. Хімічний метод

Хімічний метод передбачає використання пестицидів для запобігання розвитку і знищення шкідників, хвороб рослин і бур'янів при масовому їх розмноженні та поширенні.

Сучасний асортимент пестицидів включає велику кількість препаративних форм, більшість з яких відносяться до різних груп органічних сполук. Різні групи хімічних речовин і навіть окремі препарати характеризуються певною специфікою фізіологічного механізму дії, при цьому деяким речовинам притаманна вибіркова токсичність у відношенні до різних груп або до окремих видів шкідливих організмів.

Використання пестицидів визначається високою їх біологічною, економічною, господарською ефективністю, універсалізмом, доступністю використання. Універсалізм полягає в тому, що пестициди можна застосовувати на різних видах рослин, проти різних шкідливих організмів і різними способами. За цими та іншими позитивними показниками хімічний метод відноситься до числа найбільш поширених.

Поряд з цілим рядом позитивних сторін хімічний метод має і свої недоліки. Висока стійкість пестицидних речовин до впливу на них факторів природного середовища сприяє забрудненню останнього. Хоча на даний час значення пестицидів як забруднювачів екологічної системи повністю доведено, вивченню цього питання приділяється велика увага. Найбільш важливими факторами, які запобігають зменшенню забруднення навколишнього природного середовища є зменшення норм витрати препаратів, кратності застосування і деякі інші фактори раціонального їх використання. При цьому обов'язковим залишається збереження високої біологічної ефективності при їх використанні.

Широке впровадження у виробництво інтенсивних технологій вирощування сільськогосподарських культур значною мірою впливає на зростання пестицидного навантаження на поля, веде до порушення рівноваги в агробіоценозах, до можливого зростання резистентності, збільшення небезпеки забруднення навколишнього природного середовища та врожаю.

9.7. Карантин рослин

Карантин рослин – правовий режим, що передбачає систему державних заходів, спрямованих на захист рослин, їх продукції переробки, сировини, окремих вантажів тощо від карантинних об'єктів, а також підкарантинних матеріалів та об'єктів.

Карантин рослин здійснюється на основі Закону України «Про карантин рослин», який визначає загальні правові, організаційні та фінансово-економічні основи карантину рослин, діяльність державних органів, підприємств, установ, організацій, посадових осіб та громадян, спрямовану на запобігання завезенню та поширенню відсутніх на території України небезпечних шкідників, хвороб та бур'янів.

Перелік карантинних об'єктів (шкідник, збудник хвороби рослин чи бур'янів) визначається Міністерством аграрної політики України, а підкарантинних матеріалів та об'єктів (будь-які матеріали або об'єкти, які можуть сприяти поширенню, або за допомогою яких можуть поширюватись карантинні об'єкти) – Статутом із карантину рослин, що затверджується Кабінетом України.

Основним завданням карантину рослин є охорона території країни від занесення або самостійного проникнення з-за кордону або з карантинної зони карантинних об'єктів; своєчасне виявлення, локалізація й ліквідація карантинних об'єктів, а також запобігання їх проникненню в регіони країни, де вони відсутні; здійснення державного контролю за дотриманням особливого карантинного режиму й проведення заходів із карантину рослин при вирощуванні, заготівлі, вивезенні, перевезенні, зберіганні, реалізації та використанні підкарантинних матеріалів та об'єктів. Центральним спеціально уповноваженим державним органом із карантину рослин є Головне управління Держпродспожив служби з Центральною науково-дослідною карантинною лабораторією і Центральним фумігаційним загоном Міністерства аграрної політики та продовольства України.

Іншими спеціальними органами у галузі карантину рослин, підпорядкованими Головному управлінню держпродспоживслужби є державна інспекція з карантину рослин Автономної Республіки Крим, прикордонні обласні або обласні й міські інспекції з карантину рослин, пункти карантину рослин при морських і річкових портах (на пристанях), на залізничних станціях і в аеропортах (на аеродромах), на підприємствах поштового зв'язку, автомобільних дорогах

(автовокзалах, автостанціях), пунктах пропуску на державному кордоні України, лабораторії та обласні фумігаційні загони. Професійною діяльністю в галузі карантину рослин можуть займатися громадяни України, які мають відповідну вищу або середню спеціальну освіту.

Контрольні запитання до розділу 9:

1. Які є методи боротьби з хворобами рослин?
2. В чому заключається агротехнічний метод?
3. Що таке біологічних метод захисту рослин від хвороб?
4. Найважливіші передумови для визначення методів захисту рослин від інфекційних хвороб.
5. Хімічний метод боротьби з інфекційними хворобами рослин і його значення.
6. Система карантину рослин.
7. Методи діагностики хвороб рослин.
8. Роль ранньої діагностики хвороб рослин у біологічному обґрунтуванні і організації захисних заходів.
9. Принципи будови та методи захисту рослин від хвороб.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРА

1. Білик М. О., Євтушенко М. Д., Марютін Ф. М. Захист овочевих культур від хвороб і шкідників у закритому ґрунті / За ред. проф. Ф. М. Марютіна. Харків: Еспада, 2003. 464 с.
2. Білик М. О., Кулешов А. В. Практикум з фітосанітарного моніторингу і прогнозу. Харків: Еспада, 2006. 229 с.
3. Визначник грибів України: в 5 т. Т. 1: Слизовики (Мухорphyta); Гриби (Мусорphyta): архіміцети, фікоміцети / С. Ф. Морочковський, М. Я. Зерова, І. О. Дудка [та ін.]; відп. ред. Д. К. Зеров. Київ: Наук. думка, 1967. 254 с.
4. Визначник грибів України: в 5 т. Т. 2 : Аскоміцети / С. Ф. Морочковський, М. Я. Зерова, З. Г. Лавітська, М. Ф. Сміцька ; відп. ред. Д. К. Зеров. Київ: Наук. думка, 1969. 517 с.
5. Визначник грибів України: в 5 т. Т. 3 : Незавершені гриби / С. Ф. Морочковський, Г. Г. Радзієвський, М. Я. Зерова [та ін.] ; відп. ред. Д. К. Зеров. Київ: Наук. думка, 1971. 696 с.
6. Визначник грибів України: в 5 т. Т. 4: Базидіоміцети: дакриміцетальні, тремелальні, аурикуляріальні, сажковидні, іржасті / М. Я. Зерова, С. Ф. Морочковський, Г. Г. Радзієвський, М. Ф. Сміцька ; відп. ред. Д. К. Зеров. Київ: Наук. думка, 1971. 315 с.
7. Визначник грибів України: В 5 т. Т. 5. Базидіоміцети. Кн. 1. Екзобазидіальні, афілофоральні, кантарелальні / Зерова М. Я., Радзієвський Г. Г., Шевченко С. В. ; Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного АН УРСР . Київ: Наукова думка, 1972. 240 с.
8. Визначник грибів України: в 5 т. Т. 5. Базидіоміцети. Кн. 2. Болетальні, стробіломіцетальні, трихоломатальні, ентоломатальні, русулальні, агарикальні, гастероміцети / Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного АН УРСР ; Авт. тому М. Я. Зерова, Г. Л. Роженко [та ін.]. Київ : Наукова думка, 1979. 565 с.
9. Вірусні та мікоплазмові хвороби польових культур / Шевченко Ж. П., Хельман Л. В., Недвига О. Є. та ін.; за ред. Ж. П. Шевченко. Київ: Урожай, 1995. 304 с.
10. Довідник із захисту рослин / За ред. акад. УААН М. П. Лісового. Київ: Урожай, 1999. 736 с.
11. Захист злакових і бобових культур від шкідників, хвороб і бур'янів / М. О. Білик, М. Д. Евтушенко, Ф. М. Марютін та ін. Харків: Еспада, 2005. 670 с.

12. Карантинні фітонематоди: навч. посіб. / С.В. Станкевич, В.М. Положенець, Л.В. Немерицька, М.Ю. Станкевич. Житомир: Видавництво «Рута», 2022. 94 с.
13. Кирик М. М., Піковський М. Й. Патологія насіння сільськогосподарських культур: навч. посібник. Київ: ЦП «КОМПРИНТ», 2012. 212 с.
14. Марков І. Л. Практикум із сільськогосподарської фітопатології. Київ: ННЦ «Інститут аграрної економіки», 2012. 528 с.
15. Марков І. Л. та ін. Сільськогосподарська фітопатологія. Київ: Інтерсервіс, 2017. 573 с.
16. Марютін Ф. М., Білик М. О., Пантелєєв В. К. Фітопатологія. / За ред. проф. Ф. М. Марютіна. Харків: Еспада, 2008. 548 с.
17. Патологія насіння сільськогосподарських культур: навч. посібник / Л. В. Жукова, С. В. Станкевич, В. П. Туренко та ін. Житомир: Видавництво «Рута», 2023. 292 с.
18. Пересипкін В.Ф. Сільськогосподарська фітопатологія: підручник. Київ: Аграрна освіта, 2000. 415 с.
19. Пінчук Н. В., Вергелес П. М., Коваленко Т. М., Окрушко С. Є. Загальна фітопатологія: навч. посіб. / За ред. Н. В. Пінчук. Вінниця, 2018. 272 с.
20. Станкевич С. В. Методи огляду та експертизи підкарантинних матеріалів. Харків, 2017. 255 с.
21. Станкевич С. В., Забродіна І. В., Васильєва Ю. В. та ін. Моніторинг шкідників і хвороб сільськогосподарських культур: навч. посіб. Харків: ФОП Бровін О. В., 2020. 624 с.
22. Термінологічний словник з фітопатології / С.В. Станкевич, Л. В. Жукова, В. В. Горяїнова, О. М. Батова. Житомир: Видавництво «Рута», 2022. 56 с.
23. Фузаріози культурних рослин. Київ: Логос, 2016. 164 с.
24. Цилюрик А. В., Шевченко С. В. Лісова фітопатологія. Практикум. Корсунь-Шевченківський: Поліграфічний центр «Ірена», 1999. 203 с.
25. Ainsworth G. C., Hawksworth D. L., Bisby G. R. Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi / Ed. by D. L. Hawksworth, P. M. Kirk, B. C. Sutton, D. M. Pegler. CAB International, 1995. 616 p.
26. Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. et al. Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. CAB International, 2008. 771 p.

Навчальне видання

**Горяїнова Вікторія Вікторівна
Станкевич Сергій Володимирович
Батова Олена Миколаївна
Жукова Любов Володимирівна**

ЗАГАЛЬНА ФІТОПАТОЛОГІЯ

Навчальний посібник

За авторською редакцією
Дизайн обкладинки С.В. Станкевича
Комп'ютерний набір і верстка В.В. Горяїнова, С.В. Станкевич

Підп. до друку 29.05.2023. Формат 60 × 84 1/16 Гарнітура Таймс.
Друк офсетний. Обсяг: 22,08 ум.-друк. арк., 19,01 обл.-вид. арк. Тираж 300.
Замовлення 3609
