

Міністерство освіти і науки України
Чернівецький національний університет
імені Юрія Федьковича

ФІТОПАТОЛОГІЯ

Конспект лекцій

Видання 2-ге, виправлене і доповнене

Чернівці
Чернівецький національний університет ім. Юрія Федьковича
2022

УДК 581.2(075.8)
Ф 643

*Друкується за ухвалою редакційно-видавничої ради
Чернівецького національного університету
імені Юрія Федьковича*

Фітопатологія. Конспект лекцій. Вид. 2-ге,
випр. і доп. / укл. С. Г. Літвіненко, В.В. Буджак.
Чернівці: Чернівецький нац. ун-т
ім. Ю. Федьковича, 2022. 92 с.

Навчальне видання підготовлене відповідно до вузівської програми курсу «Фітопатологія» для студентів спеціальностей «Біологія», «Середня освіта (біологія та здоров'я людини)» і «Лісове господарство». Містить коротку інформацію про найпоширеніші хвороби рослин, біологічні особливості збудників хвороб, методи боротьби з інфекційними хворобами, а також список літературних джерел, рекомендованих для вивчення даної дисципліни, та перелік завдань і запитань для контролю.

УДК 581.2 (075.8)

© Чернівецький національний
університет ім. Ю. Федьковича, 2022

ЗМІСТ

1. ЗАГАЛЬНІ ПОЛОЖЕННЯ ФІТОПАТОЛОГІЇ ...	4
1.1. Зміст, завдання, історичні аспекти розвитку фітопатології	4
1.2. Поняття про хвороби рослин і патологічний процес	9
1.3. Класифікація хвороб рослин	13
1.4. Діагностика хвороб рослин	15
1.5. Інфекційний процес та етапи його розвитку в рослині	17
2. ПОНЯТТЯ ПРО ІМУНІТЕТ РОСЛИН ДО ІНФЕКЦІЙНИХ ХВОРОБ	20
3. НЕІНФЕКЦІЙНІ ХВОРОБИ РОСЛИН	22
4. ІНФЕКЦІЙНІ ХВОРОБИ РОСЛИН	25
4.1. Поняття про паразитизм	25
4.2. Вірусні хвороби рослин	27
4.3. Фітоплазмові хвороби	30
4.4. Бактеріальні хвороби рослин	33
4.5. Хвороби, спричинені грибоподібними організмами і справжніми грибами ...	36
4.5.1. Хвороби, викликані грибоподібними організмами	36
4.5.2. Хвороби, спричинені справжніми грибами	40
5. ХВОРОБИ, СПРИЧИНЕНІ КВІТКОВИМИ РОСЛИНАМИ	77
6. МЕТОДИ І ЗАСОБИ ЗАХИСТУ РОСЛИН ВІД ХВОРОБ	82
ПЕРЕЛІК ЗАВДАНЬ І ЗАПИТАНЬ	85
РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА	87

1. ЗАГАЛЬНІ ПОЛОЖЕННЯ ФІТОПАТОЛОГІЇ

1.1. *Поняття про фітопатологію як науку про хвороби рослин*

Фітопатологія – наука про хвороби рослин та способи боротьби з ними. Свою назву отримала від трьох грецьких слів: «фіто» – рослина, «патос» – страждання, «логія» – вивчення.

Фітопатологія поділяється на 4 розділи:

- діагностику – розпізнавання хвороб рослин за зовнішніми ознаками їх прояву;
- етіологію, або з'ясування і вивчення причин захворювання;
- профілактику, або прийоми запобігання хворобам;
- терапію, або прийоми лікування хворих рослин.

Завдання фітопатології полягають у всебічному вивченні хвороб рослин, з'ясуванні методів запобігання їм та боротьби з ними.

Крім того, фітопатологія вирішує чимало теоретичних проблем, зокрема досліджує закономірності взаємозв'язку хворої рослини з патогеном у конкретних умовах навколишнього середовища, тобто **патогенез** (історія розвитку хвороби), природу імунітету рослин і роль генетичних факторів в успадкуванні цих якостей рослинами.

Виділяють 4 періоди історичного розвитку фітопатології.

Перший – період теургічних (божество, злі духи) уявлень про причини і суть хвороби рослин. Тривав від античних часів до середини XIX ст.

Достовірні історичні дані, які свідчать про обізнаність древніх із хворобами рослин, датуються III – IV тисячоліттями до н. е. – добре були відомі деякі хвороби рослин, але причини їх появи тлумачилися неправильно. Згадки про такі хвороби рослин, як іржа, сажка, рак дерев, борошниста роса є у працях *Аристотеля, Теофраста, Плінія, Демокріта, Діоскоріда*.

Описувати та класифікувати хвороби рослин розпочав наприкінці XVII ст. французький ботанік *Ж. Турнефор*, який поділив усі хвороби рослин на два класи: 1) хвороби, зумовлені внутрішніми причинами (надлишком чи нестачею «поживного соку»); 2) хвороби, спричинені зовнішніми чинниками (градом,

морозом, комахами-паразитами).

У 1833 р. виникає «теорія екзантем» («висипок» рослин) австрійського ботаніка *Ф. Унгера* (праця «*Echantheme der Pflanzen*»). У цій праці усі наявні на рослинах спороношення грибів трактувалися як виділення рослин, а гриби-паразити вважалися не самостійними організмами, а видозмінами субстрату, на якому вони виростили.

Другий період розвитку фітопатології – від середини до кінця ХІХ ст.

З'являється уявлення про те, що паразитні гриби – не наслідок, а причина численних хвороб рослин. Тому часто цей період називають ще **мікологічним**.

Луї Рене Тюлян досліджував життєві цикли сажкових, іржастих, борошнесторосяних та інших грибів; виявив явище *плеоморфізму* – утворення тим самим видом гриба різних типів спороношень. Його брат, *Шарль Тюлян*, робив рисунки спороношень грибів.

Початок науковій фітопатології покладено працями *Генріха Антона де Барі* і *Михайла Степановича Вороніна*.

Дослідження німецького ботаніка та мікробіолога *Г. А. де Барі* стосувалися циклу розвитку сажкових, іржастих і пероноспорових грибів. Він перший запровадив вирощування грибів на штучних середовищах, а при вивченні паразитних форм – експериментальне зараження ними рослин (зокрема при вивченні циклу розвитку *Phytophthora infestans* та іржастих грибів). 1853 р. він опублікував працю «Про дослідження сажкових грибів», в якій висловив тезу: «Паразитні гриби – це не наслідок, а причина хвороб рослин». У 1861 р. опублікував дослідження про фітофтороз картоплі, де описав будову та особливості розвитку збудника фітофторозу *Phytophthora infestans* DB. У 1863 р. на прикладі іржі квасолі *Г. А. де Барі* встановив наявність 5 різних спороношень в іржастих грибів.

М. С. Воронін дослідив фітопатогенний гриб *Exobasidium vaccinii* (Fuckel) Woronin, описав цикл розвитку *Sclerotinia heteroica* Woronin et Navashyn, *Plasmodiophora brassicae* Woronin, збудників іржі соняшнику, плодової гнилі яблук, «п'яного хліба». Його дослідження циклу розвитку збудника кіли капусти *Plasmodiophora brassicae* Woronin вважають

класичною працею.

Як указує В. М. Гамалія у своїй праці «Шляхи розвитку фітопатології в Україні у дзеркалі історіографії (XIX – початок XX ст.)», з другої половини XIX ст. почав розвиватися *онтогенетичний напрямок* у фітопатології (морфолого-біологічні дослідження грибів). Дослідження розвитку паразитних грибів проводилися у Франції, Данії, США, а також в Україні (Я. Я. Вальц (Київський університет), Л. С. Ценковський (Новоросійський університет в Одесі)).

Третій період розвитку фітопатології розпочався наприкінці XIX ст. і тривав до 30-х рр. XX ст. Він характеризувався інтенсивним розвитком фітопатологічних досліджень, зародженням бактеріальної фітопатології та відкриттям вірусів як збудників хвороб рослин.

В. М. Гамалія у своїх працях (Гамалія, 2006, 2008, 2011) указує, що вже у першому десятиріччі XX ст. фітопатологічні осередки існували у Санкт-Петербурзі, Ризі, Києві, Харкові, Одесі. Велика заслуга у становленні й розвитку фітопатології належить В. М. Черняєву, А. О. Потебні, С. М. Ходецькому, А. А. Ячевському, Л. С. Ценковському, С. І. Ростовцеву, Ф. В. Бухгольцу та іншим.

З ім'ям В. М. Черняєва (1793 – 1871) пов'язані мікологічні дослідження, які розгорнулися у Харківському університеті.

А. О. Потебня (1870 – 1919) вивчав гриби-паразити вищих рослин Харківської губернії; у 1897 р. запропонував класифікацію незавершених грибів.

А. А. Ячевський 1896 р. у Санкт-Петербурзі створив фітопатологічну лабораторію, а 1901 р. – центральну фітопатологічну станцію при ботанічному саду; вивчав хвороби рослин та розробляв способи боротьби з ними. З 1915 по 1931 рр. видавав «Материалы по микологии и фитопатологии». Написав монографії: «Ржавчина хлебных злаков России», «Фитопатология (болезни растений)», «Определитель грибов».

Л. С. Ценковський (1822 – 1887), працюючи завідувачем кафедри ботаніки Новоросійського університету в Одесі, разом зі співробітниками виявив на території України, Молдови та Кавказу чимало мікроскопічних грибів-паразитів.

Упродовж 1913 – 1915 рр. в Україні на базі дослідних станцій

організовані відділи або лабораторії, які підключалися до роботи в галузі фітопатології: Смілянська ентомологічна станція (1901 р., Черкащина); відділення мікології (згодом – фітопатології) Харківської обласної сільськогосподарської дослідної станції; Катеринославська сільськогосподарська дослідна станція (1914 р., Дніпропетровщина).

Третій період характеризується також зародженням бактеріального напрямку фітопатології. Бактеріальна фітопатологія спочатку розвивалась у Західній Європі, а з другої половини XIX – початку XX ст. також у Росії й Україні. Першовідкривач бактеріальних хвороб рослин – Т. Дж. Беррилл (1839 – 1916), який у 1879 р. довів, що хворобу *онік груші* спричинює бактерія. Його учень Ервін Сміт (1854 – 1927) у 1890 р. обладнав у Вашингтоні лабораторію і розпочав вивчення бактеріальних хвороб; розробив методики бактеріологічних досліджень у фітопатології та опублікував критичний аналіз відомих на той час бактеріальних хвороб рослин (Гамалія. 2010).

Українські вчені А. А. Попова, К. Г. Бельтюкова, О. П. Лебедева дослідили збудника бактеріальної рябухи тютюну і бактеріального в'янення тютюну та розробили ефективні заходи боротьби з цими хворобами.

У 1928 р. виявлено кільцеву бактеріальну гниль бульб, яку дослідили в лабораторії бактеріозів рослин при Українському інституті західних рослин (Харків) та на Поліській картопляній станції.

Наприкінці 20-х – на початку 30-х рр. українські вчені М. Н. Родигін, Н. А. Яковлев, В. А. Волошинова досліджували кореневий бактеріальний рак плодівих культур.

Наприкінці XIX ст. відкрито віруси як патогени рослин. Так, 1886 р. голландський учений Адольф Майєр установив інфекційний характер хвороб рослин тютюну, у яких на листках з'являвся своєрідний мозаїчний рисунок. Пропускаючи крізь подвійний шар фільтрувального паперу сік з уражених листків, А. Майєр виявив, що сік втрачав інфекційну здатність, натомість нефільтрований сік при його нанесенні на механічно пошкоджену листову пластинку здорових рослин тютюну спричинював мозаїку. А. Майєр висловив припущення, що збудником мозаїчної хвороби тютюну є бактерія.

Д. І. Івановський (1864 – 1920), вивчаючи мозаїчну хворобу тютюну в 1892 р., помітив, що сік заражених рослин, пропущений через бактеріальний фільтр, здатний інфікувати здорові рослини. За таку здатність збудник мозаїки тютюну був названий Д. Івановським «вірусом, який фільтрується». Поряд із цим Д. І. Івановський виявив у клітинах хворих рослин кристалічні вкраплення і пов'язав їх присутність у рослині з її захворюванням. Опубліковані Івановським праці «Про дві хвороби тютюну» (1892 р.) та «Мозаїчна хвороба тютюну» (1902 р.) поклали початок вірусології.

На початку ХХ ст. більше уваги почали надавати проблемам імунітету рослин до хвороб. У 1919 р. М. І. Вавилов (1887 – 1943) опублікував монографію «Імунітет рослин до інфекційних хвороб», де запропонував свою класифікацію імунітету, показав зв'язок імунітету рослин з їхніми генетичними особливостями.

Отже, протягом даного періоду відбулося остаточне становлення фітопатологічної науки, пов'язане з формуванням її основних теоретичних положень. У той же час зародилась і почала активно розвиватися наука про бактеріози рослин, відкрито віруси як збудники рослинних хвороб.

Четвертий період розвитку фітопатології характеризується вивченням хворої рослини як комплексу взаємозв'язків «рослина – паразит – середовище».

Як збудники хвороб рослин поряд із грибами дедалі більшу увагу дослідників привертають бактерії. В. М. Гамалія у своїх працях указує, що в Україні у 60-ті роки ХХ ст. бактеріальний рак яблуні та груші вивчала Д. П. Вовченко, кореневий рак плодівих досліджували О. В. Ісаєва та П. П. Савковський. Над бактеріальним раком кісточкових порід працювала А. К. Василькова.

У другій половині 60-х років в Україні розпочалося вивчення бактеріальних хвороб лісових деревних порід. У цій галузі відомі праці Р. І. Гвоздяка, Л. М. Яковлевої, А. О. Загородця.

У 70 – 80-х роках в Україні під керівництвом І. Г. Скрипаля розпочате вивчення фітоплазм.

Наприкінці ХХ ст. зростає кількість суто теоретичних проблем, над розв'язанням яких працювали цілі колективи. Це, зокрема:

- систематика грибів;
- еволюція (філогенез) грибів і бактерій;
- еволюція паразитизму у грибів та бактерій.
- внутрішньовидова мінливість і різноманітність у грибів та бактерій.
- генетика імунітету;
- розробка теорії прогнозів та причин спалахів захворювань рослин.

У XXI ст. проводиться детальне вивчення питань поширення, еволюції, філогенії, систематики окремих таксономічних груп фітопатогенних грибів. В Україні цей напрямок детально розробляється багатьма ученими: В. П. Гелюта розробляє питання філогенії, систематики та географії грибів порядку *Erysiphales*; О. В. Корольова досліджує різноманіття грибів класу *Loculoascomycetes*, Ю. Я. Тихоненко – гриби порядку *Pucciniales*. У цій групі мікологів інтенсивно працюють також Т. В. Андріанова і В. П. Гайова, розглядаючи сумчасті гриби та їх анаморфні види, котрі призводять до плямистостей, в'янення та загибелі рослин.

1.2. Поняття про хвороби рослин і патологічний процес

Хвороба рослини – це будь-яке порушення клітин і тканин рослини, яке виникає унаслідок тривалого подразнення патогенним агентом або під впливом несприятливих факторів навколишнього середовища і призводить до появи та розвитку певних симптомів (Agrios, 2005).

Перше визначення хвороби рослин дав А. Декандоль (1832), який вважав хворобою кожне більш-менш значне відхилення від нормального фізіологічного стану.

При кожній інфекційній хворобі спостерігаються глибокі взаємовідносини між патогеном і рослиною, котрі проявляються у функціональних порушеннях в організмі рослини-хазяїна. Ці порушення проявляються у морфологічних та анатомічних змінах рослини чи її органів або у зміні їхніх функцій.

Основні типи ***анатомічних змін***, які відбуваються у хворій рослині: гіпертрофія, гіперплазія, гіпоплазія, метаплазія, дегенерація, некроз, мацерація тканин.

Гіпертрофія – збільшення розмірів клітин в тканинах уражених органів рослин, яке часто супроводжується зміною їхньої форми.

Гіперплазія – збільшення кількості клітин через посилене їхнє розмноження під впливом патогена чи іншого подразника. Спостерігається при таких хворобах, як кила капусти, рак картоплі, кучерявість листків персика.

Гіпоплазія – недорозвинення або зменшення кількості клітин чи їх вмісту.

Метаплазія – утворення у клітинах рослин нових компонентів, не притаманних їм у нормальному стані. Наприклад, утворення хлорофілу в серцевині й серцевинних променах.

Дегенерація, або переродження – перетворення клітин або їхніх оболонки на речовини різного хімічного складу, які накопичуються в рослині.

Некроз – відмирання клітин в уражених тканинах того чи іншого органа.

До фізіологічних і біохімічних змін у хворій рослині належать порушення:

- водного режиму;
- проникності цитоплазми;
- осмотичного тиску клітинного соку;
- фотосинтетичної активності;
- енергії дихання;
- у вуглеводневому і білковому обміні: знижується вміст загального і білкового азоту, а вміст небілкового азоту збільшується;
- у ферментному апараті (підвищується активність гідролітичних та протеолітичних ферментів).

Зовнішньо виявлені патологічні процеси, які відбуваються у хворій рослині, називаються **симптомами**.

Групи хвороб, об'єднаних за подібністю симптомів, називають **типами хвороб**.

Основні типи хвороб рослин – гниль, в'янення, некроз, рак, гали, муміфікація, гомоз, зміна забарвлення органів рослин, деформація органів рослин, наліт на поверхні органів рослин, пустули, руйнування органів рослин, витискання, випрівання,

задихання, опік, морозобійні тріщини, обмерзання, «відьмині мітли».

Гниль – характеризується розм'якшенням та руйнуванням окремих ділянок тканин різних органів рослин. Причинами є гриби і бактерії. Найчастіше гнилі виникають на соковитих рослинних органах, багатих водою і запасними поживними речовинами (плодах, коренеплодах, бульбах, цибулинах); загнивають також осьові органи деревних рослин. За консистенцією гнилі бувають водянистими (гниль плодів томатів, спричинена *Pectobacterium carotovorum*), мокрими (гниль бульб картоплі, спричинена *Pseudomonas xanthochlora*), сухими (гниль бульб картоплі, спричинена *Fusarium oxysporum*). За забарвленням розрізняють білі, бурі, сірі, чорні гнилі.

В'янення – спричинене грибами (*Fusarium*, *Alternaria*, *Botrytis*, *Pythium*, *Opiostoma ulmi*, *Nectria cinnabarina*), бактеріями (*Erwinia tracheiphila*), вірусами і несприятливими абіотичними факторами. Інфекційні в'янення супроводжуються ураженням провідних тканин (побурілі судини у вигляді кільця на поперечному зрізі уражених осьових органів рослин, наприклад голландська хвороба в'язових – *Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannf., нектріоз гілок листяних порід – *Nectria cinnabarina* (Tode) Fr., бактеріальне в'янення пагонів гарбузових – *Erwinia tracheiphila*).

Некроз – відмирання окремих ділянок тканин, яке супроводжується зміною їхнього забарвлення. Збудниками є гриби (колпомовий некроз дуба – *Colpoma quercinum* (Pers.) Wallr.) та бактерії (чорна ніжка картоплі – *Pectobacterium phyto*).

Рак – характеризується надмірним розростанням окремих частин або органів, унаслідок чого утворюються пухлини. Незрідка ці пухлини з часом руйнуються з утворенням виразки, тоді рак називають *виразковим*. Інфекційний рак спричинюють бактерії (бактеріальний рак коріння – *Pseudomonas tumefaciens*) та гриби (виразково-ступінчастий рак сосни – *Cronartium flaccidum*).

Гали – патологічні утворення на рослинах, які є наслідками розростання паренхімних клітин у вигляді різних за формою наростів, бульбочок тощо. Причини: пошкодження комахами, ураження грибами, бактеріями, нематодами.

Муміфікація – тип захворювання рослин, при якому гіфи гриба пронизують плоди та насіння, і тому уражені органи засихають і зморщуються, але не загнивають. Муміфіковані плоди та насіння зберігаються на рослинах або в ґрунті і є джерелом інфекції на наступний рік. Навесні на них утворюються структури гриба, які продукують його спори. Приклади: муміфікація жолудів дуба (збудник – *Ciboria batschiana* (Zopf) N. F. Buchw.), муміфікація насіння берези (збудник – *Ciboria betulae* (Woronin) W. L. White), муміфікація плодів груші чи яблуні (збудник – *Monilinia fructigena* Honey).

Гомоз проявляється у вигляді розтріскування кори з виділенням тягучої клейкої жовтуватої рідини (камеді), що швидко застигає на повітрі. Причинами є гриби (*Phomopsis citri* у цитрусових), бактерії (*Xanthomonas malvacearum* – збудник гомозу бавовника), абіотичні фактори (перезволоження ґрунту, механічні пошкодження).

Зміна забарвлення органів рослин: 1) **хлороз** – набуття жовтого забарвлення зеленими органами рослин під впливом вірусів, бактерій, грибів або внаслідок нестачі окремих макро- і мікроелементів у ґрунті; 2) **мозайка** – нерівномірне забарвлення листків, спричинене вірусами; 3) **альбікація** – повна або часткова втрата листками або молодими рослинами зеленого забарвлення, унаслідок нестачі в ґрунті заліза або марганцю; 4) **побуріння** – повна заміна зеленого забарвлення на буре або червоно-буре, що є ознакою їх відмирання. Викликається інфекційними (гриби, бактерії) та неінфекційними причинами (низькі й високі температури, забрудненість повітря); 5) **плямистість** – відмирання паренхімних клітин, унаслідок чого на уражених органах з'являються більш-менш обмежені плями зміненого забарвлення. Спричинені інфекційними (гриби, бактерії, віруси) та неінфекційними причинами. Приклади – біла плямистість листків груші (збудник – гриб *Mycosphaerella pyri* (Auersw.) Voegerma), бактеріальна рябуха листків тютюну (збудник – бактерія *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci*), кільцева плямистість листків тютюну (збудник – *Nicotiana virus 12*).

Деформація органів рослин – зміна форми уражених органів (листоків, плодів, гілок), а інколи і всієї рослини. Причинами є гриби (*Melampsora populnea* (Peers.) P. Karst., *Taphrina*

deformans Fr.), віруси, фітоплазми і абіотичні фактори.

Наліт на поверхні органів рослин – на уражених органах рослин розвивається білий, рожевий, сірий, бурий або чорний наліт (поверхнево розташовані міцелій, конідіальне спороношення та плодові тіла грибів), який легко стирається. Нальоти можуть бути як на всій поверхні органів, так і локалізовані на їх певних ділянках. Вони утворюються облігатними паразитними чи напівпаразитними грибами. Наприклад, нальоти на поверхні органів рослин, спричинені грибами порядку *Erysiphales* – збудниками хвороби «борошниста роса».

Пустули, або купки спороношення – окремі опуклі подушечки різної величини та забарвлення. Спочатку вони прикриті епідермісом (на листках) або перидермою (на бульбах, стеблах), які розриваються під напором спороношень і оголюють їх. Збудниками є гриби (*Colletotrichum lindemuthiarum*, *Puccinia graminis*).

Опік – некроз листків, гілок і суцвіть, при якому уражені органи виглядають неначе обпечені вогнем. Причини – гриби (моніліальний опік кісточкових плодкових культур – збудник *Monilinia laxa* (Aderh. & Ruhland) Honey), бактерії (бактеріальний опік зерняткових плодкових – збудник *Erwinia amylovora* (Burnill) Winslow et. al.), абіотичні явища (опік кори деревних рослин унаслідок змінної дії тепла й холоду).

«Відьмині мітли» – надмірне галуження пагонів, які утворюються з численних сплячих або додаткових бруньок у листяних і хвойних дерев під впливом подразнення клітин деревини продуктами метаболізму патогена, які містять ростові речовини. Ці рогагалужені пагони вкорочені і тісно переплітаються, формуючи «мітлу». Збудники – гриби з родів *Taphrina* Fr. та *Melampsorella* J. Schröt., фітоплазми.

1.3. Класифікація хвороб рослин

Класифікація, або систематизація, хвороб – це розподіл хвороб на групи за певними специфічними ознаками чи за сукупністю цих ознак.

Одна з перших спроб класифікації хвороб рослин була зроблена Томасом Культером у 1814 р. (охоплювала лише

паразитні хвороби).

Сучасні класифікації хвороб рослин базуються на різноманітних принципах:

- **класифікація за місцем появи хвороби.** Розрізняють місцеві і загальні хвороби;
- **класифікація за тривалістю перебігу хвороби.** В цьому разі розрізняють хвороби *гострого* і *хронічного* характеру;
- **класифікація за віком рослин.** Розрізняють хвороби, які уражують рослини певного вікового стану;
- **класифікація за органами рослин:** базується на врахуванні ураження окремих органів;
- **класифікація за рослинами, які живлять патоген;**
- **класифікація етіологічна** – за причинами виникнення хвороб. Розрізняють:

1. **Неінфекційні (непаразитні) хвороби** – ті, які виникають унаслідок несприятливих впливів на рослини різних абіотичних факторів середовища. Залежно від характеру дії абіотичних факторів на рослину, неінфекційні хвороби поділяють на такі основні групи:

- Хвороби, спричинені невідповідними або незадовільними умовами росту рослини (нестача чи надмірна кількість вологи у ґрунті і повітрі чи поживних речовин у ґрунті).
- Хвороби, зумовлені несприятливим впливом метеорологічних факторів (висока або низька температура).
- Хвороби, викликані механічними впливами.
- Хвороби, зумовлені наявністю шкідливих домішок у повітрі.
- Хвороби, викликані іонізуючим випроміненням.

2. **Інфекційні (або паразитні) хвороби** виникають унаслідок дії на рослину патогенних організмів. Залежно від природи патогена їх поділяють на такі групи:

- грибні хвороби (мікози);
- бактеріальні хвороби (бактеріози);
- вірусні хвороби;
- фітоплазмові хвороби (фітоплазмози);

- нематодні хвороби;
- хвороби, спричинені квітковими напівпаразитами і паразитами.

1.4. Діагностика хвороб рослин

Діагностика – це розпізнавання хвороби на основі сукупності ознак патологічного стану рослини, виявлених при детальному, всебічному і ретельному її обстеженні. Методи, які допомагають точно встановити етіологію конкретного захворювання, такі.

Макроскопічний метод дає змогу розпізнавати хворобу рослини за ознаками, які можна виявити неозброєним оком, або з допомогою лупи безпосередньо на місці.

Мікроскопічний метод полягає в тому, що у хворої рослини чи її органів із допомогою мікроскопа досліджують тканини для виявлення мікроскопічних проявів і різних утворень патогена. При цьому застосовують диференціальне забарвлення грибів або бактерій. Цінність методу в тому, що можна виявити характерні і безумовно точні ознаки конкретних патогенів. У багатьох випадках при вивченні фітопатогенних організмів застосовують люмінесцентний і електронні мікроскопи – трансмісійний і сканувальний.

Люмінесцентний аналіз проводять за допомогою спеціальної установки чи люмінесцентного мікроскопа, які випромінюють ультрафіолетові промені. При цьому використовується природна здатність уражених тканин і деяких патогенів світитися, або ж їх забарвлюють спеціальними люмінесцентними фарбами. Застосовується при експертизі насіння, вивченні життєздатності спор, і дає змогу виявити ураження на початкових етапах.

Електронно-мікроскопічний метод допомагає бачити вірусні і плазмодієві частинки на спеціальних препаратах, виготовлених із соку хворих рослин чи на ультратонких зрізах. Мікроскопічні гриби останнім часом досліджують з використанням сканувального електронного мікроскопа.

Біологічний метод ґрунтується на виділенні із хворих рослин чи інших субстратів грибів, бактерій, вірусів і нематод,

ізоляції їх у чистому вигляді та вирощуванні на штучних чи природних поживних середовищах. Варіанти.

1. Метод чистих культур слугує:

- встановленню повного циклу розвитку патогена;
- з використанням всіх факторів зовнішнього середовища, вивченню пластичності патогена і тим самим виявленню меж його мінливості;
- виявленню, які речовини й у якій кількості використовує патоген, який шлях їхнього використання та які кінцеві продукти обміну;
- виклику в патогена певного типу спороношення, який на даний час відсутній, і простеженню його в онтогенезі.

2. Метод вологої камери ґрунтується на використанні здатності міцелію гриба, який міститься всередині тканин рослини, проростати назовні й формувати спороношення, якщо будуть штучно створені оптимальні умови.

3. Метод штучного зараження (інокуляції) рослин застосовують для виявлення справжнього збудника даної хвороби, вивчення його біологічних та екологічних особливостей, життєвого циклу, визначення шкідливості і обґрунтування засобів боротьби з ним. Для штучного зараження можуть використовувати окремі рослини чи їхні частини. Інокуляція рослин здійснюється внесенням збудника в ґрунт, на (в) органи рослини. Проводиться сухим заспоренням, обприскуванням, внесенням інфекційного розчину на поверхню органів або введенням його у рослину.

4. Серологічна діагностика – ґрунтується на властивостях вірусних білків давати специфічні реакції з білками крові тварин. Якщо вірусний білок – антиген ввести у кров тварин, то внаслідок реакції на нього в крові виникають нові речовини – антитіла. Після виділення й очищення вони дають позитивну реакцію тільки на той вірус, який було введено у кров тварини і щодо якого одержано антивірусну сироватку.

5. Метод індикаторних рослин. Застосовується при дослідженні вірусних і фітоплазмових хвороб. При зараженні певним вірусом або фітоплазмою за оптимальних умов у деяких культурних і дикорослих (індикаторних) рослин протягом 2 – 4 діб з'являються симптоми, характерні для певної хвороби.

1.5. Інфекційний процес та етапи його розвитку в рослині

Інфекційний процес – це розвиток хвороби як результат взаємодії між патогеном і рослиною.

Інфекційний процес розвивається за таких основних умов:

- наявність сприйнятливої до даного патогена рослини;
- наявність патогена в достатній кількості;
- відповідні умови довкілля, які сприяють розвитку хвороби.

Етапи інфекційного процесу:

- зараження;
- інкубаційний період;
- власне захворювання;
- загибель або одужання рослини.

Зараження – сукупність кількох послідовних стадій: інокуляції, проникнення збудника в рослину і власне зараження.

Інокуляція – це здійснення контакту між збудником і місцем ураження рослини хворобою (покривними тканинами, кореневими волосками, продихами тощо).

Проникнення збудника в рослину здійснюється по-різному, й характеризується настанням взаємодії збудника з рослиною (наприклад, проростання спор чи насіння на сприйнятливій до даного патогена рослині), яку не можуть зупинити ні зміна умов довкілля, ні дезінфекційні заходи, тобто починається *власне зараження рослини* певним збудником.

Інфекційні частинки, здатні спричинювати зараження рослин, називаються **інокулюмом**.

Інкубаційний період хвороби – проміжок часу від проникнення патогена до першої видимої реакції рослини-хазяїна на патоген.

Протягом інкубаційного періоду патоген повністю переходить до живлення за рахунок рослини-живителя, поширюється або навіть розмножується в її тканинах, активно впливає на її обмін речовин, викликаючи патологічні зміни, які поступово накопичуються, але залишаються поки що прихованими.

Тривалість інкубаційного періоду залежить від біологічних особливостей виду й раси патогена, стійкості рослини-хазяїна, її віку, локалізації патогена та характеру його просторового

поширення, факторів навколишнього середовища.

Власне захворювання – реакція рослини-хазяїна на зараження або пошкодження, яка проявляється в характерних для певної хвороби симптомах.

У разі сильного ослаблення через порушення функцій та при тривалому процесі відмирання окремих життєво важливих органів **відмирає уся рослина**. Спостерігаються й випадки **одужання рослин** – як природного (за сприятливих умов зростання), так і з участю людини (застосування хімічних чи біологічних засобів лікування рослин, підживлення комплексом міңдобрив, затінення тощо).

Патогени мають власний ареал. Окремі автори розрізняють такі поняття:

- **загальний ареал збудника хвороби**, тобто територія природного поширення збудника;
- **ареал найбільшої шкідливості збудника хвороби**, тобто регіон, де збудник завдає найбільшої шкоди.

Загальний ареал патогена й ареал його найбільшої шкідливості часто не збігаються. Наприклад, ареал *Phytophthora infestans* досить великий, але найбільшої шкоди цей гриб завдає в північно-західних регіонах Європи.

Одна з причин розширення ареалу збудників хвороб – інтродукція рослин.

Наприклад, з Америки в Європу потрапили:

- пухирчаста сажка кукурудзи – на початку XIX ст.,
- фітофтора картоплі – у 1830 р.,
- мільдю винограду – у 1876 р.,
- американська борошниста роса агрусу – у 1890 р.,
- борошниста роса (оїдіум) винограду – у 1845 р.,
- іржа соняшника – у 1866 р.

З Європи в Америку занесені:

- парша яблуні і груші – на початку XIX ст.,
- стовпчаста іржа смородини – на початку XX ст.,
- рак картоплі – США, 1909 р.,
- збудник «голландської хвороби» в'язових – у 1919 р.

Масовий спалах хвороби протягом певного періоду на певній території, який супроводжується загибеллю великої кількості

рослин одного виду або сорту, називається **епіфітомією**.

Епіфітотії виникають за поєднання таких умов:

- 1) наявність вогнища інфекції, яке представлено вірулентними фізіологічними расами;
- 2) наявність видів або сортів рослин, сприйнятливих до даних рас патогена;
- 3) кліматичних умов, сприятливих для активного проростання і проникнення патогена, а у подальшому – до розвитку хвороби.

Розрізняють місцеві, прогресуючі й обширні типи епіфітотій.

Місцеві епіфітотії щороку спричинюють сильне пошкодження рослин на порівняно обмежених територіях і переважно в ізольованих вогнищах. Хвороби поширюються повільно; збудники передаються з насінням та через ґрунт і здатні досить довго зберігатися.

Прогресуючі епіфітотії, на відміну від місцевих, охоплюють більшу територію. Збудники поширюються з насінням, посадковим матеріалом чи з допомогою вітру.

Обширні епіфітотії виникають раз на кілька років і охоплюють частину територію країни чи навіть усю країну.

Масове захворювання рослин, котре охоплює територію кількох країн чи континентів, називається **панфітомією**. Як-от, сильний розвиток фітофторозу в Європі.

Епіфітотичний процес має певні стадії розвитку:

- 1) передепіфітотична стадія – підготовка до масового спалаху хвороб;
- 2) власне епіфітотія – масовий спалах хвороби;
- 3) стадія депресії – згасання епіфітотії.

Передбачення появи і розвитку хвороб називається **прогнозом**.

Основні завдання прогнозу такі:

1. Визначення загальної тенденції до наростання чи згасання хвороби.
2. Передбачення спалахів епіфітотій для певного захворювання з уточненням для кожного району інтенсивності пошкоджень й величини можливих втрат.
3. Своєчасне інформування господарств про можливі строки появи хвороб, інтенсивності пошкодження ними

культур і розміри збитків.

Залежно від строків передбачення появи хвороб, розрізняють три види прогнозів:

- короткостроковий (оперативний) – передбачення строків появи окремих хвороб за короткий час (від кількох діб до одного місяця) у межах невеликої території; за своїми завданнями бувають фенологічними, фізіологічними, господарсько-економічними;
- довгостроковий (річний) – передбачення появи, поширення і розвитку хвороби та на тривалий період часу, але не менше ніж за два місяці і на великій території (в усій країні або в окремих регіонах);
- багаторічний (стратегічний) – розробляють наукові установи УААН і НАН на 10 – 20-річний період.

Прогнози розвитку хвороб розробляються відповідно до мети й можливостей їх використання для ефективного захисту рослин. Для епіфітотичних хвороб практичне значення має довгостроковий (річний) та фенологічний (оперативний) прогнози.

2. ПОНЯТТЯ ПРО ІМУНІТЕТ РОСЛИН ДО ІНФЕКЦІЙНИХ ХВОРОБ

Вчення про імунітет рослин сформувалося наприкінці XIX – на поч. XX ст. Його основоположником вважають М. І. Вавилова. Вперше в історії науки ним написана монографія «Імунітет рослин до інфекційних хвороб» (1919 р.), в якій автор висунув ідею про виділення особливого розділу ботанічної науки – «фітоімунології» або «імунології рослин».

Питання імунітету рослин вивчали також А. А. Ячевський, І. Еріксон, Е. Стекмен, М. В. Горленко, Т. Д. Страхов, Д. Д. Вердеревський, М. Н. Родигін.

Імунітет рослин – це властивість рослин проявляти несприйнятливості або стійкості до хвороби при безпосередньому контакті з її збудником за сприятливих для зараження умов.

За походженням і зовнішніми ознаками розрізняють імунітет вроджений (природний) і набутий (штучний).

Вроджений, або природний імунітет – це властивість рослини, яка передається спадково. Вроджений імунітет буває активний і пасивний.

Активний вроджений імунітет – це властивість рослин протистояти зараженню хворобами, яка проявляється лише при ураженні збудником. Фактори активного імунітету: утворення захисних некрозів, виникнення антитоксинів та антиферментів, наявність відновлювальних ферментів (зокрема пероксидази).

Пасивний вроджений імунітет – здатність рослин не допускати проникнення паразита в організм. Фактори пасивного імунітету:

- анатомо-морфологічні (товста кутикула, восковий наліт, опушеність листків, загальний габітус крони, форма продохів, будова коркового шару),
- функціональні та фізіологічні особливості (рухи замикаючих клітин продохів, швидкість заростання ран, характер обміну речовин, особливості проростання насіння, швидкість здерев'яніння пагонів);
- хімічні особливості (кислотність клітинного соку, наявність у тканинах антоціанів, фенольних сполук, дубильних речовин, фітонцидів).

Набутий, або штучний імунітет – це здатність рослин проявляти стійкість у результаті спеціальних заходів, які застосовуються при вирощуванні рослин. Набутий імунітет буває інфекційний і неінфекційний.

Виділяють імунітет *неспецифічний*, або *видовий*, – це несприйнятливості певних видів рослин до ураження неспецифічними видами збудників. Так, сажкові гриби, котрі уражують злакові культури, не можуть уражувати бобові, капустяні та інші культури через їх несприйнятливості до цих збудників. Цим користуються на практиці, займаючи розташовані поряд поля сівозмін неспорідненими культурами.

Здатність рослини розвиватися і давати урожай, незважаючи на сильне пошкодження хворобою, називається **витривалістю до хвороби**.

3. НЕІНФЕКЦІЙНІ ХВОРОБИ РОСЛИН

Чинники неінфекційних хвороб рослин – абіотичні фактори. Ці хвороби не передаються хворими рослинами чи їх рештками іншим здоровим рослинам, їхнім органам.

Розрізняють такі групи неінфекційних хвороб:

- 1) хвороби, зумовлені несприятливими ґрунтовими умовами;
- 2) хвороби, які виникають внаслідок впливу несприятливих метеорологічних факторів;
- 3) хвороби, спричинені наявністю в повітрі й ґрунті отруйних речовин;
- 4) пошкодження внаслідок атмосферних явищ, фізичних впливів.

Хвороби, зумовлені нестачею поживних речовин у ґрунті

Вплив нестачі чи надлишку поживних речовин визначається двома обставинами:

- 1) нестача хоча б одного поживного елемента ґрунту не дає змоги рослині нормально рости, і надлишок інших елементів не компенсує його нестачі;
- 2) всі поживні речовини повинні бути не лише в достатній кількості, але й у певному співвідношенні.

При нестачі азоту ріст рослин пригнічується. Стебла розвинені слабо, короткі і тонкі. У більшості рослин спостерігають кволе цвітіння. Молоді зав'язі рано опадають. Відбувається хлороз листя (оскільки інтенсивність і продуктивність фотосинтезу у листках знижується) і його ранне опадання. Хвороби рослин, зумовлені нестачею азоту, найсильніше проявляються при високій вологості ґрунту, коли легкорозчинні сполуки азоту вимиваються. Азотне голодування спостерігається і в умовах тривалої холодної і посушливої погоди.

Нестача калію. Калій підвищує стійкість рослин до різних захворювань. При його нестачі пригнічується ріст. Пагони розвиваються слабо, спостерігається суховерхість. Масово опадають зав'язі, а насіння недорозвинене. Листкові пластинки стають зморшкуватими, набувають темно-зеленого з бронзовим відтінком забарвлення.

Нестача фосфору. Фосфор – складова частина нуклеопротейдів і фосфоліпідів і головний передавач енергії у рослинах. При його нестачі пригнічується ріст, затримується розвиток рослин. Листки стають темно-зеленими з блакитнуватим, фіолетовим або червонуватим відтінком. Плоди дрібні з нехарактерним забарвленням. При тривалому фосфорному голодуванні значно змінюється дихальний метаболізм рослини.

Нестача кальцію. Кальцій входить до складу клітинних оболонок рослини. В процесі життєдіяльності утворюються органічні кислоти, які нейтралізуються кальцієм. При його нестачі пошкоджуються і відмирають верхівкові бруньки і корінці. У кісточкових виникають гомози.

Нестача заліза. Залізо сприяє формуванню хлорофілу і у великих кількостях міститься в листках. У кислих ґрунтах залізо добре засвоюється всіма рослинами, а в деяких нейтральних і лужних – має важкорозчинні форми і малодоступне для рослин. При нестачі у ґрунті доступного для рослин заліза з'являється *хлороз*, коли листки передчасно жовтіють, оскільки у них руйнується або зовсім не утворюється хлорофіл.

Нестача марганцю. Марганець як мікроелемент зазвичай наявний у ґрунті в достатній кількості. Рослинам марганець необхідний для синтезу хлорофілу. Нестача марганцю спричинює міжжилковий хлороз листків, часто – їхню плямистість; жилки листка (зокрема і найменші) залишаються зеленими, що надає листку строкатості. Нестача марганцю зумовлює також послаблення дихання і пригнічення фотосинтезу в рослин.

Нестача бору призводить до відмирання верхівкових бруньок і коренів рослин. Посилено розвиваються бічні пагони, які пізніше відмирають, опадають квітки та не зав'язуються плоди. Крім того, нестача бору зумовлює хлороз молодих листків, потворну форму плодів, у м'якоті яких утворюються здерев'янілі тканини. Найтипівіший прояв хвороби рослин при нестачі бору – це відмирання конусів наростання.

Нестача міді. Мідь необхідна рослинам, які ростуть на ґрунтах з високою концентрацією органічних речовин, лужною реакцією і великою кількістю закисного заліза. При нестачі міді

пригнічується ріст і затримується галуження, відбувається усихання пагонів, розвиваються хлороз молодих листків, побіління кінчиків листків, сповільнене формування насіння.

Нестача цинку спричинює у багатьох рослин утворення вкорочених міжвузлів, пожовтіння, плямистості й асиметрію листків. У яблуні виникає дрібнолистість, у кісточкових порід – потворна деформація плодів.

Хвороби, зумовлені нестачею чи надлишком води у ґрунті

Водний дефіцит спричинює різноманітні хвороби рослин: в'янення; засихання трав'янистих рослин; суховерхість деревних рослин; передчасний листопад.

Перезволоження ґрунту призводить до відмирання й загнивання коренів деревних порід; гомозу у кісточкових порід. Порівняно легко витримують тимчасове затоплення верби й деякі тополі.

Нестача у ґрунті кисню стає причиною задухи і відмирання коренів деревних рослин. Крім того, на коренях розростаються сочевички, що в подальшому полегшує їх ураження паразитними грибами та бактеріями.

Нестача світла викликає етіоляцію рослин; при цьому стебла видовжуються, а листові пластинки зменшуються.

Надлишок вологи в повітрі спричинює *інтумесценцію* на гілках, стовбурах або листках (тобто розростання паренхімних клітин, унаслідок чого спочатку утворюються вирости у вигляді бородавок, а потім епідерміс розривається). У молодих рослин спостерігаються також явища, подібні до етіоляції.

Низькі температури – причина порушень у фізіологічних процесах рослин. Ступінь чутливості до дії низьких температур у рослин різна залежно від віку, фенологічного стану, періоду вегетації. Під впливом сильних морозів спостерігається розтріскування стовбурів з виникненням морозобійних тріщин, пошкодження бруньок, обмерзання гілок, вимерзання коренів, загибель рослин.

Наприкінці зими при **різких коливаннях температур** трапляються зимові сонячні опіки кори деревних рослин, особливо у дерев з тонкою гладкою корою, які зростають на південних і південно-східних галявинах. При цьому вдень кора нагрівається, а вночі клітини, які ожили, підмерзають. Як

наслідок, на корі з'являються темні плями – опіки.

Високі температури влітку при сонячній погоді спричинюють сонячні опіки, обпал кореневої шийки сходів і загибель рослин.

Наявність у ґрунті або повітрі токсичних речовин призводить до гострих та хронічних уражень рослин. Найнебезпечнішими для деревних рослин є сірчистий ангідрид, хлороводень, оксиди сірки й азоту, сполуки фтору, хлор, метан. Вони викликають некрози листків і передчасне їх опадання, пригнічують ріст пагонів, знижують фертильність пилку. Тверді частинки (наприклад пил), осідаючи на листках, порушують процеси асиміляції, дихання, транспірації рослин. Особливо вразливі вічнозелені рослини.

4. ІНФЕКЦІЙНІ ХВОРОБИ РОСЛИН

4.1. Поняття про паразитизм

Паразитизм – форма відносин між двома організмами, один із яких, котрий називається *паразитом*, чи *патогеном*, використовує іншого як джерело живлення та середовище свого існування. В даному разі другий організм називається *господарем* (*хазяїном*).

Паразитами (*патогенами*) в широкому значенні називають гетеротрофні організми, які розвиваються все життя або хоча б його частину на поверхні або всередині іншого живого організму і використовують поживні речовини не з мертвих, а із живих клітин.

Особливості паразита:

1. **Хемотропізм** – для зараження рослини патоген повинен мати чутливість до неї.

2. **Агресивність** – здатність уражувати рослину, жити у ній, використовувати її для живлення і розмножуватися у ній чи на її поверхні. Агресивність патогена зумовлюється кількістю інфекційного матеріалу (**інокулюму**), необхідного для зараження рослин; швидкістю проникнення патогена в рослину; тривалістю інкубаційного періоду, фізичними характеристиками навколишнього середовища.

3. **Патогенність** – здатність викликати хворобу в рослині-господарі.

Хвороботворну активність патогена (його високу агресивність і високу патогенність) щодо певних сортів рослини називають **вірулентністю**. Ця властивість стабільна і змінюється лише при зміні генотипу, що можливе при статевому процесі, мутаціях.

Основні форми паразитизму:

1. Частковий паразитизм.
2. Повний паразитизм:
 - а) облігатний (істинний) паразитизм;
 - б) факультативний (умовний) сапротрофізм;
 - в) факультативний (умовний) паразитизм.

Частковий паразитизм. Цією властивістю звичайно володіють організми, які мають хлорофіл і самі виробляють органічні речовини, отримуючи від рослини лише воду й мінеральні солі (омела, перестріч, дзвінець).

Повний паразитизм. Властивість притаманна організмам, які повністю живляться з організму господаря. До них належать багато грибів, бактерії, всі віруси, фітоплазми, деякі нематоди і квіткові рослини.

Повні паразити поділяються на групи.

Облігатні (істинні) паразити – організми, здатні засвоювати поживні речовини, які містяться тільки у живих клітинах рослин; коли господар виснажується і гине, вони також втрачають свою життєздатність (віруси, збудники іржі).

Факультативні (умовні) сапротрофи, або **напівпаразити** – це організми, які протягом вегетації ведуть переважно паразитний спосіб життя, розмножуються в живих тканинах лише нестатевим способом. Але статеве спороношення вони формують зазвичай на відмерлих органах рослин (*Venturia*, *Mycosphaerella*, *Colletotrichum*).

Факультативні (умовні) паразити, або **напівсапротрофи** – організми, які ведуть переважно сапротрофний спосіб життя, але за відповідних умов переходять до паразитного живлення і спричинюють цвіль і гниль рослин чи їхніх органів (*Aspergillus*, *Penicillium*).

Хвороботворні речовини патогенів – це ферменти

(конститутивні й індуковані) і токсини (екзотоксини й ендотоксини).

Нині відомі такі **паразитичні спеціалізації** патогенів:

1. Філогенетична – приуроченість патогена до певної більш-менш вузької групи філогенетично споріднених рослин. У багатьох патогенів виникли спеціалізовані форми і раси.
2. Органотропна – спеціалізація патогена на певних органах рослин.
3. Гістотропна – приуроченість патогена до певних тканин.
4. Онтогенетична – спеціалізація патогена на рослинах певного вікового стану.

Спеціалізовані форми (*forma specialis*) подібні морфологічно, але різняться за характером паразитування на певних видах і родах рослин. Наприклад, збудник стеблової іржі злаків (*Puccinia graminis*) не може легко переходити з одного злаку на інший, а звичайно пристосований до рослин певного роду.

Спеціалізовані форми патогенів розпадаються на фізіологічні раси (*Puccinia graminis tritici* 37, *Orobanche cumanana* A), здатні паразитувати лише на певних сортах рослин.

Фізіологічні раси патогенів відрізняються між собою такими особливостями:

- 1) різною вірулентністю щодо одних і тих же сортів рослин;
- 2) особливостями росту в чистій культурі на поживних середовищах;
- 3) неоднаковим впливом на морфологічні і фізіологічні особливості та урожайність рослини, яка їх живить;
- 4) температурним оптимумом росту;
- 5) біохімічними особливостями;
- 6) швидкістю та характером проростання спор;
- 7) морфологічною будовою спор.

Нові раси з'являються здебільшого внаслідок статевої рекомбінації (схрещування) або мутацій.

4.2. Вірусні хвороби рослин

Вперше вірусне захворювання – мозаїка тютюну – описане в Голландії в 1857 р. Герардом ван Світенон. Інфекційний характер цієї хвороби встановив А. Майер, а збудника інфекції

відкрив Д. Й. Івановський у 1892 р.

Фітопатогенні віруси – це субмікроскопічні збудники інфекційних хвороб рослин, які характеризуються неклітинною будовою, відносно простим хімічним складом і здатністю жити і розмножуватися лише у живих рослинних клітинах. Розміри вірусних часток – менше 200 нм. Віруси мають сферичну або паличкоподібну білкову оболонку, яка оточує інфекційну нуклеїнову кислоту (переважно РНК у фітопатогенних вірусів) (Гиббс, Харрисон, 1978).

Віруси здатні зберігатися в інактивованому стані протягом тривалого періоду часу.

Вірусній інфекції підлягають покритонасінні, голонасінні рослини та папоротеподібні.

Віруси рослин **проникають в організм хазяїна** лише через поранення, оскільки міцна рослинна оболонка непроникна для них. Проникнення вірусів у рослинний організм здійснюється у різний спосіб.

1. Без участі переносників: а) унаслідок механічного контакту – через тертя (відбувається дуже рідко).

2. З участю переносників:

а) при вегетативному розмноженні інфікованих рослин;

б) комахами, кліщами, нематодами. Деякі комахи органічно пов'язані з певним вірусом і є його постійними переносниками, інші ж виступають неспецифічними переносниками;

в) деякими грибами (зооспори *Oplidium* – переносники вірусів некрозу тютюну, карликовості тютюну і некрозу огірка).

За особливостями передачі комахами, фітопатогенні віруси поділяють на три групи (Гиббс, Харрисон, 1978) (табл. 4.1).

Характерною рисою вірусного ураження рослин є його стійкість. Фітопатогенні віруси, як облігатні паразити, викликають переважно хронічні хвороби рослин. Віруси поширюються по усіх тканинах рослини-господаря, за винятком меристеми коренів і пагонів. Вірусні хвороби рослин проявляються у двох формах: місцевого (локального) чи системного (загального) ураження. Системне ураження відбувається унаслідок переміщення вірусних часток від клітини до клітини по цитоплазматичних містках, плазмодесмах, судинній системі.

Таблиця 4.1

Групи фітовірусів за особливістю передачі комахами

Група	Характерні ознаки
Неперсистентні	Накопичуються в епідермальних та паренхімних клітинах В організмі переносника перебувають короткий період часу, без інкубаційного періоду. Передаються переважно механічним способом унаслідок інокуляції зараженим соком
Персистентні	В організмі переносника перебувають тривалий період часу (можуть розмножуватися в організмі переносника). Не передаються механічним способом у результаті інокуляції зараженим соком.
Напівперсистентні	В організмі переносника перебувають не більше 100 годин.

Симптоми вірусного захворювання такі:

1. Некротизація – проявляється як загибель тканин або всієї рослини.

2. Морфологічні зміни рослин; зміна швидкості росту і деформації (фасціація стебел винограду).

3. Зміни забарвлення рослин (різні види мозаїки).

При ураженні вірусами спостерігаються такі гістологічні і цитологічні зміни в рослинному організмі: гіперплазія клітин; ураження судинної системи; руйнування клітинних органел; присутність самих вірусних часток в уражених клітинах.

Віруси так чи інакше **впливають на більшість фізіологічних процесів** інфікованої рослини:

- при зараженні тютюну вірусом огіркової мозаїки підвищується вміст спирторозчинного амінного, амідного й амонійного азоту, а також фосфору РНК і ДНК, натомість концентрація інших органічних сполук знижується;
- впливають на активність хлоропластів;
- підвищують інтенсивність дихання рослин.

4.3. Фітоплазмові хвороби

Фітоплазми – специфічна група фітопатогенних організмів роду *Candidatus Phytoplasma*. Це неспіралеподібні, без клітинної стінки бактерії, які розмножуються і живуть у флоемі рослин (Firrao et al., 2005). Їх систематичне положення: Bacteria, Mollicutes, Acholeplasmatales, Acholeplasmataceae, *Candidatus Phytoplasma*.

Назва класу Mollicutes означає «бактерії без клітинної стінки».

Найменування роду *Candidatus Phytoplasma* (*Ca. Phytoplasma*) почали вживати з 2004 р. для позначення того, що ці організми неможливо культивувати в умовах *in vitro* (Firrao et al., 2005).

Всередині роду фітоплазми поділяють на групи. Таксономічна належність до групи визначається результатами секвенування рибосомального гена 16S-rРНК фітоплазми, а також біологічними характеристиками (зокрема, за рослинами-живителями, у яких фітоплазма існує). Нині усе різноманіття фітоплазм – це понад 30 груп (наприклад, групи 16SrIII, 16SrI, 16SrI-C тощо) з багатьма підгрупами кожна.

Симптоми хвороб, спричинених фітоплазмами, уперше описав А.А. Ячевський (хвороба «відьмина мітла» картоплі). Проте самі фітоплазми як збудники хвороб рослин виявлені лише у 1967 р. японськими ученими при електронно-мікроскопічному дослідженні зрізів тканини флоєми у рослин шовковиці з ознаками жовтяниці (Кастальєва, 2016).

Характерні особливості фітоплазм такі:

- плеоморфність клітин, діаметр яких 200 – 800 нм, однак вони проходять крізь фільтри з порами діаметром 450 нм (Bai et al., 2006; Marcone et al., 1999);
- клітини не мають типової клітинної оболонки й оточені тришаровою елементарною мембраною;
- містять рибосоми бактеріального типу;
- містять і ДНК, і РНК;
- розмножуються бінарним поділом; дочірні клітини утворюються також процесом, який нагадує брунькування;

- стійкі до пеніциліну і чутливі до тетрациклінів;
- характеризуються самостійним обміном речовин. Вони мають близько 40 ферментів і забезпечені всім енергетичним апаратом;
- оселяються у флоемі рослин (насамперед у ситоподібних трубках), а також гемолімфі, кишечнику, слинних залозах комах-переносників (векторів);
- проходять крізь пори ситоподібних трубок унаслідок тимчасової деформації своїх клітин, тому легко передаються також через щеплення;
- перезимовують лише у живих органах рослин.

Фітоплазми уражують близько 1000 видів рослин, переважно дводольних, а із однодольних – представників родин Тонконогові (*Poaceae*) та Пальмові (*Palmae*) (Seemüller et al., 2002).

Фітоплазми – збудники кількох сотень хвороб рослин, багато з яких раніше вважали вірусними; серед них жовтяниця айстр, філлодія квіток конюшини, стабборн цитрусових, західна Х-хвороба персиків, столбур пасльонових, виснаження груші, «відьмині мітли» верби, карликовість рослин роду *Rubus*, реверсія (махровість) смородини, пожовтіння кокосової пальми, пожовтіння листків винограду, карликовість шовковиці, «відьмині мітли» і дрібноплідність яблуні.

Характерні симптоми фітоплазмозів спостерігають унаслідок порушення фізіологічних процесів в організмі рослини-хазяїна. До таких симптомів відносять:

- віресценцію (позеленіння квіток і втрату їхньої нормальної пігментації) – при хворобах столбур томатів, жовтяниця айстр;
- філодії (перетворення частин квітки на листкоподібні структури);
- «відьмині мітли» (проліферація додаткових або пазушних пагонів) – наприклад, «відьмині мітли» на яблуні, вербі;
- пожовтіння, почервоніння та інші зміни забарвлення листків;
- зменшення розміру листків і плодів;

- некроз флоєми;
- в'янення рослин і затримка росту пагонів (Davis and Sinclair, 1998).

Фітоплазми передаються живцюванням або щепленням інфікованих частин рослин, через рослини-паразити (зокрема повитиці) і комах-переносників.

Переносниками фітоплазм є понад 90 видів комах, насамперед попелиці, цикадки, сисні листоблішки, рідше – брунькові кліщики. Деяким фітоплазмам властивий широкий спектр рослин-господарів і неспеціалізовані комахи-переносники. Інші мають обмежений спектр рослин-живителів і спеціалізованих комах-переносників. Наприклад, фітоплазму реверсії смородини переносить лише бруньковий кліщик *Eriophyes ribis* (Westw.) Nal., який паразитує у бруньках смородини; фітоплазму столбуру пасльонових переносять цикадки *Hyalesthes obsoletus*, *H. mlokosieviczi*, *Empoasca pteridis*, *Cicadella viridis*, які живляться соком флоєми томатів, а також багаторічних рослин, в підземних органах яких фітоплазма зимує – осоту городнього, цикорію дикого, молочаю, березки польової тощо.

Передача комахами фітоплазмової інфекції здійснюється циркулятивним способом, тобто через деякий латентний період в організмі комах-переносника.

Діагностика фітоплазмових хвороб, крім розпізнавання зовнішніх симптомів, передбачає спеціальні методи:

1. Електронно-мікроскопічні дослідження ситоподібних трубок.
2. Виявлення інфекційності патогена (щепленням, через комах тощо).
3. Полімеразна ланцюгова реакція. Матеріалом є тканини рослин із видимими ознаками ураження, бо фітоплазми там наявні у високій концентрації. Оскільки фітоплазми існують у провідній системі рослин, то для досліджень беруть черешки і жилки листків, а також стебла і луб.

Одужання рослин від фітоплазмових захворювань відбувається вирощуванням здорового насінневого і садивного матеріалу, застосуванням інсектицидів та акарицидів проти

комах і кліщів-переносників фітоплазм, обробкою рослин спеціальними біопрепаратами (зокрема «Фітоплазміном»), використанням тетрацикліну (гідропонна культура, занурення коренів саджанців перед висаджуванням у розчин з антибіотиком; ін'єкція у стовбур дерева) (<https://plantpathology.ba.ars.usda.gov/phytoplasma.html>).

З детальнішою інформацією про сучасну класифікацію, біологічні особливості фітоплазм, шляхи їх передачі та симптоми фітоплазмозів можна ознайомитися на веб-сайтах:

- COST Action FA0807 Integrated Management of Phytoplasma Epidemics in Different Crop Systems (<http://www.costphytoplasma.ipwgnet.org/>)
- Phytoplasma Resource Center (<https://plantpathology.ba.ars.usda.gov/phytoplasma.html>).

4.4. Бактеріальні хвороби рослин

Бактерії (домен *Bacteria*) – прокаріотичні мікроорганізми, найчастіше одноклітинні. Аналогом ядра у бактерій є нуклеоїд – ДНК-вмісна плазма, не відмежована від цитоплазми мембраною. Бактеріальним клітинам також властива відсутність мітохондрій, хлоропластів, особлива будова та склад мембранних структур і клітинних стінок. Клітинна стінка бактерій має товщину 0,01 – 0,04 мкм; її каркасом є муреїн.

Фітопатогенні бактерії переважно мають форму коротких прямих паличок, найчастіше поодиноких, інколи об'єднаних попарно або в ланцюжки. Розміри фітопатогенних бактерій варіюють від 0,5 – 4,5 мкм за довжиною і 0,3 – 0,6 мкм за шириною (Журавлев, Соколов, 1969).

У деяких фітопатогенних бактерій є слизова капсула, яка захищає бактеріальну клітину від дії сонячного проміння і висихання. Капсули складаються із полісахаридів, рідше – глюкопротеїдів і поліпептидів. При хворобах рослин, збудниками яких виступають такі бактерії, на уражених органах зазвичай утворюються скупчення бактеріального слизу (ексудату).

Живлення бактерій здійснюється осмотичним способом: поживні речовини потрапляють всередину бактеріальної

клітини безпосередньо через її оболонку. Поселившись у рослині, фітопатогенні бактерії виділяють гідролітичні ферменти (хлорофілазу, тирозиназу тощо), з допомогою яких вони руйнують тканини уражених органів та використовують їх як їжу.

Оптимальні умови для розвитку більшості бактерій – температури 20 – 35 °С, надлишкова вологість та нейтральне або слабколужне середовище. Усі фітопатогенні бактерії – це типові аероби. Світло діє на них негативно.

Зараження рослин фітопатогенними бактеріями здійснюється **лише** через **природні отвори** (продихи, сочевички, гідатоци, приймочки, нектарники) або **пошкодження** (ранки, зрізи, морозобійні тріщини).

За ступенем спеціалізації серед фітопатогенних бактерій є як монофаги (збудник кільцевої гнилі картоплі *Corynebacterium sepedonicum*), так і типові поліфаги (збудник бактеріального кореневого раку *Agrobacterium tumefaciens*).

Більшість фітопатогенних бактерій належать до родів *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Erwinia*, *Agrobacterium*, *Corynebacterium*, *Aplanobacterium*, *Pectobacterium*. Найпоширеніші за кількістю видів та різноманіттям хвороб, які вони викликають, – це роди *Pseudomonas* і *Xanthomonas*.

Характерною рисою симптомів бактеріального пошкодження є така: вражені тканини подібні на просочені водою, а при розгляданні на світлі виглядають як просякнуті оліями.

За ступенем ураження рослин, бактеріальні хвороби поділяють на дві групи: загальні (дифузні) та місцеві (локальні).

Виділяють такі основні **типи бактеріальних хвороб рослин**

1. Хвороби, пов'язані з відмиранням паренхімних тканин – **паренхіматозні бактеріозу**. До них належать:

- плямистості – бактеріальна плямистість листків і плодів горіха волоського (збудник – *Xanthomonas arboricola* pv. *juglandis* (Pierce) Vauterin), **чорна** бактеріальна плямистість томатів (збудник – *Xanthomonas vesicatoria* (ex Doidge) Vauterin et al.);
- опіки – бактеріальний європейський опік груші (збудник – *Pseudomonas piri* (Djakova) Gorl.), опік бузку (збудник –

Pseudomonas syringae Van Hall.), опік шовковиці (збудник – *Pseudomonas mori* Bouer et Lambert), американський бактеріальний опік плодових дерев (збудник – *Erwinia amylovora* (Burnill) Winslow et al.);

- гнилі – бактеріальна гниль жолудів (збудник – *Erwinia quercina* Held. et Schr.), мокра бактеріальна гниль гіацинтів (збудник – *Erwinia carotovora* (Jones.) Wald.).

2. Хвороби, пов'язані з розростанням тканин – **гіперпластичні бактеріози**. Найважливіші види хвороб: поперечний рак стовбурів дуба (збудник – *Pseudomonas quercus* Schern.), туберкульоз ясеня (*Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*), бактеріальний рак тополі (*Pseudomonas populi* Sabet et Dowson.), бактеріальний кореневий рак (*Agrobacterium tumefaciens* (Smith & Townsend) Conn.).

3. Хвороби, пов'язані з ураженням судин – **судинні бактеріози** (бактеріальне в'янення верби викликає *Brenneria salicis* (Day) Hauben et al.).

4. **Змішані бактеріози**. Одні й ті самі бактерії здатні в однієї рослини іноді викликати різні типи ураження: бактеріальний рак томатів (збудник – *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis* Davis et al.), кільцева гниль картоплі (*Corynebacterium sepedonicum* (Spiek. et Kotoff) Scapatson et Burkholder).

5. **Парша** – поверхневе ураження певних органів рослин. Наприклад, звичайна парша бульб картоплі звичайна (збудник – *Actinomyces scabies* (Thaxt.) Gussow).

Джерелами бактеріальних інфекцій виступають:

1. Залишки уражених рослин – до їх повного розкладання під впливом сапротрофних мікроорганізмів.

2. Живі уражені рослини.

3. Зимуючі органи уражених рослин (цибулини, бульбоцибулини тощо).

Методи боротьби з фітопатогенними бактеріями: знищення решток уражених рослин або створення умов для їх швидшого розкладання; використання здорового посадкового матеріалу, дезінфекція насіння і ґрунту, застосування бактерицидів або комплексних біопрепаратів, які успішно використовуються у боротьбі з грибними і бактеріальними хворобами рослин: «Планриз», «Пентафаг-С», «Фітодоктор».

4.5. Хвороби, спричинені грибоподібними організмами і справжніми грибами

4.5.1. Хвороби, викликані грибоподібними організмами

Грибоподібні організми – збірна група еукаріотичних гетеротрофних організмів, яка містить слизовики та несправжні гриби.

Слизовики – особлива поліфілетична група безхлорофільних організмів, різних за будовою і способом життя. Вегетативне тіло – одноклітинні особини (амебоїдні одноклітинні клітини, джгутикові клітини, мастигамеби) та надклітинні структури (багатоядерні плазмодії розміром до кількох десятків сантиметрів). Серед слизовиків є як сапротрофні, так і облігатно-паразитні організми. У вільноживучих сапротрофних слизовиків формуються плодові тіла. У паразитних слизовиків плодових тіл не утворюється, і плазмодій розпадається на спори у клітинах рослини-господаря. Джгутикові стадії – зооспори з двома джгутиками – утворюються унаслідок розвитку спор.

Фітопатогенні слизовики належать до царства *Chromista*, відділу *Cercozoa*, підвідділу *Endomyxa*, порядку *Plasmodiophorida*. Це облігатні вузькоспеціалізовані внутрішньоклітинні паразити вищих рослин.

***Plasmodiophora brassicae* Woronin** – збудник хвороби коренів капусти та інших хрестоцвітних, відомої під назвою «кила». Паразит уперше описаний у 1877 р. М. С. Вороніним. Плазмодій паразита, розвиваючись у клітинах коренів, викликає гіпертрофію і гіперплазію клітин. У хворої рослини на коренях утворюються нарости і здуття, які інколи досягають великих розмірів. Такі корені майже не галузяться і погано поглинають воду. Захворювання знижує урожайність капусти на 30 – 40 % і більше.

***Spongospora subterranea* (Wallr.) Lagerh.** – внутрішньоклітинний паразит, який паразитує на коренях, бульбах і столонах картоплі і спричинює порошисту паршу бульб. На уражених бульбах утворюються виразки із залишками перидерми по краях, на дні яких помітна темна маса спорокупок.

Несправжні гриби – збірна група гетеротрофних безхлорофільних організмів з осмотрофним способом живлення,

які належать до царства *Chromista*. Серед них цікавими фітопатогенними організмами є представники відділу Ооспорові гриби (*Oomycota*).

Відділ Ооспорові гриби (*Oomycota*)

Відділ охоплює понад 800 видів водних і наземних грибів, які ведуть паразитний або сапротрофний спосіб життя. Vegetативне тіло – багатоядерний розгалужений неклітинний міцелій. Монадні стадії – зооспори з двома гетероконтними, гетероморфними і гетеродинамічними джгутиками. Живлення тільки осмотрофне. Клітинні стінки целюлозно-глюканові. Нестатеве розмноження здійснюється зооспорами, у деяких – кондіями. Статевий процес оогамний. Жіночі статеві органи – оогонії – формують одну або кілька яйцеклітин. Вміст антеридіїв не диференційований на гамети. Зигота вкривається товстою оболонкою, перетворюючись на ооспору, і переходить у стан спокою. Після завершення періоду спокою ооспора проростає або новим міцелієм, або спорангієносцем із зооспорангієм.

Порядок Сапролегніальні (*Saprolegniales*)

Родина *Leptolegniaceae*

***Aphanomyces cochlioides* Drechsler** – один зі збудників коренеїду цукрового буряку. Хвороба характеризується побурінням і загниванням корінця та підсім'ядольного коліна молодих рослин. Ослаблює рослини, призводить до деформації коренеплодів та зниження їхньої цукристості.

Порядок Пероноспоральні (*Peronosporales*).

Представники порядку – наземні організми, переважно паразити, які характеризуються підвищеною потребою води. Нестатеве розмноження здійснюється зооспорангіями та кондіями.

Родина *Pythiaceae*

Представники зберігають тісний зв'язок з водним середовищем. Vegetативне тіло – тонкий несептований міцелій. Нестатеве розмноження – дводжгутиковими зооспорами, які розвиваються у зооспорангіях.

***Globisporangium debaryanum* (R. Hesse) Uzuhashi, Tojo & Kakish.** – збудник «чорної ніжки» і кореневої гнилі сходів

трав'янистих і деревних рослин. При цьому поблизу кореневої шийки сходів утворюється темна перетяжка, і сходи полягають. Їхні корінці загнивають, залишається лише осьовий циліндрик. Хвороба розвивається за підвищеної вологості, на важких глинистих ґрунтах.

Родина *Peronosporaceae* охоплює високоорганізовані, тільки наземні obligатні паразити рослин. За сприятливих для їхнього розвитку умов уражують рослини будь-якого віку. Міцелій внутрішньотканинний, утворює гаусторії, з допомогою яких паразит проникає у клітини рослин-гомподарів. Нестатеве спороношення виходить на поверхню уражених органів.

Рід ***Phytophthora*** налічує понад 70 видів – паразитів вищих наземних рослин, поширених по всій земній кулі майже в усіх кліматичних зонах. Найбільша кількість видів фітофтори зосереджена у тропічних і субтропічних зонах, які вважають центрами виникнення роду. Види цього роду уражують як підземні, так і надземні органи рослин. Міцелій виділяє токсини, що призводить до руйнування клітин і тканин рослини-хазяїна.

***Phytophthora cactorum* Lebert & Cohn.** Вид описаний як паразит декоративних рослин у 1875 р. в Німеччині. У 1904 р. у Швейцарії виявлений на яблуні і груші, в 1912 р. – на суніцях. У 1934 р. збудника виявлено в Данії, в 1938 р. – у США. При паразитуванні в уражених органах рослин міцелій виділяє токсини, що призводить до загнивання органів. Найчастіше уражує кореневу систему і надземну частину рослин родин *Rosaceae*, *Fabaceae* і роду *Pinus*.

***Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary** – збудник фітофторозу («картопляної хвороби») пасльонових. Уражує листки, стебла, бульби і плоди пасльонових. Розвиваючись у тканинах рослин, патоген спричинює їхнє загнивання. Це стає помітним як поява темно-бурих плям, які швидко розширюються. Природний ареал збудника – Південна Америка (долина Толука у Перу), звідки він потрапив до США (1840 р.), а потім у Європу. У 1844 р. хвороба була зареєстрована у Бельгії, Франції, Англії і Шотландії. У 1845 – 1846 рр. була уражена картопля по всій території Фландрії і в прилеглих районах Франції і Голландії; потім хвороба перейшла в Люксембург і Швейцарію, Пруссію, Польщу та Ірландію. «Картопляна

хвороба», згідно з історичними даними, стала причиною загибелі і міграції 2 млн ірландців.

Рід *Plasmopara* поєднує понад 100 видів, розповсюджених на різних континентах земної кулі. Представники – облигатні паразити рослин; формують внутрішньотканинний міцелій та багатократно моноподіально розгалужені конідієносці (зооспорангієносці), які крізь продири виходять на поверхню уражених органів рослин. Зимують у вигляді ооспор або міцелію. Уражують покритонасінні з багатьох родин. Хвороби проявляються дифузно – як відставання у рості, карликовість або місцево – у вигляді світлих маслянистих плям на листках з білим, сіруватим або буруватим нальотом.

Plasmopara viticola (Berk. & M.A. Curtis) Berl. & De Toni – збудник мільдю (несправжньої борошнистої роси) винограду. Батьківщиною хвороби є Північна Америка. У XIX ст. збудник потрапив до Франції разом зі саджанцями винограду американських видів, а далі поширився по всій Європі; трапляється також в Азії. Симптоми виявляються навесні: на уражених молодих листках з'являються жовтуваті плями, які стають маслянистими і буріють. З нижнього боку листків на ділянках плям утворюється рясний білий наліт нестатевого спороношення збудника; у подальшому плями розширюються, листки скручуються і опадають. Уражуються також нездерев'янілі пагони та нестигли плоди. Приріст уражених рослин знижується, урожай втрачається.

Рід *Peronospora* охоплює близько 300 видів – паразитів трав'янистих рослин. Представники роду уражують сходи і листки, а деякі – суцвіття. Симптоми уражень місцеві і загальні – плями, наліт на листках і стеблах, деформації, карликовість.

Peronospora hyoscyami – збудник «блакитної цвілі» тютюну. Виявлений уперше 1850 р. в Австралії. На уражених листках рослин спочатку з'являються жовтуваті, обмежені жилками плями. Потім плями поширюються на жилки, черешки і стебла. За вологої погоди на плямах утворюється блакитне конідіальне спороношення гриба (на листках – з нижнього боку листової пластинки).

Peronospora destructor (Berk.) Casp. ex Berk. – збудник пероноспорозу цибулі. На листках і квіткових стрічках

уражених рослин формуються сіруваті суцільні плями, вкриті сірувато-фіолетовим спороношенням гриба. Уражені листки викривлюються і передчасно всихають; рослини поступово гинуть.

Порядок *Albuginales*

Родина *Albuginaceae* включає облигатні паразити вищих наземних рослин із добре розвиненим внутрішньотканинним міцелієм із гаусторіями. Булавоподібні конідії формуються під епідермісом рослин-господарів і проростають зооспорами.

Albugo candida – збудник «білої іржі» хрестоцвітних, зокрема грициків звичайних, хрону. Міцелій гриба розвивається усередині надземних органів рослин, а конідієносці з конідіями – під епідермісом. Маса сформованих спороношень прориває епідерміс, і конідії стають помітними на поверхні у вигляді округлих пустул білого кольору. Уражені органи часто деформуються.

4.5.2. Хвороби, спричинені справжніми грибами

Справжні гриби (царство *Fungi*) – еукаріотичні гетеротрофні організми з осмотрофним типом живлення. Клітинні стінки містять хітин і р-глюкани. Їх вегетативне тіло – амебоїд, ризоміцелій, дріжджовий талом, псевдоміцелій, септований (клітинний) та несептований (неклітинний) міцелій – розвивається екзогенно або ендогенно. Розмножуються вегетативним, нестатевим і статевим способами. Вегетативне розмноження здійснюється унаслідок різних варіантів фрагментації вегетативного тіла. Нестатеве розмноження відбувається спорами, які розвиваються ендогенно (всередині спорангіїв – спорангіоспори, зокрема у мукоромікотових) або екзогенно (конідіями, котрі формуються на спеціалізованих конідієносцях), та зооспорами (у *Chytridiomycota*). Статевий процес – різні варіанти гаметогамії, гаметангіогамії, соматогамії.

Фітопатогенні гриби інфікують рослини крізь продихи, сочевички (спори *Armillaria mellea* (Vahl) P. Kumm.), пошкодження тканин (спори грибів порядку *Polyporales*), епідерміс (дикаріотичний міцелій *Ustilago maydis* (DC.) Corda), приймочки маточок (дикаріотичний міцелій *Ustilago tritici* (Pers.) Rostr.) та заносяться комахами всередину рослини (спори

Ophiostoma ulmi (Buisman) Nannf., який пов'язаний із жуками-заболонниками).

Оптимальними умовами для розвитку грибів є вологість від 30 % до 80 % і вище; температура в межах +18...+25 °С, іноді від 0 до +10 °С або від -1...-3 °С (для *Herpotrichia nigra* R. Hartig та *Gremmenia infestans* (P. Karst.) Crous); розсіяне світло; рН середовища переважно в межах 4,0...6,0 (Шевченко, 1986).

Відділ Хітридієві гриби – Chytridiomycota

Водні та наземні види. Більшість – паразити рослин, грибів і безхребетних тварин, інші – сапротрофи. Вегетативне тіло – амебоїд, ризоміцелій, несептований міцелій. Клітинні стінки хітин-глюканові. Монадні стадії – зооспори та гамети з одним гладким заднім джгутиком, з особливою будовою базального тіла. Нестатеве розмноження здійснюється зооспорами, які утворюються у зооспорангіях. Статевий процес – гамето- або гаметангіогамія.

Клас Chytridiomycetes

Всі фітопатогенні види – облігатні паразити, які уражують молоді ростучі органи рослин. Вегетативне тіло – амебоїд, який протягом вегетаційного періоду живе у клітинах рослини-хазяїна і призводить до значного збільшення їхнього об'єму. Амебоїд перетворюється на зооспорангій із численними зооспорами. Вивільняючись, зооспори здатні заражати здорові рослини. Наприкінці вегетації в уражених клітинах рослин формуються спори, котрі довгий час можуть перебувати у стані спокою. Ці спори є кінцевим етапом статевого процесу, який відбувається у вигляді копуляції двох різностатевих вегетативних особин (хологамія, різновид соматогамії). Зигота перетворюється на цисту, вкриту товстою оболонкою, яка містить хітин.

Найхарактерніші симптоми хвороб, спричинених хітридієвими грибами, – гіпертрофія уражених тканин, утворення на підземних частинах рослин (коренях, бульбах, столонах) різноманітних за розміром та формою наростів або невеликих бородавок. У деяких випадках нарости не утворюються, а в ураженому місці тканини некротизують.

Порядок Ольпідіальні (Olpidiales)

Родина Ольпідієві (Olpidiaceae)

***Olpidiaster brassicae* (Woronin) Doweld** – збудник хвороби розсади капусти та інших рослин родини Капустяні, яка відома під назвою «чорна ніжка». Збудник заражає рослини на різних стадіях розвитку: від проростків до того часу, коли розсада вже має по кілька листків; паразитує у клітинах коренів та кореневої шийки. Уражені рослини втрачають тургор, жовтіють і хилляться. Їхні кореневі шийки чорніють, потоншуються і загнивають. Рослини часто гинуть і легко висмикуються з ґрунту, бо їхня коренева система розвинена погано.

Порядок *Хітрідіальні (Chytridiales)*

Родина *Синхітрієві (Synchytriaceae)*

***Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Percival** – збудник раку картоплі. Хвороба трапляється в Європі, США, Канаді, Південній Америці, Японії. В Україні – це об’єкт внутрішнього карантину.

Відділ Мукові гриби – Micoromycota

Об’єднує понад 1000 видів – переважно сапротрофів на різноманітних субстратах, рідше – паразитів грибів, рослин і членистоногих; деякі утворюють мікоризу із трав’янистими рослинами. Вегетативне тіло – несептований, рідше септований міцелій. Клітинні стінки хітин-хітозанові. Нестатеве розмноження здійснюється спорангіоспорами або конідіями. Статевий процес – соматогамія (зигогамія), унаслідок якої розвивається товстостінна зигоспора.

Клас *Micoromycetes*

Порядок *Мукоральні (Mucorales)*

Представники мають добре розвинений неклітинний міцелій. Органи нестатевого спороношення – спорангієносці зі спорангіями. Порядок містить типові цвілеві гриби, які переважно ведуть сапротрофний спосіб життя, рідше уражують окремі органи рослин.

Родина *Ризоподальні (Rhizopodaceae)*

***Rhizopus stolonifer* (Ehrenb.) Vuill.** – збудник чорної (ризопусної) гнилі суниць. Хвороба виявляє себе на стиглих плодах насамперед при їх зберіганні.

Родина *Мукоральні (Mucoraceae)*

Види роду ***Mucor* Fresen.** – збудники цвілі насіння, плодів і

соковитих органів рослин.

Відділ Сумчасті гриби (Ascomycota)

Гриби-сапротрофи, паразити та симбіонти. Vegetативне тіло – дріжджовий талом, псевдоміцелій, багатоклітинний розгалужений гаплоїдний або псевдодикаріотичний міцелій. Видозмінами міцелію є склероції, строми і плодові тіла. До складу клітинних стінок більшості цих грибів входять хітин і глюкани (а у *Saccharomycetes* – маннани і глюкани). Монадні стадії повністю відсутні. Нестатеве розмноження здійснюється конідіями, які формуються екзогенно на конідієносцях. У грибів-паразитів рослин конідії зазвичай утворюються на живих рослинах, а статеві спороношення – переважно після відмирання ураженої рослини або її частин. Статевий процес – гаметангіогамія, у деяких – *соматогамія*, при якій копулюють або звичайні вегетативні гіфи, або аскоспори (інколи навіть не виходячи за межі аска).

Характерна ознака сумчастих грибів – це наявність сумки, або аска – особливого органа спороношення, який формується унаслідок статевого процесу. В асках утворюються аскоспори. За будовою оболонки і способом поширення аскоспор, аски бувають прототунікатними і еутунікатними. Еутунікатні аски поділяються на унітунікатні і бітунікатні. Аски утворюються або безпосередньо на міцелії, або у плодових тілах (аскокарпах, або аскостромах).

Плодові тіла сумчастих грибів різні за особливістю будови та формування, проте за наявністю захисної оболонки розрізняють дві їхні групи – справжні і несправжні. Справжні плодові тіла (зокрема, клейстотеції, хазмотеції, стереотеції, гімнотеції, перитеції, птихотеції, апотеції, екзотеції) мають захисну оболонку, сформовану гіфами гриба, – перидій. Несправжні плодові тіла (псевдотеції) – перидію не мають; притаманні грибам класу *Loculoascomycetes* (Леонт'єв, Акулов, 2007).

Клас Тафриноміцети (Taphrinomycetes)

Характеризуються відсутністю плодових тіл. Аски унітунікатні, формуються на міцелію під епідермісом рослин-господарів. Аскоспори вивільняються активно і здатні до брунькування. У життєвому циклі – коротка гаплоїдна фаза,

представлена аскоспорами або міцелієм, і тривала псевдодикаріотична фаза, представлена внутрішньотканинним міцелієм.

Порядок Тафрिनові (*Taphrinales*)

Родина *Taphrinaceae* включає близько 100 видів грибів роду *Taphrina* – облигатних вузькоспеціалізованих паразитів вищих рослин. Вони – збудники деформацій окремих органів деревних рослин, що пов'язано зі здатністю їх міцелію виділяти речовини з гормональною активністю (зокрема β -індолілоцтову кислоту і речовини типу цитокінінів), а також речовини, які викликають посилений синтез фітогормонів самими рослинами-хазяїнами.

Міцелій грибів роду *Taphrina* однорічний або багаторічний. Однорічний міцелій розвивається в листках, не проникає глибоко і поширюється переважно між клітинами епідермісу та кутикули. Види з багаторічним міцелієм мають гіфи, які занурюються у міжклітинники і сягають глибоких шарів тканин. Такі гіфи проникають у бруньки і в них зимують, а пізніше заражають нові органи, які формуються навесні. Багаторічний міцелій з року в рік зберігається у гілках і бруньках уражених рослин.

***Taphrina deformans* (Berk.) Tul.** – збудник деформації, або кучерявості листків персика. Зараження здійснюється аскоспорами та продуктами їхнього брунькування. Міцелій псевдодикаріотичний, однорічний. Уражені листки морфологічно недорозвиваються, мають хвилясту поверхню і відрізняються антоціановим забарвленням; продири в них припиняють закриватися, тому листкова пластинка стає крихкою, а листки передчасно опадають. Хвороба значно знижує зимостійкість і урожайність рослин.

***Taphrina pruni* (Fuckel.) Tul.** – збудник «кишенькової хвороби» (заснітки) плодів сливи, вишні, аличі, черемхи. В уражених плодах розростається мезокарпій, а ендокарпій і зародок, навпаки, не утворюються, замість них формується порожнина, подібна на кишеньку (звідси й назва хвороби). Уражені плоди передчасно опадають.

Хворобу «відьмині мітли» викликають *Taphrina wiesneri* (Rathay) Mix (у вишні), *T. insititiae* (Sadeb.) Johanson (у сливи), *T. carpini* (Rostr.) Johanson (у граба), *T. betulina* Rostr. (у берези).

Гриби мають багаторічний міцелій, який зимує у серцевинних променях, серцевині і корі. Оселяючись у гілках, гриби спричинюють виникнення щільних скупчень укорочених і розгалужених пагонів. Листки, які розвиваються на цих пагонах, – деформовані, і з нижнього боку на них виникає сумчасте спороношення грибів. Хвороба хронічна; при сильному розвитку спричинює уповільнення росту і зниження рясності плодоношення дерев.

Представники роду *Protomyces* – паразити Селерових (*P. macrosporus* Unger) і Айстрових (*P. pachydermus* Thum.). Ці гриби уражують листки, стебла, квітки, плоди; у багатьох із них добре виражена органотропна спеціалізація. При ураженні видами роду *Protomyces* спостерігається гіпертрофія уражених тканин, яка проявляється у вигляді здутостей або галів.

Клас Леоціоміцети (*Leotiomycetes*)

Плодові тіла – апотеції, які розвиваються у мікроскопічних стромах або зі склероціїв, та хазмотеції. Конідіальні спороношення наявні; анаморфи (конідіальні стадії) є переважно паразитами рослин, тоді як телеоморфи (сумчасті стадії) – як паразити, так і сапротрофи. Характерні порядки – *Erysiphales*, *Rhytismatales*, *Helotiales*.

Порядок Борошнисторосяні, або Ерізифові (*Erysiphales*) об'єднує вузькоспеціалізовані облігатні паразити вищих рослин. Розвиваються вони переважно на поверхні органів рослини-господаря, утворюючи білий або сіруватий поверхневий міцелій зі спороношеннями. У більшості борошнисторосяних грибів, які паразитують на однорічних та листопадних рослинах, міцелій однорічний. Проте у деяких видів міцелій може зимувати на поверхні зимуючих листків, стебел та у прикореневій розетці. Живлення грибів відбувається з допомогою гаусторіїв, які проникають у тканини рослин. До поверхні органів рослин міцелій прикріплюється апресоріями. У циклі розвитку борошнисторосяних грибів розрізняють дві стадії – конідіальна (анаморфна) і сумчаста (телеоморфна). Телеоморфна стадія виникає внаслідок статевого процесу; аски утворюються у хазмотеціях. Зовнішня оболонка хазмотецію більшості видів формує гіфальні вирости – придатки, які у різних родів

борошнисторосяних грибів відрізняються морфологічно. Придатки слугують для прикріплення плодових тіл, беруть участь у їх поширенні.

Конідіальне спороношення борошнисторосяних грибів буває кількох типів. Найголовніші з них – *Euoidium*, *Pseudoidium*, *Oidiopsis* та *Ovulariopsis*.

Усі види борошнисторосяних грибів спричинюють хворобу, яка називається «борошнистою росю» і трапляється на багатьох рослинах. Представники порядку приурочені переважно до помірних зон північної півкулі, однак деякі види відомі і в Африці та Південній Америці (Гелюта, 1989).

Цікава особливість цих грибів – чутливість до сірки, на чому базується один із найпоширеніших засобів боротьби з ними – обробка сірковмісними препаратами.

***Blumeria graminis* (DC.) Speer** – збудник борошнистої роси злаків. Має багато спеціалізованих форм, які паразитують на злаках певного виду або групи близьких видів. У *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* міцелій зимує на листках озимих злаків.

***Erysiphe alphitoides* (Griffon & Maubl.) U. Braun & S. Takam.** – збудник борошнистої роси дуба. Уперше хвороба виявлена в 1907 р. у Франції та Німеччині. Симптомами є поява на листках і молодих пагонах дуба білого борошнистого нальоту міцелію і конідій.

***Erysiphe necator* Schwein.** – збудник борошнистої роси винограду. Батьківщина гриба – Північна Америка, звідки він завезений у Європу у середині XIX ст. Уражує листки, пагони, плоди винограду, на яких розвивається білий або сіруватий борошнистий, а пізніше – буруватий наліт. На уражених ділянках виникають некрози. Ягоди розтріскуються, всихають або загнивають. В анаморфній стадії збудник відомий під назвою *Oidium tuckeri* Berk.

Види роду ***Phyllactinia* Lev.** мають відносно великі, до 350 мкм у діаметрі, багатосумчасті плодові тіла, помітні неозброєним оком. Характерні ознаки роду – наявність на хазмотецях придатків двох типів: екваторіальних шилоподібних з бульбоподібним потовщенням при основі та китицеподібних, розташованих на маківці плодового тіла. Гриби цього роду розвиваються лише на нижньому боці листової пластинки. На

відміну від інших борошнисторосяних грибів, вони мають напівендофітний міцелій, який спочатку розвивається у мезофілі листка, а пізніше виходить на поверхню, де й формує порівняно довгі конідієносці з одиничними конідіями (тип *Ovulariopsis*), поверхневий тонкий міцелій та плодові тіла. Майже усі види роду – паразити деревних порід. Найчастіше в Україні ними уражуються береза (*Ph. betulae* (DC.) Fuss), ясен (*Ph. fraxini* (DC.) Fuss), граб (*Ph. carpini* (Rabenh.) Fuss), ліщина (*Ph. guttata* (Wallr.) Lev.), рідше бузок (*Ph. fraxini*), вільха (*Ph. alnicola* U. Braun), глід і груша (*Ph. mali* (Duby) U. Braun), дерен (*Ph. corni* H.D. Shin & M.J. Park).

Гриби роду ***Podosphaera*** – збудники борошнистої роси деревних і трав'янистих рослин родин Розові (*Rosaceae*), Бобові (*Fabaceae*), Бальзамінові (*Balsaminaceae*), Брусничні (*Vacciniaceae*), Ломикаменеві (*Saxifragaceae*). Головна ознака роду *Podosphaera* – наявність у хазмотеціях усіх видів лише однієї сумки, в якій може утворюватися до 8 спор. Рід має конідіальну стадію типу *Euoidium* (конідії на конідієносцях формуються в ланцюжках). Зокрема, *Podosphaera leucotricha* (Ellis & Everh.) E.S. Salmon спричинює борошнисту росу яблуні; *P. clandestina* (Wallr.) Lev. – борошнисту росу глоду, айви, мушмули; *P. tridactyla* (Wallr.) de Bary – борошнисту росу сливи, терну, черемхи.

***Podosphaera mors-uvae* (Schwein.) U. Braun & S Takam.** – збудник американської борошнистої роси агрусу. Гриб походить із Північної Америки. Інфікує листки, пагони і плоди агрусу. Хвороба призводить до викривлення верхівок однорічних пагонів, зниження зимостійкості уражених рослин; крім того, значно знижується урожайність.

Види роду ***Sawadaea Miyabe*** характеризуються хазмотеціями із придатками, верхівки яких закручені. *S. bicornis* (Wallr.) Nomma та *S. tulacnei* (Fuckel) – збудники борошнистої роси клена.

Представники роду ***Leveillula G. Arnaud*** – особлива група борошнисторосяних грибів, пристосованих до існування в умовах посушливого клімату. Вони паразитують майже виключно на трав'янистих рослинах і приурочені переважно до пустель, напівпустель, степів. В Україні можуть також

потрапляти у Лісостеп і дуже рідко – в лісову зону. Рід налічує близько 50 видів. Характерна їхня ознака – формування первинного ендоефітного міцелію, який розвивається у міжклітинниках паренхіми уражених органів. Окремі гіфи через продиhi виходять на поверхню органів рослини, де формують пучки конідієносців. На конідієносцях утворюються конідії двох типів – первинні і вторинні (тип *Oidiopsis*).

В Україні зареєстровані вісім видів роду *Leveillula*, які уражують 43 види квіткових рослин із 10 родин (Гелюта, Войтюк, 2005). Найчастіше уражуються представники родин *Lamiaceae* (грибом *L. Duriaei* (Lev.) U. Braun) та *Asteraceae* (*L. helichrysi* V.P. Heluta & Simonyan, *L. lactucarum* Durrieu & Rostam та *L. scolyimi* (Prost) Durrieu & Rostam).

Порядок Гелоціальні (*Helotiales*)

Гелоцієві характеризуються еутунікатними асками, які формуються у дрібних апотеціях. Серед представників порядку – сапротрофні і паразитні види. У циклі розвитку паразитних видів конідіальна стадія добре виражена, тоді як у сапротрофних трапляється порівняно рідко. Статевий процес здійснюється за допомогою спермаціїв, які виконують роль чоловічих статевих клітин. Спермації розвиваються в особливих органах – спермідіях. Жіночі статеві органи формуються у стромах.

Родина Склеротинієві (*Sclerotiniaceae*)

Характерна ознака – наявність склероціїв. Нестатеве розмноження здійснюється конідіями. Більшість видів – фітопаразити.

***Monilinia fructigena* Honey** – збудник моніліозу, або плодової гнилі, яблуні та інших плодових культур. Уражені яблука буріють, загнивають і вкриваються жовтуватими концентрично розташованими стромами, на яких утворюються скурчення конідієносців із ланцюжками конідій. Відбувається також побуріння і всихання суцвіть. Зимує грибок у вигляді склероціїв в уражених плодах, які при цьому муміфікуються, набувають темно-бурого або чорного забарвлення. Первинне зараження здійснюється конідіями, рідко – аскоспорами.

***Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary** – збудник білої гнилі багатьох сільськогосподарських культур. Уражує соковиті

органи рослин як під час вегетації, так і при зберіганні. На поверхні уражених органів утворюється щільний повстистий білий міцелій гриба, на якому формуються численні склероції діаметром 3 – 5 мм. Склероції під час розвитку виділяють багато води. Конідіального спороношення немає. Ураження здійснюється аскоспорами.

***Botrytis cinerea* Pers.** – збудник сірої гнилі. Цей гриб паразитує на рослинах із 45 родин; має чимало спеціалізованих форм та рас. Живе у рослинних рештках та у ґрунті у вигляді міцелію або склероціїв. Розвиток гриба навесні починається із розростання міцелію й утворення конідій на склероціях або на уражених рослинних рештках, у яких зимував міцелій гриба. Конідії гриба інфікують сприйнятливі частини рослин. У деяких форм або рас склероції при проростанні утворюють сумчасту стадію, і тоді рослини заражаються аскоспорами. Пошкоджуються плоди, бутони, листки, плодоніжки різних рослин. Збудник спочатку поселяється на невеликій ділянці відмерлої тканини органів рослини і виділяє токсини, поступово отруюючи щораз нові ділянки тканин. Тому цей гриб набув назви паразита теплого трупа. На поверхні уражених органів утворюється сірий наліт, який складається із конідіального спороношення.

Гриби роду ***Ciboria*** уражують квітки і плоди деревних рослин. Характеризуються відсутністю конідіального спороношення. Наприкінці свого розвитку міцелій перетворюється на склероції. Це ранньовесняні гриби, які призводять до муміфікації і в'янення сережок верби (***Ciboria caucus* (Rebent.) Fuckel**), вільхи й осики (***C. amentacea* (Balb.) Fuckel**), муміфікації плодів берези (***C. betulae* (Woronin) W. L. White**) та жолудів дуба (***C. batschiana* (Zopf) N.F. Buchw.**).

Родина Фацидієві (Phacidiaceae)

Об'єднує гриби, більшість із яких – сапротрофи на рослинних рештках. Інші – паразити вищих рослин. Апотеції мають вигляд замкнутого вмістилища, округлі або лінійні, при дозріванні розкриваються способом щілиноподібного розриву верхньої частини оболонки. Апотеції занурені у субстрат і утворюються поодинокі, скупчені або як склероціальна строма.

***Gremmenia infestans* (P. Karst.) Crous.** – збудник снігового шютте сосни. Ураження хвої відбувається аскоспорами у вересні – листопаді, а також міцелієм, який утворюється із аскоспор під снігом. Хвороба розвивається на хвоїнках сосни взимку під снігом, в тій частині снігового покриву, де температура вища -5°C , і призводить до їх побуріння й опадання. Захворювання часто досягає розмірів епіфітотії в розсадниках соснових культур; найінтенсивніше розвивається після великих снігопадів (під шаром снігу не менше 40 см).

Родина Дерматеальні (*Dermateaceae*)

***Blumeriella jaarii* (Rehm) Arx** – збудник червоно-бурої плямистості кісточкових порід. Гриб уражує листки, плодоніжки і плоди, формуючи на них червоно-бурі плями з білувато-рожевим нальотом конідіального спороношення, який помітний з нижнього боку плям. Гриб формує конідії двох типів: макро- і мікроконідії. Макроконідії розвиваються влітку за сирої теплої погоди, мікроконідії – в першій половині осені. Зимує гриб в опалих листках міцеліальною стромою, в якій навесні утворюються дрібні (діаметром до 3 мм) округлі апотеції. При дозріванні сумкоспор апотеції розриваються кількома лопатями і сумкоспори під дією осмотичного тиску виштовхуються з сумок. Потрапляючи з повітряними потоками на молоді листки, сумкоспори заражають рослини. Розвитку хвороби сприяє волога погода.

Порядок *Rhytismatales*

Паразити на листках і стеблах рослин та сапротрофи. Апотеції округлі або лінійні, нетипові за будовою; вони занурені у субстрат або у строму і протягом тривалого часу залишаються прикритими переплетенням міцеліальних гіфів. Відкриваються апотеції через щілиноподібний розрив. Аски еутунікатні.

Родина *Rhytismataceae*

До родини належать види родів ***Lophodermium* Chevall.** та ***Lirula* Darker** – збудники хвороб шютте хвойних рослин. Зокрема, ***Lophodermium pinastri* (Schr.) Chevall.** та ***L. seditiosum* Minter, Staley & Millar** – збудники звичайного шютте сосни. Хвороба уражує хвою сосни і поширена в молодих соснових культурах і на хвої старих дерев. Особливо небезпечна для 1 – 5-річних рослин сосни звичайної. Симптоми

найкраще виявляються у травні: хвоя буріє і залишається на гілках. Навесні наступного року на ній утворюються чорні блискучі витягнуті апотеції. Уражені хвоїнки довго не опадають і слугують джерелом інфікування інших хвоїнок. У подальшому хвоя опадає і не відновлюється, а пагони всихають. Молоді рослини гинуть.

***L. sulcigenum* b.Z. he, R.Q.Song, B.T. Hao, L.F. Yang, Y.F. Wang & F. Shan** – збудник сірого шютте сосни. Уражує хвою, яка спочатку буріє, а пізніше стає попелясто-сірою. В ній утворюються плоскі чорні апотеції, розташовані рядами уздовж хвоїнок. Уражена хвоя осипається, деревина гілок погано визріває і взимку підмерзає. Хвороба поширена у розсадниках.

***L. juniperinum* (Fr.) De Not.** – збудник шютте ялівцю. За цієї хвороби хвоя минулорічних пагонів у травні буріє і довго не опадає. На ній формуються чорні дрібні блискучі апотеції. Розвитку хвороби сприяють тепла сира погода і загушені посадки ялівцю.

***Lirula macrospora* (R. Hartig) Darker** – збудник шютте ялини. Симптоми хвороби подібні до тих, що спостерігаються при звичайному шютте сосни.

***Lirula nervisequa* (DC.) Darker** спричинює шютте ялиці. При цьому уражена хвоя буріє і до осені опадає. З нижнього боку хвоїнок стають помітні чорні апотеції, розташовані окремими рядами.

***Rhytisma acerinum* (Pers.) Fr.** – збудник чорної плямистості листків клена. Перші ознаки хвороби з'являються у липні – серпні; при цьому на листках утворюються блідо-жовті плями з нечіткими контурами. Пізніше в цих ділянках виникають склеротичні потовщені строми, які мають вигляд щільних плям чорного кольору. При сильному розвитку хвороби уражені рослини, особливо молоді, погано асимілюють, а листки передчасно опадають. Гриб зимує в опалих листках, де навесні в ділянках плям утворюються його апотеції.

***Colpoma quercinum* (Pers.) Wallr.** – збудник некрозу гілок дуба. При цьому кора уражених гілок набуває спочатку червонувато-бурого, пізніше (після їх відмирання) – білуватого забарвлення, внаслідок чого хворі гілки різко виділяються на фоні зеленої крони дерева. Гриб призводить до появи і розвитку

білої периферійної гнилі гілок і стовбурів. На відмерлих гілках улітку утворюються дрібні пікніди гриба, а восени – темні видовжені апотеції. Найбільшої шкоди гриб завдає лісокультурам дуба, які вирощуються у посушливих умовах.

Клас Сордарієві гриби (Sordariomycetes)

Плодові тіла – мікроскопічні перитеції, котрі розвиваються у стромах (часто мікроскопічних). Конідіальне спороношення добре розвинене.

Порядок Офіостоматальні (*Ophiostomatales*)

Родина Офіостомові (*Ophiostomataceae*)

***Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannf.** – збудник «голландської хвороби» в'язових. «Голландська хвороба» поширена у Європі і Північній Америці та завдає значної шкоди лісокультурам в'яза, часто набуваючи характеру епіфітотій. Уперше хвороба описана в 1917 – 1919 рр. у Голландії. У 1920 –1940 рр. хвороба поширилася по Європі і за період з 1927 по 1940 рр. спричинила найбільшу шкоду (Скольський, 2009). В Україні виявлена уперше у 1929 р. на Поділлі; у 60 – 70-ті рр. ХХ ст. вона спалахнула у багатьох регіонах України, що призвело до масового всихання в'язових (Скольський, 2009). Поширенню хвороби сприяють жуки ільмові заболонники (*Scolytus laevis*, *S. scolytus*), які розносять спори гриба. Гриб уражує пагони та стовбури дерев різного віку. Після ураження дерева вже через 20 – 24 години грибок розмножується в судинах ксилеми, що спричинює закупорювання судин гілок і стовбурів та подальше всихання дерев. У життєвому циклі гриба розрізняють конідіальну, сумчасту стадії, міцеліальну форму (яка розвивається у судинах дерев) та дріжджеподібну стадію (також розвивається у судинах дерев, аж до їхнього закупорювання) (Скольський, 2009). Розрізняють гостру і хронічну форми хвороби. При гострій формі хвороби дерево всихає протягом одного вегетаційного періоду, а іноді навіть за кілька діб; на уражених пагонах листки в'януть, скручуються і деякий час висять на дереві, залишаючись зеленими. При хронічній формі листки передчасно жовтіють і частково опадають; уражені гілки добре виділяються на зеленому тлі крони. Цей характерний симптом голландської хвороби набув назву жовтого прапора. На

поперечному зрізі уражених гілок добре помітне буре кільце – потемніння судин як наслідок їхнього закупорювання міцелієм гриба. Гриб зберігає життєздатність протягом 1 – 2 років у зрубаний деревині і гілках, які лежать у затінених місцях.

Порядок Гіпокреальні (Hypocreales)

Плодові тіла – перитеції, переважно світлі, занурені у строми. Аски еутунікатні. Аскоспори одноклітинні, з однією або кількома перегородками. Конідіальна стадія добре виражена. Представники – паразити рослин, грибів і комах, а також сапротрофи.

Родина Нектрієві (Nectriaceae)

***Nectria cinnabarina* (Tode) Fr.** – збудник нектрієвого некрозу гілок листяних дерев – з'являється як сапротроф на відмерлих гілках деревних рослин, переважно листяних; проте може розвиватись і як раневий паразит. Міцелій гриба прогресує під корою гілок, проникаючи в деревину і призводячи до її загнивання. В уражених дерев спочатку в'януть листки, а потім відмирають гілки. Характерний симптом нектрієвого некрозу – специфічне забарвлення периферійної частини деревини гілок і стовбура. Навесні на відмерлих гілках утворюються строми з конідіальним спороношенням гриба (раніше ця стадія називалася *Tubercularia vulgaris*). Конідіальні строми мають вигляд оранжево-рожевих подушечок діаметром 0,5 – 2 мм, на яких формується шар конідієносців з конідіями. Строми закладаються на міцелії під корою, а потім розростаються і проривають кору. Наприкінці літа або восени на цих же гілках розвиваються перитеції гриба. Вони закладаються групами (до 30 перитецій) по краях конідіальних стром. Із розвитком перитецій стромі набувають темно-червоного забарвлення і зернистого вигляду. Викидання сумкоспор відбувається навесні.

Збудник східчастого раку листяних деревних рослин – ***Neonectria ditissima* (Tul. & C. Tul.) Samuels & Rossman** – розвивається на ослаблених гілках та стовбурах яблуні, груші, вишні, черешні, бука, дуба, граба, клена, ясена тощо, спричинюючи при цьому некроз кори, який супроводжується утворенням набряків та глибоких ран. Зараження відбувається сумкоспорами та конідіями тільки через свіжі рани на гілках і стовбурах. Міцелій прогресує в лубі та судинах деревини; як

наслідок, формується рана. По краю рани щорічно утворюється набряк, який руйнується грибом, в такий спосіб ракова рана з року в рік збільшується.

Гриби роду *Fusarium Link* – фітопатогенні паразити-поліфаги, збудники кореневих гнилей, гнилей насіння і плодів, а також трахеомікозного в'янення. Зокрема, *Fusarium graminearum Schwabe* уражує пшеницю, ячмінь, жито, овес. Пошкоджуються як сходи, так і корені, стебла і суцвіття дорослих рослин. На суцвіттях і стеблах у період досягання зернівок утворюється рожевий наліт конідіального спорonoшення гриба. У пшениці погіршується якість зернівок; уражені зернівки містять токсин і при вживанні в їжу спричинюють отруєння.

Трахеомікозне в'янення рослин спричинює гриб *Fusarium oxysporum E. F. Sm. & Swingle* та його численні форми. У хворих рослин спочатку з'являються ознаки в'янення (понижають верхівки пагонів, листки втрачають тургор) та у подальшому – всихання. Загибель рослин, уражених грибом, відбувається через потрапляння в їхній організм грибних токсинів та закупорювання судин ксилеми гіфами гриба. На поверхні надземних органів уражених рослин утворюється рожевий наліт конідіального спорonoшення гриба. На поперечному перерізі ураженого стебла можна помітити побуріння судинної системи. Молоді хворі рослини легко витягаються з ґрунту; основний корінь їх здається на вигляд здоровим, а бічні – буріють і загнивають. У сходів фузаріозна гниль коренів характеризується тим, що уражені корені буріють і загнивають, а прикоренева частина стебла потоншується.

Родина Ріжкові (*Clavicipitaceae*)

Ріжкові утворюють перитеції, занурені у добре розвинені м'ясисті строми різної форми. Строми яскраві або темні, розвиваються зі склероціїв. Аски довгі, циліндричні. Аскоспори завжди ниткоподібні, викидаються із асків активно. Після вивільнення з асків аскоспори розпадаються на окремі клітини, кожна з яких може дати початок новому міцелію. У циклі розвитку переважає конідіальна стадія. Більшість – паразити квіткових рослин, грибів, членистоногих. Гриби цієї родини паразитують на квіткових рослинах, причому трапляються

тільки на рослинах з родин Тонконогові (*Poaceae*) й Осокові (*Superaceae*). Для цієї групи фітопатогенних грибів характерна строга органотропна спеціалізація. Більшість із них розвивається на обмежених частинах рослин – пагонах із зачатками суцвіть (*Epichloe* (Fr.) Tul. & C. Tul.), у зав'язі (*Claviceps* Tul.), на стеблах (*Balansia* Speg.). Так, ***Epichloe festucae* Leuchtm., Schardl & M. R. Siegel.** паразитує на багаторічних злаках, зокрема грястиці збірній, мітлиці, тонконогах, спричинюючи «чохликову хворобу». При цьому уражується стебло навколо листкової піхви верхнього листка. Тут утворюється спочатку біла, а потім жовта строма, подібна на чохлик (звідси й назва хвороби). Надалі міцелій гриба дифузно поширюється в рослині, по міжклітинниках, а у зачатковому суцвітті його гіфи проникають у клітини судинних пучків. Зимує гриб міцелієм в кореневищах злаків. Із них виростають дифузно уражені пагони. У багатьох злаків при ураженні чохликовою хворобою пригнічене лише суцвіття, а вегетативний ріст продовжується.

Гриби роду ***Claviceps*** утворюють темні тверді склероції різної форми у зав'язі рослини-хазяїна. Зі склероцій після перезимівлі розвиваються головчасті строми із зануреними в них перитеціями. У циклі розвитку всіх видів роду *Claviceps* є конідіальне спороношення типу *Sphacelia*.

***Claviceps purpurea* (Fr.) Tul.** паразитує на різних видах культивованих і дикорослих злаків, спричинюючи хворобу «ріжки». Особливо часто трапляється на житі, тимофіївці, пирію, пшениці, ячмені, райграсі. На уражених рослинах у суцвіттях наприкінці літа стають добре помітними склероції у вигляді чорно-фіолетових ріжок (звідси і назва хвороби). Склероції зимують у ґрунті. Навесні на них утворюються строми – головчасті, рожеві, на ніжках. У головчастій частині стром формуються перитеції. Первинне ураження злаків відбувається в період їх цвітіння аскоспорами, які викидаються з перитецій. Через кілька днів після зараження на рослинах розвивається конідіальна стадія гриба – *Sphacelia segetum*. У зав'язі утворюється маса міцелію, вкрита шаром конідіеносців, які продукують солодку рідину – «медвяну росу». «Медвяна

роса» відіграє важливу роль у поширенні конідій гриба, приваблюючи комах – розповсюджувачів конідій.

Порядок *Glomerellales*

Родина *Plectosphaerellaceae*

Сюди належать гриби роду *Verticillium* Nees, збудники вертицильозного в'янення (вілту) трав'янистих і деревних рослин. Один із них – *Verticillium dahliae* Kleb. Найчастіше хвороба, спричинена ним, охоплює насадження кісточкових плодкових культур (персика, абрикоса, сливи, мигдалю) і значно рідше трапляється на зерняткових плодкових культурах (яблуні, груші). Симптоми вілту з'являються в середині літа: в уражених дерев листки на скелетних гілках починають в'янути і скручуватися уздовж центральної жилки. У подальшому хвороба поширюється на молодий приріст і на всю крону. Характерний симптом вертицильозного в'янення - це також некроз деревини, помітний на поперечних і поздовжніх зрізах гілок у вигляді переривчастих або суцільних темних кілець. Збудник зберігається в уражених органах рослин або у ґрунті у вигляді мікросклероціїв, не втрачаючи життєздатності протягом тривалого часу (Станчева, 2002).

Родина *Glomerellaceae*

Найшкідливіші представники родини належать до родів *Colletotrichum* Corda і *Gloeosporium* Desm. & Mont. Вони характеризуються одноклітинними безбарвними конідіями та наявністю захисних щетинок у спороносних ложах.

Gloeosporium orbiculare (Berk.) Berk. – збудник антракнозу гарбузових, насамперед гарбуза, кавуна і дині. Уражуються плоди, стебла та листки. Симптомами хвороби є жовто-коричневі плями, які з часом перетворюються на вдавнені виразки. На поверхні виразок розвивається рожевий наліт конідіального спороношення гриба. Хвороба призводить до швидкого відмирання уражених органів; смак уражених плодів стає гірким.

Colletotrichum lindemuthianum (Sacc. & Magnus) Briosi & Cavara – збудник антракнозу бобів і квасолі. Гриб уражує надземні органи рослин протягом усієї вегетації, і особливо під час формування бобів. На дорослих рослинах на листках і стеблах з'являються бурі або майже чорні плями з

червонуватою облямівкою. На стулках бобів плями дрібні, округлі, вдавнені, з пурпуровою опуклою облямівкою; у подальшому зливаються. Від стулок інфекція поширюється і на насіння, яке вкривається коричневими плямами, темніє і зморщується, втрачає схожість.

***Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. & Sacc.** – збудник гіркої гнилі плодів яблуни і груші. Хвороба уперше описана в першій половині XIX ст. Уражуються плоди, дуже зрідка – гілки і листки. Спочатку на плодах з'являються коричневі круглі плями. Уражена тканина під шкіркою буріє, розм'якшується і стає гіркою. Гниль поширюється конусом до центру плоду. На поверхні уражених плодів утворюються строми гриба.

Клас Дотідейні гриби, або Локулоаскоміцети (*Dothideomycetes*, або *Loculoascomycetes*)

Локулоаскоміцети характеризуються бітунікатними сумками, які розвиваються у стромоподібних утвореннях – аскостромах (псевдотеціях). Основні типи псевдотеціїв – псевдоклейстотеціїв, псевдоперитеціїв та псевдоапотеціїв, які є імітаціями справжніх плодкових тіл сумчастих грибів, та специфічні типи – тіріотеціїв, міріотеціїв і гістеротеціїв. Псевдотеції розвиваються на поверхні або заглиблені у субстрат. Сумки формуються у порожнинах строми (локулах), яких від однієї до кількох у псевдотеціїв. Сумки бітунікатні, сумкоспори переважно з перегородками (Леонт'єв, Акулов, 2007).

Порядок Капнодіальні (*Capnodiales*)

Родина Мікосфереїні (*Mycosphaerellaceae*)

***Ramularia grevilliana* (Oudem.) Jorst.** – збудник білої плямистості листків суниць. Уражуються листкові пластинки, черешки, плодоніжки; на них утворюються круглі, спочатку червонувато-бурі, потім – білуваті плями, оточені пурпуровою облямівкою. У центрі плями розвиваються спорношення гриба: сумчаста стадія (під епідермісом), та конідіальна. Зимує збудник у сумчастій стадії, з якої навесні розвиваються аскоспори. Влітку на уражених листках формується конідіальна стадія гриба, яка дає кілька генерацій, що сприяє масовому літньому поширенню хвороби. Найбільшого розвитку вона досягає

наприкінці періоду вегетації рослин, чому сприяють сильні опади.

Гриби роду *Mycosphaerella* – збудники білої плямистості рослин; характеризуються вузькою філогенетичною спеціалізацією. Зокрема, *Mycosphaerella rubi* Roark паразитує на листках і стеблах малини й ожини; *Mycosphaerella ribis* (Sacc.) Lindau – збудник білої плямистості листків смородини й агрусу.

Гриби роду *Cercospora* Fresen. – збудники плямистості (церкоспорозу) листків, стебел, плодів багатьох видів рослин; є також вузькоспеціалізованими паразитами. При сильному розвитку хвороби листки гинуть. У деяких випадках вони опадають повністю, тканини плям часто всихають і випадають зі здорової тканини листка, а на їхньому місці утворюються дірки. Наприклад, церкоспороз буряку спричинює *Cercospora beticola* Sacc.

Порядок Плеоспоральні (*Pleosporales*)

Родина Меланоматові (*Melanommataceae*)

Herpotrichia nigra R.Hartig – збудник бурого шютте, або бурої сніжної цвілі хвої сосни, ялини, ялівцю. Хворобу можна виявити у тих районах, де взимку накопичується багато снігу. Гриб розвивається при температурі +3 °С на хвої як дорослих рослин, так і сіянців, гілки яких протягом зими весь час залягають під снігом. Симптоми хвороби стають помітними навесні після танення снігу і характеризуються тим, що уражені хвоїнки вкриті чорно-бурим міцелієм. Гіфи гриба проникають у клітини епідермісу хвоїнок; уражені хвоїнки надалі буріють і відмирають. Відмерла хвоя довгий час залишається на гілках, «склеєна» чорним міцелієм. До осені на ураженій хвої грибок утворює плоди, які мають вигляд невеликих (діаметром до 300 мкм) чорних кульок з волосистими придатками біля основи. Хвоя на гілках не відновлюється, і гілки всихають.

Порядок Вентуріальні (*Venturiales*)

Родина Вентурієві (*Venturiaceae*)

Venturia inaequalis (Cooke) G. Winter – збудник парші яблуні. Заражає листки, пагони і особливо – плоди культурних сортів й дикорослих видів яблуні. На верхньому боці листків з'являються круглі буруваті плями, які вкриваються зеленувато-

оливковим конідіальним спороношенням гриба. На плодах утворюються різко окреслені вузькою облямівкою плями, вкриті бурим конідіальним спороношенням гриба. У цих ділянках поверхневий шар клітин затягується корком, що затримує заглиблення збудника усередину плодів, але одночасно призводить до появи тріщин унаслідок нерівномірного розростання плодів. У тріщини можуть проникати інші патогени. Анаморфна стадія гриба має свою окрему назву (*Fusicladium dendriticum*). Вона розвивається на живих частинах рослини-господаря і протягом літа продукує до 10 генерацій конідій, унаслідок чого відбувається масове поширення хвороби. Псевдотеції формуються і зимують в опалих листках. У груші паршу викликає *Venturia pyrina* Aderh. Симптоми хвороби подібні до парші яблуні, проте конідіальне спороношення гриба утворюється не на верхньому боці листків, а на нижньому.

Порядок *Botryosphaerales*

Родина *Botryosphaeriaceae*

Botryosphaeria stevensii Shoemaker – збудник чорного раку плодів дерев. Уражуються листки, кора гілок та стовбурів, плоди. На листках утворюються коричневі плями, які згодом сіріють і вкриваються чорними пікнідами. На плодах розвивається чорна гниль; плоди чорніють, муміфікуються, їх поверхня вкривається пікнідами. Найнебезпечнішим є ураження кори на гілках та штамбах. Інфекція проникає через пошкоджені ділянки, викликаючи почорніння кори у вигляді окремих плям. Плями поступово розростаються, охоплюють кільцем гілки або стовбур і призводять до відмирання вищерозташованих частин крони. Уражені дерева гинуть через 3 – 5 років.

Відділ *Базидієві гриби (Basidiomycota)*

Налічує 18 класів, 52 порядки, 177 родин, близько 32 тис. видів грибів – паразитів рослин, ґрунтових сапротрофів, мікоризоутворювачів, ксилотрофів, копротрофів та мікотрофів. Вегетативне тіло – короткотривалий гаплоїдний та довготривалий дикаріотичний міцелій, а у ряду представників (зокрема у грибів родів *Microbotryum*, *Ustilago*) – також дріжджоподібний талом. На відміну від дріжджових таломів

сумчастих грибів, подібні таломи базидієвих мають чимало морфологічних та біохімічних специфічних ознак (Kirk et al., 2008). Клітинні стінки хітин-глюканові. Джгутикові стадії повністю відсутні. Статевий процес – соматогамія – відбувається або внаслідок злиття двох вегетативних клітин гаплоїдного міцелію, або унаслідок злиття базидіоспор чи продуктів їхнього брунькування. Статеве спороношення – базидія з гаплоїдними базидіоспорами (діагностична ознака відділу).

Базидіоспори відокремлюються від базидій активно, тобто відстрілюють (балістоспори) або ж у грибів із замкненими плодовими тілами відокремлюються після руйнування плодових тіл (статистоспори). У багатьох базидієвих грибів базидіоспори здатні до брунькування. Саме унаслідок такого брунькування представників родів *Microbotryum* та *Ustilago* утворюється дріжджоподібний талом.

Життєвий цикл базидієвих грибів (із низкою варіацій у ньому, залежно від таксономічного положення представників) охоплює проростання базидіоспор з утворенням септованого первинного гаплоїдного міцелію; анаморфні стадії (крім сажкових та іржастих грибів) не виражені (Kirk et al., 2008). Надалі після диплоїдизації формується вторинний дикаріотичний міцелій. Міцелій цих грибів як однорічний, так і багаторічний. Він може формувати «відьміні кільця», склероції, ризоморфи, мікоризу. Видозмінами міцелію є також плоді тіла (базидіоми).

За морфологічними особливостями базидії поділяють на:

- холобазидії – одноклітинні, або несептовані базидії. Базидіоспори не брунькуються;
- фрагмобазидії – розділені септами на 4 окремі клітини. Базидіоспори, які формуються на цих базидіях, здатні до брунькування.

Вегетативне розмноження здійснюється частинами міцелію та окремими спеціалізованими клітинами – теліоспорами, хламідоспорами.

Відділ містить 3 підвідділи: *Agaricomycotina* (21 тис. видів), *Russiniomycotina* (8400 видів), *Ustilaginomycotina* (понад 1700 видів).

Підвідділ *Agaricomycotina* має три класи: *Agaricomycetes*, *Dacrymycetes* та *Tremellomycetes*.

Клас *Agaricomycetes*

Гриби, у яких базидії розміщені на поверхні гіменофора плодових тіл різної форми та консистенції. Гіменій складається з базидіол, базидій і стерильних клітин (цистид, щетинок та глеоцистид). Гіменофор різний за морфологічними особливостями. Вегетативне тіло – септований міцелій. Клас представлений 17 порядками, 100 родинами, 1147 родами та близько 21 тис. видів грибів (Kirk et al., 2008).

Фітопатогенні гриби порядків *Polyporales*, *Agaricales*, *Hymenochaetales*, *Boletales*, *Cantharellales* паразитують у деревині живих деревних рослин і призводять до її гнилі, тому їх називають грибами-ксилотрофами (дереворуйнівними грибами). За характером живлення їх вносять до факультативних сапротрофів, оскільки починають вони розвиватись у живих деревах, але продовжують свій розвиток уже у відмерлих. Їхній міцелій прогресує у деревині стовбурів, коріння, гілок. Зараження відбувається спорами. Сприяють інфікуванню різні пошкодження кори, які оголюють деревину. Живляться гриби-ксилотрофи вмістом клітин і складовими клітинних стінок деревини. Останні перебувають у нерозчинному стані, тому усі гриби-ксилотрофи виділяють екзоферменти, які переводять важкозасвоювані органічні сполуки вуглецю й азоту, котрі містяться у деревині, у легкозасвоювані розчинні форми. До таких екзоферментів належать целюлаза, геміцелюлаза, лігніназа, амілаза, глюкозиназа, інулаза, каталаза, оксидаза, мальтаза тощо; склад ферментів залежить від виду гриба-ксилотрофа. Залежно від складу екзоферментів гриби спричинюють певний тип гнилі (деструктивну або корозійну).

Деструктивну гниль викликають целюлозоруйнівні гриби, які розкладають лише целюлозу.

Корозійну гниль спричинюють лігніноруйнівні гриби, які руйнують і целюлозу, і лігнін.

За місцезростаюванням у дереві, виділяють верхівкові, стовбурові, кореневі гнилі.

За розташуванням на поперечному перерізі стовбура розрізняють центральну (ядрову), периферійну (заболонну) та змішану (ядрово-заболонну) гнилі.

За забарвленням деревини в кінцевій стадії гниття вирізняють білі, бурі, строкаті, жовтуваті гнилі.

Процес гниття деревини супроводжується зміною її фізичних і хімічних характеристик. Це, зокрема, зниження вологості (висушування) при інвазії грибом *Fomes fomentarius* або ж, навпаки, підвищення вологості деревини при ураженні грибом *Phellinus igniarius*, що допомагає виявити приховані гнилі на ранніх стадіях їх розвитку. Також знижується міцність деревини.

Поширення збудників стовбурових гнилей у природних умовах визначається кількома факторами:

- характеристики деревини;
- видова приуроченість до рослини-господаря (спостерігається не у всіх грибів);
- вік дерева;
- екологічні умови зростання;
- стан дерева (тобто уразливість до збудника гнилі).

Порядок Поліпоральні (Polyporales)

Містить понад 1800 видів грибів, плодові тіла яких різні за формою і консистенцією, одно- або багаторічні, незагниваючі; утворюються на багаторічному міцелії.

Родина Fomitopsidaceae

Трутовик облямований (Fomitopsis pinicola (Sw.) P. Karst.) збудником світло-бурої змішаної стовбурової гнилі деструктивного типу. Поширений у листяних та хвойних лісах на живих деревах, пеньках, зрубаних деревині, а також на складах (при недотриманні правил зберігання лісоматеріалів). Протяжність гнилі по стовбуру – 4 м.

Фомітонсис березовий, березова губка (Fomitopsis betulina (Bull.) B.K. Cui, M.L. Han & Y.C. Dai) уражує переважно ослаблені стовбури і гілки берези. Є збудником червоно-бурої змішаної стовбурової гнилі деструктивного типу. При цьому

спочатку руйнується ядрова частина стовбура, потім – заболонна. Протяжність гнилі по стовбуру – 6 – 8 м.

Дубова губка (*Daedalea quercina* (L.) Pers.) – збудник темно-бурої стовбурової гнилі дуба. Гниль зосереджена переважно в нижній частині стовбура (до 1 – 3 м, зрідка вище).

Родина Laetiporaceae

Трутовик сірчано-жовтий (*Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill) – збудник червоно-бурої центральної стовбурової гнилі деструктивного типу. Гриб найчастіше інфікує окоренкову частину стовбура переважно листяних деревних порід. Протяжність гнилі від окоренка по стовбуру 2 – 3 м (6 – 12 м).

Родина Ганодермові (Ganodermataceae)

Трутовик плоский (*Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat.) – космополіт, трапляється на пеньках і мертвій деревині багатьох листяних та хвойних деревних рослин, а також і на живих деревах. Спричинює білу або жовтувату корозійну гниль коріння і прикореневої частини стовбурів.

Родина Поліпорові (Polyporaceae)

Трутовик справжній (*Fomes fomentarius* (L.) Fr.). Уражує стовбури бука, берези, тополі, верби та інших листяних деревних рослин. Спричинює світло-жовту змішану (заболонно-ядрову) стовбурову гниль з характерними чорними лініями (тому її називають також мармуровою гниллю).

Трутовик лускатий (*Cerioporus squamosus* (Huds.) Quel.) спричинює білу центральну раневу гниль нижньої частини стовбурів і коренів різних листяних порід. У кінцевій стадії гниття в деревині з'являються вузькі довгасті тріщинки, розміщені в радіальній, тангентальній і поперечній площинах.

Порядок Гіменохетальні (Hymenochaetales)

У гіменіальному шарі цих грибів, розташованому на гіменофорі плодових тіл, крім притаганих поліпоруальним стерильних клітин є ще довгі щетинки – **хети**, які захищають базидії під час їхнього формування. Плодові тіла одно- та багаторічні, незагниваючі.

Родина Гіменохетові (Hymenochaetaceae)

Трутовик несправжній (*Phellinus igniarius*) – збудник білої центральної смугастої стовбурової гнилі корозійного типу. Протяжність гнилі по стовбуру – 2-3 (8) м.

Трутовик щетинистоволосий (*Inonotus hispidus* (Bull.) P. Karst.) уражує стовбури яблуні, горіха волоського, ясена, дуба, граба, спричинюючи жовтувато-білу центральну стовбурову гниль корозійного типу. Гниль поширюється у середній та верхній частині стовбура.

Чага – стерильна форма гриба *Inonotus obliquus* (Ach. ex Pers.) Pilat. Це утворення, пов'язане з гниллю центральної частини стовбурів берези, вільхи, клена, горобини, є безплідним скупченням міцелію. Тканина коричнева, заходить у стовбур дерева; зовні виглядає як чорні горбкуваті нарости неправильної форми. Утворення плодових тіл спостерігається в тих місцях стовбура, де є рани, які досягають центральної частини стовбура або значно заглиблені у стовбур. Чага, яка росте на березах, має радіопротекторні, антибіотичні та протиракові властивості

Порядок Руссуляльні (*Russulales*)

Містить 12 родин, 1767 видів грибів-сапротрофів, паразитів деревних рослин та мікоризоутворювачів (Kirk et al., 2008).

Родина Бондарцевієві (*Bondarzewiaceae*)

Коренева губка (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) – гриб, який уражує коріння, окоренки, а іноді і стовбурову частину сосни, ялини, модрина, ялиці.

Уражена деревина набуває червонуватого забарвлення, пахне скипидаром, стає вологою. У кінцевій стадії гниття деревина червоно-бура з білими смужками з чорною плямою посередині (строката гниль), а далі перетворюється на безструктурну масу. Між корою і відмерлою деревиною стають помітні білі міцеліальні плівки і тонкі міцеліальні шнури. У ялини і ялиці гниль може поширюватися до висоти 8 – 10 м угору по стовбуру. Хвороба дуже небезпечна, у хвойних лісах може набувати епіфітотійного характеру. Найбільшої шкоди патоген завдає лісокультурам, створеним на староорних землях, пасовищах (тобто у невідповідних еколого-едафічних умовах).

Унаслідок ураження кореневою губкою хвойних дерев у них відбуваються порушення важливих фізіологічних процесів: значне зниження вмісту пластидних ферментів (тому хвоя жовтіє і передчасно опадає, а крона зріджується); різке зниження інтенсивності транспірації. Збільшення вмісту

фенольних сполук, які виявляють антиоксидатні властивості, підвищують захисні функції дерева.

Коренева губка за еколого-трофічною приуроченістю – це факультативний паразит; живиться залишками деревини у лісовій підстилці і ґрунті. Поширюється на живі дерева лише за умов посилення порушень у біоценозі унаслідок впливу природних і антропогенних факторів. Первинне інфікування здійснюється базидіоспорами, які потрапляють на свіжозрізану поверхню стовбура. Міцелій розвивається у заболонній деревині. Вторинне зараження відбувається міцеліальними шнурами (від ураженої деревини до неуразеної).

На жаль, коли стають помітними типові симптоми хвороби, рятувати дерево (чи насадження) вже пізно. Тому розробляють методи ранньої діагностики уражень дерев кореневою губкою (хворобу можна діагностувати навіть тоді, коли симптоми абсолютно не помітні).

Ранню діагностику уражень кореневою губкою можна здійснити:

- за біоелектричними показниками, які характеризують рівень метаболізму дерев (вона дає можливість відбирати латентно уражені екземпляри);
- за результатами вимірювань показників струмопровідності прикамбіального шару;
- молекулярно-генетичні методи, за допомогою яких визначають наявність ДНК кореневої губки у рослинах та у ґрунті (різні модифікації полімеразно-ланцюгової реакції) (Юсипович, Ковальова, Гут, 2012).

Боротьба з кореневою губкою:

- 1) рання діагностика;
- 2) у разі виявлення хвороби – санітарні рубки й очищення площі в зоні сильного ураження від пнів та коріння;
- 3) для недопущення подальшого розвитку кореневої губки Ониськів М.І. та Кайдик О.Ю. пропонують (Ониськів, Кайдик, 2008) висівання алкалоїдного люпину вузьколистого на очищених ділянках із подальшим пріоритетним його зеленої маси восени; навесні наступного року на цих ділянках висаджують листяні

породи (дуб звичайний, грушу звичайну, ліщину звичайну, бузину червону). У зоні прихованого ураження кореневою губкою висаджують листяні породи без попереднього висівання люпину та його приорювання в ґрунт; у подальшому поступово частину листяних дерев вирубують, замість них підсаджують хвойні;

4) вирощування біологічно стійких деревостанів.

Порядок Болетальні (*Boletales*)

Домовий гриб справжній (*Serpula lacrymans*) уражує деревину (переважно з хвойних і м'яколистяних порід) у будівлях, спричиняючи буру, крупнопризматичну, деструктивну гниль. Першими симптомами появи гриба є мокрі невисихаючі плями і запах цвілі в приміщеннях, а пізніше – деформація та прогинання дощок підлоги, провисання даху, поява білої грибниці в тріщинах. Оптимальними умовами для розвитку гриба є температура повітря +18...+22 °С, вологість деревини 25 – 35 %, але може оселятись у деревині навіть при вологості 4 %. Розмножується базидіоспорами, здатними до проростання навіть через кілька років, і які легко переносяться повітряними течіями. Крім того, домові гриби поширюються у приміщеннях за допомогою міцеліальних тяжів.

Порядок Телефоральні (*Thelephorales*)

Родина Телефорові (*Thelephoraceae*)

Телефора наземна (*Thelephora terrestris*). Гриб-сапротроф – міцелій його живе у рослинних рештках. Формує шкірясті, віялоподібні, черепищасто розміщені плодові тіла. Це збудник хвороби задихання сіянців сосни, ялини, модрина, ялиці, бука у розсадниках і в самосіві. При цьому плодові тіла розростаються навколо сіянців, оточуючи їх з усіх боків. В уражених рослин різко порушуються фізіологічні процеси, що призводить до їхньої загибелі.

Порядок Агарикальні (*Agaricales*) об'єднує гриби з однорічними м'якими загниваючими плодовими тілами. Міцелій багаторічний, у грибів-паразитів формуються видозміни міцелію – міцеліальні шнури, міцеліальні плівки та ризоморфи.

Родина Фізалакрієві (*Physalacriaceae*)

Опеньок осінній (*Armillaria mellea*) та ряд морфологічно

близьких до нього видів – збудник білої волокнистої гнилі коріння і окоренків стовбурів хвойних і листяних деревних рослин. Характерна ознака ураження опеньком – наявність під корою темних шнуроподібних ризоморф і міцеліальних плівок; плодових тіл на поверхні уражених органів рослин. Крона уражених дерев зріджена, приріст за діаметром і масою знижений, особливо в останні роки життя.

Підвідділ *Ustilaginomycotina*

Містить класи *Exobasidiomycetes*, *Ustilaginomycetes*, *Entorrhizomycetes*, *Malasseziomycetes*, *Monilielleomycetes* (Kirk et al., 2008).

Клас Екзобазисеві гриби (*Exobasidiomycetes*) У мікобіоті світу цей клас представлений 6 порядками, 16 родинами, 53 родами, 597 видами (Kirk et al., 2008).

Порядок Екзобазидіальні (*Exobasidiales*) охоплює 4 родини, 83 види грибів (Kirk et al., 2008).

Родина Екзобазидієві (*Exobasidiaceae*)

Базидії формуються безпосередньо на міцелії. Плодових тіл немає. Всі екзобазидієві – галоутворювальні паразити квіткових рослин із родин вересових і брусничних. Дикаріотичний внутрішньотканинний міцелій цих грибів розвивається у вегетативних частинах рослин-господарів і викликає гіпертрофію тканин.

Exobasidium vaccinii викликає деформацію листків брусниці і чорниці. Уражені ділянки листків потовщуються (у 3 – 10 разів порівняно з нормальними листками), зверху стають опуклими і червонуватими, знизу – сніжно-білими унаслідок формування базидіоспор. Деформуються і стебла: вони потовщуються, викривлюються і стають білими. Хлорофіл в уражених ділянках листків і стебел руйнується, зате у клітинному соці з'являється антоціан, який і надає їм червоного забарвлення. На уражених пагонах не формуються квітки.

Порядок Тілетіальні (*Tilletiales*)

Родина Тілетієві (*Tilletiaceae*)

***Tilletia caries* (DC.) Tul. & C. Tul.** – збудник твердої сажки пшениці. Гриб уражує зернівки; при цьому в них замість ендосперму в них розвиваються «сажкові мішечки», заповнені темною масою теліоспор. Гриб зимує теліоспорами на

зернівках. Навесні після копуляції базидіоспор утворюється міцелій, який уражує проростки рослин і проникає у конус наростання; надалі міцелій розвивається в апексі пагона. Симптоми хвороби стають помітними у період молочної стиглості колосків; саме в цей час у зернівках замість ендосперму розвивається темна маса теліоспор.

Клас Устилягінові гриби (Ustilaginomycetes)

Об'єднує близько 1120 видів фітопатогенних грибів із 3 порядків, 12 родин. Тіло цих грибів складається із гаплоїдних клітин і паразитних дикаріотичних гіф. Плодових тіл немає. Гіфи септовані, розгалужені, зазвичай міжклітинні, у представників деяких груп – внутрішньоклітинні; низка грибів проникають у клітини рослини-живителя гаусторіями. Після закінчення життєвого циклу у клітинах міцелію відбувається каріогамія з подальшим утворенням диплоїдних сажкоспор. Сажкоспори (чи, як їх ще називають, устоспори, устілоспори), які при цьому формуються, забезпечують поширення грибів та перецікування ними несприятливих умов. Спори бурі або майже чорні, за що й отримали одну із назв – сажкоспори, а гриби, які їх формують, називають сажковими грибами. Спори утворюються у сорусі, котрий складається з тканини рослини-хазяїна, або ж у споровій масі. Соруси можуть формуватися у корінні, стеблах, листках, квітках, тичинках, зав'язі тощо.

Спори поодинокі або зібрані у більш-менш щільні спорові клубочки. Ці спорові клубочки складаються повністю із фертильних спор, чи із сукупності фертильних спор, стерильних клітин та / або гіфів. При проростанні диплоїдної спори відбувається мейоз і розвивається базидія (проміцелій). Базидія формує чотири гаплоїдні базидіоспори, інколи гаплоїдні гіфи. І ті й інші копулюють, даючи початок паразитному дикаріотичному міцелію. Гаплоїдні базидіоспори здатні розвиватися на несприятливому для грибів субстраті як дріжджеподібні клітини або як анаморфна стадія у вигляді гіфів, що формуються із базидіоспор і здатні утворювати особливі балістоконідії. Ураження, спричинені сажковими грибами, мають місцевий або ж системний характер. Кілька видів грибів можуть існувати в анаморфній стадії. Майже усі представники – паразити рослин (Kirk et al., 2008).

Порядок *Ustilaginales*

Об'єднує внутрішньотканинні облигатні паразитні гриби, які пошкоджують вегетативні і генеративні органи квіткових рослин. Їхній дикаріотичний міцелій розвивається у міжклітинниках уражених рослин, локалізуючись або лише у місці ураження, або ж поширюючись по всій рослині. У клітини гриб проникає гаусторіями. Міцелій переважно однорічний, проте інколи багаторічний (як, наприклад, у *Ustilago avenae* (Pers.) Rostr. на *Arrhenatherum*). Після закінчення розвитку міцелій розпадається на численні чорні устоспори (їх ще називають теліоспорами, сажкоспорами, устілоспорами). Інфіковані частини рослин руйнуються і виглядають як обвуглені, тому хвороба, спричинена цими грибами, називається **сажкою**. В інших випадках формування устоспор відбувається одночасно з надмірним розвитком уражених тканин чи ділянок органів рослин. Симптоми хвороби проявляються як гали (зокрема при ураженні кукурудзи *Ustilago maydis*) та руйнування окремих органів рослин; інфіковані органи при цьому вкриваються дрібними чорними устоспорами. Кожна з них має диплоїдне ядро і вкрита товстою внутрішньою і тоншою, часто орнаментованою, зовнішньою оболонкою (Kirk et al., 2008). Інфікування рослин сажковими грибами здійснюється по-різному: міцелієм через проростки, проникненням гіфів у зародок через приймочку маточки в період цвітіння рослин (*Ustilago tritici*), міцелієм через молоді листки та стебла (види роду *Urocystis*, *Ustilago maydis*). Тому методи боротьби зі сажковими хворобами – насамперед обробка рослин фунгіцидами та культивування стійких сортів, а також передпосівне фітопатологічне обстеження насіння на наявність гриба-патогена.

Родина Устилягові (*Ustilaginaceae*)

Види роду *Ustilago* (Pers.) Roussel – значно поширені внутрішньотканинні паразити рослин родини Тонконогові (*Poaceae*). Характеризуються темнозabarвленими дрібними устоспорами з гладкою або шипастою оболонкою. Рід має понад 200 видів, а також чимало форм і навіть фізіологічних рас. Найпоширеніші *Ustilago avenae* (Pers.) Rostr. (збудник летючої сажки вівса), *U. hordei* (Pers.) Lagerh. (збудник кам'яної сажки

ячменю), *U. nuda* (C. N. Jensen) Rostr. (причина летючої сажки ячменю), *U. maydis* (DC.) Corda (збудник пухирчастої сажки кукурудзи), *U. segetum* Bull. (збудник твердої сажки ячменю), *U. tritici* (Pers.) Rostr. (збудник летючої сажки пшениці) та призвідники сажкових хвороб дикорослих злаків – мишію (*U. cramerii* Körn.), очерету (*U. filiformis* (Schrank) Rostr.) тощо (Kirk et al., 2008).

Ustilago tritici – збудник порошистої сажки пшениці. Гриб уражує всі частини колоса, крім стрижня. Уражені колоски мають обвуглений вигляд і складаються з чорної порошистої маси сажкоспор гриба.

Ustilago maydis спричинює пухирчасту сажку кукурудзи. Хвороба розвивається на качанах, суцвіттях, стеблах і листках у вигляді пухлин або галоподібних здутостей різної величини, спочатку білих, а потім вони темнішають. Усередині пухлин розвивається дикаріотичний міцелій, який згодом розпадається на окремі темні сажкоспори. Пухлини розриваються, і сажкоспори розносяться повітряними течіями. Навесні сажкоспори проростають, утворюючи багатоклітинні базидії з базидіоспорами. Потрапивши на листок чи суцвіття кукурудзи, базидіоспори копулюють з утворенням дикаріотичної клітини, яка дає початок дикаріотичному міцелію. Ураження рослин здійснюється дикаріотичним міцелієм.

Порядок Urocystidales

Родина Glomosporiaceae

Рід ***Thecaphora Fingerh.*** об'єднує 57 видів мікроскопічних грибів – паразитів квіткових рослин. Інфікуючи різні органи рослин-хазяїнів (насіння, квітки, суцвіття, листки, стебла та інколи корені) і розвиваючись у них, ці гриби формують соруси; зовні на уражених органах спостерігаються гали. Рослинами-хазяїнами є представники 17 родин, зокрема *Agavaceae*, *Amaranthaceae*, *Apiaceae*, *Asteraceae*, *Caryophyllaceae*, *Fabaceae*, *Primulaceae* тощо. Спори видів роду *Thecaphora* зібрані у спорові клубочки, які чергу утворюють жовтувато- або червонувато-коричневу (але не чорну!) масу. У одних видів роду ці клубочки досить щільні, в інших – легко розпадаються (Vanky, Lutz, Bauer, 2008).

Теліоспори видів роду *Thecaphora* проростають, даючи початок проміцелію, гомологічному до базидії. Ця базидія має різну морфологічну будову і по-різному розвивається:

а) утворюється коротка холобазидія з 3 – 4 базидіоспорами. Базидіоспори формують конідії або проростають гіфами;

б) розвивається фрагмобазидія з 2 – 3 або 4 – 8 клітин, на якій утворюються базидіоспори; така базидія може формувати бічні відростки, де також утворюються базидіоспори;

в) спори можуть проростати у фрагмобазидію, яка формує гіфу (*Vanky, Lutz, Bauer, 2008*).

***Thecaphora saponariae* (F. Rudolphi) Vanky** пошкоджує квітки гвоздики і мильнянки. Міцелій розвивається у зав'язі, а наприкінці життєвого циклу усередині квіток формуються соруси, зовні прикриті покривами оцвітини. Згідно з дослідженнями *K. Vanky, M. Lutz (2007)*, соруси гриба здуті, неправильної форми, містять світло-коричневу масу спорових клубочків. Самі спорові клубочки круглі, овальні або еліптичні, складаються з 10 – 40 золотисто-коричневих спор. Зовні уражена квітка з таким сорусом виглядає здутою, деформованою.

Підвідділ *Pucciniomycotina*

Містить 9 класів, 20 порядків, 37 родин, 8400 видів. Більшість – паразити рослин.

Клас *Microbotryomycetes*

Має 5 порядків, 7 родин, понад 210 видів (*Kirk et al., 2008*). Сюди належать гриби, які розвиваються у тичинках та гінецеї квіток (представники порядку *Microbotryales*) та численні анаморфні дріжджеподібні форми, виявлені порівняно нещодавно і внесені до порядків *Spiridioboletales* та *Leucosporidiales*. У стадії телеоморф формують соруси. Базидіоспори розвиваються на септованій базидії (*Toome, Roberson, 2012*).

Порядок *Microbotryales*

Родина *Microbotryaceae*

Гриби роду ***Microbotryum* Lev.** – облігатні паразити рослин із родини Гвоздичні (*Caryophyllaceae*). Спори поодинокі, від світлих до темних, фіолетово-коричневих; оболонка спор завжди скульптурована. Види *Microbotryum*, які розвиваються у

квітках гвоздичних, за приуроченістю до органів рослин-хазяїнів поділяються на «тичинкові» види (паразитують і формують спори у тичинках) та «гінецейні» види (розвиваються і формують спори у різних частинах гінецею) (цит. за Савченко, Гелюта, Джаган, 2011). До «тичинкових» видів відносять, зокрема, *Microbotryum saponariae* M. Lutz, Goker, Piątek, Kemler, Begerow & Oberw. та *Microbotryum lychnidisdioicae* (DC.) G. Deml & Oberw. Міцелій цих грибів розвивається у пиляках квіток мильнянки і смілки, а потім розпадається на масу спор. Уражені пиляки темно-коричневі, оскільки замість пилку містять спори грибів.

Клас Pucciniomycetes

Поєднує 5 порядків, 21 родину, понад 8000 видів. Статевий процес – сперматизація. Базидії з поперечними перегородками, багатоклітинні, виростають із товстостінної клітини – теліоспори. Теліоспори грибів цього класу мають різну будову і складаються з 2 (у представників роду *Puccinia*) – 5 – 8 (у роду *Phragmidium*) і більше клітин. Плодових тіл немає. Переважно паразити рослин, рідше – комах.

Порядок Pucciniales

Це облігатні вузькоспеціалізовані паразити папоротей, насінних трав'янистих і деревних рослин. Міцелій внутрішньотканинний, у клітини проникає гаусторіями; однорічний та багаторічний (якщо зимує в уражених органах). Гриби цього порядку характеризуються складним циклом розвитку, який містить кілька стадій, які послідовно змінюють одна одну. Важливою рисою цих грибів є також чергування в життєвому циклі кількох типів спороношень, а для чималої кількості видів – зміна рослин-господарів у процесі розвитку. Відповідно гриби, які змінюють рослин-хазяїнів, називають дводомними, а ті, які увесь цикл розвитку проводять на одній рослині – однодомними.

Повний цикл розвитку має 5 стадій; для зручності опису життєвого циклу кожна зі стадій позначається окремою цифрою римського алфавіту (рис. 4.1):

- спермогонії – 0; формуються на гаплоїдному міцелії і продукують гаплоїдні спермації. Мають уловлювальні гіфи. Останні виступають з верхівок спермогоніїв.

Формуються «+» і «-» спермогонії, і відповідно «+» і «-» спермації. Спермації розносяться вітром, дощем, комахами. Коли вони потрапляють на уловлювальні гіфи спермогонію іншого знака, то відбувається дикаріотизація, унаслідок чого розвивається дикаріотичний міцелій. Тобто спермації поведуться як чоловічі гамети, які не здатні уражувати рослини. Їхня функція – запліднення уловлювальних гіфів, що надалі призводить до формування дикаріотичного міцелію;

- еції – I; утворюються на дикаріотичному міцелії і продукують дикаріотичні еціоспори. Еціоспори, уражуючи рослину-хазяїна, проростають, даючи початок дикаріотичному міцелію;
- урединії – II з дикаріотичними урединіоспорами (літня стадія) формуються зазвичай на дикаріотичному міцелії; здатні уражувати інші рослини того ж виду;
- телії – III; утворюють двоядерні теліоспори. Формуються на тому ж дикаріотичному міцелії, що й урединії. Перед проростанням теліоспор ядра в них зливаються, і клітини теліоспор у такий спосіб стають диплоїдними. Потім відбувається мейоз з утворенням чотирьох гаплоїдних ядер та септованої базидії. Так теліоспори забезпечують формування базидій;
- базидії – IV. На базидії утворюються гаплоїдні базидіоспори різних знаків (тобто «+» і «-»). Базидіоспори уражують рослину-господаря.

Гриби, які формують у життєвому циклі усі 5 вищевказаних стадій, називають грибами з повним циклом розвитку. Деякі гриби (види роду *Gymnosporangium*) формують лише 4 стадії. Тобто це гриби з неповним циклом розвитку.

Пукциніальні гриби поширюються з рослини на рослину завдяки легким спорам, які переносяться вітром, комахами (на поверхні тіла), дощем. Деякі з них (зокрема урединіоспори) здатні поширюватися на досить далекі відстані сильними вітрами, довго не втрачаючи своєї життєздатності і, потрапивши на поверхню сприйнятливої рослини, активно проростати.

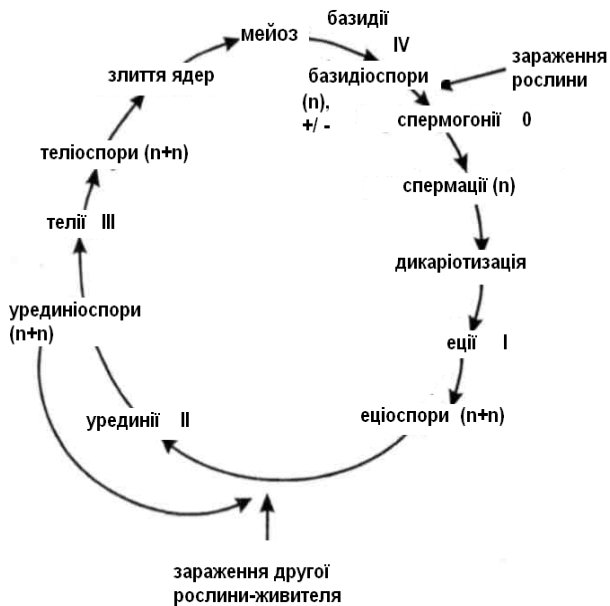


Рис. 4.1. Схема життєвого циклу дводомних грибів порядку *Rustinales* з повним циклом розвитку

Мицелій і спори грибів містять краплини олії, забарвленої в іржастий колір. Характер ураження – розвиток на різних надземних органах рослин, переважно вегетативних, пустул іржасто-бурого забарвлення з порошистим нальотом спор усередині. Пустули проривають епідерміс і виходять на поверхню органів. Деякі гриби утворюють драглисті спороншення іржастого забарвлення, спричинюють появу галів та ракових виразок.

Зовні інфекція нагадує іржу. Тому хвороби, спричинені пукциніальними грибами, називають іржею, а самі гриби – іржастими грибами.

Ураження рослин грибами цього порядку – переважно локальне. Проте відомі й системні ураження, які супроводжуються змінами зовнішнього вигляду ураженої рослини. Зокрема, збудник іржі гороху *Uromyces pisi-sativi* у стадії урединій спричинює локальне ураження листків гороху

(з'являються пустули), а еціальна стадія цього паразита на молочаї сильно деформує усю рослину.

Поділ порядку на родини базується на таких ознаках: будова теліоспор; будова еціїв; спеціалізація щодо рослин-хазяїнів; при цьому багато видів мають спеціалізовані форми (*Puccinia graminis*, *P. recondita*).

Родина Мелампсорові (*Melampsoraceae*)

Теліоспори без ніжок, зростаються боками у вигляді пласкої шкірочки або утворюють стовпчик. Переважно дводомні гриби, часто з ецидіями на голонасінних, урединію- і теліостадіями на дводольних рослинах.

***Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst.** – причина деформації гілок сосни звичайної та інших 9 видів сосен (хворобу ще називають сосновим вертуном). Це дводомний гриб із повним циклом розвитку та багаторічним міцелієм у пагонах сосни. Еціальна стадія відбувається на пагонах сосни; еції яскраво-жовті, виходять з-під кори у травні. Уражений пагін у місці паразитування міцелію згинається, бо міцелій руйнує клітини камбію і луба; проте верхівка пагона залишається неураженою і росте вверх. Тобто пагін викривлюється. Молоді дерева за сильного інфікування набувають куцоподібної форми. Урединію- і теліоспороношення формуються на листках осики і тополі білої.

Родина Пукциніастрові (*Pucciniastraceae*)

***Melampsorella cerastii* (Pers.) J. Schröt.** – збудник раку ялиці. Під впливом продуктів життєдіяльності гриба спочатку на гілках ялиці утворюються «відьмині мітли»; хвоя на них дещо вкорочена, і на нижньому її боці улітку формуються іржасті еціальні спороношення. Надалі на скелетних гілках і стовбурах розвиваються пухлини, які перетворюються на ракові виразки. Гриб дводомний із повним циклом розвитку. Урединіюстадія і теліюстадія формуються на листках роговика (*Cerastium* L.).

Родина Колеоспорові (*Coleosporiaceae*)

Дводомні й однодомні види. Теліоспори одноклітинні, зростаються боками.

Гриби роду ***Coleosporium*** (*C. tussilaginis* Lev., *C. inulae* Rabenh., *C. petasitis* Lev.) – причина пухирчастої іржі хвої сосни. Всі – дводомні паразити з повним циклом розвитку. Еціальна

стадія розвивається на хвоїнках, урединіо- й теліостадії – на рослинах із родів *Tussilago*, *Inula*, *Petasites*.

Родина Кронартієві (*Cronartiaceae*)

***Cronartium ribicola* J.C. Fisch.** – збудник пухирчастої іржі сосни веймутової (*Pinus strobus* L.), зрідка – сосни гірської (*Pinus mugo* Turra). Уражуються гілки і стовбури сосни. Гриб дводомний із повним циклом розвитку. На сосні він формує спермогоніальну та еціальну стадії, розвиваючись спочатку у хвої протягом 1 - 2,5 років, а потім переходячи у деревину, що призводить до утворення відкритої рани. Урединіо- і теліостадії формуються на листках смородини.

Родина Пукцінієві (*Pucciniaceae*)

Одно- та дводомні паразити покритонасінних рослин. Теліоспори поодинокі.

***Puccinia graminis* Pers.** – збудник стеблової іржі злаків та іржі листків барбарису. Має близько 300 фізіологічних рас. Гриб дводомний з повним циклом розвитку. Спермогоніальна і еціальна стадії утворюються на листках барбарису й інколи на його плодах, урединіостадія і теліостадія – на стеблах злаків.

Види роду *Gymnosporangium* R. Hedw. ex DC. паразитують на листках деревних рослин родини Розові та пагонах ялівцю. Зокрема, ***Gymnosporangium tremelloides* Syd.** – збудник іржі яблуні, ***G. sabinae*** – іржі груші. Гриби дводомні з неповним циклом розвитку. Їхні теліоспори розвиваються на гілках ялівцю. Ураження має хронічний характер, і тому ялівець слугує постійним джерелом інфекції для плодкових культур та господарсько-цінних дикорослих розоцвітих. У червні на верхньому боці листків деревних рослин родини Розові з'являються круглі червонувато-оранжеві плями з дрібними темними спермогоніями. Згодом на нижньому боці листків формуються еції, з яких висипаються еціоспори. Еціоспори переносяться вітром на ялівець, де відбувається подальший розвиток іржі. Потрапивши на хвою або гілочки ялівцю, еціоспори проростають, утворюючи міцелій, який проникає під кору гілок і, розростаючись, спричинює їхнє потовщення в місці ураження. Навесні (у травні) на хворих гілках з'являються теліоспороношення у вигляді темно-жовтих драглистих виростів. У теплу дощову погоду теліоспороношення

бубнявлюють, потім підсихають. На теліоспорах формуються базидії, на яких утворюються гаплоїдні базидіоспори. Останні, залежно від виду гриба, заражають грушу, яблуню, горобину, глід. Інфіковані гілки ялівцю поступово відмирають. Тобто у циклі розвитку цього гриба немає урединіостадії.

Родина Фрагмідієві (Phragmidiaceae)

Теліоспори багатоклітинні, на ніжках. Гриби – однодомні паразити покритонасінних рослин.

Види роду ***Phragmidium* Link** – збудники іржі рослин родини Розові. ***Phragmidium rubi-idaei* (DC.) P. Karst.** – причина іржі малини. Це однодомний облігатний паразит із повним циклом розвитку. Еціальна стадія розвивається на нижньому боці листків, зрідка на стеблах малини, у вигляді яскраво-жовтих пустул. У середині або наприкінці літа з нижнього боку листків утворюються пустули урединіоспороношень оранжевого кольору. Серед них ближче до осені формуються темно-бурі теліоспороношення. Уражені листки восени вкриваються суцільним темним нальотом теліоспор. Навесні наступного року теліоспори проростають базидіями з базидіоспорами. Потрапивши на молодий листок, базидіоспора розвиває на ньому міцелій, де утворюються спермогонії та еції. Розвиток іржі призводить до передчасного всихання й опадання листків і відмирання ушкоджених пагонів.

Боротьба з іржастими грибами: обприскування фунгіцидами (тріарімом, ХОМ, Абіга-Пік, бордоська рідина тощо); виведення стійких сортів; територіальна ізоляція рослин-господарів; біологічний контроль із використанням грибів-антагоністів і бактерій.

5. ХВОРОБИ, СПРИЧИНЕНІ КВІТКОВИМИ РОСЛИНАМИ

Деякі види квіткових рослин паразитують на інших рослинах-автотрофах, існуючи повністю або частково за рахунок рослини-хазяїна. Тому розрізняють квіткові рослини-паразити і рослини-напівпаразити.

Рослини-паразити отримують як органічні, так і мінеральні речовини від рослини-господаря. Через паразитний спосіб життя у рослин-паразитів редується ряд фізіологічних функцій і

відповідних органів. Вони позбавлені нормальних листків і хлорофілу. Корені не розвиваються, а замість них утворюються своєрідні присоски-гаусторії, які проникають у тканини рослини-хазяїна, і провідна система рослини-паразита з'єднується з провідною системою рослини-хазяїна через провідні пучки гаусторіїв. Відбуваються зміни у ферментному апараті – залишаються лише спеціалізовані ферменти, які дають змогу паразитувати на окремих видах рослин-господарів. У помірних широтах до рослин-паразитів належать представники родів повитиця (*Cuscuta*), вовчок (*Orobanchе*), петрів хрест (*Lathraea*).

За особливістю розташування свого тіла у тілі рослини-хазяїна, рослини-паразити поділяють на екто- і ендопаразитів. У рослин-ектопаразитів більша частина тіла перебуває поза тілом рослини-живителя, окрім гаусторій (*Cuscuta*, *Cassыtha*). У рослин-ендопаразитів майже усе тіло розміщене усередині рослини-господаря, назовні виходять лише органи розмноження. Ендопаразити відомі лише серед тропічної рослинності (види роду *Rafflesia*).

За місцем прикріплення до рослин-хазяїнів рослини-паразити і напівпаразити поділяються на стеблові (*Cuscuta*, *Viscum*) і кореневі (*Orobanchе*, *Lathraea*).

Шкідливість квіткових паразитів і напівпаразитів полягає в тому, що вони відбирають від рослини-хазяїна органічні речовини та воду з мінеральними речовинами. Це дуже порушує процеси асиміляції і дихання, сповільнює ріст рослин-господарів і навіть призводить до їхньої загибелі.

Рід **повитиця** (*Cuscuta* L.) охоплює 170 видів витких паразитних трав'янистих рослин, які є на всіх континентах. Особливо багато їх у тропіках Америки і Африки, країнах Середземномор'я і Західної Азії. Повитиці характеризуються ниткоподібними стеблами з редукованими до непомітних лусок листками. Стебла повитиць обвиваються навколо рослин-хазяїнів і присмоктуються до них з допомогою гаусторіїв. Повитиці паразитують переважно на квіткових рослинах, рідше – на хвощах, папоротях. Більшість видів – поліфаги, зокрема повитиця європейська (*Cuscuta europaea* L.). Деякі з повитиць – монофаги, наприклад повитиця льонова (*Cuscuta epilinum*

Weihe), яка паразитує тільки на льоні. Квітки повитиць дрібні, зібрані у суцвіття. Плоди – коробочки з великою кількістю дуже дрібного насіння, з допомогою якого паразит поширюється.

Насіння може зберігати схожість до 10 років, навіть пройшовши через травний тракт тварин. Воно проростає навесні, після появи трав'янистих рослин-господарів. Проросток, закріпившись за часточки ґрунту, починає вільним кінцем здійснювати обертальні рухи доти, доки не торкнеться стебла рослини-хазяїна. Далі він обвивається навколо нього і в місцях контакту утворює гаусторії, які вростають у тканини стебла. У гаусторіях формується провідна система, яка з'єднується із провідною системою стебла рослини-господаря. Якщо проросток не знайде рослини-господаря, він швидко гине. Протягом літа одна особина повитиці може поширитися на рослини, які охоплюють площу близько 20 м². Проникаючи гаусторіями у тканини уражених рослин, повитиці висмоктують із них органічні речовини і воду з мінеральними речовинами, тим самим виснажуючи рослин-господарів. Деякі види повитиць – переносники фітопатогенних вірусів. Крім того, домішки повитиці в сїні можуть спричинювати отруєння тварин. Таке сїно погано сохне і часто уражується цвілевими грибами.

У флорі України виявлено 14 видів повитиць. Із них на сїянцях деревних рослин, переходячи на них із трав'янистих рослин, паразитують повитиця хмелеподібна (*C. lupuliformis* Ktosc.), повитиця одноствпчикова (*C. monogyna* Vahl), повитиця європейська (*C. europaea* L.).

Заходи боротьби з повитицями такі: 1) суворий карантин рослин; 2) глибока осіння оранка ґрунту, оскільки насіння повитиці проростає з глибини до 8 см; 3) знищення бур'янів-господарів повитиць; 4) скошування та знищення уражених рослин разом із повитицею до початку її цвітіння; 5) контроль за саджанцями і розсадою, які надходять у розсадники; 6) обприскування вогнищ повитиці 5%-ним розчином залізного купоросу.

Рід **вовчок (*Orobanche* L.)** у світовій флорі налічує 140 видів; із них в Україні – 32 види. Серед них трапляються як суворі монофаги (*Orobanche hederiae* Duby), так і види, які поселяються на рослинах із різних родин (*Orobanche ramosa* L.). Стебло

вовчка товсте і м'ясисте, вкрите лускоподібними листками. Дрібне і легке насіння поширюється вітром і краплинами дощу. Насіння зберігає життєздатність протягом 8 – 12 років і проростає тільки під впливом речовин, які виділяються корінням рослин-господарів. Ці речовини орієнтують ріст проростка в напрямку кореня рослини-хазяїна. При дотику до кореня рослини-господаря верхівка зародкового корінця вовчка перетворюється на гаусторію й активно проникає в корінь із допомогою протеолітичних ферментів. У місці проникнення з частини проростка розвивається бульбоподібне утворення. В Україні трапляються:

- вовчок гіллястий (*Orobanche ramosa* L.) – паразитує на корінні культурних (тютюн, соняшник тощо) і деяких дикорослих рослин;
- вовчок пісковий (*O. arenaria* Borkh.) – паразитує на корінні полину;
- вовчок синюватий (*O. coerulescens* Steph.) – паразитує на корінні полину;
- вовчок соняшниковий (*O. cumana* Wallr.) – паразитує переважно на корінні соняшнику; адвентивний вид;
- вовчок білий (*O. alba* Steph.) – паразитує на корінні шавлії і чебрецю;
- вовчок субальпійський (*O. subalpina* Herb.) трапляється на субальпійських луках Карпат, паразитує на корінні шавлії;
- вовчок жовтий (*O. lutea* Baumg.) – паразитує на корінні люцерни і конюшини;
- вовчок темно-жовтий (*O. flava* C. Mart. ex F. Schultz) паразитує на корінні підбілу і кремени.

Методи боротьби з видами роду *Orobanche* такі:
1) дотримання сівозмін, строків посіву та глибини висівання насіння сільськогосподарських культур; 2) знищення вовчка у польових культурах, для чого використовують гербіциди; 3) виведення стійких до вовчка гібридів і сортів культурних рослин.

Петрів хрест лускатий (*Lathraea squamaria* L.) – багаторічна трав'яниста червонувато-білувата рослина, яка

паразитує на корінні листяних порід (ліщини, вільхи, черемхи, липи, граба, в'язових тощо). Кореневище розгалужене, 10 – 125 см завдовжки, м'ясисте, вкрите білими м'ясистими листочками. Квітконосні пагони мають кілька тонких лускоподібних листків знизу і довге однобічне суцвіття на верхівці. Плід – округла яйцеподібна коробочка, котра розкривається двома стулками. Розмножується дрібним насінням, яке поширюється вітром, дощовими краплинами, деякими тваринами. Насіння проростає у ґрунті під впливом речовин, які виділяються корінням деревних рослин. Ці речовини стимулюють проростання насіння і спрямовують ріст коріння проростків до коріння рослини-хазяїна. При контакті проростка з корінням рослини-господаря утворюється гаусторій, яким проростки прикріплюються до коріння деревної рослини; згодом формується товсте кореневище. Перші 10 – 15 років петрів хрест розвивається лише під землею; за цей час його кореневище сильно розростається, утворюючи хрестоподібні розгалуження, від яких відходять нові гаусторії, які прикріплюються до коріння деревних рослин. Лише після цього починають формуватися квітконосні пагони, які з'являються над землею рано навесні, а влітку після висипання насіння зникають.

Рослини-напівпаразити мають добре розвинені листки і пагони та здатні до фотосинтезу, проте замість типових коренів утворюють гаусторії. Від рослини-хазяїна отримують лише воду з мінеральними речовинами.

У флорі України на трав'янистих рослинах розвиваються квіткові рослини-напівпаразити: очанка (*Euphrasia*), дзвінець (*Rhinanthus*), перестріч (*Melampyrum*), шолудивник (*Pedicularis*). На деревних рослинах найчастіше оселяються ремнецвітник європейський (*Loranthus europaeus* Jacq.), арцеутобій ялівцевий (*Arceuthobium oxycedri* Bieb.) та види роду омела (*Viscum* L.).

Види роду **омела** (*Viscum* L.) закорінюються на гілках та стовбурах хвойних і листяних дерев і спричинюють всихання уражених гілок, уповільнюють приріст деревини лісових порід і урожайність плодкових культур. В Україні відомі три види роду *Viscum*: омела австрійська (*V. austriacum* Wiesb.) – паразитує на соснах і модринах; омела біла (*V. album* L.) – оселяється на різних листяних деревних рослинах; омела ялицева (*V. abietis*

(Wiesb.) Fritsch) –ушкоджує ялиці. Представники роду – вічнозелені дводомні кущі. Плоди омели поширюються птахами, переважно дроздами та омелюхами, які їх поїдають. Насінини прикріплюються до гілок за допомогою клейкої речовини – вісцину. Вони починають проростати у травні; проросток при дотику до кори формує апресорій, з якого виростає первинний гаусторій і проникає до судин ксилеми. У подальшому гаусторії у деревині активно галузяться, і в такий спосіб формується система підкоркових гаусторіїв (розміщених під корою паралельно до її поверхні) і променевих, які сягають судин ксилеми. На підкоркових гаусторіях закладаються додаткові бруньки, які дають початок новим кущам омели. Тому, якщо на дереві з’явився один кущ омели, то невдовзі з’явиться ще кілька. Вегетативний ріст омели залежить від того, на якому виді деревної рослини вона розвивається. Зокрема, швидше росте омела на породах із м’якою деревиною (Журавлев, Соколов, 1969). Збудник спричинює потовщення гілок у місці свого прикріплення та всихання уражених гілок. У рослини-господаря поступово знижується ріст, втрачається декоративність, спостерігається суховерхість.

Арцеутобій ялівцевий (*Arceuthobium oxycedri* Vieb.) виявлено у Криму, в Середній Азії і на Кавказі. Це дводомний кущ із дрібними лускоподібними зрелими листками. Плід – ягода синюватого кольору. Стиглі плоди «вибухають» і викидають насіння на відстань до 10 м. Насіння вкрите липкою речовиною (вісцином), якою воно приклеюється до кори стебел і гілок ялівцю. Паразитуючи на стовбурах і гілках ялівцю, призводить до всихання окремих гілок уражених рослин.

Ремнецітник європейський (*Loranthus europaeus* Jacq.) – дводомний листопадний багаторічний кущ із дихотомічно розгалуженими пагонами. Плоди – жовтуваті ягоди, розміщені двоядно. Насіння вкрите клейкою речовиною, яка сприяє його прикріпленню до кори дерева. Плоди поширюються птахами. Цей напівпаразит розвивається на гілках дуба, рідше – каштана посівного і спричинює всихання уражених гілок, суховерхість та зниження росту рослини-хазяїна.

6. МЕТОДИ ЗАХИСТУ РОСЛИН ВІД ХВОРОБ

Розрізняють наступні методи захисту рослин:

1. Селекційні – виведення стійких до хвороб сортів, заготівля живців тільки зі здорових маточників, заходи для отримання здорового насіння.

2. Агротехнічні – прийоми вирощування рослин, які посилюють їхню стійкість до захворювань і створюють несприятливі умови для збудника захворювання. Це підживлення, дотримання сівозмін, оптимальних строків посіву і глибини загортання насіння, режиму вологості, строків збирання врожаю; просторова ізоляція між однією і тією ж культурою різного віку, підготовка ґрунту, відбір здорового насінневого матеріалу.

3. Хімічні – застосування пестицидів хімічного синтезу, здатних викликати загибель шкідливих організмів або порушення їхнього розвитку. Фунгіциди використовують проти мікозів, бактерициди – проти бактеріозів. Фунгіциди за характером дії поділяють на контактні (неорганічні препарати сірки, міді, котрі діють на призвідника хвороби при безпосередньому контакті) та системні (проникають у тканини та судинну систему рослин і рухаються по ній (фундазол, ридоміл, вітавакс, байтан)).

4. Біологічні – використання живих організмів або продуктів їхньої життєдіяльності для зменшення шкідливості паразитних організмів. Варіанти: застосування організмів-антагоністів (ґрунтовий гриб *Trichoderma lignorum* є антагоністом для *Verticillium dahliae*, *Ustilago maydis*, *Fusarium sp.*, *Rhizoctonia sp.*, *Sclerotinia sclerotiorum*), антибіотиків (стрептоміцину, ауреоміцину, окситетрацикліну), біопрепаратів і паразитів другого порядку (гіперпаразитів: *Eudarluca caricis* – вторинний паразит на *Puccinia triticina*, *Puccinia ribesii-caricis*, *Cronartium ribicola*).

Біопрепарати для боротьби з бактеріальними і грибними хворобами рослин – це Гаупсин БТ, Мікосан-В, Триходермін БТ, Планриз, Пентафаг-С, Фітодоктор, Фітоспорин-М.

5. Фізико-механічні методи поєднують застосування термічного знезараження насінневого і садивного матеріалу та безпосереднє знищення шкідливих об'єктів через їх збір.

6. Карантинні методи – система державних заходів, які запобігають ввезенню і поширенню найнебезпечніших хвороб, шкідників і бур'янів. Розрізняють внутрішній і зовнішній карантин.

Карантинний об'єкт – це шкідник, збудник хвороби рослин чи бур'ян, якого немає або він обмежено поширений на території певної країни, але може завдати значної шкоди рослинам чи рослинній продукції на її території.

Кожна країна, котра завозить або вивозить рослинну продукцію, спеціальними законодавчими актами затверджує списки організмів, на які поширюються карантинні заходи.

Об'єкти внутрішнього карантину для України – рак картоплі (збудник – *Synchytrium endobioticum*), віспа («шарка») слив (*Plum pox potyvirus*), бактеріальний опік плодів дерев (*Erwinia amylovora*), картопляна нематода золотиста (*Globodera rostochiensis*), ризоманія буряка (*Beet necrotic yellow vein virus*), бактеріальний рак кори (*Pseudomonas syringae*).

Серед об'єктів зовнішнього карантину – диплодіоз кукурудзи (*Diplodia maydis*, *D. macrospora*), бактеріальний опік плодів дерев (*Erwinia amylovora*), розеткова мозаїка персика (*Peach rosette mosaic nepovirus*), картопляна нематода бліда (*Globodera pallida*), індійська сажка пшениці (*Neovossia indica*).

ПЕРЕЛІК ЗАВДАНЬ І ЗАПИТАНЬ

1. Охарактеризуйте історичні аспекти розвитку фітопатології як науки.
2. Опишіть методи діагностики хвороб рослин.
3. Сформулюйте поняття про епіфітотії та дайте їхню класифікацію. Які способи прогнозування епіфітотій?
4. Які анатомічні зміни відбуваються у рослинному організмі, ураженому патогеном? Охарактеризуйте їх.
5. Опишіть етапи інфекційного процесу в рослинному організмі.
6. Що таке імунітет рослин до інфекційних хвороб? Назвіть види імунітету рослин.
7. Які принципи беруть до уваги при класифікації хвороб рослин? Наведіть класифікації рослинних хвороб з урахуванням різних ознак.
8. Охарактеризуйте типи хвороб рослин; укажіть причини їх виникнення.
9. Що таке паразитизм? Яка є класифікація паразитів? Наведіть приклади облігатних і факультативних паразитів рослин і спричинені ними хвороби.
10. Наведіть і охарактеризуйте вірусні хвороби рослин.
11. Висвітліть питання про фітоплазми як збудники рослинних хвороб. Конкретизуйте хвороби рослин, спричинені фітоплазмами.
12. Вкажіть бактерії як збудники рослинних хвороб. Класифікуйте типи бактеріозів.
13. Проаналізуйте хвороби рослин, зумовлені грибами відділу *Chytridiomycota*. Наведіть збудників хвороб.
14. Опишіть хвороби рослин, викликані грибами відділу *Micoromycota*. Назвіть збудників цих хвороб.
15. Охарактеризуйте хвороби рослин, спричинені представниками відділу *Oomycota*.
16. Укажіть хвороби рослин, уражених грибами порядку *Peronosporales*. Наведіть збудників цих хвороб, їх систематичне положення.
17. Охарактеризуйте хвороби рослин, спричинені грибами класу *Taphrinomycetes*. Наведіть збудників указаних хвороб, їх систематичне положення.

18. Конкретизуйте хвороби рослин, уражених грибами порядку *Erysiphales*; вкажіть відповідних збудників.
19. Проаналізуйте хвороби рослин, спричинені грибами порядку *Rhizomatales*. Які збудники указаних хвороб?
20. Охарактеризуйте хвороби рослин, спричинені грибами порядку *Helotiales*. З'ясуйте збудників цих хвороб.
21. Опишіть хвороби рослин, пошкоджених грибами порядку *Hypocreales*; визначте відповідних збудників.
22. Які особливості грибів порядку *Glomerellales* (*Sordariomycetes*) як фітопатогенних збудників? Назвіть методи боротьби з ними.
23. Розкрийте тему «Домові гриби: особливості біології, розвитку. Методи боротьби з домовими грибами».
24. Опишіть гриби класу *Exobasidiomycetes* як збудників хвороб рослин.
25. Укажіть хвороби рослин, уражених грибами порядку *Ustilaginales* (*Ustilaginomycetes*).
26. Дайте характеристику хворобам рослин, спричиненим грибами порядку *Urocystidales* (*Ustilaginomycetes*).
27. Охарактеризуйте хвороби рослин, спричинені грибами класу *Pucciniomycetes*. Зауважте відповідних збудників.
28. Опишіть особливості біології та розвитку грибів порядку *Pucciniales* як облигатних паразитів рослин.
29. Які симптоми і збудники ракових хвороб рослин?
30. Розкрийте тему «Хвороби хвої: шютте, іржа, некрози. Ознаки, збудники, методи боротьби».
31. Висвітліть питання «Хвороби листків деревних рослин: наліт, іржа. Симптоми, збудники, методи боротьби».
32. Гриби, які спричинюють кореневі гнилі деревних рослин.
33. Опишіть гриби – збудники стовбурових гнилей хвойних деревних рослин.
34. Які гриби – збудники стовбурових гнилей листяних деревних рослин?
35. Класифікуйте методи захисту рослин від хвороб.
36. Вкажіть квіткові рослини-паразити і напівпаразити. Які особливості їхнього розвитку та у чому їхня шкідливість?

РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА

1. Анисимов Б.В., Белов Г.Л., Варинцев Ю.А. Защита картофеля от болезней, вредителей и сорняков. М.: Картофелевод, 2009. 272 с.
2. Бактериальные болезни растений / под ред. М.В. Горленко. М.: Колос, 1981. 287 с.
3. Бойко А.Л. Экология вирусов растений: учебное. пособ. К.: Вища школа, 1990. 164 с.
4. Болезни сельскохозяйственных культур: в 3 т. / под. ред. В.Ф. Пересыпкина. Т. 2. Болезни технических культур и картофеля. К.: Урожай, 1990. 246 с.
5. Болезни сельскохозяйственных культур: в 3 т. / под. ред. В.Ф. Пересыпкина. Т. 3. Болезни овощных и плодовых культур. К.: Урожай, 1991. 206 с.
6. Власов Ю.И. Вирусные и микоплазменные болезни растений. М.: Колос, 1992. 208 с.
7. Гамалія В. М. Становлення і розвиток бактеріальної фітопатології в Україні (кінець XIX – XX століття): Автореф. дис. ... доктора історичних наук. К.: Центр досліджень науково-технічного потенціалу та історії науки імені Г. М. Доброва НАН України, 2010. 43 с.
8. Гамалія В.М. Розвиток досліджень бактеріальних хвороб рослин в Україні у 20-30-х рр. XX ст. *Історія української науки на межі тисячоліть*. К., 2006. Вип. 23. С. 50 – 55.
9. Гамалія В.М. Розвиток науки про хвороби рослин в Україні на початку XX ст. *Історія української науки на межі тисячоліть*. К., 2006. Вип. 25. С. 86 – 96.
10. Гамалія В.М. Становлення і розвиток мікології та фітопатології у країнах Західної Європи (XVIII – XIX ст.). *Історія української науки на межі тисячоліть*. К., 2008. Вип. 34. С. 42 – 50.
11. Гамалія В.М. Центри з вивчення бактеріозів рослин в Україні (перша чверть XX ст.) *Вісник Дніпропетровського університету*. 2006. № 5, вип. 13. С. 47 – 51.
12. Гамалія В.М. Шляхи розвитку фітопатології в Україні у дзеркалі історіографії (XIX – початок XX ст.). *Вісник*

- Дніпропетровського університету. Серія «Історія і філософія науки і техніки». 2011. Вип. 19. С. 85 – 93.*
13. Гелюта В.П. Флора грибов Украины. Мучнисторосяные грибы. К.: Наук. думка, 1989. 256 с.
 14. Гелюта В.П., Войтюк С.О. Види роду *Leveillula* G. Arnaud (*Erysiphales*): поширення в Україні та ключ для їх визначення. *Чорном. ботан. журн.* 2005. Т. 1, № 1. С. 105 – 116.
 15. Гиббс А., Харрисон Б. Основы вирусологии растений. М.: Мир, 1978. 430 с.
 16. Головин П.Н. и др. Практикум по общей фитопатологии / П.Н. Головин, М.В. Арсеньева, А.Т. Тропова, З.И. Шестиперова. СПб: Лань, 2002. 288 с.
 17. Дьяков Ю.Т., Дементьева М.И., Семенкова И.Г. Общая и сельскохозяйственная фитопатология. М.: Колос, 1984. 445 с.
 18. Кастальева Т.В. и др. О разнообразии фитоплазмозов сельскохозяйственных культур в России: патогены и их переносчики / Т.В. Кастальева, Д.З. Богоутдинов, К.Д. Боттнер-Паркер, Н.В. Гирсова, И.-М. Ли. *Сельскохозяйственная биология.* 2016. Т. 51, № 3. С. 367 – 375.
 19. Леонтьев Д.В., Акулов О. Ю. Загальна мікологія: підручник для вищих навч.закл. – Харків: Основа, 2007. 228 с.
 20. МСФМ. Диагностические протоколы для регулируемых вредных организмов. ДП 12. Фитоплазмы. Режим доступа:
https://www.ippc.int/static/media/files/publication/ru/2018/02/DP_12_2016_Ru_2018-01-19_RevLRG.pdf
 21. Ониськів М.І., Кайдик О.Ю. 30-річні результати вивчення проблеми захисту від кореневої губки культур сосни звичайної у Поліссі *Лісівництво і агролісомеліорація.* Харків: УкрНДІЛГА, 2008. Вип. 114. С. 201 – 206.
 22. Пересыпкин В. Ф. Сельскохозяйственная фитопатология. М.: Колос, 1982. 512 с.

23. Рослини-паразити та напівпаразити (атлас-довідник) / уклад.: В. В. Буджак, С. Г. Літвіненко. Чернівці: Чернівецький національний університет, 2014. 32 с.
24. Савченко К.Г., Гелюта В.П., Джаган В.В. Нові знахідки рідкісного сажкового гриба *Microbotryum holostei* (De Vary) Vanky (*Microbotryomycetes*) в Україні. *Укр. ботан. журнал*. 2011. Т. 68, № 1. С. 122 – 126.
25. Семенкова И.Г., Соколова Э.С. Фитопатология: учеб. пособ. для вузов. М.: Изд. центр «Академия». 2003. 480 с.
26. Скольський І.М. Голландська хвороба в'язових: поширення, етапи розвитку, перспективи та передумови затухання. *Науковий вісник НЛТУ України: зб. наук.-техн. праць*. Львів: НЛТУ України. 2009. Вип. 19.1. С. 33 – 37.
27. Станчева Й. Атлас болезней сельскохозяйственных культур: в 5 тт. София, 2002 – 2005.
28. Цилюрик А.В., Шевченко С.В. Лесная фитопатология. Практикум. К.: Вища школа, 1983. 176 с.
29. Чикин Ю.А. Общая фитопатология: учеб. пособие. Томск, 2001. 170 с.
30. Шевченко С.В., Цилюрик А.В. Лесная фитопатология К.: Вища школа, 1986. 384 с.
31. Хвороби листяних деревних рослин (атлас-довідник) / уклад.: В. В. Буджак, С. Г. Літвіненко. Чернівці: Чернівецький національний університет, 2014. 40 с.
32. Хвороби плодових культур: атлас-довідник / уклад.: В. В. Буджак, С. Г. Літвіненко. Чернівці: Чернівецький національний університет, 2015. 32 с.
33. Хвороби хвойних рослин (атлас-довідник) / уклад.: В. В. Буджак, С. Г. Літвіненко. Чернівці: Чернівецький національний університет, 2014. 40 с.
34. Хвороби зернових культур: атлас-довідник / уклад.: В. В. Буджак, С. Г. Літвіненко. Чернівці: Чернівецький національний університет, 2014. 32 с.
35. Юсипович Ю.М. та ін. Діагностика кореневої губки (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. S. Str.) методом полімеразно-ланцюгової реакції / Ю.М. Юсипович,

- В.А.Ковальова, Р.Т. Гут. *Науковий вісник НЛТУ України*. 2012. Вип. 22.6. С. 43 – 49.
36. Agrios G. N. Plant pathology. Elsevier Academic Press, 2005. 919 p.
 37. Bai, X., Zhang, J., Ewing, A., Miller, S.A., Jancso Radek, A., Shevchenko, D.V., Tsukerman, K., Walunas, T., Lapidus, A., Campbell, J.W. & Hogenhout, S.A. Living with genome instability: The adaptation of phytoplasmas to diverse environments of their insect and plant hosts. *Journal of Bacteriology*, 2006. 188: 3682–3696.
 38. Davis, R.E., Jomantiene, R. & Zhao, Y. Lineage-specific decay of folate biosynthesis genes suggests ongoing host adaptation in phytoplasmas. *DNA Cell Biology*, 2005. 24: 832–840.
 39. Davis, R.E. & Sinclair, W.A. Phytoplasma identity and disease etiology. *Phytopathology*, 1998. 88: 1372–1376.
 40. Firrao, G., Garcia-Chapa, M. & Marzachi, C. Phytoplasmas: Genetics, diagnosis and relationships with the plant and insect host. *Frontiers in Bioscience*, 2007. 12: 1353–1375.
 41. Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. Dictionary of the Fungi. 10-th ed. [Електронний ресурс]. Wallingford: CABI, 2008. Режим доступу: <http://www.cabi.org>
 42. Marcone, C., Neimark, H., Ragozzino, A., Lauer, U. & Seemüller, E. Chromosome sizes of phytoplasmas comparing major phylogenetic groups and subgroups. *Phytopathology*, 1999. 89: 805–810.
 43. Seemüller, E., Garnier, M. & Schneider, B. Mycoplasmas of plants and insects. In S. Razin & R. Herrmann, eds. *Molecular biology and pathogenicity of mycoplasmas*, 2002. P. 91–115. New York, NY, Kluwer Academic Publishers/Plenum Publishers. 572 p.
 44. Toome M. Higher-level classification in Microbotryomycetes / M. Toome, R.W. Roberson. *Mycologia*. 2012. DOI: 10.3852/12-251
 45. Vanky K. Revision of some Thecaphora species (Ustilaginomycotina) on Caryophyllaceae / K. Vanky, M. Lutz. *Mycological Research*. 2007. III (10). P. 1207-1219.

DOI: 10.1016/j.mycres.2007.06.007

46. Vanky K. About the genus *Thecaphora* (Glomosporiaceae) and its new synonyms / K. Vanky, M. Lutz, R. Bauer. *Mycol. Progress.* 2008. 7. P. 31-39. DOI: 10.1007/s11557-007-0550-0
47. COST Action FA0807 Integrated Management of Phytoplasma Epidemics in Different Crop Systems (<http://www.costphytoplasma.ipwgnet.org/>)
48. Phytoplasma Resource Center (<https://plantpathology.ba.ars.usda.gov/phytoplasma.html>).
49. <http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>

Навчальне видання

Укладачі: **Світлана Григорівна Літвіненко,
Василь Васильович Буджак**

ФІТОПАТОЛОГІЯ

Конспект лекцій

Видання 2-ге видання, виправлене і доповнене

Літературний редактор Ряднова В.П.

Відповідальний за випуск Чорней І.І.