

2. БІОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ РОСЛИННИХ УГРУПОВАНЬ



Forestry Academy of Sciences
of Ukraine

Наукові праці Лісівничої академії наук України
Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine

<http://fasu.nltu.edu.ua>
<https://doi.org/10.15421/411804>
Article received 2018.02.18
Article accepted 2018.05.31

ISSN 1991-606X print
ISSN 2616-5015 online
@ ✉ Correspondence author
Anatoliy Goychuk
ogoychuk@gmail.com

Str. General Rodimtsev, 19, Kyiv, 03041, Ukraine

УДК 630*443:582.931.4

Туберкульоз ясена звичайного у Західному Поділлі України: етиологія, симптоматика, патогенез

А. Ф. Гойчук¹, В.Ф. Дрозда², І. М. Кульбанська³

Наведено результати досліджень патологічних змін вегетативних і генеративних органів ясена звичайного під дією патогенної міко- та мікробіоти, зокрема фітопатогенних бактерій, а також шкочодочинної ентомофауни. Показано, що в Україні епіфітотійним захворюванням ясена звичайного є туберкульоз. Збудник хвороби – фітопатогенна бактерія *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (Smith 1908) Young et al. 1978 – уражує як стовбури, гілки та пагони, так і суцвіття ясена звичайного. Удосконалено методи діагностики бактеріальних хвороб ясена звичайного. Зокрема, виділено п'ять етапів (фаз) розвитку туберкульозу ясена («парша», «поширення», «власне туберкульоз», «деформація генеративних органів», «вади деревини») та наведено основні симптоматичні характеристики уражень, що дозволяє вчасно розпізнати уражене дерево для кожної вікової групи насаджень. Описано ряд збудників мікофітозів та представників шкочодочинної ентомофауни, що внаслідок своєї діяльності суттєво послаблюють ріст, розвиток та знижують якісні характеристики деревини ясена звичайного. Показано, що патологія ясена звичайного – явище багатогранне з взаємопов'язаними процесами інфекційного та неінфекційного характеру, що необхідно враховувати при симптоматиці і діагностиці захворювань під час проведення заходів з підвищення біостійкості насаджень у системній єдності складників лісового біоценозу. Акцентовується увага на перспективності та доцільності використання антагоністичних властивостей мікроорганізмів і біопрепаратів на їхній основі для профілактики і захисту ясеневих насаджень від збудників бактеріозів.

Ключові слова: патогенна міко- та мікробіота; інфекційна патологія; шкочодлива ентомофауна; симптоми хвороб; системна взаємодія; патогенність; антагонізм; поширеність хвороби; шкочодочинність хвороби.

¹ Гойчук Анатолій Федорович – академік Лісівничої академії наук України, доктор сільськогосподарських наук, професор кафедри біології лісу та мисливствознавства. Національний університет біоресурсів і природокористування України, вул. генерала Родітцева, 19, м. Київ, 03041, Україна. Тел.: +38-050-930-04-46. E-mail: ogoychuk@gmail.com

² Дрозда Валентин Федорович – доктор сільськогосподарських наук, професор, завідувач відділу біорізноманіття та сталого розвитку. Українська лабораторія якості і безпеки продукції АПК, вул. Машинобудівників, 7, с.м.т. Чабани, Києво-Святошинський р-н, 08162, Україна. Тел.: +38-044-526-45-04. E-mail: biomethod@quality.ua

³ Кульбанська Іванна Миколаївна – кандидат біологічних наук, старший викладач кафедри біології лісу та мисливствознавства. Національний університет біоресурсів і природокористування України, вул. генерала Родітцева, 19, м. Київ, 03041, Україна. Тел.: +38-050-781-97-10. E-mail: i_kulbanska@ukr.net

Вступ. Останнім часом особливе занепокоєння викликає періодичне масове всихання багатьох видів лісових деревних рослин, зокрема сосни звичайної, ялини європейської, берези повислої, ясена звичайного, граба звичайного тощо, як в Україні, так і в інших країнах, яке виявляє динамічний характер і має тенденцію до зростання. Етіологію пов'язують з комплексом негативних взаємодіючих абіотичних і біотичних чинників (гідротермічний стрес, патогенні мікроорганізми, шкодочинні комахи). Поза увагою в глибокій патології лісових порід залишилися фітопатогенні бактерії, які, як показують дослідження, мають високу енергію розмноження та здатні проникати в рослину як із зовні (за допомогою біологічних і механічних переносників), так і спричиняти патологічний процес як вітальні облігати (Gvozdyak et al., 2011, Shvets, 2016, Goychuk & Kulbanska 2015, Fedorov, Kovbasa, & Yarmolovich, 2007).

Патологія ясена звичайного – явище багатогранне, в якому системно взаємопов'язані процеси інфекційного і неінфекційного характеру, що суттєво ускладнює діагностику її першопричин. Варто розмежовувати етіологію і патогенез цього негативно явища, тобто не змішувати чинники, які призводять до послаблення ясена звичайного (каталізуючі хворобу чинники) і чинники, які спричиняють епіфитотійне його відмирання.

Наразі патогенна міко- та мікробіота ясена звичайного охоплює широкий діапазон хвороб, зокрема і ті, збудники яких системно уражують як вегетативні, так і генеративні органи цієї цінної лісової деревної рослини. До таких збудників патології *F. excelsior* відноситься фітопатогенна бактерія – полібіотроф *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (Smith 1908) Young et al. 1978 та асоційовані з нею в патологічному процесі різні систематичні та функціональні групи міко- та мікроорганізмів (Kulbanska, 2015).

Зважаючи на лісівничу, екологічну та господарську цінність деревостанів ясена звичайного та враховуючи інтенсивне погіршення його фітосанітарного стану, комплексне дослідження патогенної міко- та мікробіоти і шкодочинної ентомофауни у поєднанні з метеорологічними чинниками є особливо актуальним.

Об'єкти і методика дослідження. *Об'єкт дослідження* – ясен звичайний як цінна супутня лісова деревна рослина в дубових насадженнях Західного Поділля України.

Предмет дослідження – бактеріальна патологія (туберкульоз) ясена звичайного у лісових насадженнях Західного Поділля України.

Мета роботи – дослідити особливості етіології, симптоматики та патогенезу туберкульозу ясена звичайного у деревостанах Західного Поділля України з обґрунтуванням біологічних методів боротьби з хворобою, зокрема з використанням антагоністичних властивостей міко- і мікроорганізмів та біопрепаратів на їхній основі.

Загальна схема досліджень патології ясена охоплювала наступні етапи: рекогносцирувальні та детальні лісопатологічні обстеження із закладанням

24 тимчасових пробних площ та зрізуванням 17 модельних дерев за загальноприйнятими лісівничо-таксаційними та фітопатологічними методами (Bylai, 1982, Beltiukova et al., 1968); відбір уражених органів і тканин (понад 240 зразків для міко- та мікробіологічних досліджень); ізоляція міко- і мікроорганізмів у чисту культуру; перевірка патогенних властивостей виділених ізолятів та їх ідентифікація; дослідження антагоністичних взаємовідносин у системі «бактерія-бактерія», «бактерія-мікроміцет» як можливих чинників індукції дему-таційних процесів у лісовий біоценоз. Окрім того, досліджували вплив метеорологічних чинників, як каталізаторів патології ясена звичайного, та шкодочинну ентомофауну в контексті трофічних зв'язків між комахами і фітопатогенними мікроорганізмами та як вектора в поширенні бактеріозів.

Для визначення видового складу патогенної міко- та мікробіоти вегетативних і генеративних органів ясена звичайного було здійснено мікробіологічний та фітопатологічний аналіз зразків у дослідній лабораторії Інституту мікробіології та вірусології ім. Д. К. Заболотного НАН України.

Результати та обговорення. Будь-якому патологічному процесу передують підготовча стадія (каталізуюча, яка підсилює патологічну дію збудників хвороб), наявність сприйнятливих для патогена рослин, висока агресивність популяції збудника, сприятливі для ураження і розвитку хвороби умови. Каталізуючі чинники патології ясена звичайного пов'язані з несприятливими метеорологічними чинниками, зокрема з гідротермічним стресом, обумовленим глобальними змінами клімату.

Користуючись основними показниками погодних умов регіону дослідження, зокрема середньорічної температури повітря (мінімальне, максимальне та середнє значення) та даними щодо опадів (сума опадів і кількість днів з опадами), отриманих з офіційного архіву погоди (Weather archive), ми намагалися встановити залежність (циклічність), яка прослідковується через певний проміжок часу (10 років), поширеності захворювання (туберкульозу ясена) від температури повітря та середньої суми річних опадів (рис. 1).

Встановлено, що за останні роки середні значення температури повітря змінювалися в межах 7,4 °C-10,0 °C. Її відхилення з року в рік суттєво не відрізнялися, тому малоімовірний вплив температури на динаміку поширення осередків туберкульозу *F. excelsior*. Щодо середньорічної кількості опадів, то найбільшого поширення за площею захворювання набуло саме в роки з аномально малою для цього регіону сумою річних опадів (2004, 2011 та 2015 рр.), тобто тоді, коли індекс вологозабезпеченості був найнижчим – 2,2, 1,9 та 2,4 відповідно.

Таким чином, ми припускаємо, і це підтверджується дослідженнями інших авторів (Cherpakov, 2012, Sheluho & Sidorov, 2008), що саме несприятливі метеорологічні чинники є першопричиною (підґрунтям) негативних патологічних змін, які відбуваються у насадженнях за участю ясена зви-

чайного. Адаже ослаблені негативним впливом метеорологічних чинників насаджень є сприйнятливішими, насамперед, до інфекційного ураження, зокрема – бактеріального. Згодом, а іноді одночасно з ослабленням, дерева також уражуються збудниками мікозів, що остаточно послаблює їхній імунітет і призводить до виникнення епіфітотій. Зниження рівня фізіологічної активності уражених дерев сприяє заселенню їх представниками шкодочинної ентомофауни, які пошкоджують насіння,

листки та стовбури дерева і є основними важелями післядії – масового відпаду та всихання ясеневих насаджень. Отримані нами дані підтверджують так звану поліфакторну теорію в патології і всиханні лісу (Losytskyi, 1975).

Основною причиною погіршення фітосанітарного стану насаджень за участю ясеня звичайного у регіоні дослідження є стрімкий розвиток і поширення туберкульозу (збудник – *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*).

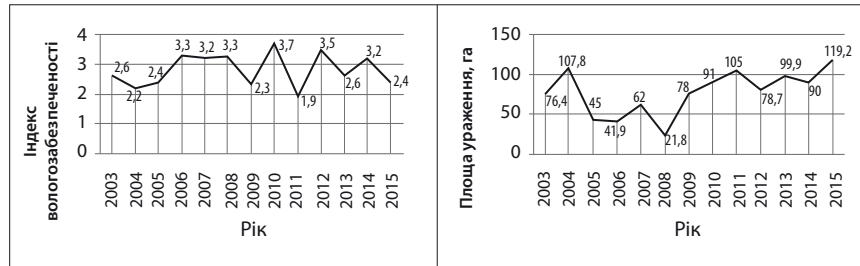


Рис. 1. Вологозабезпеченість (зліва) та поширеність туберкульозу ясеня звичайного (справа) у насадженнях Західного Поділля України

Аналізуючи механізм патогенезу туберкульозу ясеня звичайного у поєднанні з симптоматикою захворювання, нами виділено п'ять основних етапів (фаз) розвитку згаданого бактеріозу, що дозволяє вчасно діагностувати уражене дерево на будь-яких етапах хвороби з подальшим застосуванням захисних заходів (рис. 2).

Зокрема, первинні симптоми («парша») з'являються на пагонах і стовбурах з гладенькою (первинною) сірувато-зеленою кіркою та характеризуються незначним локальним здуттям верхнього шару клітин, появою мікротріщин та невеликих еліпсоподібних м'яких пухлин, заповнених сірою липкою бактеріальною масою без запаху. З часом відбувається утворення нових осередків ураження («поширення») по довжині та периметру стовбура (пагона) ясеня звичайного. Нові осередки туберкульозу можуть з'являтися в різних місцях дерева без певної залежності та послідовності. При «власне туберкульозі» утворюються типові туберкульозні формування з подальшим збільшенням їхніх розмірів як по довжині, так і по периметру стовбура (пагона). Відбувається деформація ураженого орга-

на. Ураження генеративних органів – «деформація генеративних органів» може з'являтися на деревах як із симптомами туберкульозу, так і на зовнішньо здорових, що певною мірою підтверджує системність (дифузність) патології. Уражені *P. syringae* pv. *savastanoi* квітки зазвичай не утворюють однокрилаток, а скупчуються навколо нерозвиненої (не відкритої) верхівкової бруньки і формують дрібні (діаметром 1-2 мм) спочатку світло-рожеві, фіолетові, а згодом – темно-коричневі туберкульозні скупчення досить великих розмірів (до 1,0-1,5 см). Сумарно осередки ураження суцвіть можуть сягати 10 см і більше в діаметрі та віддалено нагадують грона винограду і залишаються на дереві до весни (літа) наступного року. Наразі в літературі деформацію генеративних органів ясеня пов'язують з *Aceria fraxinivora* (Redfern et al., 2011). Проте симптоматика виявленої нами бактеріальної патології однокрилаток *F. excelsior*, особливо на початкових стадіях, має свої особливості. Подальший патогенез не виключає участі комах у цьому процесі. Це тим більш вірогідно, що комахи є векторами у поширенні інфекції.

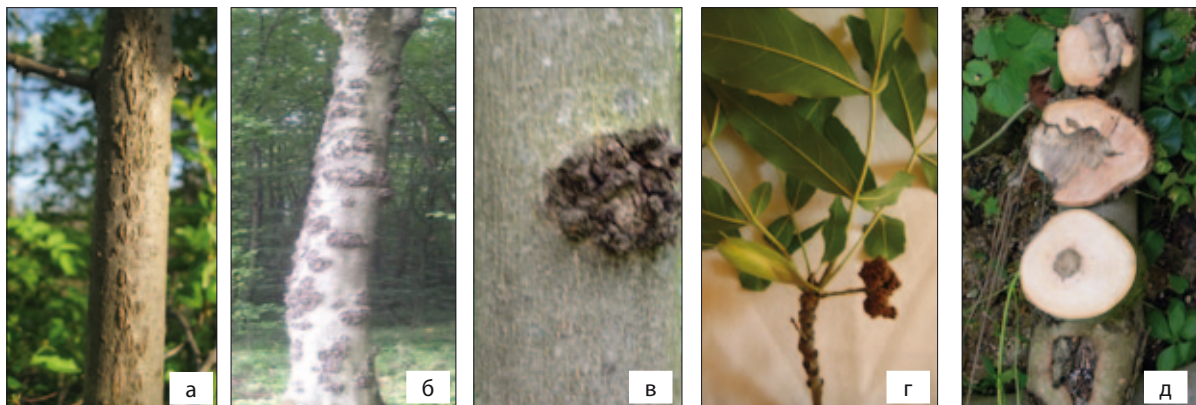


Рис. 2. Етапи туберкульозу ясеня звичайного: а – «парша», б – «поширення», в – «власне туберкульоз», г – «деформація генеративних органів», д – «вади деревини»

«Вади деревини» утворюються на різних етапах розвитку хвороби і характеризуються утворенням у деревині більших чи менших порожнин, каверн, раковин, іноді гнилих ділянок тощо, часто заповнених темною бактеріальною масою (Kulbanska, 2015). Іноді в місцях туберкульозних утворень, зважаючи на мікротріщини з оголенням деревини та на вищу антагоністичну активність мікроміцетів за відношенням до фітопатогенних бактерій, у патології беруть участь збудники виразкових захворювань, зокрема *Nectria galligena* (анаморфа – *Cylindrocarpon heteronema*) та *Endoxylina stellulata* (анаморфа – *Libertella fraxini*) – збудники звичайного (східчастого) раку листяних деревних рослин, насамперед – *F. excelsior*. У подальшому формується комплекс деревозабарвлюючих, а згодом і дереворуйнівних грибів, зокрема з відділу *Basidiomycota*: *Tyromyces fissilis*, *Spongipellis spumeus*, *Fomitopsis cytisina*, *Inonotus hispidus*, *Phellinus conchatus*, *Ph. torulosus*, *Polyporus varius*, *Funalia gallica* тощо.

Дослідженнями встановлена пряма залежність поширеності туберкульозу ясена звичайного від його частки у насадженнях різних вікових груп. Зі зменшенням частки ясена у складі деревостану відбувається зниження кількості уражених *P. syringae* pv. *savastanoi* дерев. Так, у чистих ясеневих деревостанах свіжих дібров поширеність туберкульозу була найбільшою для всіх вікових груп: молодняки – 79,3%, середньовікові – 47,8%, пристигаючі деревостани – 42,3%. У молодняках, середньовікових і пристигаючих насадженнях з 6–9 одиницями ясена звичайного у складі середньозважена поширеність хвороби складала відповідно 41,6; 33,6 та 30,7%, що в 1,4–2 рази менше, ніж у чистих деревостанах. За частки ясена в насадженні у межах 3–5 одиниць поширеність хвороби у молодняках, середньовікових та пристигаючих насадженнях становила 24,2; 20,5 та 15,8% відповідно. При цьому у насадженнях з часткою ясена звичайного в межах ценотичного оптимуму в складі нами виявлено у молодняках, середньовікових та пристигаючих насадженнях 17,6, 14,8 та 9,7% уражених збудником туберкульозу дерев, що в 4,5; 3,2 та в 4,3 рази менше, ніж у чистих деревостанах відповідних вікових груп.

Отримані дані вказують на те, що частка ясена звичайного в насадженнях у межах ценотичного оптимуму (25–30%) впродовж усього періоду вирощування деревостанів є одним із вагомих чинників індукції демутаційних процесів у лісові біоценози та сприяє формуванню високопродуктивних, біологічно стійких дубово-ясеневих насаджень як з точки зору активізації метаболічних процесів, так і підвищення стійкості до збудників інфекційних хвороб, зокрема туберкульозу ясена. Щодо зменшення поширеності хвороби у насадженнях старших вікових груп (середньовікових, пристигаючих) порівняно з молодняками, то це зазвичай пов'язано безпосередньо з господарською діяльністю (Goychuk & Kulbanska 2015). Окрім того, певна кількість уражених дерев (у молодняках – більша, у

середньовікових і пристигаючих – менша) відмирає природним шляхом.

Паростеві насадження ясена звичайного характеризуються зниженою стійкістю до збудника туберкульозу. Як у регіоні досліджень, так і загалом в ареалі ясена, у тому числі і в Україні, туберкульоз досяг епіфітотії на паростевих рослинах, особливо молодого віку.

З урахуванням патогенезу *P. syringae* pv. *savastanoi* нами виділено три категорії ураження стовбура: суцільне, локальне та поодинокі. Зменшення кількості уражених дерев ясена звичайного з віком (у 2–5 (7)-річних деревостанах виявлено 80,7% інфікованих туберкульозом рослин, у 15–20-річному віці – 67,6%, у 30–35-річних деревостанах – 50,5%, у 45–50-річному віці – 28,1%, у 60–70-річному віці – у межах 20%) ми пов'язуємо з вищезгаданими чинниками.

Проте йдеться не про затухання патологічного процесу з віком (адже уражена *P. syringae* pv. *savastanoi* рослина самостійно не звільняється від інфекції), а про відмирання (нехай і незначне) окремих екземплярів та про видалення хворих дерев під час доглядових рубань. Варто зазначити, що уражені рослини у будь-якому віці мають приховані фаути у деревині (почорніння, тріщини, гнилі ділянки зі значним поширенням вздовж стовбура), що їй знецінює.

Також нами в свіжих дібровах України виявлене захворювання, відоме як «ash dieback» («смертельна хвороба» ясена, «периферійне відмирання», «патогенне всихання ясена») (Kowalski & Holdenrieder, 2009). Симптоми хвороби проявляються у будь-якому віці рослини, проте особливо чутливими до ураження є молоді рослини ясена звичайного. В уражених рослин спостерігається швидке поступове (іноді раптове) відмирання крони внаслідок утворення локальних некротичних ділянок на пагоні (стовбурі). Листки вище місця ураження в'януть (починаючи з верхівки), а до кінця літа чорніють (наче обпалені вогнем) і тривалий час не опадають (рис. 3).

Із патології типу «ash dieback» ми виділили кілька видів анаморфних грибів і бактерії, зокрема *P. syringae* pv. *savastanoi*, *Erwinia horticola* та *Xanthomonas* sp. Бактерію *E. horticola* вперше було ізольовано з подібного за симптомами до «ash dieback» чорного бактеріозу *Fagus sylvatica* L. (Gvozdyak & Yakovleva, 1979). Штучне інфікування органів ясена мікроміцетами не призвело до виникнення симптомів, подібних до «ash dieback», а інфікування бактеріями спричиняли патологічні процеси, аналогічні туберкульозу ясена звичайного.

У ході аналізу мікобіоти уражених пагонів ясена звичайного всього ізольовано 10 таксонів мікроміцетів (включаючи ідентифіковані тільки до роду *Fusarium* sp. та *Phoma* sp.), які належать до анаморфних грибів (табл. 1).

На основі отриманих результатів можна стверджувати, що *Ulocladium botrytis* є типовим домінуючим видом (просторова і сезонна частота тра-

пляння перевищують 60%). До типових достатньо-чисельних видів належать *Phoma* sp., *Cladosporium cladosporioides*, *Mycelia sterilia* (orange); до типових малочисельних видів – *Acremonium strictum*, *Cylindrocarpon didymum*, *Fusarium sporotrichiella*, *F. heterosporum*, *Fusarium* sp. та *Mycelia sterilia* (dark). Випадкових видів нами не виявлено.

Найвищим коефіцієнтом заселення (57,1%) характеризується *Ulocladium botrytis*, найнижчим (14,3%) – *Acremonium strictum*, *Cylindrocarpon didymum*, *Fusarium sporotrichiella*, *F. heterosporum*.

Встановлено, що патогенна мікрофлора вегетативних і генеративних органів ясен звичайного належить до родів *Pseudomonas*, *Erwinia* та *Xanthomonas* і за анатомо-морфологічними, культуральними та біохімічними характеристиками її від-

несено до *Pseudomonas* sp., *P. syringae* pv. *savastanoi*, *P. fluorescens*, *P. syringae*, *Erwinia herbicola*, *E. horticola*, *Xanthomonas* sp. У зразках уражених тканин також виявлено спороносні бактерії *Bacillus* sp.

Перевірка патогенності, тобто здатності уражувати живі клітини, дає змогу надійно відділити патогени від сапротрофів і експериментально довести причину хвороби (Gvozdyak et al., 2011). У процесі штучного інфікування пагонів (стовбурів) найкращі результати отримано під час внесення інфекційного матеріалу (бактеріальна культура) в Т-подібний надріз, у поранення, створені свердлінням непошкодженої та пошкодженої легким ударом тканини. Обліки результатів штучного зараження пагонів і стовбурів проводили впродовж одного-двох років.

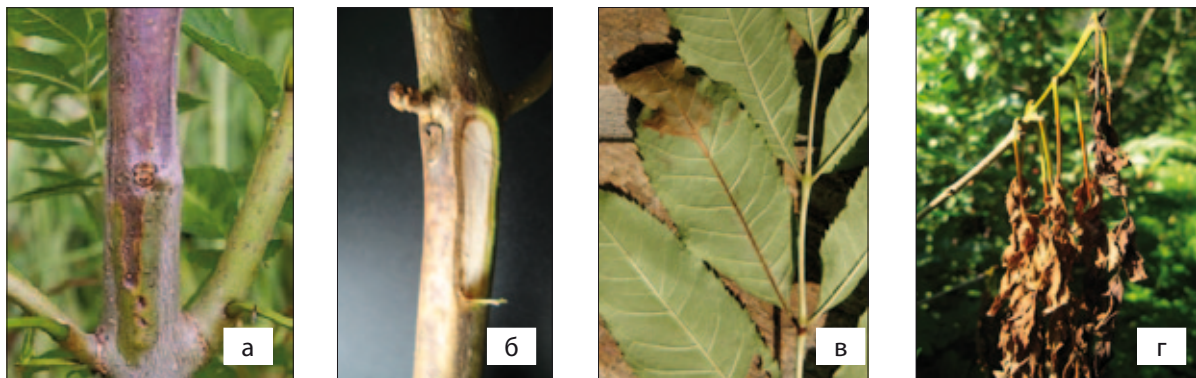


Рис. 3. «Ash dieback»: а – локальний некроз кірки; б – відмерлі тканини у зоні некрозу; в – відмирання листків починається з верхівки; г – типові симптоми «ash dieback»

Таблиця 1

Мікобіота ясен звичайного з симптомами «ash dieback» та туберкульозу

Тип ураження	Види (роди) мікроміцетів	Основні показники		
		просторова частота трапляння, %	сезонна частота трапляння, %	коефіцієнт заселення, %
«Ash dieback» та туберкульоз	<i>Cladosporium cladosporioides</i>	57,2	100	57,2
	<i>Ulocladium botrytis</i>	78,6	100	78,6
	<i>Mycelia sterilia</i> (dark)	21,5	100	21,5
	<i>Mycelia sterilia</i> (orange)	42,9	100	42,9
	<i>Fusarium heterosporum</i>	14,3	50	14,3
«Ash dieback»	<i>Phoma</i> sp.	57,1	50	57,1
«Ash dieback»	<i>Fusarium</i> sp.	28,6	50	28,6
Туберкульоз	<i>Acremonium strictum</i>	14,3	50	14,3
	<i>Cylindrocarpon didymum</i>	14,3	50	14,3
	<i>Fusarium sporotrichiella</i>	14,3	50	14,3

Результати штучного ураження листків, пагонів і стовбурів ясен звичайного штамами у більшості випадків дали позитивний результат – утворення незначного некрозу навколо місця введення інокулюму. Місцями епідерміс припіднімався та частково лущився, було помітне руйнування не тільки поверхневої кірки, а й первинної кори та лубу. Нижче наведено результати штучного ураження та динаміка патологічного процесу в польових умовах шта-

мом Н₁, ізольованим нами з уражених *P. syringae* pv. *savastanoi* генеративних органів *F. excelsior* (рис. 4).

Динаміка розвитку штучного інфікування гілок ясен звичайного показує, що перші ознаки ураження проявилися в розтріскуванні кірки в місці введення бактеріальної суспензії вже на 15-ий день експерименту. Ще через 10 днів окремі тріщини злилися в одну суцільну рану, відбулося збільшення її розмірів, стало помітним руйнування не тіль-

ки поверхневої кірки, а й первинної кори та лубу. Через три місяці після ураження злупився верхній шар кірки, відбулося «оголення» покривної тканини та рубцювання окремих шарів. Почалося затухання процесу розвитку зони ураження, проте навесні наступного року (через 9 місяців після

ураження) процес розвитку хвороби поновився, і вона набула типового для туберкульозу вигляду. Внутрішні тріщини поглибилися та збільшилися у розмірах. Через рік після інюкуляції сформувались ураження, подібні за симптоматикою до природного прояву туберкульозу.



15-ий день інфікування



25-ий день інфікування



95-ий день інфікування



260-ий день інфікування



320-ий день інфікування



365-ий день інфікування

Рис. 4. Розвиток патологічного процесу в природних умовах за штучного ураження пагонів ясен *P. syringae* pv. *savastanoi* (штам Н₁)

Під час перевірки патогенних властивостей ізолюваних бактерій в експерименті встановлено, що найбільш агресивними по відношенню до органів ясен звичайного (крім листків) і рослин-індикаторів виявилися *P. syringae* pv. *savastanoi*, *Pseudomonas* sp., *E. horticola* та *Xanthomonas* sp. Так, *P. syringae* pv. *savastanoi* за штучного інфікування формувала аналогічні природним симптоми ураження та спричиняла некроз індикаторних рослин. *Pseudomonas* sp., *E. horticola* і *Xanthomonas* sp. спричиняли також некрози різної інтенсивності на органах ясен. Інші види – *P. fluorescens* і *E. herbicola* – ми розглядаємо як супутню мікробіоту в туберкульозній патології *F. excelsior*.

Бактерії *Pseudomonas* sp. інертні до джерел вуглеводів як на мінеральному середовищі Омелянського, так і на середовищі Гісса. Використовують деякі амінокислоти і солі органічних кислот. Всі штами володіють каталазною активністю; не виявлено пектиноруйнуючих ферментів, амілази, уреаз

зи. Молоко тільки пептонізують. Лакмусову сироватку підлюговують через добу.

Ізолюваний нами збудник туберкульозу ясен звичайного – *P. syringae* pv. *savastanoi* – характеризується ростом на більшості поживних середовищ, значною варіабельністю стосовно до джерел живлення, утилізацією винної кислоти як джерела вуглецю, засвоєнням гліцерину і винної кислоти, як і деяких інших спиртів і органічних кислот. Основні відмінності властивостей *P. syringae* pv. *savastanoi* полягають у повільному засвоєнні вуглеводів та спиртів.

Очевидно, неоднорідність і пластичність цього виду пов'язані з можливістю розширення кола живильних рослин.

Наразі боротьба з бактеріальними хворобами лісових деревних рослин базується на організаційно-господарських, лісівничих, лісокультурних і фізико-механічних методах, які мають, зазвичай, профілактичний характер або спрямовані на боротьбу

з їхніми наслідками. Останнім часом ведеться активний пошук антагоністичних до фітопатогенних бактерій міко- та мікроорганізмів і біопрепаратів на їхній основі для захисту рослин від збудників бактеріозів, зокрема на базі *Bacillus* sp.

Встановлено, що ізольовані нами фітопатогенні бактерії не виявили чітко вираженої антагоністичної активності як між собою, так і стосовно до тестових культур бактерій. Разом з тим, виявлені нами незначні зони затримки росту *P. syringae* pv. *savastanoi* бактеріями аутомікробіоти ясена та колекційними видами свідчать про наявність потенційного антагонізму.

На відміну від бактерій, мікроміцетам, ізольованим із туберкульозної патології вегетативних і генеративних органів ясена звичайного, притаманна більша антагоністична активність до фітопатогенних бактерій. Найбільш активними були *U. botrytis* (середня стерильна зона 5,8 мм) та *C. cladosporioides* (середня стерильна зона 4,9 мм). Вони пригнічували різною мірою всі тест-культури фітопатогенних бактерій. Активність інших трьох видів грибів – *A. strictum*, *F. heterosporum* та *F. sporotrichiella* – була вибірковою. До всіх видів грибів найбільш чутливими були *P. syringae* pv. *savastanoi*, ізольовані з насінин, та колекційні *P. syringae* 8511 і *P. savastanoi* 9174.

Подібну активність виявив і біопрепарат П27ант. Зокрема, він був середньоактивним, як і біопрепарат Віктант, до *P. savastanoi* 9174 та до *Pseudomonas* sp. і *P. syringae* pv. *savastanoi*, ізольованих із квіток, кірки та насінин. Слабку антагоністичну активність виявлено до *P. syringae* pv. *savastanoi* і *Pseudomonas* sp., ізольованих з однокрилаток, та

до колекційного штаму *P. syringae* 8511. Культура виявилася неактивною до *P. syringae* pv. *savastanoi*, ізольованих із черешків і листків.

Щодо впливу фітопатогенних бактерій на мікроміцети, то їхню антигрибну активність нами не встановлено. Тож можна припустити, що і в природі фітопатогенні бактерії поза патологічним процесом не впливають на ріст мікроміцетів, що узгоджується з даними інших авторів (Gvozdyak et al., 2011).

Дослідженнями біопрепаратів на базі аеробних спороутворювальних бактерій *Bacillus* sp. не виявлено високої антимікробної активності до всіх дослідних культур мікроорганізмів, а їхня активність залежала не лише від виду бактерій, але й від того, з яких органів ясена звичайного її виділено. Зокрема, Віктант виявився середньоактивним до колекційного штаму *P. savastanoi* 9174 (зона затримки росту – 19,5 мм), а також до *P. syringae* pv. *savastanoi*, ізольованих із квіток (зона затримки росту – 13,5 мм) та проявив слабку активність до штамів *Pseudomonas* sp., ізольованих із однокрилаток, *P. syringae* pv. *savastanoi* (ізольованих із черешків, листків та кірки) та до колекційного штаму *P. syringae* 8511 (зона затримки росту коливалася в межах 4-9 мм). Віктант виявився неактивним до штаму *Pseudomonas* sp., ізольованого з кірки.

Під час інюкуляції у польових умовах пагонів ясена звичайного водною суспензією чистих культур фітопатогенних бактерій та біопрепаратів відзначено варіабельність результатів. Так, біопрепарат П27ант не пригнічував *P. syringae* pv. *savastanoi*, а Віктант обмежив її активність (рис. 5).



Рис. 5. Під час інюкуляції водною суспензією Віктанту і *P. syringae* pv. *savastanoi* на пагонах залишились лише сліди від ін'єкції (а); внаслідок зараження П27ант і *P. syringae* pv. *savastanoi* проявились симптоми туберкульозу (б)

Значення комах у житті лісового біоценозу визначається не його сумарною чисельністю, а кількістю комах на одиницю площі біотопу, тобто щільністю популяції (Gusteleva, 1980). У регіоні дослідження ми виявили 11 видів комах-фітофагів рядів *Coleoptera*, *Hemiptera*, *Homoptera*, *Diptera* та *Lepidoptera*, котрі прямо або опосередковано екологічно та трофічно пов'язані з вегетативними та репродуктивними органами ясена звичайного. Їхній виражений негативний вплив щодо продуцентів проявляється внаслідок дії стресових чинників. Найбільшою щільністю (у межах 30%) на ослаблених і всихаючих деревах *F. excelsior* відзначались

фітофаг *Prays curtisellus*, ксилофаги *Hylesinus crenatus* та *Hylesinus fraxini* (табл. 2).

Висловлено наукове припущення щодо існування екологічного та трофічного зв'язків між комахами та фітопатогенними бактеріями як складниками циркуляційних процесів у лісових біоценозах, що ґрунтується на детальному аналізі літературних джерел і власних експериментальних дослідженнях. Зокрема з галів, які утворилися на односім'янках ясена внаслідок пошкодження їх *Lignyodes enucleator*, нами ізольовано бактерії родів *Xanthomonas* та *Pseudomonas*, які в експерименті виявили патогенні властивості щодо ясена звичайного.

Таблиця 2

Шкодочинна ентомофауна всихаючих дерев ясена звичайного в насадженнях Західного Поділля

Пошкодження	Види фітофагів	Показник щільності, %	
Плоди і насінини	Ясеневий довгоносик-насінієд	<i>Lignyodes enucleator</i> Panz.	15
	Ясенева плодова галиця	<i>Dasineura fraxini</i> Kjeff.	15-20
Листки і бруньки	П'ядун-обдирало	<i>Erannis defoliaria</i> Cl.	10
	Мінер ясеневий	<i>Phytagromyz aheringi</i> Hend.	5
	Ялицево-ясенева попелиця	<i>Prociphilus nidificus</i> Loew.	15
	Ясенева листоблішка	<i>Psyllopsis fraxini</i> L.	25
	Ясенева павутинна міль	<i>Prays curtisellus</i> Don.	30
Гілки і стовбури	Повстяник ясеневий	<i>Fonscolombea fraxini</i> Kalt.	10
	Великий ясеневий лубоїд	<i>Hylesinus crenatus</i> Fabr.	30
	Лубоїд ясеневий строкатий	<i>Hylesinus fraxini</i> Panz.	30
	Червиця в'їдлива	<i>Zeuzera pyrina</i> L.	15

Висновки. Встановлено, що сучасний фітосанітарний стан ясена звичайного у лісах України пов'язаний з комплексом несприятливих абіотичних та біотичних чинників у їх системній взаємодії. Виявлено, що найпоширенішою і найшкодочиннішою компонентою патогенної мікробіоти є збудник туберкульозу *F. excelsior*, який за анатомо-морфологічними та фізіолого-біохімічними характеристиками ідентифіковано як *P. syringae* pv. *savastanoi*. Під час штучного ураження *P. syringae* pv. *savastanoi* виявила високі патогенні властивості на різних органах ясена звичайного та індикаторних рослинах. Листки ясена не чутливі до збудника. Досліджено симптоматику та особливості патогенезу туберкульозу. Виділено п'ять етапів (фаз) захворювання та три категорії ураження стовбура, що дозволяє вчасно розпізнати уражене дерево для кожної вікової групи насаджень. З'ясовано видовий склад патогенної міко- та мікробіоти вегетативних та генеративних органів *F. excelsior*. Виявлено пряму залежність поширення туберкульозу від частки ясена у складі насаджень різних вікових груп. У регіоні досліджень туберкульоз досяг епіфітотії на паростевих деревах *F. excelsior*, особливо молодого віку.

Виявлено 11 видів комах-фітофагів рядів *Coleoptera*, *Hemiptera*, *Diptera*, *Lepidoptera* та показано їхні екологічні та трофічні зв'язки з фітопатогенними бактеріями у нагромадженні, збереженні та передачі інокулюма *P. syringae* pv. *savastanoi* в лісових біоценозах.

Обґрунтовано теоретичні та практичні засади захисту ясена звичайного від збудників бактеріозів з використанням антагоністичних властивостей мікроорганізмів і біопрепаратів на їхній основі. Показано, що використання біопрепаратів на базі *Bacillus* sp. у боротьбі з бактеріозами лісових деревних рослин є перспективним. Водночас, в експерименті під час інокуляції у польових умовах пагонів ясена звичайного водною суспензією чистих культур фітопатогенних бактерій і біопрепаратів встановлено варіабельність результатів, що потребує подальших досліджень.

Бібліографічні посилання

- Bylai V. Y. (1982). *Methods of experimental mycology: a reference book*. Kiev: Scientific thought (in Russian).
- Beltiukova K. Y., Matyshevskaya M. S., Kulykovskaya M. D., & Sydorenko S. S. (1968). *Methods for investigating pathogens of bacterial plant diseases*. Kiev: Scientific thought (in Russian).
- Cherpakov, V. V. (2012). Bacterial diseases of forest species in pathology of forest. SPb.: SPb GLTU, 200, 292-303 (in Russian).
- Davydenko, K., Vasaitis, R., Stenlid, J., & Menkis, A. (2013). Fungi in foliage and shoots of *Fraxinus excelsior* in eastern Ukraine: a first report on *Hymenoscyphus pseudoalbidus*. *For. Path.*, 43, 462-467.
- Fedorov, N. I., Kovbasa, N. P., & Yarmolovich, V. A., (2007). *Harmfulness of bacterial dropsy in birch stands*. Gomel: Harvest (in Russian).
- Gvozdyak, R. I., & Yakovleva, L. M. (1979). *Bacterial diseases of forest tree species*. Kiev: Scientific thought (in Russian).
- Gvozdyak, R. I., Goychuk, A. F., Rozenfeld, V. V. & Pasichnik, L. A., (2011) *Bacterial diseases of pine (Pinus sylvestris L.) and its floral microflora*. Zhitomir: Polissya (in Ukrainian).
- Goychuk, A. F., & Kulbanska I. M. (2015). Pathogenic mycosis and microflora of ash in Ukrainian Podillya. *Microbiological Journal*, 77(5), 69-73 (in Ukrainian).
- Gusteleva, L. A. (1980). *Microflora of weakened tree and its role in the vital activity of xylophagous insects*. Krasnoyarsk: Science (in Russian).
- Kulbanska, I. M. (2015). Pathogenesis of tuberculosis of an ash tree in the conditions of Western Podillya of Ukraine. *Forest Journal*, 6, 75-84 (in Russian).
- Kowalski, T., & Holdenrieder, O. (2009). *Chalara fraxinea* causes dieback of ash (*Fraxinus excelsior*) in Europe report. *For. Pathol.*, 39, 1-7.
- Losytskyi, K. B. (1975). The phenomenon of depression in hardwood forests. *Forestry*, 3, 40-44 (in Russian).

- Redfern, Margaret; Shirley, Peter; Bloxham, Michael (2011). *British Plant Galls* (Second ed.). Preston Montford: FSC Publications. pp. 117 & 425.
- Shvets, M. V. (2016). Bacterial diseases of birch plantings in Ukraine and in the world (theoretical and applied aspects). *Scientific bulletin of the Ukrainian National Forestry University*, 26 (7), 179-185 (in Ukrainian).
- Thomidis, T., Tsipouridis, C., Exadaktylou, E., & Drogoudi, E. (2005). Comparison of three laboratory methods to evaluate the pathogenicity and virulence of ten *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* isolates on apple, pear, cherry and peach trees. *Phytoparasitica*, 33 (2), 137-140.
- Sheluhov, V. P., & Sidorov, V. A. (2008). Diagnosis and ways to reduce the economic importance of birch bacterial dropsy. *Forestry*, 4, 48-52 (in Russian).
- Weather archive (WMO ID) 33415 [Electronic resource]. – Resource access mode: <http://rp5.ru>

Туберкулез ясеня обыкновенного в Западном Подолье Украины: этиология, симптоматика, патогенез

А. Ф. Гойчук¹, В. Ф. Дрозда², И. М. Кульбанская³

Акцентируется внимание, что в последние годы наблюдается эпифитотийное усыхание многих видов лесных древесных растений как в Украине, так и в других странах, которое имеет динамичный характер и тенденцию к росту. В глубокой патологии этого явления без внимания остались фитопатогенные бактерии, имеющие высокую энергию размножения и способные проникать в растение как извне, так и вызывать патологический процесс как витальные облигаты.

Установлено, что наиболее распространенным и вредоносным заболеванием ясеня обыкновенного является туберкулез. Возбудитель болезни – фитопатогенная бактерия *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* – поражает как стволы, ветви и побеги, так и соцветия ясеня обыкновенного. С туберкулез-

ной патологии в качестве сопутствующей мико- и микробиоты изолированы бактерии *Pseudomonas* sp., *P. fluorescens*, *P. syringae*, *Erwinia herbicola*, *E. horticola*, *Xanthomonas* sp. и микромицеты *Cladosporium cladosporioides*, *Ulocladium botrytis*, *Mycelia sterilia* (dark), *Mycelia sterilia* (orange), *Fusarium heterosporum*, *Fusarium* sp., *Acremonium strictum*, *Cylindrocarpon didymum* и т. д.

Показано, что *Xanthomonas* sp. обладает в эксперименте вариабельными патогенными свойствами, что свидетельствует о расширении ее специализации и указывает на необходимость дальнейшего изучения бактериальной патологии лесных древесных растений.

В патогенезе болезни выделено пять этапов (фаз) ее развития и приведены основные симптоматические характеристики поражений, что позволяет вовремя распознать пораженное дерево для каждой возрастной группы насаждений. Усовершенствованы методы диагностики бактериальных болезней ясеня обыкновенного. Установлено видовой состав вредоносной энтомофауны как вектора инфекционной (туберкулез) патологии. Показано, что гидротермический стресс является катализирующим фактором эпифитотийного усыхания ясеня обыкновенного.

Акцентируется внимание на перспективности и целесообразности использования антагонистических свойств мико- и микроорганизмов и биопрепаратов на их основе для профилактики и защиты древесных насаждений от возбудителей бактериозов. Показано, что патология ясеня обыкновенного – явление многогранное со взаимосвязанными процессами инфекционного и неинфекционного характера. Указывается на необходимость разграничивать этиологию и патогенез этого негативного явления, то есть не смешивать факторы, приводящие к ослаблению ясеня обыкновенного (катализирующие болезнь факторы) и факторы, которые вызывают эпифитотийное его отмирание.

Ключевые слова: патогенная мико- и микрофлора; инфекционная патология; вредоносная энтомофауна; симптомы болезней; системное взаимодействие; антагонизм; распространенность болезни; вредоносность болезни.

¹ Гойчук Анатолий Федорович – академик Лесной академии наук Украины, доктор сельскохозяйственных наук, профессор, профессор кафедры биологии леса и охотоведения. Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, ул. генерала Родимцева, 19, г. Киев, 03041, Украина. Тел.: +38-050-930-04-46. E-mail: ogoychuk@gmail.com

² Дрозда Валентин Федорович – доктор сельскохозяйственных наук, профессор, заведующий отделом биоразнообразия и устойчивого развития. Украинская лаборатория качества и безопасности продукции АПК, ул. Машиностроителей, 7, п.г.т. Чабаны, Киево-Святошинский р-н, 08162, Украина. Тел.: +38-044-526-45-04. E-mail: biomethod@quality.ua

³ Кульбанская Ивана Николаевна – кандидат биологических наук, старший преподаватель кафедры биологии леса и охотоведения. Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, ул. генерала Родимцева, 19, г. Киев, 03041, Украина. Тел.: +38-050-781-97-10. E-mail: i_kulbanska@ukr.net

Tuberculosis of ash-trees in Western Podillya of Ukraine: etiology, symptomatology and pathogenesis

A. Goychuk¹, V. Drozda², I. Kulbanska³

It is emphasized that in recent years epiphytotic dieback of many forest tree species has been observed in Ukraine and in other countries. It is dynamic and has a tendency to increase. In the deep pathology of this phenomenon out of attention remained phytopathogenic bacteria, which have high reproductive energy and can penetrate into the plant both from the outside, and cause the pathological process as a vital obligates.

It is established that the most common and harmful illness of ash-tree is tuberculosis. The causative agent of the disease is the phytopathogenic bacterium *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* – infects trunks, branches and shoots, and inflorescences of ash. From tuberculous pathology as a concomitant myco- and microbiota isolated bacteria *Pseudomonas* sp.,

P. fluorescens, *P. syringae*, *Erwinia herbicola*, *E. horticola*, *Xanthomonas* sp. and micromycetes *Cladosporium cladosporioides*, *Ulocladium botrytis*, *Mycelia sterilia* (dark), *Mycelia sterilia* (orange), *Fusarium heterosporum*, *Fusarium* sp., *Acremonium strictum*, *Cylindrocarpon didymum* etc.

It has been stated that *Xanthomonas* sp. showed in the experiment variable pathogenic properties, indicating the expansion of its specialization and indicates the need for further study of bacterial pathology of forest tree plants.

In the pathogenesis of the disease five stages (phases) of its development are identified and the main symptomatic characteristics of lesions are given, which allows timely recognition of the affected tree for each age group of plantings. The methods for bacterial diseases of the ash diagnosing are improved. The species composition of the damaging entomologic fauna as a vector of infectious (tuberculosis) pathology is established. Hydrothermal stress is shown to be a catalytic factor in epiphytotic dieback of ash-tree.

The emphasis is on the promising and expedient use of antagonistic properties of myco- and microorganisms and biologics on their basis for the prevention and protection stands of ash from pathogens of bacteriosis. It has been shown that pathology of ash tree is a multifaceted phenomenon with interconnected processes of infectious and non-infectious cause. The study results indicate the need to differentiate the etiology and pathogenesis of this negative phenomenon, that is, not to confuse the factors that lead to weakening of the ash-tree (causative factors of the disease) and factors that cause epiphytotic dieback.

Key words: pathogenic myco- and t microflora; infectious diseases; harmful entomologic fauna; symptoms; system interaction; pathogenicity; antagonism; prevalence of diseases; harmfulness of the disease.

¹ *Anatoliy Goychuk* – Academician of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine, doctor of agricultural sciences, professor, Professor of the Department of Biology forest and Hunting science. National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, General Rodimtsev st., 19, Kyiv, 03041, Ukraine. Tel.: +38-050-930-04-46. E-mail: ogoychuk@gmail.com

² *Valentin Drozda* – doctor of agricultural sciences, professor, Head of the Division for Biodiversity and Sustainable Development. Ukrainian laboratory of quality and safety of products AIC, Mashynobudivnykiv st., 7, s.t.t. Chabany, Kiev-Svyatoshinsky district, 08162, Ukraine. Tel.: +38-044-526-45-04. E-mail: biomethod@quality.ua

³ *Ivanna Kulbanska* – Ph.D, Biology, senior lecturer of the Department of Biology forest and Hunting science. National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, General Rodimtsev st., 19, Kyiv, 03041, Ukraine. Tel.: +38-050-781-97-10. E-mail: i_kulbanska@ukr.net