



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

<http://fasu.nltu.edu.ua>
<https://doi.org/10.15421/411902>
Article received 2018.12.13
Article accepted 2019.03.28

ISSN 1991-606X print
ISSN 2616-5015 online
@ ✉ Correspondence author
Myroslava Soroka
myroslava_soroka@yahoo.com
General Chuprynka st., 103, Lviv, 79057, Ukraine

УДК 632.3

Фітоценотичні передумови всихання *Abies alba* Mill. у лісових ценозах Покутських Карпат

М. І. Сорока¹, А. Возняк², А. Ф. Гойчук³, А. П. Ониськів⁴, П. П. Пліхтяк⁵

Трирічними дослідженнями осередків всихання *Abies alba* Mill. встановлено закономірності їхніх виникнення та поширення у лісових ценозах державного підприємства «Кутське лісове господарство». Здійснено обстеження ценозів з участю *Abies alba*, які належать різним асоціаціям лісової рослинності, ідентифікованих за допомогою еколого-флористичної класифікації рослинності та методу Ж. Браун-Бланкет (1964). Встановлено ступінь ураження дерев ялиці у розрізі видового складу лісових ценозів. Проаналізовано вплив абіотичних чинників на розвиток осередків усихання та встановлено, що вони розвилися у наступний після посушливого літа рік. Зроблена спроба дослідити етіологію, симптоматику та патогенез захворювання *Abies alba*. Аналітичним методом встановлено комплекс первинних і вторинних патогенів, черговість їх появи та можливі причини виникнення, поширення і розвитку хвороби. Висловлено аргументоване припущення, що всихання *Abies alba* спричиняють бактеріальна водянка і бактеріальний опік. У здорових і різного ступеня всихаючих деревостанах проведено фітосоціологічні дослідження на предмет встановлення каталізуючих патологію лісів чинників і, насамперед, відповідності видового складу фітоценозу умовам біотопу. Доведено, що найвищий ступінь ураження особин *Abies alba* бактеріозом і вторинними мікопатогенами притаманний лісам із зміненим видовим складом. Встановлено, що всихання *Abies alba* відбувається за зміни видового складу деревних ярусів лісових фітоценозів у бік трансформації ялицево-букових лісів у буково-ялицеві та чисто ялицеві шляхом вирубки бука у місцях зростання корінних деревостанів. Найвища частка уражених дерев ялиці встановлена у лісах асоціації *Dentario glandulosae-Fagetum*, із яких вибірково рубками вибрано бук. Натомість ялиця у природних ценозах асоціації *Abieti-Piceetum (montanum)* практично не уражується.

Ключові слова: ялицево-букові ліси; Покутські Карпати; бактеріальна водянка; бактеріальний опік; синтаксономія рослинності; метод Ж. Браун-Бланке; всихання лісів.

¹ Сорока Мирослава Іванівна – академік Лісівничої академії наук України, доктор біологічних наук, професор кафедри ботаніки, деревнознавства і недревної продукції лісу. Національний лісотехнічний університет України, вул. генерала Чупринки, 103, Львів 79057, Україна. Тел.: +38-032-239-27-11. E-mail: myroslava_soroka@yahoo.com ORCID <https://orcid.org/0000-0002-1037-6904>

² Возняк Анджей – професор кафедри гербології і технології вирощування рослин, доктор габілітований, професор надзвичайний. Університет Природничий в Любліні, вул. Академіцка, 13, Люблін 20-950, Польща, Тел. +48-814-456-610. E-mail: andrzej.wozniak@up.lublin.pl ORCID <https://orcid.org/0000-0002-9845-7003>

³ Гойчук Анатолій Федорович – академік Лісівничої академії наук України, доктор сільськогосподарських наук, професор кафедри лісівництва. Національний університет біоресурсів і природокористування України, вул. генерала Родімцева, 19, м. Київ, 03041, Україна. Тел.: +38-050-930-04-46. E-mail: ogoychuk@gmail.com ORCID <https://orcid.org/0000-0002-6827-2307>

⁴ Ониськів Андрій Петрович – директор, державне підприємство «Кутське лісове господарство», вул. Січових Стрільців, 1, смт Яблунів, 78621, Косівський район, Івано-Франківська обл., Україна. Тел. +38-03478-3-66-44. E-mail: kdlhlis@ukr.net

⁵ Пліхтяк Петро Петрович – лісничий, державне підприємство «Кутське лісове господарство», вул. Січових Стрільців, 1, смт Яблунів, 78621, Косівський район, Івано-Франківська обл., Україна. Тел. +38-03478-3-66-44. E-mail: kdlhlis@ukr.net

Вступ. У філогенезі будь-якого виду рослин та фітоценогенезі окремих природних угруповань безперервно проходять етапи адаптації до зміни умов зовнішнього середовища. Паралельно відбуваються також процеси парної еволюції детермінанта та його консортів усіх рівнів, у тому числі і живителів та їхніх паразитів. За мільйони років розвитку рослинного світу ці процеси відшліфовані до найменших нюансів та врівноважують один одного у природному середовищі. Оскільки людська діяльність вносить непередбачувані корективи у взаємовідносини організмів усіх рівнів організації, практично неможливо відновити рівновагу з природними процесами. Саме тому у сучасній структурі та функціонуванні рослинних ценозів виникають катастрофічні збої, які порушені фітоценози не в змозі самотійно подолати. Класичний уклад переважання процесів синтезу над процесами розпаду у рослинному світі змінюється на протилежний, розладнуються навіть найбільш стійкі деревостани та гинуть види рослин, які від природи мають потрійну лінію захисту від патогенів. Одним із проявів таких порушень в останні десятиліття є зростання видової чисельності та площ поширення фітопатогенних організмів, які призводять до деструктивних явищ різної інтенсивності в усіх без винятку типах фітоценозів.

Всихання лісів є предметом дискусії світових наукових спільнот, які по-різному пояснюють його причини. Превалюють припущення, що воно пов'язане зі змінами клімату (Dale, Joyce & McNulty, 2001, Lebourgeois, 2007, Pinto, Gegout, Herve & Dhote, 2007, Stoyko, 2009, Rathgeber & Ulrich, 2010, Jactel, Petit & Desprez-Loustau, 2012, Yavorovs'kyu, 2015, Shvydenko, Buksha & Krakovskaya, 2018, Zhang, Jiang, Zhao, Jiao & Wen, 2018), розвитком патогенних організмів різної систематичної та функціональної належності (Gvozdyak, Gojčuk & Rosenfeld, 2012, Goychuk, Drozda & Shvets, 2018), природними змінами біотопу (Levanic, 1997, Schelhaas, Nabuurs, & Schuck, 2003, Pinto, Gegout, Herve & Dhote, 2008, Kobal, Grman, Zupan, Levanic, Simoncic, Kadunc & Hladnik, 2015), лісгосподарською діяльністю (Kalutsky, 2008, Kulbanska, 2015, Meshkova, Borysenko & Pryhornytskyi, 2018), або сукупністю чинників (Gašperšić, 1967, Manko & Gladkova, 2001, Elling, Dittmar, Pfaffelmoser & Rotzer, 2009).

Сучасна лісова фітопатологія пов'язує хвороби лісових деревних рослин і насаджень за їхньою участю переважно із зовнішньою інфекцією. Експериментальні дослідження останніх років епіфітної і, особливо, ендоефітної аутоміко- і мікробіоти (міко- і мікробіоти здорових рослин), у т.ч. фітопатогенних її складників, вказують на потенційний потужний ендегенний вектор у виникненні патологій, часто епіфітотійних (Gvozdyak, Goychuk, Rosenfeld & Pasichnyk, 2011). Зазвичай патогенні ендоефіти аутомікробіоти виконують у фізіологічно здоровій рослині симбіотрофічні та біоконтролюючі функції. Водночас якщо у рослин під впливом

різних (часто не до кінця з'ясованих), каталізуючих хворобу чинників порушуються системні взаємодії, насамперед, метаболічні процеси, які лежать в основі будь-якого патологічного процесу, патогенні ендоефіти аутомікробіоти здатні спричинити (а досить часто і спричинюють) епіфітотійні патології лісових деревних рослин без значущої участі екзогенних інфекційних агентів. Наразі як в Україні, так і за її межами відбувається масове всихання *Picea abies* (L.) Karst, *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth, а також *Abies alba* Mill., *Fraxinus excelsior* L. (особливо вегетативного походження), *Carpinus betulus* L., *Populus tremula* L., *Quercus robur* L. (в минулому столітті в Україні було три хвилі всихання цієї цінної деревної рослини, наймасштабніше – в 70-80 рр.).

У 1963 р. Shcherbin-Parfenenko описав бактеріоз 22 деревних видів під назвою «бактеріальна водянка», збудником якого була грамнегативна бактерія *Erwinia multivora* Scz.-Parf., виявлена пізніше на багатьох хвойних видах дерев (Rybalko, Gukasyan, 1986, Shalovilo, Kovaleva & Gut, 2011, Cherpakov, 2012). Як вважають дослідники, *Erwinia multivora* та дуже близький до нього *E. carotovora* (Jones, 1901) Bergey et al. 1923 можуть бути віднесені до одного виду. Натомість *Erwinia multivora* і *E. nimipressuralis* (Carter, 1945) Dye 1969 – це різні види з різною симптоматикою розвитку (Cherpakov, 2017). Збудником бактеріальної водянки листяних і хвойних лісових деревних рослин, у тому числі *Abies alba*, найчастіше є фітопатогенна бактерія *Erwinia (Enterobacter) nimipressuralis*, вперше ізолювана з водянки в'яза (Carter, 1945). В Україні цей патоген виявлений на багатьох видах дерев (Gvozdyak, Yakovleva, 1979, Goychuk, Drozda & Shvets, 2018). Клітини *Erwinia nimipressuralis* – дрібні, поліморфні, прямі палички розміром 0,4-0,6 × 0,8-1,5 мк. Рухомі, із перитрихальним розміщенням джгутиків, аспорогенні, грамнегативні. Розміщуються поодинокі, парами, іноді ланцюжками або групами. Штами *Erwinia nimipressuralis* – факультативні анаероби, добре ростуть на м'ясопептонному та картопляному агарі. Поверхня колоній гладенька, блискуча, напівпрозора, біло-сірого кольору. Виділені штами засвоюють (аеробно і анаеробно) глюкозу, мальтозу, фруктозу, ксилозу, манозу, сахарозу, лактозу з утворенням кислоти і газу. Ростуть без виділення газу на гліцеролі, манітолі. Не засвоюють інозитом, відсутні протеїнази, а тому не утворюють індол, аміак, але продукують сірководень, підкислюють молоко. Утворюють амілазу, але не пектиназу.

Назагал, бактеріози деревних видів за симптомами добре відрізняються від грибних і вірусних інфекцій: їм притаманна весняна і осіння активність, швидке поширення по провідних тканинах, раптове осередкове всихання дерев (Jacobi, 2009, Goychuk, Drozda, Shvets, 2018). Наочно існує змога виявляти подібну патологію у випадку масового відмирання лісових деревних рослин, зокрема, *Abies alba*, оскільки в останні десятиріччя до проблем гірських

та передгірних лісів, пов'язаних із усиханням *Picea abies*, додалася ще одна – почали всихати деревостани *Abies alba* всіх вікових категорій. Якщо всихання смерекових лісів приділено значну увагу наукової спільноти (Manko, & Gladkova, 2001, Třeštík, Kupka, & Demel, 2004, Kramatets & Krinickij, 2009), то всихання *Abies alba* на теренах Карпат тільки починають досліджувати. Особливістю *Abies alba* є низька едифікаторна роль і практично повна неможливість формування чистих деревостанів. Ценози за її участю формуються у межах висотного поясу бучин, що є свідченням близькості екологічних вимог *Abies alba* і *Fagus sylvatica* L. Біотопічні ознаки природних ялицевих угруповань, як і їх синтаксономія, є предметом довголітніх дискусій геоботаніків, фітосоціологів, екологів та лісівників. До кінця не з'ясовані еколого-біотичні характеристики цього виду, що й стало на перешкоді вирішення проблеми всихання ялицевих лісів. Останні дослідження свідчать, що на загальний фітосанітарний стан лісів впливають разом абіотичні чинники з біотичними предикторами, у тому числі паразитарними, серед яких особливе місце посідають бактеріози (Goychuk, Drozda & Shvets, 2018).

У липні 2017 р. після отримання перших результатів досліджень осередків всихання *Abies alba* у ДП «Кутське лісове господарство» було проведено науковий семінар і висловлено думку про ініфікування особин *Abies alba* бактеріальною водяню, зумовленою бактерією з роду *Erwinia* (https://kurs.if.ua/news/naukovtsi_na_kosivshchyni_masovo_vsyhayut_yalytsi_cherez_zahvoryuvannya_video_55845.html; <https://www.youtube.com/watch?v=PdZaLijmv-k>), що пізніше підтвердилося як результатами наших лабораторних досліджень, так і даними інших дослідників (Pogribnyu, Yussyrovych, Zaika, et al., 2018). Проте до вирішення проблем всихання *Abies alba*, як і встановлення істинних причин цього загрозливого явища, було ще далеко. Адже з біотичної точки зору першо-причиною масового захворювання особин *Abies alba* різного віку у різних ценопопуляціях не могла бути бактерія як консумент першого порядку. Бурхливий розвиток анаеробного консумента-гетеротрофа зумовлюється звільненням специфічної трофічної ніші за різкого порушення стану і внутрішніх функцій детермінанта консорції, причини чого неможливо встановити статистичними і лабораторними методами. Тому до пошуків глибинних причин захворювання одночасно було залучено різні методи досліджень, серед яких важливу роль відіграв фітоценотичний, який дав змогу виявити як ступінь видозміни лісового ценозу, так і напрями деструктивних і регенераційних процесів у ньому. На основі синтаксономічного аналізу зроблено спробу виокремити об'єктивні причини, які призводять до надмірного розвитку фітопатогенів та загибелі особин *Abies alba*. Нашим завданням було також виявлення можливих деструктивних рис в організації та функціонуванні ялицевих лісів, у яких криються деякі причини всихання, та

виокремлення фітоценотичних і макроскопічних ознак, за якими можна було б попередньо діагностувати захворювання без застосування складних лабораторних досліджень.

Об'єкти та методика дослідження. Об'єкт дослідження – лісові ценози з участю *Abies alba* на території державного підприємства «Кутське лісове господарство». Предмет дослідження – фітосоціологічні ознаки і санітарний стан лісів за участю *Abies alba* в осередках її всихання та поза ними. Мета досліджень – виявлення макроознак та етіології всихання *Abies alba* в контексті фітоценотичних причин появи і розвитку патології.

Дослідження здійснювали впродовж 2016-2018 рр. на території ДП «Кутське ЛГ» та прилеглих територій. Згідно з геоботанічним районуванням, регіон досліджень знаходиться у межах району покутсько-буковинських смереково-ялицево-букових і смереково-буково-ялицевих лісів підокругу темнохвойно-букових привододільних лісів округу букових лісів Українських Карпат (Golubec, 2003). За лісогосподарським районуванням об'єкти досліджень знаходяться у межах лісогосподарського району Зовнішніх Карпат із буковими і темнохвойно-буковими лісами гірськокарпатського округу лісогосподарської області Українських Карпат (Hensiruk, 1964). Було здійснено геоботанічні і лісоснавчі описи рослинності та інвентаризацію флори, відбір зразків деревини, підстилки, кори, шишок і насінин, плодкових тіл патогенних і підстилкових мікоризоутворюючих макроміцетів для лабораторних досліджень.

Дослідження рослинності проведено на засадах еколого-флористичної класифікації із застосуванням методу J. Braun-Blanquet (1964). Мінімальну площу опису вираховано за методом F. Fukarek (1967). Кількісні характеристики, ступінь вірності і трапляння видів визначали за шкалами J. Braun-Blanquet (1964). Для синтаксономічного аналізу підібрано по 10 упорядкованих описів фітоценозів, кількісні показники видів приведено до середніх заокруглених значень на основі синтетичної таблиці (Wysocki, Sikorski, 2002) та укладено синтаксономічні таблиці фітоценозів з використанням класів постійності A. Scamoni (1967). Синтаксономічну схему рослинності побудовано на основі європейських схем (Mayer, Onno, 1970, Ellenberg, & Klötzli, 1972, Müller, Oberdorfer, & Seibert, 1992; Matuszkiewicz, Polakowska, 1995; Kučera, 2008, Matuszkiewicz, 2013). Структуру та назви синтаксонів подано за W. Matuszkiewicz (2013). Мікробіологічний аналіз зразків здійснено за загальноприйнятими методиками (Beltiukova, Matyshevskaja, Kulykovskaia, Sydorenko, 1968, Gvozdyak, Goychuk, Rosenfeld, 2014). Латинські назви видів вищих рослин наведені за: The Plant List, мікобіоти – за: Index Fungorum, мікробіоти – за: List of Prokaryotic names with Standing in Nomenclature (Breed, 1974). Ступінь пошкодження дерев визначали за категоріями стану (Sanitary rules..., 1995). Оцінка санітарного стану ценозів здійснена з використанням середньо-

зваженого індексу санітарного стану деревостану (I_c), обчисленого за формулою:

$$I_c = \frac{\sum k_i \cdot n_i}{N},$$

де: I_c – індекс стану деревостану, k_1 – k_6 – категорія стану дерев (від I до VI), n_i – кількість дерев відповідної категорії стану, N – загальна кількість дерев.

Для оцінювання ступеня зміни видового складу фітоценозів застосовано коефіцієнт подібності участі деревних видів (S), значення якого змінюється у межах від 0 до 1. Чим ближче його значення до 1, тим вища подібність участі видів у порівнюваних ценозах. Коефіцієнт подібності (S) обчислений за формулою (Brzeziecki, 2008):

$$S = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n f_{1,i} - f_{2,i}}{200},$$

де: $f_{1,i}, f_{2,i}$ – участь виду у порівнюваних ценозах (%), n – загальна кількість видів у порівнюваних ценозах.

Результати та обговорення. На підставі матеріалів, отриманих у ході досліджень, встановлено, що масове всихання *Abies alba* охоплює великі площі та всі вікові категорії лісів. Перший доказ розвитку бактеріальної інфекції у лісах за участю ялиці білої був одержаний у 2016 році. За даними спостережень у січні 2016 р. на пробній ділянці № 2 у Косівському лісництві було зафіксовано 20% сухостійних дерев, у березні ця кількість сягнула 50%, на кінець літа 2016 р. всихання охопило 70% особин *Abies alba*. З'ясовано також, що ліси за участі *Abies alba* формуються здебільшого на буроземах, генезис яких пов'язаний із переважанням атмосферних опадів над випаровуванням. Для таких ґрунтів характерні сильний промивний режим, глибоке сезонне промочування і короткотривале сезонне промерзання, що також відіграло негативну роль у посушливому 2015 році.

Отже, всихання дерев проявилось різко і за короткий період часу після засушливого літа 2015 р., тобто епіфітотійне відмирання *Abies alba* характеризується раптовим (протягом кількох тижнів) відмиранням крони, що стало першим доказом розвитку бактеріальної інфекції. Цей процес є настільки швидкоплинним, що хвоя на перших етапах патології в окремих випадках засихає без зміни забарвлення, набуваючи переважно бурого глянцевого відтінку, добре помітного на тлі зеленої крони. Відмирання хвої пов'язане не з її інфікуванням, а з ураженням водопровідних елементів – трахеїд. За штучного зараження хвоя *Abies alba* є доволі чутливою до різних видів фітопатогенних бактерій, зокрема *Erwinia nimipressuralis* – збудника бактеріальної водянки, на відміну від листків *Betula pendula*, яка в експерименті не чутлива до цього збудника (Gvozdyak, Goychuk, Rosenfeld & Pasichnyk, 2011, Shvets, 2017). На початкових етапах (весна) патоло-

гії хвойних зміна забарвлення трахеїд розпочинається з верхньої частини крони, поступово поширюючись до основи стовбура (рис. 1).



Рис. 1. Бактеріальний опік у верхній частині стовбура *Abies alba* (уражені трахеїди на поперечному (зліва) та на поздовжньому розрізах)

У цей час стовбур інтенсивно заселяють різні види ксилофагів, зокрема, лубоїди і короїди. Згадані групи комах заселяють виключно фізіологічно ослаблені дерева, прискорюють їхнє відмирання та є переносниками інфекції у таких дерев, однак не є чинниками первинної патології. У будь-якому випадку наявність комах-ксилофагів у стовбурі *Abies alba*, як і інших деревних рослин з системними порушеннями метаболічних процесів під дією різних несприятливих абиотичних і біотичних чинників, свідчить про глибоку незворотну патологію дерев, яка завжди закінчується їхнім відмиранням. Дещо пізніше, а іноді майже одночасно, відбувається насичення деревини нижньої і середньої (практично до крони) частин стовбура рідиною з відшаровуванням рідкому (рис. 2).

Зважаючи на це й констатуючи надзвичайну інтенсивність перебігу патології, маємо підстави стверджувати, що епіфітотійне всихання *Abies alba* спричинюють два найбільш шкідливі бактеріози – бактеріальний опік (зазвичай поширюється у верхній частині крони та призводить до швидкого її відмирання) та бактеріальна водянка (у нижній частині стовбура), зумовлені активізацією фітопатогенних бактерій-ендофітів під дією різних, зокрема синоптичних, екологічних, антропогенних тощо несприятливих чинників як каталізаторів епіфітотійної патології. Наразі збудником бактеріального опіку вважають фітопатогенну бактерію – полібіотрофа *Erwinia amylovora* (Burrill 1882) Winslow et al. 1920 var. *ligniphila*, проте її видову належність варто уточнити. Відмітимо надзвичайно високу агресивність ізольованих із опіку бактерій, які спричинюють епіфітотійні патології.

Візуальне обстеження уражених деревостанів виявило у нижній частині стовбурів і макроскопічні ознаки бактеріальної водянки, що пізніше підтвердилося лабораторними дослідженнями. Ці ознаки є практично ідентичними до описаних на особи-

нах *Betula pendula* в Поліссі (Goychuk, Drozda, & Shvets, 2018), що свідчить про стійку симптоматику бактеріозів, незалежно від виду деревної рослини та регіону досліджень.

До макроскопічних ознак бактеріальної водянки *Abies alba* належать такі морфологічні та анатомічні видозміни органів і структур уражених дерев (див. рис. 2):

- висихання розвивається із верхньої частини крони, але типові симптоми водянки більшою мірою характерні для середньої та нижньої частин стовбура;

- на поверхні рігидому утворюються тріщини та виразки, з часом він відшаровується, з'являються рясні патьоки ексудату, оголюються первинна кора та флоема, а через два роки з'являється ранева меристема (калюс) (рис. 2, а, б);

- практично завжди, навіть у середині спекотного літа, основи стовбурів залишаються вологими, що свідчить про блокаду висхідного (ксилемного) потоку речовин (рис. 2, в);

- дерева з ознаками захворювання мають характерний «їжакуватий вигляд» унаслідок масового розвитку водяних пагонів, які відмирають упродовж кількох вегетаційних періодів (рис. 2, г);

- на пізніх стадіях захворювання на деревах поселяються вторинні патогени – *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. (1888), *Armillaria mellea* (Vahl) P. Kumm. 1871, *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. & Pouzar, 1958 та ксилофаги (рис. 2, д);

- на поперечному зрізі стовбурів помітна зміна анатомічних структур: водянисті ксилема і флоема, ділянки мокрої гнилі з характерним запахом бродіння, патологічне ядро;

- деревина уражених дерев дуже важка і практично не піддається обробці унаслідок закупорки трахеїд і дуже високої вологості.

На етапі фітосоціологічних досліджень отримано факти, які дали змогу зв'язати воедино всі одержані результати й виявити одну із безпосередніх причин захворювання *Abies alba*.

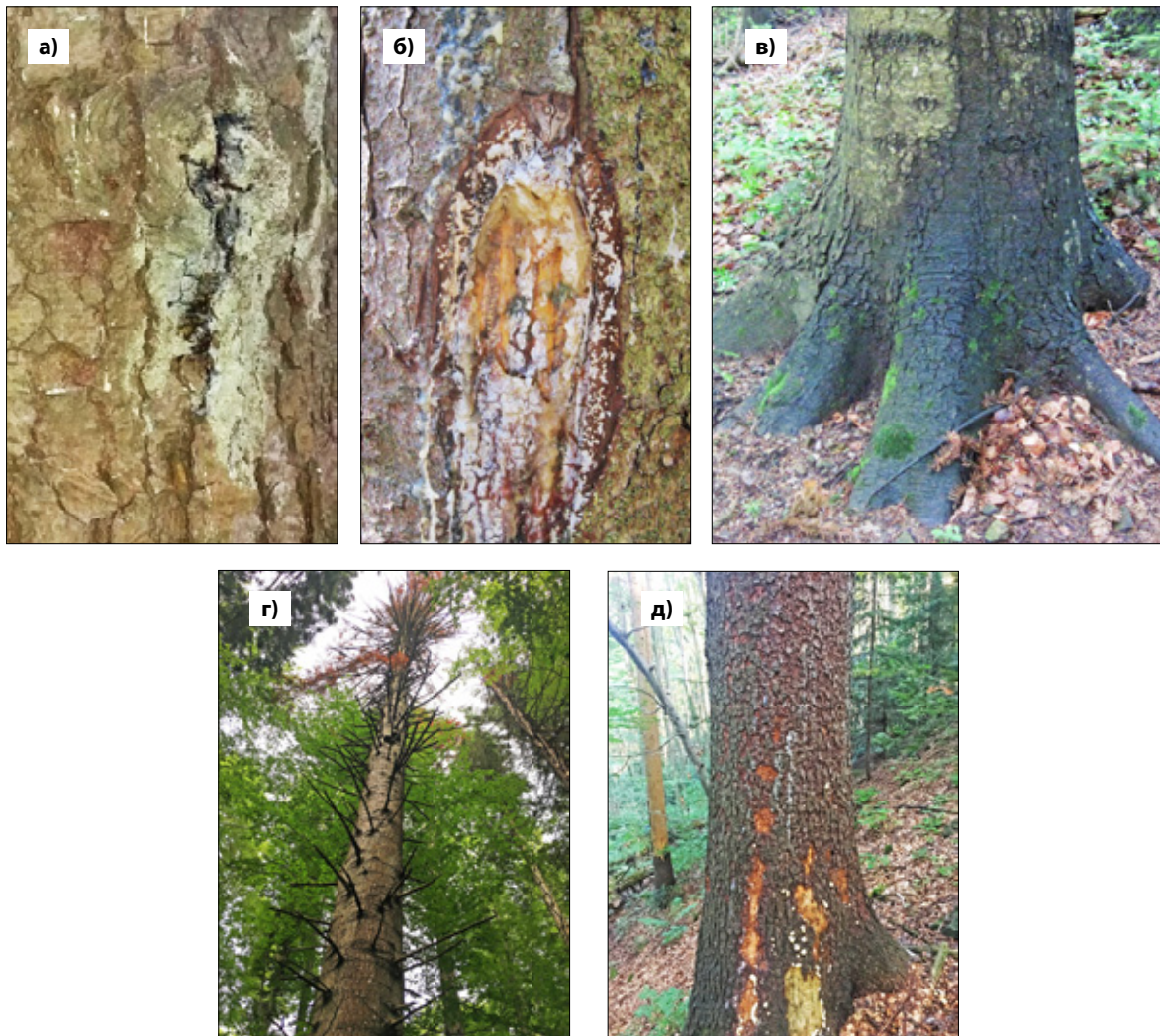


Рис. 2. Макроознаки бактеріальної водянки *Abies alba*:
 а – тріщини і ексудат на рігидомі; б -сформована виразка з оголеною вторинною флоемою та раневою меристемою (калюсом); в – мокра основа стовбура; г – відмерлі водяні пагони;
 д – поселення вторинних патогенів.

У процесі досліджень встановлено, що *Abies alba* є елементом п'ятих лісових асоціацій, виділених за методикою еколого-флористичної класифікації рослинності та методу J. Braun-Blanquet (1964). Синтаксономічна схема досліджених ценозів та місце у ній ялицевих лісів має такий вигляд:

VACCINIO-PICEETEA Br.-Bl. 1939

Vaccinio-Piceetalia Br.-Bl. 1939

Piceion abietis Pawł. et al. 1928 (*Vaccinio-Piceion* Br.-Bl. 1938)

Vaccinio-Abietenion Oberd. 1962

Abieti-Piceetum (montanum) Szaf., Pawł. et Kulcz. 1923 em. J.Mat. 1978

QUERCO-FAGETEA Br.-Bl. et Vlieg. 1937

Fagetalia sylvaticae Pawł. in Pawł., Sokoł. et Wall. 1928

Carpinion betuli Issl. 1931 em. Oberd. 1953

Tilio cordatae-Carpinetum betuli Tracz. 1962 var. *Abies alba*

Fagion sylvaticae R. Tx. et Diem. 1936

Luzulo-Fagenion (Lohm. ex R. Tx. 1954) Oberd. 1957

Luzulo luzuloidis-Fagetum (Du Rietz 1923) Markgr. 1932 em. Meusel 1937

Luzulo pilosae-Fagetum W.Mat. et A. Mat. 1973

Dentario glandulosae-Fagenion Oberd. et Müller 1984

Dentario glandulosae-Fagetum W. Mat. 1964 et Guzikowa et Kornaś 1969 var. *Abies alba*

Фітосоціологічними описами зафіксовано виразну різницю у видовому складі ценозів нормального типу з ознаками захворювання *Abies alba*. Порівняльну фітоценотичну характеристику синтаксонів за участю *Abies alba* наведено у табл. 1.

Таблиця 1

Фітоценони лісових асоціацій з участю *Abies alba*

№ синтаксону	1	1a	2	2a	3	3a	4	4a	5	5a
Кількість видів	40	43	81	74	33	33	35	36	87	79
Індекс санітарного стану насаджень, Іс	1.2	1.2	1.50	4.63	1.16	2.80	1.00	3.10	1.00	5.80
Клас постійності. Бал шкали Браун-Бланке										
D.sp. Ass. <i>Abieti-Piceetum (montanum)</i>*										
<i>Blechnum spicant</i>	V.2	V.1	-	-	II.1	II.1	III.1	II.1	-	-
<i>Plagiothecium undulatum</i>	V.1	V.+	I.+	I.+	IV.1	V.1	III.1	III.1	I.+	I.+
<i>Abies alba</i>	V.5	V.5	V.3	V.5	V.+	V.1	V.2	V.3	V.1	V.5
<i>Fagus sylvatica</i>	V.+	-	I.+	-	V.5	V.+	V.5	V.1	V.5	V.1
D.sp. Ass. <i>Tilio cordatae-Carpinetum betuli</i> var. <i>Abies alba</i>										
<i>Carex pilosa</i>	I.+	II.+	V.5	V.5	I.1	I.1	I.+	-	V.3	V.3
<i>Cruciata glabra</i>	-	I.+	V.1	V.1	-	-	-	-	IV.1	IV.1
<i>Euonymus verrucosus</i>	-	-	V.+	V.+	-	-	-	-	II.+	I.+
<i>Galium intermedium</i>	-	-	V.+	IV.+	-	-	-	-	I.+	I.+
D.sp. Ass. <i>Luzulo luzuloidis-Fagetum</i>										
<i>Luzula luzuloides</i>	II.1	II.1	-	-	V.4	V.4	V.5	V.5	-	-
<i>Prenanthes purpurea</i>	I.+	I.1	-	-	IV.1	IV.1	V.5	V.5	-	-
<i>Senecio fuchsii</i>	I.+	-	-	-	IV.3	II.3	V.5	V.5	I.+	-
D.sp. Ass. <i>Luzulo pilosae-Fagetum</i>										
<i>Luzula pilosa</i>	II.1	II.1	-	I.+	II.1	III.1	III.2	III.2	I.+	I.+
<i>Trientalis europaea</i>	V.1	V.1	-	-	IV.1	IV.1	V.2	V.1	-	-
D.sp. Ass. <i>Dentario glandulosae-Fagetum</i> var. <i>Abies alba</i>										
<i>Dentaria glandulosa</i>	-	-	I.+	-	-	-	I.+	-	V.3	V.3
<i>Symphytum cordatum</i>	-	-	I.+	I.+	-	-	-	-	V.4	V.4
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	I.+	II.+	II.+	I.+	I.+	-	I.+	-	V.1	V.1
<i>Glechoma hirsuta</i>	-	-	I.+	-	-	-	-	-	III.+	II.+
<i>Salvia glutinosa</i>	-	-	I.+	I.+	-	-	-	-	V.4	V.4
D.sp. Cl.: a – VACCINIO-PICEETEA; b – Cladonio-Vaccinietalia; c – Dicrano-Pinion, Piceo – Vaccinienion uliginosi; d – Vaccinio-Piceetalia; e – Piceion abietis; f – Vaccinio-Abietenion										
<i>a Dicranum scoparium</i>	V.+	V.+	-	I.+	IV.+	IV.+	III.+	III.+	-	-
<i>a Hylocomium splendens</i>	V.2	V.3	-	-	III.1	IV.1	IV.2	IV.2	-	-

<i>a Melampyrum pratense</i>	V.1	V.1	-	-	IV.1	IV.1	III.2	IV.2	-	-
<i>a Pleurozium schreberi</i>	V.4	V.2	-	-	IV.3	V.3	III.2	IV.2	-	-
<i>a Ptilium crista-castrensis</i>	V.1	V.2	I.+	I.+	IV.1	V.1	V.1	V.1	I.+	-
<i>a Vaccinium myrtillus</i>	V.5	V.5	II.+	III.+	V.2	V.4	V.4	V.3	I.+	I.+
<i>a Vaccinium vitis-idaea</i>	V.1	V.2	I.+	I.+	V.1	V.1	V.+	V.1	I.+	I.+
<i>b Dicranum polysetum</i>	V.+	V.+	-	-	I.2	-	II.2	II.+	-	-
<i>c Dryopteris austriaca</i>	V.1	V.+	III.+	II.+	IV.3	III.3	IV.1	IV.1	-	-
<i>c Hypnum cupressiforme</i>	V.1	V.+	II.+	I.+	III.1	II.1	IV.+	IV.+	II.+	II.+
<i>c Leucobryum glaucum</i>	V.2	V.1	I.+	II.+	III.1	I.1	IV.1	IV.+	I.+	-
<i>c Polytrichum commune</i>	V.1	V.+	-	I.+	IV.2	IV.2	IV.+	IV.+	-	-
<i>d Bazzania trilobata</i>	V.+	V.+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>d Picea abies</i>	V.4	V.5	V.+	V.+	V.1	V.1	V.3	V.3	V.3	V.3
<i>e Luzula sylvatica</i>	III.+	III.+	-	-	II.+	I.+	II.+	II.+	-	-
<i>f Athyrium filix-femina</i>	V.+	V.+	II.+	I.+	III.+	III.+	III.+	III.+	I.+	I.+

D.sp. Cl.: a – QUERCO-FAGETEA; b – Quercetalia pubescenti-petraeae, Potentillo albae-Quercion petraeae; c – Fagetalia sylvaticae; d – Alno-Ulmion; e – Fagion sylvaticae; f – Tilio platyphyllis-Acerion pseudoplatani; g – Carpinion betuli

<i>a Aegopodium podagraria</i>	I.1	I.1	III.4	IV.4	-	-	-	-	V.1	V.1
<i>a Anemone nemorosa</i>	-	I.+	V.4	V.4	-	-	-	-	V.4	V.4
<i>a Campanula trachelium</i>	I.1	I.+	III.+	II.+	-	-	-	-	II.+	I.+
<i>a Carex digitata</i>	I.+	I.+	V.1	V.1	I.+	I.+	I.+	-	IV.+	IV.+
<i>a Corylus avellana</i>	-	-	V.2	V.2	-	-	-	-	V.2	V.3
<i>a Hedera helix</i>	-	-	III.2	III.2	-	-	-	-	II.2	II.3
<i>a Hepatica nobilis</i>	-	-	III.1	II.1	-	-	-	-	II.+	I.+
<i>a Lathraea squamaria</i>	-	-	III.1	II.1	-	-	-	-	II.+	II.+
<i>a Lonicera xylosteum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	I.+	I.+
<i>a Melica nutans</i>	-	-	I.+	I.+	-	-	-	-	-	-
<i>a Poa nemoralis</i>	-	-	IV.+	IV.+	-	-	-	-	II.+	III.+
<i>a Ranunculus auricomus</i>	-	-	II.+	II.+	-	-	-	-	I.+	-
<i>a Scilla bifolia</i>	-	-	II.1	II.1	-	-	-	-	II.1	-
<i>a Viola mirabilis</i>	-	-	IV.+	IV.+	-	-	-	-	II.+	I.+
<i>b Ranunculus polyanthemos</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	III.+	II.+
<i>c Anemone ranunculoides</i>	-	-	II.1	-	-	-	-	-	II.+	II.+
<i>c Aposeris foetida</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	V.1	V.+
<i>c Asarum europaeum</i>	-	-	III.+	I.+	-	-	-	-	II.+	I.+
<i>c Atrichum undulatum</i>	-	-	III.+	II.+	-	-	-	-	IV.+	IV.+
<i>c Astrantia major</i>	-	-	I.+	I.+	-	-	-	-	II.+	I.+
<i>c Carex sylvatica</i>	-	-	IV.+	IV.+	-	-	-	-	II.+	II.+
<i>c Corydalis solida</i>	-	-	II.2	III.2	-	-	-	-	II.+	II.+
<i>c Daphne mezereum</i>	-	-	I.+	I.+	-	-	-	-	III.+	III.+
<i>c Dryopteris filix-mas</i>	-	-	III.+	III.+	-	-	-	-	IV.+	IV.+
<i>c Ficaria verna</i>	-	-	V.+	V.+	-	-	-	-	IV.+	IV.3
<i>c Galeobdolon luteum</i>	-	-	IV.3	V.3	-	-	-	-	III.4	III.4
<i>c Galium odoratum</i>	-	-	V.3	V.4	-	-	-	-	V.4	V.4
<i>c Isopyrum thalictroides</i>	-	-	II.+	I.+	-	-	-	-	III.+	II.+
<i>c Lathyrus vernus</i>	-	-	II.+	II.+	-	-	-	-	II.+	I.+

Продовження таблиці 1

<i>c Milium effusum</i>	-	-	IV.+	IV.+	-	-	-	-	IV.+	IV.+
<i>c Polygonatum multiflorum</i>	-	-	I.+	-	-	-	-	-	II.+	I.+
<i>c Primula elatior</i>	-	-	II.+	-	-	-	-	-	II.+	I.+
<i>c Pulmonaria obscura</i>	-	-	V.1	IV.1	-	-	-	-	V.2	II.1
<i>c Ranunculus lanuginosus</i>	-	-	II.1	I.1	-	-	-	-	III.2	I.1
<i>c Sanicula europaea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	IV.+	I.+
<i>c Scrophularia nodosa</i>	-	-	I.+	I.+	-	-	-	-	I.+	-
<i>c Stachys sylvatica</i>	-	-	I.+	I.+	-	-	-	-	II.+	-
<i>c Viola reichenbachiana</i>	-	-	III.+	III.+	-	-	-	-	III.+	III.+
<i>d Circaea lutetiana</i>	-	-	III.+	I.+	-	-	-	-	IV.+	II.+
<i>d Equisetum telmateia</i>	-	-	I.+	I.+	-	-	-	-	II.+	I.+
<i>e Dentaria bulbifera</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	IV.1	III.1
<i>f Acer pseudoplatanus</i>	-	I.+	V.4	III.1	-	-	-	-	V.3	III.3
<i>f Actaea spicata</i>	-	-	III.+	III.+	-	-	-	-	III.+	I.+
<i>f Ulmus glabra</i>	-	I.+	III.+	I.+	-	-	-	-	II.+	II.+
<i>g Campanula rapunculoides</i>	-	-	III.+	II.+	-	-	-	-	III.+	I.+
<i>g Carpinus betulus</i>	-	I.+	V.4	II.+	I.+	I.+	I.+	I.+	V.2	V.2
<i>g Cerasus avium</i>	-	-	V.+	-	-	-	-	-	V.+	-
<i>g Stellaria holostea</i>	-	-	V.4	V.4	-	-	-	-	V.2	V.2

D.sp. Cl.: a – EPILOBIETEA ANGUSTIFOLII, Atropetalia; b – Sambuco-Salicion

<i>a Fragaria vesca</i>	-	I.+	IV.+	III.+	-	-	-	I.+	II.+	I.+
<i>a Rubus idaeus</i>	I.+	I.+	IV.1	III.1	-	-	-	I.+	IV.+	III.+
<i>d Betula pendula</i>	I.+	I.+	III.1	II.1	II.1	I.1	I.+	I.+	I.+	I.+
<i>d Populus tremula</i>	III.+	II.+	IV.1	II.1	IV.1	II.1	IV.+	I.+	V.+	II.+
<i>d Salix caprea</i>	-	-	I.+	I.+	-	-	-	-	-	-
<i>d Sambucus nigra</i>	-	-	II.+	II.+	-	-	-	-	II.+	II.+
<i>b Sambucus racemosa</i>	I.+	-	II.+	-	-	-	-	-	III.+	-
<i>b Sorbus aucuparia</i>	III.1	IV.1	V.1	IV.1	III.+	IV.+	III.+	II.+	V.+	IV.+

D.sp. Cl.: a – BETULO-ADENOSTYLETEA, Calamagrostietalia, Adenostylian alliariae

<i>a Petasites albus</i>	-	-	-	-	-	I.1	-	-	-	I.+
--------------------------	---	---	---	---	---	-----	---	---	---	-----

Інші види:

<i>Ajuga reptans</i>	-	-	III.+	III.+	-	-	-	-	IV.+	V.+
<i>Carex brizoides</i>	-	-	I.1	I.1	-	-	-	-	I.1	II.1
<i>Crocus heuffelianus</i>	I.+	-	-	-	-	-	-	-	III.+	I.1
<i>Dryopteris carthusiana</i>	III.+	III.+	V.+	II.+	III.+	II.+	II.+	I.+	V.+	IV.+
<i>Equisetum sylvaticum</i>	-	-	II.+	I.+	-	-	-	-	I.+	I.+
<i>Hieracium sylvularum</i>	I.+	I.+	III.+	III.+	-	-	-	-	III.+	IV.+
<i>Majanthemum bifolium</i>	I.+	I.+	IV.2	IV.2	-	-	I.+	I.+	IV.1	IV.1
<i>Mycelis muralis</i>	-	-	II.+	II.+	-	-	-	-	III.+	III.+
<i>Oxalis acetosella</i>	V.+	V.+	-	-	V+	V+	V.+	V.+	V.+	V.+
<i>Phegopteris connectilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	III.+	II.+
<i>Rubus hirtus</i>	-	I.2	I.+	III.3	-	I.1	-	I.2	I.+	IV.5
<i>Viburnum opulus</i>	-	-	III.+	II.+	-	-	-	-	II.+	III.+

Примітка: D.sp. – діагностичні види; 1 *Abieti-Piceetum (montanum)*: 1 – нормальний ценоз; 1a – ценоз із ознаками всихання ялиці білої; 2 *Tilio cordatae-Carpinetum betuli var. Abies alba*: 2 – нормальний ценоз; 2a – ценоз із ознаками всихання ялиці білої; 3 *Luzulo luzuloidis-Fagetum*: 3 – нормальний ценоз; 3a – ценоз із ознаками всихання ялиці білої; 4 *Luzulo pilosae-Fagetum*: 4 – нормальний ценоз; 4a – ценоз із ознаками всихання ялиці білої; 5 *Dentario glandulosae-Fagetum var. Abies alba*: 5 – нормальний ценоз; 5a – ценоз із ознаками всихання ялиці білої

Обстеження ялицевих лісів ДП «Кутське ЛГ» із найвищим ступенем ураження *Abies alba* показало, що вони належать ялицевому варіанту асоціації *Dentario glandulosae-Fagetum* W. Mat. 1964 et Guzikowa et Kornaś 1969 var. *Abies alba*. У трав'яному вкритті таких лісів переважають види, характерні для бучин, хоча у деревних ярусах домінує *Abies alba*, а особин *Fagus sylvatica* у верхніх деревних ярусах практично не залишилося. Про належність ділянок до *Dentario glandulosae-Fagetum* свідчать діагностичні види цієї асоціації, густий підріст *Fagus sylvatica* та загальні характеристики біотопу. Фоновими тут є також види, характерні для класу *QUERCO-FAGETEA*, а видів, характерних для *Abies alba*, тут не виявлено взагалі. Побіжним доказом трансформації букових лісів у ялицеві стала також наявність у ценозах із переважанням *Abies alba* і ознаками її всихання плодкових тіл макроміцетів, характерних для бучин, зокрема *Coprinus picaceus* (Bull.) Fr., *Pholiota lenta* (Pers.) Singer, *Lactarius blennius* (Fr.) Fr., *Russula mairei* Singer та ін. (Jahn, Nespiak, & Tüxen, 1967). Дослідження ділянок таких деревостанів підтвердило думку про те, що штучне зменшення участі *Fagus sylvatica* провокує загибель *Abies alba*.

До рідкісних лісових фітоценозів із участю *Abies alba* тут належить ялицевий варіант дубово-грабових лісів – *Tilio cordatae-Carpinetum betuli* var. *Abies alba*. У таких ценозах добре видно сліди господарювання – знижена участь або повна відсутність характерної для таких лісів *Cerasus avium* (L.) Moench. та інших листяних видів дерев. Такі ліси також є осередками всихання *Abies*

alba, в яких вона з домішки стала елементом кількох деревних ярусів, посідаючи місце листяних видів. Багаті умови місцезростання та нетиповий видовий склад такого ценозу лежать у основі порушень біотичної стійкості *Abies alba*. У фітоценозах цієї асоціації рівень її захворювання є дуже високим.

На території ДП «Кутське ЛГ» *Abies alba* є характерним елементом і так званих «кислих бучин», які формуються тут у вигляді ценозів двох асоціацій – *Luzulo luzuloidis-Fagetum* і *Luzulo pilosae-Fagetum* із дуже подібними характеристиками. Вони формуються у бідніших трофотобах, аніж *Dentario glandulosae-Fagetum*, на мілких ґрунтах із виходом кам'янистих розсипищ. У таких лісах із невеликою участю *Abies alba* незначною мірою виражено її пошкодження. Зрідження деревних ярусів неминуче призводить до всихання *Abies alba*. Сприяють цьому і екологічні характеристики біотопу, оскільки ацидофільні бучини займають найвищі місцезростання по верхівках хребтів і формуються на ґрунтах, які незадовільно утримують вологу, і в посушливі роки мікросередовище таких лісів докорінно змінюється.

Найменшу частку уражених дерев відмічено у ценозах асоціації *Abieti-Piceetum (montanum)*, де всі деревні яруси сформовані видами *Picea abies* та *Abies alba*. Їхньою характерною ознакою є добре розвинене мохове вкриття та дуже добре поновлення *Abies alba*. Бука у таких деревостанах практично немає, поодинокі його особини у підрослі не формують лісового середовища. Немає тут і видів, характерних як для класу *QUERCO-FAGETEA*, так і букових лісів зокрема (рис. 3).

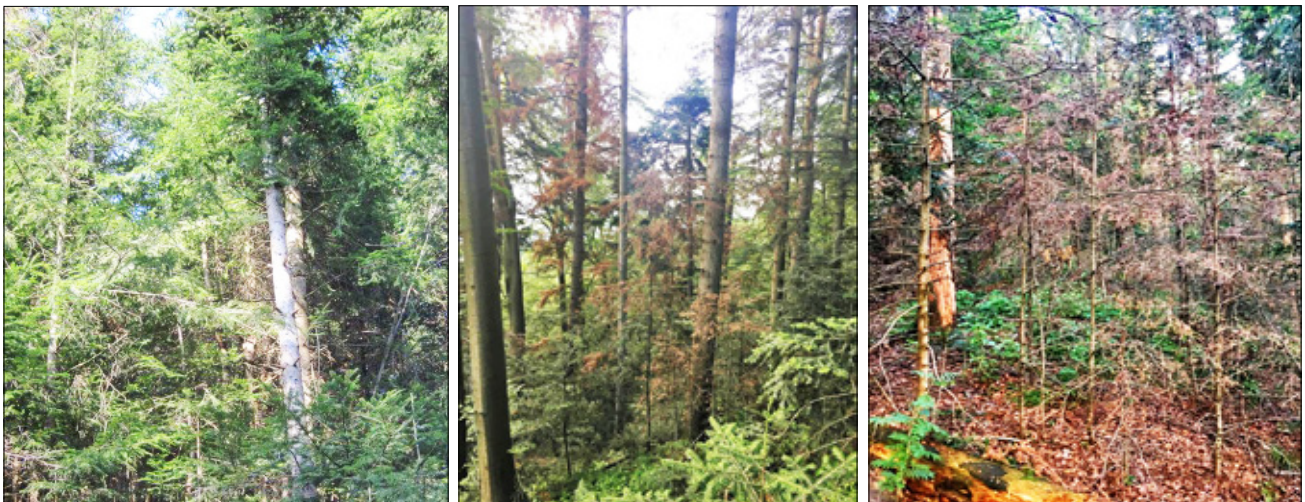


Рис. 3. Залежність рівня захворювання *Abies alba* від належності ценозу: (*Abieti-Piceetum (montanum)*) (зліва); *Dentario glandulosae-Fagetum* (в центрі) і *Luzulo pilosae-Fagetum* із зниженою участю *Fagus sylvatica* (справа)

Для підтвердження факту кореляції фітосанітарного стану лісів з часткою діагностичних для асоціації видів дерев проаналізовано зміну участі деревних видів у здорових фітоценозах та з ознаками всихання *Abies alba* у межах однієї рослинної асоціації. Одночасно встановлено відповідність видового складу лісових ценозів умовам біотопу (табл. 2).

За наведеними у табл. 2 результатами, частка діагностичних видів дерев в осередках всихання *Abies alba* значно відрізняється у порівнянні із здоровими ценозами з типовим видовим складом.

Зазначимо, що комплекс діагностичних трав'яних видів та їхня характерна комбінація були практично однаковими в обох варіантах асоціації,

що забезпечило чистоту експерименту. Синтаксономічний аналіз та коефіцієнти подібності участі деревних видів у ценозах підтверджують, що осередки всихання *Abies alba* приурочені до мішаних лісів, з яких частково або повністю видалено листяні види дерев. Доказом цього є видовий склад підросту, трав'яного і мохового ярусів та мікобіоти, які залишаються «вірними» природному ценозу та умовам біотопу.

Висновки. Каталізуючим чинником всихання *Abies alba* є несприятливі синоптичні чинники, зокрема, посуха у літній період, та лісівничі прорахунки. Найбільші осередки всихання *Abies alba* приурочені до ялицево-букових лісів, в яких зрубно більшість дерев бука. Розвиток бактерій, як і всіх патогенних організмів, є лише наслідком дії комплексу чинників та ланцюга багаторічних подій, які відбулися у такій послідовності: пройшла зміна видового складу лісових фітоценозів у бік трансформації ялицево-букових і смереково-ялицево-букових лісів у буково-ялицеві, ялицево-смерекові та чисто ялицеві шляхом масового зрубування бука

у місцях виростання корінних деревостанів. Про це свідчать типи ґрунтів, склад трав'яного та мохового ярусів, мікобіота обстежених ділянок із всихаючими деревами *Abies alba*. Це однозначно призвело до втрати *Abies alba* імунітету, оскільки такі фітоценози позбавлені характерної для *Abies alba* міко- та мікробіоти, зокрема, мікоризоутворювачів і ґрунтової мезофауни, які можуть поставати антагоністами патогенів *Abies alba*. Чисті ж хвойні ліси завжди є осередками розвитку деструктивних процесів. Поширення і розвиток бактеріальної патології відмічені у наступний після посушливого літа рік, посилюючись антропогенними чинниками. Вторинними патогенами, які поселяються на всихаючих деревах, є *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. (1888), *Armillaria mellea* s. l., *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. & Pouzar (1958), ксилотофаги та низка мікроксилотрофів. Саме ці види найчастіше вважаються основною причиною всихання *Abies alba*, проте такими насправді не є, як, зрештою, і сам збудник бактеріозу, який лише використав вільну екологічну нішу у видозміненому біоценозі.

Таблиця 2

Коефіцієнти подібності участі (S) деревних видів у ценозах із участю *Abies alba*

№ синтаксону	1*	1a	2	2a	3	3a	4	4a	5	5a
<i>Abies alba</i>	0,95		0,80		0,88		0,87		0,55	
<i>Fagus sylvatica</i>	0,97		0,97		0,52		0,55		0,55	
<i>Picea abies</i>	0,88		0,98		1,00		0,9		0,90	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	0,98		0,65		1,00		1,00		1,00	
<i>Ulmus glabra</i>	0,98		1,00		1,00		1,00		1,00	
<i>Carpinus betulus</i>	0,98		0,65		1,00		1,00		0,92	
<i>Cerasus avium</i>	1,00		0,97		1,00		1,00		0,97	
<i>Betula pendula</i>	1,00		0,97		0,97		1,00		1,00	
<i>Populus tremula</i>	1,00		0,97		0,97		1,00		1,00	
<i>Sorbus aucuparia</i>	1,00		1,00		1,00		1,00		1,00	

Примітка: номери синтаксонів як у табл. 1, S – коефіцієнт подібності участі деревних видів у ценозі (Brzeziecki, 2008)

Для нормального росту й розвитку ялицевих лісів потрібно запровадити певні лісівничі та охоронні заходи і дотримуватися правил лісівничої поведінки в лісах. Необхідно відновлювати корінні деревостани, максимально наблизивши їхній склад до природних, і, насамперед, варто збільшити частку бука в ялицевих лісах. Важливою складовою здоров'я лісових видів дерев є симбіотрофна мікобіота, тому потрібно оберігати мікоризні гриби, які сприяють нормальному розвитку мікотрофних рослин, беруть участь у процесах кругообігу речовин, підвищенні родючості ґрунтів і створюють складні симбіотичні зв'язки із деревними видами, захищаючи їх від уражень хвороботворними організмами. Розірвати хвороботворний ланцюг в ялицевих лісах можна оперативним вибиранням хворих дерев і перерформуванням хворих ялицевих деревостанів у мі-

шані ялицево-букові з часткою *Abies alba* у межах ценотичного оптимуму.

Бібліографічні посилання

- Beltiukova, K. Y., Matyshevskaya, M. S., Kulykovskaya, M. D., & Sydorenko, S. S. (1968). *Methods for investigating pathogens of bacterial plant diseases*. Kyiv: Scientific thought (in Russian).
- Braun-Blanquet, J. (1964). *Plant sociology. Basics of vegetation science*. Wien-New York: Springer (in German).
- Brzeziecki, B. (2008). Long-term dynamics of natural stands on the example of two forest communities of the Białowieża National Park: *Pino-Quercetum* and *Tilio-Carpinetum*. Vol. II. *Studies Naturae*, 54, 9-22 (in Polish).

- Carter, J. C. (1945). Wetwood of elms. *Bulletin Illinois Natural History Survey*, 23, 401-448.
- Cherpakov, V.V. (2012). Bacterial dropsy: affected species of coniferous species in Russia. *Actual problems of the forest complex*, 33, 111-115 (in Russian).
- Cherpakov, V.V. (2017). Etiology of bacterial dropsy of woody plants. *Proceedings of the St. Petersburg Forestry Academy*, 220, 125-139 (in Russian).
- Cherpakov, V.V. (2015). The study of the pathogenic properties of bacteria «Wet Wood». *Actual problems of the forest complex*, 41, 158-163 (in Russian).
- Dale, V.H., Joyce, L.A., McNulty S. (2001). Climate change and forest disturbances. *BioScience*. 51 (9), 723-734. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0723:CCAFD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:CCAFD]2.0.CO;2)
- Ellenberg, H., & Klotzli, F. (1972). Forest companies and forest sites of Switzerland. *Messages from the Swiss Anstaltt for forestry research*, 48 (4), 587-930 (in German).
- Elling, W., Dittmar, C., Pfaffelmoser, K., Rotzer, T. (2009). Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. *Forest Ecology and Management*, 257, 1175-1187. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.014>
- Fukarek, F. (1967). *Phytosociology*. Warsaw: PWR i L. (in Polish)
- Gašperšič, F. (1967). The developmental dynamics of the fir-beech forests in Sneznik in the last 100 years (and Slovene). *Forestry journal*, 7-8, 202-237.
- Golubec, M.A. (2003). Geobotanical zoning of the Ukrainian Carpathians is the basis of rational nature utilization. *Proceedings of the Scientific Society of them. Shevchenko*, 12, 283-292 (in Ukrainian).
- Goychuk, A.F., Drozda, V.F., & Shvets, M.V. (2017). *Bacterial dropsy birch in stands of Zhytomyr Polissya of Ukraine: scientific and methodical recommendations for enterprises of the State Agency of Forest Resources of Ukraine*. Kyiv: National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine (in Ukrainian).
- Goychuk, A., Drozda, V., & Shvets, M. (2018). Risk of birch disappearance in Zhytomyr Polissya of Ukraine. *Proceedings of the Forestry Academy of sciences of Ukraine*, 17, 16-25 (in Ukrainian). <https://doi.org/10.15421/411817>
- Gvozdyak, R.I., & Yakovleva, L.M. (1979). *Bacterial diseases of forest tree species*. Kyiv: Scientific thought (in Russian).
- Gvozdyak, R.I., Gojčuk A.F., & Rosenfeld, V.V. (2012). *Bakteriozi of forest trees*. Zhitomir: Polissya (in Ukrainian).
- Gvozdyak, R.I., Goychuk, A.F., & Rosenfeld, V.V. (2014). *Forest Phytopathobacteriology*. Kyiv: Publishing house «Vinichenko» (in Ukrainian).
- Gvozdyak, R.I., Goychuk, A.F., Rosenfeld, V.V., & Pasichnyk, L.A. (2011). *Bacterial diseases and seed microbiot of Scotch Pine (Pinus sylvestris L.)*. Zhitomyr: Polissya (in Ukrainian).
- Hensiruk, S.A. (1964). *Forests of Ukrainian Carpathians and their use*. Kiev: Harvest (in Ukrainian).
- Index Fungorum*. Retrieved from <http://www.indexfungorum.org>
- Jacobi, W.R. (2009). Bacterial wetwood. *Colorado state university*, 2, 81-83.
- Jactel, H., Petit, J., & Desprez-Loustau, M.I. (2012). Drought effect on damage by forest insects and pathogens: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 18 (1), 267-276. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02512.x>
- Jahn H., Nespiak, A., & Tüxen, R. (1967). Mushroom sociological investigations in beech forests (*Carici-Fagetum, Melico-Fagetum* and *Luzulo-Fagetum*) of the Weser Mountains. *Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft*, 11-12, 159-197 (in German).
- Kalutsky, I.F. (2008). Forest biocenoses of the Ukrainian Carpathians, problems of their preservation and sustainable development. *Proceedings of the Forestry Academy of sciences of Ukraine*, 6, 55-61 (in Ukrainian).
- Kobal, M., Grcman, H., Zupan, M., Levanic, T., Simoncic, P., Kadunc, A., & Hladnik, D. (2015). Influence of soil properties on silver fir (*Abies alba* Mill.) growth in the Dinaric Mountains. *Forest Ecology and Management*, 337, 77-87. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.10.017>.
- Kramatets, V.O., & Krinickij, G.T. (2009). Evaluation of status and possible threats to the survival of the spruce forests of the Carpathians in connection with climate change. *Scientific bulletin of Ukrainian National Forestry University of Ukraine*, 19.15, 38-50 (in Ukrainian).
- Krasnov, V.P., Orlov, A.A., Buzun, V.A., Landin, V.P., & Rustle, Z.M. (2007). *Applied radioecology of the forest*. Zhytomyr: Polissya (in Ukrainian).
- Kučera, P. (2008). Remarks on higher-ranked syntaxa with *Abies alba* in Central Europe: their concepts and nomenclature. *Hacquetia*, 7 (2), 161-172. <https://doi.org/10.2478/v10028-008-0009-0>
- Kulbanska, I.M. (2015). Ecological-forestry factors and their influence on the spread of common asbestosis tuberculosis in the western part of Ukraine. *Scientific Bulletin of Ukrainian National Forestry University*, 25 (6), 64-71 (in Ukrainian).
- Lebourgeois, F. (2007). Climatic signal in annual growth variation of silver fir (*Abies alba* Mill.) and spruce (*Picea abies* Karst.) from the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Annals of Forest Science*, 64, 333-343.
- Lebourgeois, F., Rathgeber, C. B. K., & Ulrich, E. (2010). Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *Journal of Vegetable Science*, 21, 364-376.
- Levanic, T. (1997). Growth depression of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Dinaric phytogeographic

- region between 1960 and 1995. *Collection of forestry and woodworking*, 52, 137-164.
- List of Prokaryotic names with Standing in Nomenclature. Retrieved from <http://www.bacterio.cict.fr/e/erwinia.html>
- Manko, Yu.I., & Gladkova, G.A. (2001). *Drying of spruce in light of the global deterioration of dark coniferous forests*. Vladivostok: Dalnauka (in Russian).
- Matuszkiewicz, W. (2013). *Guide to marking plant communities in Poland*. Warsaw: PWN (in Polish).
- Matuszkiewicz, W., & Polakowska, M. (1995). Materials for phytosociological systematics of mixed coniferous forests in Poland. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 24 (2), 65-74 (in Polish).
- Mayer, H., & Onno, M. (1970). For the systematic evaluation of Abieti-Fagetum and Abietetum in the Western and Eastern Alpine fagion. *Vegetatio*, 20 (5/6), 381-393. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/20035521> (in German).
- Meshkova V.L., Borysenko O.I., & Pryhornytskyi V.I. (2018). Forest site conditions and other features of Scots pine stands favorable for bark beetles. *Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine*, 16, 106-114. <https://doi.org/10.15421/411812>
- Müller, Th., Oberdorfer, E., & Seibert, P. (1992). *Southern German Plant Societies. Part IV. Forests and shrubs*. Jena: Gustav Fischer (in German).
- On Kosivshchyna, due to diseases, the masses of dried firs. Retrieved from <https://www.youtube.com/watch?v=PdZaLijmv-k>
- Pinto, P.E., Gegout, J.C., Herve, J.C., & Dhote, J.F. (2007). Changes in environmental controls on the growth of *Abies alba* Mill. in the Vosges Mountains, northeastern France, during the 20th century. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 472-484.
- Pinto, P.E., Gegout, J.C., Herve, J.C., Dhote, J.F. (2008). Respective importance of ecological conditions and stand composition on *Abies alba* Mill. dominant height growth. *Forest Ecology and Management*, 255, 619-629. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.031>
- Pogribnyy, O.O., Yusypovych, Yu.M., Zaika, V.K., et al. (2018). Investigation of the causes of white fir stand drying (*Abies alba* Mill.) in the Ukrainian carpathians. *Scientific Bulletin of Ukrainian National Forestry University*, 28 (8), 9-13. <https://doi.org/10.15421/40280801> (in Ukrainian).
- Rybalko, T.N., & Gukasyan, A.B. (1986). *Bacteriosis of conifers in Siberia*. Novosibirsk: Science (in Russian).
- Sanitary rules in the forests of Ukraine. (1995). *Approved by the Resolution of the Cabinet of Ministers of Ukraine dated July 27, N. 555* (in Ukrainian).
- Scamoni, A. (1967). *Introduction to practical phytosociology*. Warsaw: PWR (In Polish).
- Schelhaas, M., Nabuurs, G., & Schuck, A. (2003). Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology*, 9, 1620-1633. doi:10.1046/j.1365-2486.2003.00684.x
- Scientists: on Kosivshchyna massively dries fir because of illness. Retrieved from https://kurs.if.ua/news/naukovtsi_na_kosivshchyni_masovo_vsyhayut_yalytsi_cherez_zahvoryuvannya_video_55845.html
- Shalovilo, Yu. I., Kovaleva, V. A., & Gut, R. T. (2011). Types of bacterial diseases of coniferous plants. *Scientific Bulletin of Ukrainian National Forestry University*, 21 (13), 68-72 (in Ukrainian).
- Shcherbin-Parfenenko, A. L. (1963). *Bacterial diseases of forest species*. Moscow: Goslesbumizdat (in Russian).
- Shink, B., Ward, J.C., & Zeikus, G. (1981). Microbiology of Wetwood Role of Anaerobic Bacterial Populations in Living Trees. *Journal of General Microbiology*, 123, 313-322.
- Shvets, M.V. (2015). About the situation of birch stands in the forests of Zhytomyr Polissya of Ukraine. *Ecological, economic and social Problems of development agrarian Sphere in Conditions of Globalization*, 193-196 (in Ukrainian).
- Shvets, M.V. (2017). Symptomatology and etiology of «wetwood» birch in stands of Zhytomyr Polissya. *Contribution of young scientists on forestry, wood processing technologies and horticulture*. Kyiv, Ukraine: National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, 32-33 (in Ukrainian).
- Shvydenko A.Z., Buksha I.F., & Krakovskaya S.V. (2018). *Vulnerability of Ukraine's Forests to Climate Change*. Kyiv: Nika-Center.
- Stoyko, S.M. (2009). Potential environmental consequences of global warming in the forest formations of the Ukrainian Carpathians. *Scientific Bulletin of Ukrainian National Forestry University*, 19.15, 214-224 (in Ukrainian).
- The Plant List. Retrieved from <http://www.theplantlist.org>
- Trestik, M., Kupka, I., & Demel O. (2004). Dying Spruce in North Moravia and Silesia. *Forestry Work*, 7, 12-15 (in Czech).
- Wysocki, C., & Sikorski, P. (2002). *Applied phytosociology*. Warsaw: SGGW Publisher (in Polish).
- Yavorovs'kyy, P.P. (2015). Impact of climate change on forest ecosystems. *Forestry and gardening*, 6 (14), 52-59 (in Ukrainian). http://nbuv.gov.ua/UJRN/licgoc_2015_6_14.
- Zhang, L., Jiang, Yu., Zhao, Sh., Jiao, L. and Wen, Ya. (2018). Relationships between Tree Age and Climate Sensitivity of Radial Growth in Different Drought Conditions of Qilian Mountains. *Northwestern China Forests*, 9, 135-138. <https://doi.org/10.3390/f9030135>

Фитоценотические предпосылки усыхания *Abies alba* Mill. в лесных ценозах Покутских Карпат

М.И. Сорока¹, А. Возняк², А.Ф. Гойчук³,
А.П. Оныськив⁴, П.П. Плихтяк⁵

В последние десятилетия к проблемам горных и предгорных лесов, связанных с усыханием *Picea abies*, добавилась еще одна – начали массово усыхать древостои *Abies alba* Mill. всех возрастных категорий. Если усыханию еловых лесов уделяется значительное внимание научного сообщества, то усыхание пихты белой на территории Покутских Карпат только начинают исследовать. *Abies alba* в Карпатах является одним из важнейших и ценнейших лесообразующих видов, особенностью которого является специфическая эколого-биотопическая характеристика, низкая эдификаторная роль и практически полное отсутствие возможности формировать чистые древостои. Это означает, что для жизни и нормального функционирования деревьев *Abies alba* необходимы сложные взаимосвязи со многими видами различной систематической принадлежности, которые приспособлены к жизни в этой же среде. Ценозы с участием пихты белой формируются в пределах высотного пояса буковых лесов, что является свидетельством близости экологических характеристик *Abies alba* и *Fagus sylvatica*. Биотопические признаки природных пихтовых группировок, как и их синтаксономия, являются предметом многолетних научных дискуссий, однако так и остались до конца не выясненными,

что помешало решению многих проблем, связанных с функционированием пихтовых лесов, в том числе и их усыханием.

Трехлетними исследованиями очагов усыхания *Abies alba* установлены закономерности их возникновения и распространения в лесных ценозах государственного предприятия «Кутское лесное хозяйство». Проведены исследования на предмет выявления деструктивных признаков в организации и функционировании пихтовых лесов, в которых кроются причины их усыхания. Проанализировано влияние абиотических факторов на развитие очагов усыхания и установлено, что оно развилось в следующий после засушливого лета год. С помощью макропризнаков установлена этиология заболевания, вызвавшего усыхание особей *Abies alba*, проведено первичное диагностирование возможных фитопатогенов. С использованием лабораторных анализов и с помощью аналитических методов установлен комплекс первичных и вторичных патогенов, очередность их поселения и возможные причины развития. Выявлено, что первичным возбудителем заболеваний *Abies alba* является бактерия рода *Erwinia*, вызывающая бактериальный рак-водянку. Вторичными патогенами являются *Heterobasidion annosum*, *Phellinus hartigii*, *Armillaria mellea* и *Climacocystis borealis*. Проведены фитосоциологические исследования фитоценозов с высокой долей участия *Abies alba*, принадлежащих различным ассоциациям лесной растительности, идентифицированных с помощью эколого-флористической классификации и метода J. Braun-Blanquet (1964). Описаны фитоценозы ассоциаций *Abieti-Piceetum (montanum)*, *Tilio cordatae-Carpinetum betuli* var. *Abies alba*, *Luzulo luzuloidis-Fagetum*, *Luzulo pilosae-Fagetum*, *Dentario glandulosae-Fagetum* var. *Abies alba*, среди которых отдельно выделены сообщества с признаками гибели *Abies alba*. Проведены исследования на предмет соответствия видового состава фитоценоза условиям биотопа. Фитосоциологическими исследованиями доказано, что и бактерии, и вторичные патогены чаще всего повреждают деревья *Abies alba* в смешанных лесах с измененным видовым составом. Установлено, что вспышка бактериальной водянки *Abies alba* развивается при изменении видового состава лесных фитоценозов в сторону трансформации пихтово-буковых лесов в буково-пихтовые и чисто пихтовые в результате вырубki бука в коренных древостоях. Наибольшее количество поврежденных деревьев *Abies alba* обнаружено в лесах ассоциации *Dentario glandulosae-Fagetum*, из которых выборочными рубками удалили бук, и в ценозах *Tilio cordatae-Carpinetum betuli* var. *Abies alba* с пониженным участием лиственных видов деревьев. Зато *Abies alba* в ценозах ассоциации *Abieti-Piceetum (montanum)* практически не повреждается.

Ключевые слова: пихтово-буковые леса; Покутские Карпаты; бактериальная водянка; бактериальный ожог; синтаксономия растительности; метод Ж. Браун-Бланке; усыхание лесов.

¹ Сорока Мирослава Ивановна – академик Лесной академии наук Украины, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники, древесиноведения і недревесной продукции леса. Национальный лесотехнический университет Украины, ул. генерала Чупринки, 103, Львов 79057, Украина. Тел.: + 38-032-239-27-11. E-mail: myroslava_soroka@yahoo.com ORCID <https://orcid.org/0000-0002-1037-6904>

² Возняк Анджей – профессор, доктор габилитованный, профессор кафедры гербологии и технологии выращивания растений. Университет Естественный в Люблине, ул. Академика, 13, Люблин 20-950, Польша, Тел. + 48-814-456-610. E-mail: andrzej.wozniak@up.lublin.pl ORCID <https://orcid.org/0000-0002-9845-7003>

³ Гойчук Анатолий Федорович – академик Лесной академии наук Украины, доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры лесоводства. 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 ORCID <https://orcid.org/0000-0002-6827-2307>

⁴ Оныськив Андрей Петрович – директор, государственное предприятие «Кутское лесное хозяйство», ул. Сечевых Стрельцов, 1, с. Яблонов, 78621, Косовский район, Ивано-Франковская обл., Украина. Тел. +38-03478-3-66-44. E-mail: kdlhlis@ukr.net

⁵ Плихтяк Петр Петрович – лесничий, государственное предприятие «Кутское лесное хозяйство», ул. Сечевых Стрельцов, 1, с. Яблонов, 78621, Косовский район, Ивано-Франковская обл., Украина. Тел. +38-03478-3-66-44. E-mail: kdlhlis@ukr.net

Phytocoenotic preconditions of drying of *Abies alba* Mill. dieback in the Forest Cenoses of the Pokut Carpathians

M. Soroka¹, A. Woźniak², A. Goychuk³, A. Oniskiv⁴,
P. Plichtyak⁵

In recent decades the problem of mountain and foothill forests is the drying up *Picea abies* and *Abies alba* Mill. If the attention of the scientific community is focused on the death of spruce forests. Drying the fir in the Carpathians is just beginning to be studied. *Abies alba* in the Carpathians is one of the most important and most valuable species, a characteristic feature of which is specific ecological and biotope requirements, low ediative role and practically total lack of ability to create clean stands. This means that for the life and normal functioning of *Abies alba* trees, complex relationships are needed with many species of different systematic groups that are adapted to living in the same environment. The forests with the participation of *Abies alba* arise in the beech forest zone, which proves the proximity of its ecological features with *Fagus sylvatica*. The features of natural habitats of fir communities, as well as their syntaxonomy, are the subject of long-term scientific discussions, but it

is not clear what has become an obstacle in solving many problems related to the functioning of fir forests, including their drying out.

Three-year study of the death centers *Abies alba* established patterns of their occurrence and distribution in the forests of the State-owned enterprise «Kutske Forestry». The study was carried out to detect destructive traits in the organization and functioning of fir forests, where the reasons for their drying out lie. The influence of abiotic factors on the development of drying centers was analyzed and it was determined that it would develop next year after a dry summer. Using macro-genotypes, the etiology of a possible disease that caused the *Abies alba* abyss was established and a preliminary diagnosis of possible phytopathogens was carried out. Using the laboratory tests and analytical methods, a set of primary and secondary pathogens was established, the order of their settlement and the possible reasons for their development. The main cause of the disease is *Abies alba*, caused by *Erwinia* bacteria. Secondary pathogens are *Heterobasidion annosum*, *Phellinus hartigii*, *Armillaria mellea* and *Climacocystis borealis*. Phytosociological studies of phytocoenoses with a high share of *Abies alba* belonging to different forest vegetation communities, identified by the eco-floristic classification of vegetation and the J. Braun-Blanquet method (1964) were carried out. The phytocoenoses *Abieti-Piceetum* (montanum), *Tilio cordatae-Carpinetum betuli* var. *Abies alba*, *Luzulo luzuloidis-Fagetum*, *Luzulo-pilosae-Fagetum*, *Dentario glandulosae-Fagetum* var. *Abies alba*, among which the group with the traces of *Abies alba* died. Research has been carried out on the appropriateness of species composition of phytocoenoses to habitat conditions. Phytosociological studies have shown that bacterias and secondary pathogens most damage *Abies alba* trees in forest areas with a modified species composition. It was found that the outbreak of *Abies alba* bacteriosis is observed when the species composition of forest phytocoenoses changes in the direction of conveying beech-beech forests to beech and fir by cutting the beech in places of native forest stands. The highest share of damaged *Abies alba* trees is found in the forests of *Dentario glandulosae-Fagetum*, from which selectively selected beech and in *Tilio cordatae-Carpinetum betuli* var. *Abies alba* with a reduced share of deciduous tree species. Instead, *Abies alba* is practically undamaged in the forests of *Abieti-Piceetum* (montanum).

Key words: fir-beech forest; Pomeranian Carpathians; bacterial hydrochloride; bacterial burn; syntaxonomy; J. Brun-Blanche Method; drying out of forests.

¹ Myroslava Soroka – full Member of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine, Doctor of Biological Sciences, Professor of the Department of Botany. National Forestry University of Ukraine, Lviv, 79057, Ukraine. Phone: + 38-032-239-27-11. E-mail: myroslava_soroka@yahoo.com ORCID <https://orcid.org/0000-0002-1037-6904>

² Andrzej Vozniak – Professor, Doctor Habilitated, Professor of the Department of Herbology and Plant Cultivation Techniques, University of Life Sciences in Lublin, ul. Akademicka, 13, Lublin 20-950, Poland, Phone: + 48-814-456-610. E-mail: andrzej.wozniak@up.lublin.pl ORCID <https://orcid.org/0000-0002-9845-7003>

³ 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 ORCID <https://orcid.org/0000-0002-6827-2307>

⁴ Andriy Onyskiv – Director, state enterprise «Kuty Forestry», st. Sichovye Streltsiv, 1, smt. Yabluniv, 78621, Kosiv district, Ivano-Frankivsk region, Ukraine. Phone: +38-03478-3-66-44. E-mail: kdlhlis@ukr.net

⁵ Petro Plichtyak – forestry, state Enterprise «Kuty Forestry», st. Sichovye Streltsiv, 1, smt. Yabluniv, 78621, Kosiv district, Ivano-Frankivsk region, Ukraine. Phone: +38-03478-3-66-44. E-mail: kdlhlis@ukr.net