

9. Матеріали щодо підсумків роботи підприємств Державного комітету лісового господарства України за 2010 рік / До засідання колегії Держкомлісгоспу України, 2011. – 198 с.

10. Матеріали щодо підсумків роботи підприємств Державного комітету лісового господарства України за 2011 рік / До засідання колегії Держкомлісгоспу України, 2012. – 196 с.

11. Фурдичко О.І. Лісова галузь України у контексті збалансованого розвитку: теоретико-методологічні, нормативно-правові та організаційні аспекти : монографія / О.І. Фурдичко, В.В. Лавров. – К. : Вид-во "Основа", 2009. – 424 с.

12. State of Europe's Forests 2011 Status and Trends in Sustainable Forest Management in Europe Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe. – FOREST EUROPE Liaison Unit Oslo. – 2010. – 337 p.

Шершун Н.Х. Характеристика критериев и индикаторов устойчивого ведения лесного хозяйства Украины в структуре стран Центрально-Европейского региона

Проведен анализ лесных ресурсов Украины в контексте выполнения принципов устойчивого ведения лесного хозяйства. На основе годового отчета ФАО ООН и отчетных данных управления лесного и охотничьего хозяйства Государственного агентства лесных ресурсов Украины приведены результаты выполнения критерия 1: сохранение и соответствующее увеличение лесных ресурсов и их вклад в глобальный круговорот углерода.

Ключевые слова: устойчивое ведение лесного хозяйства, критерии и индикаторы, лесные ресурсы.

Shershun M. Kh. The characteristic of sustainable forest management criteria and indicators of Ukraine in the countries of Central European Region

Analysis of forest resources of Ukraine in implementing the principles of Sustainable forest management. At the core of the annual report and the UN FAO report data of Forestry Departments of the State Agency of Forest Resources of Ukraine are the results of the Criterion 1: Conservation and the maintenance increase of forest resources and their contribution to the global carbon cycle.

Keywords: sustainable forest management, criteria and indicators, forest resources.

УДК 630*[14+44] **Аспір. Ю.І. Шаловило¹; ст. наук. співроб. В.А. Ковальова¹, канд. біол. наук; проф. Р.Т. Гут¹, д-р біол. наук; аспір. Ю.М. Горовик²; доц. О.Л. Лагоненко², канд. біол. наук; проф. А.М. Євтушенков², д-р біол. наук**

РЕАКЦІЯ РОСЛИН PINUS SYLVESTRIS L. ПРИ ВЗАЄМОДІЇ З БАКТЕРІЯМИ РОДІВ BACILLUS, PAENIBACILLUS ТА PSEUDOMONAS³

Визначено патогенність для сосни штамів бактерій *Bacillus pumilus* і *Paenibacillus sp.*, які були ізолювані із тканин сосни, уражених бактеріозами. Контакт проростків сосни із патогенними штамми пригнічував експресію генів дефензину *PsDef1* і тауматину.

Ключові слова: сосна звичайна, фітопатогенні бактерії, експресія, дефензин, тауматин.

Вступ. Сосна звичайна належить до основних лісотвірних порід в Україні. Різноманітні інфекційні захворювання цієї рослини, які у деревостанах нерідко набувають характеру епіфітотій, завдають істотних збитків лісовому

господарству. На сьогодні ідентифіковано близько 600 збудників хвороб сосни, переважно грибної етіології. Тривалий час бактеріозам хвойних дерев не приділяли належної уваги через недооцінку небезпеки цих захворювань для деревостанів. Лише за останні два десятиліття було виявлено, що однією з основних біотичних причин масового всихання хвойних порід є ураження дерев фітопатогенними бактеріями родів *Erwinia* та *Pseudomonas*. Бактеріоз, як первинний агент, виявляється у формі спряженої інфекції в усіх основних грибних захворюваннях лісових порід – голландська хвороба ільмових, сушинні мікози дуба, фузаріози сіянців, кореневі гнилі хвойних, спричинені кореневою губкою (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.), опеньком осіннім (*Armillariella mellea*) і багато інших. Бактерії можуть спричинити такі захворювання сосни, як пухлино подібний бактеріоз, бактеріальна водянка, бактеріальний опік, бактеріоз однорічних сіянців та інші. Збудниками цих бактеріозів є представники родів бактерій *Erwinia* (*E. multivora*, *E. cancerogena*), *Pseudomonas* (*Ps. taxifolia*, *Ps. pini*), *Agrobacterium* (*A. pseudotsugae*, *A. tumefaciens*) та *Xanthomonas* [2].

Для ефективної боротьби з інфекційними хворобами деревних рослин потрібно ретельно вивчити етіологію збудника і механізми взаємодії його із рослиною-господарем. Зокрема, з'ясування послідовності реакцій, які розвиваються у рослинах у відповідь на атаку фітопатогенів. Центральною ланкою у реалізації імунної відповіді є активація PR-генів (pathogenic related), продукти яких PR-протеїни підвищують стійкість рослин до патогену або пригнічують розвиток останніх [3]. На цей час у хвойних рослин описано 7 родин PR-протеїнів: β-1,3-глюканази (PR-2), хітинази (PR-3), тауматини (PR-5), пероксидази (PR-9), дефензини (PR-12) і ліпід-трансферні протеїни (PR-14) [4, 5]. Нещодавно ми клонували два гени дефензинів сосни *PsDef1* (*Pinus sylvestris* defensin 1, GenBankAcc. No. EF455616.1) та *PsDef2* (Acc. No. EF455617.1) і дослідили особливості їхньої експресії за дії чинників біотичної і абіотичної природи [6, 7].

Упродовж останніх декілька років за допомогою транскриптомного аналізу виявлено відмінності в експресії генів сосни звичайної за умов інкуляції грибами з різними трофічними стратегіями. Виявлено гени, які індукуються у відповідь на інфікування одним із найбільш небезпечним для соснових деревостанів фітопатогенним грибом *H. annosum* [8]. Що ж стосується молекулярних аспектів захисної реакції сосни на контакт із фітопатогенними бактеріями, то вони є маловивченими. З огляду на це, метою нашої роботи було дослідити патогенність деяких штамів бактерій щодо сіянців сосни звичайної, а також проаналізувати вплив цих бактерій на рівень експресії генів родин PR-5 (тауматину) і PR-12 (*PsDef1*, *PsDef2*).

Матеріали та методи. У роботі використано штами бактерій родів *Bacillus* (ізоляти P1, P2, P10), *Paenibacillus* (ізолят P26) і *Pseudomonas* (ізолят P57), які було виділено із насіння, хвої і кори сосни звичайної з ознаками бактеріозів. Штами бактерій нарощували у картопляному бульйоні за 28 °C протягом 16-18 год, осаджували центрифугуванням (10 000 об/хв, 2 хв), осаді двічі промивали 0.85 %-м розчином хлориду натрію і ресуспендовували. Отримані суспензії використовували для штучного зараження сіянців сосни.

¹ НЛТУ України, м. Львів;

² Білоруський державний університет, м. Мінськ

³ Робота підтримана грантами ДФФД України (проект № Ф41.4/049) та ДФФД Республіки Білорусь (проект № Б11К – 112)

Визначення патогенних властивостей ізолятів щодо сіяньців сосни звичайної. Покращене насіння сосни, отримане з державного підприємства "Радехівське ЛГ" Львівської області, стерилізували шляхом оброблення 96 %-м спиртом і висівали у пластиковий контейнер (15×40 см) із зв'язано-піщаним ґрунтом, попередньо прожареним у сушильній шафі 2 год за 180°C. Сіяньці сосни вирощували в умовах 16-годинного світлового дня за 23 °C без пересадки. Зрошування рослин у контейнері проводили зазвичай 2-3 рази на тиждень розчином, який містив 2,0 мМ KNO₃; 0,4 мМ KH₂PO₄; 0,8 мМ MgSO₄·7H₂O; 3,1 мМ CaNO₃; 24 мкМ H₃BO₃; 4,6 мкМ MnCl₂·4H₂O; 0,36 мкМ ZnSO₄·7H₂O; 0,16 мкМ CuSO₄·5H₂O; 0,26 мкМ H₂MoO₄·H₂O; 10 мкМ FeSO₄·7H₂O; 12 мкМ NaEDTA.

Сім'ядолі чотирьохтижневих сіяньців сосни інокулювали за допомогою стерильної голки шприца суспензіями клітин штамів P1, P2, P10, P26, P57 із густиною 10⁸ КУО/мл, а також 0,85 %-м розчином NaCl в якості контролю. Результати спостерігали візуально на 5 добу після інокуляції.

Оцінку патогенних властивостей ізолятів P10, P26, P57 проводили також шляхом зараження пагонів 3-річних саджанців сосни звичайної кожним із ізолятів. Хвою інокулювали методом легкого проколювання стерильною голкою у краплю бактерійної суспензії із титром 10⁸ КУО/мл. Негативним контролем слугував фізіологічний розчин. На одній гілці одним штамом інфікували 20-25 хвоїнок; повторність досліду двохкратна. Стебло інфікували уколом та внесенням інокуляту під Т-подібний надріз у корі, який щільно закривали стерильною поліетиленовою плівкою. Кожна із гілок була поміщена у стакан із водою та накрита ззовні скляним ковпаком, для підтримки високої вологості. Для прискорення розвитку захворювання інфіковані гілки поміщали у термостат за температури +28 °C. За симптомами спостерігали на 14 добу після інфікування.

Експресія PR-генів у інтактних і заражених проростках сосни звичайної. Насіння сосни звичайної простерилізоване в 96-му % спирті і промити двічі дистильованою водою, пророщували в стерильних умовах за температури 26 °C на фільтрувальному папері, змоченому дистильованою водою, в чашках Петрі, закритих парафіном. Для інокуляції семидобових проростків використовували ізоляти P10, P26, P57. Зараження проростків у кожній чашці проводили шляхом інфільтрації сім'ядолей суспензією клітин (10⁸ КУО/мл) окремого ізоляту. Для оцінки локальної відповіді зразки сім'ядолей відбирали через 24 год після інфільтрації. Фрагменти тканин із 15 проростків масою 150-200 мг, заморожували у рідкому азоті та зберігали за температури -80 °C. РНК із рослинного матеріалу виділяли модифікованим методом літєво-хлоридної преципітації [9]. кДНК отримували за допомогою зворотної транскриптази RevertAidTMPremium (Fermentas, Литва) за протоколом виробника ензиму.

Визначення рівня експресії PR-генів проводили методом напівкількісної ПЛР зі специфічними праймерами. Як референсний ген використовували RPL44 (GenBank Acc. No. E1342388). ПЛР реакцію проводили в 25 мкл реакційної суміші, яка містила кДНК, синтезовану на 50 нг сумарної РНК, 2 U

Taq полімерази (Fermentas, Литва), ПЛР-буфер від виробника, 0,2 мМ дНТФ та 0,5 мкМ специфічних праймерів. У кожній реакції містилися праймери для ампліфікації досліджуваного і референсного генів. Для виявлення транскриптів генів *PsDef1*, *PsDef2* та тауматину TLP (thaumatin-like protein; GenBank Acc. No. EF 532603) використовували такі пари праймерів: прямий – 5'-GGGATGATGCAGGTTCAAGT-3' і зворотний – 5'-ACATTTTCTGCCAGCCACAT-3'; прямий – 5'-TCCACTCAGTGCCTTTTTTC-3' і зворотний – 5'-CAGTAGCACTTTCGGCTGG-3'; прямий – 5'-TGGCTTCAATATCCSTCTCT-3' і зворотний – 5'-GTTGTTTAAATAGTCTCCGGT-3', відповідно. Для ампліфікації референсного гена використали такі олігонуклеотидні затравки: пряма – 5'-CAAAGCTTGCAAAAAGCACA-3' та зворотна – 5'-TTCCTTCCCTTCTTGTC-3'. Умови ПЛР: денатурація за 95°C протягом 5 хв із подальшими 35 циклами ампліфікації (95°C – 1 хв; 53°C – 1 хв; 72°C – 1 хв) і елонгація за 72°C протягом 5 хв. Очікувана довжина продуктів ампліфікації для *PsDef1*–159 п.н., для *PsDef2*–210 п.н., для TLP–178 п.н. та для RPL44–263 п.н. Розділення продуктів ПЛР проводили у 2 %-ому агарозному гелі в трис-боратній буферній системі (50 мМ трис-H₃BO₃, рН 8,3; 2 мМ EDTA), зафарбовували бромистим етидієм (0,5 мкг/мл), візуалізували в УФ-світлі та фотографували.

Денситометричний аналіз електрофореграм виконували за допомогою програми GelProAnalyzer 4.0 ("MediaCybernetics", США). Значення рівня експресії досліджуваних генів нормалізували щодо рівня експресії гена RPL44.

Результати та обговорення. Бактеріоз – це складний патологічний процес, який характеризується проявами порушення обміну речовин та фізіологічних функцій ураженої бактеріями рослини. Бактеріальні хвороби сосни характеризуються такими основними симптомами, як поява пухлин на гілках дерев, зміною забарвлення хвої (пожовтіння), виразками і витіканням ексудату. Для виділення збудників бактеріозів сосни із хворих дерев було відібрано зразки хвої, кори, деревини, ексудату та насіння. Зі зразків ізолювано близько 100 штамів бактерій, із яких 5 ізолятів (P1, P2, P10, P26, P57) визначено як потенційні фітопатогени за їхньою здатністю гідролізувати целюлозу і пектин, а також спричинити реакцію гіперчутливості на листках тютюну. Секвенуванням генів 16S рибосомальної РНК, послідовність яких є видоспецифічною, визначено, що штами P1, P2, які були ізолювані із насіння сосни звичайної, належать до роду *Bacillus*, штам P26, який виділено із кори сосни – до роду *Paenibacillus*. Із хвої ізолювано штами P57 роду *Pseudomonas* і P10, який віднесено до виду *Bacillus pumilus*.

Для виявлення патогенних властивостей ізолятів сім'ядолі сіяньців сосни звичайної було інокульовано бактерійними суспензіями. На п'яту добу після інокуляції ізолятом *Bacillus pumilus* (P10) спостерігалось пригнічення росту сіяньців, розвиток великих некротичних зон на сім'ядолях та їхнє всихання. На 10 добу 75 % сіяньців, інокульованих цим штамом бактерій, загинули. Натомість на сім'ядолях сіяньців, уражених іншими штамми бактерій: *Bacillus sp.* (P1), *Bacillus sp.* (P2), *Paenibacillus sp.* (P26), *Pseudomonas sp.* (P57) і у контрольних рослин спостерігались невеликі некротичні зони (1-2 мм) у місцях уколу. На одинадцятую добу після інокуляції штамом P26 на стеблі сі-

янцив виявили виразки і витікання ексудату, такі симптоми виявлено у 13 % рослин, інокульованих цим штамом. Дані цього експерименту свідчать про патогенність для сосни двох ізолятів P10 і P26.

Для з'ясування здатності ізолятів P10 і P26 уражати сосну на більш пізніх етапах онтогенетичного розвитку, хвоя та стебло пагонів трирічних саджанців були інокульовані цими штамми. Також для зараження використали бактерії роду *Pseudomonas* (ізолят P57), до якого належать відомі збудники деяких бактеріозів хвойних. Через 2 тижні після інокуляції на хвої, інфікованій ізолятами P10 і P26, розвинулися некрози до 5 мм із хлорозною зоною (рис. 1 Б, В). На хвої контрольних рослин та інфікованих *Pseudomonas sp.* спостерігалися лише незначні uszkodження, спричинені уколом (рис. 1 А, Г).

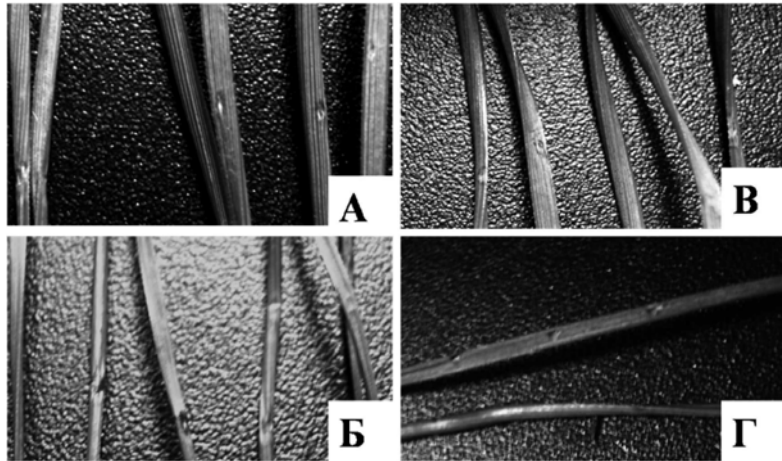


Рис. 1. Результати інокуляції хвої пагонів сосни 0,85 % -м хлоридом натрію (А) та ізолятами P10 (Б), P26(В), P57 (Г)

Інокуляція стебла пагону сосни культурою *Bacillus pumilus* спричинила розростання тканин і утворення виразки (рис. 2). На поперечному перерізі стебла спостерігали поширення захворювання до серцевини, почорніння та набряк зовнішніх шарів деревного циліндру, западання кори у місці ураження (рис. 3 Б).



Рис. 2. Розвиток злякнісної виразки на стеблі сосни звичайної, інокульованої штамом P 10

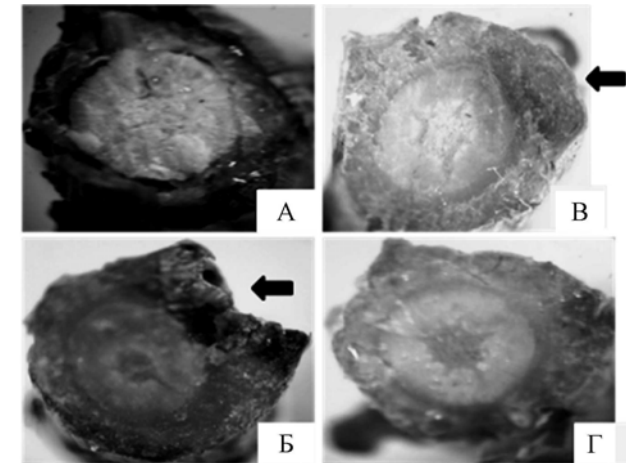


Рис. 3. Поперечний переріз пагонів сосни, інфікованих штамми бактерій, на 14 добу після інокуляції. А – контроль, Б – *Bacillus pumilus* (P10); В – *Paenibacillus sp.* (P26); Г – *Pseudomonas sp.* (P57) (×32 збільшення). Стрілками вказано локалізацію патологічних змін

Почорніння деревини від місця ураження до центру деревини, а також утворення "темного водяного шару" спостерігали після інокуляції стебла сосни штамом P26 (рис. 3 В). Означені симптоми характерні для бактеріальної водянки хвойних. Варто зазначити, що цей штам було ізольовано із кори сосни з ознаками бактеріальної водянки. Інокуляція стебла пагонів сосни штамом P57 не спричинила патологічних змін тканин, місце проколу заростало калусом, подібно як і у контрольних рослин (рис. 3 А, Г).

Отримані результати свідчать, що ізоляти P10 і P26 здатні спричинити захворювання сосни. Варто зазначити, що раніше *Bacillus pumilus* не вважали фітопатогенним видом, а бактерії роду *Paenibacillus sp.* в загальному є сапрофітами, які живуть у ризосфері рослин, відомі також ендоефітні види, які здатні колонізувати рослинні клітини [10], лише деякі види є патогенними для комах. Раніше і Черпаков спостерігав, що в процесі ізоляції бактерій із заражених тканин, поряд із типовими фітопатогенними бактеріями родів *Erwinia*, *Pseudomonas*, часто виділяються типові сапрофіти – *Bacillus* (декілька видів), *Herbicola*, які у дослідах по інокуляції проявляли патогенність [11].

Як відомо, атака фітопатогенного організму запускає у рослинній клітині сигнальну мережу, яка модулює експресію генів стійкості, протеїнові продукти яких обмежують розвиток інфекції [12]. У наших експериментах показано, що P10 і P26 здатні спричинити захворювання у сосни, що свідчить про їхню здатність блокувати сигнальні шляхи, які індукують захисну реакцію. Для оцінки локальної захисної реакції проростків сосни у відповідь на інфільтрацію штамми P10, P26, P57 було проведено порівняння рівнів експресії генів дефензину сосни *PsDef1*, *PsDef2* і тауматину у заражених та інтактних сім'ядолях. Для кожного варіанта досліду використано по 5 рослин у трьохкратній повторності, з яких відібрано зразки для виділення РНК.

У сім'ядолях сосни спостерігається високий базальний рівень експресії дефензину 1 сосни, як ключового компонента захисту проростків сосни проти ґрунтових фітопатогенів. Через 24 год після інфільтрації бактерійними суспензіями рівень експресії цього гена у сім'ядолях знижувався у два рази порівняно з контрольним варіантом (рис. 4).

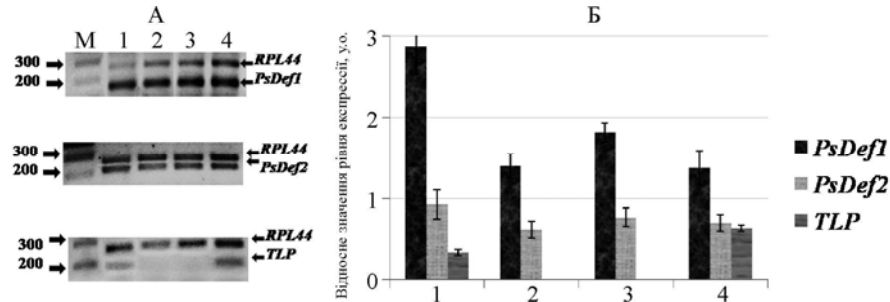


Рис. 4. Експресія PR-генів сосни звичайної при контакті із різними штамами бактерій. Сім'ядолі сосни були інфільтровані 0,85 %-м розчином NaCl (1), суспензіями бактерій *Bacillus pumilus* P10 (2), *Paenibacillus sp.* P26 (3), *Pseudomonas sp.* P 57 (4). (А) Електрофорезама продуктів ампліфікації кДНК зі специфічними праймерами. М – маркери GeneRuler 100 bp Plus DNA Ladder (Fermentas, Лутва). Стрілками справа вказано продукти ПЛР. (Б) Значення рівня експресії PR-генів сосни перераховані відносно рівня експресії референсного гена RPL44

Такий вплив на експресію *PsDef1* чинили як патогенні штами P10 і P26, так і ізолят P57, патогенність якого для сосни ми не виявили. Подібний ефект на експресію гена дефензину PgD1 (*Picea glauca* Defensin 1), гомологічного *PsDef1*, у листках трансгенних рослин *Arabidopsis* викликала інфільтрація їх вірулентним гемібіотрофом *Pseudomonas syringae* [13]. Принципово відмінний характер експресії *PsDef1* ми спостерігали при інфікуванні проростків некротрофним грибом *H. annosum* [14]. Через добу після інокуляції рівень експресії дефензину 1 зростав, як і після обприскування проростків екзогенною ясиновою кислотою. Можна припустити, що при контакті із бактеріями у заражених сім'ядолях індукується саліцилат-залежний сигнальний шлях, що призводить до репресії ясиноват-залежних генів.

Інфільтрація сім'ядолей сосни бактерійними суспензіями істотно не впливала на рівень експресії іншого гена дефензину *PsDef2*, варіації були в межах стандартної похибки. Цікаво, що подібний ефект спостерігався при інфікуванні проростків сосни грибом *H. annosum*. У перші 24 год після інокуляції рівень експресії *PsDef2* не змінювався і лише на третю добу відбувалося різке його зменшення (наші неопубліковані дані). Отримані результати свідчать, що незважаючи на високий ступінь гомології, який становить 88 %, пептидів *PsDef1* і *PsDef2*, регуляція експресії цих генів здійснюється різними сигнальними шляхами.

У інтактних сім'ядолях сосни ген тауматину експресується на низькому рівні. Контакт із патогенними ізолятами P10 і P26 призводив до репресії гена TLP, транскрипти якого не визначали і після 45 циклів ампліфікації. У

літературі раніше було описано, що інфікування некротрофним грибом *H. annosum* призводило до різкого збільшення експресії цього гена, який запропоновано використовувати як маркер стійкості до кореневої губки [15]. Інфільтрація штамом P57 спричиняла двократну індукцію експресії тауматину порівняно із контрольними рослинами.

Висновок. Отримані результати свідчать, що контакт сім'ядолей із патогенними штамами *Bacillus pumilus* і *Paenibacillus sp.* зумовлює репресію генів *PsDef1* і TLP, які сильно індукуються у відповідь на інфікування некротрофним патогеном *H. annosum*. З іншого боку, характер експресії гена *PsDef2* при контакті із бактерійними патогенами не відрізнявся від такого при грибній інвазії. Дослідження експресії більш широкого спектра PR-генів, які регулюються різними сигнальними шляхами, дасть змогу з'ясувати молекулярні механізми стійкості і чутливості сосни до фітопатогенних бактерій.

Література

1. Гойчук А.Ф. Бактеріальні хвороби сосни звичайної / А.Ф. Гойчук, В.В. Розенфельд. – Львів : РБВ НЛТУ України. – 2011. – Вип. 9. – С. 130-136.
2. Рыбалко Т.М. Бактериозы хвойных Сибири / Т.М. Рыбалко, А.Б. Гукасян. – Новосибирск : Изд-во "Наука". – 1986. – С. 6-40.
3. Van Loon L.C. Significance of inducible defense-related proteins in infected plants / L.C. Van Loon, M. Rep, C.M.J. Pieterse // Annu Rev. Phytopathol. – 2006. – Vol. 44. – P. 135-162.
4. Dong J. Endochitinase and β -1, 3-glucanase genes are developmentally regulated during somatic embryogenesis in *Picea glauca* / J. Dong, D. Dunstan // Planta. – 1997. – Vol. 201, No 2. – P. 189-194.
5. Fossdal C. Isolation of the first putative peroxidase cDNA from a conifer and the local and systemic accumulation of related proteins upon pathogen infection / C. Fossdal, P. Sharma, A. Lönneborg // Plant Molecular Biology. – 2001. – Vol. 47, No. 3. – P. 423-435.
6. Kovaleva V. Purification and molecular cloning of antimicrobial peptides from Scots pine seedlings / V. Kovaleva, R. Kiyamova, R. Cramer, H. Krynytskyy, I. Gout, V. Filonenko, R. Gout. // Peptides. – 2009. – Vol. 30. – No. 12. – P. 2136-2143.
7. Koval'ova V.A. Molecular cloning and characterization of Scotch pine defensin 2 / V.A. Koval'ova, R.T. Hut // Tsitol Genet. – 2008. – Т. 42, № 6. – P. 55-60.
8. Adomas A. Transcript profiling of a conifer pathosystem: response of *Pinus sylvestris* root tissues to pathogen (*Heterobasidion annosum*) invasion / A. Adomas, G. Heller, G. Li, A. Olson, T.M. Chu etc. // Tree Physiol. – 2007. – Vol. 10. – P. 1441-1458.
9. Chang S. A simple and efficient method for isolating RNA from pine trees / S. Chang, J. Puryear, J. Cairney // Plant Mol. Biol. Rep. – 1993. – Vol. 11. – No 1. – P. 113-116.
10. Ulrich K. *Paenibacillus* – a predominant endophytic bacterium colonising tissue cultures of woody plants / K. Ulrich, T. Stauber, D. Ewald // Plant Cell Tissue and Organ Culture. – 2012. – Vol. 93. – No. 3. – P. 347-351.
11. [Electronic resource]. – Mode of access http://www.science-bsea.narod.ru/2011/les_2011/cherpakov_us.htm.
12. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений / И.А. Тарчевский. – М. : Изд-во "Наука". – 2002. – 294 с.
13. Germain Hugo. The expression pattern of the *Picea glauca* Defensin 1 promoter is maintained in *Arabidopsis thaliana*, indicating the conservation of signalling pathways between angiosperms and gymnosperms / Hugo Germain, Denis Lachance, Gervais Pelletier, Carl Gunnar Fossdal, Halvor Solheim etc // Journal of Experimental Botany. – 2011. – Vol. 63. – Issue 2. – P. 785-795.
14. Юсипович Ю.М. Вплив фітопатогенних грибів *Heterobasidion annosum* та *Fusarium oxysporum* на рівень експресії дефензинів в проростках *Pinus sylvestris* та *Picea abies* / Ю.М. Юсипович, Р.Т. Гут, В.А. Ковальова // Науковий вісник НЛТУ України : зб. наук.-техн. праць. – Львів : РБВ НЛТУ України. – 2008. – Вип. 18.7. – С. 123-127.
15. Škipars V. Genetic aspects of resistance of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) against root rot caused by *Heterobasidion annosum* (Fr.) // Bref: summary of the doctoral thesis for the scientific degree Dr. silv. in Forest Ecology and Silviculture. – Jelgava, 2011. – P. 80.

Шаловило Ю.И., Ковалева В.А., Гут Р.Т., Горовик Ю.Н., Лагоненко А.Л., Евтушенко А.Н. Реакция растений *Pinus sylvestris* L. при взаимодействии с бактериями родов *Bacillus*, *Paenibacillus* и *Pseudomonas*

Определена патогенность для сосны штаммов бактерий *Bacillus pumilus* и *Paenibacillus sp.*, которые были изолированы из тканей сосны, пораженных бактериозами. Контакт проростков сосны с патогенными штаммами подавлял экспрессию генов дефензина *PsDef1* и тауматина.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, фитопатогенные бактерии, экспрессия, дефензин, тауматин.

Shalovylo Yu.I., Kovaleva V.A., Gout R.T., Gorovyk Yu.M., Lagonenko O.L., Yevtushenkov A.M. Plant response *Pinus sylvestris* L. in the interaction with bacteria genera *Bacillus*, *Paenibacillus* and *Pseudomonas*

Pathogenicity to strains *Bacillus pumilus* and *Paenibacillus sp.* of pine, which were isolated from tissues of pine affected by bacteriosis was defined. Contact pine seedlings with pathogenic strains inhibited gene expression of defensins *PsDef1* and thaumatin.

Keywords: pine, phytopathogenic bacteria, expression, defensins, thaumatin.

2. ЕКОЛОГІЯ ДОВКІЛЛЯ

УДК 504.064 Ст. викл. У.П. Новак, канд. екон. наук – НЛТУ України, м. Львів; викл. О.В. Мартинюк, канд. екон. наук – Технічний коледж НУБПГ, м. Рівне

ЕКОЛОГІЧНИЙ АУДИТ ІНВЕСТИЦІЙНОЇ ДІЯЛЬНОСТІ КОМЕРЦІЙНИХ БАНКІВ

Розглянуто екологічний аудит інвестиційної діяльності з точки зору комерційних банків, який містить такі етапи: попередню перевірку екологічного стану підприємства; оцінку впливу на навколишнє природне середовище та екологічного ризику; управління екологічним ризиком і контроль; моніторинг екологічного ризику; фінансову реструктуризацію і санацію.

Ключові слова: екологічний аудит, екологічний ризик, інвестиційна діяльність, комерційний банк.

З прийняттям незалежності в Україні відбулися значні зміни в державно-політичному та економічному розвитку: ухвалені законодавчі та нормативні акти, які регулюють систему понять, яка розрахована на ринкові відносини, визнання різних форм власності, розвиток підприємницької діяльності. Це викликало певну зацікавленість іноземних фінансових та інвестиційних структур у реалізації різних проектів, зокрема природоохоронних. Завдання інтеграції України до системи міжнародної екологічної безпеки, посилення вимог законодавства у сфері охорони навколишнього природного середовища висуювають на перший план розвиток екологічного аудиту.

Міжнародні банки, а останніми роками й українські (особливо ті, в яких є іноземний капітал), розглядають питання про надання кредиту тільки після проведення екологічного аудиту. Це пов'язано з тим, що фінансовий ризик, пов'язаний з екологічним ризиком, може виникнути внаслідок техногенних аварій і забруднення навколишнього природного середовища, а також через невраховані раніше екологічні вимоги. Окрім цього, громадська репутація і кредитний престиж банку можуть значно постраждати, якщо він фінансує екологонебезпечні проекти. Захист комерційними банками своїх економічних інтересів дасть змогу надати природоохоронній діяльності профілактичної спрямованості, що надалі може привести до відчутної економічної вигоди. Так, за даними Міжнародного банку реконструкції і розвитку, можливе підвищення вартості проектів, пов'язане з оцінюванням впливу на стан навколишнього середовища, і наступне врахування екологічних обмежень у проектах окупуються в середньому за 5-7 років [7]. Безумовно, вартість здійснення екологічного аудиту повинна бути сумірною сумі кредиту і рівню ризику. На сьогодні вже набуто певний досвід використання процедури екологічного аудиту в інвестиційній практиці комерційних банків.

Застосовувати екоаудит комерційні банки почали з початку 90-х років минулого століття як засіб запобігання ризику неплатежів за кредитами з огляду на діяльність у сфері охорони навколишнього середовища. Активна роль у розвитку і запровадженні екологічного аудиту належить Deutsche Bank AG, який є одним із законодавців у сфері фінансових аудиторських послуг.