УДК 630*436:630*17(477) http://dx.doi.org/10.31548/forest2019.02.014

БАКТЕРІОЗИ ЛІСОВИХ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН У ЛІСАХ ПОЛІССЯ ТА ЛІСОСТЕПУ УКРАЇНИ

А. Ф. Гойчук, *доктор сільськогосподарських наук, професор, професор кафедри лісівництва,*
В. Ф. Дрозда, *доктор сільськогосподарських наук, професор, завідувач відділу проблем біорізноманіття, синергетики і сталого розвитку,*
І. М. Кульбанська, *кандидат біологічних наук, старший викладач кафедри лісівництва,*
Національний університет біоресурсів і природокористування України
М. В. Швець, *кандидат біологічних наук, старший викладач кафедри екології лісу та безпеки життєдіяльності,*
Житомирський національний агроекологічний університет
E-mail: hoychuk@nubip.edu.ua

Акцентовано увагу на тому, що саме фітопатогенні бактерії, зокрема складники аутомікробіоти, є надзвичайно шкодочинними і беруть безпосередню участь у епіфітотійному відмиранні лісів. Для дослідження бактеріальних хвороб Pinus sylvestris, Quercus robur, Fraxinus excelsior, Betula pendula використано рекогносцирувальні та детальні методи лісопатологічних обстежень і фітопатологічних досліджень, а також загальноприйняті в експериментальній мікробіології методи, зокрема відбір уражених органів і тканин; ізоляцію міко- і мікроорганізмів у чисту культуру; перевірку патогенних властивостей виділених ізолятів та їх ідентифікацію тощо.

Наведено результати багаторічних експериментальних досліджень бактеріальної патології лісових деревних рослин в Україні. Із сосни звичайної ізольовано Pseudomonas syringae, Pectobacterium carotovorum, Enterobacter nimipressuralis, Pseudomonas fluorescens, Paenibacillus polymyxa, Pantoea agglomerans, Bacillus subtilis, B. pumilus та різні систематичні та функціональні групи мікоміцетів. Досліджено взаємодію складників міко- і мікроорганізмів у системі «бактерія – бактерія», «бактерія – мікроміцет» і препаратів на базі Bacillus subtilis у лабораторних і природних умовах. Встановлено, що збудником бактеріальної водянки берези повислої в Україні є полібіотроф E. nimipressuralis, патогенність якого доведено в експерименті, та асоційовані з нею Xanthomonas campestris, P. agglomerans, B. subtilis і мікоміцети з відділів Zygomycota, Ascomycota, Deuteromycota. Із туберкульозу ясена виділені й ідентифіковані P. syringae pv. savastanoi, P. fluorescens, P. syringae, Pseudomonas sp., Erwinia herbicola, E. horticola, Xanthomonas sp. Встановлено епізодичне всихання дуба звичайного, з патології якого виділено збудники бактеріозів вегетативних і генеративних органів, зокрема P. carotovorum, E. nimipressuralis, E. quercina, E.

rhapontici, P. fluorescens і Pseudomonas sp. Наголошено на необхідності поглиблення досліджень аутомікробіоти, зокрема патогенних її складників у контексті розуміння як загальнобіологічних проблем патології, так і з метою напрацювання лісозахисних заходів, зокрема біологічних.

Ключові слова. *бактеріальні хвороби, фітопатогенні бактерії, етіологія, симптоматика, патогенез, антагонізм, системна взаємодія, Pinus sylvestris, Quercus robur, Fraxinus excelsior, Betula pendula.*

Актуальність. Міко- і мікроорганізми є невід'ємними складниками лісового біоценозу, які визначають його глибину, беруть безпосередню участь на всіх етапах росту і розвитку деревних рослин і біодеструкції мортмаси і детриту. Серед систематичних і функціональних груп міко- і мікробіоти особливе місце посідають фітопатогени, зокрема фітопатогенні бактерії (ФБ), які спричинюють епіфітотії з масовим всиханням багатьох видів лісових деревних рослин (сосна звичайна, ялина європейська, береза повисла, ясен звичайний, граб звичайний, дещо в менших обсягах – дуб звичайний, ялиця біла тощо) та завдають значних екологічних, економічних, соціальних збитків як в Україні, так і за її межами.

У сучасній науковій і навчальній фітопатологічній літературі хвороби лісових деревних рослин і насаджень за їхньою участю пов'язують переважно із зовнішньою інфекцією. Експериментальні дослідження останніх років епіфітної і особливо ендофітної аутоміко- і мікробіоти (міко- і мікробіоти здорових рослин та їхніх органів), зокрема фітопатогенних її складників, вказують на потенційний потужний ендогенний вектор у виникненні патологій, часто епіфітотійних, пов'язаних саме з так званими вітальними облігатами (Gvozdyak, 2005; Gvozdyak et al., 2011). Показано, що патогенів, зокрема ФБ, у тканинах здорових рослин «...на 6–8 порядків менше і завжди менше порогової концентрації, необхідної для початку інфекційного процесу. Але для бактерій взагалі важлива не стільки кількість, скільки наявність: за сприятливих умов (зокрема, порушення метаболічних процесів у рослин, які лежать в основі будь-якого патологічного процесу. – *П*рим. авт.), вони можуть швидко колонізувати екологічну нішу до можливої для них концентрації – 10^{10} КУО×$г^{-1}$» (Gvozdyak, 2005). Наочно ми можемо спостерігати подібну патологію, спричинену ендофітами аутоміко- і мікробіоти, за масового відмирання лісових деревних рослин.

В умовах посилення дії несприятливих як абіотичних, зокрема синоптичних, так і біотичних, у тому числі паразитарних, чинників на лісовий біоценоз надзвичайно важливим є своєчасна оцінка (діагностика, моніторинг) стану лісів. Саме цим аспектам і присвячено наші дослідження.

Аналіз останніх досліджень та публікацій. Нині бактеріози та їхні збудники значною мірою вивчені для рослин агроценозу. Що ж до бактеріозів лісових деревних рослин, то вони досліджені недостатньо, хоча в останні десятиріччя спостерігається підвищена увага до цієї проблеми (Cherpakov, 2012; Sheluho & Sidorov, 2008; Kulbanska, 2015; Gvozdyak

et al., 2011; Shvets, 2016). Акцентовано увагу, що на лісових деревних рослинах у світі описано кілька десятків бактеріозів із різним ступенем шкодочинності, які спричинюють бактерії з родів *Pseudomonas, Xanthomonas, Enterobacter, Erwinia, Agrobacterium, Brenneria, Xylella, Rhizobium, Corynebacterium, Bacillus, Clostridium* тощо (Cherpakov, 2012). Бактеріози рівною мірою уражують лісові деревні рослини у природних деревостанах, лісових культурах, полезахисних смугах, міських, паркових і лісопаркових насадженнях тощо. Відомо, що нині ті чи інші бактеріози наявні майже на всіх лісових деревних рослинах.

Мета дослідження: дослідити етіологію, симптоматику і патогенез бактеріозів лісових деревних рослин та їхніх збудників у насадженнях Полісся та Лісостепу України у поєднанні зі шкодочинними комахами як вектором у поширенні інфекційних агентів, зокрема фітопатогенних бактерій.

Матеріали і методи досліджень. Загальна схема досліджень бактеріальних хвороб лісових деревних рослин, зокрема *Pinus sylvestris*, *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior*, *Betula pendula* тощо**,** передбачала такі етапи: рекогносцирувальні та детальні лісопатологічні обстеження за загальноприйнятими лісівничо-таксаційними та фітопатологічними методами; відбір уражених органів і тканин; ізоляція міко- і мікроорганізмів у чисту культуру; перевірка патогенних властивостей виділених ізолятів та їх ідентифікація; дослідження антагоністичних взаємовідносин у системі «бактерія – бактерія», «бактерія – гриб» як можливих чинників індукції демутаційних процесів у лісовий біоценоз. Окрім того, досліджували вплив метеорологічних (синоптичних) чинників як каталізаторів патології та шкодочинну ентомофауну у контексті трофічних зв'язків між комахами і фітопатогенними мікроорганізмами та як вектора в поширенні бактеріозів.

Проведено рекогносцирувальні й детальні лісопатологічні обстеження насаджень за участю згаданих лісових деревних рослин із закладанням 80 пробних площ у державних підприємствах. Зрубано 46 модельних дерев. Відібрано 800 зразків для міко- та мікробіологічних досліджень; виділено 370 ізолятів грибів і бактерій; проведено вивчення анатомо-морфологічних і фізіолого-біохімічних характеристик 295 штамів бактерій, з'ясовано вплив *Bacillus sp.* і біопрепаратів на їхній основі на бактерії та гриби; досліджено антагоністичні властивості бактерій і грибів; виявлено 30 видів комах шкодочинної ентомофауни.

Кількість мікроорганізмів, залежно від функціональних та інших ознак, тестували за їхнім ростом на спеціальних живильних середовищах (КА, МПА, МПБ, солодовий екстракт агару, Чапека тощо). Патогенні властивості ізолятів виявляли шляхом штучного зараження вегетативних і генеративних органів дослідних та індикаторних рослин ***(****Phaseolus vulgaris L., Nicotiana tabacum* L., *Kalanchoe laciniata* L.) бактеріальною суспензією титром 10^8–10^9 кл·мл$^{-1}$ (за стандартом каламутності) *in vitro* і *in vivo*. Контроль – стерильна водогінна вода. Анатомо-морфологічні та фізіологічно-біохімічні властивості ізолятів вивчали за методиками К. І. Бельтюкової та співавторів (Beltiukova et al., 1968) і Klement et al. (1990).

Взаємовідносини між мікроорганізмами досліджували методом відтермінованого антагонізму. Тест-культурами були стандартний набір штамів

бактерій із колекції відділу фітопатогенних бактерій Інституту мікробіології та вірусології ім. Д. К. Заболотного НАН України, зокрема *Pseudomonas syringae 8511, Pseudomonas savastanoi 9174*, *Pseudomonas fluorescens 8573, Erwinia carotovora 8982, Xantomonas* ***campestris*** *8003 б*, а також ізольовані нами з вегетативних та генеративних органів ***деревних рослин***.

Назви видів бактеріальних і грибних ізолятів наведено за визначниками (Bergey's manual, 1974) та іншою спеціальною літературою (Bylai, 1982).

Результати дослідження та їх обговорення. Масове всихання лісів як у світі, так і в Україні відоме ще з XIX ст. та з певною періодичністю відбувається дотепер. Епіфітотійне всихання лісових деревних рослин пов'язують із так званою поліфакторіальною теорією (Losytskyi, 1975), сутність якої полягає у тому, що причинами періодичних депресивних явищ у лісах є різкі відхилення від багаторічних середніх показників кліматичних чинників (літні та зимові посухи, екстремальні температури тощо) або порушення гідрологічних умов (зниження рівня ґрунтових вод, зміни водного режиму річок). Різкі зміни умов довколишнього середовища порушують нормальний прояв життєвих функцій в основної компоненти лісового біоценозу – деревостану. У поєднанні з певними недоліками ведення лісового господарства, у тому числі лісозахисних заходів, це створює сприятливі умови для збудників хвороб і шкодочинних комах, які підсилюють негативну дію кліматичних, гідрологічних і господарських чинників. За такого підходу до розуміння патології лісу гетеротрофним організмам, і в першу чергу міко- і мікроорганізмам, відводиться другорядна (хоча і досить агресивна) роль. Звичайно, каталізуючі чинники (зокрема несприятливі кліматичні (синоптичні), гідрологічні, господарські тощо) є невід'ємними складниками патології лісу, які можуть не лише суттєво послаблювати деревостани, а й спричинювати їхнє відмирання. Проте за масового всихання лісів необхідно чітко розмежовувати етіологію і патогенез цього явища. Не варто змішувати чинники, що спричинюють депресію деревостанів, і причини, що призводять до їхнього відмирання.

Серйозне занепокоєння викликає епіфітотійне відмирання хвойних деревних рослин у межах їхнього ареалу, зокрема сосни звичайної (рис. 1), яке завдає значної екологічної та економічної шкоди.

Перші осередки всихання соснових лісів було зафіксовано в Україні у 2011 р. в Житомирській області. Нині осередки масового всихання сосни звичайної лише в лісах, підпорядкованих Держлісагентству, становлять понад 400 тис. га і охоплюють Волинську, Житомирську, Київську, Львівську, Рівненську, Хмельницьку, Черкаську, Чернігівську області та продовжують поширюватись (Desiccation of coniferous forests – the problem has become threatening scales, 2018).

Рис. 1. Осередок всихання чистих соснових пристигаючих насаджень у ДП «Малинське ЛГ»

Синоптичні показники регіону досліджень (Weather archive)

Рік	Середньорічна температура / за період вегетації, ºС	Річна сума опадів / за період вегетації, мм	Індекс вологозабезпечення / за період вегетації
2007	7,8 / 20,8	552 / 65	3,1/ 2,1
2008	7,1 / 19,3	568 / 77	3,4 / 2,6
2009	7,4 / 20,1	550 / 79	3,2 / 2,6
2010	6,8 / 18,9	625 / 92	3,7 / 3,2
2011	7,1 / 19,0	587 / 73	3,4 / 2,5
2012	7,0 / 21,1	560 / 59	3,3 / 1,9
2013	7,6 / 19,4	562 / 51	3,2 / 1,7
2014	8,3 / 20,5	510 / 46	2,8 / 1,5
2015	8,9 / 21,2	491 / 44	2,6 / 1,4
2016	8,7/ 20,9	524 / 38	2,8/ 1,2

На сосні звичайній виявлені такі бактеріальні хвороби, як раково-виразкове захворювання (збудник – *Pseudomonas syringae*), бактеріальний опік (збудник – *Erwinia amylovora*), бактеріальна водянка (збудник – *Erwinia nimipressuralis*), бактеріальні виразки (збудник – *Erwinia quercina* pv. *rubrifaciens*), бактеріальний кореневий рак (збудник – *Agrobacterium tumefaciens*), пухлиновидний бактеріоз (збудник – *Agrobacterium tumefaciens*), чорний бактеріоз (збудник – *Pseudomonas fluorescens*) і судинний бактеріоз сіянців (збудник – *Raistonia solanacearum*) (Gvozdyak et al., 2011).

Ми ізолювали з різних органів зовнішньо здорової сосни звичайної, зокрема з насіння, дійсні ФБ-ендофіти (*P. syringae, P. carotovorum, E. nimipressuralis*), які у разі штучного зараження спричинювали захворювання *Pinus sylvestis*, та умовні фітопатогенні (*P. fluorescens, P. polymyxa, P. agglomerans*) і сапротрофні (*Bacillus subtilis, B. pumilus*) бактерії, а також різні систематичні та функціональні групи мікоміцетів, у тому числі анаморфи роду *Ceratocystis sp.* (відомі як збудники синизни) як складники глибокої патології цієї цінної лісової деревної рослини.

Каталізуючим чинником епіфітотійного відмирання лісових деревних рослин в Україні (є підстави вважати, що і в інших країнах), зокрема сосни звичайної, є так званий гідротермічний стрес. Так, за останнє десятиліття (на прикладі Житомирського Полісся) за нормальної для цього регіону річної суми опадів у межах 491–625 мм у період вегетації в Поліському регіоні України випадало від 44 до 98 мм опадів (таблиця).

Варто зазначити, що в цьому регіоні спочатку почала всихати береза повисла (2009 р.), а потім – сосна звичайна (2011 р.), що тісно корелює з індексом вологозабезпечення, середні показники якого варіювали у межах 2,6–3,4, а за вегетаційний період з 2012 до 2016 р. – у межах 1,2–1,9. Саме в цей період відбулося стрімке збільшення осередків всихання як сосни звичайної, так і берези повислої, де лише в 2015 р. всихання цієї цінної деревної рослини набуло епіфітотійного характеру і проявилося на площі 1327 га.

Зважаючи на надзвичайну інтенсивність перебігу патологічного процесу, ми маємо підстави стверджувати, що епіфітотійне всихання сосни

Рис. 2. Верхівковий тип відмирання сосни, чіткою діагностичною ознакою якого є швидкоплинна зміна забарвлення трахеїд

звичайної, які спричинюють на сосні два найбільш шкодочинні бактеріози – бактеріальний опік (зазвичай поширюється у верхній частині крони та призводить до швидкого її відмирання) та бактеріальна водянка (в нижній частині стовбура), пов'язане з активізацією ФБ-ендофітів під дією несприятливих синоптичних (як каталізаторів) чинників (рис. 2).

Зазвичай шкодочинні комахи масово заселяють ослаблені дерева, прискорюючи їх відмирання та виступаючи векторами поширення інфекції у таких дерев, але не є чинниками первинної патології. У будь-якому випадку наявність комах-ксилотрофів у стовбурі сосни звичайної, як і інших деревних рослин із системними порушеннями метаболічних процесів під дією різних несприятливих абіотичних і біотичних чинників, свідчить про глибоку незворотну патологію дерева, яка завжди закінчується їхнім відмирання.

Слід зазначити, що нині парадигму глибокої патології сосни звичайної, особливо практики лісової галузі, пов'язують із так званим мікозом і комахами-ксилотрофами, зокрема з верхівковим та шестизубим короїдами. Це хибна думка. По-перше, хвойні, зокрема сосна звичайна, не мають судин, а водопровідна система представлена трахеїдами. По-друге, ендофітні гриби, зокрема анаморфа (типу *Graphium*, яка ізольована із сосни звичайної (Krasnov et al., 2008)) *Ceratocystis pini* не володіє такою швидкістю безстатевого розмноження, щоб за лічені дні (тижні) вразити всю заболоневу частину сосни звичайної. Як ми вже зазначали, таку здатність мають лише бактерії, у тому числі фітопатогенні. Наразі ми не маємо достатніх експериментальних даних для підтвердження того, коли і на яких засадах відбувається перерозподіл складників аутомікробіоти на користь фітопатогенів, однак є велика ймовірність, що це пов'язано з падінням тиску у водопровідній системі, зміною концентрації висхідної течії, перерозподілом складу живиці, зокрема фенольними й терпеновими сполуками тощо, спричинено гідротермічним стресом (хронічним водним дисбалансом на тлі високих температур вегетаційного періоду). Маємо надію, що подальші дослідження цієї проблеми не лише підтвердять нашу гіпотезу (яка ґрунтується як на аналізі літератури з цієї проблематики, так і на власних дослідженнях), а й сприятимуть напрацюванню захисних заходів, які мають базуватись на регуляторних чинниках аутомікробіоти в системній єдності її складників. Ми поки що не знайшли в літературі достатнього експериментального підтвердження щодо можливості зовнішньої мікоінфекції і комах-ксилотрофів як першопричини глибокої патології сосни (власне, як і інших рослин, які ми досліджували).

В останнє десятиріччя спостерігається епіфітотійне всихання берези повислої, пов'язане з судинно-парен-

Рис. 3. Осередок всихання берези повислої у насадженнях ДП «Коростенське ЛГ», вологі субори, повнота 0,7

хіматозним бактеріозом, який має різні назви (бактеріальна водянка, бактеріальний мокрий рак, бура слизотеча, хвороба «водяних знаків», «плач» берези, «*weet wood*» (мокра деревина), «*slime flux*» (слизовий потік), «*alcoholic flux*» (алкогольний потік) тощо), але спільну етіологію і патогенез (рис. 3).

Симптоми бактеріальної водянки безпосередньо пов'язані з насиченням вологою тканин стовбура берези повислої, формуванням мокрого патологічного ядра в деревині, тріщинами та вчавленими виразками, некротичними мокрими плямами (особливо у місцях зовнішнього проникнення інфекції), рясними патьоками ексудату (рис. 4). На стовбурах уражених дерев формуються численні водяні пагони, які свідчать про глибоку патологію берези повислої. Хронічний патогенез супроводжується всиханням верхньої частини рослини, а з часом – і повним її

Рис. 4. Виділення ексудату – чітка діагностична ознака бактеріальної водянки

відмиранням. Збудником бактеріальної водянки берези повислої в Україні є полібіотроф *Enterobacter nimipressuralis*, патогенність якого ми довели в експерименті як під час весняної, так і під час осінньої інокуляції дослідних рослин.

У патології бактеріальної водянки, крім *E. nimipressuralis*, виявлено асоційовані з нею *Xanthomonas campestris*, *Pantoea agglomerans* (проявили варіабельні патогенні властивості, що вказує на можливе розширення кола живильних рослин для згаданих бактерій), *Bacillus subtilis* і мікроміцети з відділів *Zygomycota, Ascomycota, Deuteromycota*.

Масове відмирання *Fraxinus excelsior* вперше зареєстровано на початку 1990-х рр. у північно-східній Польщі й Литві (за останніми даними, нині хворобою уражено понад 30 тис. га, або 60 % усієї площі звичайноясеневих деревостанів). Потім хвороба поширилася на північ до Латвії та Естонії. Сьогодні загибель ясена відбувається у 30 європейських країнах, зокрема Німеччині, Швеції, Чеській Республіці, Словаччині, Фінляндії, Данії, Франції, Італії та ін. (Davydenko et al., 2013). Програми країн, де виявлено ознаки відмирання ясена, спрямовані на виявлення походження збудника, оцінювання його впливу на ліси, розробку методів діагностики та ведення лісового господарства в уражених лісах, зокрема в напрямі селекції ясена на стійкість до збудників хвороб.

В етіології погіршення санітарного стану *Fraxinus excelsior* переважає мікозна точка зору. Зокрема, збудником «*ash dieback*», яку вважають основною в патології ясена, названо анаморфний гриб *Chalara fraxinea* (Kowalski & Holdenrieder, 2009). При цьому акцентовано увагу на тому, що *C. fraxinea* є анаморфою *Hymenosyphus pseudoalbidus*, який за своїми біологічними характеристиками дуже подібний до виду *Hymenoscyphus albidus* та є безпечним сапротрофом, відомим з 1887 р. Встановлено, що гриби роду *Chalara* є анаморфами аскових грибів родів *Endoconidiophora* і *Hyphomyces*. На наш погляд, інфекційний цикл розвитку *C. fraxinea* потребує подальших досліджень, оскільки збудники некрозних хвороб, подібних до *C. fraxinea* (як факультативні сапротрофи), не здатні уражувати фізіологічно здорові дерева і їхні вегетативні органи.

Із патології типу «*ash dieback*» ми виділили кілька видів анаморфних грибів і бактерій, зокрема *Pseudomonas 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 *Fraxinus excelsior* (рис. 5).

Із туберкульозних уражень ми виділили й ідентифікували сім видів бактерій – *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas syringae*, *Pseudomonas* sp., *Erwinia herbicola*, *Erwinia horticola*, *Xanthomonas* sp. Також у зразках уражених тканин знайдено спороносні бактерії, переважно роду *Bacilius*, які в подальших дослідженнях виявили певні антагоністичні властивості до *P. syringae* pv. *savastanoi* та асоційованих з нею дійсних і умовно-патогенних бактерій у туберкульозній патології *F. excelsior*.

Рис. 5. Туберкульоз ясена: природне (зліва) і штучне (справа) ураження

Зроблено спробу дослідити системні взаємовідносини між міко- та мікроорганізмами, асоційованими зі збудниками бактеріальних хвороб лісових деревних рослин у контексті як розуміння загальнобіологічних проблем, так і з погляду теоретичного обґрунтування і практичного застосування антагоністичних властивостей в обмеженні бактеріальної патології. У системі «бактерія – бактерія» *Bacillus subtilis* виявляє часткову токсичну дію до збудників бактеріозів. На відміну від бактерій, виділених із бактеріальної патології, мікроміцетам властива більша антагоністична активність щодо фітопатогенних бактерій. Щодо зворотного впливу ФБ-бактерій на мікроміцети, то у більшості випадків їхня антигрибна активність майже дорівнювала нулю. Можна припустити, що і в природі фітопатогенні бактерії поза патологічним процесом не впливають на ріст мікроміцетів. Такий висновок узгоджується із дослідженнями інших авторів в експериментах зі шпильковими лісовими деревними рослинами.

У природних умовах, де спостерігається жорстка конкуренція за поживні речовини, ці залежності можуть бути іншими, оскільки на мікроорганізми та режим їхнього живлення впливають різні чинники (деревна рослина, метеорологічні та лісорослинні умови, поживні речовини тощо). Зокрема, на КА інтенсивно ростуть бактерії, а ріст мікроміцетів при цьому пригнічений. Натомість на середовищі Чапека бактерії майже не ростуть через наявність у цих середовищах різних за придатністю для грибів і бактерій поживних речовин. Тож можна погодитись із думкою, що в природі відбуваються складні, постійно напружені, динамічні взаємовідносини не лише між мікроорганізмами та деревною рослиною, а й між складниками мікота мікробіоти, що її колонізують.

Для підтвердження нашої думки у природних (польових) умовах було проведено штучне ураження пагонів *Fraxinus excelsior* ***сумішшю*** чистих культур колекційних (*Pseudomona*

Рис. 6. Результат ін'єкції суміші Віктант–Н1 *(P. syringae pv. savastanoi)* (зліва) та П27ант– Н1 *(P. syringae pv. savastanoi)* (справа)

savastanoi 9174) та ізольованих нами із вегетативних і генеративних органів *F. excelsior Pseudomona syringae* pv. *savastanoi* ($Н_1$, $9_{к1}$ – ізольовані відповідно з туберкульозного ураження насіння та з уражень типу «*ash dieback*»), *Pseudomonas* sp. ($Кр_4$) та препаратів П27ант, Віктант і *Bacillus* sp. ($К_{1\text{-}4ант}$) робочим розчином із титром $1 \cdot 10^7$ КУО·мл$^{-1}$. Контроль – ін'єкція препаратів і чистої культури *Bacillus* sp. У цьому експерименті ми отримали варіабельні результати (рис. 6).

На дубі звичайному виявлено такі бактеріальні хвороби: м'яку гниль жолудів (збудник – *Pectobacterium carotovorum*), бактеріальну водянку (збудник – *Enterobacter nimipressuralis*), краплинну хворобу жолудів (збудник – *Erwinia quercina*), суху гниль гілок і стовбурів (збудник – *Erwinia rhapontici*), раково-виразкові захворювання (збудники – *Pseudomonas fluorescens* і *Pseudomonas* sp.) та асоційовані з ними інші систематичні та функціональні групи міко- та мікроорганізмів. Останніми роками надходять повідомлення про епізодичне всихання дуба звичайного. В минулому сторіччі в Україні було три хвилі його масового всихання, найбільш потужне – у 1970-ті рр. Нині встановлено певну активізацію збудника бактеріальної водянки. Аналіз модельних дерев свідчить про системність хвороби, збудник якої вражає водопровідну систему стовбурів і гілок різних порядків, а зовнішньо проявляється виділенням темного, майже чорного ексудату (рис. 7).

Висновки і перспективи. Проведені експериментальні дослідження у поєднанні з критичним аналізом літератури

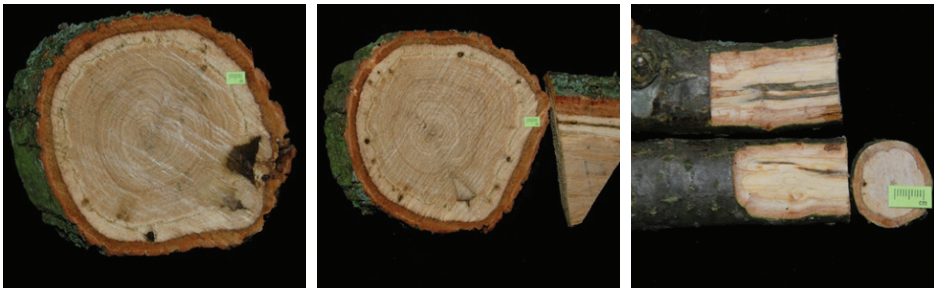

Рис. 7. Бактеріальна водянка на дубі звичайному (природне ураження): розріз стовбура в місці виділення ексудату (зліва), через 2 м вище місця ураження (в центрі), скелетні гілки в кроні (справа)

вказують на необхідність розширення робіт зі з'ясування бактеріальної патології як згаданих, так і інших лісових деревних рослин. Зокрема, заслуговують на увагу концептуальні підходи щодо інкубаційного періоду (періоду від проникнення інфекції до прояву первинних ознак хвороби), який наразі пов'язують виключно із зовнішньою інфекцією. Дослідження останніх років, і в Україні також, експериментально підтвердили наявність у тканинах здорових дерев у мінорних кількостях грибів і бактерій як ендофітів, екологічною нішею яких є живі клітини. У здоровій рослині патогенні ендофіти, зокрема бактерії, перебувають у пригніченому стані. Їхня кількість на порядки менше, ніж ендофітних сапротрофів, і завжди менше, ніж порогова концентрація, необхідна для початку інфекційного процесу. Це не пов'язано з нестачею поживних речовин, а зумовлено іншими факторами, зокрема антагоністичною активністю до них ендофітних мікроміцетів і спороносних бактерій у системній взаємодії складників ендофітної аутоміко- і мікробіоти рослини. Патогенні ендофіти (так звані вітальні облігати) селекціонуються рослиною і за нормального її онтогенезу виконують широкий спектр біоконтролюючих, регуляторних і захисних функцій через прямий антагонізм до патогенів або індукцію системи резистентності, обмежуючи його активність. Деякі ендофіти перешкоджають проникненню в рослини патогенних видів, захищають її від нематод і шкодочинних комах. При порушенні системних взаємодій у рослині і насамперед при порушенні метаболітних процесів під впливом різних, часто не до кінця з'ясованих факторів, у тому числі абіотичних, патогенні ендофітні міко- і мікроорганізмами здатні спричиняти інфекційну патологію рослин без участі зовнішніх інфекційних агентів. Тому надзвичайно важливим є дослідження шляхів і методів індукції демутаційних процесів у лісовий біоценоз як регуляторних чинників аутоміко- і мікробіоти.

Список літератури

Beltiukova, K. Y., Matyshevskaia, M. S., Kulykovskaia, M. D., & Sydorenko, S. S. (1968). Methods for investigating pathogens of bacterial plant diseases. Kiev: Nauk. dumka (in Russian).

Bergey's manual of determination of Bacteriology. 8th ed. (1974). Baltimore: Williams and Wilkins, 1268.

Bylai, V. Y. (1982). Methods of experimental mycology: a reference book. Kiev: Nauk. dumka (in Russian).

Cherpakov, V. V. (2012). Bacterial diseases of forest species in pathology of forest. 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.

Desiccation of coniferous forests – the problem has become threatening scales. Retrieved from http://khersonlis.org.ua/images/stories/buklet%20vs.pdf (in Ukrainian).

Gvozdyak, R. I. (2005). Perspective directions of research of phytopathogenic bacteria, Zhitomir, 3–8 (in Ukrainian).

Gvozdyak, R. I., & Yakovleva, L. M. (1979) Bacterial diseases of forest tree species. Kiev: Nauk. dumka (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).

Klement, Z., Rudolf, K., & Sands, D. S. (1990). Methods in phytobacteriology. Budapest: Academial Knido.

Kowalski, T., & Holdenrieder, O. (2009). Chalara fraxinea causes dieback of ash (Fraxinus excelsior) in Europe report. For. Pathol., 39, 1–7.

Krasnov, V. P., Orlov, O. O., Buzun, V. A. et al. (2008). Applied radio ecology of the forest. Ukrainian Botanical Journal, 5, 781–786 (in Ukrainian).

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).

Losytskyi, K. B. (1975). The phenomenon of depression in hardwood forests. Forestry, 3, 40–44 (in Russian).

Sheluho, V. P., & Sidorov, V. A. (2008). Diagnosis and ways to reduce the economic importance of birch bacterial dropsy. Forestry, 4, 48–52 (in Russian).

Shvets, M. V. (2016). Bacterial diseases of birch plantings in Ukraine and in the world (theoretical and applied aspect). Scientific Bulletin of NFWU of Ukraine, 26 (7), 179–185 (in Ukrainian).

Weather archive (WMO ID) 33415. Retrieved from htth/rp5.ru.

F. Goychuk, V. F. Drozda, I. M. Kulbanska, M. V. Shvets (2019). Bacterioses of forest woody plants in the forests of Polissya and Forest-Steppe of Ukraine.
UKRAINIAN JOURNAL OF FOREST AND WOOD SCIENCE, 10(2):14-25.
http://dx.doi.org/10.31548/forest2019.02.014.

Attention is focused on the fact that phytopathogenic bacteria, in particular, the components of the automicrobiota are extremely harmful and are directly involved in epiphytotic dieback of forests. For the study of bacterial diseases of Pinus sylvestris, Quercus robur, Fraxinus excelsior, Betula pendula, we used reconnaissance and detailed methods of forest pathological examinations and phytopathological studies, as well as methods commonly used in experimental microbiology, in particular the selection of diseased organs and tissues, isolation of mico- and microorganisms into pure culture, verification of the pathogenic properties of isolated microorganisms and their identification, etc.

The results of long-term experimental studies of the bacterial pathology of forest woody plants in Ukraine are presented. From Pinus sylvestris we isolated Pseudomonas syringae, Pectobacterium carotovorum, Enterobacter nimipressuralis, Pseudomonas fluorescens, Paenibacillus polymyxa, Pantoea agglomerans, Bacillus subtilis, B. pumilus and various systematic and functional groups of micromycetes. We have investigated the interaction of the components of mycobacteria and microorganisms of the types "bacteria-bacteria", "bacteria-fungus" and preparations based on Bacillus subtilis in the laboratory and in the natural environment.

It was established that the causative agent of bacterial dropsy of Silver birch in Ukraine is the polybiotroph Enterobacter nimipressuralis, the pathogenicity of which was proved in the experiment, and Xanthomonas campestris, P. agglomerans, B. subtilis associated with it, mycomicetes from Zygomycota, Ascomycota, Deuteromyta.

From tuberculosis of Common ash we isolated and identified P. syringae pv. savastanoi, P. fluorescens, P. syringae, Pseudomonas sp., Erwinia herbicola, E. horticola, Xanthomonas sp. Currently, episodic dieback of Common oak is taking place. From pathology of oak trees we isolated bacterial pathogens on vegetative and generative organs, in particular P. carotovorum, E. nimipressuralis, E. quercina, E. rhapontici, P. fluorescens, Pseudomonas sp. and other systematic and functional groups of myco- and microorganisms associated with them. It is noted that it is necessary to deepen the research on automicrobiota, in particular its pathogenic components, in the context of understanding the general biological problems of pathology, and in order to develop forest protection measures, including biological ones.

Keywords: *bacterial diseases, phytopathogenic bacteria, etiology, symptoms, pathogenesis, antagonism, systemic interaction, Pinus sylvestris, Quercus robur, Fraxinus excelsior, Betula pendula.*

Отримано : 23.11.2018 р.