

І. М. Кульбанська, А. Ф. Гойчук

**ПАТОЛОГІЯ *FRAXINUS EXCELSIOR* L. У ЛІСОВИХ
НАСАДЖЕННЯХ ЗАХІДНОГО ПОДІЛЛЯ УКРАЇНИ**

Монографія

За загальною редакцією професора А.Ф. Гойчука

Київ – 2020

УДК 630*443 : 582.931.4 (477)

ББК

К 89

Рекомендовано до опублікування Вченою радою Національного університету біоресурсів і природокористування України (протокол № 2 від 23.09. 2020 року)

Рецензенти:

Патика В.П. – доктор біологічних наук, професор, академік НААНУ, завідувач відділу фітопатогенних бактерій Інституту мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України (м.Київ);

Сорока М.І. – доктор біологічних наук, професор кафедри ботаніки, деревинознавства і недеревних ресурсів лісу Національного лісотехнічного університету України (м.Львів);

Кирик М.М. – доктор біологічних наук, професор, академік НААНУ, професор кафедри фітопатології ім. акад. В.Ф. Пересипкіна НУБіП України (м.Київ).

К 89 Патологія *Fraxinus excelsior* L. у лісових насадженнях Західного Поділля України : монографія / Кульбанська І. М., Гойчук А. Ф. К. : НУБіП України, 2020. 167 с.

У монографії представлено результати досліджень негативних абіотичних і біотичних чинників у патології *Fraxinus excelsior* у лісових насадженнях Західного Поділля України. Наведено симптоматику патологій вегетативних і генеративних органів *Fraxinus excelsior*, з'ясовано видове різноманіття шкодочинної ентомофауни, патогенної міко- та мікрофлори. Показано, що патологія корелює з лісівничо-таксаційними показниками деревостанів у поєднанні з метеорологічними чинниками, зокрема з індексом вологозабезпеченості. Вивчено патогенні, анатомо-морфологічні та фізіолого-біохімічні властивості бактерій – збудників бактеріозів *Fraxinus excelsior*. Встановлено, що найпоширенішою і найшкодочиннішою компонентою патогенної мікробіоти *F. excelsior* є *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (Smith 1908) – збудник туберкульозу. Досліджено антагоністичні властивості ізольованих міко- та мікроорганізмів у контексті їхньої системної взаємодії. Акцентується увага на перспективності використання біопрепаратів, зокрема на базі *Bacillus* sp., у боротьбі з бактеріозами лісових деревних рослин.

Монографія призначена для науковців.

ISBN-

© Кульбанська І.М., Гойчук А.Ф., 2020

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ	4
ВСТУП	5
1. ОГЛЯД ДОСЛІДЖЕНЬ ЩОДО ПАТОГЕННОЇ МІКОБІОТИ ТА МІКРОФЛОРИ В ЗАГАЛЬНІЙ ПАТОЛОГІЇ <i>FRAXINUS EXCELSIOR</i> L.	11
1.1. Причини, гіпотези та теорії всихання ясеневих насаджень	11
1.2. Бактеріальні хвороби <i>Fraxinus excelsior</i> L.	15
1.3. Мікози <i>Fraxinus excelsior</i> L.	23
1.4. Інфекційні хвороби <i>Fraxinus excelsior</i> L. невстановленої етіології	27
1.5. Шкодочинна ентомофауна <i>Fraxinus excelsior</i> L.	31
2. ОБ'ЄКТИ, ПРОГРАМА ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕННЯ	35
2.1. Природні умови регіону досліджень	36
2.2. Біолого-екологічні особливості <i>Fraxinus excelsior</i> L.	44
2.3. Програма та методика дослідження	49
3. АБІОТИЧНІ ТА БІОТИЧНІ ЧИННИКИ В ПАТОЛОГІЇ <i>FRAXINUS EXCELSIOR</i> L. У ЛІСОСТАНАХ ЗАХІДНОГО ПОДІЛЛЯ	59
3.1. Комахи-фітофаги у циркуляції фітопатогенів <i>Fraxinus excelsior</i> L.	60
3.2. Метеорологічні умови як каталізуючі чинники у поширенні туберкульозу <i>Fraxinus excelsior</i> L.	65
3.3. Патологія <i>Fraxinus excelsior</i> L. невстановленої етіології	69
3.4. Патогенні гриби <i>Fraxinus excelsior</i> L.	73
3.5. Туберкульоз <i>Fraxinus excelsior</i> L. у лісостанах Західного Поділля	78
3.5.1. Основні етапи патогенезу інфекційних хвороб	79
3.5.2. Поширення туберкульозу <i>Fraxinus excelsior</i> L. у лісостанах різного віку, складу та походження	88
4. ПАТОГЕННІ, МОРФОЛОГІЧНІ ТА БІОХІМІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ ІЗОЛЬОВАНИХ ІЗ <i>FRAXINUS EXCELSIOR</i> L. БАКТЕРІЙ	96
4.1. Патогенна мікрофлора <i>Fraxinus excelsior</i> L.	96
4.2. Патогенні властивості ізольованих із <i>Fraxinus excelsior</i> L. бактерій	99
4.3. Морфологічні та біохімічні властивості ізольованих із <i>Fraxinus excelsior</i> L. фітопатогенних бактерій	109
5. АНТАГОНІЗМ ЯК ЗАСІБ БІОЗАХИСТУ <i>FRAXINUS EXCELSIOR</i> L. ВІД ЗБУДНИКІВ ІНФЕКЦІЙНИХ ХВОРОБ	112
ВИСНОВКИ ТА РЕЗУЛЬТАТИ	123
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ	126
ДОДАТКИ	149

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

ЕПС – екзополісахарид.

КА – картопляний агар.

КУО – колонієутворювальна одиниця.

МПА – м'ясо-пептонний агар.

МПБ – м'ясо-пептонний бульйон.

ЛПС – ліпополісахарид.

ДП – державне підприємство.

ДНК – дезоксирибонуклеїнова кислота.

МПО – мікоплазмоподібні організми.

ПЧСТ – просторова частота трапляння виду.

КЗ – кількість зразків, де вид виявлено.

ЗКЗ – загальна кількість зразків.

СЧТ – сезонна частота трапляння.

ЧСА – число термінів аналізу, коли вид виявлено.

ЗКСА – загальна кількість строків аналізу.

ВСТУП

Нова парадигма взаємовідносин людини з лісовими екосистемами не допускає необґрунтованого використання лісів, яке у ряді випадків стає причиною їхньої деградації або знищення, а спрямована на одночасне підтримання біорізноманіття і продуктивності лісів на засадах концепції сталого розвитку і стійкого управління ними. При цьому лісові екосистеми повинні зберігатися, а використання лісових ресурсів має бути зорганізовано так, щоб було достатньо і для нинішнього, і для майбутніх поколінь.

Особливе занепокоєння викликає періодичне масове всихання багатьох видів лісових деревних рослин, у тому числі і *Fraxinus excelsior* L., як в Україні, так і в світі, яке наразі носить динамічний характер і має тенденцію до зростання.

F. excelsior виступає невід'ємною компонентою (як супутня порода) лісів Західного Поділля, кліматичні умови якого досить сприятливі для успішного росту і розвитку багатьох деревних і кущових рослин (*Quercus robur* L., *Carpinus betulus* L., *Acer platanoides* L., *Tilia cordata* Mill., *Fagus sylvatica* L. тощо), а також інтродуцентів (*Larix decidua* Mill., *Larix kaempferi* (Lam.) Carr., *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, *Juglans nigra* L., *J. regia* L.). Унікальність лісів Західного Поділля полягає також у тому, що тут збереглися природні ясеневі ліси, які зосереджені, переважно, на багатих суглинистих та глеюватих ґрунтах.

Патологія *F. excelsior* – явище багатогранне, у якому системно взаємопов'язані процеси інфекційного і неінфекційного характеру, що суттєво ускладнює діагностику її першопричин. Розглядаючи проблему, слід розмежувати етіологію і патогенез цього негативного явища, оскільки хворе дерево є невід'ємним складником лісостанів на різних етапах їхнього росту і розвитку.

Інфекційній і неінфекційній патології *Fraxinus excelsior* присвячена низка наукових досліджень (Шем'якін, 1948; Щербин-Парфененко, 1963; Tegethoff, 1964; Hibben, 1971, 1989; Маленев, 1975; Гвоздяк, 1979; Падій, 1979; Черпаков, 1979; Яковлева, 1979; Шевченко, 1986, Гойчук, 1998, 2004; Byeongjin Cha, 1991; Гордієнко, 1996, 1999; Мешкова, 2006; Kowalski, 2009; Завада, 2010; Chen, 2011;

Davydenko, 2013 та ін.) у яких зазвичай висвітлені окремі складники системної проблеми погіршення фітосанітарного стану звичайноясеневих насаджень.

Наразі патогенна міко- та мікробіота *Fraxinus excelsior* охоплює діапазон хвороб, які, зважаючи на системність поширення інфекції, уражують стовбури і пагони, а також генеративні органи, особливо на деревах вегетативного походження, де часто викликають епіфітотії. Патологічний процес призводить до пригнічення лісових деревних рослин, зниження насіннєвої продуктивності, зменшення приросту тощо.

Зважаючи на лісівничу, екологічну та господарську цінність деревостанів *Fraxinus excelsior* та враховуючи інтенсивне погіршення їх фітосанітарного стану, комплексне дослідження патогенної міко- та мікробіоти і шкочинної ентомофауни у поєднанні з метеорологічними чинниками є особливо актуальним.

1. ОГЛЯД ДОСЛІДЖЕНЬ ЩОДО ПАТОГЕННОЇ МІКОБІОТИ ТА МІКРОФЛОРИ В ЗАГАЛЬНІЙ ПАТОЛОГІЇ *FRAXINUS EXCELSIOR* L.

1.1. Причини, гіпотези та теорії всихання ясеневих насаджень

Нещодавні звістки про погіршення санітарного стану та загибель *Fraxinus excelsior* у понад 30 країнах Європи стрімко поширилися і стривожили вчених та практиків лісової галузі, а також стали підставою для суперечок щодо його причин. У зв'язку з цим, у 2012 році вченими започаткований чотирирічний проект COST ACTION FP1103 FRAXBACK (Всихання та загибель ясеня в Європі: розробка основних принципів і стратегій для сталого управління) [42].

Деградація та масове всихання ясеневих насаджень досягла глобального рівня і відмічена практично по всьому ареалу багатьох видів ясеня, у тому числі *Fraxinus excelsior*, як в європейських країнах, так і в США [42, 181,186]. Існує значна кількість публікацій, присвячених вивченню причин патології *F. excelsior* у насадженнях за його участю і розробці заходів обмеження поширеності та шкодочинності даного процесу.

З різних точок планети надходять звістки про схожу та відмінну симптоматику патології. На основі досліджень висунуто ряд можливих її причин: гриби [47, 65, 188, 212, 242], бактерії [32, 34, 153, 186, 204], нематоди [184,198], мікоплазми [182, 196, 197, 234], представники шкодочинної ентомофауни [107, 117], кліматичні та ґрунтово-гідрологічні чинники [91, 201, 202] тощо, проте єдиного консенсусу наразі не досягнуто. Між тим, у ясеневих насадженнях продовжують відбуватися патологічні зміни із листками, насінням, деревиною, порушуються фотосинтезуючі та транспіраційні властивості, відбувається зниження технічної якості деревини і як наслідок – руйнування цілісності лісового біоценозу. Разом з тим, дослідники єдині у тому, що деградація обумовлена не одним фактором, а комплексом взаємопов'язаних стресових чинників, які складно і по-різному поєднуються у природно-кліматичних зонах і проявляються протягом тривалого періоду. Таким чином, без застосування

ефективних заходів щодо збереження, відновлення і покращання якісного стану ясеневих насаджень існує реальна можливість повної їх втрати як природної формації.

Перші окремі згадки щодо патологічних процесів, пов'язаних із всиханням та відмиранням пагонів та дерев *Fraxinus americana* L., *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., були опубліковані в кінці 1950-х – на початку 1960-х років у північно-східних штатах США. Серед можливих причин – комплекс взаємодіючих кліматичних та біологічних факторів, у тому числі забруднення повітря [200, 201], дефіцит води в деревині (три тривалі періоди з аномально малою кількістю опадів протягом вегетаційного періоду відбувалися в Нью-Йорку з 1950 по 1962 рік [225]), гриби (*Fusicoccum* sp., *Cytophoma pruinosa* (Fries) von Hoehnel [181, 232, 233], *Gloeosporium aridum* Ell. і Holw.), віруси, нематоди (*Xiphinema americanum* Cobb [198]), мікоплазми («відьмина мітла» була знайдена на стовбурах на прогресуючих стадіях відмирання *Fraxinus excelsior* L. в Нью-Йорку [230] і Массачусетсі [196]).

Автори припускають, що закриття продихів у періоди дефіциту води в деревині ясеня і, як наслідок, зменшення фіксації вуглецю може бути додатковим чинником, який підтверджує вплив кліматичних змін на виникнення та розвиток патологічних процесів [240]. Патологія торкнулася різних вікових групи *Fraxinus excelsior*, погіршуючи стан лісових деревостанів, насаджень зелених зон, парків, лісопарків, алейних насаджень, і стала серйозною проблемою, оскільки ясен широко поширений в східній частині штатів, є важливою компонентою листяних лісів і має значну комерційну цінність [230].

Первинні симптоми патології призводять до зниження радіального приросту, укорочення довжини міжвузля гілок, зменшення розміру листків і зміни їхнього забарвлення (листки мають блідо-зелений відтінок). Іноді спостерігається передчасне опадання листків, на яких помітні невеличкі пурпурні плями. Часто хворі дерева скидають листки раніше, ніж здорові. Червонувато-коричневі або помаранчево-жовті виразки з'являються на гладкій кірці стовбура і поширюються по довжині пагонів [180, 229, 231]. Відмирання розпочинається навесні з листків,

які знаходяться на верхівці пагона. У подальшому спостерігається відмирання численних дрібних гілок, а також масове опадання листків та інтенсивне зрідження крони (надмірна ажурність) [239, 241].

Виразки на стовбурі і пагонах розтріскуються, вищерозміщена відмерла кірка відпадає, оголюючи заболоневу частину стовбура. У наступні роки відмирання поширюється в напрямі від головного стовбура до скелетних гілок, а від них – до бічних. Деревя *Fraxinus excelsior* на цій стадії відмирання можуть бути використані для ділової деревини, якщо були зрубані у той час, коли рослина ще жива [224]. На мертвих деревах швидко поселяються комахи-ксилофаги і гриби, які формують на них додаткові фаути.

Викопане коріння *Fraxinus excelsior* на прогресивній стадії відмирання добре розвинене у порівнянні з корінням здорових дерев [226]. На думку авторів [195], відмирання пагонів, зазвичай, відбувається в період спокою, адже уражена брунька не в змозі давати нові пагони навесні. Зів'ялі або обпалі листки не є поширеним симптомом цього захворювання. Поступове відмирання, загибель дерев відбувається через два роки після появи перших симптомів на молодих деревах та близько десяти років для дерев, що досягли 16 і більше дюймів (1 дюйм=2,54 см) у висоту [232, 235]. Більшість досліджень підтверджують, що ясен рідко має шанс відновитися після інфекційного ураження.

Масове відмирання *Fraxinus excelsior* вперше зареєстровано на початку 1990-х років у північно-східній Польщі й Литві (за останніми даними, на сьогодні хворобою уражено понад 30 тис. га, або 60 % усієї площі звичайноясневих деревостанів) [210]. Потім хвороба поширилася на північ до Латвії та Естонії [229]. У 2002 році це захворювання було вперше зареєстровано у Німеччині та Швеції (у 2010 році ясен звичайний включено до Червоної книги Швеції) [176], у 2004 році – у Чеській Республіці, Словаччині, Фінляндії [229] та Данії, а у 2005 році – в Австрії [195, 206, 207]. Згодом, у 2007 році, всихання ясена поширилося в Угорщину, Словенію та Норвегію [239, 243]. У 2008 році хвороба досягла Франції [199], у 2009 році – Італії [220, 221] та Греції [203] де призвело до масової загибелі дерев. Останні повідомлення щодо відміченої патології *F. excelsior*

отримані з Бельгії [183], Нідерландів, Англії та Ірландії [42]. Наразі загибель ясена відбувається у 30 європейських країнах [42, 193, 238]. 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, у тому числі і в напрямку селекції ясена на стійкість до збудників хвороб [42].

В етиології погіршення санітарного стану *Fraxinus excelsior* переважає мікозна точка зору. Зокрема, збудником «ash dieback», яку вважають основною в патології ясена, названо анаморфний гриб *Chalara fraxinea* T. Kowalski (2006). У 2009 році було виявлено, що це – нестатева стадія нового для Європи телеоморфного виду *Hymenosyphus pseudoalbidus* Queloz, Grunig, Berndt, T. Kowalski, T. N. Sieber & Holdenr (2011) [175, 188, 217, 243 174]. Нещодавно уточнено назву виду гриба – *Hymenoscyphus fraxineus* Baral et al. (2014) [210, 211, 212]. Це підтверджують дослідження науковців Польщі, Австрії, Хорватії, де ізольовано кілька штамів *H. pseudoalbidus* з апотеціїв та некрозної деревини [206, 211, 213]. В Естонії ізольовано 15 штамів *Chalara fraxinea* із некрозних ділянок пагонів і черешків, але не було виявлено *H. albidus* (Roberge ex Gillet) W. Phillips, який є сапротрофом і безпечним руйнівником обпалих листків та пагонів *F. excelsior* [222, 223]. У Фінляндії ізольовано 31 гаплотип *H. pseudoalbidus* [229]. При цьому у Франції, Німеччині, Ірландії, Латвії, Росії, Словенії, Литві, Англії та Італії ізольовані лише гриби з родів *Alternaria*, *Epicoccum* [15, 42, 193, 238]. У Румунії ослаблення та всихання *F. excelsior* переважно пов'язують з бактеріальним раком або ураженням *Phytophthora* sp. Норвежські вчені ізольовали з «ash dieback» *H. pseudoalbidus* та *H. albidus*. Наразі у Швеції проводяться глибокі генетичні дослідження геномів *H. pseudoalbidus* та *H. albidus*, а у Швейцарії апробація 24 пар мікросателітних маркерів дала можливість визначення типових локусів у штаммах *H. pseudoalbidus* молекулярними методами [176].

Серед чинників, що спричиняють погіршення фітосанітарного стану *Fraxinus excelsior* у західному регіоні України, були відмічені *Pseudomonas savastanoi* pv. *fraxini*, *Nectria galligena*, *Armillaria* spp., *Ganoderma lipsiense*,

Laetiporus sulphureus, *Fomes fomentarius*, *Oxyporus populinus*, *Trametes ochracea*, *Trametes versicolor* [103]. У східному регіоні України основним чинником, що формує глибоку патологію *F. excelsior*, є *H. pseudoalbidus*, що підтверджено молекулярними дослідженнями [47]. При цьому наведено симптоми патології, проте не вказано на результати штучного зараження дерев даним збудником. Не маючи таких даних, важко говорити про цей гриб як першопричину відмирання *F. excelsior* в Україні. Окрім того, *Hymenoscypha albidus* (*H. pseudoalbidus*) відноситься до аскових грибів і, в даному випадку, представлений телеоморфою. Відомо, що телеоморфна фаза в циклі розвитку грибів, у тому числі і представників роду *Hymenoscypha* sp., є сапротрофною, а патогенні властивості притаманні анаморфам згаданих грибів, зокрема з роду *Chalara* sp. Саме з грибами цього роду пов'язують патологію ясен у Європі [30, 42, 149, 160, 186].

Таким чином, наразі відмирання *Fraxinus excelsior* у межах його ареалу пов'язують з комплексом несприятливих як абіотичних, так і біотичних (у тому числі інфекційних) чинників.

1.2. Бактеріальні хвороби *Fraxinus excelsior* L.

Бактеріальні хвороби лісових деревних рослин та їхні збудники відіграють особливу роль в інфекційній патології природних деревостанів різного походження, штучних лісових насадженнях, полежахисних смугах, підросту і підліску, охоплюючи часто різні види одного роду. Основними систематичними ознаками бактеріозів лісу є: «вихвачування» у деревостані кращих, високобонітетних дерев, часто плюсових; в'янення завжди раптове, іноді листки чи хвоя не встигають втратити зелене забарвлення, але після в'янення зазвичай стають помаранчевими, помаранчево-бурими; різке падіння приросту за діаметром; витікання з місць ураження ексудату різного кольору і консистенції; утворення в ураженій зоні пухлин, жовн (гуль) і здуттів тощо під корою або перидермою; насичення рідиною заболоневої і ядрової деревини, формування несправжнього ядра, закупорення судин і трахеїд, на відміну від грибних (гіфи,

тілі), каміллю або живицею (у хвойних); скловидність, «промасленість» тканин органів, плодів, насіння; м'які мокрі гнилі плодів, насіння, деревини; весняна і осіння сезонні активності. Вся ця симптоматика пов'язана з високою швидкістю розмноження бактерій, яка не притаманна фітопатогенним грибам, що мають циклічний розвиток, різні стадії спороношення і плодоношення [153].

Бактеріози лісових деревних рослин – слабо вивчена частина патології лісу. Тим не менше, наразі бактеріози відомі на найпоширеніших видах і родах лісових деревних рослин – *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) H. Karst., *Abies alba* Mill., *Larix desidua* Mill., *Quercus robur* L., *Fagus sylvatica* L., *Fraxinus excelsior* L., *Ulmaceae*, *Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L., *Juglans regia* L., *Populus tremula* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaerth., *Carpinus betulus* L., *Betula pendula* Roth., а також на *Juniperus communis* L., *Salicaceae*, *Sorbus aucuparia* L., *Ailanthus altissima* Swingle, *Aesculus hippocastanum* L., *Gleditsia triacanthos* L., *Buxus sempervirens* L. тощо [153]. Найважливішим аспектом бактеріозів є їхня шкодочинність, хоча у лісовій фітопатології цим аспектам і наразі не надається великого значення саме через недостатнє вивчення як бактеріальних хвороб лісових деревних рослин, так і їхніх збудників. У світовій фітопатобактеріології хворобою № 1 є бактеріальний опік (збудник – *Erwinia amylovora* (Burl) Winslow et al.). Це захворювання виявлене також і на ясені [153]. Г. А. Цилосані, В. В. Черпаков [148], досліджуючи бактеріальний опік лісових деревних рослин, ідентифікували збудника як *E. amylovora* var. *ligniphila*, зважаючи на певні відмінності (зокрема – ураження ним ксилемної частини). Не менш шкодочинною в окремих регіонах ареалу *F. excelsior* є бактеріальна водянка (збудник – фітопатогенна бактерія *Enterobacter (Erwinia) nimipressuralis* Carter, 1945) [118, 172, 185]. Наразі в таксономічному відношенні бактерії, патогенні для лісових деревних рослин, мають порівняно невелике різноманіття та належать до родів *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Erwinia*, *Agrobacterium*, *Brenneria*, *Xylella*, *Rhizobium*, *Azotobacter*, *Corynebacterium*, *Bacillus*, *Clostridium*, *Enterobacter* [31, 53, 66, 118, 153, 170, 186].

В Україні найкраще вивчені біологічні властивості збудників бактеріозів бука (збудники – *Erwinia horticola*, *Erwinia rhapontici*, *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas* sp.), граба (*Clostridium butyricum* var. *phytopathogenicum*), тополі (*Pseudomonas cerasi*, *Erwinia nimipressuralis*, *Bacillus populi*), дуба (*Erwinia nimipressuralis*, *E. rhapontici*, *E. quercina*, *E. caratovora*, *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas* sp.) [185]. Окремі дослідження щодо бактеріозів ясена звичайного в Лісостепу України проведені А. Ф. Гойчуком та ін. [33, 39, 118, 172].

Незважаючи на те, що видовий склад збудників бактеріозів лісових деревних рослин значно менший, ніж збудників мікофітозів, серед інфекційних захворювань пагонів, суцвіть і стовбурів *Fraxinus excelsior* найпоширенішою і найшкодочиннішою є саме хвороба бактеріального походження – туберкульоз, який виявлений в Англії, Італії, Німеччині, Франції, Швейцарії та інших країнах Західної Європи, а також у США [172], часто трапляється в європейській частині Росії, зокрема в Курській і Воронежській областях [13, 160, 172], Краснодарському краї [101]. Значного поширення набула ця хвороба і в Україні у лісових біоценозах, захисних лісосмугах, лісах зелених зон, алейних насадженнях тощо [33, 39, 160, 172].

В історичному аспекті туберкульоз деревних рослин вперше виявлений у Греції в 1903 році на маслинах (родини *Oleaceae*, до якої відноситься і *Fraxinus excelsior*), де з уражень було ізольовано бактерії та встановлена їхня патогенність [172, 215, 221]. Практично в той же період Е. Smith (цит. за Ячевським, 1935), якого вважають засновником бактеріології, ретельно вивчив хворобу та встановив збудника – фітопатогенну бактерію *Bacterium savastanoi* Erw. Sm. [173]. Подальші дослідження стосувались більшою мірою анатомо-морфологічних, фізіолого-біохімічних характеристик збудника та його систематичного положення.

Наразі туберкульоз *Fraxinus excelsior* спричинюється бактерією родини *Pseudomonadaceae*, роду *Pseudomonas*, виду *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (E. F. Smith) Stevens. Бактерії – палички розміром 0,4–0,8×1,2–3 мк, 0,4–0,5×1,2–1,5 мк, 0,4–0,5×1,5–1,7 мк, розташовані поодинокі, парами чи ланцюжками,

лофотрихи, мають 1–4, 1–7 джгутиків, спор не утворюють, грамнегативні, аероби, утворюють капсули, некислостійкі [110, 185].

Не зважаючи на те, що туберкульоз *Fraxinus excelsior* і його збудник відомі достатньо давно, наразі багато питань етиології й патогенезу хвороби повною мірою не вивчені. Зокрема, ми не знайшли в літературі ґрунтовної інформації щодо поширеності і шкодочинності хвороби в різних за складом, віком, продуктивністю, походженням насаджень тощо. Дослідження зазвичай акцентовані на збуднику та особливостях патологічних змін у деревних рослин під дією патогена [118, 185].

Так, у Європейському лісопатологічному журналі повідомляється про результати досліджень різних бактерій, виділених з характерних наростів. Зокрема, *Pseudomonas syringae* subsp. *savastanoi* (ex Smith) subsp. nov., nom. rev. pv. *fraxini* [200]. При цьому в патології беруть участь і гриби, зокрема *Phoma riggenbachii* Boerema та Janse [204].

Певна увага приділена патогенезу туберкульозу *Fraxinus excelsior*, спричиненого *Pseudomonas syringae* subsp. *savastanoi* pv. *fraxini*. Анатомічні досліді проводилися макроскопічно і за допомогою світлових та електронно-мікроскопічних приладів. Зміни в тканині ясена, спричинені pv. *fraxini*, порівнювалися з тими, які спричинені *P. syringae* subsp. *savastanoi* pv. *oleae* і грибом *Nectria galligena*. Показано, що характерні нарости (пухлини), викликані pv. *fraxini*, зазвичай обмежуються кіркою, оголюючи бактеріальні порожнини, що формуються внаслідок гіперплазії чи гіпертрофії. Відмічені також руйнування перидерми з подальшим формуванням некрозу. Показано, що великі паренхіматозні гали, спричинені pv. *oleae*. і виразки від *N. galligena* не розвиваються. Активна фаза хвороби обмежується вегетаційним сезоном *F. excelsior*. Пропонується нова назва «бактеріальний вузол» для захворювання, спричиненого pv. *fraxini* [200].

Значно пізніше повідомляється про тестування *Fraxinus excelsior*, *Fraxinus americana* і *Fraxinus pennsylvanica* на стійкість до *Pseudomonas syringae* subsp. *savastanoi* pv. *fraxini* [232].

У 1998 році надійшло повідомлення з України про передчасне пожовтіння листків та усихання дерев *Tilia cordata* Mill. – нову бактеріальну хворобу. Збудник – *Pseudomonas aeruginosa* і *Pseudomonas syringae* [71], що вказує на можливість розширення видового складу живильних для патогена рослин. Це тим більше можливо, оскільки в останні десятиріччя серед *P. syringae* pv. *savastanoi* виявлені мутанти з підвищеною чутливістю до дерев роду *Fraxinus* [172].

Зокрема, в Італії проведено виділення та надана характеристика мутантів *Pseudomonas syringae* ssp. *savastanoi* за різним проявом патогенності і реакції надчутливості [200]. В Японії штами *Pseudomonas syringae* класифіковано на п'ять груп шляхом порівняння гомології ДНК [248]. Наразі агресивність збудника пов'язують з утворенням ним фітогормонів індулілоцтової кислоти і цитокінінів [199]. У будь-якому випадку, дослідники дотримуються спільної думки про перспективність з'ясування мікробно-рослинних взаємовідносин, зокрема в частині індукції демутаційних процесів у фітоценозі і підвищення імунного захисту рослин [11, 62].

Зараження дерев, на думку багатьох дослідників, відбувається через різні пошкодження [13, 71, 118]. Так, А. А. Ячевський [173], що однією з причин ракових наростів на *Fraxinus excelsior* в середніх широтах є пошкодження від морозу. Однак ранки і тріщини від морозу можуть служити воротами інфекції, а не початком розвитку бактеріозу [185]. Шем'якін І. Я. [164] вважає, що збудник проникає через поламани пагони й бруньки, які відмирають, а також через сочевички. У той же час С. В. Шевченко [160] не виключає можливості зараження дерев через пошкоджені градобоєм листки, пагони та стовбури. На думку І. Й. Журавльова [57], зараження відбувається через пошкодження морозом, комахами, людиною. Е. С. Соколова і І. Г. Семенова [136] не виключають можливості проникнення бактеріальної інфекції через пошкодження кірки дерев тваринами, зокрема оленями й лосями.

Відсутня єдина точка зору і щодо носіїв інфекції. І. Я. Шем'якін [164] відзначає, що збудник хвороби переноситься личинками *Praus curtisellus* Don. Інші автори [57, 133, 160] вказують на *Hylesinus fraxini* Panz. Ю. В. Синадський

[130] не виключає можливості інфікування рослин у розсадниках, але не вказує на шляхи проникнення патогена та носіїв інфекції. На думку А. А. Ячевського [173], збудник бактеріозу *Fraxinus excelsior* не спроможний проникнути в рослину через непошкоджені тканини, а І. Я. Шем'якін [164] спостерігав утворення туберкульозу на молодих порослевих пагонах без будь-яких пошкоджень кірки і вважав, що в таких випадках збудник проникає через сочевички. Ізраїльський В. П. [66] вказує, що інфекція від хворої рослини до здорової передається вітром або під час дощу. Таким чином, ураженню дерев *F. excelsior* збудником туберкульозу в рівній мірі можуть сприяти антропогенні чинники – антропохорія (зламани випадково чи під час рубок пагони), так і несприятливі метеорологічні умови (морози, градобої), лісові тварини – теріохорія (лосі, олені), а також представники шкодочинної ентомофауни – ентомохорія (*Praus curtisellus* Don., *Hylesinus fraxini* Panz.). Збудник може проникати в рослини контактним шляхом (від хворого дерева до здорового), а також через природні рослинні отвори (продихи, сочевички, гідатоли).

Щодо назви хвороби. Деякі автори [150, 164] дотримуються назви «бактеріальний рак ясена», інші [33, 118, 185] схильні до назви «туберкульоз». На думку Н. А. Наумова [114], друга назва влучніша, бо назву «рак доцільніше залишити для інших захворювань». Журавльов І. Й. [57] вказує, що туберкульоз – це пухлини з пороржжинами, наповненими бактеріальним слизом. Саме такі симптоми й характерні для туберкульозу *Fraxinus excelsior*. Слід погодитись із думкою А. Ф. Гойчука [33, 118], що хворобу слід називати «туберкульоз». Адже, як стверджує автор, назва туберкульоз, по-перше, відповідає симптомам хвороби, а по-друге, це дозволить чітко розрізнити різні ракові хвороби *F. excelsior*, оскільки навіть у спеціальній літературі часто симптоми звичайного (східчастого) раку, який викликається грибами, змішують із симптомами бактеріального раку. А оскільки симптоми цих хвороб зовсім різні як за зовнішнім виглядом і характером перебігу патологічного процесу, так і за етіологією, то доцільно й назви їм давати різні [30, 118, 172, 185].

Певні розбіжності спостерігаються в літературі стосовно поширення туберкульозу *Fraxinus excelsior* залежно від різних лісівничо-таксаційних показників деревостану, хоча більшість авторів вказує на інтенсивніше поширення хвороби серед дерев, які ростуть у несприятливих умовах. Так, І. Я. Шем'якін [164] відзначає, що на бідних піщаних ґрунтах, підвищеннях і схилах *F. excelsior* уражається збудником раку значно частіше, ніж в інших умовах. С. В. Шевченко [160] додає до цих факторів недостатню аерацію і ділянки з застійними водами. Соколова Е. С. і Семенкова І. Г. [130] відмічають більшу уражуваність збудником хвороби порослевих насаджень порівняно з насінневими. Проте інші автори на таку залежність не вказують [101, 156].

В Україні відбувається прогресуюче поширення туберкульозу *Fraxinus excelsior*. На уражених пагонах і стовбурах у місцях ураження утворюються невеликі еліпсоподібні м'які пухлини. У них нагромаджується білувата або світло-коричнева тканина з лабіринтоподібними порожнинами, які у вегетаційний період заповнені сірою липкою рідиною без запаху. З часом у пухлинах утворюються повздовжні, неглибокі, прямі або звивисті дрібні тріщини. Туберкульозні утворення при цьому підсихають, стають твердішими, розтріскуються. Кірка та кора уражених дерев у місцях патологічного процесу стає темно-сірою, дрібно-лускатою, поступово відмирає дрібними шматочками й відпадає [118].

Під ураженою кіркою в деревині утворюються більші чи менші порожнини, раковини, заповнені темною масою, а також різні за товщиною чорні чи темно-коричневі смужки. Ділянки ураження у початковій стадії хвороби, особливо на молодих ясенах і порослі – дрібні, розміром від 1 до 2–3 см. Проте з часом вони розростаються, часто зливаються, утворюючи пряму або звивисту смугу відмерлої деревини, інколи до 0,5 м і більше. Кількість ран на дереві залежить від ступеня ураження і віку, але здебільшого на одній рослині можна нарахувати десятки і навіть сотні туберкульозних утворень. При цьому на одному погонному метрі стовбура може утворюватися до 60 і більше таких уражень. Стовбури, на яких утворюються поодинокі туберкульозні пухлини, спостерігаються рідко. Тобто, якщо відбулося інфікування, то хвороба інтенсивно прогресує, часто уражаючи

увесь стовбур і пагони [34, 118, 185]. В усіх випадках туберкульоз ослаблює ріст дерева та знецінює деревину.

Fraxinus excelsior найбільше уражується збудником туберкульозу у насадженнях з участю його понад 40 % за кількістю дерев. У таких насадженнях відсутній суцільний шар підстилки, інтенсивно розростається трав'яна рослинність з перевагою у складі злакових видів. Це призводить до значної втрати вологи в ґрунті. Нестача вологи в середині літа, навіть у нормальні за вологістю роки, ослаблює інтенсивність росту дерев і знижує їхню біостійкість, створюючи в той же час сприятливі умови для поширення туберкульозу *F. excelsior* [118, 172].

Щодо заходів і методів боротьби з цією хворобою також немає єдиної думки. Шем'якін І. Я. [164] рекомендує проводити заходи, що сприяють загальному покращанню умов росту дерев: видаляти і спалювати хворі рослини, вирощувати садивний матеріал із насіння здорових рослин, заборонити випасання худоби в молодих насадженнях, а в парках уражені ділянки стовбура зачищати і поверхню виразок змазувати антисептичними замазками. Журавльов І. Й. [57] рекомендує дезінфікувати рани нафтенатом міді, а інструменти – формаліном в пропорції 1:100. Ізраїльський В. Н. [66] рекомендує застосовувати для дезінфекції ран залізний купорос з наступним покриттям садовою замазкою. Соколова Е. С. і Семенкова І. Г. [136] рекомендують у насадженнях, уражених збудником туберкульозу, проводити санітарні рубання з видаленням сильно послаблених, засихаючих і засохлих дерев. Зменшити шкідливість хвороби, на думку А. Ф. Гойчука, М. І. Гордієнка та інших [118], можна в тому випадку, коли застосовувати комплекс заходів з усунення причин, які викликають послаблення дерев. Для насадження *Fraxinus excelsior* такими заходами є участь його в складі у межах ценотичного оптимуму впродовж всього періоду вирощування деревостанів, вчасне проведення рубок формування і оздоровлення лісів із залишенням оптимальної кількості дерев відповідно до умов місцезростання та віку деревостанів. З метою зменшення інфекції ясен порослевого походження повинен бути вирубаний вже під час проведення освітлень, оскільки виростити здорове дерево в умовах, що склались, досить проблематично [172].

Для оцінки ступеня ураженості (інтенсивності розвитку хвороби) дерев *Fraxinus excelsior* туберкульозом дослідниками запропонована бальна оцінка розвитку хвороби, яка базується не на кількості туберкульозних пухлин на один погонний метр, а на тому, яка частка стовбура має ураження, а яка – ні. При цьому інтенсивність розвитку хвороби слід визначати для кожної вікової групи [118].

Отже, аналіз літературних джерел дозволяє зробити висновок, що туберкульоз є найнебезпечнішою хворобою *Fraxinus excelsior*, поширений в лісах України, носить хронічний характер та має стійку тенденцію до зростання осередків ураження.

1.3. Мікози *Fraxinus excelsior* L.

Наразі на рослинах *Fraxinus excelsior* поселяються (як збудники інфекційних хвороб) представники практично всіх систематичних груп міко- та мікроорганізмів – гриби, бактерії, МПО, віруси, віроїди, а також водорості, лишайники, вищі квіткові рослини тощо. Найпоширенішою групою збудників інфекційних хвороб лісових деревних рослин, у тому числі і *F. excelsior*, є мікози – хвороби, що спричинені фітопатогенними грибами (мікро- і макроскопічними).

Ясеневі насадження природного походження характеризуються підвищеною біостійкістю не лише до збудників інфекційних хвороб, а й до несприятливих абіотичних і біотичних паразитарних чинників. Поміж тим, насіння *Fraxinus excelsior* є досить сприятливим субстратом для поселення різних видів грибів, що спричинюють їхнє пліснявіння, плямистості, загнивання. Зазвичай, збудники мікозів насіння суттєво не впливають на схожість насіння, проте за порушення режимів зберігання і термінів висіву вони призводять не тільки до зниження інтенсивності росту, зменшення схожості насіння внаслідок загнивання, а й викликати інфікування сіянців [38, 172].

Як збудники пліснявіння (цвілі) найчастіше відмічені *Alternaria* sp., *Aspergillus* sp., *Botrytis* sp., *Cladosporium* sp., *Fusarium* sp., *Mucor* sp., *Penicillium* sp. [13, 30, 58, 64, 100, 118, 130, 136, 149, 160] Залежно від збудника

розрізняють сіру, сіру головчасту, зелену, рожеву та чорну плісняву, що залежить від забарвлення міцелію та спороношення гриба. Оскільки збудники плісняви дуже поширені в природі, вірогідність зараження ними однокрилаток *Fraxinus excelsior*, особливо за порушення режимів зберігання (зазвичай підвищена вологість однокрилаток та в приміщенні), досить висока. Разом з тим, в літературі вказується і на позитивну роль збудників цвілі [172].

Плямистість однокрилаток *Fraxinus excelsior* викликається анаморфними грибами родів *Ascochyta*, *Cercospora*, *Cylindrosporium*, *Diplodia*, *Gleoeosporium*, *Heterosporium*, *Phoma*, *Septoria*, які відносяться до класу *Deuteromycetes*. Плямистість характеризується появою на некротичних ділянках однокрилаток (вони, як правило, світліші) більших чи менших чорних крапок спороношення гриба, зазвичай пікнід, що розміщені групами чи поодинокі [30, 136, 149].

Вказується, що *Fraxinus excelsior* досить чутливий до збудників, що спричиняють ураження фотосинтезуючого апарату дерева. Це особливо стосується молодих рослин, зокрема сіянців. За значного поширення хвороби і ураження великої площі листової пластини можливе передчасне усихання та опадання листків внаслідок порушення транспіраційних та інших фізіологічних процесів. Наразі на листках *F. excelsior* серед збудників плямистостей відмічено низку грибів, зокрема із родів *Phomopsis*, *Phyllosticta*, *Septoria*, *Cylindrosporium*, *Puccinia*, *Alternaria*, *Cladosporium* тощо [13, 30, 58, 64, 118, 130, 149, 160].

Збудники плямистостей в окремі роки можуть завдавати відчутної шкоди в розсадниках. Проте, що стосується *Fraxinus excelsior* різних вікових груп у лісових насадженнях, то збудник філостіктозу, як і решта збудників плямистостей листків, на фізіологічно здорових рослинах мають досить обмежене не лише поширення, а і розвиток. Поширення збудників плямистостей зростає при ослабленні дерев, а відтак – і порушенні фотосинтезу. У будь-якому випадку гриби, що спричиняють плямистості листків, зазвичай не завдають екологічно значимої патології деревам ясена [30, 58, 64, 100, 118].

В окремі роки досить небезпечними для *Fraxinus excelsior* можуть бути так звані борошністоросяні гриби із родів *Phyllactinia*, *Microsphaera*, *Uncinula* [30, 58,

64, 118, 130, 136, 160]. Типовим збудником цього типу захворювання є *Phyllactinia suffulta* Sacc. – збудник борошнистої роси *F. excelsior*. Характеризується утворенням на листках білого борошнистого нальоту, який складається з міцелію і конідієносців з конідіями. Хвороба проявляється на початку літа у вигляді білого, спочатку павутинистого, а пізніше – порошистого борошнистого нальоту. Наліт спочатку утворюється на нижньому боці пластинки у вигляді окремих плям, і тільки за інтенсивного розвитку хвороби він охоплює повністю листок з обох боків. Листки стають гофрованими, крихкими, темніють і засихають. У другій половині вегетаційного періоду з нижньої сторони листків утворюється велика кількість клейстотеціїв гриба, які добре помітні неозброєним оком (їхній діаметр досягає 0,2 мм). Вони жовті, потім стають темно-коричневими, характерними для гриба голчастими придатками. Зимуює грибок клейстотеціями на обпалених листках. У наступному році в клейстотеціях дозрівають 12–18 сумок, у кожній з яких є 2–3 золотисті сумкоспори [13, 63].

Джерело інфекції – уражені рослини, обпалі уражені листки, на яких зберігаються клейстотеції гриба. Первинне зараження рослин відбувається сумкоспорами, а вторинне – конідіями [130].

Життєдіяльність гриба пов'язана з певними погодними умовами. Його анаморфна стадія успішно розвивається як за сухої, так і за вології погоди, тому хвороба трапляється як в засушливих районах, так і в місцях з вологим кліматом. Утворення та поширення конідій відбувається при температурі в межах від 18 до 25 °С; оптимальною для проростання конідій є температура 20 до 22 °С. Проростанню конідій сприяє хороше освітлення. Більш активне формування клейстотецій відмічено в суху погоду. Для їхнього дозрівання необхідна волога тепла погода в травні – на початку червня. Отже, найбільш сприятливі умови для розвитку хвороби – підвищена вологість (близько 60–80 %) і температура повітря в межах 18–20 °С [132].

Іноді на листках *Fraxinus excelsior* трапляється *Microsphaera alphitoides* Gr. et Nb., відомий як збудник борошнистої роси дуба [172], а також *Uncinula fraxini* Miyake – збудник борошнистої роси кленів, облигатний патоген *Puccinia obtusata*

(G. H. Otth) E. Fisch, який формує на листках характерні локальні жовто-помаранчеві плями еціального спороношення [241] та ооміцет *Phytophthora cactorum* (Lib. et Cohn) Schroet [119], відомий як збудник фітофторозу *F. sylvatica* та інших листяних деревних рослин. Останні три види грибів не мають значного поширення на листках *F. excelsior*. Є відомості, що збудники борошнистої роси, окрім прямої негативної дії на фотосинтезуючу активність листків, можуть бути векторами у проникненні в рослину через отвори в листках, спричинені гаусторіями при живленні згаданих грибів, інших міко- та мікроорганізмів, у тому числі і збудників судинних хвороб [57, 161].

Збудники некрозних хвороб, що уражають пагони та стовбури, поширені на всіх кущових і деревних рослинах України, у тому числі й на *Fraxinus excelsior*. Ця група грибів, уражуючи життєво важливі органи, спроможна не тільки спричинити значне їхнє послаблення, а й призвести до відмирання як окремих пагонів, так і дерев вцілому. Окрім того, утворюючи на стовбурах суцільні чи локальні некротичні ділянки, їхні збудники створюють сприятливі умови для поселення дереворуйнівних грибів, що супроводжується загниванням деревини [58, 64, 118, 130].

Найпоширенішими збудниками некрозних хвороб гілок і стовбурів *Fraxinus excelsior* є анаморфні гриби родів *Cytospora* і *Phoma*, що відносяться до порядку *Pycnidiales* та викликають так званий білий некроз *F. excelsior*, а також аскоміцет *Hysteroglyphium fraxini* de Not. Згадані гриби уражують окремі ділянки корової паренхіми і камбію, виділяють токсини, що супроводжується відмиранням кірки та кори [30, 65, 172].

Значної шкоди молодим деревам *Fraxinus excelsior* порослевого походження та культурам I–II класів віку завдає дискоміцет *Hysteroglyphium fraxini* – збудник гістерографієвого некозу – який часто трапляється як сапротроф на відмерлих пагонах і служить постійним джерелом інфекції. Часто уражує молоду поросль від пня, що ускладнює природне поновлення [34, 38, 156]. Це також стосується і *Cytophoma pulchella* (Sacc.) Gutn. – збудника цитофомового раку стовбурів і

пагонів *F. excelsior* у віці 10–15 років у насадженнях та культурах II–III бонітетів [118, 160].

Пристигаючі і стиглі деревостани *Fraxinus excelsior* уражуються *Endoxylina stellulata* Rom. (анаморфна – *Libertella fraxini* Ogan.) – збудником східчастого (ендоксилінового) раку [149].

Слід також відмітити цілу низку афілофорових грибів (трутовиків) різних трофічних рівнів, які трапляються на живих і відмерлих деревах *Fraxinus excelsior* (*Tyromyces fissilis* (Berk. Et Curt.) Donk, *Spongipellis spumeus* Pat., *Fomitopsis cytisina* Bond. et Sing., *Inonotus hispidus* Karst., *Phellinus conchatus* Quel., *Phellinus torulosus* Bourd. et Galz., *Polyporus varius* Pers. ex. Fr, *Funalia gallica* Bond. et Sing., *Oxyporus populinus* Donk.) [119].

1.4. Інфекційні хвороби *Fraxinus excelsior* L. невстановленої етіології

Наразі причиною всихання *Fraxinus excelsior* в Європі вважається стрімке поширення патогенного гриба *Chalara fraxinea* T. Kowalski (2006) (*Thielaviopsis fraxinea*) [210]. Зважаючи на високу патогенність і агресивність *Chalara fraxinea*, його у 2007 році внесено до «тривожних списків» ЕРРО (Європейська та Середземноморська організація захисту рослин) та NAPPO (Північноамериканська організація захисту рослин) [42].

Щодо назви хвороби, то в різних джерелах інформації трапляються відмінні назви, що безумовно характеризуються схожою симптоматикою: «*ash dieback*», «смертельна хвороба ясена», «периферійне відмирання», «патогенне всихання ясена» тощо [47, 158, 178, 183, 188, 198, 203, 210, 237]. Проте офіційно затвердженого українського аналога назви цього захворювання нині немає.

У Європі ареал *Chalara fraxinea*, який уражує листки і пагони *Fraxinus excelsior* та часто призводить до відмирання деревних рослин, стрімко розширюється. Гриб вперше був виявлений у Польщі в 1992 році і з тих пір розповсюдився практично по всіх країнах Європи [210].

Хвороботворного агента описав Kowalski як новий вид *Chalara fraxinea*. У 2010 році молекулярні дослідження з використанням ISSR-ампліфікації ДНК-послідовностей визначили, що це новий вид для науки – *Hymenosyphus pseudoalbidus* Queloz, Grunig, Berndt, T. Kowalski, T. N. Sieber & Holdenr (2011), який дуже подібний до виду *Hymenosyphus albidus* (Roberge ex Gillet) W. Phillips (останній є облигатним сапротрофом, відомим з 1887 року) [223]. Новий вид *H. pseudoalbidus* було виявлено у регіонах, де зареєстровано всихання *Fraxinus excelsior* [215, 216, 217, 248]. Очевидно, автори мали на увазі, що *H. pseudoalbidus* є телеоморфою анаморфного гриба *C. fraxinea* [58, 187].

Ізоляти *Chalara fraxinea* повільно ростуть на солодовому екстракті агару, від 3 до 8 тижнів при температурі 23–25 °С (рис. 1 А). Колонії шерстисті (вкриті пухом), блідо-білі або частіше буро-коричневі, іноді частково або повністю перетворюються на світло-сірий пушок. Псевдопаренхіматозна строма була утворена в деяких культурах, коли інкубування тривало не менше двох тижнів (рис. 1 В). Інтенсивна споруляція культури з формуванням легкого сірого нальоту при вирощуванні протягом 3 тижнів за температури 23–25 °С (рис. 1 С) [195].

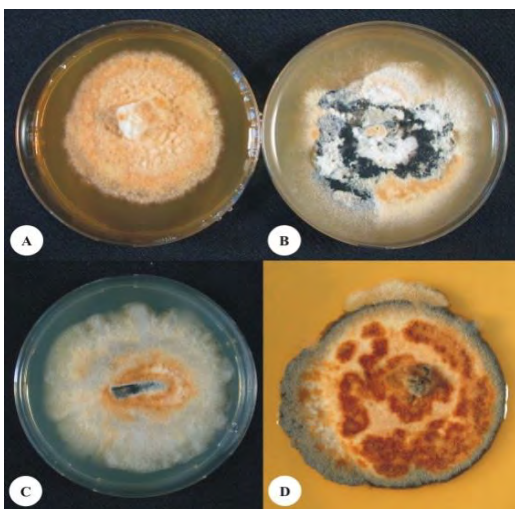


Рис. 1. Загальний вигляд колонії ізолятів *Chalara fraxinea* (за Е. Halmschlager and Т. Kirisits)

А – буро-коричневі колонії;

В – колонії псевдопаренхіматозних стром;

С – інтенсивна споруляція культури з формуванням легкого сірого нальоту;

Д – морфологія колоній ізольованих з культури, вирощеної протягом 3 тижнів за кімнатної температури і подальшого інкубування протягом 6 тижнів за +4 °С.

За тривалого терміну інкубації за температури 4 °С значно зростає виробництво філофори (рис. 1 D). Мікроморфологічні характеристики ізолятів: фіалід 17,6–28×3–5 мкм (n=20), конідії 2,5–4,2×2,0–2,8 мкм (n=60). Темно-сірий пігмент колонії утворився в результаті інкубації за прохолодної температури [195].

Поширення хвороби на великі відстані може здійснюватися з посадковим матеріалом, деревиною *Fraxinus excelsior*, через ґрунт, воду, повітря, комахами, з насінням, проте наразі способи масового поширення інфекції офіційно не підтверджені [47, 176, 178, 182, 188, 199, 203, 210, 237]. Телеоморфа *Chalara fraxinea* поширюється вітром і, ймовірно, є важливішою, ніж конідіальна стадія. Подібне припущення, на наш погляд, потребує подальшого вивчення. Адже відомо, що саме анаморфа телеоморфних грибів формує кілька поколінь (генерацій) конідій, за допомогою яких відбувається зараження, поширення і розвиток хвороби у період вегетації. Телеоморфа ж утворюється під кінець вегетації та служить для збереження гриба, а також для первинного ураження. Саме цим можна пояснити повільний ріст *C. fraxinea* на поживних середовищах.

Існують підтверджені дані щодо уражуваних *Chalara fraxinea* видів рослин – це *Fraxinus excelsior* і *Fraxinus angustifolia* Vahl [206, 207]. У 2009 році естонські вчені спробували провести інокуляцію патогеном екзотичних видів ясеня (*Fraxinus nigra* Marsh. *Fraxinus americana* L. *Fraxinus mandshurica* Rupr. та *Fraxinus pennsylvanica* Marsh.) та визначили, що ці види уражаються *C. fraxinea* незначною мірою, некрозні симптоми розвиваються дуже повільно і не спричинюють загибелі дерев [42].

Характерним для нового захворювання є послідовне географічне поширення у Європі у багатьох напрямках, що нагадує поступове розширення інвазійних чужорідних патогенів [42].

Симптоми хвороби починають виявлятися в кроні дерева з в'янення листків і появи невеликих некротичних плям на стовбурі і пагонах. Листки в'януть, уздовж головної жилки і біля основи з'являються чорно-бурі плями [175, 183, 188, 199, 211].

Типовим є відмирання пагонів і дрібних гілочок. На кірці стовбурів і пагонів з'являються невеликі лінзоподібні некротичні плями. Некрози збільшуються з утворенням багаторічних ракових ран, що призводить до відмирання пагонів, особливо у верхній частині крони, і, врешті-решт, веде до загибелі дерева. Збудник захворювання уражує рослини різного віку, але

особливо сприйнятливі (чутливі) до нього молоді дерева. Плодові тіла гриба (апотеції) розвиваються або поблизу ураженої некрозом поверхні, або поблизу некротичних плям. На поздовжніх і поперечних зрізах через уражену частину спостерігається зміна забарвлення деревини від сірого до буруватого. Пізнім літом або ранньою осінню в сирій підстилці на почорнілих черешках листків *Fraxinus excelsior* розвивається сумчасте спороношення – телеоморфа *Hymenosyphus albidus* [47, 177, 188, 203, 210, 237].

Хвороба часто протікає в хронічній формі, але може бути і в гострій. Симптоми патології часто схожі з симптомами пошкодження *Tomostethus nigrinus* (Fabr.), який наразі трапляється на північно-американських ясенах [176].

У Словенії історія всихання *Fraxinus excelsior* починається з 2006 року, а протягом наступних двох років захворювання, викликане *Hymenosyphus pseudoalbidus*, швидко поширилось на території країни. У рамках державних та європейських проектів у Словенії лабораторією захисту лісу Словенського Лісового Інституту проведено дослідження щодо визначення методів ізолювання та оптимальних умов росту у культурі штамів *Chalara fraxinea*. Для визначення резистентних клонів словенські дослідники оцінювали інтенсивність захворювання у клонових насінних розсадниках протягом трьох років. Деякі клони виявили низьку чутливість до збудника всихання, але наступна інокуляція не підтвердила цих даних. Окрім того, було виявлено позитивну кореляцію між всиханням крон та інфікуванням дерев опеньком [195].

Заходи боротьби з грибами, що викликають всихання, полягають в обрізуванні і спалюванні уражених пагонів після закінчення вегетаційного періоду (восени або весною) і захисті лісових культур і шкілок від механічних пошкоджень, заморозків, покращання загальних умов росту рослин лісогосподарськими і лісокультурними заходами. Рекомендується відбирати форми, стійкі проти хвороб. Добрі результати дає обприскування крон до розпускання листків 5 %-ним розчином залізного купоросу, а влітку – 1 %-ним розчином бордоської рідини [187]. Стосовно *Chalara fraxinea*, то у Словенії в лабораторних і польових дослідах випробували різні типи фунгіцидів для

боротьби з цим захворюванням. Найбільш ефективними виявились препарати групи карбендазим і тірам, але остаточна ефективність не була високою й стримувала лише розвиток апотеціїв [42, 188, 195].

Не зважаючи на те, що нині в етіології «смертельної хвороби» *Fraxinus excelsior* переважає мікозна точка зору (зокрема, анаморфний гриб *Chalara fraxinea*, телеоморфа – *Hymenosyphus pseudoalbidus*), це питання залишається дискусійним. Подібне захворювання описано на *Fagus sylvatica* L. і відоме як «чорний бактеріоз», а також на *Populus tremula* L. – відоме як «парша». Також схожа симптоматика у бактеріального опіку плодових [118, 153, 170, 187].

1.5. Шкодочинна ентомофауна *Fraxinus excelsior* L.

Біостійкість та продуктивність деревостанів залежать не тільки від технології створення та формування насаджень, а й від інших чинників, до яких у першу чергу відносять шкодочинних комах. Зниження фізіологічної активності уражених дерев сприяє заселенню їх представниками шкодочинної ентомофауни, які пошкоджують насіння, листки та стовбури *Fraxinus excelsior*. Загальна кількість комах-фітофагів, що трофічно пов'язані з ясеневими насадженнями, перевищує 50 найменувань, серед них найбільшу потенційну та реальну загрозу становить не більше 15 [45, 60, 113, 116, 117, 192, 219]. Це перш за все комплекс фітофагів-листогризів, гусениці яких спричиняють пошкодження бруньок, квіток та листкового апарату. Як наслідок, дефоліація третини листків супроводжується рядом негативних наслідків, які у підсумку призводять до порушення процесів фотосинтезу, формування плодів, і щонайбільш важливо – до втрати зимостійкості дерев [46]. Як правило, такі дерева інтенсивно заселяються фітофагами інших трофічних груп – стовбуровими шкідниками – ксилофагами, а також різноманітними фітопатогенами. Особливу небезпеку становлять ті види комах, які живляться репродуктивними органами рослини.

Шкоду насінню та плодам *Fraxinus excelsior* найчастіше наносять ясеневий довгоносик-насіннеїд (*Lignyodes enucleator* Panz.), та ясенева плодова галиця

(*Dasyneura fraxini* Kjeff.) [45, 113, 116]. Також відома інформація щодо кліща (*Eriophyes fraxiniflora*), який атакує виключно тичинкові квітки ясена, в результаті чого утворюються гали [226].

Більшість комах-фітофагів у мішаних насадженнях надають перевагу *Quercus robur* і переходять на *Fraxinus excelsior* за відсутності основної кормової бази [60, 116]. Шкоду листкам завдають ясеневий білокрапковий пильщик (*Macrophya punctum-album* L.), ясеневий строкатий п'ядун (*Calospilos pantaria* L.), ясеневий чорний пильщик (*Tomostethus nigritus* F.), ясеневі листоблішка (*Psyllopsis fraxini* L.), ясеневі гніздова попелиця (*Prociphilus nidificus* Loew.), ясеневі плодова галиця (*Dasyneura fraxini* Kieff.), мінер ясеневий (*Phytagromyza heringi* Hend.), ялицево-ясеневі попелиця (*Prociphilus nidificus* Loew.), шпанська мушка (*Lytta vesicatoria* L.), бузкова міль (*Xanthospilapteryx syringella* L.), шашечниця велика (*Melita camaturna* L.), бузковий бражник (*Sphinx ligustri* L.), п'ядун-обдирало звичайний (*Erannis defoliaria* Cl.) [6, 45, 54, 60, 116, 131].

Слід зазначити, що останнім часом в звичайноясеневих деревостанах зросло поширення шпанської мушки (*Lytta vesicatoria*) та ясеневих пильщиків – чорного (*Tomostethus nigritus*) та білоцяткового (*Macrophya punctum-album*), які пошкоджували дерева майже на 100 % у міських насадженнях на сході України. Після пошкодження крон дерева, зазвичай, відновлюють свій стан, але залишається багато відмерлих пагонів. На таких деревах у 2012 році виявлено симптоми поширеної в Європі хвороби «ash dieback» [219].

Шкідники пагонів – ясеневі павутинні міль (*Prays curtisellus* Don.), малий, або строкатий ясеневий лубоїд (*Hylesinus fraxini* Panz.), ясеневий повстяник (*Fonscolombea fraxini* (Kalt.)), червиця в'їдлива (*Zeuzera pyrina* L.), вербовий повстяник (*Chionas pissalicis* L.) [6, 45, 54, 60, 116, 131, 172].

Серед шкідників стовбурів *Fraxinus excelsior* найпоширенішими та найнебезпечнішими є наступні види лубоїдів: малий або строкатий ясеневий (*Hylesinus fraxini* Panz.), великий ясеневий (*H. crenatus* Fabr.), кавказький (*Phloeotribus caucasicus* Reitt.), ясеневий Холодковського (*H. cholodkovskyi* Berg.), ясеневий перев'язаний (*H. cingulatus* Blandf.), ясеневий усурійський (*H. eos*

Spess.), ясеневий широкогрудий (усурійський чорний, чорний) (*H. laticollis* Blandf.), ясеневий японський (*H. nobilis* Blandf.), ясеневий Правдіна (*H. pravdini* Stark.), ясеневий бороздчатий (*H. striatus* Egg.), ясеневий оливковий (*H. toranio* (Danth.) (*oleiperda* (F.))), ясеневий мінливий (*H. varius* (F.)). Шкодять також ясеневим стовбурам червиця в'їдлива (*Zeuzera pyrina* L.), короїд західний непарний (*Xyleborus* (= *Anisandrus*) *dispar*) Fabr., циліндричний плоскохід (*Platypus cylindrus* F.) та ясенева вузькотіла златка (*Agrilus planipennis* Fairm) [6, 45, 54, 60, 116, 131, 172].

Шкідником коріння *Fraxinus excelsior* є квітневий або рудий коренегриз (*Rhizotrogus aequinoctianlis* Hrbst.) [172].

Численні першоджерела свідчать про існування трофічно та екологічно пов'язаних з насадженнями *Fraxinus excelsior* комах у контексті накопичення, збереження та первинного ураження дерев різноманітними фітопатогенами [46, 53]. При цьому наголошується на тому, що існує чітко встановлений опосередкований зв'язок у системі «дерева-фітопатогени-комахи». Мова йде про сукцесійний процес у насадженнях, який став наслідком часткової зміни одних видів на інші, наприклад *Quercus robur* на *F. excelsior* [46].

Часто комахи, окрім прямої дії на рослину, стають переносниками мікроорганізмів та заражають рослини через зроблені ними прогризи. Зокрема, поширенню захворювань *Fraxinus excelsior* (у тому числі і збудника туберкульозу) можуть сприяти комахи – *Hylesinus crenatus* Fabr. і *Hylesinus fraxini* Panz. [58, 107, 118, 134, 160], личинки *Praus curtisellus* Don. [160, 164]. Деякі види фітопатогенних мікроорганізмів перезимовують на комах і можуть бути джерелом первинної інфекції. Як, наприклад, збудник в'янення огірків *Erwinia tracheifila*, який зимує у кишечнику деяких жуків-листоїдів [53].

Таким чином, фрагментарні дослідження інфекційної патології вказують на безпосередню роль комах-фітофагів, які прямо або опосередковано екологічно та трофічно зв'язані з *Fraxinus excelsior*, як векторів у поширенні та накопиченні інфекційного фону.

1. Деградація та масове всихання ясеневих насаджень досягла глобального рівня і відмічена, як в Україні, так і в світі. Висунуто ряд біотичних паразитарних (гриби, бактерії, нематоди, мікоплазми), біотичних непаразитарних (шкодочинна ентомофауна) та кліматичних і ґрунтово-гідрологічних чинників патології *Fraxinus excelsior*, проте єдиного консенсусу наразі не досягнуто.

2. Найпоширенішою групою збудників інфекційних хвороб деревних лісових рослин, у тому числі і *Fraxinus excelsior*, є мікози, які, уражуючи життєвоважливі органи, спроможні не тільки спричинити значне їх послаблення, а й призвести до відмирання як окремих пагонів, так і дерев вцілому. Зокрема, це представники відділів *Deuteromycota*, *Ascomycota*, *Basidiomycota* та інші.

3. Видовий склад збудників бактеріозів лісових деревних рослин значно менший, ніж збудників мікозів, проте серед інфекційних хвороб *Fraxinus excelsior* найрозповсюдженішою і найшкодочиннішою є хвороба саме бактеріального походження – туберкульоз ясена (збудник – *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*).

4. Особливу небезпеку для *Fraxinus excelsior* становить «ash dieback», яка характеризується стрімким динамічним характером поширення (симптоми відмічені у понад 30 європейських країнах). Нині питання етиології залишається дискусійним, хоча в проаналізованій літературі переважає мікозна точка зору (зокрема, анаморфний гриб *Chalara fraxinea*).

2. Зниження фізіологічної активності уражених дерев *Fraxinus excelsior* сприяє заселенню їх представниками шкодочинної ентомофауни. Загальна кількість комах-фітофагів, що трофічно пов'язані з ясеневими насадженнями, перевищує 50 найменувань, серед них найбільшу потенційну та реальну загрозу становить не більше 15, які в процесі своєї життєдіяльності завдають шкоди асиміляційному апарату, насінню, пагонам та стовбурам дерева.

2. ОБ'ЄКТИ, ПРОГРАМА ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕННЯ

Ясен звичайний (*Fraxinus excelsior* L.) – лікарська, танідієносна, жиро- і ефіроолійна, харчова, вітамінозна, кормова, декоративна, фітомеліоративна і пилконосна деревна рослина [38].

Завдяки біологічним особливостям і великій екологічній пластичності, зокрема значній тіньовитривалості в перші роки життя, ясен звичайний виступає невід'ємною компонентою (як супутній вид) у багатьох лісових фітоценозах, формуючи при цьому високобонітетні насадження разом із *Quercus robur* L. і *Carpinus betulus* L. Природні ліси з перевагою у складі *Fraxinus excelsior* зосереджені, переважно, на багатих суглинистих та глеюватих ґрунтах у заплавах річок. Похідні ясенники найчастіше трапляються на лісових суглинистих ґрунтах та опідзолених чорноземах у зоні звичайнодубових та мішаних лісів. Такі насадження переважно одновікові, спрощеної структури, їх зазвичай створено штучно на місці вирубаних складних дібров [171]. Однак трапляються і чисті звичайноясеневі природні деревостани, які також відрізняються високою продуктивністю в досліджуваному регіоні. Станом на 01.01.2014 року насадженням ясенів належить площа 151,6 тис. га, або 2,4 % вкритих лісовою рослинністю лісових ділянок Державного агентства лісових ресурсів України (для порівняння – станом на 01.01.1996 року насадження з переважанням *F. excelsior* займали площу 239,2 тис. га). Найбільші площі лісів з перевагою у складі деревостану *F. excelsior* є на територіях: Вінницької (понад 14 тис. га), Сумської (12,8 тис. га), Луганської (12,3 тис. га), Кіровоградської (11,9 тис. га) та Черкаської (11,5 тис. га) областей. *F. excelsior* займає незначні площі на території південних областей (Херсонської, Миколаївської, Запорізької), в Карпатах та прилеглих територіях (Івано-Франківська, Чернівецька області), на Поліссі (Рівненська та Волинська області) [69].

Ясеневі ліси цінуються не тільки як джерело отримання високоякісної деревини, але і як потужний регулятор біосферних процесів, акумулятор

величезних запасів депонованого вуглецю, неоціненний рекреаційний ресурс, складний і цікавий об'єкт господарської діяльності та охорони природи [102].

2.1. Природні умови регіону досліджень

Західно-подільська лісостепова фізико-географічна область – це «природна область Західно-Української лісостепової фізико-географічної провінції, у межах Львівської, Тернопільської і Хмельницької областей. Охоплює Тернопільську рівнину, Вороняки, Товтри та південні схили Подільського плато. Геоструктурно пов'язана з Волино-Подільською монокліналлю» [с. 37–38, 128]. Зона Західного Поділля поділена на кілька географічних районів: Вороняківський, Зборівсько-Теребовлянський, Гримайлівсько-Гусятинський (Притовтровий), Збаразько-Смотрицький (Товтровий), Чортківсько-Кам'янець-Подільський [128]. Загальна площа області становить близько 14 тис. км².

Область наших досліджень відноситься до Центрально-європейської провінції широколистяних лісів Південно-польсько-Західно-подільської підпровінції широколистяних лісів, лук, лучних степів та евтрофних боліт Покутсько-Медоборського округу букових, грабово-дубових та дубових лісів, справжніх та остепнених лук та лучних степів. Саме на цій території поширена найтипівіша центральноєвропейська асоціація *Caricpilosae–Carpinetum* союзу *Carpinion betuli* з домінуванням *Carex humilis*, а на Покутті та по долині Дністра – *Sesleria heufleriana* (союз *Cirsio–Brachypodium*). Букові ліси та лучні степи згаданого союзу знаходяться тут на східній межі поширення [28, 72, 171].

За характером рослинного покриву територія Західного Поділля належить до двох ботаніко-географічних округів: Власне-Західно-Подільського лісостепу та Розтоцько-Опільського букового лісового округу [27, 28, 51].

Fraxinus excelsior в регіоні досліджень зростає зазвичай у мішаних деревостанах за участю *Acer pseudoplatanus* L., *Acer platanoides* L., *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill., *Alnus glutinosa* (L.) Gaerth., *Prunus avium* L., *Carpinus*

betulus L. і *Ulmus campestris* L., *U. glabra* Mill. Однак, зустрічаються і чисті ясеневі деревостани, які також відзначаються високою продуктивністю [26].

Переважна більшість деревостанів за участю *Fraxinus excelsior* мають повноту 0,7–0,8. Багато насаджень є перегущеними, що призводить до ослаблення дерев, а також сприяє передачі інфекції контактним шляхом. У таких насадженнях зростає небезпека сніго- та вітровалу та призводить до недостатнього розвитку крони і подальшого зниження приросту стовбурів за діаметром [36, 172]. Серед груп віку переважають середньовікові і пристигаючі насадження, частка яких становить близько 58 % площ деревостанів. Найменшу площу займають стиглі і перестійні насадження – 2,3 тис. га (18 %) [93].

Кількість самосіву і підросту та їхній видовий склад у насадженнях за участю *Fraxinus excelsior* коливається від 2 до 24 тис.шт.×га⁻¹ і значимо залежить від інтенсивності розвитку трав'яного покриву та підліску [93]. У більшості насаджень спостерігається добре та задовільне природне насіннєве поновлення *F. excelsior*, що свідчить про корінну фітоценотичну природу звичайноясеневих лісів в умовах Західного Поділля України.

Санітарний стан лісів Західного Поділля значно погіршується в останнє десятиріччя через динамічне поширення, у межах твердолистяних господарств, туберкульозу ясена. Зокрема, за офіційними даними щодо охорони та захисту лісу Тернопільського обласного управління лісового та мисливського господарства дане захворювання займає перше місце серед патологій твердолистяної секції (855,3 га). Варто відмітити, що станом на 1 січня 2014 року площа звичайноясеневих насаджень збільшилася на 1546 га порівняно з 2002 роком.

Кліматичні умови Західного Поділля формуються під впливом Атлантичного океану і континенту Євразії. Поділля відноситься до середньої атлантико-континентальної області, а саме – до її західного району. Крім цього, розташування на крайньому заході Лісостепу і достатньо висока гіпсометрія визначили дещо менші, ніж у східних районах, запаси термічних ресурсів, підвищену зволоженість і більш низький ступінь континентальності клімату [50].

Кліматичні особливості Західного Поділля полягають у відносно вологому кліматі з помірно холодною зимою і помірно теплим літом та рясними опадами. Середньорічна температура становить 6,6–7,3 °С, середня температура січня – – 5,5 °С, липня – 18,3 °С. Середня тривалість безморозного періоду в повітрі становить 150–170 днів [2, 49, 51, 61].

Для регіону дослідження характерною є нетривала (103–112 днів) і порівняно м'яка з стійким сніговим покривом протягом 60–70 днів зима. Найхолодніший період (з температурою нижче – 5 °С) є дуже коротким і триває 21–35 днів, сильні морози бувають рідко. Проте в окремі роки можливі різкі амплітудні температурні коливання. Перші ранні приморозки настають в середині вересня, а пізні весняні – в квітні – напочатку травня. Стійкий сніговий покрив встановлюється у другій половині грудня. Його середня висота на пагорбах – 10–16 см, в пониженнях – 40–50 см. Ґрунт промерзає на глибину від 20–30 см на півдні до 65 см на півночі [49, 61, 69].

Теплий період (з середньодобовою температурою вище 0 °С) у Західному Поділлі триває в середньому 258 днів, починається у II декаді березня та закінчується у III декаді листопада. Період з температурою вище 5 °С триває від 201 до 208 днів, починається у II декаді квітня і закінчується в кінці жовтня. Період активної вегетації (з температурою вище 10 °С) триває 156–167 днів з останньої декади квітня до першої декади жовтня [2, 51, 162].

Середньорічна кількість опадів складає 628 мм (від 700 мм – у північно-західній частині до 520 мм – у південній). Переважаючі західні повітряні маси зумовлюють панування вітрів північно-західного напрямку над північними і північно-східними. Такий характер вітрового режиму пом'якшує добові і річні температури, сприяє випаданню значної кількості опадів [50, 51, 163].

Ґрунтовий покрив Західного Поділля сформувався протягом верхнього плейстоцену і голоцену. Вологий помірний клімат і панування пухкого карбонатного лесу та лесоподібного суглинку як материнської породи зумовили характерну особливість ґрунтів – невисокий вміст гумусу при великій потужності гумусових горизонтів. Завдяки добрій дренажності карбонати в ґрунтах вимиті на

більшу глибину, ніж в інших районах Лісостепу. Широке розповсюдження в минулому широколистяних лісів визначило панування опідзолених (усі різновидності сірих і опідзолених чорноземів) ґрунтів, які займають від 65 % (східні райони) до 72 % (західні райони) території. Опідзолені ґрунти Західного Поділля відрізняються морфологічно вираженими горизонтами з чіткою, своєрідною структурою кожного з них. «...можна сказати, що ознаки типу опідзолених ґрунтів виражені тут у своїй класичній формі» [с. 111, 61].

Переважання опідзолених та потужних малогумусних чорноземів, які займають великі площі в межиріччях Стрипи, Серету, Збруча і Смотрича, є характерною особливістю ґрунтового покриву Західного Поділля. По схилах річкових долин і балок західної частини Подільського плато поширені темно-сірі лісові ґрунти. Круті схили річкових долин і горбистих межиріч з легкосуглинистими породами покриті, переважно, сірими і світло-сірими лісовими ґрунтами [61].

У центральних і південно-східних районах Поділля масиви сірих і світло-сірих ґрунтів завжди оточені смугами темно-сірих і опідзолених чорноземів. У західних районах для ґрунтового покриву характерна меридіональна протяжність [50].

Центральну і південну частину Західного Поділля займають рівнинно-хвилясті місцевості з потужними мало- та середньогумусними чорноземами, опідзоленими та типовими чорноземами, що разом із темно-сірими опідзоленими ґрунтами належать до найродючіших ґрунтів регіону. Потужність гумусового горизонту – 80–90 см, вміст гумусу коливається в межах від 3,6 до 8 %, насиченість основами – 70–85 % [28, 61].

Типові чорноземи утворилися на карбонатних лесах і лесоподібних суглинках під степовою злаково-різнотравною рослинністю. Глибокі чорноземи незначно поширені, що вказує на відносно слабке остепнення району в минулому.

Дерново-карбонатні ґрунти на елювії щільних карбонатних порід трапляються окремими ділянками переважно у Придністров'ї. Вони мають неглибокий гумусовий шар (30–40 см) і невеликий вміст гумусу [142].

Територією Західно-Подільського Лісостепу протікає понад 2400 річок і потічків, 120 із них мають довжину більше 10 кілометрів. Більшість річок належать до басейну Дністра, який займає понад 80 % території цього району [52, 123]. Середня густота річкової сітки на території Тернопільщини складає $0,48 \text{ км} \times \text{км}^{-2}$. Річки мають змішаний тип живлення. Найвищий рівень води в ріках постерігається у березні-квітні, а також у першій половині літа. Найнижчий – у серпні-вересні і у грудні-лютому. Кригою ріки регіону вкриваються, в середньому, на 60–65 днів (з другої декади грудня до першої декади березня). Показники водозабезпеченості тут є одними з найвищих в Україні [69, 123].

Рослинний світ Західного Поділля налічує близько 1200 видів вищих спорових і насінних рослин, в основному це степові, неморальні європейські та бореальні види [52]

Трав'яний покрив представлений широким видовим різноманіттям мегатрофів, серед яких найхарактернішими є *Aegopodium podagraria* L., *Galium odoratum* L., *Pulmonaria officinalis* L., *Asarum europaeum* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Stellaria holostea* L., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Carex pilosa* Scop., *Milium effusum* L., *Festuca gigantea* (L.) Vill., а також такі весняні ефемери, як *Galanthus nivalis* L., *Corydalis cava* Schweigg. et. Korte., *Anemone nemorosa* L. та ін. [25].

Дендрофлора представлена в основному видами середньоєвропейських широколистяних лісів, що помітно відрізняє Поділля від більш східних областей Лісостепу України. Східна межа подільських лісів проходить західними схилами Придніпровської височини [145]. У північних районах Тернопільської і Хмельницької областей (Мале Полісся) характерні ліси поліського типу [52].

За лісотипологічним районуванням більшість території лісів Західного Поділля відноситься до району поширення свіжих і вологих грабових та букових дібров, зрідка – грабових бучин і свіжих грабових судібров області вологого груду D₃. У лісовому фонді регіону переважають насадження твердолистяних лісових деревних рослин, які складають 74–80 % лісовкритої площі. Найпоширенішими

видами є *Quercus robur* L., *Fagus sylvatica* L., *Fraxinus excelsior* L., *Carpinus betulus* L., які займають понад 85 % ділянок, вкритих лісовою рослинністю [162].

Лісистість регіону дослідження невисока (11 %) і збільшується зі сходу на захід. Переважаючим типом лісорослинних умов є свіжі і вологі груди, представлені дібровами і бучинами, які займають понад 50 % вкритих лісовою рослинністю площ Західного Поділля; судіброви (сугруди) і субори займають більше 30 % площі лісів. Вони представлені головним чином свіжими типами лісорослинних умов. Площа соснових борів незначна (10 %). За ступенем зволоженості вони відносяться до свіжих (63 %) і сухих (26 %) гігротопів [25].

Найбільші площі займають груди (діброви, бучини) – переважно дубово-широколистяні, мішані за складом і складні за формою насадження. Вони ростуть, як правило, на сірих лісових опідзолених ґрунтах і на опідзолених чорноземах. Головна лісотвірна деревна рослина – *Quercus robur*, який у свіжих і вологих грабових дібровах зростає за I і I^a бонітетами. У дібровах, окрім *Q. robur*, ростуть *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* Mill., *Acer campestre* L., *Carpinus betulus* L., *Ulmaceae*, *Prunus avium* L., *Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth., *Malus sylvestris* Mill., *Pyrus communis* L. тощо. Діброви приурочені до високих нагірних правих берегів рік, а в північних районах – до водороздільних просторів. Поширені на Поділлі також похідні грабняки [25].

Найпоширенішим типом лісорослинних умов є свіжі діброви (D₂). Вони займають значні площі плато і пологих схилів різних експозицій на Правобережжі і заході лісостепової зони. У них, залежно від деревних рослин у складі деревостану, виділяють свіжі грабові, кленово-липові, берестово-пакленові діброви, а також свіжі грабові діброви зі *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., свіжі грабові бучини [25].

Свіжі грабові діброви (D₂) поширені майже в усіх, крім крайніх східних, районах. Тут досить сприятливі умови для росту як *Quercus robur* і його супутників, так і багатьох цінних екзотів, зокрема, *Juglans regia* L., *Juglans nigra* L., *Juglans mandshurica* Maxim., *Phellodendron amurense* Rupr. тощо).

Корінні насадження мають складну будову – у першому ярусі *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior* з домішкою *Acer pseudoplatanus* і *Prunus avium* (на заході регіону); у другому – *Carpinus betulus*, *Acer campestre*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra* Huds., *Malus sylvestris*, *Pyrus communis*, *Populus tremula*, *Betula pendula* та ін. Деревостани в свіжій грабовій діброві характеризуються високою продуктивністю та якістю деревини. Підліску у високоповнотних насадженнях немає, а в середньоповнотних, особливо в безграбовому варіанті, його утворюють *Corylus avellana* L., *Cornus sanguinea* L., *Staphylea pinnata* L., *Euonymus verrucosus* Scop., *Viburnum opulus* L. тощо [25].

У Придніпров'ї поширені свіжі грабові діброви із *Quercus petraea*. Вони займають плато або пологі схили з сірими лісовими суглинками з близьким заляганням карбонатів. Деревостани двоярусні: у першому ярусі *Q. petraea* II (I) бонітету з домішкою *F. excelsior*, у другому – *Carpinus betulus* з *Tilia cordata* і *Tilia tomentosa* Moench, *Acer platanoides*, *Acer campestre*, *Sorbus torminalis* Crantz та ін. Підлісок рідкий, з *Corylus avellana*, *Viburnum lantana* L., *Swida alba* (L.) Pojark, *Crataegus sanguinea* Pall. Покрив із мегатрофів розвивається переважно на прогалинах [25].

Незначні площі на межі зі Степом займають свіжі берестяно-пакленові діброви з деревостаном з *Quercus robur* II бонітету, в домішці – *Ulmus minor* Mill., *Acer campestre*, *Pyrus communis*. Підлісок густий, утворений *Acer tataricum* L., *Sambucus nigra* L., *Euonymus verrucosus* Scop., рідше *Corylus avellana*, *Viburnum lantana*, *Cornus sanguinea* та ін., а похідні деревостани – берестняками, порослевими дубняками [25].

Вологі груди (D₃) поширені на півночі Лісостепу. Вони займають зволожені місця в балках, ярах, заплавах рік. Основними типами лісу в цих умовах є: вологі грабові діброви (в межах ареалу *Carpinus betulus*), вологі грабові бучини (на заході Лісостепу) і вологі кленово-липові діброви (на Лівобережжі) [25].

Вологі грабові діброви займають відносно великі території. Особливість вологої грабової діброви (на відміну від свіжої) полягає в меншій участі у складі корінних насаджень *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus* і більшій участі *Tilia*

cordata. Тут *Quercus robur* знаходить оптимальні умови росту, досягаючи I і I^a бонітетів. У підліску ростуть типові для свіжої діброви чагарники, зокрема *Sambucus nigra* L., а також *Acer tataricum*, *Rhamnus frangula* L. тощо. У трав'яному покриві, як і у свіжій діброві, переважають мегатрофи з домішкою гігрофілів (*Geum rivale* L., *Dryopteris filix-mas*, та ін.). Похідні деревостани – грабняки, осичники, березняки [25].

Типовими для Поділля є дубово-грабові ліси (*Querceto-Carpineta*). Вони приурочені до розчленованих ділянок плато, покатих схилів балок, долин річок і Товтр. Основні види цих лісів: *Quercus robur*, *Carpinus betulus*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Acer campestre*, рідше зустрічається *Aesculus hippocastanum* L., *Acer pseudoplatanus*, *Quercus petraea*, *Betula pendula*, *Tilia platyphyllos* Scop. та інші. Підлісок розвинений слабо (не більше 20 %) та представлений зазвичай *Euonymus europaeus* L., та *Euonymus verrucosus* Scop., *Swida sanguinea* (L.) Fourr., *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum* L. У трав'яному покриві переважають *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria* L., *Athyrium filix-femina* та *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott. [25].

Найпоширенішими у Західному Поділлі є три групи асоціацій звичайнодубово-звичайнограбових лісів: волосистоосокові (*Querceto-Carpinetum caricosum (pilosae)*), волосистоосоково-яглицеві (*Querceto-Carpinetum caricoso (pilosae) aegopodiosum*) та яглицеві (*Querceto-Carpinetum aegopodiosum*) [9].

У південних та південно-східних районах переважають ліси з *Querceta roboris*. Поодинокі разом із *Quercus robur* ростуть *Fagus sylvatica*, *Ulmus minor*, *Fraxinus excelsior*, *Betula verrucosa* Ehrh., рідше *Acer campestre*, *Carpinus betulus*, *Prunus avium*. У підліску – *Corylus avellana*, *Acer tataricum*, *Crataegus monogyna* Jacq., *Prunus spinosa* L., *Euonymus europaeus* та *Euonymus verrucosus*, *Rosa canina* L., *Rubus fruticosus* L. тощо. У трав'яному ярусі переважають *Lithospermum purpureocaeruleum* L. та *Carex montana* L. Поширеними є дві групи асоціацій дібров з *Quercus robur*: діброви пурпурово-голубо-горобейникові – *Quercetum (roboris) lithospermosum (purpureo-coeruleum)* та діброви гірськоосокові – *Quercetum (roboris) caricosum (montanae)* [9].

Дубові мезофітні ліси з *Quercus petraea* розташовуються вище звичайнодубових і звичайнодубово-звичайнограбових лісів (на висоті 250–400 м) на розсічених межиріччях. Підлісок представлений *Lonicera xylosteum*, *Cornus mas*, *Crataegus kyrtostyla* Fing., *Viburnum lantana*, *Prunus spinosa*, *Euonymus europaeus* та *Euonymus verrucosus* [9, 163].

На захід від лінії Кременець – Сатанів – Хотин поширені букові ліси (*Fageta silvaticae*). Вони приурочені до найвищих ділянок плато і вершин Товтр. Тут, в деревному ярусі, трапляються *Carpinus betulus*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*. Підлісок представлений *Euonymus verrucosus*, *Daphne mezereum* L., *Swida sanguinea*, *Lonicera xylosteum*, *Crataegus monogyna*, *Viburnum lantana* та *Corylus avellana*. Трав'яний покрив негустий та має незначне видове різноманіття [72].

У північних районах Поділля на межі з Малим Поліссям характерні звичайнососнові ліси. На крутих схилах річкових долин Дністра і його лівих приток ростуть своєрідні чагарникові ліси («стінки») із *Carpinus betulus*, *Tilia cordata*, *Cornus mas* L., *Prunus spinosa*, рідше – *Quercus robur*.

Степова рослинність збереглася на 2 % території Поділля [162].

Таким чином, кліматичні умови регіону дослідження є найсприятливішими для росту високопродуктивних широколистяних лісів за участю *Fraxinus excelsior* та для успішного росту деревних і чагарникових рослин (*Quercus robur*, *Carpinus betulus*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Fagus sylvatica* тощо), а також ряду цінних видів-інтродуцентів (*Larix decidua* Mill., *Larix kaempferi* (Lam.) Carr., *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, *Juglans nigra* L., *Juglans regia* L.). Це підтверджується наявністю високобонітетних насаджень основних лісоутвірних деревних рослин.

2.2. Біолого-екологічні особливості *Fraxinus excelsior* L.

На основі узагальнення класифікаційних систем А. Л. Тахтаджяна [140] та міжнародної таксономічної системи GRIN [112] *Fraxinus excelsior* відноситься до відділу *Magnoliophyta* → класу *Magnoliopsida* → підкласу *Lamiidae* → надпорядку

Lamianae → порядку *Oleales* → родини *Oleaceae* → триби *Oleeae* → підтриби *Fraxininae* → роду *Fraxinus* → секції *Fraxinus* → виду *F. excelsior* L. [5].

Рід *Fraxinus* L. налічує близько 65 видів, у тому числі на Україні разом із інтродуцентами – 9. Одним з найпоширеніших є ясен звичайний (*Fraxinus excelsior*), який становить найбільшу цінність для народного господарства України. Культивують по всій Україні. На півдні та сході збільшується частка *F. lanceolata* Borkh (= *F. viridis* Michx.), який є менш вибагливим до родючості ґрунту, стійкішим до посухи та морозів. Меншою мірою поширений *F. pennsylvanica* Marsh. (= *F. pubescens* L.). У дендропарках ростуть *F. americana*, *F. rotundifolia* ssp. *oxycarpa* (Willd.) Yalt., *F. coriariaefolia*, *F. angustifolia* Vahl.), *F. rhyncophylla* Hance, *F. siriaca* Boissn., *F. mandhurica* Rupr., *F. ornus* L. [172].

Природна північна межа ареалу *Fraxinus excelsior* в Європі проходить по Скандинавському півострову, досягаючи 63°40' пн. ш., потім – на Санкт-Петербург до р. Волга, трохи на південь від Костроми переходить на правий берег до Волги від Ульяновська. Східна межа тягнеться до гирла р. Медведиця, потім повертає на захід і через Луганськ, Артемівськ, Дніпропетровськ проникає в Молдову [135, 168]. Південна межа, захоплюючи Крим та Північний Кавказ, проходить по р. Кура на Анкару по 40-вій паралелі, дещо південніше перетинає Балканський півострів, захоплюючи Апеннінський півострів, о. Сардинія і проходить дещо на південь Піренеїв, досягаючи 37° пн. ш. в Ірані [169].

Західне узбережжя Норвегії – найпівнічніше місце зростання представників роду *Fraxinus*. В Швеції ясен доходить до 61° пн. ш., у Фінляндії – до 62° пн. ш., також поширений на Британських островах, окрім Шотландії [172].

Висотні межі розповсюдження *Fraxinus excelsior* коливаються від 450 м н. р. м. (Британські острови) до 2200 м н. р. м. – у гірській місцевості Азії (Іран). У Центральній Європі висотна межа становить близько 1650 м н. р. м. [168].

За ботанічною характеристикою *Fraxinus excelsior* – дерево першої величини родини маслинових (20–40 м заввишки) з ажурною, високо піднятою кроною і струнким стовбуром з ясно-сірою гладенькою кіркою, яка на старих деревах стає дрібно-тріщинуватою. Пагони сірувато-зелені з вугільно-чорними

великими бруньками. Листки (до 40 см завдовжки) непарноперисті, супротивні з 3–5 (6) парами бокових листочків. Листочки ланцетні, лінійно- або овально-ланцетні, загострені, зубчасті або цілокраї, сидячі, знизу трохи опушені [12, 135].

Fraxinus excelsior починає своє квітування в кінці квітня – на початку травня, до розпускання листків. Квітки непоказні, малодекоративні, без оцвітини, зібрані в стислі волоті, які виходять пучками з пазух торішніх листків, розміщених на кінцях укорочених пагонів. Темно-бурі або фіолетові, позбавлені запаху. Зав'язь верхня. За типом запилення відноситься до анемохорних рослин. Квітки містять або дві тичинки, або одну маточку. При цьому спостерігається найрізноманітніше поєднання цих квіток на одному дереві: чоловічі, жіночі та двостатеві поодиночі і в різних комбінаціях можуть бути як на одній рослині, так і на різних деревах. Таким чином, виділяють чотири типи квіток *F. excelsior*: чоловічі (дві тичинки), двостатеві (функціональна маточка і дві тичинки), жіночі (з різними стадіями рудиментарних чи безплідних тичинок), жіночі (без тичинок). Раніше розвиваються маточкові квітки. Коли їх рильця вже готові до сприйняття пилку, сусідні тичинкові квітки ще не дозріли, завдяки цьому запліднення відбувається пилом з інших гілок або навіть з інших дерев [12, 43].

Сім'янка ясена – плід зі шкірястим або плівчастим оплоднем, який не приростає до насінини – крилата однонасіннева сім'янка, яка згідно з класифікацією плодів покритонасінних відноситься до горіхоподібних однонасінних нерозкритих плодів із сухим оплоднем [37]. Ланцетні або довгасто-еліптичні крилатки, довжиною 3,5–4,5 см, біля основи округлені, нагорі з виїмкою. Плоский, борозенчастий, довгастий горішок дорівнює або майже дорівнює половині довжини крилатки. Плоди дозрівають у великій кількості у вересні-жовтні, але на землю опадають взимку або ранньою весною [12, 156].

Fraxinus excelsior дає високоякісну деревину. Ядро факультативне, коричневого кольору, утворюється в 25–річному віці. Заболонь широка, білого кольору із зеленкуватим відтінком, а під дією освітлення набуває темно-жовтих відтінків. Дрібні судини в пізній деревині річного кільця розсіяні. На межі між ранньою і пізньою деревиною дрібні судини утворюють скісні рисочки. Рання

деревина складається з великих відкритих судин добре помітних річних кілець. На радіальних перерізах в окремих стовбурах помітні вузькі серцевинні промені. У ясена звичайного трапляються стовбури з хвилястою завилькуватістю. Така деревина відзначається високою в'язкістю, що робить її придатною для виготовлення спортивного інвентаря (тенісних ракеток, хокейних ключок) [16].

Fraxinus excelsior має потужну та густорозгалужену кореневу систему, в основному поверхневого типу (у верхньому 30–40 см шарі ґрунту зосереджено близько 90 % маси всього коріння), але в той же час частина його коріння проникає на значну глибину [44, 67, 137]. При цьому *F. excelsior* дуже вибагливий до родючості ґрунту [7, 120, 144]. Він найкраще росте на глибоких, добре дренажованих, багатих на поживні речовини і основи ґрунтах [36, 39, 171]. За даними Г. І. Редька і В. А. Титова [125], *F. excelsior* є однією з найвибагливіших лісових деревних рослин до хімічної родючості ґрунтів. Проте росте на ґрунтах з досить широким діапазоном кислотності (рН=5,1–9,0), оптимум знаходить при рН=6,3–6,8 [38]. Зовсім не виносить засолених ґрунтів. Чумакова Г. В. і Васильєв М. Г. [155, 157] вважають, що *F. excelsior* задовільно росте на відносно небагатих супіщаних ґрунтах, де вміст гумусу в ґрунті не перевищує 3 %.

Стосовно відношення *Fraxinus excelsior* до ґрунтової вологи, то думки дослідників розходяться. Так, М. Є. Ткаченко [141], А. П. Шиманюк [165] відносять ясен до посухостійких видів, В. М. Сукачов [139] акцентує увагу на тому, що *F. excelsior* разом з *Quercus robur* росте в дібровах степової зони, П. С. Погребняк [121] і Д. Д. Лавриненко [94] вважають, що ясен знаходить оптимальні умови в свіжих (мезофіт) і сирих (гігрофіт) типах лісу.

Ріст дерев *Fraxinus excelsior* підвищується при переході від сухих до вологих ґрунтів [120]. На схилах ріст покращується при переході зверху вниз. На думку П. П. Красуліна і Н. М. Панкратова [73], *F. excelsior* залежно від вологості умов місцезростання, може обмежено і надмірно витратити вологу з ґрунту.

Зокрема, Лавриненко Д. Д. вказує, що з підвищенням ступеня вологості ґрунту покращується ріст *Fraxinus excelsior* [94]. Солдатов А. Г. [137] відзначає, що найбільших розмірів *F. excelsior* досягає на вологих ґрунтах.

У перші роки зростання *Fraxinus excelsior* переносить значне затінення, він більш тіньовитривалий, ніж *Quercus robur*. Проте з віком його потреба у світлі зростає. Не виносить затінення *Q. robur*, *Fagus sylvatica* L., *Acer platanoides* L. та іншими видами деревних рослин, що розвивають густооблистяну крону. Сусідство з *Betula pendula* Roth. відхиляє його стовбури вбік. Дерева *F. excelsior* формують прямі стовбури лише за умов повного освітлення крони і затінення її з боків. У природних насадженнях найбільше підросту ясена в вікнах і на узліссі. Тому в цілому *F. excelsior* вважається світлолюбною породою [36, 120, 129]. До світловибагливих видів його відносять також А. В. Альбенський та А. Є. Дяченко [1].

Fraxinus excelsior є відносно теплолюбним видом. Він теплолюбніший за *Quercus robur*. Найбільше чутливий до пізніх весняних заморозків, особливо в молодому віці. У дуже холодні зими спостерігається обмерзання крон, особливо однорічних пагонів. Досить часто спостерігається пошкодження стовбурів морозобійними тріщинами. Це знижує життєдіяльність пошкоджених дерев і послаблює позиції ясена у конкурентній боротьбі з іншими, більш стійкими до низьких температур, деревними видами [147].

Таким чином, *Fraxinus excelsior* світловибагливий, пошкоджується морозами, весняними і осіннім заморозкам. Оптимальними для нього є вологі сірі лісові суглинки, звичайні опідзолені чорноземи, а також дернові ґрунти алювіальних наносів. Він добре росте на свіжих і мокрих ґрунтах цих типів. Оскільки ясен більш вибагливий до вологості ґрунту, ніж до її трофності, він досить інтенсивно росте на вологих дерново-глеєвих супіщаних ґрунтах і погано – на сухих сірих лісових суглинкових ґрунтах, звичайних і опідзолених суглинкових чорноземах.

Разом з тим, за даними лісовпорядкування, не зважаючи на сприятливі умови, звичайноясеневі насадження у Західному Поділлі (у лісостеповій зоні Львівської, Тернопільської і Хмельницької областей) займають площу 12,6 тис. га, тобто близько 8 % від загальної площі ясеневих насаджень України, з яких близько 70 % – мішані ліси з участю ясена у складі деревостану менше 5 одиниць.

Кращі з цих насаджень мають еталонне значення для регіонального лісового господарства. В останнє десятиріччя спостерігається динамічне погіршення санітарного стану ясеневих насаджень в умовах досліджуваного регіону: індекс санітарного стану *F. excelsior* погіршився з I,7 до III,3 бала, вглибині насаджень меншою мірою, на межі зі зрубамі більшою (I.9–IV.3) [107]. Основна причина – стрімке поширення туберкульозу *F. excelsior* та інших інфекційних і неінфекційних патологій у поєднанні з кліматичними та ґрунтово-гідрологічними умовами.

2.3. Програма та методика дослідження

Дослідження патогенної мікобіоти та мікофлори *Fraxinus excelsior* здійснювали шляхом поєднання емпіричних (інтуїція, дослід), теоретичних (аналіз, синтез) та практичних (експериментальних – спостереження, експеримент) методів.

Дослідження проводилися за основними програмними питаннями: проаналізувати фітосанітарний стан *Fraxinus excelsior* у насадженнях Західного Поділля України; дослідити симптоматику патології *Fraxinus excelsior*; з'ясувати вплив метеорологічних чинників на *Fraxinus excelsior* у лісових біоценозах; встановити шкодочинну ентомофауну у контексті неінфекційних хвороб та як вектора інфекційної патології; ізолювати міко- та мікроорганізми вегетативних і генеративних органів дослідних рослин та встановити їхні патогенні властивості; визначити видове і формове різноманіття функціональних і систематичних груп міко- та мікроорганізмів – збудників патології досліджуваного виду та супутньої мікробіоти; простежити поширення патології (на прикладі туберкульозу) *Fraxinus excelsior* у насадженнях з різними лісівничо-таксаційними характеристиками; з'ясувати антагоністичні властивості ізольованих міко- та мікроорганізмів у контексті їхньої системної взаємодії; дослідити системну дію біопрепаратів на базі *Bacillus* sp. на патогенну мікробіоту.

У процесі досліджень застосовувалися рекогносцирувальні та детальні методи лісопатологічних обстежень і фітопатологічних досліджень за загальноприйнятими методиками [8, 10, 68, 104, 105, 106, 109, 143, 209]. Загалом проведені рекогносцирувальні лісопатологічні обстеження *Fraxinus excelsior* в державних підприємствах «Чортківське ЛГ», «Бучацьке ЛГ», «Тернопільське ЛГ». Детальні лісопатологічні обстеження проведено на 24 тимчасових пробних площах з рубкою 17 модельних дерев (дод. Д). Відібрано 240 зразків для міко- та мікробіологічних досліджень.

Детальне лісопатологічне обстеження ми проводили шляхом закладки тимчасових пробних площ. Пробні площі ми розміщували в місцях, які становлять інтерес з точки зору отримання інформації про стан насаджень, а також з метою отримання певних результатів про поширення інфекційних хвороб та шкідливих комах *Fraxinus excelsior* в насажденні, розміщення місць ураження вздовж стовбура і деякі інші характеристики. У польових умовах були закладені тимчасові пробні площі за загальноприйнятою лісотаксаційною методикою згідно із СОУ 02.02-37-476 : 2006 «Пробні площі лісовпорядні. Метод закладання» (2007) [122].

Основна увага приділялась поширенню туберкульозу *Fraxinus excelsior*, фіксувалися особливості поширення хвороби вздовж стовбура. При аналізі модельних дерев відмічали протяжність деформації стовбура, вплив туберкульозних уражень на поселення дереворуйнівних грибів й інші показники. Найбільш характерні екземпляри фотографували, а також відбирали зразки для фітопатогенних, мікологічних і мікробіологічних досліджень.

Для оцінки ступеня ураженості (інтенсивності розвитку хвороби) використовували шкалу, запропоновану А. Ф. Гойчуком та ін. [118].

Показник щільності для кожного виду ентомофауни встановлено між відсотком заселених дерев і середнім числом особин на дерево [17].

Належність фітофагів визначали за допомогою визначників, атласів та підручників по лісовій ентомології, зокрема «Атлас комах України», 1962 [45], «Определитель насекомых европейской части СРСР в пяти томах» 1965 [6],

«Визначник комах», 1971 [54], «Атлас комах – шкідників лісових порід», 1974 [113] та ін.

Мікробіологічний та фітопатологічний аналізи зразків проводили згідно із методикою К. І. Бельтюкової та співавторів [8]; Н. А. Черемісінова та співавторів [151, 152]; Z. Klement et al. [209]; С. С. Ставської та інші [138].

Здерев'янілі органи ретельно промивали у проточній водопровідній (нестерильній) воді протягом 10 хв, стерильній водогінній воді протягом 2 хв, протирання змоченою ваткою в етанолі з наступним обпалюванням. Із незараженої поверхні вирізали невеликий шматочок на межі ураженої та здорової тканини, поміщали його у попередньо простерилізовану фарфорову ступку та розтирали з додавання невеликої кількості стерильної води до утворення однорідної маси.

Ступку і товкачик стерилізували етанолом. Для цього в чисту та суху ступку наливали 1,0–1,5 мл спирту, рівномірно змочували ним всю внутрішню її поверхню і головку товкачика, фламбували, промивали стерильною водою від токсичних речовин, які могли утворитись через неповне вигорання спирту або випадкової органіки.

На попередньо підготовлене тверде живильне середовище – картопляний агар – за допомогою мікробіологічної петлі проводили висівання гомогенізату у чашки Петрі. Після цього для інкубації мікроорганізмів чашки поміщали в термостат при $t=27-28$ °C протягом неоднакового часу залежно від швидкості їхнього росту.

Наприкінці інкубації підраховували кількість ізольованих мікроорганізмів шляхом посіву розбавленої суспензії клітин на поверхню агаризованих середовищ із наступним підрахунком колоній, які вирости. Оскільки колонії могли вирости не з однієї, а кількох клітин, розрахунок робили не на їхню кількість, а на колонії, які позначали як колонієутворювальні одиниці (КУО). Кожну колонію вважали за КУО. Кількість КУО (K) обчислювали за формулою:

$$K = \frac{A \times P}{M \times V} \quad (2.1)$$

де K – кількість КУО у пробі;

A – середнє арифметичне кількості колоній, що вирости на твердих поживних середовищах у чашках Петрі;

P – розведення, з якого робили посів;

M – маса зразка взятого для аналізу;

V – об'єм проби, яку висівали на тверде поживне середовище.

Середнє арифметичне обчислювали залежно від повторності досліду в двох розведеннях (P). При цьому максимально допустимі розбіжності між кількістю колоній не перевищували 30 %.

З окремих однотипних колоній робили відсів на скошений агар для подальшого дослідження, зокрема для вивчення морфологічних, культуральних, біохімічних та хемотаксономічних властивостей одержаних ізолятів порівняно із типовими (еталонними) штамами з колекції відділу фітопатогенних бактерій Інституту мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного НАН України, а саме: *Pseudomonas syringae* 8511, *Pseudomonas savastanoi* 9174, *Pseudomonas fluorescens* 8573, *Erwinia carotovora* 8982, *Xantomonas campestris* 8003 б. Повторюваність дослідів – 3–4 разова.

Морфологію колоній досліджували на КА. Описували їх форму, розмір, колір, прозорість, краї, щільність, в'язкість.

Забарвлення за Грамом клітин ізолятів, які вирости на КА протягом 18–24 год, визначали з використанням метиленової синьки та фуксину [8]. Бактеріальну масу розтирали у краплині води на предметному скельці й термічно фіксували. Зафіксований препарат накривали шматочком фільтрувального паперу, насиченого розчином кристал-віолету, змочували водою, витримували 2 хв, шматочки паперу знімали і, не промиваючи препарат, на нього наливали розчин Люголя (на 1 хв) до повного покривання мазка. Далі розчин Люголя зливали, а препарат промивали 95 %-м спиртом, поки краплі спирту ставали прозорими. Після промивання водою препарат додатково забарвлювали фуксином Пфейфера (2–3 хв), після зливання фарби його промивали водою, а мазок висушували. У тих же препаратах описували форму та розміри клітин. Для виявлення та локалізації

спор у клітині, зміни її форми готували препарати 3–добової культури, яку фарбували фуксином.

Для проведення тесту на оксидазну активність краплину культуральної рідини через 24–30 год росту бактерій на КА наносили на фільтрувальний папір, насичений тетраметил-фенілендіаміндігдрохлоридом, що виступає як індикатор окислювального стану. В окисленому стані ці реагенти через 10–20 с отримують темно-червоний або фіолетовий колір, тоді реакція позитивна (+), коли у відновленому стані вони безбарвні, тобто не змінюють своє забарвлення – реакція негативна (–) [55].

Для з'ясування здатності ізолятів бактерій ферментувати різні джерела вуглеводнів застосовували мінеральне середовище Омелянського [92]. Як джерела вуглеводів, використовували такі органічні сполуки: лактозу, ксилозу, рамнозу, трегалозу, рафінозу, L-арабінозу, мальтозу, сорбітол, саліцин, сахарозу, галактозу, фруктозу, гліцерол, манітол, цитрат.

Для вивчення ферментативного або окислювального шляху засвоєння глюкози, який визначає належність бактерій до аеробів або факультативних анаеробів, рідке середовище з глюкозою (2–3 мл) у двох пробірках засівали (0,1–0,2 мл) суспензією титром 10^7 клітин ізолята бактерій. Для обмеження доступу повітря одну пробірку заливали стерильним вазеліновим маслом товщиною 1 см, другу – залишали без змін [8]. Наявність росту визначали за зміною забарвлення індикатора з блакитного на жовтуватий. Ріст бактерій в обох пробірках свідчить про ферментативний тип засвоєння глюкози, тобто ізолят належить до факультативних анаеробів. Якщо бактерії ростуть тільки у пробірці без олії (окислюваний тип засвоєння глюкози), то ізоляти відносили до облігатних аеробів.

Для виявлення пігментів, зокрема флюорисціюючого, застосовували метод посіву на середовище Кінга.

Патогенні властивості ізолятів бактерій виявляли шляхом штучного зараження зрізаних пагонів, листків та однокрилаток *F. excelsior* як у лабораторних, так і в природних умовах. Як індикаторні рослин використовували

листки та стебла квасолі (*Phaseolus vulgaris* L.), а також листки тютюну звичайного (*Nicotiana tabacum* L.) та каланхое (*Kalanchoe laciniata* L.).

Для зараження рослин готували водну суспензію із клітин ізолятів бактерій, які вирости на КА протягом 1–3 діб. Титр бактеріальних клітин встановлювали за стандартом мутності з титром 10^8 кл \times мл $^{-1}$. З огляду на циркадні ритми стійкості рослин до збудників бактеріальних хвороб [24], зараження здійснювали з 9 до 12-ї години. Штучне зараження проводили за допомогою шприца або голкою-трійчаткою, вводячи суспензію в міжклітинну частину листка, однокрилатки, пагона, верхівкової бруньки та під кірку здорових рослин *Fraxinus excelsior* із наступним легким уколом у трьох місцях. Повторюваність дослідів трикратна. Кожен інфікований орган мав умовні позначення ізолятів. Періодично здійснювали спостереження за розвитком інфекційного процесу.

Здатність бактерій спричинювати реакцію надчутливості на проникнення інфекції проводили на листках *Nicotiana tabacum*. Інфекційний матеріал (3 мл бактеріальної суспензії в стерильній воді з титром 10^7 кл \times мл $^{-1}$) за допомогою тонкої голки вводили під епідерміс листка *N. tabacum* поблизу бокових жилок. Облік проводили через 1, 3, 5 діб. У разі наявності патогенних властивостей через 24–28 год після ін'єкції інфіковані ділянки відмирають (некротизуються) або покривалися окремими некрозними плямами на фоні хлорозної зони або повністю ставали хлорозними, а через 3–4 дні – сухими і білими.

Взаємовідносини між різними видами фітопатогенних бактерій – збудників бактеріальних захворювань *Fraxinus excelsior* (туберкульозу та всихання) – вивчали методом відстроченого антагонізму. В чашки Петрі на поверхню картопляного агару (КА) по діаметру петлею засівали бактеріальну масу однодобової основної культури. Через 5–7 діб культивування у термостаті при температурі 28 °С, перпендикулярно до основної культури на відстані 1 мм підсівали тест-культуру, яку готували наступним чином: однодобову агарову (КА) культуру розводили стерильною водогінною водою до стандарту мутності з титром 10^8 кл \times мл $^{-1}$. Облік результатів проводили на 2 та 6 добу. При обліку враховували наявність або відсутність росту тестової культури.

Ступінь антагоністичної активності штамів визначали по зонах затримки росту культур фітопатогенних бактерій. Якщо зони затримки росту були 0 мм – культура вважалась не активною, від 1 до 10 мм – слабоактивною, від 11 до 20 мм – середньоактивною, вище 20 мм – високоактивною. Повторність дослідів трикратна.

Для встановлення антагоністичних взаємовідносин між патогенами *Fraxinus excelsior* ми використовували 7 ізолятів бактерій, виділених із уражених генеративних та вегетативних органів (пагони, верхівкові бруньки, квітки, насіння, листки) та колекційні штами.

Для встановлення видової належності бактеріальних ізолятів використовували визначниками Bergey's manual, 1974 «Краткий определитель бактерий Берджи», 1980 та «Определитель бактерий Берджи», 1997 [74, 115, 179], а також дані досліджень, які опубліковані у статтях та монографіях вітчизняних та зарубіжних вчених [152, 186, 218], порівнюючи з еталонними, отриманими з колекції відділу живих фітопатогенних бактерій ІМВ НАН України.

Мікобіоту вегетативних та генеративних органів *F. excelsior* вивчали за допомогою прийнятих в мікології методів [10, 68].

Попередньо для виділення фітопатогенних грибів застосовували метод вологих камер. Для їхнього виготовлення ми використовували чашки Петрі. Перед закладкою об'єкта у вологу камеру його промивали у проточній воді, проводили стерилізацію за допомогою 70-% етилового спирту, а далі знову промивали стерильною водою. Здерев'янілі частини рослин для знищення епіфітної міко- та мікрофлори обпалювали, після чого фрагменти досліджуваних об'єктів переносили в стерильні чашки Петрі зі зволженим фільтрувальним папером та витримували у термостаті за $t=20-25$ °С.

Для отримання чистих культур грибів та підтримання їхньої життєдіяльності використовували середовище Чапека та солодовий екстракт агару протягом різних періодів інкубування.

Також проводили дослідження антагоністичного впливу ізольованих нами та еталонних бактерій, грибів та бацил. Бактерії досліджуваних штамів засіяли

кільцем ($r=20$ мм) на підсушене агаризоване середовище в чашки Петрі й інкубували за $t=28$ °С протягом 24 год. У центрі сформованого бактеріального кільця помістили міцелій фітопатогену і культивували при кімнатній температурі протягом 10 діб.

Для оцінки типовості виду та визначення його положення в структурі домінування в мікоценозі нами було застосовано критерій просторової частоти трапляння мікроміцетів:

$$ПЧСТ = \frac{КЗ \times 100\%}{ЗКЗ} \quad (2.2)$$

де ПЧСТ – просторова частота трапляння виду;

КЗ – кількість зразків, де вид виявлено;

ЗКЗ – загальна кількість зразків.

Для вивчення типової різноманітності грибів у мікоценозах ми використали поняття сезонної частоти трапляння виду:

$$СЧТ = \frac{ЧСА \times 100\%}{ЗКСА} \quad (2.3)$$

де СЧТ – сезонна частота трапляння;

ЧСА – число термінів аналізу, коли вид виявлено;

ЗКСА – загальна кількість строків аналізу.

При сумісному використанні цих показників нам вдалося диференціювати комплекс мікроміцетів:

- *типові домінуючі види* – просторова і сезонна частоти трапляння вище 60 %;
- *типові достатньочисельні види* – просторова і сезонна частоти більше 30 %;
- *типові мало чисельні види* – просторове трапляння нижче 30 % і сезонне вище 30 %;
- *випадкові (рідкісні) види* – просторова і сезонна частоти трапляння нижче 30 %.

Нами також було визначено коефіцієнт заселення, котрий показує відсоток зразків деревини, в яких виявлено даний вид (рід) гриба, за формулою:

$$KЗ = \frac{\mu \times 100\%}{n} \quad (2.4)$$

де КЗ – коефіцієнт заселення;

μ – число зразків деревини, в яких виявлено вид (рід);

n – загальна кількість досліджених зразків деревини.

Для характеристики видового складу грибів у досліджуваних зразках деревини застосовували коефіцієнт подібності Сьоренсена-Чекановського, розрахунок якого здійснюється з урахуванням частоти трапляння видів:

$$S = \frac{2C_{min}}{A + B} \quad (2.5)$$

де S – коефіцієнт подібності Сьоренсена-Чекановського;

C_{min} – сума мінімальних частот трапляння спільних видів міксоміцетів для першого і другого етапів дослідження;

A – сума частот трапляння міксоміцетів першого етапу;

B – сума частот трапляння міксоміцетів другого етапу.

Для встановлення виду ізолюваних грибів використовували «Визначник грибів України», 1969, 1971 [64, 65]; Каталог мікромицетов – биодеструкторов полимерных материалов, 1987 [100]; Мусобанк) та іншою спеціальною літературою (Пидопличко Н. М., 1977; Гвоздяк Р. І., Яковлева Л. М., 1979) [22, 119, 187].

Розрахунки та побудову графіків здійснювали за допомогою комп'ютерних програм Microsoft Excel.

1. Кліматичні та ґрунтово-гідрологічні умови Західного Поділля України є найсприятливішими для формування високопродуктивних дубових насаджень за участю *Fraxinus excelsior*. Дендрофлора регіону досліджень представлена в основному видами середньоєвропейських широколистяних лісів, що помітно відрізняє Поділля від більш східних областей Лісостепу України.

2. Лісистість регіону дослідження невисока (11 %) і збільшується зі сходу на захід. Переважаючим типом лісорослинних умов є свіжі і вологі груди, представлені дібровами і бучинами, які займають понад 50 % вкритих лісовою рослинністю площ. Головна лісотвірна деревна рослина – *Quercus robur*, який у

свіжих і вологих грабових дібровах зростає за I і I^a бонітетами. У дібровах, окрім *Quercus robur*, ростуть *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* Mill., *Acer campestre* L., *Carpinus betulus* L., *Ulmaceae*, *Prunus avium* L., *Populus tremula* L., *Betula pendula* Roth., *Malus sylvestris* Mill., *Pyrus communis* L. тощо.

3. За біоекологічними особливостями *Fraxinus excelsior* є однією з найвибагливіших лісових деревних рослин до хімічної родючості ґрунту в умовах свіжих (мезофіт) і сирих (гігрофіт) типах лісорослинних умов.

4. Не зважаючи на сприятливі умови, в останнє десятиріччя спостерігається динамічне погіршення санітарного стану *Fraxinus excelsior* у насадженнях досліджуваного регіону (індекс санітарного стану погіршився з I,7 до III,3 бала). Основна причина – стрімке поширення туберкульозу *F. excelsior* та інших інфекційних і неінфекційних патологій у поєднанні з кліматичними та ґрунтово-гідрологічними умовами.

5. У роботі використано загальноприйняті в лісівництві, фітопатології, мікробіології, мікології, ентомології методи досліджень і лісопатологічних обстежень. Видову належність фітофагів визначали за «Атласом комах України», «Визначником комах», «Атласом комах – шкідників лісових порід»; ізольованих нами мікроміцетів – за «Визначником грибів України», Mucobank; бактеріальних ізолятів – за «Определителем бактерий Берджи» (Bergey's manual...), «Кратким определителем бактерий Берджи» та іншою спеціальною літературою, опублікованою у статтях та монографіях вітчизняних і зарубіжних вчених.

3. АБІОТИЧНІ ТА БІОТИЧНІ ЧИННИКИ В ПАТОЛОГІЇ *FRAXINUS EXCELSIOR* L. У ЛІСОСТАНАХ ЗАХІДНОГО ПОДІЛЛЯ

Висока якість деревини, корисні властивості *Fraxinus excelsior*, як лісової деревної рослини першого ярусу, дозволяють використовувати його на правах другої головної породи при формуванні у відповідних лісорослинних умовах поряд з *Quercus robur* високопродуктивних, біологічностійких деревостанів. Це потребує особливих лісогосподарських заходів, оскільки біоекологічні особливості цих двох видів різні. Таким чином, у процесі еволюції природа створила в свіжих і вологих дібровах насадження, де у першому ярусі знаходяться 60–70 % дерев *Q. robur* і 30–40 % *F. excelsior*. Таке співвідношення за кількістю дерев у першому ярусі насадження є оптимальним.

Fraxinus excelsior у молодому віці росте порівняно швидко. Рослина вибаглива до світла, на сухих ґрунтах росте погано, за вимогливістю до родючих ґрунтів займає серед деревних порід перше місце. Навіть у дібровах росте лише на найродючіших ґрунтах, тому розрізняють діброви ясеневі та безясеневі. Академік П. С. Погребняк [121] писав: «Ясен ясеню вовк», маючи на увазі, що між ними існує жорстока внутрішньовидова боротьба. Ось чому в Україні практично немає чистих ясеневих деревостанів природного походження.

Наші лісопатологічні обстеження та фітопатологічні дослідження у поєднанні з критичним аналізом літератури свідчать про високу чутливість *Fraxinus excelsior* до патогенної міко- та мікрофлори. Ця цінна лісова деревна рослина є живильним субстратом для різних груп комах-фітофагів, стовбурових шкідників, шкідників генеративних органів тощо. Наразі відомості щодо поширеності тих чи інших представників гетеротрофних організмів на *F. excelsior* досить обмежені і стосуються зазвичай їхнього видового різноманіття. Це стосується як комах, так і міко- та мікроорганізмів, у тому числі і збудників бактеріозів.

3.1. Комахи-фітофаги у циркуляції фітопатогенів *Fraxinus excelsior* L.

Патологія *Fraxinus excelsior* – явище багатofакторне, у його основі лежать процеси інфекційного та неінфекційного характеру. Неочевидну етіологію патології звичайноясеневих насаджень підтвердили наші обстеження значних лісових масивів. Можливі причини захворювання настільки взаємозв'язані, що не дають підстав виділити, що є першоджерелом патологічних процесів. Візуальний прояв наслідків патології цілком залежить від гідротермічних показників поточного року, фізіологічного стану дерев та наявності комах-фітофагів.

За нашими спостереженнями, ослаблені впливом абіотичних і біотичних, у тому числі паразитарних, чинників звичайноясеневі насадження втрачали свою резистентність (індивідуальну на групову), що призвело до того стану, коли вони не змогли чинити опір комахам-фітофагам, погано відновлювали листковий апарат, різко призупинявся процес фотосинтезу, не утворювались запасні пластичні та захисні сполуки тощо. Нами експериментально підтверджена загальновідома закономірність про те, що комахи-фітофаги є лише одним із елементів сукцесійного процесу. Їхнє поширення, видовий склад – це своєрідний інформативний фактор, за яким криються більш важливі процеси.

У звичайноясеневих насадженнях регіону дослідження нами відмічена діяльність 11 видів комах-фітофагів. Це представники рядів *Coleoptera*, *Hemiptera*, *Homoptera*, *Diptera* та *Lepidoptera* (дод. Б). Осередки більшості видів носять епізодичний або міграційний характер та несуть фізіологічну шкоду деревам.

Значення комах у житті біоценозу визначається не його сумарною чисельністю, а кількістю комах на одиницю площі біотопу, тобто щільністю популяції. У лісовій ентомології, як показник щільності, зазвичай використовують відсоток дерев, заселених певним фітофагом. Найбільшою щільністю (у межах 30 %) на ослаблених і всихаючих деревах *Fraxinus excelsior* відзначались фітофаг *Prays curtisellus* Don., ксилофаги *Hylesinus crenatus* Fabr. та *Hylesinus fraxini* Panz. Деякі особини (*Phytogramyza heringi* Hend.) зустрічалися поодинокі, що утруднює оцінку їхньої шкодочинності (табл. 3.1).

Таблиця 3.1

**Шкодочинна ентомофауна всихаючих дерев *Fraxinus excelsior* L. у
насадженнях Західного Поділля**

Пошкодження	Види фітофагів		Щільність пгселення, %
Плоди і насіння	Ясеновий довгоносик-насіннеїд	<i>Lignyodes enucleator</i> Panz.	15
	Ясенева плодова галиця	<i>Dasyneura fraxini</i> Kjeff.	15-20
Листки та бруньки	П'ядун-обдирало	<i>Erannis defoliaria</i> Cl.	10
	Мінер ясеновий	<i>Phytomyza heringi</i> Hend.	5
	Ялицево-ясенева попелиця	<i>Prociphilus nidificus</i> Loew.	15
	Ясенева листоблішка	<i>Psyllopsiis fraxini</i> L.	25
Гілки та стовбури	Ясенева павутинна міль	<i>Prays curtisellus</i> Don.	30
	Повстяник ясеновий	<i>Fonscolombea fraxini</i> Kalt.	10
	Великий ясеновий лубоїд	<i>Hylesinus crenatus</i> Fabr.	30
	Лубоїд ясеновий строкатий	<i>Hylesinus fraxini</i> Panz.	30
	Червиця в'їдлива	<i>Zeuzera pyrina</i> L.	15

Зокрема, нами відмічені нетипові зміни, які відбулися з генеративними органами *Fraxinus excelsior*, які відбулися під дією представників шкодочинної ентомофауни. Це, насамперед, ясеновий довгоносик-насіннеїд – *Lignyodes enucleator* Panz, який під час додаткового живлення пошкоджує молоде насіння, відкладаючи в нього яйця. Ясенева галиця (*Dasineura fraxini* Kieff.) призводить до утворення на однокрилатках *F. excelsior* галів.

На листках відмічена дія ясеневі листоблішки (*Psyllopsiis fraxini* L.), яка висмоктує з нього рослинний сік. Уражені листки скручуються в трубочки і вицвітають. Край листка закручується вниз, клітини сильно збільшуються у розмірі. Забарвлення змінюється від жовтого, блідо-зеленого, білого, рожевого і часто, навіть, з червоними або пурпуровими жилками.

Молоді личинки ясеневого білокрапкового пильщика (*Macrophya punctum-album* L.) та ясеневого чорного пильщика (*Tomostethus nigritus* F.). перфорують листя, потім об'їдають краї, так, що залишаються тільки ділянки між жилками. Дорослі особини поїдають листки повністю, залишаючи лише головну жилку. Рослинні соки з листків *Fraxinus excelsior* висмоктує ясеновий повстяник (*Pseudochermes fraxini*).

У контексті представленої роботи основний акцент наших досліджень робиться на ті види фітофагів, котрі прямо або опосередковано екологічно та трофічно пов'язані з первинними осередками заселення, поширення та накопичення популяцій фітопатогенів. Характеризуючи цю проблему з позицій сукцесії лісостанів, необхідно відмітити те, що усі ці компоненти (дерева-фітопатогени-комахи) є складовою частиною екосистем та лісових біоценозів. Кожна із цих груп комах та мікроорганізмів має свою специфічну екологічну нішу і бере участь у загальному трофічному та інформаційному режимі екосистем. Їхня виражена негативна дія по відношенню до продуцентів проявляється тільки внаслідок дії стресових факторів. Це, перш за все, синоптичні аномалії, а також різноманітні антропогенні чинники, що пов'язані з господарською діяльністю. Враховуючи виражену трофічну та екологічну взаємодію комах-фітофагів та збудників хвороб, у роботі досліджені механізми взаємодії цих консументів з рослинами-продуцентами.

У результаті досліджень виявлено домінуючі види комах-фітофагів, що трофічно пов'язані з вегетативними та генеративними органами *Fraxinus excelsior*. На основі аналітичного аналізу цих взаємовідносин нами запропонована гіпотеза, що стосується існування можливого екологічного та трофічного зв'язків між комахами-карпофагами (зокрема *Lignyodes enucleator*) та збудниками туберкульозу ясена (*Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*) як складова частина циркуляційних процесів в екосистемах. Подальші наші дослідження були спрямовані на часткове експериментальне обґрунтування цього явища.

Сутність нашого наукового припущення ґрунтувалось на детальному аналітичному фундаменті існуючих літературних джерел [46, 55, 107, 108, 148, 187] та власних дослідженнях. Окрім того, проводили поглиблені дослідження як збудника туберкульозу, так і домінуючих фітофагів *Fraxinus excelsior*. Мова йде про гіпотетичну роль у процесі накопичення інокулюма фітопатогенних бактерій, її збереження, трансформації з наступним ураженням інтактних рослин.

Життєва стратегія, біологія та екологія *Lignyodes enucleator* цілком трансформується у складну біоценотичну структуру листяних деревних рослин.

Для виду характерною ознакою є відсутність циклічного сезонного розвитку. Його чисельність цілком корелює з динамічністю плодоношення *Fraxinus excelsior*. Суто формально вид не відноситься до фітофагів. Імаго та личинки не спричиняють дефоліації, саме тому дерева *F. excelsior* та *L. enucleator* не знаходяться у антагоністичних відносинах.

Імаго *Lignyodes enucleator* з'являються у кінці травня. Спочатку живляться бруньками і листками, під час додаткового живлення пошкоджують молоде насіння *Fraxinus excelsior*, відкладаючи в нього яйця. Цей період, як на наш погляд, вважається критичним в онтогенезі *F. excelsior* та взаємодії з патогеном (зокрема зі збудником туберкульозу). Саме у цей час відбувається первинне ураження дерев. Це є первинні ворота інфекції.

Личинки живляться насінням до осені, у вересні–жовтні вигризають в оболонці маленькі отвори і мігрують у ґрунт на зимівлю, де навесні заляльковуються. Критичний період їхнього розвитку тривалий (8–9 місяців – період зимівлі та діпаузи у специфічних «земляних колисочках»). У підсумку, в період весняної реактивації рівень їхньої смертності не перевищував 32–40 %. Життєздатність у значній мірі забезпечувалась такою характерною для виду особливістю, як підготовка специфічної екологічної ніші – ділянки ґрунту, що насичена спеціальним органічним секретом, який захищає від дії різноманітних стресових факторів (ентомопатогенів та ентомофагів) – для перезимівлі фітофага.

Цілком ймовірно, що первинне ураження *Fraxinus excelsior* *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* відбувається за участю популяцій *Lignyodes enucleator*. Більше того, є усі підстави зробити припущення, яке підтверджується експериментально, що збудник туберкульозу передається не тільки інокуляцією, але і трансваріально. Це означає, що відкладені яйця *L. enucleator* зберігають патоген і саме вони є причиною первинних уражень дерев.

Варто зазначити, що з галів, які залишилися на однокрилатках *Fraxinus excelsior* внаслідок пошкодження їх *Lignyodes enucleator*, нами ізольовано бактерії, які в експерименті виявили патогенні властивості як на *F. excelsior*, так і на індикаторних рослинах. Подальші дослідження анатомо-морфологічних та

фізіолого-біохімічних властивостей ізолятів дозволили віднести їх до сіро- та жовтопігментованих видів бактерій, зокрема *Xantomonas* sp. та *Pseudomonas* sp. (рис. 3.1).

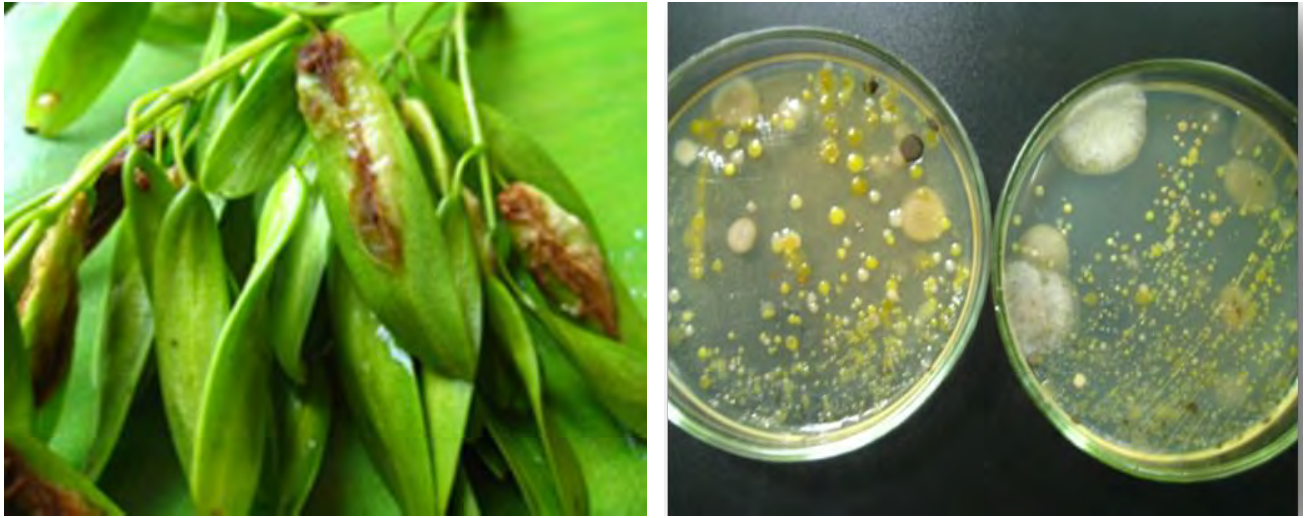


Рис. 3.1. Гали на однокрилатці ясена (зліва) та ізольовані з них колонії бактерій (справа)

Отже, ймовірність передачі комахами інокулюма збудника бактеріозів досить значна. Вона зростає у період яйцекладки самиць *Lignyodes enucleator* в однокрилатки *Fraxinus excelsior*. Необхідно також акцентувати на тому, що бактеріальні фітопатогени не проявляють ентомоцидних властивостей як по відношенню до *L. enucleator*, так і до інших комах. Таку властивість нами вперше обґрунтовано експериментально.

Безумовно, необхідні подальші спеціальні поглиблені дослідження для визначення ролі та значення комах-фітофагів у збереженні та циркуляції в екосистемах інокулюму патогена.

Таким чином, наші дослідження дають можливість дійти до висновку про неочевидні екологічні, трофічні та механічні зв'язки між збудниками туберкульозу *Fraxinus excelsior* та фітофагами зі специфічною трофічною спеціалізацією, зокрема з карпофагами, у накопиченні, збереженні та передачі інокулюма *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* в природних екосистемах.

3.2. Метеорологічні умови як каталізуючі чинники у поширенні туберкульозу *Fraxinus excelsior* L.

Проблема стрімкого погіршення санітарного стану звичайноясеневих насаджень за рахунок масового всихання («*ash dieback*») та поширення туберкульозу, «захоплення» значних площ, зниження якості деревини і, як наслідок, руйнування цілісності лісового біоценозу, непокоїть як науковців, так і практиків галузі лісового господарства. Безумовно, таке явище обумовлене комплексом несприятливих чинників. Тому стверджувати про першопричини цього процесу можна тільки охопивши весь спектр можливих чинників патології. Незважаючи на розбіжності думок науковців щодо патологічних змін у ясеневих насадженнях [42, 118], ми намагалися з'ясувати це аномальне явище з точки зору комплексного впливу всіх можливих чинників, зокрема метеорологічних, на стан *Fraxinus excelsior* в лісових біоценозах Західного Поділля. У процесі дослідження даного питання нами виділені основні категорії розвитку хвороби (першопричина→дія→наслідок).

Будь-якому явищу передують підготовча стадія (*першопричина*) – наявність сприйнятливих для патогена рослин, висока агресивність популяції збудника, сприятливі для ураження і розвитку хвороби умови. Ми припускаємо, що першопричиною може стати вплив метеорологічних чинників на онтогенез та патологічні зміни у насадженнях за участю *Fraxinus excelsior*. Адже в останні роки зміни клімату набули глобального характеру і кліматичні фактори сприяють розповсюдженню і підсилюють патологічну дію збудників хвороб, тоді як створені близько століття тому насадження зростали в оптимальних для свого росту та розвитку умовах.

Користуючись основними показниками погодних умов регіону дослідження, зокрема середньорічною температурою повітря (мінімальне, максимальне та середнє значення) та даними щодо опадів (сума опадів та кількість днів з опадами), отриманих з офіційного архіву погоди [3], ми намагалися встановити залежність (циклічність), яка прослідковується через

певний проміжок часу (10 років), поширеності захворювання (туберкульозу ясена) від температури повітря та середньої суми річних опадів (табл. 3.2.).

Таблиця 3.2

Основні показники погодних умов регіону дослідження

Рік	Температура повітря			Опади		Індекс вологозабезпеченості	Площа осередків ураження, га
	мінімальна, °С	максимальна, °С	середня, °С	сума опадів, мм	кількість днів з опадами		
2003	-19,9	+28,7	7,4	451	169	2,6	76,4
2004	-22,3	+30,2	7,6	388	152	2,2	107,8
2005	-25,8	+33,5	9,2	456	141	2,4	45,0
2006	-26,2	+29,6	8,1	589	171	3,3	41,9
2007	-17,0	+34,1	10	643	184	3,2	62,0
2008	-18,8	+32,6	9,5	648	188	3,3	21,8
2009	-16,7	+32,0	9,3	458	164	2,3	78,0
2010	-30,3	+33,3	8,7	688	183	3,7	91,0
2011	-18,2	+32,6	8,8	365	146	1,9	105,0
2012	-32,2	+33,4	9,2	664	172	3,5	78,7
2013	-18,6	+30,7	7,8	729	179	2,6	99,9
2014	-24,5	+32,0	8,4	587	147	3,2	90,0
2015	-20,3	+31,4	8,1	429	140	2,4	119,2

Аналізуючи середні значення температури повітря, можна помітити, що за останні роки вона коливалася в межах 7,4 °С–10,0 °С. Її відхилення з року в рік суттєво не відрізнялися, тому малоімовірний вплив температури на динаміку поширення осередків туберкульозу *Fraxinus excelsior*. Щодо середньорічної кількості опадів, то найбільшого поширення за площею захворювання набуло саме в роки з аномально низькою для цього регіону сумою річних опадів, зокрема це 2004, 2011 та 2015 роки.

Пояснити таку залежність можна, опираючись на екологічні особливості *Fraxinus excelsior*, зокрема його відношення до ґрунтової вологи. Думки дослідників з цього питання розбігаються. Ткаченко М. Є. та Шиманюк А. П. відносять ясен звичайний до посухостійких видів [141, 165]. Погребняк П. С. і Лавриненко Д. Д. вважають, що оптимальними умовами росту *F. excelsior* є свіжі (мезофіт) і сирі (гігрофіт) типи лісорослинних умов [94, 120].

Зокрема, Лавриненко Д. Д. наводить дані, з яких видно, що з підвищенням ступеня вологості ґрунту покращується ріст ясена [94]. Солдатов А. Г. [137] відзначає, що найбільших розмірів ясен звичайний досягає на вологих ґрунтах, де він, менше уражується збудниками інфекційних хвороб, зокрема грибами [133]. Тому отримані результати наших досліджень підтверджують думки більшості вчених, які досліджували відношення *F. excelsior* до вологи та встановили, що ця деревна рослина краще росте на вологих ґрунтах, де менше уражується збудниками інфекційних хвороб.

Для більшої наглядності одержаних результатів ми застосували інтегрований показник – індекс вологозабезпеченості (V) – що базується на річній сумі опадів та середній річній температурі повітря, вказує на ступінь вологості клімату та визначається за формулою:

$$V=R/(t + 10) \quad (3.1)$$

де R – річна сума опадів, см

t – середня річна температура, °С.

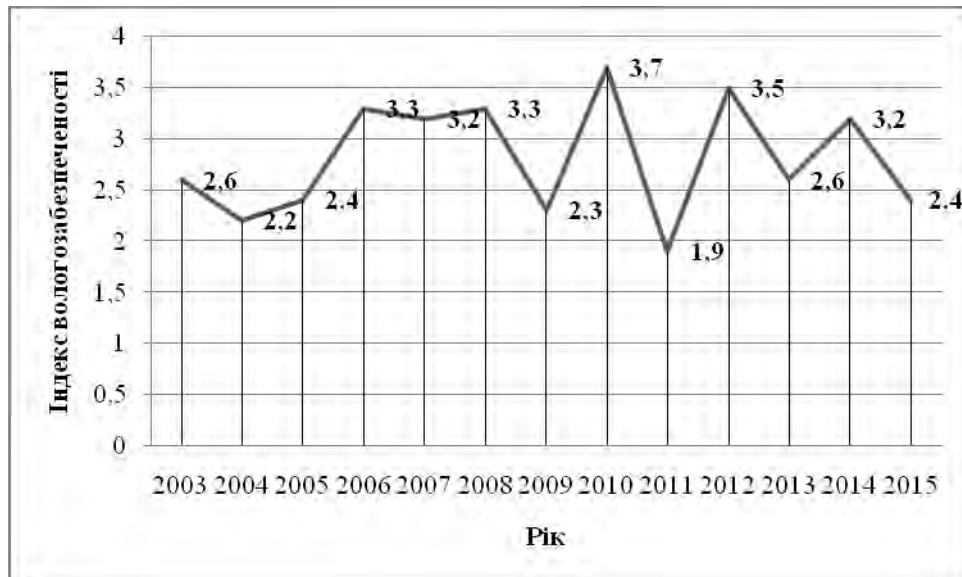


Рис. 3.2. Індекс вологозабезпеченості за 2003-2015 рр.

Спалахи туберкульозу ясена звичайного спостерігаються в регіоні дослідження у роки, коли індекс вологозабезпеченості був найнижчим – відповідно це 2004 (2,2 – 107,8 га), 2011 (1,9 – 105,0 га) та 2015 (2,4 – 119,2 га).

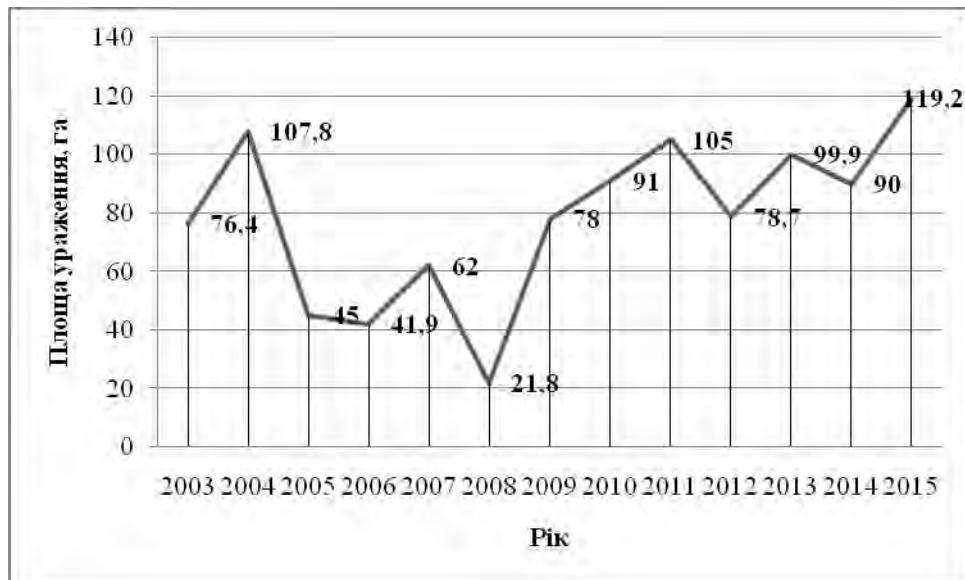


Рис. 3.3. Площа осередків туберкульозу *Fraxinus excelsior* за 2003-2015 рр.

Таким чином, ми припускаємо, і це підтверджується дослідженнями інших авторів [111], що саме несприятливі метеорологічні чинники є першопричиною (підґрунтям) негативних патологічних змін, що відбуваються із насадженнями за участю *Fraxinus excelsior*. Адже ослаблені негативним впливом метеорологічних чинників насадження є сприйнятливішими, в першу чергу, до інфекційного ураження, зокрема до бактеріального. Згодом, а іноді одночасно з ослабленням, дерева також уражуються збудниками мікозів, що остаточно ослаблює їх імунітет і призводить до виникнення епіфітотій. Зниження фізіологічної активності уражених дерев сприяє заселенню їх представниками шкодочинної ентомофауни, які пошкоджують насіння, листки та стовбури дерева і є основними важелями *післядії* – масового відпаду та всихання ясеневих насаджень. Отримані нами дані підтверджують так звану поліфакторну теорію в патології і всиханні лісу [99]. Автор, досліджуючи періодичні депресії у дібровах, дійшов висновку, що ці явища, які зазвичай призводять до масового відмирання дерев, пов'язані з різкими відхиленнями від багаторічних середніх величин метеорологічних чинників, що призводить до порушення життєвих функцій дерев та створює сприятливі умови для шкодочинних комах, патогенних міко- та мікроорганізмів, які посилюють негативну дію кліматичних та гідрологічних чинників. Такий підхід до оцінки депресивних явищ, що певною мірою базується на системній взаємодії складників

лісового біоценозу виключає ураження патогенною мікро- та мікрофлорою здорових рослин. Разом з тим, в експериментальних дослідженнях інших авторів [4, 153, 154, 185] наводяться конкретні приклади, коли збудники інфекційних хвороб, зокрема бактеріозів, більшою мірою уражували не лише здорові, але й кращі за розвитком рослини, ніж пригнічені. Виходячи з викладеного, слід погодитись з думкою, що при масовому відмиранні дерев необхідно розділяти етиологію і патогенез цього явища. Не слід змішувати чинники, що спричинюють послаблення дерев (насаджень) і чинники, що призводять до їхнього відмирання [118]. Таким чином, погодні умови впливають на розвиток як рослин, так і шкочинних організмів. Тому повне використання метеорологічної інформації стає обов'язковою передумовою для розробки прогнозів поширення і розвитку шкочинних організмів і обґрунтування рекомендацій щодо обмеження їхнього впливу.

3.3. Патологія *Fraxinus excelsior* L. невстановленої етиології

Нами на обстежених ділянках в умовах свіжих дібров Західного Поділля при проведенні рекогносцирувальних лісопатологічних обстежень виявлені симптоми захворювання, відомого як «*ash dieback*» («смертельна хвороба» ясена).

Нового хвороботворного агента описав Т. Ковальський у 2006 році як новий вид *Chalara fraxinea* Kowalski et al [210]. У 2010 році визначено, що цей новий вид для науки – *Hymenosyphus pseudoalbidus* Queloz, Grunig, Berndt, T. Kowalski, T. N. Sieber & Holdenr (Queloz та ін., 2011.) [223]. Загальну біологічну та мікроморфологічну характеристику ізолятів *C. fraxinea* надали австрійські науковці Halmschlager and T. Kirisits (2008) [195].

Щодо *Hymenosyphus pseudoalbidus*, як збудника даного захворювання ясена звичайного, то телеоморфа у грибів відділу *Ascomycota* формується зазвичай на відмерлому субстраті та є сапротрофом, що відмічено не лише у працях багатьох вчених, а й у визначнику грибів [63, 64]. Наразі в іноземній літературі збудником «*ash dieback*» ясена відмічена *Chalara fraxinea* (цей гриб, як і решта видів роду

Chalara, на теренах Радянського Союзу не виявлений). При цьому акцентується увага на тому, що *C. fraxinea* є анаморфою *H. pseudoalbidus* (*H. albidus*). Відомо, що гриби роду *Chalara* є анаморфами аскових грибів родів *Endoconidiophora* і *Hyphomyces*. На наш погляд, цикл розвитку *C. fraxinea* потребує уточнення в контексті його належності як анаморфи до *H. pseudoalbidus* (*H. albidus*).

Щодо назви хвороби, то в різних джерелах інформації її називають по-різному, що безумовно пов'язано із симптоматикою: «*ash dieback*», «смертельна хвороба ясена», «периферійне відмирання», «патогенне всихання ясена», «європейська хвороба ясена» та інші. Проте нині немає офіційно затвердженого українського аналога назви даного захворювання.

Існують підтвержені дані щодо уражуваних видів рослин – це *Fraxinus excelsior* і *Fraxinus angustifolia*. У 2009 році естонські вчені провели інокуляцію патогеном екзотичних видів ясена (*F. nigra*, *F. americana*, *F. mandshurica* та *F. pennsylvanica*) і встановили, що ці види уражаються незначною мірою, некрози розвиваються дуже повільно і не призводять до відмирання дерев [195].

Особливістю патології «*ash dieback*» є те, що вона проявляється у будь-якому віці дерева, проте особливо сприйнятливими до ураження є молоді рослини *Fraxinus excelsior*. Першими наглядно помітними ознаками захворювання на деревах стиглого віку є утворення замість класичної ажурної крони зрідженої неправильної форми з «залисинами» (через відсутність листків) крони. На молодих рослинах (1–10 річного віку) перші симптоми можна помітити ще до появи листків – це зміна кольору кірки дерева у місці ураження (замість зеленувато-сірої гладкої формується буро-коричнева кірка (рис. 3.4. а), утворюються маленькі некротичні дискретні ураження у вигляді плям (без ескудату) на пагонах і стовбурах, особливо у верхній частині дерева. Згодом ці плями збільшуються за рахунок поширення спочатку у поздовжньому напрямі (вздовж пагона), а потім – у поперечному (окільцьовує пагін) і, як наслідок, відбувається відмирання (всихання) вищерозміщеної частини пагона (рис. 3.4. д). Саме тому, найчастіше, спостерігається відмирання і усихання верхівкових

пагонів. Зазвичай, першим відмирає конус наростання молодого пагона, але уражені дерева дають приріст.

На поздовжньому зрізі у місці зміни кольору кірки помітно (рис. 3.4. б, в), що ураження свіже і поширилося лише у поздовжньому напрямі. Нетипові метаморфози щодо характерного забарвлення кірки та первинної кори відбулися лише з частиною ураженого місця.

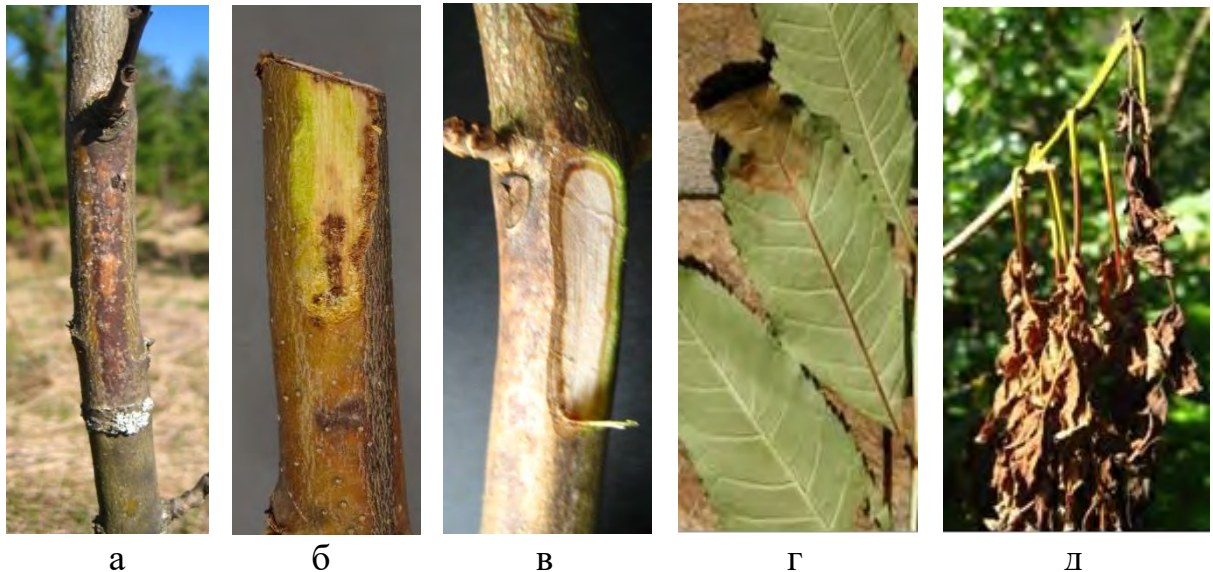


Рис. 3.4. Хвороба «*ash dieback*» на пагонах та листках *Fraxinus excelsior*
 а – буре пляма у місці ураження як первинний симптом «*ash dieback*» на молодих деревах; б – дискретне ураження первинної кори; в – поздовжній зріз у місці зміни забарвлення кірки (місці ураження); г – листок уражений «*ash dieback*»; д – типовий симптом «*ash dieback*» – листки наче обпалені.

Серед уражених «*ash dieback*» екземплярів можна виділити минулорічне ураження. Різниця полягає у тому, що в центрі бурої плями формується ділянка світлого забарвлення. В результаті дослідження встановлено, що світлі плями є відмерлими частинами кірки та лубу і не беруть участь у функціонуванні дерева (висхідний потік поживних речовин і низпадний потік органічних речовин).

Як уже зазначалося, одним із основних симптомів «*ash dieback*» є утворення поодиноких некротичних ділянок на листовій пластині, зміна забарвлення, в'янення та передчасне опадання листків з подальшим відмиранням крони тощо.

Листки вище місця ураження в'януть (починаючи з верхівкового листка), а до кінця літа чорніють (наче обпалені вогнем), проте тривалий час (до середини

літа) не засихають (дод. Е).

За нашими даними, уражені листки характеризується появою на краях листків чорних, наче обпалених вогнем, некротичних ділянок. Листки в'януть, уздовж головної жилки та біля основи листка з'являються чорно-бурі плями. Чорні листки не опадають, а залишаються висіти на гілці разом із зеленими. Якщо уражена не вся листкова пластинка, а тільки її частина, то чорна частина листка зазвичай крихка, легко руйнується, а зелена – нормально функціонує, зберігає тургор. Листкові бруньки дерева, яке має перші ознаки ураження, не розпускаються, що спричиняє суховершинність (дод. Ж).

Багаторічні ураження характеризуються одночасним засиханням пагонів та квіток. Вздовж стовбура і пагонів – сухобочини по кірці (опіки) довжиною 10–30 см, іноді до кількох метрів (дод. Е, Ж). Уражена кірка западає, відмежовуючись тріщинами, і, як наслідок, відпадає шматками. При цьому порушується структура флоєми, камбію, деревини. Із тріщин кірки часто виступає краплинами чорніючий рідкий ексудат. Патологічний процес весною триває близько двох тижнів. Наші спостереження показали, що ураження відбувається восени попереднього року. Уражуються листки, плоди і пагони, ураження іде через черешок по жилках листка.

Усі вищеперераховані симптоми безумовно близькі до симптомів, які описує польський дослідник Kowalski та підтвердили австрійські науковці Halmschlager and T. Kirisits [195, 213].

Із патології типу «*ash dieback*» нами виділені гриби: *Cladosporium cladosporioides* (Fres.) de Vries, *Ulocladium botrytis* Preuss, *Fusarium* sp., *Fusarium heterosporum* Nees., *Mycelia sterilia* (orange), *Mycelia sterilia* (dark), *Phoma* sp. та бактерії, зокрема *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, *Erwinia horticola* *Xantomonas* sp. Штучне інфікування органів *Fraxinus excelsior* мікроміцетами не призвело до виникнення симптомів, подібних «*ash dieback*», а інфікування бактеріями спричиняли патологічні процеси, аналогічні туберкульозу ясена.

3.4. Патогенні гриби *Fraxinus excelsior* L.

Невід’ємним складником рослин є види епіфітної й ендоситної мікобіоти, які заселяють всі її органи – від коріння до насіння – та виконують широкий спектр функцій. При цьому, з одного боку, рослина регулює як чисельний склад, так видове і систематичне різноманіття мікобіоти, а з іншого – мікобіота впливає на життєздатність рослин, їх фізіологічні та метаболітичні процеси [19].

У ході проведеного аналізу мікобіоти уражених пагонів *Fraxinus excelsior* всього (включаючи ідентифіковані тільки до рівня роду *Fusarium* sp. та *Phoma* sp.) було виділено 10 видів, 7 родів мікроміцетів, які належать до анаморфних видів. Більшість проаналізованих зразків уражених тканин містили одночасно кілька видів мікроміцетів (рис. 3.5.), (дод. Л).

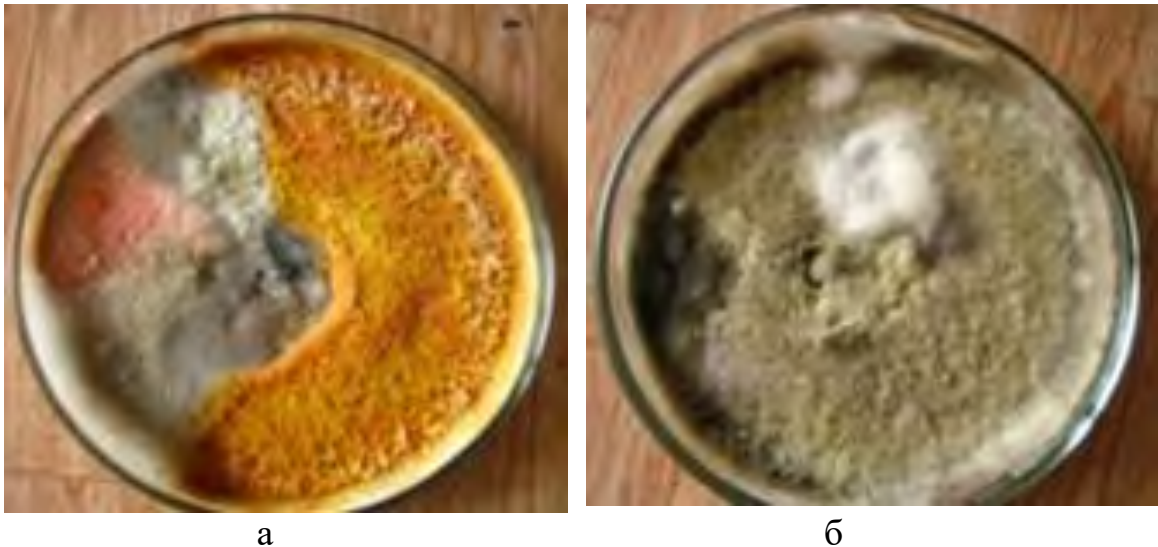


Рис. 3.5. Колонії мікроміцетів, ізольованих з вегетативних та генеративних органів всихаючих дерев *Fraxinus excelsior*: а – *Mycelia sterilia* (orange), *Mycelia sterilia* (dark), *Cladosporium cladosporioides* (Fres.) de Vries, *Ulocladium botrytis* Preuss; б – *Ulocladium botrytis* Preuss, *Phoma* sp., *Cladosporium cladosporioides* (Fres.) de Vries.

Детальні результати мікологічного дослідження пагонів (діаметром від 1 до 4 см) *Fraxinus excelsior* з характерними ознаками ураження туберкульозом (початкова стадія «парша») та всихання (локальне потемніння, лущення кірки) наведені в табл. 3.3.

Таблиця 3.3

Видовий склад мікроміцетів *Fraxinus excelsior* з симптомами всихання та уражених *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*

Симптоми ураження	Ідентифіковані види мікобіоти	
	15.04.2014	20.05.2014
Пагін (d≈1см) з потемнінням (всихання)	<i>Mycelia sterilia</i> (orange) <i>Mycelia sterilia</i> (dark) <i>Cladosporium cladosporiodes</i> (Fres.) de Vries <i>Ulocladium botrytis</i> Preuss	<i>Ulocladium botrytis</i> Preuss <i>Cladosporium cladosporiodes</i> (Fres.) de Vries
Пагін (d≈1,5 см) з потемнінням (всихання)	<i>Cladosporium cladosporiodes</i> (Fres.) de Vries <i>Ulocladium botrytis</i> Preuss	<i>Mycelia sterilia</i> (orange) <i>Ulocladium botrytis</i> Preuss
Пагін (d≈4см) зі зміною кольору кори (темніші по краях, світлі, жовто-коричневі – в центрі) всихання	<i>Mycelia sterilia</i> (orange) <i>Ulocladium botrytis</i> Preuss <i>Phoma</i> sp.	<i>Fusarium</i> sp. <i>Ulocladium botrytis</i> Preuss <i>Cladosporium cladosporiodes</i> (Fres.) de Vries <i>Mycelia sterilia</i> (orange)
Пагін (d≈1,5см) з «паршею» (початкова стадія) туберкульоз	<i>Mycelia sterilia</i> (orange) <i>Phoma</i> sp.	<i>Mycelia sterilia</i> (dark) <i>Cladosporium cladosporiodes</i> (Fres.) de Vries <i>Fusarium</i> sp. <i>Acremonium strictum</i> W. Gams.
Пагін (d≈4см) з «паршею» (початкова стадія) туберкульоз	<i>Ulocladium botrytis</i> Preuss <i>Phoma</i> sp.	<i>Fusarium sporotrichiella</i> Bilaivar. Poae (Peck) Wollenw. <i>Ulocladium botrytis</i> Preuss <i>Cylindrocarpon didymum</i> (Harting)
Пагін (d≈1см) з потемнінням кори, всихання	<i>Mycelia sterilia</i> (dark) <i>Ulocladium botrytis</i> Preuss	<i>Cladosporium cladosporiodes</i> (Fres.) de Vries <i>Ulocladium botrytis</i> Preuss <i>Mycelia sterilia</i> (orange) <i>Fusarium heterosporum</i> Nees
Пагін (d≈1см) з потемнінням кори, всихання	<i>Ulocladium botrytis</i> Preuss <i>Phoma</i> sp. <i>Cladosporium cladosporiodes</i> (Fres.) de Vries	<i>Cladosporium cladosporiodes</i> (Fres.) de Vries

Колонії *Acremonium strictum* W. Gams (син. =*Sarocladium strictum* (W. Gams) Summerbell, =*Tilachlidium medietatis* Novobr.) плоскі, з гладкою, вологою, бархатистою або пластівчастою текстурою, іноді нагадують тонкий пухнастий шар бавовни. Колір міцелію коливається в межах від світло-рожевого до помаранчевого, а іноді він жовтий, білий або зелений. Гіфи тонкі, 1–1,5 мкм в діаметрі. Конідії в слизистих голівках, злегка циліндричні або еліпсоїдні, у деяких штамів яйцеподібні, грушоподібні, гладенькі, 3,3–6×0,9–1,8 мкм.

Колонії *Cylindrocarpon didymum* (Harting) (син. =*Fusisporium didymum* Harting, =*Fusarium didymum* (Harting) Lindau, =*Ramularia eudidyma* Wollenw., =*Ramularia didyma* (Harting) Wollenw.) розпростерті, борошнисто-зернисті, рідше повстяно-тяжеподібні. Строма склероцієподібна, білого, коричнево-бурого або персикового кольору, пухнаста, світло- або пурпурно-коричнева, на зворотному боці світло-коричнева, іноді з пурпурно-сірим відтінком. Помітної різниці між макро- і мікроконідіями немає. Конідієносці довгі і тонкі, іноді гіллясті з верхівковими циліндричними стеригмами, $18-23 \times 2,5-3,5$ мкм. Конідієносці коротші і ширші, $15-20 \times 3,5-5$ мкм. Первинні конідії яйцеподібні, безбарвні, $5-9 \times 3-4,5$ мкм, пізніше вони яйцеподібні, еліптичні до циліндричних з заокругленими кінцями, прямі або зігнуті, з 1 (рідше 2) перегородкою, одноклітинні, $10-17 \times 3-5$ мкм. Хламідоспори верхівкові, на коротких бокових гілочках або інтерколярні, поодинокі, в ланцюжках або вузликах, кулясті, гладенькі, безбарвні, пізніше коричневі, $8,5-11$ мкм в діаметрі.

Колонії *Ulocladium botrytis* Preuss (син. =*Stemphylium botryosum* var. *ulocladium* Sacc., =*Stemphylium botryosum* var. *botrytis* (Preuss) Lindau, =*Alternaria botrytis* (Preuss)) порівняно швидкорослі, темно-чорно-коричневі, оксамитові. Конідієносці часто дихотомічно направлені до вершини, гранульовані, блідо- або світло-золотисто-коричневі, зазвичай гладкі, до 100 мкм довжиною, 3–5 мкм товщиною. Конідії поодинокі, широкоеліпсоподібні або оберненояйцеподібні, жовто-коричневі, густо-шорсткі або шипуваті, з 1–3 поперечними і однією або кількома поздовжніми перетинками, $1,3-30 \times 6-9$ мкм.

Колонії *Cladosporium cladosporioides* (Fres.) de Vries (син. =*Penicillium cladosporioides* Fresen., =*Hormodendrum cladosporioides* (Fresen.) Sacc., =*Cladosporium hypophyllum* Fuckel, =*Monilia humicola* Oudem.) розпростерті, бархатисті від маслиново-зеленого до маслиново-коричневого забарвлення. Конідієносці прямі або звивисті, іноді колінчасті, часто вузлуваті, світло- або темно-маслиново-коричневого забарвлення, гладкі, довжиною до 250 мкм і 3–6 мкм в діаметрі, іноді з верхівковим здуттям діаметром 7–9 мкм. Конідії продовгуваті чи еліптичні з заокругленими краями, товстою оболонкою, дрібно-

бородавчасті, одноклітинні, світло- або темно-маслиново-коричневого забарвлення, розміри коливаються в межах 5–23×3–8 мкм.

Fusarium heterosporum Nees (син. =*Fusarium flocciferum* Corda, =*F. reticulatum* Mont., =*F. reticulatum* Mont. var. *negundinis* (Sherb.) Wr., =*F. heterosporum* Nees var. *negundinis* (Sherb.)). Повітряний міцелій білий, біло-рожевий, рідше світло-кремовий або жовтуватий. Макроконідії веретеновидні, серпоподібні, з більш-менш вираженим сосочко подібним конідиєносцем, з 3–7 поперечними перетинками, еліптично-вигнуті, зазвичай блідо-рожеві, брудно-жовтуваті, охряні або блідо-помаранчево-червоні, утворюються на повітряному міцелії розміром 20–50×3–4,5 мкм і 25–60×3–3,5 мкм – з 5 перетинками.

Fusarium sporotrichiella Bilaivar. (син. =*Fusarium sporotrichioides* Sherb. =*F. sporotrichioides* Sherb. var. *minus* Wr., =*F. sporotrichoides* Sherb. subsp. *minus* (Wr.) Raillo, =*F. chlamydosporum* (Wr. et Rg.) Booth., =*F. sporotrichoides* Wr., =*F. tricinctum* (Corda) (Wr.) Booth., =*F. tricinctuin* (Cda) Sacc.). Повітряний міцелій швидкоростучий, високий, при спороутворенні кришиться, білого, біло-рожевого або червоного кольору. Макроконідії утворюються на повітряному міцелії, веретеновидно-серповидні, з більш-менш чітко вираженим конідиєносцем, зазвичай з 5 перетинками розміром 26–48×3,8–5 мкм. Мікроконідії грушоподібні (розміром 3,8–12,5×3,8–6,6 мкм) або булавоподібні (розміром 9,5–15×3,8–7,5 мкм) утворюються на простих або розгалужених конідиєносцях, поодинокі або в невеликих ланцюжках, овально-циліндричні. Мікроконідії одноклітинні або з 1 перетинкою, розміром 5,7–17×2–3,5 мкм.

Для оцінки типовості виду та визначення його положення у структурі домінування в мікоценозі нами було застосовано критерій просторої частоти трапляння виду мікроміцетів (ПЧТ). Для вивчення типової різноманітності грибів у мікоценозах ми використали поняття сезонної частоти трапляння виду (СЧТ). Нами також було визначено коефіцієнт заселення (КЗ), який вказує на відсоток зразків деревини, в яких виявлено цей вид (рід) гриба. Для характеристики видового складу мікроміцетів у досліджуваних зразках деревини застосовували коефіцієнт подібності Сьоренсена-Чекановського.

Результати визначення просторової та сезонної частоти трапляння міксоміцетів, а також коефіцієнт заселення наведено у табл. 3.4.

Таблиця 3.4

Просторова і сезонна частота трапляння видів мікрофлори всихаючих насаджень *Fraxinus excelsior* та коефіцієнт їхнього заселення

Вид (рід) мікроміцета	Основні показники		
	Просторова частота трапляння, %	Сезонна частота трапляння, %	Коефіцієнт заселення, %
<i>Mycelia sterilia</i> (dark)	21,5	100	21,5
<i>Mycelia sterilia</i> (orange)	42,9	100	42,9
<i>Acremonium strictum</i> W.Gams	14,3	50	14,3
<i>Cladosporium cladosporiodes</i>	57,2	100	57,2
<i>Cylindrocarpon didymum</i> (Harting)	14,3	50	14,3
<i>Fusarium heterosporum</i> Nees	14,3	50	14,3
<i>Fusarium sporotrichiella</i> Bilaivar.	14,3	50	14,3
<i>Fusarium</i> sp.	28,6	50	28,6
<i>Ulocladium botrytis</i> Preuss	78,6	100	78,6
<i>Phoma</i> sp.	57,1	50	57,1

На основі отриманих результатів можна диференціювати виділені нами види мікроміцетів на окремі категорії, зокрема стверджувати, що *Ulocladium botrytis* Preuss є типовим домінуючим видом (просторова і сезонна частота трапляння перевищують 60 %). До типових достатньочисельних видів належать – *Phoma* sp., *Cladosporium cladosporiodes* (Fres.) de Vries, *Mycelia sterilia* (orange); відповідно до типових малочисельних видів – *Acremonium strictum* W. Gams., *Cylindrocarpon didymum* (Harting), *Fusarium sporotrichiella* Bilaivar., *Fusarium heterosporum* Nees, *Fusarium* sp. та *Mycelia sterilia* (dark). Випадкових видів немає.

Найвищим коефіцієнтом заселення (57,1 %) характеризується *Ulocladium botrytis* Preuss, найнижчим (14,3 %) – *Acremonium strictum* W. Gams., *Cylindrocarpon didymum* (Harting), *Fusarium sporotrichiella* Bilaivar., *Fusarium heterosporum* Nees. Розрахунки коефіцієнта подібності Соренсена-Чекановського ($S > 0,5$) вказують на достовірні відмінності між видовим складом мікобіот порівнюваних етапів дослідження.

Молекулярно-фітопатологічний аналіз фрагментів пагонів *Fraxinus excelsior* з характерними ознаками всихання було проведено спільно білоруськими та польським дослідниками на базі Польського науково-дослідного інституту лісового господарства. В ході ПЦР-аналізу мікрофлори уражених пагонів *F. excelsior* було виявлено п'ять різних варіантів ампліконів, які відповідають п'яти різним видам грибів – *Aureobasidium pullulans* (De Bary), *Ascomecete* sp., *Fungal* sp., *Botryosphaeria stevensii*, *Chalara fraxinea* [42]. Також у 2013 році було проведено лабораторний аналіз на базі ДСЛП «Львівлісозахист» листків *F. excelsior* (Улашківського лісництва ДП «Чортківське лісове господарство», тип лісу ДзГБД) та виявлено *Alternaria tenuis* Nees, *Cladosporium herbarum* (Pers.) Lk, *Phomopsis scobinella* Sacc et D. Sacc.

Таким чином, проведені нами дослідження у поєднанні з результатами інших вчених свідчать про наявність у хворих дерев *Fraxinus excelsior* складного біокомплексу патогенних видів, які дисперсно локалізуються по ураженій ділянці та беруть безпосередню участь у всиханні ясеневих насаджень.

3.5. Туберкульоз *Fraxinus excelsior* L. у лісостанах Західного Поділля

Туберкульоз *Fraxinus excelsior* – найпоширеніша та найшкодочинніша хвороба твердолистяної секції державних підприємств Західного Поділля України. Ясен звичайний виступає тут у ролі як головної, так і супутньої породи, дає добре та задовільне природне насіннєве поновлення, широко застосовується у промислових цілях та безумовно відіграє важливу роль у регулюванні екологічного стану регіону. Більшість ясеневих деревостанів природного походження. Домінують середньовікові і пристигаючі насадження I–I^b бонітету з повнотою 0,7–0,8. Поточний приріст деревини з віком зменшується від 11,6 м³×рік⁻¹ – у віці 20–30 років до 2,8 м³×рік⁻¹ – у віці 90–100 років. Запас олівається в межах 150–400 м³×га⁻¹. Проте санітарний стан *F. excelsior* у насадженнях на сьогодні є тривожним. Понад 40 % деревостанів за участю ясена звичайного уражені *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* – збудником

туберкульозу ясена, який за своєю біологією зазвичай не призводить до відмирання дерев, проте суттєво знижує якість деревини та насіння, а хворе дерево є потужним резерватом як бактеріальної, так і грибної інфекції.

3.5.1. Основні етапи патогенезу інфекційних хвороб. У патогенезі інфекційних хвороб розрізняють кілька головних фаз (етапів, періодів): передінфекційна фаза, ураження, інкубаційний період та післяінкубаційна фаза, яка поєднує власне захворювання з подальшим одужанням (повне чи часткове), чи загибеллю (відмиранням) рослин або переходом хвороби у хронічний стан.

Дослідження механізму зародження та розвитку хвороби і окремих її проявів, симптоматики хвороби та особливостей патогенезу захворювання проведені нами в насадженнях *Fraxinus excelsior* різного складу, віку, походження в свіжих дібровах Західного Поділля. Це дозволяє виділити особливості протікання патологічного процесу та максимально детально описати фазу «власне хвороба» на прикладі патогенезу туберкульозу *F. excelsior* на ділянках з близькими умовами місцезростання, але різними таксаційними показниками. Аналізуючи механізм патогенезу туберкульозу *F. excelsior*, нами виділено п'ять основних етапів розвитку згаданого бактеріозу (рис. 3.6).



Рис. 3.6. Основні етапи патогенезу туберкульозу *Fraxinus excelsior*

Етап 1. «Парша». Туберкульоз *Fraxinus excelsior* зустрічається як у насадженнях, так і у поодиноких дерев, які зростають на відкритій місцевості. Збудник туберкульозу може уражувати дерева протягом усього періоду їхнього росту і розвитку, починаючи з одно-дворічного віку. Первинні типові симптоми хвороби проявляються на пагонах і стовбурах з гладенькою (первинною) сірувато-зеленою кіркою та характеризуються незначним локальним здуттям верхнього шару клітин кірки, появою мікротріщин та невеликих еліпсоподібних м'яких пухлин і заповнення порожнин сірою липкою бактеріальною масою без запаху (в активній фазі процесу), які можуть з'явитися як у верхній, так і в нижній частині стовбура (рис. 3.7). Проте, незважаючи на ці симптоми, нещодавно уражене та вчасно виявлене дерево ще не втрачає своїх властивостей та повністю виконує свої основні функції у насадженні.



Рис. 3.7. Первинні морфоознаки ураження *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* стовбура *Fraxinus excelsior*

З часом пухлини стають більш плоскими, розтріскуються, камбій і луб у середній частині відмирають і руйнуються. У центрі пухлин утворюється невелика, неглибока, вузька, продовгувата, пряма або звивиста тріщина, яка з часом заростає, але повного заростання не відбувається. З року в рік утворюються нові туберкульозні утворення, які поширюються як по довжині, так і по периметру стовбура (пагона). В результаті формуються специфічні багаторічні ураження, що нагадують паршу (дод. Г).

На поздовжньому та поперечному розрізі відсутні будь-які зміни від нормального вигляду (форми чи кольору) будови деревини *Fraxinus excelsior*.

Етап 2. «Поширення». Із року в рік відбувається утворення (поширення) нових осередків ураження по довжині та периметру всього стовбура (пагона) *Fraxinus excelsior* (рис. 3.8). Процес поширення та виникнення нових туберкульозних уражень тривалий, проте динамічний. Вони можуть з'являтися вище та нижче місця основного ураження, без будь-якої залежності та послідовності. «Парша» перетворюється на тонкі тріщинки та борозенки.



Рис. 3.8. Розвиток попередніх та утворення нових осередків ураження *Pseudomonas syringae* рv. *savastanoi* по довжині та периметру стовбура (пагона) *Fraxinus excelsior*

Свідченням локального поширення туберкульозу протягом вегетаційного періоду є наявність різних за розміром некрозів заболоневої частини стовбура *Fraxinus excelsior*. Це добре помітно, якщо зняти кірку у місці локалізації патологічного процесу (дод. Г). На поздовжньому та поперечному розрізах спостерігається потемніння верхніх шарів деревини безпосередньо на ділянках ураження. У деревині наявні різні фаути.

Етап 3. «Власне туберкульоз». Подальший розвиток хвороби призводить до формування типової туберкульозної пухлини при злитті осередків ураження (це, очевидно, пов'язано з тим, що між штамами бактерій не спостерігається антогонізму, а, навпаки, відбувається взаємопідсилення шкодочинної дії різних

функціональних та систематичних груп міко- та мікроорганізмів на процеси руйнування деревини). На даному етапі пухлина помітно збільшується у розмірі як по довжині, так і по периметру, наче прагне окільцювати пагін чи стовбур (рис. 3.9). Відбувається деформація ураженого органа.



Рис. 3.9. Формування типової туберкульозної пухлини

Для типових туберкульозних утворень притаманні різні фаути у деревині за рахунок того, що раневий шар деревини постійно то відновлюється (заростає), то руйнується. Такий процес пояснюється захисною реакцією дерева у відповідь на проникнення збудника. Посилюється активність окислювальних ферментів, збільшується кількість і активність фітонцидів, клітинні стінки стають пробкоподібними, відмирають і випадають разом із ураженими клітинами. Внаслідок цього окремі групи клітин довкола первинного осередку інфекції набувають підвищеної стійкості і стають «бар'єром», що перешкоджує поширенню збудника в рослині. Якщо збудник не зможе здолати опір тканин, то ураження обмежується плямою хлоротичного характеру або відмерлою тканиною.

Типову туберкульозну пухлину легко помітити та розпізнати. На відносно гладкій кірці *Fraxinus excelsior* чітко виділяється рельєфна пухлина з нерівними рваними краями та темною (майже чорною) центральною частиною. На поздовжньому, поперечному та торцевому розрізах помітні зміни у будові (деформація, гіпертрофія-гіперплазія, некроз) та кольорі ураженої деревини.

Етап 4. «Деформація генеративних органів». Найбільш небезпечним етапом у патологічному процесі хвороби є інфікування суцвіть та зав'язі, що опосередковано свідчить про судинний характер ураження: інфекція проникла у водопровідну систему дерева і почався незворотній процес руйнування генеративних органів.

Наразі механізм інфікування суцвіть та шляхи поширення інфекції недостатньо вивчені й експериментально не підтверджені. Зважаючи на судинний характер ураження дерев *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, можна з високою часткою вірогідності констатувати, що ураження генеративних органів відбувається за рахунок судинної бактеріальної інфекції стовбурів.

Квітування *Fraxinus excelsior* – процес динамічний і за сприятливих кліматичних умов від утворення квіткової зав'язі до формування перших однокрилаток проходить 2–3 тижні. Проте даний період слід вважати найважливішим етапом онтогенезу, адже саме від нього в подальшому залежить якість і кількість насіннєвого матеріалу, за допомогою якого і відбувається природне поновлення та культивування ясена звичайного у лісах, парках та зелених зонах. Спостереження за квітучим ясенем дає можливість описати ряд нетипових метаморфоз, які останнім часом відбуваються з його генеративними органами в усьому світі. Досліджуваний етап є наслідком агресивного протікання хвороби і проявляється на деревах з типовими ознаками ураження *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, а часто – і на зовнішньо здорових деревах.

Досить тривалий час дерево з характерними туберкульозними виразками може квітнути і плодоносити, а насіння мати зовнішньо здоровий вигляд (без ознак ураження). З часом з генеративними органами *Fraxinus excelsior* починають відбуватися типові для хвороби деформації. Уражене дерево, навіть у безлистому стані, вирізняється від здорового, оскільки відстає у розвитку приблизно на два тижні (коли неуразені дерева вже квітують, на уражених лише починають набухати бруньки). Здорові квітки мають фіолетове забарвлення та розміщуються віялоподібними пучками на укорочених пагонах. На ранніх етапах квітування на цих пагонах ще зберігаються залишки минулорічних плодоніжок (рис. 3.10).



Рис. 3.10. Здорові (без очевидних ознак ураження) генеративні органи *Fraxinus excelsior*

Залежно від того, на якому етапі ураження (початковому чи прогресуючому) знаходиться дерево, починають відбуватися різноманітні деформації з квітками поодинокі чи масово. Проявляються вони у зміні кольору (тьмяніють, темніють і буріють) та форми квіток, тургору тканин (здорові квітки характеризуються м'якістю, соковитістю, а уражені, навпаки, наче позбавлені соку і схильні до швидкого засихання). Здорові квітки доволі швидко формують молоденькі світло-зелені однокрилатки, які дозрівають протягом літа, а уражені зазвичай так і не формують однокрилатки, а скупчуються навколо нерозвиненої (не відкритої) верхівкової бруньки і утворюють дрібні (діаметром 1–2 мм), спочатку темно-фіолетові, а згодом темно-коричневі пухлини, які щільно прилягають одна до одної, формуючи досить великі пухлини (до 1,0–1,5 см), які нагадують грона винограду [118]. На одній здоровій квітконіжці утворюється від 15 до 30 квіток, а на уражених ця кількість значно скорочується (до 10–15 квіток). Уражені квітки наче завмирають у своєму розвитку. Уже на початковому етапі квітування, іноді навіть відразу після виходу з бруньки, уражені квітки починають формувати пипові скупчення, які з часом твердіють (дерев'яніють) і утворюють дрібні пухлинки, які висять на дереві, не опадаючи до пізньої осені, а окремі ураження залишаються на дереві навіть до наступної весни.

Зазвичай на деревах *Fraxinus excelsior* з характерними ознаками ураження збудником туберкульозу спостерігається суцільне ураження однокрилаток, але деколи можливе утворення нормальних і хворих зразків на одній рослині, що, очевидно, пов'язано з вірулентністю *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, ступенем ураження судинної системи дерева, а також з певними відмінностями у фізіології окремих дерев та їхньою резистентністю до описаного збудника (рис. 3.11), (дод. Г.1).



Рис. 3.11. Уражені збудником туберкульозу генеративні органи *Fraxinus excelsior*

На фоні ажурної крони *Fraxinus excelsior* неозброєним оком помітні хворобливі темно-бурі скупчення, які висять на одній гілці зі здоровим насінням і, на перший погляд, не шкодять дереву. Проте слід зауважити, що заготівля насіння з таких дерев буде недоцільною, оскільки туберкульоз характеризується дифузним ураженням, тобто інфекція міститься в усіх органах ураженого дерева, незважаючи на те, змінилися його морфологічні ознаки чи ні.

Суцільне ураження однокрилаток можна спостерігати при хронічній формі захворювання. Таке дерево помітно здалеку – крона значно зріджена, колір листків тьмяний, з сіруватим відтінком, замість лінійно- або овально-ланцетної форми листки стають вузькими та видовженими, суттєво зменшується розмір

листкової пластинки. Можна припустити, що такі листки значно гірше виконують фотосинтезуючі, газообмінні чи транспіраційні функції.

Варто зазначити й те, що під час лісопатологічних обстежень нами були відмічені інші нетипові зміни, які відбулися з генеративними органами *Fraxinus excelsior*, проте уже під дією інших чинників, зокрема представників шкодочинної ентомофауни (*Lignyodes enucleator* Panz та *Dasineura fraxini* Kieff.).

Етап 5. «Вади деревини». Під ураженою корою та кіркою в деревині формуються більші чи менші порожнини, каверни, раковини, заповнені темною масою (рис. 3.12). Ураження набуває хронічного протікання, що проявляється не тільки у порушенні фізіолого-біохімічних процесів, а й у яскраво виражених анатомо-морфологічних змінах деревини. Руйнівні процеси торкаються не тільки поверхневих шарів кірки та лубу, а й безпосередньо камбію, самої деревини.



Рис. 3.12. Вади деревини *Fraxinus excelsior*, спричинені *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* та видами супутньої міко- та мікробіоти: поперечний та поздовжній зріз модельного дерева № 5 та прояв змішаної інфекції (формувння виразки)

Не зважаючи на те, що іноді зовнішні симптоми хвороби можуть бути не надто «агресивного» характеру, проте раніше уражене дерево (навіть у молодому віці) зберігає інфекційний фон і під кіркою в місці ураження обов'язково формується більша чи менша порожнина, заповнена темною масою. Деревина

Fraxinus excelsior, видалена з насадження на даному етапі патогенезу, низькоякісна та може використовуватися тільки на дрова (дод. Г.2).

Зниження фізіологічної активності уражених дерев сприяє заселенню їх представниками шкодочинної ентомофауни – строкатий (*Hylesinus fraxinus*) та великий (*Hylesinus crenatus*) ясеневі лубоїди, червиця в'їдлива (*Zeuzera pyrina*), ясеневий чорний (*Tomostethus nigrinus*) та білокрапковий (*Macrophya punctum-album*) пильщики тощо.

У місцях утворення відкритих уражень (виразок), спричинених зазвичай аскоміцетами *Nectria galligena* Bres. (анаморфа – *Cylindrocarpon heteronema* (Berk. et Br.) Wz.) та *Endoxylina stellulata* Rom. (анаморфа – *Libertella fraxini* Ogan.) – збудників звичайного (східчастого) раку листяних деревних рослин, і в першу чергу *Fraxinus excelsior*, спочатку відбувається формування комплексу деревозабарвлюючих, а згодом і дереворуйнівних грибів, зокрема з відділу *Basidiomycota*: *Tyromyces fissilis* (Berk. et Curt.) Donk, *Spongipellis spumeus* Pat., *Fomitopsis cytisina* Bond. et Sing., *Inonotus hispidus* Karst., *Phellinus conchatus* Quel., *Phellinus torulosus* Bourd. et Galz., *Polyporus varius* Pers. ex. Fr, *Funalia gallica* Bond. et Sing. тощо.

Таким чином, проблема погіршення санітарного стану ясеневих насаджень внаслідок стрімкого розвитку та поширення туберкульозу *Fraxinus excelsior* (збудник – *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*), зниження якості деревини і, як наслідок, – руйнування цілісності лісового біогеоценозу – проблема науковців та практиків лісової галузі не тільки Західного Поділля, але й всього світу. У дерев, уражених збудником туберкульозу, порушуються фізіолого-біохімічні процеси, зокрема, погіршуються фотосинтезуючі та транспіраційні властивості, внаслідок чого вони стають «інкубаторами» для розвитку інших, не менш небезпечних інфекційних та неінфекційних хвороб. На досліджуваних ділянках, окрім характерних симптомів протікання туберкульозу ясеня, виявлені також симптоми «смертельної хвороби», некрозу, східчастого раку, плямистостей. Ослаблені дерева швидко заселяються представниками шкодочинної ентомофауни, що значимо підсилює загальну патологію. Тому дослідження симптоматики та

патогенезу цієї шкодочинної та контагенозної хвороби у поєднанні зі з'ясуванням механізмів передачі та поширення інфекції від хворого дерева до здорового у контексті розробки заходів боротьби з туберкульозом *F. excelsior* є досить актуальними.

3.5.2. Поширення туберкульозу *Fraxinus excelsior* L. у лісостанах різного віку, складу та походження. Відомо, що складні за формою і мішані за складом лісостани повніше використовують лісорослинні умови і, як правило, більш продуктивні, характеризуються підвищеною груповою стійкістю до збудників хвороб [158]. Багатоярусні ліси, порівняно з одноярусними, поглинають більше сонячної енергії і є також продуктивнішими, особливо, якщо до їхнього складу входять деревні рослини з різною кореневою системою. Наприклад, *Quercus robur* і *Tilia cordata* глибоко проникають в ґрунт, а в поєднанні з поверхневою кореневою системою *Fraxinus excelsior* і *Acer platanoides* вони краще використовують запаси поживних речовин і ґрунтової вологи і тому біологічно стійкіші [43, 66, 136]. Такі лісостани активніше переводять талі та дощові води в ґрунті і добре захищають ґрунт від водної ерозії. Ґрунти у мішаних насадженнях щільніше заселені дощовими черв'яками та іншими безхребетними тваринами, а їхня життєдіяльність сприяє підвищенню в ґрунтах вмісту поживних речовин. Водночас, мішані насадження стійкіші до вітровалів, сніговалів, буреломів, пожеж, шкодочинних комах і збудників інфекційних хвороб [159].

Дослідженнями встановлена пряма залежність поширеності хвороби від частки ясена у складі насаджень різних вікових груп (рис. 3.13). Зазначимо, що при лісопатологічному обстеженні деревостанів у межах вікових груп ми враховували всі дерева *Fraxinus excelsior*, незалежно від їхнього походження. Це дає змогу з'ясувати загальний стан конкретного насадження певної вікової групи за даного складу насаджень.

Очевидно, мікроклімат чистого ясеневого насадження (за інших рівних умов) є сприятливішим для розвитку та поширення збудника туберкульозу, а зі

зменшенням частки *Fraxinus excelsior* у складі відбувається поступове зниження кількості уражених *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* дерев.

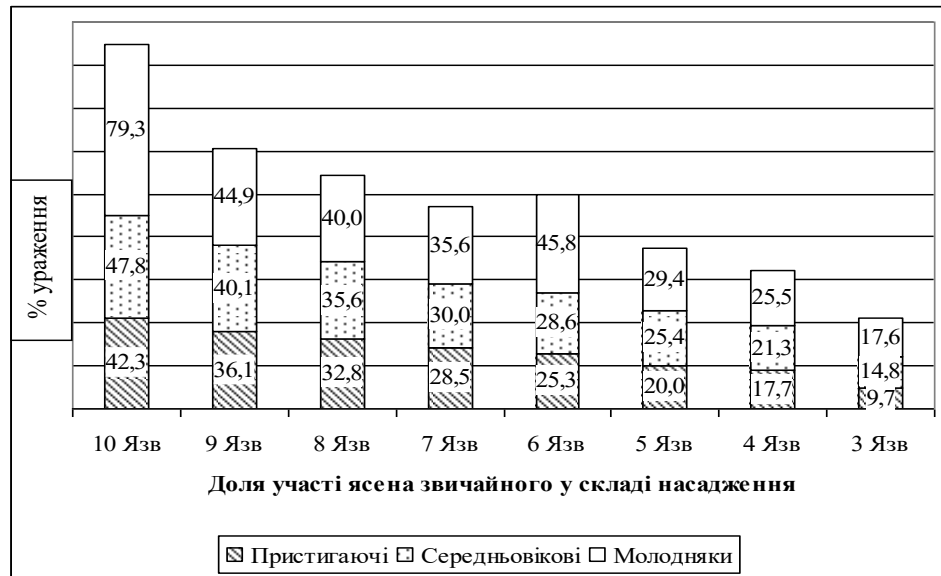


Рис. 3.13. Поширення туберкульозу ясена в насадженнях різного віку залежно від частки *Fraxinus excelsior* у складі

Так, у чистих ясеневих деревостанах свіжих дібров поширення туберкульозу було найбільшим для всіх вікових груп: молодняки – 79,3 %, середньовікові – 47,8 %, пристигаючі деревостани – 42,3 %. У молодняках, середньовікових і пристигаючих насадженнях з 6–9 одиницями *Fraxinus excelsior* у складі середньозважене поширення хвороби складало відповідно 41,6; 33,6 та 30,7 %, що в 1,4–2 рази менше, ніж у чистих ясеневих деревостанах. За частки ясена в насадженні у межах 3–5 одиниць поширення хвороби у молодняках, середньовікових та пристигаючих насадженнях склало 24,2; 20,5 та 15,8 % відповідно. При цьому у насадженнях з часткою *F. excelsior* 3 одиниці у складі нами виявлено 17,6; 14,8 та 9,7 % уражених *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* дерев у молодняках, середньовікових та пристигаючих насадженнях відповідно, що в 4,5; в 3,2 та в 4,3 рази менше, ніж у чистих деревостанах відповідних вікових груп.

Отримані дані вказують на те, що частка *Fraxinus excelsior* у насадженнях з його участю у межах ценотичного оптимуму (25–30 %) впродовж усього періоду вирощування деревостанів є вагомим чинником формування високопродуктивних, біологічностійких звичайнодубово-звичайноясеневих

насаджень як з точки зору активізації метаболітичних процесів, так і підвищення їхньої стійкості до збудників інфекційних хвороб, зокрема до туберкульозу ясена.

Щодо зменшення поширення хвороби у насадженнях старших вікових груп (середньовікових, пристигаючих) порівняно з молодняками, то це зазвичай пов'язано безпосередньо із господарською діяльністю. Окрім того, певна кількість уражених дерев (у молодняках – більша, у середньовікових і пристигаючих – менша) відмирають природним шляхом.

Відомо, що походження насаджень визначає його майбутню біологічну стійкість. Кількість самосіву і підросту та їх породний склад в ясеневих насадженнях коливається від 2 до 24 тис. шт.×га⁻¹ і значною мірою залежить від інтенсивності розвитку трав'яного покриву та підліску [93]. У більшості насаджень спостерігається добре та задовільне природне насіннєве поновлення *Fraxinus excelsior*, що свідчить про корінну фітоценотичну природу ясеневих лісів в умовах Західного Поділля України. У більшості насаджень спостерігається рівномірне розміщення підросту по площі, але часто зі змінною густрою. Аналіз дольової участі деревних рослин у природному поновленні показав, що у більшості насаджень домінує *F. excelsior*, який становить 41–86 % від загальної кількості самосіву і підросту. Це дозволяє зробити припущення, що при природній зміні материнського деревостану ясен звичайний може зайняти домінуюче положення в даних умовах. Проте густа поросль призводить до відхилення стовбурів дерев від вертикалі, іноді вони вигнуті дугою у комлевій частині, що знижує якість деревини. Не зважаючи на те, що лісові насадження вегетативного походження мають швидкий ріст у молодому віці, не потребують значних економічних затрат, є єдино можливим методом поновлення лісу у важкодоступних місцях. Вагомими факторами, які не дозволяють орієнтуватися на вегетативне поновлення *F. excelsior* є недовговічність насаджень, швидке припинення інтенсивності їхнього росту, ураження збудниками хвороб та низька якість деревини. Кожне наступне вегетативне покоління росте гірше за попереднє, сильніше уражається збудниками гнилей [14, 35]. Це підтверджено, безпосередньо, і нашими дослідженнями.

За нашими даними, насадження *Fraxinus excelsior* вегетативного походження характеризуються зниженою стійкістю до *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*. Наразі як у регіоні досліджень, так і загалом в Україні, туберкульоз досяг епіфітотії на порослевих деревах, особливо молодого віку.

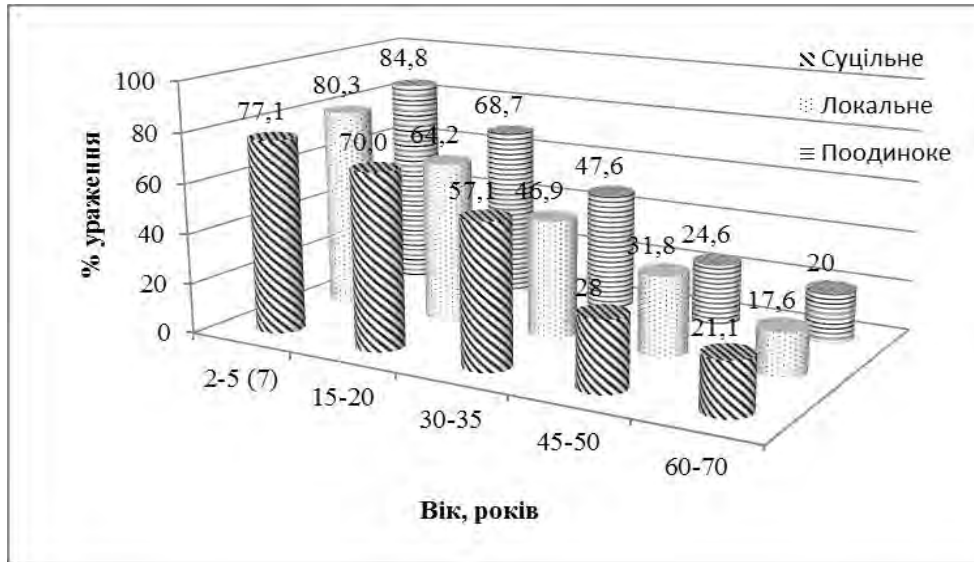


Рис. 3.14. Поширення туберкульозу *Fraxinus excelsior* у порослевих насадженнях (свіжі діброви)

Наразі найнебезпечнішим туберкульоз є для ясена звичайного молодого віку, де нами виявлено 80,7 % уражених *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* дерев (рис. 3.14). На окремих ділянках утворюються мікрогрупи, щільність яких безумовно сприяє поширенню хвороби, у тому числі і контактним шляхом. При цьому варто зауважити, що дерева в молодому віці є сприйнятливішими до інфекційного ураження. Незначні порізи на тонкій кірці легко стають «воротами інфекції», а комахи, які можуть бути переносниками збудника хвороби, більш охоче живляться листками молодих дерев. На противагу – товста тріщинувата кірка стиглих дерев менше страждає від механічних пошкоджень, а сформоване дерево в процесі своєї життєдіяльності має підвищену стійкість до збудників.

У віці 15–20 років відсоток інфікованих туберкульозом дерев становить 67,6 %. Під впливом різних несприятливих метеорологічних чинників (різкі коливання температури повітря, засушливі періоди та періоди з надмірним зволоженням) відбувається утворення та/або поширення нових осередків

ураження по довжині та периметру всього стовбура (пагона). Проте нові туберкульозні патології можуть з'являтися і спорадично.

У 30–35-річному віці нами відмічено 50,5 % уражених *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* дерев, проте йдеться не про згасання патологічного процесу (адже, як відомо з літератури, уражене збудником туберкульозу дерево самостійно не звільняється від інфекції), а про відмирання (нехай і незначне) окремих екземплярів та про видалення дерев при доглядових рубаннях. Саме на цьому етапі ми спостерігали формування типової туберкульозної пухлини, яке відбувається при злитті осередків ураження. Пухлина помітно збільшується за розмірами як по довжині, так і по периметру, наче прагне окільцювати пагін чи стовбур. Подальше зниження частки уражених дерев (у 45-50-річному віці – 28,1 %) ми також пов'язуємо з вищезгаданими чинниками.

Щодо дерев 60–70-річного віку, то мова йде про поодинокі екземпляри, які мають відносну резистентність до *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* і виконують свої функції у насадженні. Невелика кількість дерев (у межах 20 %) зі сформованими типовими туберкульозними пухлинами має переважно локальний або поодинокий характер інфікування, проте нами відмічені випадки суттєвої деформації стовбура. Окрім того, уражені дерева у будь-якому віці мають приховані фаути в деревині (почорніння, тріщини, гнилі ділянки зі значним поширенням вздовж стовбура тощо), що знецінює деревину.

У досліджуваному регіоні збереглися перестійні насадження вегетативного походження. Що можна пояснити тим, що вони імовірно були уражені збудником туберкульозу ясена вже в зрілому віці, тому розвиток та протікання хвороби проходить менш динамічно, ніж у дерев молодого віку, а перші ознаки ураження (зокрема мова йде про утворення парші) були непомітними через те, що кірки *Fraxinus excelsior* в зрілому віці стає тріщинуватою.

За нашими даними, насадження за участю *Fraxinus excelsior* вегетативного походження характеризуються зниженою стійкістю до збудника туберкульозу. Наразі як у регіоні досліджень, так і загалом в ареалі *F. excelsior*, туберкульоз досяг епіфітотії на порослевих деревах, особливо молодого віку. Для дослідження

впливу походження насаджень на поширення туберкульозу ми підібрали деревостани різних вікових груп з часткою ясена 5 одиниць як найбільш поширених у регіоні досліджень. Водночас нами приділялась увага симптоматиці ураження, на підставі чого виділено три категорії ураження: суцільне, локальне та поодинокі (рис. 3.15).



Рис. 3.15. *Fraxinus excelsior* вегетативного походження, уражений *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*: суцільне, локальне та поодинокі ураження стовбура

Суцільне ураження збудником туберкульозу *Fraxinus excelsior* вегетативного походження трапляється приблизно на чверті обстежених хворих дерев і залежить від віку (в молодняках – більше, в пристигаючих та стиглих – менше). На окремих ділянках утворюються мікрогрупи ясена, щільність яких безумовно сприяє поширенню хвороби, у тому числі і контактним шляхом. Наші дані узгоджується із висновком С. В. Шевченка [161], який вважав, що інтенсивніше інфікується *F. excelsior* у загущених куртинах та в місцях зосередженості їх у насадженнях.

Суцільне ураження характеризується більш-менш рівномірним розміщенням осередків по всій довжині стовбура та пагонів, які часто прилягають одне до одного. Спостерігається грубе лущення кірки в місцях інфікування. Безумовно, даний характер ураження є найбільш небезпечним проявом туберкульозу *Fraxinus excelsior* і зазвичай призводить до загибелі молодих дерев.

Локальне інфікування трапляється приблизно на третині хворих дерев і характеризується тим, що туберкульозні ураження розміщуються поодинокі або групами на окремих частинах стовбура, іноді в кроні. Помітна деформація.

Поодинокі інфікування були відмічені нами майже на половині дерев *Fraxinus excelsior*. Ці туберкульозні ураження локалізуються на різних частинах стовбура, переважно у нижній (характерно для молодих та середньовікових дерев) або верхній (характерно для дерев пристигаючого та стиглого віку) його частині, іноді й на пагонах.

Особливої уваги заслуговує природне насіннєве поновлення *Fraxinus excelsior*. Так, у процесі обстеження ясеневих насаджень нами були виявлені окремі мікрогрупи природного насіннєвого походження, зокрема в Гермаківському лісництві. Встановлено, що найкраще природне поновлення розвивається в місцях з невеликою зімкнутістю трав'яного покриву, а також при переважанні в його складі невисоких рослин (*Asarum europaeum* L., *Galium odoratum* L., *Hepatica nobilis* Gors.), які не чинять несприятливого впливу на сходи. Найсприятливіші умови для розвитку самосіву спостерігаються при відновленні *F. excelsior* куртинами (в просвітах материнського намету). Тут трапляється також значна кількість підросту старшого віку. Однак з віком світлолюбність підросту ясеня зростає і без створення сприятливих умов він відмирає. Аналіз дольової участі деревних рослин у природному насіннєвому поновленні засвідчив, що у більшості насаджень домінує ясен звичайний, який становить 40–60 % від загальної кількості самосіву.

Таким чином, найчастіше *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* уражаються чисті порослєві високоповнотні ясеневі насадження молодших вікових груп, де часто збудник хвороби призводить до їхнього відмирання. Особливу загрозу збудник згаданого бактеріозу становить для генеративних органів. Куртинне загушення ясеня не тільки погіршує умови для росту дерев, а й збільшує вірогідність інфікування *Fraxinus excelsior* контактним шляхом, особливо при верховому ураженні. Зауважуємо, що насіннєвий ясен уражується збудником

туберкульозу в рази менше. Тому потрібно орієнтуватись на природне насіннєве відновлення, а ясен звичайний вегетативного походження необхідно видаляти.

1. У регіоні досліджень нами виявлено 11 видів комах-фітофагів рядів *Coleoptera*, *Hemiptera*, *Diptera* та *Lepidoptera*. Встановлені екологічні, трофічні та механічні зв'язки між збудниками туберкульозу *Fraxinus excelsior* та карпофагами, зокрема йдеться про роль *Lignyodes enucleator* у накопиченні, збереженні та передачі інокулюма *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* у природних екосистемах.

2. Досліджено видовий склад патогенної мікрофлори *Fraxinus excelsior*. Зокрема, із вегетативних та генеративних органів *F. excelsior* ізольовано 10 видів мікроміцетів (*Acremonium strictum* W. Gams., *Cladosporium cladosporioides* (Fres.) de Vries, *Cylindrocarpon didymum* (Harting), *Fusarium* sp., *F. sporotrichiella* Bilaivar., *F. heterosporum* Nees, *Phoma* sp., *Mycelia sterilia* (orange), (dark)).

3. Виділено п'ять етапів патогенезу туберкульозу *Fraxinus excelsior* («Парша», «Поширення», «Власне туберкульоз», «Деформація генеративних органів», «Вади деревини») та три характерні типи ураження – суцільне, локальне та поодинокі.

4. Виявлено залежності поширення патології *Fraxinus excelsior* від метеорологічних чинників. Зокрема, встановлено, що спалахи туберкульозу ясена звичайного в регіоні досліджень відмічені у роки, коли індекси вологозабезпеченості були найнижчими.

5. Показано, що ступінь поширення туберкульозу *Fraxinus excelsior* тісно корелює з рядом лісівничо-таксаційних показників насаджень, зокрема, встановлена пряма залежність поширення хвороби від частки ясена у складі насаджень різних вікових груп.

4. ПАТОГЕННІ, МОРФОЛОГІЧНІ ТА БІОХІМІЧНІ ВЛАСТИВОСТІ ІЗОЛЬОВАНИХ ІЗ *FRAXINUS EXCELSIOR* L. БАКТЕРІЙ

Патогенна міко- та мікрофлора є невід'ємною компонентою будь-якого живого організму, у тому числі і рослинного. Зазвичай вона представлена різними функціональними та систематичними групами і локалізована на його поверхні та всередині. Особлива група патогенних мікроорганізмів представлена збудниками бактеріозів, які у здоровій рослині представлені у якості аутомікрофлори (нормальної мікрофлори) у мінорній кількості [23]. Наразі бактеріози та їхні збудники значною мірою вивчені для рослин агроценозу. Що стосується бактеріозів лісових деревних рослин, то вони досліджені недостатньо, хоча в останні десятиріччя спостерігається підвищена увага до цієї проблеми [46, 118, 152, 153, 170, 187, 192, 230].

4.1. Патогенна мікрофлора *Fraxinus excelsior* L.

З метою визначення видового складу патогенної мікрофлори вегетативних та генеративних органів *Fraxinus excelsior* було проведено мікробіологічний та фітопатологічний аналізи зразків за загальноприйнятими методами на базі ІМВ ім. Д. К. Заболотного НАН України. Матеріал для досліджень (понад 840 зразків) був зібраний в умовах свіжих дібров Західного Поділля, які, як відомо, є найоптимальнішими для зростання високопродуктивних широколистяних лісів за участю *F. excelsior*.

Довести бактеріальну етіологію захворювання рослин іноді буває досить складно через наявність сапротрофних бактерій: останні швидко покривають пластинку поживного середовища. Тому для інгібування розвитку сапротрофів до поживних середовищ рекомендують додавати антисептики вибіркової дії [34, 101].

Виділення фітопатогенних бактерій з уражених зразків проводили методом посіву розтертих уражених зразків та методом обростання тканин на КА (дод. 3.).

Метод обростання є обов'язковим при ізоляції бактерій з деревини. При цьому зразки мають бути дуже дрібні (тирса) (рис. 4.1.).



Рис. 4.1. Виділення бактерій методом обростання уражених тканин на картопляному агарі

На чашках виростили колонії переважно 3–4 морфотипів, інколи однорідні (дод. К, К.1), (табл. 4.1).

Таблиця 4.1

Анатомо-морфологічна характеристика ізолятів, виділених із різних органів

Fraxinus excelsior

		Характеристика колоній		
Оснoвні	Форма	Кругла	Кругла	Кругла
	Розмір	4-6 мм (великі)	1-2 мм (дрібні)	до 1 мм (дуже дрібні)
	Колір	Жовтий	Кремовий	Сірий
	Прозорість	Напівпрозорі, блискучі	Напівпрозорі	Напівпрозорі
	Краї	Цілі, рівні	Цілі, рівні	Цілі
	Центр	Припіднятий, ущільнений	Припіднятий	Припіднятий
	В'язкість	-	В'язкі	-
Отримано із зразків	Листки (С), деревина (С), верхівкові бруньки (С), черешки (С), квітки (Т), деревина (Т), насіння (Т)	Листки (С), деревина (С), верхівкові бруньки (С), черешки (С), деревина (Т), квітки (Т), насіння (Т)	Верхівкові бруньки (С), деревина (С), деревина (Т), насіння (Т)	

*Т – зразки з ознаками туберкульозу; С - зразки з ознаками «смертельної хвороби ясена»

За морфотипами з різних уражень були виділені жовті, кремові та сірі колонії. При цьому жовті і кремові колонії були виділені практично з усіх органів ясеня з ознаками всихання і туберкульозу. У той же час еконішею для сірих колоній, до яких відноситься *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, були верхівкові листкові бруньки, деревина, насіння.

На основі проведених досліджень ідентифіковано 7 видів бактерій, віднесених нами до *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas syringae*, *Pseudomonas* sp., *Erwinia herbicola*, *Erwinia horticola*, *Xanthomonas* sp. Також у зразках уражених тканин виявлені спороносні бактерії, переважно роду *Bacillus*. Відсоток їх від загального поширення незначний (табл. 4.2).

Таблиця 4.2

Мікрофлора уражених вегетативних і генеративних органів *Fraxinus excelsior*

Умовне позначення штаму, симптоми ураження	Відсоток колоній видів бактерій на КА							
	<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i>	<i>P. fluorescens</i>	<i>P. syringae</i>	<i>Erwinia herbicola</i>	<i>Erwinia horticola</i>	<i>Xanthomonas</i> sp.	<i>Bacillus subtilis</i>	Інші
Н ₁ , К ₃ , К ₆ , К ₇ , Кр ₅ , Кр ₄ , Кр ₂ (туберкульоз)	70	7	14	0	0	0	1	8
1к, 8к ₂ , 9к ₁ , 9к ₂ , 10 ₃ , 11 ₂ (туберкульоз)	20	60	7	0	0	5	5	3
К ₁ , К ₂ , К ₅ , К ₈ , Кр _{1ж} , 1 _ж , 3 _ж (всихання)	10	5	10	1	2	70	0	2
10 ₄ , К ₃₋₁ , 11 ₃ , 10 ₁ , 10 ₂ (туберкульоз)	10	5	70	0	0	5	9	1
В ₁ , С ₁ , Б ₁ , Б ₂ , Б ₃ , КВ ₁ , КВ ₂ , Т ₁ , Т ₂ , Т ₃ (всихання)	20	0	0	59	0	6	10	5
Ц ₁ , 4 ₆ , 5 ₆ (всихання)	15	8	20	0	48	5	0	4

Для визначення кількості мікроорганізмів проводили посів розбавленої суспензії клітин на поверхню агаризованих середовищ із наступним підрахунком колоній, які вирости. Оскільки колонії могли вирости не з однієї, кількох клітин, розрахунок робили не на їхню кількість, а на колонії, які позначали як колонієутворювальні одиниці (КУО). У результаті проведених досліджень

встановлено, що за кількістю КУО бактерій, ізольованих із вегетативних та генеративних органів *Fraxinus excelsior* вирізнялись між собою (табл. 4.3).

Таблиця 4.3

Кількість КУО бактерій, ізольованих із вегетативних та генеративних органів *Fraxinus excelsior*

№ зразків	Штами, кількість КУО бактерій						
	<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i>	<i>P. fluorescens</i>	<i>P. syringae</i>	<i>E. herbicola</i>	<i>E. horticola</i>	<i>Xanthomonas</i> sp.	Інші
1	30	0	56	2	0	12	2
2	24	4	70	0	4	7	–
3	77	0	31	3	5	0	14
4	116	4	50	6	6	3	–
5	168	0	91	0	0	6	31
6	40	0	137	0	0	20	18
7	61	1	105	0	0	18	12

Середні значення вмісту бактерій, ізольованих із вегетативних та генеративних органів *Fraxinus excelsior*, становили від 1 до 168 КУО. Найбільшу кількість (116, 168 КУО) бактерій отримали за ізолювання *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*.

4.2. Патогенні властивості ізольованих із *Fraxinus excelsior* бактерій

У процесі ізолювання збудника тої чи іншої інфекційної хвороби зазвичай виділяється широкий спектр різних функціональних і систематичних груп мікро- та мікроорганізмів. Перевірка патогенності, тобто здатності уражувати живі клітини, дозволяє надійно відділити патогенів від сапротрофів і експериментально довести причину хвороби [20]. Попереднє встановлення патогенних властивостей ізолятів ми вивчали на рослинах-господарях (листках, пагонах та стовбурах *Fraxinus excelsior*) як в лабораторних (на вегетуючих зрізаних пагонах, занурених у воду), так і в природі, а також на листках і стеблах рослин-індикаторів (*Phaseolus vulgaris* L., *Nicotiana tabacum* L., *Kalanchoe laciniata* L.). Для кінцевої діагностики інфікування рослин проводили виключно в природних умовах.

Перевірку патогенних властивостей проводили після виділення із природних уражень чистих культур бактерій. Зазвичай використовували однодобову культуру ізолятів. Бруньки, нездерев'янілі пагони і листки інфікували шляхом внесення бактеріальної суспензії (10^7 кл \times мл $^{-1}$) під тиском за допомогою шприця. Іноді, особливо при штучному зараженні бруньок і листків, використовували голку-трійчатку, якою робили уколи через попередньо нанесену на них краплю інокулюма. Зважаючи на те, що листки зазвичай чутливі до бактеріальної інфекції у першій половині вегетації [18, 20], ми проводили штучне їхнє зараження з другої половини травня до кінця червня. Для з'ясування найбільш чутливих до бактеріальної інфекції ділянок листової пластинки ми робили по три-чотири уколи по краю листка і два-три – біля центральної жилки. Окремо інокулювали центральну жилку і черешок. В усіх випадках інокулюм вводили з нижньої сторони листка, що зменшує підсихання інокулюма та знижує вплив на бактерії прямої сонячної радіації. Перші ознаки патології проявляються протягом трьох-п'яти діб, але спостереження за експериментальними листками проводили протягом періоду вегетації. Зважаючи на циркадні ритми (в нічні години спостерігається різке падіння чутливості рослин до бактеріальної інфекції), ми проводили штучне ураження з 7 до 11 години, тобто у період найбільшої чутливості рослин до фітопатогенних бактерій [20, 24, 187].

При штучному інфікуванні пагонів (стовбурів) найкращі результати отримані при внесенні інфекційного матеріалу (бактеріальна культура) в Т-подібний надріз, у поранення, сторені свердлінням непошкодженої та пошкодженої легким ударом тканини. При таких способах внесення інфекції на дослідних ділянках формуються різні за життєздатністю клітини (від живих (непошкоджених) до послаблених і відмерлих), що розширює для патогена можливості для зараження рослин. Найкращий період для інфікування пагонів і гілок – осінь і рання весна [187]. Обліки результатів штучного зараження пагонів і стовбурів проводились протягом 1–2 років.

В усіх варіантах штучного зараження органів рослин контролем слугувала стерильна водогінна вода.

Здатність виділених штамів бактерій спричинювати реакцію надчутливості (РНЧ) на листках *Nicotiana tabacum* дозволяє виключити з подальших досліджень одночасно виділені сапротрофні та авірулентні ізоляти бактерій. Реакція тютюну на введення під епідерміс суспензії клітин бактерій залежить від видової належності ізолятів. Нами для визначення реакції надчутливості *N. tabacum* було використано ізоляти бактерій, виділених із уражених генеративних та вегетативних органів *Fraxinus excelsior* (пагони, верхівкові листкові бруньки, квітки, насіння, листки) та колекційних штамів відділу фітопатогенних бактерій ІМВ НАН України. Облік реакції надчутливості листків *N. tabacum* наведений нижче (рис. 4.2).



Рис. 4.2. Реакція надчутливості листків *Nicotiana tabacum* на введення клітин бактерій, виділених із вегетативних і генеративних органів *Fraxinus excelsior*

Штами бактерій (Кр₂, Кр₄, Кр₅, Кр₆), ізольовані нами із уражених *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* однокрилаток *Fraxinus excelsior*, на листках *Nicotiana tabacum* в місцях ін'єкції клітин бактерій спричинювали характерну реакцію надчутливості і дали в цілому позитивні результати, за винятком Кр₆ (утворилась невеличка бура плямка в місці введення бактеріальної суспензії). У місцях ін'єкції клітин бактерій утворилась світло-коричнева зона, обмежена коричневою лінією та великими листковими жилками, яка згодом темнішала і з'явилася переривиста коричнева смужка.

Штам Н₁, ізольований із квіток *Fraxinus excelsior* ураженого збудником туберкульозом і який при штучній інокуляції живильної рослини (ясен звичайний) проявив найхарактерніші симптоми, дав неоднозначну реакцію на листках *Nicotiana tabacum* – поодинокі окремі плями в місці проколів та незначна зміна кольору листка (замість насиченого зеленого кольору світло-зелене, близьке до жовтого забарвлення).

При штучному зараженні листків *Nicotiana tabacum* штами бактерій (9к₁, 9к₂), ізольовані з черешків та листків *Fraxinus excelsior* із ознаками «смертельної хвороби» ясена виявили варіабельні власивості. Так, при ін'єкції бактеріальної суспензії (штам 9к₁) з'явилась чітка реакція надчутливості на листках *N. tabacum* з утворенням характерної некротичної плями, поширення якої чітко обмежене великими листковими жилками. Ізолят 9к₂ при штучному ураженні не був патогенним до листків та пагонів *F. excelsior*, в експерименті виявив слабку реакцію надчутливості на листку *N. tabacum* (помітно лише незначне пожовтіння). Таку реакцію наразі прийнято називати «неповна реакція надчутливості» [19].

У місцях ін'єкції клітин бактерій колекційним штамом *Pseudomonas savastanoi* 9174 з'явилась найбільша темно-коричнева зона некротизації тканин листка, обмежена коричневою лінією, яка згодом темнішала, стала крихкою, з'явилася переривчаста бура смужка, тобто відповідь листків на штучне введення клітин патогенна відбувається за типом реакція надчутливості.

За даними Z. Klement et al. [209] штами, які зумовлюють реакцію надчутливості на листках тютюну, є фітопатогенними.

При інокуляції *Pseudomonas syringae* 8511 та *Pseudomonas savastanoi* 9174 листків *Phaseolus vulgaris* нами виявлено нечіткі ознаки ураження (залишились лише сліди в місцях проколів від голки-трійчатки). Аналогічні результати отримані і на листках *Kalanchoe laciniata*. На стеблах *P. vulgaris* в місці введення бактеріальної суспензії *P. syringae* 8511 відбулася незначна зміна кольору тканин (побуріння), проте з часом видимі ознаки зникли і залишилися лише місця від

проколів голки трійчатки, а в місці введення бактеріальної суспензії *P. savastanoi* 9174 утворились локальні некротичні ділянки (рис. 4.3).



Рис. 4.3. Результати інокуляції на стеблі квасолі *P. syringae* 8511 (зліва) та *P. savastanoi* 9174 (в центрі) і листків каланхое *P. savastanoi* 9174 (справа)

Використання індикаторних та органів живильної рослини (*Fraxinus excelsior*) для попереднього встановлення патогенності в лабораторних умовах можливе практично протягом усього року, виключає поширення патогена в природі, створює умови для численних повторних інокуляцій тощо. Проте для встановлення збудника хвороби перевірку патогенних властивостей завжди необхідно проводити в природних умовах.

Для перевірки здатності штамів *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* уражати вегетативні та генеративні органи *Fraxinus excelsior* проводились штучні ураження бактеріальною суспензією штамів, виділених нами із типових туберкульозних утворень, який росте в природних умовах. Як контроль використовувалась стерильна водогінна вода. В експерименті ми також використовували колекційні штами фітопатогенних бактерій.

Результати штучного ураження листків, пагонів та стовбурів *Fraxinus excelsior* штамми у більшості випадків дали позитивний результат – утворення незначного некрозу навколо місця введення інокулюму. Місцями епідерміс припіднімався та частково луцився, було помітне руйнування не тільки

поверхневої кірки, а й первинної кори та лубу. Нижче наведено результати штучного ураження та динаміка патологічного процесу в польових умовах штамом Н₁, ізольованим нами із уражених *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* генеративних органів *F. excelsior* (рис. 4.4).



Рис. 4.4. Розвиток патологічного процесу в природних умовах при штучному ураженні пагонів ясена *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (штам Н₁)

Динаміка розвитку штучного інфікування гілок *Fraxinus excelsior* показує, що перші ознаки ураження проявилися в розтріскуванні кірки в місці введення бактеріальної суспензії вже на 15 день експерименту. Ще через 10 днів окремі тріщини злилися в одну суцільну рану, відбулося збільшення її розмірів, стало помітним руйнування не тільки поверхневої кірки, а й первинної кори та лубу.

Через три місяці після ураження злупився верхній шар кірки, відбулося «оголення» покривної тканини та рубцювання окремих шарів. Почалося затухання процесу розвитку зони ураження, проте весною наступного року (9 місяців після ураження) поновився процес розвитку хвороби, вона набула типового для туберкульозу вигляду. Внутрішні тріщини поглибилися та збільшилися у розмірах. Через рік після ураження рана набула вигляду туберкульозної пухлини. Чіткі симптоми бактеріальної патології виявлені нами на пагонах *F. excelsior* і при штучному ураженні їх *Pseudomonas syringae* 8511 (рис. 4.5).



Рис. 4.5. Розвиток патологічного процесу в природних умовах при штучному ураженні пагонів ясен звичайного *Pseudomonas syringae* 8511

На однокрилатках ростучого дерева *Fraxinus excelsior* при штучному ураженні *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* були відмічені окремі випадки

утворення дрібних світлих плям, які на п'ятий день спостереження повністю зникали (залишилося лише місце від проколу голкою-трійчаткою), проте типових туберкульозних уражень, характерних для протікання туберкульозу на генеративних органах у природних умовах, нами не виявлено.

Встановлено, що листки ясена звичайного в експерименті не були чутливими до ізолюваних нами і колекційних штамів бактерій (рис. 4.6).



Рис. 4.6. Внесення бактеріального інокулюму (штучне ураження) голкою-трійчаткою на однокрилатки та листки *Fraxinus excelsior* у польових умовах

Як ми вже відмічали, патогенні штами бактерій ізолювані нами з різних вегетативних і генеративних органів *Fraxinus excelsior* (табл. 4.4) До всіх виділених ізолятів (окрім штаму 9к₂) при штучному ураженні були досить чутливі пагони ясена і не лише до бактерій роду *Pseudomonas* (дод. М, М.1, М.2). Цікавим є той факт, що нами із уражених *P. syringae* pv. *savastanoi* дерев ясена звичайного ізолювано *Xanthomonas* sp. (штам К₅), який виявив патогенні властивості до цієї деревної рослини в експерименті (дод. М.3). Наразі в літературі ці бактерії не відмічені як патогени для *F. excelsior* (є лише відомості про *Xanthomonas juglandis* як збудника бактеріозів *Juglans regia* L. (Pierce, 1901) Dye, 1978 [18]). У той же час, чутливість *F. excelsior* до *Xanthomonas* sp. при штучному зараженні свідчить, з одного боку, про розширення спеціалізації, а з іншого – про недостатнє вивчення бактеріальної патології лісових деревних рослин. Наразі *Xanthomonas*

sp. ізольовано з багатьох сільськогосподарських рослин, де вона спричинює численні типи хвороб – від некрозів до опіків.

Таблиця 4.4

Результати штучного ураження пагонів *Fraxinus excelsior* ізольованими нами фітопатогенними бактеріями

Патологія <i>Fraxinus excelsior</i>	Орган, з якого виділено бактерії	Умовне позначення штаму	Ідентифікований вид бактерії	Результати штучного зараження
13.06.13 р.				
Туберкульоз	Кора	К ₃	<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i>	+
Туберкульоз	Однорилатки	Кр ₅	<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i>	+
Туберкульоз	Однорилатки	Кр ₄	<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i>	+
Туберкульоз	Насіння	Н ₁	<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i>	+
Туберкульоз	Кора	К ₅	<i>Xanthomonas</i> sp.	+
Туберкульоз	Кора	К ₇	<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i>	+
Туберкульоз	Однорилатки	Кр ₂	<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i>	+
10.07.13 р.				
Всихання	Стебло і черешки	1к	<i>P. fluorescens</i>	+
Всихання	Верхівкова бруньки+черешки	8к ₂	<i>Pseudomonas</i> sp.	+
Всихання	Черешки+листки	9к ₁	<i>Pseudomonas</i> sp.	+
Всихання	Черешки+листки	9к ₂	<i>Pseudomonas</i> sp.	–
Всихання	Кора (бруньки+пагін)	10 ₃	<i>Pseudomonas</i> sp.	–
Всихання	Кора	11 ₂	<i>Pseudomonas</i> sp.	+
11.07.13 р.				
Туберкульоз	Кора	К ₈	<i>E. herbicola</i>	+
Всихання	Кора (верхівкові бруньки+пагін)	10 ₃	<i>Pseudomonas</i> sp.	+
Всихання	Кора (верхівкові бруньки+пагін)	10 ₄	<i>Pseudomonas</i> sp.	+
Туберкульоз	Кора	К ₃₋₁	<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i>	+
Всихання	Кора	11 ₃	<i>Pseudomonas</i> sp.	+
Всихання	Кора (верхівкові бруньки+пагін)	10 ₁	<i>Pseudomonas</i> sp.	+
Всихання	Кора (верхівкові бруньки+пагін)	10 ₂	<i>Pseudomonas</i> sp.	+
Туберкульоз	Кора	К ₇	<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i>	+
28.11.13 р.				
Туберкульоз	Насіння	Н ₁	<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i>	+
Туберкульоз	Однорилатки	Кр ₂	<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i>	+
Туберкульоз	Однорилатки	Кр ₄	<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i>	+

Цілком імовірно, що подальші дослідження бактерій роду *Xanthomonas* дозволить розширити наші знання щодо патології та її складників у патогенезі лісових деревних рослин. Загалом очікуваною була чутливість ясена до *Erwinia herbicola* (штам K₈), яка була ізольована нами з кори уражених туберкульозом дерев. Цей вид бактерій вперше був ізольований з *Fagus sylvatica* у 1972 році, де він спричинив досить шкодо чинне захворювання, відоме як «чорний бактеріоз» деревних рослин [18]. Зазначимо, що дана хвороба за симптомами нагадує «смертельну хворобу» ясена (наразі цю хворобу, як ми вже відмічали, пов'язують з мікроміцетами, зокрема з *Chalara fraxinea*). Відомо, що фітопатогенні бактерії у мізерних кількостях є складниками нормальної мікрофлори рослин, у тому числі деревних, не спричинюючи видимих ознак патології останніх. Можливо, саме з цим пов'язана відсутність симптомів ураження пагонів ясена звичайного *Pseudomonas* sp., штам 9к₂ (зазначимо, що в експерименті він спричинив РНЧ на листках тютюну, тобто він має патогенні властивості). Таке припущення базується як на власних дослідженнях і спостереженнях, так і на повідомленнях інших дослідників [19]. Як ми вже відмічали, при проведенні лісопатологічних обстежень насаджень за участю *Fraxinus excelsior* було встановлено, що ураження генеративних органів зустрічається як на уражених збудником туберкульозу, так і на зовнішньо здорових деревах. Подібне ми зустрічали не лише у лісових біоценозах, а і в алейних посадках, парках, ботанічних садах тощо. Зокрема, у ботанічному саду НЛТУ України зростає ясен звичайний (форма золотиста), у якого спостерігається щорічне ураження генеративних органів без зовнішніх ознак будь-якої патології на пагонах та стовбурах. Щодо досліджень інших авторів [19], то акцентується увага, що патогенні епіфітні та ендоефітні мікроорганізми за нормального росту і розвитку дерев не спричинюють в їхніх органах видимих ознак інфекційного процесу, оскільки перебувають у таких рослинах у пригніченому стані. Окрім того, у тканинах здорових органів їх значно (на кілька порядків) менше, ніж сапротрофів, і зазвичай завжди менше порогової концентрації, необхідної для початку інфекційного процесу. І це, на думку авторів [19], не пов'язано з нестачею поживних речовин, а обумовлено іншими

чинниками, які регулюють розмноження бактерій. Разом з тим, для бактерій, передусім фітопатогенних, важлива не стільки їхня кількість, скільки наявність. У сприятливих для фітопатогенних мікроорганізмів аутомікрофлори умовах у системі «деревна рослина–аутомікрофлора–оточуюче середовище» вони можуть дуже швидко заповнити екологічну нішу до порогової концентрації, спричинюючи тим самим навіть епіфітотії, що певною мірою ми можемо спостерігати на сучасному фітосанітарному стані *F. excelsior*.

Щодо штучного інфікування органів ясена звичайного ізольованими мікроміцетами, то нам не вдалося отримати симптоми, подібні до «*ash dieback*» («смертельної хвороби ясена»).

4.3. Морфологічні та біохімічні властивості ізольованих із *Fraxinus excelsior* фітопатогенних бактерій

На відміну від встановлення видової належності мікроміцетів, яка базується зазвичай на анатомо-морфологічних характеристиках вегетативних та генеративних органів (міцелію та спороношення) з використанням класичних мікологічних методів, ідентифікація фітопатогенних бактерій, зважаючи на їхні незначні морфологічні відмінності між окремими видами, складна і потребує спеціальних мікробіологічних методів.

Як ми вже відмічали, єдиною ознакою, за якою фітопатогенні бактерії відрізняються від сапротрофних, є їхня здатність уражувати живі клітини. Тому ідентифікацію ізольованих нами з *Fraxinus excelsior* бактерій проводили лише після встановлення їхньої здатності спричиняти ураження, ідентичні тим, із яких вони виділені. При цьому із експериментального ураження ми реізолювали бактерії та вичали їхню систематичну належність у порівнянні з культурами, які використовувались для штучного зараження [20].

Pseudomonas syringae pv. *savastanoi* (Smith, 1908) Gardan, Bollet, Abu Ghorrah, Grimont and Grimont 1992 – збудника туберкульозу ясена звичайного.

Синоніми: *Pseudomonas syringae* subsp. *savastanoi* (Smith, 1908) *Bactertium savastanoi* E. F. Smith 1908, *B. oleae* Arcangeli 1886, *B. oleae* Trevisan 1889, *Phytomonas savastanoi* (E. F. Smith) Bergeyetal. 1923, *Pseudomonas savastanoi* (E. F. Smith) F. L. Stevens 1913, *Agrobacterium savastanoi* (E. F. Smith) Starrand Weiss 1943, *Bacillus oleae* (Arcangeli) Trevisan 1889, *B. prillieuxianus* Trevisan 1889, *B. oleae tuberculosis* Savastano 1889 [10].

Клітини *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, ізольованої нами з різних, окрім листків, органів *Fraxinus excelsior* типові для роду *Pseudomonas*. Це неспоронсні рухомі палички розміром 0,4–0,8×1,3–3,0 мкм., грамнегативні, розміщені поодинокі, парами або короткими ланцюжками, іноді групами, лофотрихи, з 1–6 полярними джгутиками. Кінці паличок плавно заокруглені.

На КА колонії сіро-білі, гладенькі, круглі, прозорі, з більш щільним центром, з рівним чи злегка хвилястим, іноді з голубим відтінком, краєм (рис. 4.7). На МПА колонії бактерій дрібні, 2–3 мм в діаметрі, ростуть повільно, сіро-білі, круглі, плоскі або випуклі, з виїмкою в центрі, прозорі, з рівним чи хвилястим краєм. У МПБ ріст помірний, бактерії утворюють рівномірне помутніння, яке починається зверху, осад, тоненьку плівку і пристіночне кільце. Не виявлено росту на середовищах Чапека і Омелянського.

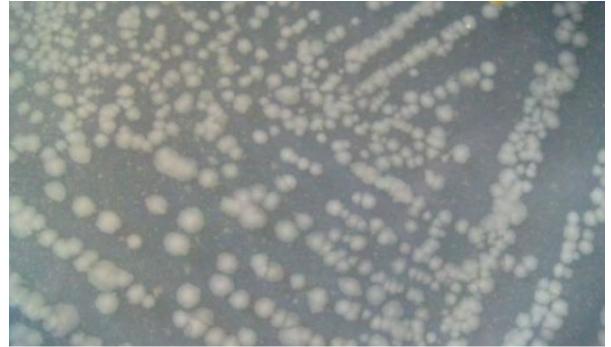


Рис. 4.7. Колонії *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* на КА

За фізіологічними ознаками виділені штами не однорідні. Аероби, не ферментують глюкозу під вазеліновим маслом. Бактерії засвоюють сахарозу, галактозу, фруктозу, гліцерол, манітол, цитрат; не засвоюють лактозу, ксилозу, рамнозу, трегалозу, рафінозу, L-арабінозу, мальтозу, сорбітол, саліцин. Не редукують нітрати, не утворюють левану. Спричинюють реакцію надчутливості на листках *Nicotiana tabacum*. Утворюють флюорисцюючий пігмент на КА.

Желатину не гідролізують, не редукують нітратів, не утворюють левану. Оксидазонегативні, каталазопозитивні. Відмічено ріст при 37 °С (табл. 4.5).

Таблиця 4.5

Морфологічні та біохімічні властивості *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*

Тест	Ізольовані нами, 2014	За Гойчук А.Ф. і інші
Рухливість, джгутики полярні	+	+
Фарбування за Грамом	–	–
Спороутворення	–	
Пігментоутворення	+	±
Розрідження желатину	–	–
Відношення до молока: звурджування пептонізація		– +
Лакмусова сироватка		л/р
Редукція нітратів	–	–
Утворення : левану індолу аміаку, сірководню	–	+ – –
Ріст на середовищах: КА, МПА, МПБ, Ейкмана, Ушинського, Ліске, Фермі, Кона Чапека, Омельянського	+ –	+ + – –
Засвоєння: глюкози (аеробно) глюкози (анаеробно)	+ –	+ –
Використання: ксилози, рамнози, трегалози, рафінози, L-арабінози, сорбітолу, цитрату, манітолу	– +	
мальтози, лактози, саліцину	– –	к –
галактози, сахарози, гліцеролу, фруктози	+	к
крохмалю, гліцерину, арабінози, манози, рафінози, декстрази, маніту, дульциту, ескулін		к –
Засвоєння органічних кислот: лимонна, кетоглутарова, мурашина, оцтова, яблучна, янтарна, молочна, винна щавлева, сульфанілова		л –
Засвоєння амінокислот та амідів: аланін, аспарагін, глутамін, триптофан, аспаргінова, глютамінова у- аміномасляна кислота		л
цистеїн, цистин, лейцин		–
Ферментативна активність: оксидаза, протопектиназа пектинази,	– –	– –
целюлаза, амілаза, пектинруйнуючі ферменти, каталаза,	+ –	+ –
уреаза, левансахараза		+
Ріст при 37 °С	+	
Реакція Фогес-Проскауера		–

Примітка: (+) – наявність властивостей; (–) – відсутність властивостей; (+,–) – варіабельні властивості; (к) – утворення кислоти; (л/р) – утворення луку з наступною редукцією.

За наведеними ознаками збудник туберкульозу *Fraxinus excelsior* близький до описаного в літературі: ріст (відсутність росту) на більшості поживних середовищ, значна варіабельність по відношенню до джерел живлення, спорідненість у продукуванні ферментів. Основні відмінності полягають у відсутності флюорисценції в рідких живильних середовищах і повільне засвоєння вуглеводів та спиртів. Очевидно, неоднорідність і пластичність даного виду пов'язані з можливістю розширення спектру живильних рослин [118].

Окрім *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, нами з різних органів *Fraxinus excelsior* (штами 1к, К₅, 8к₂, 9к₁, 9к₂, К₈, 11₃, 10₁, 10₂, 10₃, 10₄, 11₂) ідентифіковані фітопатогенні бактерії *Pseudomonas* sp., *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas syringae*, *Xanthomonas* sp., *Erwinia horticola*.

Клітини *Pseudomonas fluorescens* типові для роду *Pseudomonas*. Це – прямі, рухомі палички, лофотрихи, розташовані поодинокі або парами, грамнегативні. Спор не утворюють. У фізіологічному відношенні всі штами досить подібні. Колонії на КА сірувато-білі, напівпрозорі, блискучі, круглі, діаметром 4–6 мм, плоскі, з піднятим центром і, зазвичай, слабохвилястим краєм. В МПБ утворюють плівку, слабкий осад і жовто-зелений флюорисціюючий пігмент. Молоко пептонізують. Желатин гідролізують. Не утворюють індол і сірководень. Аеробно засвоюють глюкозу, сахарозу, галактозу, фруктозу, гліцерол. Спричиняють реакцію надчутливості на листках *Nicotiana tabacum*. Оксидазо- і каталазопозитивні, не утворюють пектинруйнуючі ферменти. Досліджений нами комплекс фенотипових властивостей подібний до описаних у літературі [19, 33] та підтверджує спорідненість з представниками роду *Pseudomonas*, а саме оксидазопозитивними представниками *P. fluorescens*.

Клітини *Pseudomonas syringae*, як збірного виду, грамнегативні, несороносні, лофотрихи (рухаються за допомогою одного-кількох полярних джугіків), розміщуються поодинокі, попарно або короткими ланцюжками. На КА колонії круглі, брудно-білі з хвилястим краєм, поверхня припіднята, зерниста, центр ущільнений. На МПБ колонії дрібні, 2–3 мм в діаметрі, ріст помітний через 24–48 год. Структура колоній тонкоштрихувата або гранульована, прозора,

напівпрозора. Форма випукла, консистенція масляниста, колір сірувато-білий, білий або перламутрово-білий. При рості на КА утворюють специфічний запах. Краї рівні або хвилясті. Оптимальна температура росту бактерій 25–30 °С, при 41 °С – ріст припиняється.

В МПБ під впливом бактерій помутніння спотерігається через 24 год. На другу добу бульйон почав флюорисціювати. Володіють варіабельними властивостями до розрідження желатину. Бактерії не продукують індол, сірководень, протопектиназу. Каталазопозитивні. Оксидазонегативні. Не гідролізують крохмаль. Штами утилізують з утворенням кислоти без газу сахарозу, фруктозу, галактозу, манітол; не ферментують лактозу, ксилозу, рамнозу, мальтозу, рафінозу, сорбітол.

Ізольовані нами неферментуючі штами *Pseudomonas* sp. за морфологічними ознаками колоній і клітин бактерій практично не відрізняються від *Pseudomonas syringae*, проте їм притаманна інертність до джерел вуглецю та азоту. У дослідженнях вони практично не використовували вуглеводні з амінокислот, цукрів і спиртів. Можливо, на думку деяких дослідників [118], вони є ауксеотрофними мутантами *P. syringae*.

Клітини *Xanthomonas* sp. прямі, рухомі палички, розташовані поодинокі або парами, грамнегативні, лофотрихи. Спор не утворюють. При рості на КА утворюють округлі, гладенькі, іноді зустрічаються шорсткуваті, блискучі, жовті колонії з рівними краями, характерні для роду *Xanthomonas* (рис. 4.8).

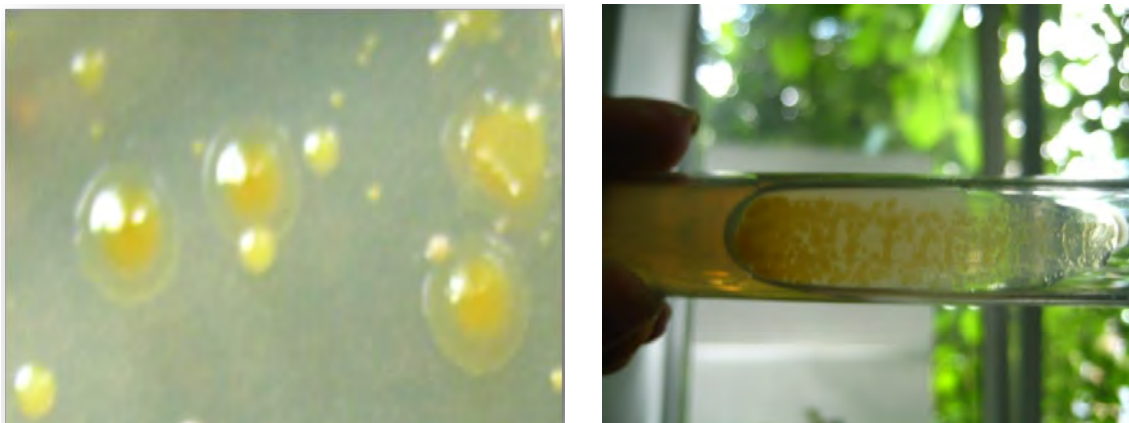


Рис. 4.8. Колонії роду *Xanthomonas* на КА в чашках Петрі (зліва) та на скошеному КА (справа)

Оксидазонегативні. Каталазопозитивні. Відношення до молока і желатину варіабельні. Індол не утворюють. Нітрати не відновлюють. Аеробно утилізують глюкозу, сахарозу, трегалозу; не використовують арабінозу, фруктозу, лактозу, мальтозу, рафінозу, манітол, гліцерол і саліцин.

Клітини *Erwinia horticola* – короткі палички, еліпсоподібні, розміром 0,3–0,5×0,8–1,3 мк, рухомі, перитрихи, розміщуються поодинокі або парами, рідко – короткими ланцюжками. Спор не утворюють. На КА колонії круглі, білого, сіро-білого, іноді брудно-білого кольору, із випуклою поверхнею і ущільненим центром, діаметром 5–6 мм. На МПА колонії достатньо великі, до 5 мм в діаметрі, конусовидні, гладенькі, блискучі, напівпрозорі зі слабо хвилястим краєм. У МПБ спостерігається рівномірний ріст з утворенням нижньої плівки на поверхні бульйону, кільця на стінці та слабого осаду. Повільно ростуть на арабінозі, саліцині, ксилозі. Добрий ріст спостерігається на середовищі з глюкозою, мальтозою, рафінозою, рамнозою, фруктозою, галактозою. Ізоляти не ферментують лактозу; не утворюють пектиназу, протопектиназу, желатиназу. Не розріджують желатин, молоко повільно звурджують, але не пептонізують. Утворюють індол. Оксидазонегативні.

1. За морфотипами з різних уражень *Fraxinus excelsior* виділені жовті, кремові та сірі колонії. При цьому жовті і кремові колонії були виділені практично з усіх органів ясен з ознаками всихання і туберкульозу, у той же час еконішею для сірих колоній, до яких відноситься *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, були верхівкові листкові бруньки, деревина, насіння.

2. Встановлено, що патогенна мікрофлора вегетативних та генеративних органів *Fraxinus excelsior* належить до родів *Pseudomonas*, *Erwinia* та *Xanthomonas* та за анатомо-морфологічними, культуральними та біохімічними характеристиками віднесена до *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, *Pseudomonas fluorescens*, *Pseudomonas syringae*, *Pseudomonas* sp., *Erwinia herbicola*, *Erwinia horticola*, *Xanthomonas* sp.

3. Досліджено, що виділені ізоляти бактерій в експерименті виявили патогенні властивості як на індикаторних рослинах (*Phaseolus vulgaris*, *Nicotiana tabacum*, *Kalanchoe laciniata*), так і на ясені звичайному.

4. Показано, що збудником туберкульозу ясеня звичайного є фітопатогенна бактерія *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, яка уражує як вегетативні, так і генеративні органи дерева та представлена найбільшою серед решти дослідних видів бактерій кількістю КУО на поживних середовищах.

5. АНТАГОНІЗМ ЯК ЗАСІБ БІОЗАХИСТУ *FRAXINUS EXCELSIOR* L. ВІД ЗБУДНИКІВ ІНФЕКЦІЙНИХ ХВОРОБ

Серед хвороб інфекційного походження найбільшої шкоди лісостанам Західного Поділля завдає саме туберкульоз *Fraxinus excelsior*. Наразі заходи боротьби з туберкульозом ясена, як і з іншими бактеріальними хворобами лісових деревних рослин, достатньою мірою не розроблені. На основі ретельного аналізу літературних джерел, виробничого досвіду, проведених власних досліджень і спостережень можна стверджувати, що зменшити шкодочинність захворювання можна, використовуючи комплексний підхід стосовно усунення причин, які викликають ослаблення дерев. Зокрема, слід зауважити, що нині розроблені в основному організаційно-господарські, лісівничі та лісокультурні заходи, які мають профілактичний (попереджувальний) характер або спрямовані на боротьбу з наслідками прояву бактеріозів, у тому числі і туберкульозу ясена звичайного.

Нині є лише поодинокі відомості щодо хімічних методів захисту ясеневих насаджень від бактеріальних хвороб. Зокрема, у рамках державних та європейських проектів, у Словенії лабораторією захисту лісу Словенського Лісового Інституту у лабораторних та польових дослідках випробували різні типи пестицидів для боротьби з захворюваннями ясена. Найбільш ефективними виявили себе препарати групи карбендазім та тірам, але остаточна їхня ефективність не була високою [42]. Наразі прийнята у світовій практиці концепція щодо інтегрованого захисту рослин передбачає обмеження застосування хімічних препаратів у боротьбі зі збудниками інфекційних хвороб за рахунок використання безпечних методів, одним із яких є біологічний. Цей метод захисту більшою чи меншою мірою застосовується для біозахисту рослин агрокультурценозу, але не набув широкого використання в лісових біоценозах, насамперед через недостатню апробованість на лісових деревних рослинах та високу вартість біопрепаратів.

Перевагою мікробних препаратів є їхня багаторічна дія, бо одного разу запусканий у вигляді біопрепарату в навколишнє середовище (орган рослини) мікроорганізм продовжує протягом тривалого часу жити, розмножуватись і

впливати не лише на мікробіоту в її системній єдності і взаємодії, а й на рослину. Застосування мікроорганізмів у складі біопрепаратів ґрунтується на використанні існуючих у природі закономірних взаємовідносин між патогенною і сапротрофною мікрофлорою та рослинами (органами рослин), що забезпечує їх специфічну вибірковість (селективність) порівняно з хімічними пестицидами.

Останнім часом активно ведеться пошук і впроваджуються у виробництво біопрепарати для захисту рослин на основі бактерій *Bacillus* sp. [228]. У Росії широко застосовують для захисту рослин від хвороб такі біопрепарати, як агат, бактофіт, фітоспорин, фітоспорин М [134, 146].

В ІМВ ім. Д. К. Заболотного на основі *Bacillus amyloliquefaciens* УКМ 5137 створено новий біопрепарат – Спорофіт, який проходить випробовування в польових умовах [56]. У результаті лабораторних досліджень встановлено, що препарат проявляє антагоністичні властивості до різних видів бактерій родів *Xantomonas* та *Pseudomonas* [96]. Також проводяться лабораторні і польові дослідження біологічного препарату Фітодоктор з метою розширення спектру його застосування. Виділений, всесторонньо досліджений та запатентований новий, високоактивний по відношенню до широкого кола збудників штам *Bacillus subtilis* ІМВ В-7243 [95].

Таким чином, одним із перспективних напрямів біозахисту лісових деревних рослин від шкідливих організмів є пошук бактерій–антагоністів. Тому дослідження взаємовідношення, насамперед анатагоністичних, між різними видами міко- та мікроорганізмів, зокрема сапротрофів і патогенів, збудників інфекційних хвороб рослин, у тому числі і бактеріозів, у контексті виявлення активних антагоністів до патогенних складників міко- та мікробіоти є надзвичайно важливим та актуальним.

Загалом існує думка, що якщо вдасться регулювати міко- та мікробний комплекс складників аутомікрофлори, то це зніме багато питань інфекційної патології рослин [23]. Як стверджує автор, здорова рослина не тільки визначає (селекціонує) мікроорганізми, які можуть співіснувати з нею, але й регулює взаємовідносини між ними. Щодо взаємного впливу сапротрофів і патогенів у

тканинах рослин такі дослідження ще тільки розпочаті [23]. Дослідження взаємодії міко- та мікроорганізмів між собою та з рослинами має важливе значення як для розуміння загальнобіологічних процесів, так і обґрунтування та розроблення прийомів і методів захисту рослин від збудників хвороб [19].

З вегетативних та генеративних органів *Fraxinus excelsior* нами ізольовані різні за систематичною належністю та функціональними можливостями міко- та мікроорганізми. Зокрема, серед них виявлено фітопатогенні бактерії, які ми, зазвичай, звикли розглядати лише у контексті збудників інфекційних хвороб. Проте дослідження засвідчують, що фітопатогенні мікроорганізми можуть бути постійними супутниками здорових рослин (окремих органів рослин), супроводжуючи їх з покоління в покоління, не зумовлюючи при цьому захворювання. Фітопатогенні бактерії є полібіотрофами і, як усі паразити, регулюють популяції в мікробоценозі. Захисна роль фітопатогенних бактерій виявляється навіть стосовно живильної рослини чи її органу: слабо агресивний чи авірулентний штам підвищує стійкість рослин до високоагресивного штаму. У природі постійно відбувається саморегуляція агресивності популяції і, залежно від умов, вона збільшується або зменшується [19].

Взаємовідносини між різними видами фітопатогенних бактерій – збудників бактеріальних захворювань *Fraxinus excelsior* (туберкульозу та всихання) – вивчали методом відстроченого антагонізму. Облік результатів проводили на 2 та 6 добу. При обліку враховували наявність або відсутність росту тестової культури. Ступінь антагоністичної активності штамів визначали за зонами затримки росту культур фітопатогенних бактерій. Повторність дослідів трикратна.

Для встановлення антагоністичних взаємовідносини між патогенами *Fraxinus excelsior* використовували 7 ізолятів бактерій і мікроміцетів, ізольованих нами з уражених генеративних та вегетативних органів, а також колекційні штами відділу фітопатогенних бактерій ІМВ ім. Д. К. Заболотного НАН України, а саме: *Pseudomonas syringae* 8511, *Pseudomonas savastanoi* 9174, *Pseudomonas fluorescens* 8573, *Erwinia carotovora* 8982.

Експериментальні дослідження взаємовідносин проводили як між штамми одного виду, так і між штамми, які належать до різних систематичних груп організмів. Усі штамми були використані в перехресних реакціях «основна культура-тестова культура». Всього поставлено 108 варіантів реакцій. При проведенні досліджень нами не виявлено антагоністичної взаємодії (зона затримки росту 0 мм) між тестовими культурами – патогенами *Fraxinus excelsior* в системі «бактерія-бактерія» (рис. 5.1).

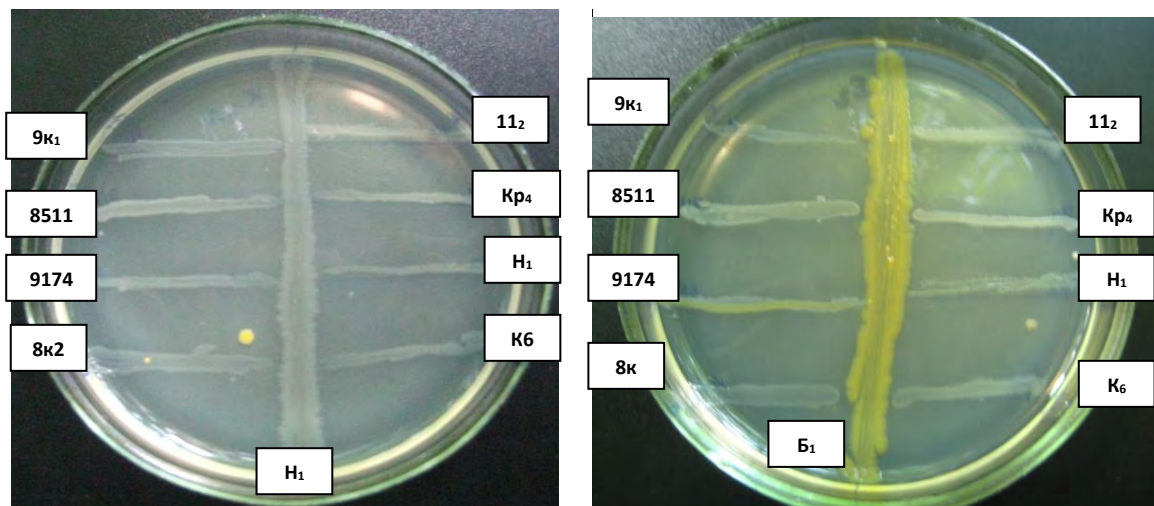


Рис 5.1. Взаємовідносини між колекційними штамми та ізолятами з *Fraxinus excelsior* у системі «бактерія-бактерія» (9к₁, 11₂, Н₁, К₆ – *P. syringae* pv. *savastanoi*, 8511 – *P. syringae* (колекційний штам), 9174 – *P. savastanoi* (колекційний штам), Кр₄, 8к₂ – *Pseudomonas* sp., Б₂ – *Xanthomonas* sp.)

На відміну від бактерій, мікроміцети, виділені із вегетативних та генеративних органів *Fraxinus excelsior*, виявили певну антагоністичну активність щодо фітопатогенних бактерій. Найактивнішими були *Ulocladium botrytis* (середня стерильна зона 5,8 мм) та *Cladosporium cladosporioides* (середня стерильна зона 4,9 мм). Вони пригнічували різною мірою всі тест-культури фітопатогенних бактерій. Активність інших трьох видів мікроміцетів – *Acremonium strictum*, *Fusarium heterosporum* та *Fusarium sporotrichiella* була вибірковою. Вони не затримували ріст *Pseudomonas* sp. (Кр₄) та *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (К₆) і слабо пригнічували *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (Н₁) та колекційний *Pseudomonas savastanoi* 9174. Інші види мікроміцетів не проявили антибактеріальної активності. До всіх видів грибів

найбільш чутливими були бактерії *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (Н₁), *Pseudomonas syringae* 8511 та *Pseudomonas savastanoi* 9174 (табл. 5.1).

Таблиця 5.1

Антибактеріальні властивості мікроміцетів, виділених із вегетативних та генеративних органів *Fraxinus excelsior*

Тест-культури бактерій	Тест-культури грибів								Середня стерильна зона, мм
	<i>Ulocladium botrytis</i>	<i>Phoma</i> sp.	<i>Cladosporium cladosporioides</i>	<i>Acremonium strictum</i>	<i>Cylindrocarpum didymum</i>	<i>Fusarium sporotrichiella</i>	<i>Fusarium heterosporum</i>	<i>Fusarium</i> sp.	
	Стерильна зона, мм								
<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i> (Кр ₂)	5	0	3,5	1	0	2	2	0	1,7
<i>Pseudomonas</i> sp. (Кр ₄)	2	0	2	0	0	0	0	0	0,5
<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i> (Н ₁)	3	0	7,5	6	0	7,5	8,5	0	4,0
<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i> (К ₆)	8	0	3	0	0	0	0	0	1,4
<i>P. syringae</i> 8511	6,5	0	5	5	0	3,5	3	0	2,9
<i>P. savastanoi</i> 9174	10	0	8,5	7	0	7	9	0	5,2
Середня стерильна зона, мм	5,8	0	4,9	3,2	0	3,3	3,8	0	-

Щодо зворотного впливу, тобто фітопатогенних бактерій на мікроміцети, то в більшості випадків антигрибна активність їхня дорівнювала нулю. Незначні зони, які утворилися при дії бактерій на мікроміцети, теж фактично нульові. Можна допустити, що і в природі фітопатогенні бактерії поза патологічним процесом не впливають на ріст мікроміцетів. Таке припущення узгоджується із дослідженнями інших авторів в експериментах із шпильковими лісовими деревними рослинами [19].

Таким чином, узагальнюючи дослідження взаємовідносин між міко- та мікрофлорою вегетативних та генеративних органів *Fraxinus excelsior* в системі «бактерія-бактерія», «бактерія-гриб», слід констатувати, що серед бактерій *F. excelsior*, у тому числі фітопатогенних, не виявлено антагоністів зі стерильною зоною, яка перевищує 30 мм, що не дає підстав для подальшого їхнє вивчення як

біологічного пестициду. Чинниками обмеження заселення *F. excelsior* фітопатогенними бактеріями є спороносні бактерії та мікроміцети. Серед вивчених ізолятів не виявлено стимуляторів росту патогенних мікроорганізмів.

З метою теоретичного та практичного обґрунтування біологічного захисту *Fraxinus excelsior* від збудників інфекційних хвороб, і в першу чергу бактеріозів, ми провели експериментальні дослідження щодо антифунгальної та бактерицидної активності біопрепаратів (Віктант та П27ант) на базі аеробних спороутворювальних бактерій *Bacillus* sp. щодо колекційних та ізольованих (із вегетативних та генеративних органів ясен звичайного) фітопатогенів з родів *Pseudomonas*, *Xantomonas* та *Erwinia*. 18-годинну культуру *Bacillus* sp. висівали на поживне середовище в чашки Петрі. Через 5 діб інкубування в термостаті при 28 °С підсівали тест-культури з тиром бактеріальної суспензії 5×10^8 КУО/мл. Зони відсутності росту враховували через 18–24 годин інкубування. Бактеріостатична та бактерицидна дія досліджуваних бактерій оцінювалась за зоною пригнічення росту тест-культур фітопатогенних бактерій (рис. 5.2).

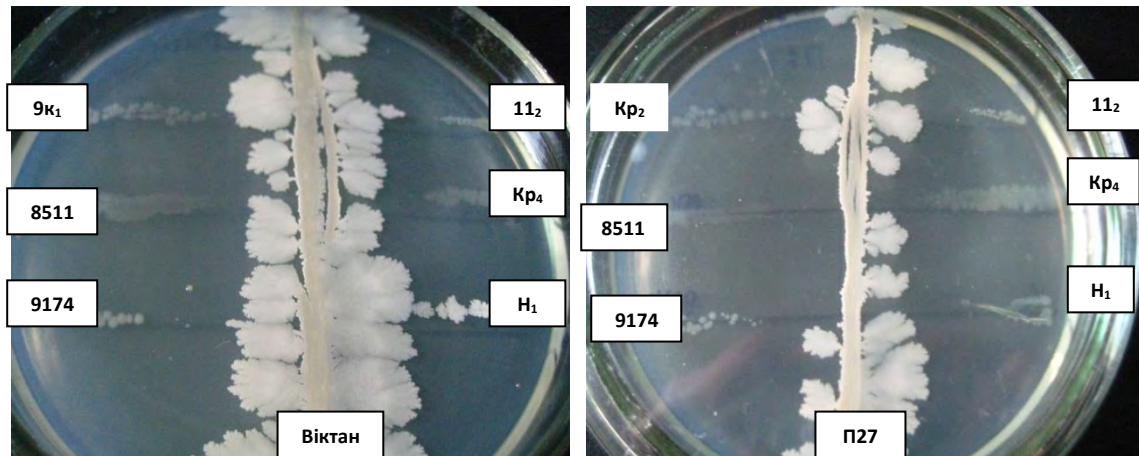


Рис. 5.2. Антимікробна активність Віктанту та штаму П27ант (9к₁, 11₂, Н₁ – *P. syringae* pv. *savastanoi*, 8511 – *P. syringae* (колекційний штам), 9174 – *P. savastanoi* (колекційний штам), Кр₄ – *Pseudomonas* sp.)

Як видно із отриманих результатів, найбільш високу антагоністичну активність проявив Віктант до колекційного штаму *Pseudomonas savastanoi* 9174 – зона затримки росту складала 19,5 мм (середньоактивний). Також середньоактивним він виявився по відношенню до штаму *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (Н₁). Проявив слабку антагоністичну дію до штамів *Pseudomonas* sp.

(Кр₄, Кр₅), *Pseudomona syringae* pv. *savastanoi* (9к₁, 11₂) та *Pseudomona syringae* 8511 – зона затримки росту коливалася у межах 4–9 мм (табл. 5.2).

Таблиця 5.2

Антимікробна активність Віктанту та штаму П27ант

Тест-культури бактерій	П27ант	Віктант	Середня стерильна зона, мм
	Стерильна зона, мм		
<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i> (Кр ₂)	9	-	4,5
<i>Pseudomonas</i> sp. (Кр ₄)	12	9	10,5
<i>Pseudomonas</i> sp. (Кр ₅)	5	7	6
<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i> (9к ₁)	0	4	2
<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i> (11 ₂)	11	9	10
<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i> (Н ₁)	13,5	15	14,3
<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i> (К ₆)	0	0	0
<i>P. syringae</i> 8511	9,5	4	6,8
<i>P. savastanoi</i> 9174	16,5	19,5	18
<i>P. fluorescens</i> 8573	7,5	10	8,8
<i>E. carotovora</i> 8982	2	2,5	2,3
Середня стерильна зона, мм	8,8	8,2	-

Примітка: – зона відсутності росту тестової культури, мм; 0 – відсутність антагоністичної дії.

Культура виявилася не активною до штаму *Pseudomona syringae* pv. *savastanoi* (К₆), зона затримки росту 0 мм.

Штам П27ант проявив найвищу антагоністичну активність до штаму *Pseudomona savastanoi* 9174 (як і Віктант), зона затримки росту склала 16,5 мм (середньоактивний). Також середньоактивним він виявився по відношенню до штамів *Pseudomonas* sp. (Кр₄) та *Pseudomona syringae* pv. *savastanoi* (11₂, Н₁), при цьому зона затримки росту коливалася в межах 5–13,5 мм. Проявив слабку антагоністичну дію до штамів *Pseudomona syringae* pv. *savastanoi* (Кр₂), *Pseudomonas* sp. (Кр₅) та *Pseudomona syringae* 8511, при цьому зона затримки росту коливалася в межах 5–9,5 мм. Культура виявилася не активною до штаму *Pseudomona syringae* pv. *savastanoi* (К₆), (як і Віктант) та *Pseudomona syringae* pv. *savastanoi* (9к₁), зона затримки росту 0 мм.

При дослідженні дії препаратів Віктант та П27ант на базі аеробних спороутворювальних бактерій *Bacillus* sp. щодо ізольованих мікроміцетів досліджували методом радіальних штрихів. 18-годинну культуру бактерій

висівали на поживне середовище в центр чашки Петрі діаметром 12 см. Через 5 днів інкубування в термостаті при 28 °С підсівали радіальним штрихом тест-культури з тиром бактеріальної суспензії 5×10^8 КУО/мл. Зони відсутності росту враховували через 18–24 годин. Бактерицидна дія на тест-культури в радіусі більше 15 мм вважалась позитивною.



Рис 5.3. Антагоністична взаємодія між мікроміцетами *Fraxinus excelsior* та бактеріями *Bacillus* sp.

У даному дослідженні встановлена певна варіабельність фунгіцидної та фунгістатичної дії *Bacillus* sp. Так, неважко помітити, що в даному досліді між мікроміцетом і *Bacillus* sp. встановились більшою мірою фунгістатичні та бактериостатичні відносини (ріст макроколоній бактерії і гриба спрямований в протилежні сторони, а між компонентами досліді добре видно чітку стерильну зону) (рис. 5.4, *зліва*). Звичайно така залежність пов'язана з тим, що дані складники досліді мають достатню кількість поживних речовин. Щодо високої бактерицидної дії мікроміцетів (рис. 5.4, *справа*), то це також, на нашу думку, пояснюється вищеназваним чинником. В 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. У той же час, на середовищі Чапека бактерії практично не ростуть в силу наявності у цих середовищах різних за придатністю для грибів і бактерій

поживних речовин. То ж можна погодитись з думкою, що в природі відбуваються складні, постійно напружені, динамічні взаємовідносини не лише між мікроорганізмами та деревною рослиною, але й між складниками міко- та мікробіоти, що її колонізують [19].

Для підтвердження нашої думки, в природних (польових) умовах було проведено штучне ураження пагонів *Fraxinus excelsior* сумішшю чистих культур колекційних (*Pseudomona savastanoi* 9174 (9174)) та ізольованих нами із вегетативних та генеративних органів *F. excelsior* із характерними ознаками ураження *Pseudomona syringae* pv. *savastanoi* фітопатогенних бактерій *Pseudomona syringae* pv. *savastanoi* (Н₁, 9_{к1} – ізольовані відповідно з туберкульозного ураження насіння та з уражень типу «ash dieback»), *Pseudomonas* sp. (Кр₄) та препаратів П27ант, Віктант і *Bacillus* sp. (К_{1-4ант}) робочим розчином з титром 1×10^7 КУО \times мл⁻¹. Контроль – ін'єкція препаратів та чистої культури *Bacillus* sp. У даному експерименті ми отримали варіабельні результати (табл. 5.3).

Таблиця 5.3

Результати штучного зараження пагонів *Fraxinus excelsior* сумішшю препаратів та фітопатогенних бактерій в природних умовах

Препарати та культура <i>Bacillus</i> sp.	Фітопатогенні бактерії			
	<i>P. savastanoi</i> 9174 (9174)	<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i> (Н ₁)	<i>Pseudomonas</i> sp. (Кр ₄)	<i>P. syringae</i> pv. <i>savastanoi</i> (9 _{к1})
П27ант	+	–	+	+
Віктант	±	±	+	+
<i>Bacillus</i> sp. (К _{1-4ант})	+	+	±	+

Примітка: (+) – антагоністична дія; (–) – відсутність антагоністичної дії; (±) – варіабельні властивості.

Так, при інокуляції пагонів *Fraxinus excelsior* сумішшю препарату П27ант та дослідних фітопагенних бактерій в експерименті ми отримали позитивний результат (поява симптомів туберкульозу типу «парша») з *Pseudomona savastanoi* 9174, *Pseudomonas* sp. (Кр₄) та *Pseudomona syringae* pv. *savastanoi* (9_{к1}). У той же час, за аналогічних обставин, нами не встановлено ознак патології при інокуляції

пагонів сумішшю П27ант і *Pseudomona syringae* pv. *savastanoi* (Н₁) (рис. 5.5). Певною мірою подібні результати ми отримали і в інших варіантах досліду. Так, при штучній ін'єкції



Рис. 5.4. Результат ін'єкції суміші Віктант–Н₁ (*P. syringae* pv. *savastanoi*) (зліва) та П27ант–Н₁ (*P. syringae* pv. *savastanoi*) (справа)

пагонів сумішшю Віктанту і *Bacillus* sp. (К_{1-4ант}) з дослідними фітопатогенними бактеріями позитивний результат отримано у варіантах Віктант–*Pseudomonas* sp. (Кр₄), Віктант–*P. syringae* pv. *savastanoi* (9к₁) та *Bacillus* sp. (К_{1-4ант})–*P. savastanoi* 9174 (9174), *Bacillus* sp. (К_{1-4ант})–*P. syringae* pv. *savastanoi* (Н₁), *Bacillus* sp.(К_{1-4ант})–*P. syringae* pv. *savastanoi* (9к₁). В інших варіантах результати були варіабельні. Певною мірою ми пояснюємо це тим, що згадані ізоляти бактерій виділені з різних типів уражень та з різних органів, які мають і різні фізіолого-біохімічні характеристики (обводненість, кількісні показники та співвідношення елементів живлення тощо).

Таким чином, виявлені нами, як і іншими дослідниками, елементи антагоністичних взаємовідносин між складниками різних систематичних і функціональних груп міко- та мікроорганізмів вказують на можливість і необхідність використання цього феномену у контексті механізмів позитивного та негативного зворотніх зв'язків для напрацювання засобів і методів біологічного захисту лісових деревних рослин, у тому числі і *Fraxinus excelsior*, від збудників інфекційних хвороб, зокрема і бактеріозів.

1. Досліджено, що нині у технології захисту лісових деревних рослин, у тому числі і *Fraxinus excelsior*, розроблені і застосовуються зазвичай

організаційно-господарські, лісівничі та лісокультурні заходи, які мають профілактичний характер або спрямовані на боротьбу з наслідками. Хімічні та біологічні методи захисту лісу від збудників інфекційних хвороб в Україні не використовуються.

2. Встановлено наявність антагоністичних взаємовідносин між складниками міко- та мікробіоти *Fraxinus excelsior* у системі «бактерія-бактерія», «бактерія-гриб». При цьому мікроміцети пригнічують ріст фітопатогенних бактерій, які є найбільш чутливими до дії інших представників мікробіоти.

3. Показано, що серед бактерій *Fraxinus excelsior*, у тому числі і фітопатогенних, не виявлено високоактивних антагоністів, що не дає підстав для подальшого їхнього використання як біопрепарату. У здорових рослинах вони виконують корисні функції у регуляції складників міко- та мікробіоти, а за наявності порушення нормального росту і розвитку деревних рослин беруть безпосередню участь у їхній патології.

4. Акцентується увага, що чинниками обмеження активності збудників бактеріозів *Fraxinus excelsior* є спороносні бактерії *Bacillus* sp. та біопрепарати на їхній основі. Досліджені нами згадані бактерії та біопрепарати Віктант і П27ант були середньоактивними на живильних середовищах до *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* та виявили варіабельні властивості в експерименті у природних умовах.

5. Вказується, виходячи з проведених досліджень та аналітичного огляду літератури, що подальше дослідження антагоністичних взаємовідносин між різними видами міко- та мікроорганізмів лісових деревних рослин у контексті виявлення активних антагоністів до фітопатогенних бактерій є перспективним у розробці та застосуванні теоретико-прикладних аспектів біозахисту лісу.

ВИСНОВКИ ТА РЕЗУЛЬТАТИ

У науковій роботі представлено теоретичні узагальнення і результати експериментальних досліджень негативних абіотичних та біотичних, у тому числі паразитарних чинників у патології *Fraxinus excelsior* у лісових насадженнях Західного Поділля України. Виявлено закономірності поширення інфекційних хвороб залежно від низки лісівничо-таксаційних показників деревостанів та метеорологічних чинників. Досліджено ступінь шкодочинності видів ентомофауни, у тому числі і як вектора інфекційних хвороб. З'ясовано видовий склад патогенної мікобіоти та мікрофлори вегетативних та генеративних органів *F. excelsior*. Обґрунтовано теоретичні і практичні засади захисту *F. excelsior* від збудників бактеріозів з використанням антагоністичних властивостей мікроорганізмів та біопрепаратів на їхній основі.

1. Сучасний фітосанітарний стан *Fraxinus excelsior* у лісах Західного Поділля України пов'язаний з комплексом несприятливих абіотичних та біотичних чинників у їх системній взаємодії.

2. Досліджено симптоматику та особливості патогенезу туберкульозу *Fraxinus excelsior*. Виділено п'ять етапів (фаз) захворювання («Парша», «Поширення», «Власне туберкульоз», «Деформації генеративних органів», «Вади деревини») та три категорії ураження стовбура (суцільне, локальне та поодноке), що дозволяє вчасно розпізнати уражене дерево для кожної вікової групи насаджень.

3. Виявлено 11 видів комах-фітофагів рядів *Coleoptera*, *Hemiptera*, *Diptera*, *Lepidoptera*. Найбільшою щільністю (у межах 30 %) на ослаблених і всихаючих деревах *Fraxinus excelsior* відзначались фітофаг *Prays curtisellus* Don., ксилофаги *Hylesinus crenatus* Fabr. та *Hylesinus fraxini* Panz. Показано екологічні, трофічні та механічні зв'язки між збудником туберкульозу ясеня звичайного та карпофагами, зокрема у накопиченні, збереженні та передачі інокулюма *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* в лісових біоценозах.

4. Встановлено, що спалахи туберкульозу *Fraxinus excelsior* у регіоні дослідження відмічені в роки, коли індекс вологозабезпеченості був найнижчим – 2,2; 1,9 і 2,4 відповідно у 2004, 2011 та 2015 роках.

5. Із уражень *Fraxinus excelsior* ізольовано 10 таксонів мікроміцетів, які належать до анаморфних грибів. Найвищим коефіцієнтом заселення (57,1 %) характеризується *Ulocladium botrytis*, найнижчим (14,3 %) – *Acremonium strictum*, *Cylindrocarpon didymum*, *Fusarium sporotrichiella*, *Fusarium heterosporum*.

6. Мікробіота інфікованих пагонів, листків та бруньок усихаючих насаджень *Fraxinus excelsior* представлена комплексом патогенних видів родів *Pseudomonas* sp., *Erwinia* sp., *Xanthomonas* sp., які дисперсно локалізуються на ураженій ділянці. Найпоширенішою і найшкодочиннішою компонентою патогенної мікрофлори є збудник туберкульозу *F. excelsior*, який за анатомо-морфологічними і фізіолого-біохімічними характеристиками ідентифікований нами як *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (Smith 1908). При штучному ураженні *P. syringae* pv. *savastanoi* виявила високі патогенні властивості на різних органах *F. excelsior* та індикаторних рослинах (*Phaseolus vulgaris*, *Nicotiana tabacum*, *Kalanchoe laciniata*). Листки *F. excelsior* не чутливі до збудника.

7. Виявлена пряма залежність поширення туберкульозу від частки ясена у складі насаджень різних вікових груп. Так, у чистих ясеневих деревостанах свіжих дібров поширеність туберкульозу була найбільшою для всіх вікових груп: молодняки – 79,3 %, середньовікові – 47,8 %, пристигаючі деревостани – 42,3 %. У молодняках, середньовікових і пристигаючих насадженнях з 6–9 одиницями *F. excelsior* у складі середньозважена поширеність хвороби складала відповідно 41,6; 33,6 та 30,7 %, що в 1,4–2 рази менше, ніж у чистих деревостанах. За частки ясена звичайного у насажденні в межах 3–5 одиниць поширеність хвороби у молодняках, середньовікових та пристигаючих насадженнях склала 24,2; 20,5 та 15,8 % відповідно. При цьому у насадженнях з долею *F. excelsior* 3 одиниці у складі нами виявлено 17,6; 14,8 та 9,7 % уражених *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* дерев у молодняках, середньовікових та пристигаючих насадженнях відповідно, що в 4,5; 3,2 та в 4,3 рази менше, ніж у чистих деревостанах

відповідних вікових груп. Акцентується увага, що у регіоні досліджень туберкульоз досяг епіфітотії саме на паростевих деревах *F. excelsior*, особливо молодого віку.

8. Між фітопатогенних бактеріями не виявлено чіткої антагоністичної активності. На відміну від бактерій, мікроміцетам, ізольованим із вегетативних та генеративних органів *Fraxinus excelsior*, притаманна більша антагоністична активність до фітопатогенних бактерій (найбільш активними були *Ulocladium botrytis* і *Cladosporium cladosporioides*). При цьому бактерії в експерименті не впливали на мікроміцети.

9. Експериментально встановлено, що *Bacillus* sp. та препарати на його основі (Віктант і П27ант) виявилися слабо- та середньоактивними до виділених з *Fraxinus excelsior* та колекційних штамів фітопатогенних бактерій. Показана варіабельність результатів при інокуляції у польових умовах пагонів *F. excelsior* водною суспензією чистих культур фітопатогенних бактерій і згаданих біопрепаратів. Робиться наголос на перспективності подальших досліджень спороносних бактерій та біопрепаратів на їхній основі у боротьбі зі збудниками бактеріозів лісових деревних рослин.

10. З метою профілактики та задля зниження загального інфекційного фону слід проводити систематичний моніторинг у насадженнях за участю *Fraxinus excelsior*, дотримуватись ценотичного оптимуму ясена у складі деревостанів, не допускати куртинного загущення, видаляти і утилізувати молоді паростеві дерева, уражені *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, та створювати сприятливі умови для росту і розвитку ясена звичайного.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Альбенский А. Б., Дьяченко А. Е. Деревья и кустарники для защитного лесорозведения. М. : Сельхозиздат, 1949. 142 с.
2. Андрианов М. С. Клімат. Природа Тернопільської області. Львів : Вища школа, 1979. С. 58–69.
3. Архів погоди (WMO ID) 33415 : веб-сайт. URL: <http://rp5.ru> (дата звернення: 20.08.2015)
4. Бабаян А. А. Гоммоз хлопчатника. Ереван : Армгосиздат, 1963. 269 с.
5. Баюра О. М. Ясен звичайний (*Fraxinus excelsior* L.) та його форми: біоекологія, розмноження і використання в Правобережному Лісостепу України : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук : спец. 06.03.01 «Лісові культури та фітомеліорація». Київ, 2012. 22 с.
6. Бей-Биенко Г. Я. Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Твердокрылые и веерокрылые. Москва-Ленинград : Наука, 1965. 668 с.
7. Бельгард А. Л. Лесная растительность юго-востока УССР. К. : Изд-во Киев. ун-та, 1950. 248 с.
8. Бельтюкова К. И. Методы исследования возбудителей бактериальных болезней растений / Бельтюкова К. И., Матышевская М. С., Куликовская М. Д., Сидоренко С. С. К. : Наук. думка, 1968. 316 с.
9. Бережний І. В. Рослинність. Природа Тернопільської області. Львів : Вища школа, 1979. С. 86–98.
10. Билай В. И. Методы экспериментальной микологии : справочник. К. : Наук. думка, 1982. 550 с.
11. Бороздина И. Б. Сравнительная характеристика бактерий рода *Pseudomonas* при культивировании на искусственных питательных средах. Вестник ВГУ, серия: Химия, биология, фармація. 2010. № 2. С. 67–71.
12. Бродович Т. М., Бродович М. М. Атлас дерев та кущів заходу України : атлас. Львів : Вища школа, 1973. 242 с.

13. Ванин С. И. Лесная фитопатология. Москва-Ленинград : Гослесбумиздат, 1955. 416 с.
14. Васильев Н. Г. Ясеневые и ильмовые леса советского Дальнего Востока. М. : Наука, 1979. 320 с.
15. Василяускас А., Юодвалькис А., Трейгене А. Причины массового усыхания ясеня обыкновенного в лесах Литвы. Проблемы лесной фитопатологии и микологии : материалы V междунар. конф. М. : Юран, 2002. С. 35–37.
16. Вінтонів І. С., Сопушинський І. М., Тайшінгер А. Деревинознавство : навч. посіб. : 2-е вид., доп. Львів : Априорі, 2007. 312с.
17. Воронцов А. И., Голубев А. В., Мозолевская Е. Г. Современные методы учета и прогноза хвое- и листогрызущих насекомых. Лесная энтомология : Тр. ВЭО. Т. 65. Ленинград : Наука, 1983. С. 4–19.
18. Гвоздяк Р. И., Яковлева Л. М. Бактериальные болезни лесных древесных пород. К. : Наук. думка, 1979. 244 с.
19. Гвоздяк Р. І. Бактеріальні хвороби сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.) та мікрофлора її насіння : Монографія / Гвоздяк Р. І., Гойчук А. Ф., Розенфельд В. В., Пасічник Л. А. Житомир : Полісся. 2011. 224 с.
20. Гвоздяк Р. И., Гордиенко М. И., Гойчук А. Ф. Дуб черешчатый в Украине. К. : Наук. думка, 1993. 221 с.
21. Гвоздяк Р. И., Гойчук А. Ф. Методы выделения возбудителей бактериозов древесных пород. Лесн. хоз-во. 1991. № 31. С. 55–56.
22. Гвоздяк Р. І., Яковлева Л. М., Черненко Є. П., Мороз С. М. Взаємовідношення між збудниками бактеріозів томатів. Міжнар. наук. конф. «Фітопатогенні бактерії. Фітонцидологія. Алелопатія» (4–6 жовтня 2005 р.). Збірник статей : Житомир. 2005. С. 118–122.
23. Гвоздяк Р. І. Перспективні напрями дослідження фітопатогенних бактерій. Міжнар. наук. конф. «Фітопатогенні бактерії. Фітонцидологія. Алелопатія» (4–6 жовтня 2005 р.). Зб. ст. Житомир. 2005. С. 3–8.

24. Гвоздяк Р. І., Гребенюк М. В., Волкова В. П. Циркадні ритми стійкості рослин до фітопатогенних бактерій. Доп. АН УРСР. 1973. № 7. С. 662–665.
25. Генсірук С. А. Ліси України. К. : Наукова думка, 1992. 408 с.
26. Генсірук С. А. Ліси України. Львів : Наук. тов. ім. Шевченка, УкрДЛТУ, 2002. 495 с.
27. Геоботанічне районування Української РСР. Під. ред. А. І. Барбарича. К. : Наук. думка, 1977. 304 с.
28. Геренчук К. И. Западно-Подольская область. Физико-географическое районирование Украинской ССР. К. : Изд-во Киевского ун-та, 1968. С. 187–198.
29. Гойчук А. Ф. Біоекологічні основи формування високопродуктивних дубових насаджень в рівнинній частині України : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня докт. с.-г. наук : спец. 06.03.03 «Лісознавство і лісівництво». Київ, 1998. 36 с.
30. Гойчук А. Ф., Решетник Л. Л. Лісова фітопатологія у визначеннях, рисунках, схемах. Житомир : Полісся, 2015. 224 с.
31. Гойчук А. Ф., Гвоздяк Р. І. Методи перевірки патогенних властивостей бактерій. Ліс. госп-во, лісова, паперова і деревообр. пром.-сть. 1988. № 3. С. 16–17.
32. Гойчук А. Ф., Кульбанська І. М. Патогенна міко- та мікрофлора ясена звичайного на Поділлі України. *Мікробіологічний журнал*. 2015. Т. 77, № 5. С. 69–73.
33. Гойчук А. Ф., Кульбанська І. М. Патологія ясена звичайного в насадженнях Західного Поділля. Лісове і садово-паркове господарство. 2013. № 3. URL: <http://ejournal.studnubip.com/arhiv-nomer/zhurnal-3/ukr/hojchuk-a-f-kulbanska-i-m/> (дата звернення: 10.08.2014).
34. Гойчук А. Ф. Туберкульоз ясена звичайного в Україні. *Наук. вісник НАУ*. 1998. Вип. 8. С. 202–206.
35. Гордиенко М. И. Естественное возобновление обыкновенного ясеня и амурского бархата. *Лесоводство и агролесомелиорация*. 1965. № 7. С. 38–42.

36. Гордиенко М. И. Ясени в лесных ценозах равнинной части Украины : автореф. дис. на соискание ученой степени д-ра биол. наук. К., 1971. 51 с.
37. Гордієнко М. І., Корецький Г. С., Маурер В. М. Лісові культури. К. : Сільгоспосвіта, 1995. 328 с.
38. Гордієнко М. І. Ріст ясена звичайного в насадженнях Полісся і Лісостепу України. Вирощування і таксація лісових насаджень. К. : Вид-во УСГА, 1967. Вип. 2. С. 250–255.
39. Гордієнко М. І., Гойчук А. Ф., Гордієнко Н. М. Штучні ліси в дібровах. Житомир: Полісся, 1999. 592 с.
40. Гордієнко М. І., Бондар А. О., Криницький Г. Т. Лісознавство з основами лісівництва : навч. посіб. для студ. вузів. Чернівці : Книги-XXI, 2005. 347 с.
41. Горленко М. В. Бактериальные болезни растений [3 изд.]. М. : Высшая школа, 1966. 180 с.
42. Границі досліджень всихання *Fraxinus*: матеріали міжнар. конф. у межах проекту Європейської Кооперації з науки і технологій (COST) Action FP1103 «Всихання *Fraxinus* у Європі: розробка порад і стратегії невиснажливого ведення лісового господарства» (FRAXBACK), (Швеція, Мальмо, 3–8 вересня 2013 р.). URL: uriffm.org.ua/files/meshkova_zvit_full_1.pdf (дата звернення: 20.08.2015).
43. Гроссгейм А. А. К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений. Советская ботаника. Т. XIII, вып. 3. 1945. С. 3–27.
44. Гузь М. М. Кореневі системи деревних порід Правобережного Лісостепу України : монографія. К. : Ясмина, 1996. 145 с.
45. Гусєв В. І., Єрмоленко В. М. Атлас комах України. К. : Радянська школа, 1962. 307 с.
46. Густелева Л. А. Микрофлора ослабленного дерева и ее роль в жизнедеятельности насекомых-ксилофагов. Реакция дерева на воздействие насекомых. Красноярск, 1980. С. 75–82.

47. Давиденко К. В., Мешкова В. Л., Кузнецова Т. Л. Поширення *Hymenoscyphus pseudoalbidus* – збудника всихання ясена у Лівобережній Україні. *Лісівництво і агролісомеліорація* : зб. наук. праць. Харків : УкрНДІЛГА. 2013. Вип. 123. С. 143–150.
48. Дари лісів / Ю. Я. Єлін, М. Я. Зерова, В. І. Лушпа, С. І. Шабарова. 3-е вид., доп. і переробл. К. : Урожай, 1983. 350 с.
49. Дем'янова М. В. Абсолютний максимум температур. Тернопільський енциклопедичний словник. Тернопіль : Збруч, 2010. Т. 1. С. 79–107.
50. Денисик Г. І. Природнича географія Поділля. Вінниця : ЕкоБізнесЦентр, 2006. 184 с.
51. Дідух Я. П., Шеляг-Сосонко Ю. Р. Геоботанічне районування України та суміжних територій. *Укр. ботан. журн.* 2003. Т. 60, № 1. С. 6–17.
52. Дітчук І. Г. Атласи Тернопільської області. Тернопільський енциклопедичний словник. Тернопіль : Збруч, 2004–2010. Т. 1. С. 89–117.
53. Екологія мікроорганізмів: Посібник / В. П. Патики, Т. Г. Омелянець, І. В. Гриник, В. Ф. Петриченко; за ред. В. П. Патики. К. : Основа, 2007. 192 с.
54. Єрмоленко В. М., Ключко З. Ф. Визначник комах. К. : Радянська школа, 1971. 182 с.
55. Желдакова Р. А., Мямин В. Е. Фитопатогенные микроорганизмы : учеб.-метод. комплекс для студентов биол. фак. спец. G - 31 01 01 «Биология». Минск : БГУ, 2006. 116 с.
56. Жмурко Л. І., Грищенко Р. Є., Лапа С. В. Спророфіт проти сірої гнилі гречки. *Карантин і захист рослин.* 2005. № 6. С. 10–11.
57. Журавлев И. И. Защита зеленых насаждений от болезней. М. : Лесная пром-сть, 1966. 232 с.
58. Журавлев И. И., Соколов Д. В. Лесная фитопатология. М. : Лесная пром-сть, 1969. 368 с.
59. Журавлев И. И. Фитопатология. М. : Сельхозиздат, 1963. 280 с.
60. Завада М. М., Гузій А. І., Білоконь М. В. Лісова ентомологія : підручник. К. : Аграр Медіа Груп, 2010. 404 с.

61. Заверуха І. Абсолютний мінімум температур. Тернопільський енциклопедичний словник. Тернопіль : Збруч, 2004–2010. Т. 1. С. 38–50.
62. Заикина И. А. Эпифитная микрофлора здоровых растений. Пенза : РИО ПГСХА. 2007. С. 40–44.
63. Зеров Д. К. Визначник грибів України : в 5 т. К. : Наук. думка, 1969. Т. II. Аскоміцети. 516 с.
64. Зеров Д. К. Визначник грибів України: в 5 т. К. : Наук. думка, 1971. Т. III. Незавершені гриби. 594 с.
65. Зерова М. Я. Грибные болезни ясена на Правобережье Украинской ССР. *Бот. журн. АН УССР*. 1953. Вып. 10. № 1. С. 57–69.
66. Израильский В. Н. Бактериальные болезни растений. М. : Колос, 1979. 288 с.
67. Калінін М. І., Гузь М. М., Дебринюк Ю. М. Лісове коренезнавство : підручник для ВНЗ. Львів : УкрДЛТУ, 1998. 336 с.
68. Кирай З., Клемент З., Вереш Й. Методы фитопатологии. М. : Колос, 1974. 343 с.
69. Колопенюк М. І. Агрокліматичне районування. Тернопільський енциклопедичний словник. Тернопіль : Збруч, 2004–2010. Т. 1. С. 58–65.
70. Комплексна оцінка поширення лісопатологічних процесів (диференційовано адміністративним областям України) та прогноз поширення патологічних процесів у лісах України до 2015 року / відп. укладач І. М. Усицький. Харків, 2010. 53 с.
71. Коробко О. П. Раннее пожелтение листьев и усыхание деревьев липы – новое бактериальное заболевание. *Доп. Нац. АН України*. 1998. № 8. С. 177–181.
72. Косець І. М. Букові ліси. Рослинність УРСР. Ліси УРСР. К. : Наукова думка, 1971. С. 137–177.
73. Красулин Н. П., Панкратов Н. М. Транспирация как показатель поглощения воды корневой системой древесных пород. *Тр. АН СССР*. 1957. вып. 4. С. 54–56.
74. Краткий определитель бактерий Берги. М. : Мир, 1980. 496 с.

75. Кузьмичев Е. П., Соколова Э. С., Мозолевская Е. Г. Болезни древесных растений : справочник. Болезни и вредители в лесах России. М. : ВНИИЛМ, 2004. Т. 1. 120 с.
76. Кульбанская И. Н. Патогенез туберкулеза ясеня обыкновенного в условиях Западного Подолья Украины. *Лесной журнал*. 2015. № 6. С. 75–84.
77. Кульбанська І. М. «Смертельна хвороба» ясеня на Поділлі. XIII з'їзд товариства мікробіологів України ім. С. М. Виноградського, 1–6 жовтня 2013 р. Ялта, 2013. С. 117.
78. Кульбанська І. М. Біологічний захист ясеня звичайного від *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (теоретико-прикладний аспект). *Лісове і садово-паркове господарство*. 2015. № 8. URL: http://nbuv.gov.ua/j-pdf/licgos_2015_8_3.pdf (дата звернення: 20.06.2014).
79. Кульбанська І. М. Біологічний захист ясеня звичайного від *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (теоретико-прикладний аспект). Екологічні економічні та соціальні проблеми розвитку аграрної сфери в умовах глобалізації : міжнар. наук.-практ. конф., 4–5 листопада 2015 р. Харків, 2015. С. 165–167.
80. Кульбанська І. М. До питання про патологію ясеня звичайного в Україні. Перспективи розвитку лісового та садово-паркового господарства: наук.-практ. конф., 25 березня 2014 р. Умань, 2014. С. 312–314.
81. Кульбанська І. М. Еколого-лісівничі чинники та їхній вплив на поширення туберкульозу ясеня звичайного в Західному Поділлі України. *Науковий вісник НЛТУ України*: зб. наук.-техн. пр. 2015. Вип. 25.6. С. 64–71.
82. Кульбанська І. М. Інфекційна та неінфекційна патологія ясеня звичайного. *Науковий вісник НЛТУ України* : зб. наук.-техн. пр. 2015. Вип. 25.1. С. 75–80.
83. Кульбанська І. М. Інфекційні хвороби та шкідлива ентомофауна ясеня звичайного. Лісова типологія: наукові, виробничі, навчальні аспекти розвитку: конф.-читання, 14 березня 2014 р. Харків, 2014. С. 60–64.
84. Кульбанська І. М. Комплексна оцінка (симптоматика, екологічний вплив та фітопатологічний аналіз) всихаючих насаджень *Fraxinus excelsior* L. в

умовах Західного Поділля. *Науковий вісник НУБіП України. Сер. : Лісівництво та декоративне садівництво*. 2014. Вип. 198 (2). С. 214–223.

85. Кульбанська І. М. Особливості моніторингу фітосанітарного стану лісових насаджень у Лісостепу України. *Захист рослин: наука, освіта, інновації в умовах глобалізації : міжнар. наук.-практ. конф., 15–18 жовтня 2012 р. К. : НУБіП України, 2012. С. 80.*

86. Кульбанська І. М. Особливості патогенезу туберкульозу ясена звичайного в насадженнях Західного Поділля України. *Біоресурси лісових та урбанізованих екосистем: відтворення, збереження і раціональне використання: міжнар. наук.-практ. конф., 23–24 квітня 2015р. К. : НУБіП України, 2015. С.178–180.*

87. Кульбанська І. М., Гойчук А. Ф. Патогенна міко- та мікрофлора всихаючих дерев *Fraxinus excelsior* L. в Західному Поділлі України. *Інноваційний розвиток АПК України: проблеми та їх вирішення : міжнар. наук.-практ. конф., 19–20 листопада 2015 р. Житомир : ЖНАУ, 2015. С. 216–219.*

88. Кульбанська І. М. Патогенні організми та шкідники ясена звичайного у насадженнях Західного Поділля. *Лісівнича наука в контексті сталого розвитку : наук.-практ. конф., 29–30 вересня 2015 р. Харків : УкрНДІЛГА, 2015. С. 117–119.*

89. Кульбанська І. М. Фітосанітарний стан ясена звичайного в насадженнях Західного Поділля України. *Виклики ХХІ століття та їхнє вирішення у лісовому комплексі й довкіллі : міжнар. наук.-практ. конф., 7–9 жовтня 2015 р. К. : НУБіП України, 2015. С. 209–210.*

90. Кульбанська І. М. Шкодочинна ентомофауна ясена звичайного в Правобережному Лісостепу України. *Ентомологічні читання пам'яті професора М. П. Дядечка : наук.-практ. конф., 21 грудня 2012 р. К. : НУБіП України, 2012. С. 59–61.*

91. Кумаков В. А. Влияние поздних весенних заморозков на рост и устойчивость дуба и ясеня в связи с их углеводным балансом. *Доклады АН СССР*. 1983. № 89, 6. С. 1107–1109.

92. Кучеренко Л. В. Таксономічне значення деяких біологічних властивостей родів *Pseudomonas* і *Erwinia*. *Мікробіол. журн.* 1969. 31, вып. 6. С. 582–589.
93. Лавний В. В. Особливості формування ясеневих насаджень Західного Лісостепу України : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук : спец. 06.03.03 «Лісознавство і лісівництво». Львів, 2000. 22 с.
94. Лавриненко Д. Д. Взаимодействие древесных пород в различных типах леса. М. : Лесн. пром.-сть, 1965. 248 с.
95. Лапа С. В., Пасичник Л. А., Данкевич Л. А. Антагонистическая активность штаммов бактерий рода *Bacillus* к возбудителям грибных и бактериальных болезней зернобобовых культур. *Информац. Бюллетень ВПРС МОББ, Санк-Петербург.* 2011. № 42. С. 120–124.
96. Лапа С. В., Житкевич Н. В., Кирик М. М. Препарат спорофіт як засіб захисту від фітопатогенних бактерій. Міжнар. наук. конф. «Фітопатогенні бактерії. Фітонцидологія. Алелопатія» (м. Київ, жовтень, 2005): Тез. доп. К. : Альфа-Прайм, 2005. С. 69.
97. Лесная энциклопедия: в 2-х т. / гл. ред. Г. И. Воробьев; ред. кол. : Н. А. Анучин, В. Г. Атрохин, В. Н. Виноградов. М. : Сов. энциклопедия, 1986. Т. 2. 631 с.
98. Линдеман Г. В. Засиление стволовыми вредителями листовых пород в дубравах Лесостепи в связи с их ослаблением и отмиранием (на примере Теллермановского леса). *Защита леса от вредных насекомых.* М. : Наука, 1962. С. 58–117.
99. Лосицкий К. Б., Цымек А. А. Твердолиственные леса СССР. М. : Лесная пром.-сть, 1972. 245 с.
100. Лугаускас А. Ю., Микульскене А. И., Шляужене Д. Ю. Каталог микромицетов – биодеструкторов полимерных материалов. М. : Наука, 1987. 344 с.
101. Маленев Ф. Е. Новая форма проявления бактериального рака на дереве. *Фитопатогенные бактерии.* К. : Наук. думка, 1975. 295 с.

102. Матейко І. М. Фітомаса та депонований вуглець дерев і деревостанів ясена звичайного в Правобережному Лісостепу України : автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук : 06.03.02 «Лісовпорядкування і лісова таксація». Київ, 2012. 22 с.
103. Мацях І. П., Крамарець В. О. Всихання ясена звичайного (*Fraxinus excelsior* L.) на заході України. *Науковий вісник НЛТУ України* : зб. наук.-техн. пр. 2014. Вип. 24.7. С. 67–74.
104. Методы общей бактериологии / под ред. Ф. Герхгардта [и др.]. М. : Мир, 1983. Т. 1. 535 с.
105. Методы общей бактериологии / под ред. Ф. Герхгардта [и др.]. М. : Мир, 1984. Т. 2. 469 с.
106. Методы общей бактериологии / под ред. Ф. Герхгардта [и др.]. М. : Мир, 1984. Т. 3. 264 с.
107. Мешкова В. Л., Давиденко К. В. Насекомые и возбудители болезней ясеня на востоке Украины. Современное состояние и перспективы охраны и защиты лесов в системе устойчивого развития : материалы междунар. науч.-практ. конф., (9–11 окт. 2013 г.) / Институт леса НАН Беларуси. Гомель, 2013. С. 96–100.
108. Мешкова В. Л., Давиденко К. В., Береженко Ж. І. Комахи-листогризи на ясені (*Fraxinus* sp.) у зелених насадженнях Харківщини. Захист рослин у ХХІ ст.: проблеми та перспективи розвитку : матеріали міжнар. наук. конф. студентів, аспірантів і молодих учених. Харків : ХНАУ, 2013. С. 71–74.
109. Мешкова В. Л. Методологія проведення обліків чисельності лісових комах. *Вісник ХНАУ. Серія "Ентомологія і фітопатологія"*. Харків, 2006. № 12. С. 506.
110. Микроорганизмы – возбудители болезней растений / Билай В. И., Гвоздяк Р. И., Скрипаль М. Г. та ін. К. : Наук. думка, 1988. 552 с.
111. Михайлів О. Б. Вплив метеорологічних чинників на поширення інфекційних хвороб у лісах Польщі: автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. с.-г. наук : 06.03.03 «Лісознавство і лісівництво». Київ, 2012. 24 с.

112. Міжнародна таксономічна система GRIN : веб-сайт. URL: <http://www.itis.gov> (дата звернення: 20.06.2014).
113. Міщенко Ю. В. Атлас комах – шкідників лісових порід. Прага, Державне сільськогосподарське видавництво, 1974. 357 с.
114. Наумов Н. Д. Фітопатологія. К. : Держвид. України. 1928. 488 с.
115. Определитель бактерий Берджи : в 2 т. / под ред. Дж. Хоулта [и др.]. М. : Мир, 1997. 652 с.
116. Падій М. М. Лісова ентомологія : підруч. – 2 вид., перероб. і доп. К. : УСГА, 1993. 352 с.
117. Падій М. М. Роль шкідливих комах в усиханні ясеневих насаджень в лісгоспах степової і півдня лісостепової зон та заходи для підвищення їх стійкості. *Проблеми ентомології на Україні*. К. : Вид-во АН УРСР, 1959. С. 32–34.
118. Патологія дібров / А. Ф. Гойчук, М. І. Гордієнко, Н. М. Гордієнко та ін. // за ред. М. І. Гордієнка ; 2-ге вид., перероб. і доп. К. : ННЦ ІАЕ, 2004. 470 с.
119. Пидопличко Н. М. Грибы-паразиты культурных растений. Определитель в трех томах. К. : Наукова думка, 1977. Т. 1. Грибы совершенные. 295 с.
120. Погребняк П. С. Общее лесоводство: 2-е изд., перераб. М. : Колос, 1968. 440 с.
121. Погребняк П. С. Основы лесной типологии. К. : Изд-во АН УССР, 1955. 456 с.
122. Пробні площі лісовпорядні. Метод закладання: СОУ 02.02-37-476 : 2006. [Введ. з 2006-12-26]. К. : Мінагрополітики України, 2006. 32 с.
123. Проць Г. Л. Поверхневі води. Природа Тернопільської області. Львів : Вища школа, 1979. С. 70–85.
124. Пузріна Н. В., Кульбанська І. М. Лісова ентомологія. Методичні поради до виконання лабораторних робіт для студентів вищих навчальних закладів III-IV рівнів акредитації ОС «Бакалавр» напряму 6.090103 – «Лісове і садово-паркове господарство». Житомир : Полісся, 2015. 66 с.

125. Редько Г. И., Титов В. А. Ясень обыкновенный и ольха черная в лесных культурах. Ленинград, 1986. 41 с.
126. Рыжкова Т. С., Козлова Л. П. Изменения углеводов и азота в проводящих тканях пихты при воздействии насекомых. Реакция дерева на воздействие насекомых. Красноярск, 1980. С. 36–49.
127. Сакс К. А. Ясеньевые насаждения Латвийской ССР и лесоводственные основы их восстановления : автореф. дис. на соискание ученой степени д-ра с.-х. наук. Рига, 1954. 48 с.
128. Свинко М. Й., Чернюк Г. В. Західно-Подільська височинна лісостепова фізико-географічна область. Географічна енциклопедія України. К., 1990. Т. 2. С. 37–38.
129. Свириденко В. Е., Швиденко А. Й. Лісівництво. К. : Сільгоспосвіта, 1995. 450 с.
130. Семенкова И. Г., Соколова Э. С., Фитопатология: учебник. М. : Академия, 2003. 480 с.
131. Синадський Ю. В., Корнеев И. Т., Добровичская И. Б., Вредители и болезни цветочно-декоративных растений. М. : Наука, 1982. 592 с.
132. Словник-довідник з фітопатології / В. Ф. Пересипкін, Т. Г. Зражевська, В. М. Підоплічко, В. В. Лопатін; за ред. В. Ф. Пересипкіна. К. : Урожай, 1985. 200 с.
133. Словник-довідник фітопатолога / під ред. П. Н. Головіна, 2 вид. Ленінград, 1967. 113 с.
134. Смирнов В. В., Менликиев М. Я., Сорокулова И. Б. Эндофитные бактерии, использование их в защите растений от болезней. Міжнар. наук. конф. «Фітопатогенні бактерії. Фітонцидологія. Алелопатія»: Зб. Статей. К. : Альфа-Прайм, 2005. С. 181–185.
135. Соколов С. Я. Деревья и кустарники СССР, в 6 томах. М. : Изд-во АН СССР, 1960. Т. 5. 545 с.
136. Соколова Э. С., Семенкова И. Г. Лесная фитопатология. М. : Лесн. пром-сть, 1984. 312 с.

137. Солдатов А. Г. Корневая система древесных пород. К. : Госсельхозиздат Украины, 1955. 104 с.
138. Ставська С. С., Кривець І. О., Вебмер В. В. Методичні вказівки до лабораторних робіт з дисципліни «Основи технічної мікробіології». К., 2007. 40 с.
139. Сукачов В. Н. Дендрология с основами геоботаники. Ленинград : Лестехиздат, 1939. 576 с.
140. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. Москва-Ленинград : Наука, 1966. 688 с.
141. Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. Москва-Ленинград : Гослесбумиздат, 1955. 600 с.
142. Трохимчук В. В. Грунти. Природа Тернопільської області. Львів : Вища школа, 1979. С. 99–112.
143. Тузов В. К. Методы мониторинга вредителей и болезней леса. Болезни и вредители в лесах России. Справочник. М. : ВНИИЛМ, 2004. Т. 3. 200 с.
144. Турский М. К. Лесоводство. М. : Сельхозгиз, 1954. 352 с.
145. Українська енциклопедія лісівництва. За редакцією С. А. Генсірука. Львів : НАН України, Наукове товариство ім. Шевченка, 1999. Т. 1. 463 с.
146. Франк Р. И., Сазонова Л. А., Удальева С. Г. Биологический фунгицид бактофит. *Средства защиты растений*. 2004. № 5. С. 25.
147. Харитонович Ф. Н. Биология и экология древесных пород. М. : Лесн. пром-сть, 1968. 148 с.
148. Цилосани Г. А., Черпаков В. В. К вопросу идентификации возбудителя бактериального ожога лесных пород. Мат. докл. III науч. конф. микробиологов и вирусологов. Тбилиси, 1978. С. 45–47.
149. Цилюрик А. В., Шевченко С. В. Лісова фітопатологія. К. : КВІЦ, 2008. 464 с.
150. Цилюрик А. В. Словник-довідник термінів та визначень із лісової фітопатології. К. : КВІЦ, 2008. 82 с.

151. Черемисинов Н. А. Общая патология растений : учеб. пособ. для университетов и сельхозвузов. М. : Высшая школа, 1973. 352 с.
152. Черемисинов Н. А., Боева Л. И., Семихватов О. А. Практикум по микробиологии. М. : Высшая школа, 1967. 170 с.
153. Черпаков В. В. Бактериальные болезни лесных пород в патологии леса. *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*. СПб. : СПб ГЛТУ, 2012. Вып. 200. С. 292–303.
154. Черпаков В. В. Бактериальный ожог лиственных пород северо-западного Кавказа и обоснование мер борьбы с ним : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук : спец. 06.01.11 «Фитопатология и защита растений». Тбилиси, 1979. 25 с.
155. Чумаевская М. А. Возбудитель туберкулеза олеандра. *Докл. ВАСХНИЛ*. 1956. № 9. С. 40–42.
156. Чумакова А. В., Васильев Н. Г. Ясень. М. : Лесн. пром.-сть, 1984. 101 с.
157. Чумакова А. В. Обыкновенный ясень: распространение, географическая изменчивость и охрана вида : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук. Днепропетровск, 1985. 24 с.
158. Шабунин Д. А., Семакова Т. А., Давиденко Е. В. Усыхание ясеня на территории памятника природы «Дудергофские высоты», вызванное грибом *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, и морфологические особенности его аскоспор. Труды Санкт-Петербургского НИИ лесного хозяйства. 2012. № 1–2. С. 70–79.
159. Шауро С. Г. Влияние происхождения, породного состава и условий местопроизрастания смешанных насаждений на рост и продуктивность ясеня обыкновенного. *Проблемы лесоведения и лесоводства* : сборник научных трудов. НАН Беларуси, Институт леса. Гомель, 2008. Вып. 68. С. 137–144.
160. Шевченко С. В., Цилюрик А. В. Лесная фитопатология. К. : Вища школа, 1986. 384 с.
161. Шевченко С. В. Хвороби лісових насаджень УРСР. Львів : Вид-во Льв. ун-ту, 1963. 150 с.

162. Шеляг-Сосонко Ю. Р., Осичнюк В. В., Андриєнко Т. Л. География растительного покрова Украины. К. : Наукова думка, 1982. С. 92–180.
163. Шеляг-Сосонко Ю. Р. Тернопільський (Західно-подільський) геоботанічний округ дубово-грабових та дубових лісів і лучних степів. Геоботанічне районування Української РСР. К. : Наукова думка, 1977. С. 143–148.
164. Шемякин И. Я. Бактериальный рак ясеня обыкновенного. *Научные труды Воронежского лесохозяйственного института*. Москва-Ленинград : Гослестехиздат, 1948. С. 112–124.
165. Шиманюк А. П. Биология древесных и кустарниковых пород СССР. М. : Просвещение, 1964. 478 с.
166. Шкутин С. С., Шауро С. Г. Естественное возобновление ясеня обыкновенного под пологом древостоев разного возраста и состава. *Труды БГТУ. Сер. 1, «Лесное хозяйство»*. Минск, 2008. Вып. 16. С. 128–131.
167. Штукин С. С., Шауро С. Г. Приоритетные типы лесных культур ясеня обыкновенного в условиях Беларуси. *Лесное и охотничье хозяйство*. 2009. № 1. С. 17–22.
168. Шустов В. С. Биологическая и фитоценологическая характеристика ясеня обыкновенного на восточной границе его распространения : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук. Москва, 1966. 22 с.
169. Шустов В. С. Причины преждевременной гибели ясеня на восточной границе его распространения. *Ученые записки Ульяновского государственного педагогического института*. 1964. № 4. С. 54–71.
170. Щербин-Парфененко А. Л. Бактериальные заболевания лесных пород. М. : Гослесбумиздат, 1963. 146 с.
171. Юркевич И. Д., Адеряхо В. С. Типы и ассоциации ясеневых лесов. Минск: Наука и техника, 1973. 255 с.
172. Ясени в Україні / М. І. Гордієнко, А. Ф. Гойчук, Н. М. Гордієнко, Г. П. Леонтьяк. К. : Сільгоспосвіта, 1996. 392 с.
173. Ячевский А. А. Бактериозы растений. Москва: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1935. 709 с.

174. Andrianova T. V., Dudka I. O. Leaf-inhabiting mitosporic fungi of the Ukrainian Carpathians. *Mycol. Phytopathol.* 1998. Vol. 32. Pp. 1–9.
175. Bakys R., Vasaitis R., Barklund P. Investigations concerning the role of *Chalara fraxinea* in declining *Fraxinus excelsior*. *Plant Pathology*. 2009. Vol. 58. Pp. 284–292.
176. Bakys R., Vasaitis R., Barklund P. Occurrence and pathogenicity of fungi in necrotic and nonsymptomatic shoots of declining common ash (*Fraxinus excelsior*) in Sweden. *Eur. J. For. Res.* 2009. Vol. 128. Pp. 51–60.
177. Barall H. O., Queloz V., Hosoya T. *Hymenoscyphus fraxineus*, the correct scientific name for the fungus causing ash dieback in Europe. *IMA Fungus*. 2014. Vol. 5 (1). Pp. 79–80.
178. Bengtsson S. B. Dieback of *Fraxinus excelsior* Biology of Ash Dieback and Genetic Variation of the Fungus *Hymenoscyphus pseudoalbidus*. Doctoral Thesis. Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala., 2013. Vol.1. 51 p.
179. Bergey's Manual of Systematic Bacteriology / Brenner D. J., Krieg N. R., Staley J. T., Garrity G. M. New York; USA: Springer Science, Business Media, 2005. Vol. 2. 1108 p.
180. Borowicz B., Maćkowiak A., Pospieszny H. Improved identification of *Pseudomonas savastanoi* pv. *phaseolicola* at the molecular level. *EPPO Bulletin*. 2002. Vol. 32 (3). Pp. 467–469.
181. Brandt R. W. Ash dieback in Northeast U. S. *Dept. Agr. Northeastern Forest Expt. Sta. Paper*. 1961. Vol. 163. 8 p.
182. Byeongjin Chaa&Terry Symptom development of ash yellows and fluctuation of mycoplasma-like organism population in white (*Fraxinus americana* L.). Byeongjin Chaa & Terry A. Tattara // *Arboricultural Journal: The International Journal of Urban Forestry*. 1991. Vol. 15, Issue 4. URL: <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/03071375.1991.9756436> (дата звернення: 20.02.2015).
183. Chandelier A. First report of the ash dieback pathogen *Hymenoscyphus pseudoalbidus* (anamorph: *Chalara fraxinea*) on *Fraxinus excelsior* in Belgium /

A. Chandelier, N. Delhaye, M. Helson // *Plant Disease*. – 2009. – Vol. 95. – Pp. 220–226.

184. Chen Li. Seasonal Dynamics of Soil Nematodes in *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii* Plantations. Chen Li, Liu Jinliang, Gu Jiacun, Wang Zhengquan. URL: http://en.cnki.com.cn/Article_en/CJFDTOTAL-LYKE201112012.htm (дата звернення: 10.06.2015).

185. Cherpakov V. V. Desiccation FOREST: relationship of the organism in the pathological process. URL: http://science-bsea.narod.ru/2011/les_2011/cherpakov_us.htm (дата звернення: 20.06.2014).

186. Craig R. Hibben Ash dieback in the northeast: report on severity and causes research plant pathologist. Kitchawan Research Laboratory of the Brooklyn Botanic Garden, Ossining, New York 10562. URL: www.ces.ncsu.edu/fletcher/.../metria/.../m112.p. (дата звернення: 09.11.2015).

187. Davydenko K., Vasaitis R., Stenlid J. A molecular phylogenetic reappraisal of the *Hysteriaceae*, *Mytilinidiaceae* and *Gloniaceae* (Pleosporomycetidae, Dothideomycetes) with keys to world species. *Stud. Mycol.* 2009. Vol. 64. Pp. 49–83.

188. Davydenko K., Vasaitis R., Stenlid J. Fungi in foliage and shoots of *Fraxinus excelsior* in eastern Ukraine: a first report on *Hymenoscyphus pseudoalbidus*. *For. Path.* 2013. Vol. 43. Pp. 462–467.

189. Drenkhan R., Hanso M. New host species for *Chalara fraxinea*. *New Disease Report*. 2010. Vol. 22. Pp. 16.

190. Gardan L., Shafik H., Belouin S. DNA relatedness among the pathovars of *Pseudomonas syringae* and description of *Pseudomonas tremae* sp. nov. and *Pseudomonas cannabina* sp. nov. (ex Sutic and Dowson 1959). *Int. J. Syst. Bacteriol.* 1999. Vol. 49 (2). Pp. 69–78.

191. Garde M., Bruns T. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes-application of the identification of mycorrhizae and rusts. *Mol. Ecol.* 1993. Vol. 2. Pp. 113–118.

192. Goychuk A. F., Kulbanska I. M. Etiology of common ash diseases in Podolia Ukraine. *Науковий вісник НЛТУ: зб. наук.-техн. пр.* 2014. Вип. 24.11. С. 15–20.
193. Gross A., Holdenrieder O., Pautasso M. *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, the causal agent of *European ash* dieback. *Molecular Plant Pathology*. 2014. vol. 15(1). Pp. 5–21.
194. Haack R. A., Jendek E., Houping Liu Marchant The emerald ash borer: a new exotic pest in North America. *Newsletter of the Michigan Entomological Society*. 2002. Vol. 47. Pp. 1–5.
195. Halmschlager E., Kirisits T. First report of the ash dieback pathogen *Chalara fraxinea* on *Fraxinus excelsior* in Austria. *Plant Pathology*. 2008. Vol. 57. Pp. 1177.
196. Hibben C. R., Wolanski B. Dodder transmission of a mycoplasma from ash witches'-broom. *Phytopathology*. 1971. Vol. 61. Pp. 151–156.
197. Hibben C. R. Mycoplasmal Pathogens: New Causes for Old Diseases. 1989. Vol. 49. 6 p. URL: <http://arnoldia.arboretum.harvard.edu/pdf/articles/774.pdf> (дата звернення: 20.06.2014).
198. Hibben C. R., Walker J. T. Nematode transmission of the ash strain of tobaccoring-spot virus. *Plant Dis. Repr.* 1971. Vol. 55. Pp. 475–478.
199. Husson C., Cael D., Frey P. *Chalara fraxinea* is an invasive pathogen in France Scala. *Eur. J. Plant Pathol.* 2011. Vol. 130. Pp. 311–324.
200. Inoue Iasuhiko, Takikawa Iuichi *Pseudomonas syringae* strains are classified into five groups by comparing DMA homology at the hrp neighboring regions. *J. Gen. Plant Pathol.* 2000. 66, № 3. Pp. 238–241.
201. Jacobsen J. S., Feder W. A. A regional network for environmental monitoring: atmospheric oxidant concentrations and foliar injury to tobacco indicator plants in the eastern united states. *Univ. Mass. Expt. Sta. Bull.* 1974. Vol. 9, № 2. Pp. 94–118.
202. Jacobsen J. S., Feder W. A. Photochemical oxidants in the New York – Newjersey metropolitan area. *Atmospheric Environment*. 1975. Vol. 9. Pp. 321–332.

203. Jankovsky L., Holdenrieder O. *Chalara fraxinea* – Ash Dieback in the Czech Republic. *Plant Protection Science*. 2009. Vol. 45, № 2. Pp. 74–78.
204. Janse J. D. The bacterial disease of ash (*Fraxinus excelsior*), caused by *Pseudomonas syringae* subsp. *savastanoi* pv. *fraxini* II. Etiology and taxonomic considerations. *European Journal of Forest Pathology*. 1981. Vol. 11, Issue 7, Pp. 425–438. URL : www.aginternetnetwork.oeg (дата звернення: 15.09.2015).
205. Johansson S. B., Vasaitis R., Ihrmark K. Detection of *Chalara fraxinea* from tissue of *Fraxinus excelsior* using species-specific ITS primers. *For. Pathol.* 2010. Vol. 40. Pp. 111–115.
206. Kebler M., Cech T. L., Brandstetter M. Dieback of ash (*Fraxinus excelsior* and *Fraxinus angustifolia*) in Eastern Austria: disease development on monitoring plots from 2007 to 2010. *J. Agric. Ext. Rural Dev.* 2012. Vol. 4. Pp. 223–226.
207. Kirisits T., Kritsch P., Krautler K. Ash dieback associated with *Hymenoscyphus pseudoalbidus* in forest nurseries in Austria. *J. Agric. Ext. Rural Dev.* 2012. Vol. 4. Pp. 223–226.
208. Kirisits T., Matlakova M., Mottinger-Kroupa S. *Chalara fraxinea* associated with dieback of narrow-leaved ash (*Fraxinus angustifolia*). *Plant Pathology*. 2010. Vol. 59. Pp. 411.
209. Klement Z., Rudolph K., Sands D. S. *Methods in phytobacteriology*. Budapest: Akademia kiado. 1990. 568 p.
210. Kowalski T. *Chalara fraxinea* – nowo opisany gatunek grzyba na zamierających jesionach w Polsce. *Sylwan*. 2007. Vol. 151. Pp. 44–48.
211. Kowalski T., Holdenrieder O. *Chalara fraxinea* causes dieback of ash (*Fraxinus excelsior*) in Europe report. *For. Pathol.* 2009. Vol. 39. Pp. 1–7.
212. Kowalski T. *Chalara fraxinea* sp. nov. associated with dieback of ash (*Fraxinus excelsior*) in Poland. *Forest Pathology*. 2006. Vol. 36. Pp. 264–270.
213. Kowalski T., Czekaj A. Symptomy chorobowe i grzyby na zamierających jesionach (*Fraxinus excelsior* L.) w drzewostanach Nadleśnictwa Staszow. *Leśne Prace Badawcze (Forest Research Papers)*. 2010. Vol. 71 (4). Pp. 357–368.

214. Lana A. O., Agrios G. N. Transmission of a mosaic disease of white ash to woody and herbaceous hosts. *Plant Dis. Repr.* 1974. Vol. 58. Pp. 536–540.
215. Lygis V., Vasiliauskas R., Larsson K. Wood-inhabiting fungi in stems of *Fraxinus excelsior* in declining ash stands of northern Lithuania, with particular reference to *Armillaria cepistipes*. *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2005. Vol. 20. Pp. 337–346.
216. Marchi G., Giovanetti L., Viti C. Characterization of the diversity of *Pseudomonas savastanoi* populations from olive trees in central Italy. *J. Plant Pathol.* 2003. 85, № 4. 281 p.
217. McKinney L. V., Thomsen I. M., Kjær E. D. Genetic resistance to *Hymenoscyphus pseudoalbidus* limits fungal growth and symptom occurrence in *Fraxinus excelsior*. *For. Pathol.* 2012a. № 42. Pp. 69–74.
218. McKinney L. V., Thomsen I. M., Kjær E. D. Rapid invasion by an aggressive pathogenic fungus (*Hymenoscyphus pseudoalbidus*) replaces a native decomposer (*Hymenoscyphus albidus*): a case of local cryptic extinction? *Fungal Ecol.* 5. 2012b. Pp. 663–669.
219. Meshkova V., Davydenko K. Distribution and sanitary condition of *Fraxinus* sp. in Ukraine. COST Action FP1103 FRAXBACK 4th MC Meeting & Workshop. Frontiers in ash dieback research, 4–6th of September 2013, Sankt Gertrud Konferens. Malmo, Sweden, 2013. Pp. 7–8.
220. Ogris N., Hauptman T., Jurc D. First report of *Chalara fraxinea* on common ash in Italy. *Plant Disease*. 2010. Vol. 94(1). Pp. 131–133.
221. Pautasso M., Aas G., Queloz V. European ash (*Fraxinus excelsior*) dieback – a conservation biology challenge. *Biol. Conserv.* 2013. Vol. 158. Pp. 37–49.
222. Penyalver R., Garsia A., Ferrer A. Detection of *Pseudomonas savastanoi* pv. *savastanoi* in Olive Plants by Enrichment and PCR. *Appl Environ Microbiol.* URL: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC110599/> (дата звернення: 20.06.2014).
223. Queloz V., Grunig C., Berndt R. Cryptic speciation in *Hymenoscyphus albidus*. *For. Pathol.* 41. 2011. Pp. 133–142.

224. Rebek E. J., Herms D. A., Smitley D. R. Interspecific Variation in Resistance to Emerald Ash Borer (*Coleoptera: Buprestidae*) Among North American and Asian Ash (*Fraxinus* spp.). *Environmental Entomology*. 2013. Vol. 37 (1). Pp. 242–246.
225. Rediers H., Vanderleyden J., De Mot R. *Azotobacter vinelandii*: a *Pseudomonas* in disguise. *Microbiology*. 2004. Vol. 5. Pp. 137–150.
226. Robert P., Mark E. Ash flower gall: within tree distribution and chemical management. *Journal of Arboriculture*. 1989. Vol. 15 (9). Pp. 215–218.
227. Ross E. W. Ash dieback, etiological and developmental studies. State Univ. Coll. Forest. Syracuse, N. Y. Tech. Pub. 1966. Vol. 88. 80 p.
228. Rukayadi Y., Suvanto A., Tjahono B. Survival and epiphytic fitness of a nonpathogenic mutant of *Xantomonas campestris* pv. *glycines*. *Appl. and Environ. Microbiol.* 2000. Vol. 66. № 3. P. 1183–1189.
229. Rytönen A., Lilja A., Drenkhan R. First record of *Chalara fraxinea* in Finland and genetic variation among isolates sampled from Åland, mainland Finland, Estonia and Latvia. *J. Forest Pathology*. 2010. Vol. 41. Pp.169–174.
230. Schall R. A., Agrios G. N. Graft transmission of ash witches broom to ash. *Phytopathology*. 1973. Vol. 63. 206 p.
231. Schumacher J., Kehr R., Leonhard S. Mycological and histological investigations of *Fraxinus excelsior* nursery saplings naturally infected by *Chalara fraxinea*. *Forest Pathology*. 2009. № 3, Pp. 1–11.
232. Silverborg S. B., Ross E. W. Ash dieback disease development in New York state. *Plant Dis. Repr.* 1987. Vol. 52. Pp. 105–107.
233. Silverborg S. B., Brandt R. W. Association of cytophoma pruinosa with dying ash. *Forest Sci.* 1957. Vol. 3. Pp. 75–78.
234. Sinclair I. Mycoplasmal infection found in four ash species in midwestern states. *Plant Disease*. 1987. Vol. 71. 761 p.
235. Sisto A., Morea M., Zaccaro F. Isolation and Characterization of *Pseudomonas syringae* subsp. *savastanoi* Mutants Defective in Hypersensitive

Response Elicitation and Pathogenicity. *J. Phytopathol.* 1999. 147, № 6. Pp. 321–330.
URL: www.aginternetwork.oeg (дата звернення: 21.07.2014).

236. Skerman V. B., McGowan V., Sneath P. H. Approved Lists of Bacterial Names. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 1980. Vol. 30. Pp. 225–420.

237. Skovsgaard J. P., Thomsen I. M., Skovsgaard J. P. Associations between symptoms of dieback in even-aged stands of ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Forest Pathology*. 2009. Vol. 40. Pp. 7–18.

238. Szabó I. First report of *Chalara fraxinea* affecting common ash in Hungary. *Plant Pathology*. 2009. № 58. Pp. 444–446.

239. Talgo V., Sletten A., Brurberg M. B. *Chalara fraxinea* isolated from diseased ash in Norway. *Plant Disease*. 2009. № 93. Pp. 548.

240. Tegethoff A. C., Brandt R. W. Ash die-back in New Hampshire, Setts, Connecticut, New Jersey. *Plant Dis. Repr.* 1964. Vol. 48. Pp. 974–977.

241. Thomidis T., Tsipouridis C., Exadaktylou E. Comparison of three laboratory methods to evaluate the pathogenicity and virulence of ten *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* isolates on apple, pear, cherry and peach trees. *Phytoparasitica*. 2005. Vol. 33, № 2. Pp. 137–140.

242. Thomsen I. M., Skovsgaard J. P., Barklund P. Fungal disease is the cause of ash dieback. *Skoven*. 2007. Vol. 39. Pp. 234–236.

243. Timmermann V., Borja I., Hietala A. M. Ash dieback: pathogen spread and diurnal patterns of ascospore dispersal, with special emphasis on Norway. *EPPO Bull.* 2009. Vol. 41. Pp.14–20.

244. Tobiessen P., Buchsbaum S. Ash dieback and drought. *Can.Vermont, Massachupenssylvania*. 1976. Vol. 9. Pp. 31–38.

245. Van Dam B. C., Van Der Voet H. Testing *Fraxinus excelsior*, *Fraxinus americana*, and *Fraxinus pennsylvanica* for resistance to *Pseudomonas syringae* subsp. *savastanoi* pv. *fraxini*. *European Journal of Forest Pathology*. Vol. 21, Issue 6–7, Pp. 365–376, December 1991. URL: www.aginternetwork.oeg (дата звернення: 20.06.2014).

246. Wang X., Xiao-Yi. The biology and ecology of the emerald ash borer, *Agrilus planipennis*, in China. *Journal of Insect Science*. 2010. Vol. 10. 128 p.
247. Yamada T., Lee P. D., Kosuge T. Insertion sequence elements of *Pseudomonas savastanoi*: Nucleotide sequence and homology with *Agrobacterium tumefaciens* transfer DNA. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 1986. Vol. 83 (21). Pp. 8263–7.
248. Zhao Y.-J., Hosoya T., Baral H.-O. *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, the correct name for *Lambertella albida* reported from Japan. *Mycotaxon*. 2012. Vol. 122. Pp. 25–41.

ДОДАТКИ

Додаток А

Порівняльна характеристика фізико-механічних та технологічних показників ясена звичайного та дуба звичайного

Показники				Ясен звичайний	Дуб звичайний
Вміст, довжина та діаметр судин	Середній вміст судин, %			12,1	7,7
	Довжина судин, мм			150-250	100-400
	Діаметр судин, $\mu\text{м}$			14-350	10-400
Вміст, довжина та діаметр волокон	Середній вміст волокон, %			62,0	58,1
	Довжина волокон, мм			0,2-1,6	0,6-1,6
	Діаметр волокон, $\mu\text{м}$			9-50	10-30
Шкала біологічної стійкості деревини	Ядро			4,9	5,2
	заболонь			4,6	2,2
Елементарний хімічний склад деревини, %	С			49,2	50,2
	Н			6,3	6,0
	N			-	-
	О			43,9	43,4
	Попіл			0,6	0,4
Параметри білизни деревини, %	Зріз	тангенціальний		48,31	24,17
		радіальний		36,11	23,17
	Середнє значення, %			42,72	23,97
Щільність пізньої і ранньої деревини (абсолютно сухої), $\text{г}\cdot\text{см}^{-3}$	Пізньої			0,814	0,925
	Ранньої			0,370	0,330
	Відношення			2,21	2,81
Коефіцієнт усихання і розбухання деревини	Об'ємний	K_{β}		0,45	-
		K_{α}		0,54	-
	Радіальний	K_{β}		0,19	-
		K_{α}		0,20	-
	Тангентальний	K_{β}		0,29	-
		K_{α}		0,32	-
Межа міцності деревини при розтягу вздовж волокон, $\text{Н}\cdot\text{мм}^{-2}$, при вологості, %	12			145	105
	30			109	80
Межа міцності деревини при розтягу впоперек волокон, $\text{Н}\cdot\text{мм}^{-2}$, при вологості, %	12	Радіальний напрямок		9,0	8,0
	30			-	7,4
	12	Тангентальний напрямок		4,2	6,5
	30			6,1	6,1
Показники стирання на площах перерізу, мм	Поперечний			0,09	-
	Радіальний			0,17	-
	Тангентальний			0,14	-
Опір розколювання, $\text{Н}\cdot\text{мм}^{-1}$, у площині	Радіальний	при W, %	12	21,7	16,2
			30 і більше	13,3	9,9
	Тангентальний		12	22,4	22,0
			30 і більше	13,7	13,5

Додаток А

Порівняльна характеристика фізико-механічних та технологічних показників ясеня звичайного та дуба звичайного

Показники		Ясен звичайний	Дуб звичайний
Щільність, кг×м ⁻³	Середнє значення	690	680
	Граничні значення	450-860	430-690
Усихання, %	Лінійне	0,2	0,4
	Радіальне	5,0	4,3
	Тангенціальне	8,0	8,9
Е-модуль, Н×мм ⁻²	Модуль пружності E _i	13400	13000
	Модуль пружності E _r	500	1580
	Модуль пружності E _t	820	920
Модуль зсуву, Н×мм ⁻²	Радіальний	880	1150
	Тангенціальний	620	800
Міцність, Н×мм ⁻²	На розтяг, f _{t0}	165	90
	При стиску	52	61
	При статичному згині	120	88
	На сколювання	13.0	11.0
Ударна в'язкість, кДж×м ⁻²		68	68
Твердість, Н×мм ⁻²	Торцева	65	64
	Поперек волокон	38	41
Коефіцієнт теплопровідності, Вт×м ⁻¹ ×°С ⁻¹		0,17	0,17
Рівнов. вологість, %	ω ₃₇ (20°С/37%)	7,3	8,9
	ω ₈₃ (20°С/83%)	16,5	17,2
Природна стійкість проти грибів		5	2
Просочуваність	Ядрової деревини	2	4
	Заболонної деревини	2	1

Шкодочинна ентомофауна



Рис. 1. Пошкодження стовбура *Fraxinus excelsior* великим (*Hylesinus crenatus* Fabr.) (зліва) та строкатим (*Hylesinus fraxini* Panz.) ясеневими лубоїдами (справа)



Рис. 2. Повстяник ясеневий (*Fonscolombea fraxini* Kalt.) на листках (зліва) і пагонах (справа) *Fraxinus excelsior*



Рис. 3. Імаго повстяника ясеневого (*Fonscolombea fraxini* Kalt.)

Рис. 4. Пошкодження листка *Fraxinus excelsior* ясеневією листоблішкою (*Psvllopsis fraxini* L.)

Лісівничо-таксаційна характеристика тимчасових пробних площ

№ п/п	Лісництво	Квартал/ Виділ	Га	Походження	Склад	Вік, років	Середні		Бонітет	ТУМ	Повнога	Запас, м ³ /га	% ураження
							Висота, м	Діаметр, см					
1	Улашківське	54/1	1,3	Лісові культури	10Яз+Яв	28	9	12	I	Д ₂ ГБД	0,60	50	79,3
2	Улашківське	54/10	0,5	Лісові культури	9Яз1Гз	38	15	14	I ^b	Д ₃ ГБД	0,70	140	44,9
3	Улашківське	54/3	1,0	Лісові культури	4Яз2Дз2Ял2Гз+Кл	50	22	24	I ^b	Д ₂ ГД	0,80	205	21,3
4	Улашківське	84/8	3,4	Лісові культури	4Яз4Гз1Дз1Чш	87	25	36	I	Д ₂ ГД	0,61	193	17,7
5	Гермаківське	11/16	0,3	Лісові культури	10Яз+Дз	45	20	22	I ^b	Д ₃ ГД	0,70	255	47,8
6	Гермаківське	32/3	0,8	Лісові культури	3Яз3Дз1Лпд1Гз	27	6	8	II	Д ₃ ГБД	0,75	46	17,6
7	Гермаківське	13/7	0,90	Лісові культури	5Яз1Дз1Яв2Мд1Гз	19	6	10	I ^a	Д ₃ ГБД	0,65	210	29,4
8	Гермаківське	9/7	7,3	Лісові культури	5Яз5Мд+Яв	52	23	30	I ^b	Д ₃ ГБД	0,81	251	25,4
9	Гермаківське	9/14	4,3	Лісові культури	7Яз2Гз1Лп+Бп	25	9	12	I	Д ₂ ГБД	0,60	50	35,6
10	Гермаківське	13/4	1,0	Лісові культури	6Яз1Акб1Сз2Гз+Дз	29	10	12	I ^a	Д ₃ ГБД	0,74	57	45,8
11	Монастириське	47/3	1,7	Лісові культури	6Яз2Лп2Гз+Дз	54	20	24	I ^a	Д ₃ ГД	0,75	225	28,6
12	Монастириське	51/1	0,9	Лісові культури	3Яз1Дз2Лпд2Мд2Гз	81	19	22	I	Д ₃ ГБД	0,87	205	9,7
13	Монастириське	52/8	1,2	Лісові культури	10Яз+Гз	92	31	40	I ^a	Д ₂ ГД	0,75	390	42,3
14	Борщівське	48/1	1,1	Лісові культури	9Яз1Яв	45	18	18	I ^b	Д ₃ ГБД	0,75	180	40,1
15	Борщівське	48/3	8,6	Лісові культури	3Яз1Дз2Лпд4Гз+Яв	58	17	18	I ^b	Д ₂ ГБД	0,87	197	14,8
16	Борщівське	2/2	1,7	Лісові культури	7Яз3Ял	83	28	32	I ^a	Д ₃ ГБД	0,84	417	28,5
17	Борщівське	48/2	8,0	Лісові культури	8Яс2Дз	53	20	20	I ^b	Д ₃ ГБД	0,75	180	35,6
18	Теребовлянське	101/15	5,5	Лісові культури	9Яз1Дз	88	32	44	I ^a	Д ₃ ГД	0,55	280	36,1
19	Буданівське	41/5	2,7	Лісові культури	7Яз2Влч1Гз	71	26	32	I ^a	Д ₂ ГД	0,53	191	30,0
20	Бучацьке	54/7	1,9	Лісові культури	6Яз1Дз1Кл2Лпд+Брс	86	29	40	I	Д ₂ ГД	0,70	330	25,3
21	Бучацьке	57/1	1,2	Лісові культури	8Яз2Лп+Ял+Вхч+Гз	33	18	24	I ^b	Д ₃ ГБД	0,75	133	40,0
22	Дорогичівське	40/4	2,4	Лісові культури	8Яз2Мд	81	27	30	I ^a	Д ₃ ГБД	0,82	407	32,8
23	Дорогичівське	24/2	1,0	Лісові культури	5Яз5Дз+Ял	90	31	44	I ^a	Д ₂ ГД	0,80	380	20,0
24	Скала-Подільське	82/5	3,4	Лісові культури	4Яз4Гз1Дз1Лпд	17	3	2	I	Д ₃ ГБД	0,50	10	25,5

Етапи патогнезу туберкульозу *Fraxinus excelsior*



Рис. 5. «Парша» - початкова стадія патології: незначне локальне здуття верхнього шару клітин кірки (зліва) та поява мікротріщин (в центрі); симптоми «типової парші» (справа)



Рис. 6. «Поширення»: поодинокі (зліва), локальні (в центрі) та суцільні (справа) ураження стовбура *P. syringae* pv. *savastanoi*

Етапи патогнезу туберкульозу *Fraxinus excelsior*

Рис. 7. «Деформація генеративних органів»
здорове (зліва) та уражене *P. syringae* pv
savastanoi (справа) насіння



Рис. 8. «Деформація генеративних органів»:
здорове та уражене *P. syringae* pv. *savastanoi*
насіння на одній гілці

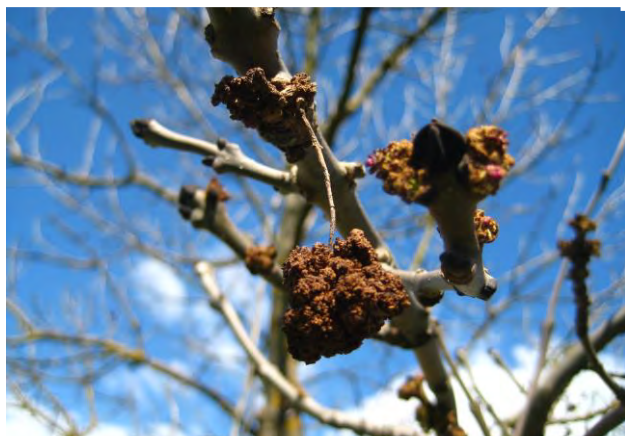


Рис. 9. «Деформація генеративних органів»:
тивові туберкульозні скупчення, що
утворилось замість однокрилаток



Рис. 10. «Деформація генеративних органів»:
тивові туберкульозні скупчення, що
утворилось замість квіток



Рис. 11. «Деформація генеративних органів»:
суцільне ураження *P. syringae* pv. *savastanoi*
генеративних органів *Fraxinus excelsior*



Рис. 12. «Деформація генеративних органів»:
поодинокі туберкульозні скупчення, що
утворились замість квіток, та сформовані
однокрилатки

Етапи патогнезу туберкульозу *Fraxinus excelsior*

Рис. 13. «Вади деревини»: загальний вигляд ураженого *P. syringae* pv. *savastanoi* модельного дерева



Рис. 14. «Вади деревини»: по фаутах на поперчному зрізі стовбура ураженого *P. syringae* pv. *savastanoi* можна встановити вік інфікування дерева



Рис. 15. «Вади деревини»: поперчний (зліва) та поздовжній (справа) розріз стовбура, ураженого *P. syringae* pv. *savastanoi*



Рис. 16. «Вади деревини»: сумісне інфікування стовбура *P. syringae* pv. *savastanoi* та дереворуйнівними грибами



Рис. 17. «Вади деревини»: сумісне інфікування стовбура *P. syringae* pv. *savastanoi* та *Nectria galligena*

Коріння *Fraxinus excelsior*, уражене *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*

Рис. 18. Загальний вигляд підросту *F. excelsior*, ураженого *P. syringae* pv. *savastanoi*



Рис. 19. Загальний вигляд коріння 2-річного *F. excelsior*, ураженого *P. syringae* pv. *savastanoi*



Рис. 20. Очищене від кірки та неочищене корінні *F. excelsior* з ознаками ураження *P. syringae* pv. *savastanoi*



Рис. 21. Поздовжній зріз через туберкульозне ураження на корінні *F. excelsior*

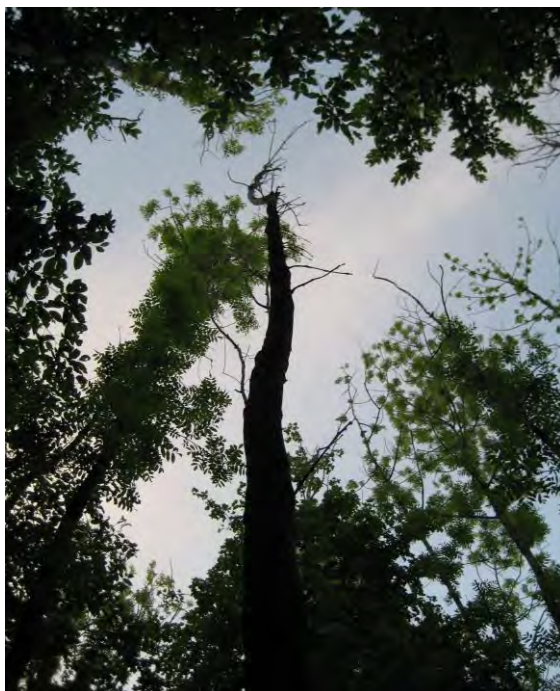
Симптоматика патології *Fraxinus excelsior*

Рис. 22. Осередок всихання *Fraxinus excelsior*: давній сухостій (зліва в центрі) та свіже відмирання дерев з водяними пагонами (справа)



Рис. 23. Симптоми «ash dieback» на *F. excelsior* – раптове засихання молодих пагонів і листків



Рис. 24. Симптоми «ash dieback» на *F. excelsior* – формування чітко виражених некрозів

Симптоми «ash dieback»

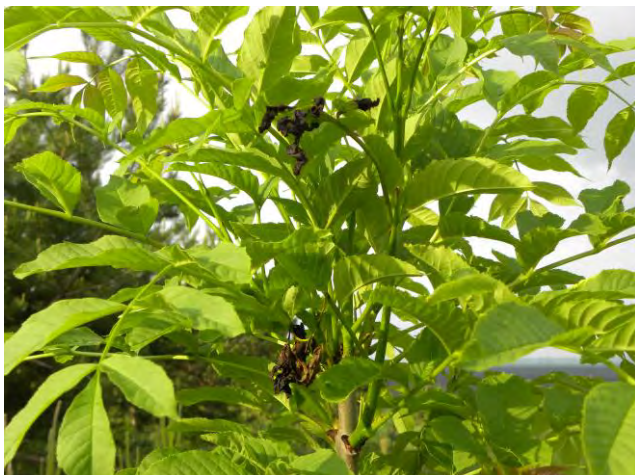


Рис. 25. Типові симптоми «ash dieback»: уражені листки *F. excelsior*, наче обпалені вогнем (зліва); відмирання листка *F. excelsior* починається зверху (справа)



Рис. 26. Пагін з листками *F. excelsior* з характерними симптомами «ash dieback»



Рис. 27. Бура поздовжня пляма (схожа на опік) на молодих стовбурах *F. excelsior* як симптом «ash dieback»



Рис. 28. Поздовжній зріз у місці зміни кольору кірки (місці ураження) *F. excelsior* з симптомами «ash dieback»



Рис. 29. Дискретне ураження первинної кори внаслідок діяльності збудника «ash dieback»

Експериментальні дослідження в лабораторних умовах



Рис. 30. Перевірка ізолюваних штамів на здатність до флюорисценсії

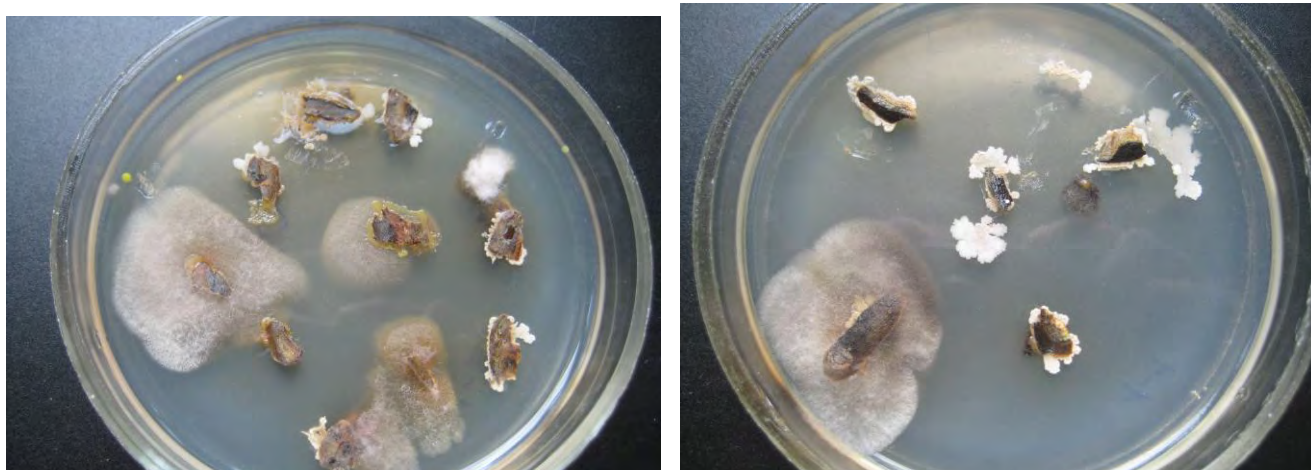


Рис. 31. Виділення міко- та мікроорганізмів методом обростання уражених тканин

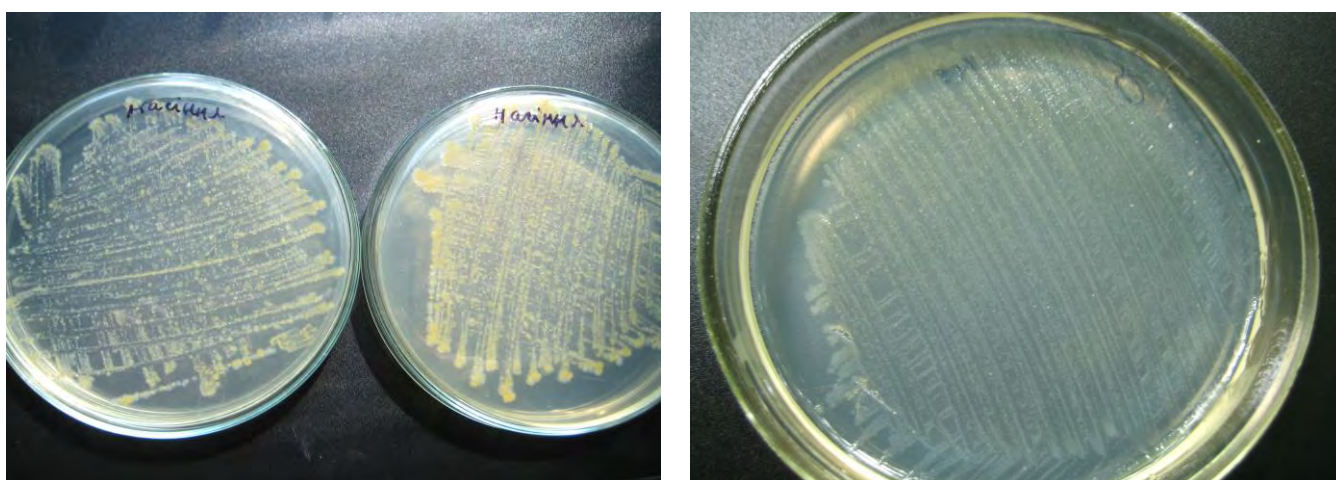
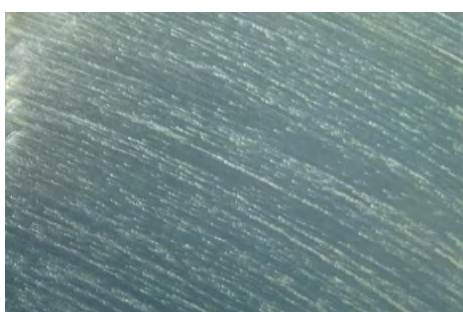
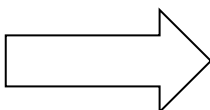
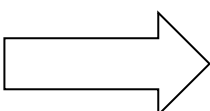
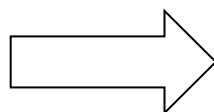
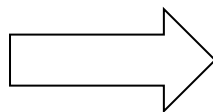
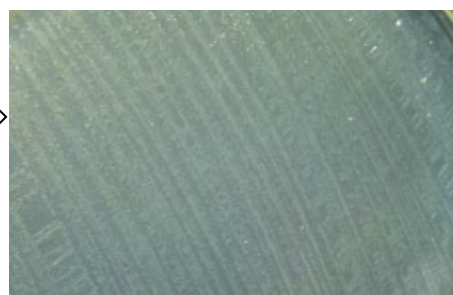
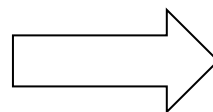
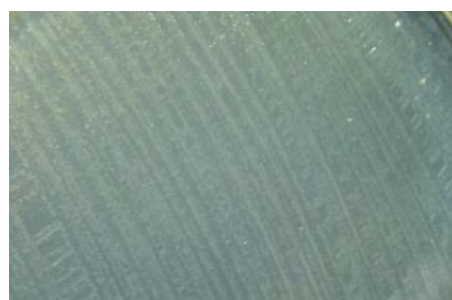
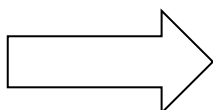
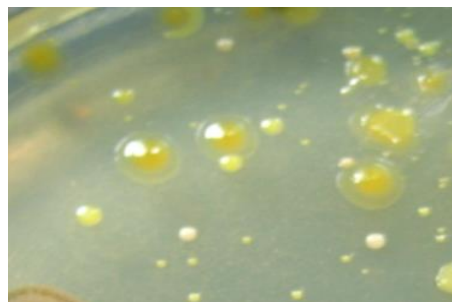
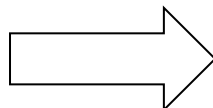


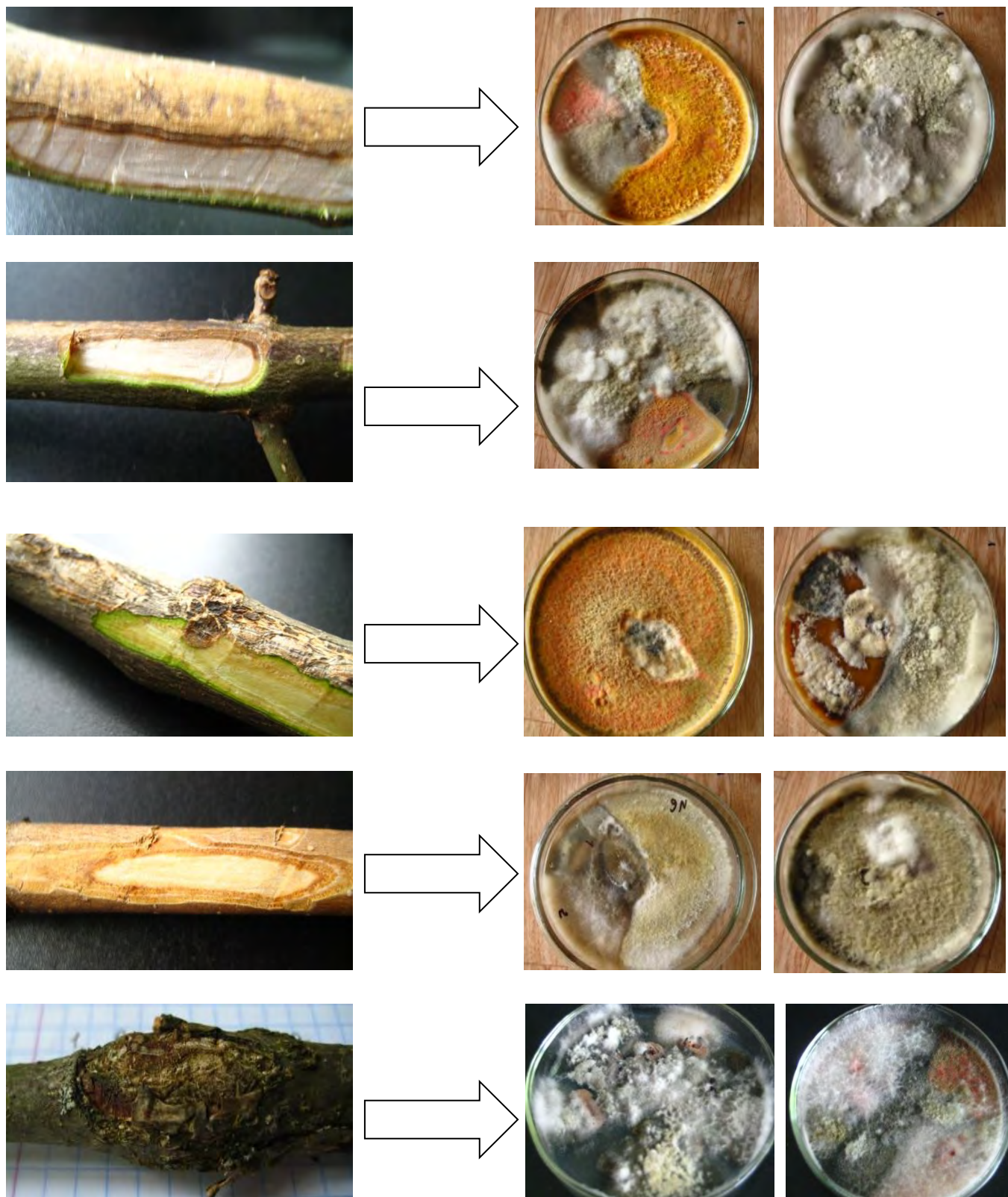
Рис. 32. Виділення бактерій методом посіву розтертих зразків

Уражені органи *Fraxinus excelsior* та загальний вигляд колоній бактерій

Додаток К. 1

Уражені органи *Fraxinus excelsior* та загальний вигляд колоній бактерій

Уражені органи *Fraxinus excelsior* та загальний вигляд ізольованих мікроміцетів



Додаток М

Динаміка розвитку штучного ураження 13.06.2013 штамом К₃ в природних умовах

01.07.2013

Перші ознаки ураження проявилися в незначному розтріскуванні кірки в місці введення бактеріальної суспензії.



28.04.2014

Поновився процес розвитку виразки, почалося розтріскування кірки та формування пухлини.



13.05.2014

Відбувається поглиблення виразки, а також її поширення по довжині пагона.



09.07.2014

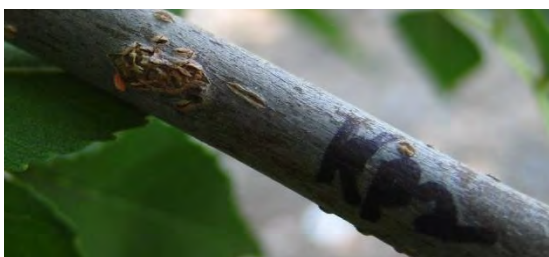
Продовжуються процеси руйнування верхніх шарів деревини, рана набуває вигляду пухлини.

Додаток М. 1

Динаміка розвитку штучного ураження 13.06.2013 штамом *P. syringae* pv. *savastanoi* (Кр₂) в природних умовах



01.07.2013
Дрібні пухлини в місці введення бактеріальної суспензії.



11.07.2013
Злиття окремих пухлинок в одну виразку. Інтенсивне лущення поверхневих шарів деревини.



13.05.2014
Сформувалася типова виразка з припіднятим центром та нерівними краями. Рана поширюється по довжині пагона.



09.07.2014
Розростання рани по довжині та ширині пагона.



08.09.2014
Виразка стала більш тріщинуватою.

Додаток М. 2

Динаміка розвитку штучного ураження 13.06.2013 штамом *Pseudomonas* sp. (Кр₄) в природних умовах

01.07.2013

Незначне здуття кірки в місці ін'єкції. Утворення невеличкої поздовжньої тріщини.



15.10.2013

Формування відкритої виразки з припіднятим центром.



28.04.2014

Розростання рани по довжині пагона, поверхня виразки стає нерівною, шершавою.



13.05.2014

В центрі виразки продовжується нетипове (надмірне) ділення клітин, за рахунок чого вона росте і формує типове туберкульозне ураження.



09.07.2014

Рана продовжує свій ріст у поздовжньому та поперечному напрямі. Центр припіднімається, краї луцаться.

Додаток М. 3

Динаміка розвитку штучного ураження 13.06.2013 штамом *Xanthomonas* sp. (K5) в природних умовах



01.07.2013

Маленькі дрібні пухлини в місці введення бактеріальної суспензії.



01.07.2013

На однокрилатці навколо місця ін'єкції з'явилась бура некротична пляма. На листках жодних видимих ознак ураження немає, окрім дирок від трійчатки.



15.10.2013

Сформувалася відкрита виразка, а навколо неї продовжують з'являтися дрібні пухлинки, які одразу ж розтріскуються.



28.04.2014

На перший погляд здається, що відбувається затухання розвитку патогенних процесів.



13.05.2014

Найбільша виразка продовжує збільшуватися у розмірах за рахунок злиття дрібних тріщинок, що сформувалися навколо неї. Центр виразки піднімається та стає глибоко-тріщинуватим.



09.07.2014

Рана набула рельєфності, центр припіднятий, обмежений нерівними краями, що луцаться.