

УДК 630\*[44+17]:582.475.4

**А.Ф. ГОЙЧУК<sup>1</sup>, В.В. РОЗЕНФЕЛЬД<sup>2</sup>**

## **БАКТЕРІАЛЬНІ ХВОРОБИ СОСНИ ЗВИЧАЙНОЇ**

*Проаналізовано сучасний стан вивченості бактеріальних хвороб сосни звичайної. Наведено симптоми, патогенез та збудників пухлиноподібного бактеріозу, бактеріальної водянки (бактеріального мокрого раку), бактеріального опіку, виразкової і раково-виразкової хвороб, бактеріозу сіянців сосни звичайної тощо. Акцентовано увагу не лише на необхідності розширити наукові дослідження з бактеріальної патології хвойних деревних порід, а й на необхідності з'ясувати просторову локалізацію бактерій, їхніх функціональну та таксономічну структури у здорових органах рослин. Показано, що фітопатогенні бактерії є невід'ємною складовою епіфітної та ендоефітної мікрофлори рослин, виконують у них широкий спектр корисних функцій, але за певних умов можуть спричиняти патологічний процес (інфекційне захворювання).*

**Ключові слова:** бактеріозу сосни, фітопатоген, збудник хвороби, патогенез, епіфітна мікрофлора, ендоефітна мікрофлора, насіння сосни звичайної, сіянці сосни звичайної, аутомікрофлора, мікробоценоз, антагонізм.

---

<sup>1</sup> **ГОЙЧУК** **Анатолій Федорович** – дійсний член Лісівничої академії наук України, доктор сільськогосподарських наук, професор, завідувач кафедри біології лісу та мисливствознавства. Національний університет біоресурсів і природокористування України. Україна, м. Київ. Тел.: 044-527-82-38. E-mail: Ogouchuk@rambler.ru

<sup>2</sup> **РОЗЕНФЕЛЬД** **Вікторія Володимирівна** – кандидат біологічних наук, старший викладач кафедри біології лісу та мисливствознавства. Національний університет біоресурсів і природокористування України. Україна, м. Київ. Тел.: 044-527-82-38. E-mail: Shevnau@gmail.com

**Вступ.** Періодичне масове відмирання соснових насаджень різних вікових груп свідчить про недостатні знання з етіології і патогенезу в загальному ланцюгу патології як сосни звичайної, так і інших деревних порід. Нині існує понад 160 гіпотез щодо причин загибелі лісів, зокрема й хвойних. Це, зокрема, відхилення від багаторічних середніх величин метеорологічних чинників (літні та зимові посухи, екстремальні температури, зміна водного режиму тощо), ущільнення ґрунту, надмірне зріджування деревостанів, невинуваті у лісівничому аспекті підбір деревних і кущових порід, схем їхнього змішування, втрата лісом гомеостатичної рівноваги тощо, що спричиняє масове поширення шкідників і збудників хвороб, зокрема опенька осіннього (*Armillariella mellea* (Fr.ex Vahl.) Karst.) і кореневої губки (*Heterobasidion annsum* (Fr.) Bref.), яку вважають основною причиною відмирання хвойних, зокрема – сосни звичайної. Загалом на сосні звичайній відомо близько 600 збудників хвороб, які переважно пов'язані з мікофлорою. Що стосується бактеріозів сосни звичайної, то вони вивчені вкрай недостатньо і лише в останні десятиріччя стався певний прогрес у дослідженні ролі і місця фітопатогенних бактерій у лісових біоценозах [4, 8, 9, 10, 13, 16, 17, 27, 32]. В Україні такі дослідження щодо сосни звичайної тільки розпочато.

**Обговорення та результати.** Сьогодні на сосні звичайній виявлено такі бактеріальні хвороби: пухлиноподібний бактеріоз, бактеріальна водянка (бактеріальний мокрий рак), бактеріальний опік, виразкова і раково-виразкова хвороби, бактеріоз однорічних сіянців.

Пухлиноподібний бактеріоз уперше було зафіксовано на *Pinus halepensis* L. наприкінці XIX ст. Пізніше цю хворобу було помічено на сибірському кедрі та сосні кримській на околицях м. Перм і в Криму [37], на сосні Бузулуцького бору [29], на сосні алепській у західно-середньоморській області [44]. Під час обстеження осоково-різнотравних сосняків у Бурятії виявлено багато наростів на гілках і стовбурах сосни звичайної різних вікових груп [26].

Симптоми хвороби характеризуються появою на гілках дерев пухлин діаметром 1-3 мм, які протягом року збільшуються до 5-15 мм [1], а надалі досягають 4-5 см у діаметрі, а іноді й більше [35]. З часом перидерма покривається тріщинами, через які проникають вторинні мікроорганізми, що дещо уповільнює некротичний процес [1], який завершується утворенням порожнин, це дає підстави віднести захворювання до туберкульозу [7]. Захворювання найчастіше стається на 10-20-річних деревах, проте і в стиглих та перестиглих соснових насадженнях спостережено ураження 24-26 % загальної кількості стовбурів [29].

Із уражень виокремлено *Bacterium pini* Vuil., *Pseudomonas pini* Petri, *Bacterium pseudotsugae* Hansen, які пізніше віднесені до *Agrobacterium pseudotsugae* (Hansen a R.E. Smith), *Agrobacterium tumefaciens* (E.F. Smith and Towns) [26], а також бактерії із роду *Corynebacterium* [26, 44], поряд з якими із більш старих наростів, на яких з'являються тріщини та спостерігається почорніння деревини, ізольований і збудник бактеріальної водянки – *Erwinia nimipressuralis* Carter [26].

На однорічних сіянцях сосни, кедрі і модрині виявлено також пухлини біля кореневої шийки [13]. За зовнішнім виглядом уражені рослини відрізняються меншими розмірами, стовбурці їх у 3-4 рази товщі, ніж у здорових рослин. Спочатку стовбурці стають рожевими, на них утворюються невеликі продовгуваті плями червоного кольору біля кореневої шийки, які поступово світлішають і мають вигляд м'яких водянистих припухлостей блідо-лілового кольору. На кореневій шийці утворюється перетяжка, що призводить до відмирання рослин. Загалом згадана хвороба небезпечна лише для молодих рослин, зокрема сіянців. Із уражень (пухлин) ізольовано *Agrobacterium radiobacter* та *Agrobacterium tumefaciens*, але автори не наводять їхньої характеристики [13].

Відомо, що виділення бактерій з уражень ще не свідчить про те, що вони є збудниками захворювання. Із названих бактерій лише бактерії роду *Corynebacterium* у разі інокуляції 72-годинною культурою проростків *Pinus halepensis* утворювали на них пухлиноподібні більші чи менші нарости у 95 % випадків, а на молодих пагонах сосни звичайної в лабораторних умовах ці мікроорганізми спричиняли нарости на 40-45-й день після зараження [26], проте дослідникам не вдалося відтворити захворювання в природних умовах. Остаточно не з'ясовано механізм проникнення інфекції та патогенез пухлиноподібного раку. Можливо, бактерії роду *Corynebacterium* є складовою мікрофлори хвойних, знаходяться в них як симбіонти і за певних умов в онтогенезі сосни можуть виявляти патогенні властивості. Але стверджувати це досить складно, оскільки в літературі щодо цієї хвороби ми не знайшли даних про локалізацію бактерій в органах хвойних порід, зокрема – генеративних. Бактеріальну водянку серед хвойних деревних рослин виявлено на сосні звичайній, ялині східній, ялиці кавказькій, модрині сибірській, різних видах ялівцю [11, 12, 32, 33, 35, 48, 49]. Хоча припущення про бактеріальні хвороби хвойних порід типу водянки висловлювали ще у 40-х роках минулого століття [34, 39, 46], проте вид збудника захворювання не було названо.

Зовнішні ознаки хвороби характеризуються зміною забарвлення хвої. Зокрема, у сосни вона жовтіє, потім стає помаранчево-червоного або рожево-червоного і бурого кольору. З часом хвоя засихає й опадає, проте досить часто залишається на дереві, звисаючи донизу. При цьому первинні осередки ураження можуть спостерігатись у будь-якій частині крони, але всихання дерева здебільшого починається з верхівки [31].

Ураження і відмирання дерев найчастіше відбувається навесні і восени [31]. На поперечному зрізі свіжого сухостою особливо добре видно чорне забарвлення частини річних кілець, а також заболоневої частини стовбура, що є характерною ознакою захворювання [35]. Унаслідок відмирання камбію кора уражених дерев відшаровується навколо гілок, сучків, стовбура у вигляді кільця, оголюючи заболонь. Уражена деревина мокра, з характерним різким "кислим" запахом, який відчувається на значній віддалі від ураження. Крім того, у стовбурах нагромаджується газ, зокрема і сірководень, під дією якого відбувається розрив річних кілець деревини і

кори. Із тріщин у деревині та відмерлих сучків витікає рідина, утворюючи чорні натюки. Коріння уражених дерев часто також насичене вологою і з часом загниває під дією дереворуйнівних грибів [35].

У разі захворювання хвойних порід водяною уражуються також шишки і насіння, що досить ретельно вивчено для ялиці кавказької [11,12]. Уражені шишки недорозвинені, розміром від 2-3 до 6-7 см (проти 7-9 см – у здорових), бурі, м'які, гнучкі й без насіння; іноді розміщуються поруч із зовні здоровими. Однак і зовні здорові шишки не досягають нормальних розмірів, у деяких випадках верхня частина їх буріє, іноді – до половини. Ознакою бактеріального зараження є майже стовідсоткова засмоленість шишок. При цьому спостерігається загнивання стрижня шишки (здебільшого зверху) і лусок, що починається з місця їхнього прикріплення. Заражені шишки погано розвиваються, призупиняються в рості, не утворюють насіння і відмирають, залишаючись на дереві. Зараження й розвиток хвороби починається з того періоду, коли шишки досягають розміру 2-3 см. За більш пізнього зараження з'являються порожні насінини. Зовні здорове насіння може заражатися безсимптомно [11]. Зараженість його бактеріями може бути дуже значною, що, відповідно, позначається на стані сходів і самосіву. Вважають, що самосів може бути заражений бактеріями, що перебувають у насінні та ґрунті [35]. На наш розсуд, твердження автора про зараження ґрунту фітопатогенними бактеріями, що перебувають у насінні, потребує додаткової перевірки, оскільки експериментально встановлено неможливість тривалого існування фітопатогенних бактерій у природних ґрунтах [2].

Із уражень, зокрема шишок і насіння, було виділено *Erwinia multivora* [11] та *Erwinia cancerogena* [48]. Проте у вивченні й ідентифікації *Erwinia multivora* допущено низку помилок: не здійснено порівняння властивостей цієї бактерії з описаними раніше збудниками подібного захворювання, наведені не характерні для роду *Erwinia* ознаки – спороносність, позитивне забарвлення за Грамом, ріст за 50 °C [7]. За іншими властивостями бактерія майже не відрізняється від збудника водянки – *Erwinia* (*Enterobacter*) *nimpressuralis*, вперше виділеної із ураженого в'яза [42]. Стосовно *E. cancerogena*, то як і *E. multivora*, вона подібна до *E. nimpressuralis*, що віднесена до атипічних видів роду *Erwinia* [18, 40, 43].

Бактеріальний опік (збудник – *Erwinia amylovora*) – ретельно вивчене захворювання плодівих, що характеризується ураженням листків, квіток, плодів, кори з виділенням ексудату. Подібні симптоми виявлено й на листяних і хвойних породах [31, 32, 33]. У деревних порід уражується не тільки флоема, але й ксилема, хвороба має явно судинний характер. Як у плодівих, так і в лісових деревних рослин спостерігається витікання ексудату. У хвойних порід, наприклад, у сосни, такого ексудату немає, але виділяється живиця у вигляді крапель [32].

Патогенні властивості бактерій виявляються дуже сильно і швидко. Деревя часто всихають протягом одного року (за гострої форми опіку) або декількох років (за хронічної форми). Експериментальне зараження показало високу патогенність виділених культур і широке коло лісових порід, що уражуються

[32, 33]. Зважаючи на те, що виділені із опіку лісових деревних рослин ізоляти бактерій уражували водопровідну систему, їм дали назву *Erwinia amylovora* var. *lignifilla*, тобто та, що уражує деревину [30, 32].

Однак здатність *Erwinia amylovora* var. *lignifilla* уражувати деревину, неоднорідність з *E. amylovora* в антигенному складі, їхня здатність використовувати вуглець широкого кола органічних сполук на мінеральному середовищі й інші властивості зумовлюють певний сумнів щодо належності досліджуваного збудника до виду *E. amylovora*. Тому видова належність агресивних патогенів відносно лісових деревних порід потребує подальшого вивчення й уточнення [7].

Бактеріальний опік виявлено і на 2-3-річних сіянцях сосни та модрина [13]. Ознаки захворювання з'являються рано навесні: на хвої поступово утворюються дрібні жовто-червоні плями, які з часом зливаються і стають яскраво-червоними, внаслідок чого весь пагін виглядає наче обпалений. На стовбурці уражена тканина розтріскується і підсихає. При цьому, зазвичай, уражаються бруньки. Поступово хвоя й пагони відмирають і засихають. На погляд авторів [13], збудником бактеріального опіку є епіфітна популяція бактерій *Pseudomonas syringae* van. Hall.

Із бактеріального опіку, поряд зі збудником, виділено *P. agglomerans*, спороносні бактерії *Bacillus mycoides* Flugge і *B. mesentericus* (subtilis) Flugge, а також мікроміцети родів *Trichothecium*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Alternaria*, *Fusarium* [13], що, на погляд авторів, дає змогу передбачити наявність змішаної інфекції. При цьому збудники захворювань можуть знаходитись у рослинах безсимптомно [30, 32, 35].

Бактеріальну виразкову хворобу хвойних спричиняє фітопатогенна бактерія *Erwinia quercina* pv *rubrifaciens*, вперше виявлена на підрості хвойних порід [15, 27]. Захворювання характеризується появою у прикореневій частині стовбура модринового, соснового і ялинового підросту виразок, часто великих за розмірами. Їхня конфігурація різна: деякі розміщуються вздовж стовбура, окільцюючи його, інші – по спіралі. У багатьох випадках утворюється комплекс виразок – нижня, зазвичай, набагато більша від верхньої; розростання тканини навколо виразок не виявлено; валик, що оточує виразку, та оголена заболонь темно-червоного кольору, слабка засмоленість надає їй вигляду відполірованої поверхні. Після зняття кори добре видно поширення збудника вздовж стовбура, аналогічно поширенню бактеріальної водянки, але колір ураженої тканини істотно відрізняється; не виявлено зволоження деревини [15, 27].

Результати штучного зараження показали високі патогенні властивості виділених бактерій, здатних спричинити некроз живих тканин. Так, у разі штучного зараження сосни на 10-14-й день після інюляції на хвої некрози досягали 1 см, на пагонах через 30 днів утворювалися сухі виразки, хвоя до цього часу повністю відмирала; деревина мала темно-червоне забарвлення, на пагонах з'являлись типові викривлення [27].

Збудник виразкової хвороби хвойних є раневим патогеном, оскільки обризкування непошкоджених органів рослин (хвої, пагонів, кори, стовбура)

суспензією бактерій не дало позитивних результатів. Цілоком можливими поширювачами згаданого збудника можуть бути комахи. Ця теза підтверджується наявністю у внутрішніх органах представників родин *Lachnidae*, *Cerambycidae*, *Curculionidae*, *Pentatomoidae*, *Coreidae* високопатогенних стосовно хвойних порід бактерій із властивостями, ідентичними властивостям виразкової хвороби [15, 26]. Очевидно, ця гіпотеза потребує певних уточнень, адже автори не наводять даних про перевірку патогенних властивостей бактерій, виділених із внутрішніх органів комах, для деревних порід. Виділення ж мікроорганізмів ще не свідчить про їхню участь у патогенезі [7].

Варто наголосити, що ураження, характерні для раково-виразкової і виразкової хвороб, ніколи не спостерігають на одному дереві. Автори [27] пояснюють це високою антагоністичною активністю *E. quercina* pv *rubrificans* відносно *P. syringae*, яка виявлена під час вивчення взаємовідносин збудників цих двох хвороб.

Раково-виразкове захворювання бактеріальної природи на хвойних породах, зокрема, модрині і сосні, виявлено в Сибіру [25, 26]. Захворювання частіше трапляється на підрості, ніж на середньовікових деревах. На стовбурі модрині в середній його частині й вище утворюються нарости, що перевищують його діаметр удвічі або й у більше разів. Здебільшого кора в місцях ураження розтріскується, утворюються сухі або злегка засмолені виразки внаслідок порушення нормальних смоляних ходів у вторинній деревині. Іноді розтріскування кори помічено і під наростом, у великих наростах утворюються порожнини. Виявлено утворення кількох наростів на одному стовбурі, які часто розміщуються близько один до одного. На бічних гілках подібні утвори спостерігаються дуже рідко (1-2 % від загальної кількості наростів).

Майже однаковою мірою із подібними симптомами уражується і сосновий підріст, але у хворих сосен розрідження крони збільшується внаслідок утворення великої кількості наростів саме на бічних гілках, переважно на рівні утворення наростів на стовбурі, гілки швидко засихають.

Найбільший ступінь ураження хвої і молодих пагонів модрині було виявлено внаслідок зараження наприкінці травня – на початку липня: через 4-7 днів ізоляти, виділені з деревини, спричинили на хвої утворення сухих некрозів до 0,3-0,4 см, на пагонах – утворення сухих некрозів із потемнінням. Ізоляти, виділені з хвої, некротизували її на 2/3 довжини або повністю, на пагонах утворилися невеликі некрози з мокрою корою; через 10-14 днів пагони всихали, хвоя опадала наприкінці серпня. Захворювання на гілках і стовбурах розвивалося повільно: потемніння деревини спостерігалось через місяць, виразки утворювались у вигляді поздовжніх тріщин завширшки до 1,0 мм через 5-6 місяців. Виділення живиці з тріщин кори спостережено не в усіх випадках, оскільки порушення смоляних ходів відбувається не завжди.

Незважаючи на те, що в районах обстеження раково-виразкове захворювання на кедрі не виявлено, були здійснені досліди щодо штучного зараження хвої і тканин стовбура бактеріями, виділеними із хворих сосен. Хвоя кедрі останнього і передостаннього років уражується однаковою мірою, некрози поширюються

до половини довжини хвоїнок. На гілках утворюються сухі, глибокі некрози, нарости (пухлини) не утворюються [27].

У разі раково-виразкового захворювання хвойних порід помітне зменшення росту, що виявляється в зниженні приросту деревини. Нарости, що розростаються, призводять до деформації стовбура, збільшуються порожнини, знижується якість деревини, її міцність. Відмирання бічних гілок є причиною утворення зрідженої, однобічної крони. Звичайно на одному дереві утворюється кілька наростів, що знижує можливість використання деревини в господарських цілях. Іноді захворювання спричиняє всихання. Утворення виразок, розтріскування кори сприяє поселенню та розвитку сапротрофної й умовно-патогенної мікрофлори, насамперед дереворуйнівних грибів, що виділяються на пізніших стадіях захворювання.

На підставі виконаних досліджень виділено ізоляти, які віднесені до роду *Pseudomonas*, виду *P. syringae* var. *Hall* [27]. Збудник раково-виразкового захворювання хвойних порід за своїми властивостями близький до виділеного з інших лісових деревних рослин, зокрема листяних та плодкових дерев [7, 9, 11, 28, 48].

Бактеріоз сіянців сосни звичайної виявлено у 1975 р. в базовому розсаднику "Марій Чодра" (Росія) [16], а в наступні роки – і в інших розсадниках Середнього Поволжя, де його поширеність досягала 38 % [17]. Хворобу було виявлено лише на однорічних сіянцях сосни звичайної. Перші ознаки ураження з'являються через 10-15 днів після танення снігу. Осередки ураження не мали чітких меж, окремі хворі рослини або їхні невеликі групи траплялись по всій площі посівів. Поширеність хвороби у незначних межах спостерігалась у наступні 3-4 дні після появи перших ознак, а надалі впродовж двох тижнів змінювалась лише інтенсивність її розвитку. Найбільш сприятливою для розвитку бактеріозу в цей період є температура 6 °C і вище [16].

Основною діагностичною ознакою бактеріозу є вугільно-чорне із синюватим відтінком забарвлення верхньої частини стовбурців сіянців і хвої в її нижній частині. Зона зміни забарвлення мала чітко виражену концентричність. Насамперед уражувались камбіальні тканини стовбурця у верхній частині або на всій протяжності від кореневої шийки до верхівкової бруньки; ураження поширювалось на верхівкову бруньку, захоплюючи її меристематичні тканини, і на хвою. На кореневій системі патологічних змін не виявлено. Більшість уражених сіянців до осені відмирили, а ті, що перенесли захворювання, були ослабленими, викривленими, багатoverхівковими і непридатними для лісокультурних робіт [17].

Аналогічні симптоми прояву бактеріозів сіянців сосни звичайної спостережено для Сибіру, де ця хвороба раніше не траплялася [13]. Поширеність хвороби в посівах досягала від 10 до 30 %, при цьому сходи і сіянці першого року вирощування більш чутливі до захворювання. З'ясовано, що на поверхні сходів після утворення хвої стрімко зростає чисельність мікроорганізмів, зокрема й патогенних.

Збудник хвороби ізолюваний з уражених сіянців сосни звичайної та ідентифікований як *Pseudomonas fluorescens* Migula [13, 16]. Штучне зараження сіянців

сосни й індикаторних рослин досягалося за титру  $10^6$  кл/мл на 3-4-ту добу. Зміна кольору хвої відзначена через 48-50 год після інокуляції. На межі ураження спостерігалось виділення краплин ексудату сірувато-каламутного кольору [13]. Загалом, *P. fluorescens* є факультативним патогеном і різні її форми мають неоднакову патогенність [7, 26]. Здатність *P. fluorescens* паразитувати на сіянцях сосни пояснюється тим, що в розсадниках ці бактерії можуть поселятися на рослинних рештках і підвищувати свою агресивність. На погляд автора [16], на рослинних рештках відбувається утворення й нагромадження патогенних форм згаданого виду бактерій, які весною наступного року з рослинних решток переходять на насіння й інфікують проростки з їхньою появою. Інші дослідники [13] пов'язують масовий відпад насіння, проростків і сіянців сосни звичайної також з посівами монокультури та систематичним застосуванням пестицидів, що призводить до збільшення чисельності фітопатогенних мікроорганізмів і стрімкого зниження кількості видів з антагоністичними властивостями. У цьому випадку популяції збудників інфекційних хвороб формуються за селективного впливу сіянців хвойних у напрямку посилення патогенних властивостей. Підставою для такого висновку є те, що ізоляти, виділені з ґрунтів лісового розсадника, більш агресивні до хвойних, ніж популяції цих самих видів із циліндричних ґрунтів [36].

За особливостями вуглецевого й азотного живлення, ферментативної активності та редуковальної здатності ізолятів виділені з уражених сіянців бактерії не відрізняються від досить добре вивченої на інших рослинах бактерії *P. fluorescens* Migula [7, 27].

Поряд з *P. fluorescens*, на початковому етапі захворювання однорічних сіянців сосни звичайної виділений типовий представник епіфітної мікрофлори *Erwinia herbicola* [13], яка, на погляд авторів, супроводжує в патологічному процесі *P. fluorescens*, а на пізніших етапах хвороби – гриби із родів *Alternaria*, *Fusarium*, *Penicillium*. Аналогічні результати внаслідок вивчення згаданого бактеріозу отримала і М.Ю. Нечаєва [16], а епіфітна мікрофлора сіянців хвойних деревних порід представлена бактеріями із родів *Pseudomonas*, *Mycobacterium*, *Pseudobacterium*, *Chromobacterium*, *Bacterium*; та грибами із родів *Penicillium*, *Aspergillus*, *Botrytis*, *Cladosporium*, *Trichoderma*, *Spicaria*, *Cryptococcus*, *Aureobasidium*. У хворих рослин переважають *Pseudomonas*, *Bacterium*, *Cladosporium*, *Fusarium*, *Botrytis*, *Alternaria* [14].

Крім згаданої бактерії, з уражень ізольована жовто-пігментна бактерія *Erwinia herbicola* (*Pantoea agglomerans*), яка супроводжує патологічний процес *P. fluorescens* [13, 16], але проявляє патогенність на сіянцях сосни звичайної лише в лабораторних умовах, та гриби із родів *Alternaria*, *Hormiscium*, *Fusarium* [16] і *Penicillium* [13]. Співвідношення виділених мікроорганізмів залежить від фази інфекційного процесу. Так, на початковій стадії хвороби виділяли лише бактерії, де здебільшого переважали форми, що мають сіруваті колонії. У подальшій динаміці патологічного процесу кількість сіруватих колоній зменшувалась, а жовтих, навпаки – збільшувалась, хоча загалом сіруватих колоній на початку і наприкінці патологічного процесу було більше, ніж

жовтих. Під кінець розвитку хвороби, крім бактерій, із уражених рослин ізольовані й гриби. Тобто, у комплексі "живильна рослина – патогени" спостерігалися зміни видового складу мікробоценозу: фітопатогенні бактерії уражували лише живий рослинний субстрат. Розвиваючись на сіянцях, вони дуже їх послаблювали та створювали сприятливі умови для сапротрофних грибів і бактерій, які прискорювали патологічний процес. Очевидно, автор роботи під сапротрофними грибами і бактеріями розуміла різний ступінь сапрофітизму, адже обов'язкові сапротрофи не можуть прискорювати патологічний процес, оскільки їхньою екологічною нішею є мертвий субстрат. Вірогідно, йдеться про факультативні (необов'язкові) паразити або сапротрофи: перші нормально розвиваються як сапротрофи, але за сприятливих умов можуть виявляти патогенні властивості; другі, навпаки, переважно поселяються на живих рослинах, але продовжують розвиватись і на мертвому субстраті. Виділені М.Ю. Нечаєвою гриби належать до першої групи як епіфітна мікрофлора насіння [22].

Одну з груп бактеріальних хвороб рослин утворюють так звані генералізовані захворювання, за яких уражуються і перенхимні, і судинні тканини. Представником цієї групи патогенів є *Raistonia* (*Pseudomonas solanacearum* (Smith): понад 200 видів рослин уражуються цим видом, штами якого є сукупністю рас, патотипів [41, 45, 46]. *R. solanacearum* спричиняє і раптове в'янення сіянців сосни. На початковому етапі бактеріозу на хвої з'являються коричневі плями, змінюється колір коренів, особливо в судинних вузлах. На більш пізніх стадіях захворювання бактерії заповнюють внутрішні тканини і кору стовбура, утворюючи пустоти. На поперечному зрізі ураженого стовбура спостерігається виділення бактеріального слизу. Корені й нижня частина стовбура стають м'якими та вологими, потім чорніють і загнивають. Уражені рослини жовтіють, поступово в'януть і відмирають. Це захворювання спостерігали на сіянцях протягом усього періоду вегетації.

Порушення водного режиму рослин пов'язано з тим, що в патологічному процесі, внаслідок дії *R. solanacearum*, беруть участь позаклітинні полісахариди високої молекулярної ваги, які, заповнюючи судини, заважають переміщенню води і мінеральних речовин у рослині, а також індолілоцтова кислота і фенольні сполуки, які нагромаджуються у хворих тканинах [47].

Збудник захворювання – *R. solanacearum* ізольовано із судинних пучків, забарвлених у коричневий колір. Штучне зараження індикаторних рослин і проростків сосни показало, що ознаки ураження рослин з'являються через дві доби, потім інфіковані рослини жовтіють і в'януть [13]. Автори називають згадане захворювання судинним бактеріозом.

Для бактерій, що ізольовані із уражень, екологічною нішею є вегетативні та генеративні органи рослин [5]. Так, основний збудник бактеріозу пшениці *Pseudomonas syringae* pv. *atrofaciens* є складовою аутомікрофлори її вегетативних органів [5]. Ми [6, 19, 20, 21, 22, 24] із епіфітної і ендofітної мікрофлори здорового насіння сосни звичайної ізольовали дійсні (*Pseudomonas syringae*, *Erwinia*

*nimipressuralis*, *Erwinia carotovora*) та опортуністичні (*Pseudomonas fluorescens*, *Pantoea agglomerans*) фітопатогенні бактерії, відомі як збудники бактеріальних хвороб багатьох листяних і хвойних деревних порід та плодівих дерев.

Серед виділених ізолятів найагресивнішими були бактерії *P. syringae*. Серед колекційних штамів найбільшу агресивність виявила *E. horticola*. Патогенна активність цієї бактерії була не меншою за свіжовиділені *P. syringae*. Дещо несподівано уражував хвою колекційний штам *S. michiganensis* 13 а, ізолюваний з уражених тканин томатів, та *Xantomonas campestris* – збудник судинного бактеріозу капусти. Представники родів *Xantomonas* та *Clavibacter* не відзначені як патогени хвойних порід.

Здатність патогенів спричиняти некроз хвої у разі штучного зараження свідчить про ймовірність їх і в природних умовах уражувати хвойні породи.

Штами *E. nimipressuralis*, *E. carotovora*, *P. fluorescens* уражували хвою дуже слабо, це пов'язано з тим, що перші два штами зумовлюють гниття, а останній є сапротрофом, який рідко та слабо уражує сільськогосподарські і лісові листяні деревні рослини.

Виділені із здорового насіння сосни звичайної ізоляти спричиняли захворювання однорічних сіянців сосни звичайної.

Симптоми захворювання однотипні. Перші ознаки інфекційного процесу спостерігаються через 5-7 днів у вигляді обводненої тканини, яка стає світло-коричневою. Незначне поширення інфекції до основи хвої супроводжується потемнінням, особливо на межі зі здоровою тканиною. Верхня частина ураженої тканини світліша і нечітко відрізняється за кольором від здорової. Відмирання тканини, а, можливо, й поширення бактерій, швидше відбувається в середній частині хвої, ніж на її кінчику. Вони різняться і за кольором: якщо зверху тканини світло-коричневі, то всередині – сіро-коричневі. Некротизація периметра хвої не відразу супроводжується відмиранням верхньої її частини. Це свідчить про несудинний тип захворювання. Іноді поширення інфекції припиняється, і верхівка хвої ще певний час залишається зеленою, хоча й засихає. За інтенсивністю розвитку захворювання уражується вся хвойнка, яка за кольором однорідна – світло-коричнева. Поранення хвої через краплю води (контроль) не спричиняє зовнішніх видимих змін.

**Висновки.** Дослідження просторової локалізації мікробних угруповань, зокрема бактерій, їхньої таксономічної структури є досить перспективними, дають змогу не лише встановити функціональні характеристики мікроорганізмів, а й об'єктивно їх контролювати в разі зміни (природної чи штучної) взаємодії в системі "рослина – мікроорганізм (патоген)" [3].

Взаємодія мікроорганізмів у рослинних асоціаціях зумовлює підвищений науковий інтерес як у плані розуміння загальнобіологічних проблем імунітету, динаміки патологічного процесу тощо, так і з погляду обґрунтування й опрацювання прийомів і методів захисту рослин від збудників хвороб. Це тим більш важливо, оскільки на всіх етапах росту й розвитку рослин мікроорганізми різних таксономічних груп як у складі епіфітної та ендоефітної мікрофлори, так й мікрофлори ризосфери формують не лише

характерний компонент філосфери, а й дають змогу впливати на неї біологічними методами [38].

## ЛІТЕРАТУРА

- 1. Бактериальные** болезни растений / Под ред. В.П. Израильского. – Изд. 3-ое, [перераб. и доп.]. – М. : Изд-во "Колос", 1979. – 288 с.
- 2. Воронкевич И.В.** Выживаемость фитопатогенных бактерий в природе / И.В. Воронкевич. – М. : Изд-во "Наука", 1974. – 270 с.
- 3. Гвоздяк Р.І.** Перспективні напрями дослідження фітопатогенних бактерій // Фітопатогенні бактерії. Фітонцидологія. Алелопатія (Київ, 4-6 жовтня 2005 р.) – Житомир : Вид-во ДАУ, 2005. – С. 3-8.
- 4. Гвоздяк Р.І.** Дуб черешчатий в Україні / Р.І. Гвоздяк, М.І. Гордиенко, А.Ф. Гойчук. – К. : Вид-во "Наук. думка", 1993. – 224 с.
- 5. Гвоздяк Р.І.** Ендоефіти мікрофлори зерна пшениці та її взаємодія з фітопатогенними бактеріями / Р.І. Гвоздяк, Л.В. Кабашна, Л.А. Пасічник // Доповіді НАН України : наук.-теор. журнал. – 2001. – № 1. – С. 173-177.
- 6. Гвоздяк Р.І.** Фітопатогенні бактерії насіння сосни звичайної / Р.І. Гвоздяк, В.В. Розенфельд, Л.М. Ващенко // Вісник державного агрокологічного ун-ту : зб. наук. пр. – Житомир : Вид-во ДАУ, 2005. – № 2. – С. 156-162.
- 7. Гвоздяк Р.І.** Бактериальные болезни лесных древесных пород / Р.І. Гвоздяк, Л.М. Яковлева. – К. : Вид-во "Наук. думка", 1979. – 244 с.
- 8. Гойчук А.Ф.** Бактериальные болезни дуба черешчатого в Лесостепи УССР : автореф. дисс. на соискание учен. степени канд. биол. наук: спец. 06.01.11 – "Фитопатология и защита растений" / А.Ф. Гойчук. – К., 1984. – 25 с.
- 9. Гойчук А.Ф.** Туберкулез ясена звичайного в Україні / А.Ф. Гойчук // Науковий вісник НАУ : зб. наук. праць. – Сер.: Лісівництво. – К. : Вид-во НАУ. – 1998. – № 8. – С. 202-206.
- 10. Патологія дібров** / А.Ф. Гойчук, М.І. Гордиенко, Н.М. Гордієнко і ін. – К. : Вид-во ННЦ ІАЕ, 2004. – 470 с.
- 11. Голгофская К.Ю.** Бактериоз шишек и семян Кавказской пихты / К.Ю. Голгофская // Фитопатогенные бактерии. – К. : Вид-во "Наук. думка", 1975. – С. 305-308.
- 12. Голгофская К.Ю.** Усыхание пихты в Кавказском заповеднике / К.Ю. Голгофская, А.Л. Щербин-Парфененко // Фитопатогенные бактерии. – К. : Вид-во "Наук. думка", 1975. – С. 302-305.
- 13. Гродницкая И.Д.** Бактериальные заболевания сеянцев хвойных в лесных питомниках Средней Сибири / И.Д. Гродницкая, А.Б. Гукасян // Микробиология. – 1999. – Т. 68. – № 2. – С. 227-231.
- 14. Гукасян А.Б.** Численность эпифитных микроорганизмов различных органов растений из семейства сосновых / А.Б. Гукасян, Д.Е. Полонская, Е.Г. Минина // Биология микроорганизмов и их использование в народном хозяйстве. – Иркутск : Изд-во Иркутск. ун-та, 1977. – С. 147-151.
- 15. Гукасян А.Б.** Язвенное заболевание хвойных бактериальной природы / А.Б. Гукасян, Т.М. Рыбалко // Вопросы защиты горных лесов. – Тбилиси : Изд-во "Мецниереба". – 1984. – Т. 32. – С. 95-101.
- 16. Нечаева М.Ю.** Бактериоз сеянцев сосны обыкновенной в питомниках Среднего Поволжья и меры борьбы с болезнью : автореф. дисс. на соискание учен. степени канд. биол. наук: спец. 06.01.11 – "Фитопатология и защита растений" / М.Ю. Нечаева. – Свердловск, 1989. – 18 с.
- 17. Нечаева М.Ю.** К вопросу о бактериальных болезнях сосны и меры борьбы с ними / М.Ю. Нечаева // Сосновые леса России в системе многоцелевого лесопользования: тезисы докл. – Воронеж, 1993. – С. 68-70.

- 18. Определитель бактерий** Берджи / под ред. Дж. Хоулт. – М. : Изд-во "Мир". – 1997. – Т. 1. – С. 1-430; Т. 2. – С. 437-800.
- 19. Розенфельд В.В.** Бактериозы семян сосны обыкновенной в Киевском Полесье / В.В. Розенфельд, А.Ф. Гойчук // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений (Красноярск, 24-25 октября 2002 г.). – Красноярск : ООО "Поликом", 2002. – С. 56-57.
- 20. Розенфельд В.В.** Вплив бактеріальної мікрофлори насіння сосни звичайної на його схожість і енергію проростання / В.В. Розенфельд // Науковий вісник НЛТУ України : зб. наук.-техн. праць. – Львів : РВВ НЛТУ України. – 2005. – Вип. 15.5. – С. 86-90.
- 21. Розенфельд В.В.** Фитопатогенные бактерии семян сосны обыкновенной / В.В. Розенфельд // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений (Красноярск, 20-21 октября 2005 г.). – Красноярск : Изд-во СибГТУ, 2005. – С. 93-96.
- 22. Розенфельд В.В.** Мікрофлора насіння сосни звичайної / В.В. Розенфельд // Лісівництво і агролісомеліорація : зб. наук. праць. – Харків : Вид-во УкрНДЦЛГА. – 2006. – Вип. 110. – С. 271-278.
- 23. Розенфельд В.В.** Фітопатогенні властивості штамів, виділених із насіння сосни звичайної / В.В. Розенфельд, Л.М. Ващенко // Фітопатогенні бактерії. Фітонцидологія. Алелопатія, м. Київ, 4-6 жовтня 2005 р. – Житомир : Вид-во ДАУ, 2005. – С. 122-125.
- 24. Розенфельд В.В.** Бактерії – збудники хвороб насіння сосни звичайної / В.В. Розенфельд // Наукові основи підвищення продуктивності та біологічної стійкості лісових і урбанізованих екосистем, м. Львів, 19-21 травня 2005 р. – Львів : Вид-во НЛТУ України, 2005. – С. 57-59.
- 25. Рыбалко Т.М.** Бактериозы лиственницы и обоснования мер борьбы с ними : автореф. дисс. на соискание учен. степени канд. биол. наук: спец. 06.01.11 – "Фитопатология и защита растений" / Т.М. Рыбалко. – Тбилиси, 1983. – 25 с.
- 26. Рыбалко Т.М.** Раково-язвенное заболевание лиственницы сибирской / Т.М. Рыбалко, А.Б. Гукасян // Биология микроорганизмов и их использование в народном хозяйстве. – Иркутск, 1982. – С. 3-8.
- 27. Рыбалко Т.М.** Бактериозы хвойных Сибири / Т.М. Рыбалко, А.Б. Гукасян. – Новосибирск : Изд-во "Наука", 1986. – 80 с.
- 28. Самусь Т.М.** Бактериальные болезни плодовых деревьев в Краснодарском крае и биология их возбудителей : автореф. дисс. на соискание учен. степени канд. биол. наук: спец. 06.01.11 – "Фитопатология и защита растений" / Т.М. Самусь. – К., 1973. – 22 с.
- 29. Селочник Н.Н.** Буторчатый рак сосны в Бузулукском бору / Н.Н. Селочник. – М. : Изд-во МЛТИ. – 1964. – Вып. 11. – С. 105-108.
- 30. Цилосани Г.А.** К вопросу идентификации возбудителя бактериального ожога лесных пород / Г.А. Цилосани, В.В. Черпаков // Материалы докл. III научн. конф. микробиологов и вирусологов. – Тбилиси : Изд-во "Мецниереба", 1978. – С. 45-47.
- 31. Черпаков В.В.** Бактериальный ожог лесных пород / В.В. Черпаков // III Всесоюзная конф. по б-кт. болезням растений. – Тбилиси : Изд-во "Мецниереба", 1976. – С. 195-197.
- 32. Черпаков В.В.** Бактериозы лесных пород Западной Сибири / В.В. Черпаков // Фитонциды. Бактериальные болезни растений: тезисы докл. – К., 1990. – Ч. 2. – С. 99-100.
- 33. Черпаков В.В.** Выявление патогенной микрофлоры основных лесобразующих видов / В.В. Черпаков, Т.А. Цилосани // III научн. конф. микробиологов и вирусологов. – Тбилиси : Изд-во "Мецниереба", 1978. – С. 40-41.
- 34. Штраух-Валева С.А.** Раневые гнили стволов кавказской пихты / С.А. Штраух-Валева. – М. : Изд-во АН СССР. – 1954. – Вып. 16. – 336 с.
- 35. Щербин-Парфененко А.Л.** Бактериальные заболевания лесных пород / А.Л. Щербин-Парфененко. – М. : Гослесбумиздат, 1963. – 146 с.
- 36. Якименко Е.Е.** Инфекционное полегание сеянцев хвойных в лесных питомниках Краснодарского края / Е.Е. Якименко, И.Д. Гродницкая // Микология и фитопатология. – 1996. – Т. 30. – № 2. – С. 56-60.
- 37. Ячевский А.А.** Бактериозы растений / А.А. Ячевский. – М.-Л. : Изд-во ОГИЗ, 1935. – 712 с.
- 38. Andrews J.H.** The ecology and biogeography of microorganisms on plant surfaces / J.H. Andrews, R.F. Harris // Annu Rev Phytopathol. – 2000. – Vol. 38. – P. 145-180.
- 39. Baxter D.V.** Pathology in forest practice / J. Wiley and Sens. – N.Y., 1952. – P. 143.
- 40. Bergey's manual of determination of Bacteriology.** 8 th ed. – Baltimore: Williams and Wilkins, 1974. – 1268 p.
- 41. Buddenhagen I.** Biological and physiological aspects of bacterial wilt caused by *Pseudomonas solanacearum* / I. Buddenhagen, A. Kelman // Ann. Rev. of Phytopathology. – 1964. – № 2. – P. 203-230.
- 42. Carter J.C.** Wetwood of elms / J.C. Carter // In: Nat. Schade Tree cont. Proc. – 1945. – Vol. 21. – P. 1-7.
- 43. Dye D.W.** A taxonomic study of the genus *Erwinia*. II. The "carotovora" group / D.W. Dye // New Zealand Journal of Science. – 1969. – Vol. 12, № 1. – P. 81-97.
- 44. Eskanderi F.** Etiology des tumeurs du pin d'Alep. (*Pinus halepensis* Mill.) / F. Eskanderi, M. Ride // C.R. Acad.Sci.D. Fr. – 1967. – № 23. – P. 264.
- 45. Harris D.C.** Intra-specific variation on in *Pseudomonas solanacearum*. – in: Proceedings of the Therd international Conference on Plant Pathogenic Bacteria (Wageningen, 14-21 April, 1971) / D.C. Harris // Wageningen: Centre for Agric. Publ. And Documentation (Pudon), 1972. – P. 289-292.
- 46. Hartley C.C.** Wetwood in living trees.-Phytopathol / C.C. Hartley, W. Ross, W. Dovidson. – 1950. – Vol. 40, № 8. – P. 871.
- 47. Pegg G.F.** Endogenous auxins in healthy and diseased plants / G.F. Pegg // Encyclopedia of plant physiology. – New York : Springer. – 1976. – Vol. 4. – P. 582-591.
- 48. Urosevic B.** Korní nekrozy – smolotok smrku ztepíleho (*Picea excelsa* L.) / B. Urosevic // Zesn. Casop. – 1968. – Vol. 14, № 4. – P. 307-316.
- 49. Urosevic B.** A study on bacterial diseases of poplars / B. Urosevic. – Praha, 1973. – 93 p.

**А. Ф. Гойчук, В. В. Розенфельд**

## **БАКТЕРИАЛЬНЫЕ БОЛЕЗНИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ**

Проанализировано современное состояние изученности бактериальных болезней сосны обыкновенной. Приведены симптомы, патогенез и возбудители опухолевидного бактериоза, бактериальной водянки (бактериального мокрого рака), бактериального ожога, язвенной и раково-язвенной болезней и т.д. Акцентировано внимание не только на необходимости расширить научные исследования по бактериальной патологии хвойных древесных пород, но и на необходимости выяснения пространственной локализации бактерий, их функциональной и таксономической структуры в здоровых органах растений. Показано, что фитопатогенные бактерии являются неотъемлемой составляющей эпифитной и эндифитной микрофлоры растений, выполняет в них широкий спектр полезных функций, но при

определенных условиях могут вызвать патологический процесс (инфекционное заболевание).

**Ключевые слова:** бактериозы сосны, фитопатоген, возбудитель болезни, патогенез, эпифитная микрофлора, эндофитная микрофлора, семена сосны обыкновенной, сеянцы сосны обыкновенной, аутомикрофлора, микробиоценоз, антагонизм.

*A.F. Goychuk, V.V. Rozenfeld*

## **BACTERIAL DISEASES OF SCOTS PINE**

The modern state of studies of bacterial diseases of Scots pine are analyzed. The symptoms, pathogenesis and exciters of tumular bacterioses, bacterial hydropsy (bacterial wet cancer), bacterial burn, ulcerous and cancer-ulcerous diseases, to the bacterioses of seedlings of Scots pine and others like that are analyzed. Attention is paid to necessity not only to extend scientific studies in the field of bacterial pathology of coniferous arboreal breeds but also to finding out of spatial localization of bacteria, their functional and taxonomical structure in the healthy organs of plants. It is confirmed that phytopathogenic bacteria are the inalienable constituent of epiphytic and entophytic microflora of plants, execute the wide spectrum of useful functions for them, but at certain terms can draw a pathological process (infectious disease).

**Keywords:** bacterial diseases of pine, phytopathogens, the causative agent, pathogenesis, epiphytic microflora, endophytic microflora, the seeds of Scots pine, seedlings of Scots pine, automicroflora, microbiocenosis, antagonism.





