

# 1. БІОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ РОСЛИННИХ УГРУПОВАНЬ



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

<http://fasu.nltu.edu.ua>  
<https://doi.org/10.15421/412101>  
Article received 2020.12.09  
Article accepted 2021.06.10

ISSN 1991-606X print  
ISSN 2616-5015 online  
@ ✉ Correspondence author  
Iryna Matsiakh  
[iramatsah@ukr.net](mailto:iramatsah@ukr.net)

General Chuprynka str., 103, Lviv, 79057, Ukraine

УДК 630.4:632.7:58.07

## Інвазійні чужорідні патогени як загроза глобальному біорізноманіттю

І. П. Мацях<sup>1</sup>

*Охарактеризовано особливості шляхів проникнення інвазійних патогенів і показано приклади масових пошкоджень лісів внаслідок поширення адвентивних збудників хвороб. Встановлено, що основною причиною поширення інвазійних патогенів є широкомасштабна торгівля декоративними рослинами для потреб озеленення. Вказано на причини, які призводять до пошкоджень деревних порід і подальшої суттєвої трансформації лісових екосистем під впливом інвазійних патогенів. Підкреслено недостатній рівень уваги з боку лісопатологів, науковців, практиків лісового господарства до проблеми поширення адвентивних збудників хвороб. Недостатньо уніфікованою та розробленою є термінологія щодо інвазій різних таксонів патогенних організмів. Подано характеристику основних термінів щодо інвазій та інвазійних організмів.*

*Охарактеризовано особливості фаз, які проходить організм, щоб набутися статусу інвазійності та чинники, які сприяють успішному встановленню інвазійних патогенів на локальних, регіональних і континентальних рівнях. Переважна більшість інтродукцій лісових інвазійних видів є ненавмисними, наприклад, морфологічними структурами патогенів (спори, міцелій) які не вдається виявити під час імпорту рослин, або на упакованні тощо.*

*В Україні не існує законодавчої бази, яка б регулювала на державному рівні проникнення чужорідних інвазійних видів рослин. На сьогодні діє тільки Закон України «Про карантин рослин» який містить списки: 1) карантинних організмів, відсутніх в Україні; 2) карантинних організмів, обмежено поширених в Україні; 3) регульованих некарантинних шкідливих організмів.*

*Глобальні зміни клімату суттєво впливають на успішність впровадження інвазійних організмів, стимулюють їх поширення і розповсюдження, а також ослаблюють рослин-господарів, що є сприятливою передумовою поширення адвентивних видів на нових територіях.*

**Ключові слова:** адвентивні патогени; інвазії; біорізноманіття; лісові екосистеми; масове відмирання лісів; зміни клімату.

<sup>1</sup> Мацях Ірина Павлівна – кандидат біологічних наук, докторант кафедри лісівництва. Національний лісотехнічний університет України, вул. Генерала Чупринки, 103, м. Львів, 79057, Україна. Тел.: +38-032-260-04-08. E-mail: [iramatsah@ukr.net](mailto:iramatsah@ukr.net) ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2249-1296>

**Вступ.** Інвазійні чужорідні види (invasive alien species – IAS) є значною загрозою глобальному біорізноманіттю, природним екосистемам, економіці та здоров'ю людей (Paar, Wingfield, Burgess, Hulbert, & Santin 2020). У сучасну епоху глобалізації, на жаль, продовжується акумуляція чужорідних видів у всьому світі (Seebens et al., 2017), тому загроза, яку вони несуть із собою, продовжує зростати (Rušek et al., 2020; Meshkova, Nazarenko, & Glod, 2020).

Хоча IAS представлені організмами з усіх таксономічних груп, більша частина наукових досліджень щодо інвазій зосереджена на рослинах і тваринах (Rušek, Richardson, Pergl, Jarošík, Sixtová, & Weber, 2008; Wilson et al., 2020a). У багатьох ключових текстах мікроорганізми не розглядаються, або якщо вони згадуються, то лише коротко. Нещодавно було здійснено низку оглядів інвазій мікроорганізмів, які включали *інвазійних лісових патогенів* (invasive forest pathogens – IFPs), однак вони, зазвичай, написані мікробіологами, рідше – лісовими фітопатологами (Desprez-Loustau et al., 2007; Fisher et al., 2012; Santini et al., 2013; Ghelardini et al., 2017). Однак, IFPs досі залишаються недостатньо вивченими та часто не беруться до уваги під час аналізу загроз від інвазій.

Низький рівень обізнаності та розуміння важливості особливого статусу лісових інвазійних збудників хвороб у науці про інвазії викликає занепокоєння, зважаючи на суттєві наслідки впливу IFPs на довкілля та на їхню здатність повністю змінювати ландшафт. Інвазійні лісові патогени відповідальні за багато катастрофічних спалахів хвороб у штучно створених та природних лісах, міських зелених насадженнях. Добре відомі приклади включають: рак каштана істівного (спричинений *Cryphonectria parasitica* (Murrill) M. E. Barr); голландську хворобу в'язу (*Ophiostoma ulmi sensu lato*); відмирання лісів (спричинене *Phytophthora cinnamomi* Rands) на південному заході Австралії; раптове відмирання дуба (спричинене *Phytophthora ramorum* Werres et al.); відмирання ясеня внаслідок поширення *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya (Brasier, & Buck, 2001; Rizzo, & Garbelotto, 2003; Shearer, Crane, Barrett, & Cochrane, 2007; Pautasso, Aas, Queloz, & Holdenrieder, 2013; Rigling, & Prospero 2018). Ці та інші хвороби докорінно змінили елементи екосистем, аж до практично повного вилучення з ландшафтів деяких деревних порід.

Наприклад, за оцінками експертів, друга пандемія голландської хвороби знищила від 30 до 50 млн в'язів лише у Великобританії (Brasier, 2008). Збудник раку каштана істівного призвів до масового відмирання стиглих насаджень американського каштана (*Castanea dentata* (Marshall) Borkh) з природних ландшафтів протягом 30 років після його проникнення (Brasier, 2008; Loo, 2009), а раптова загибель дуба, спричинена *Phytophthora ramorum*, мала такий самий вплив на літокарпус густоцвітий (*Notholithocarpus densiflorus*

(Hook. & Arn.) Manos, Cannon & S.H.Oh) у штатах Орегон та Каліфорнія (Cobb, Filipe, Meentemeyer, Gilligan, & Rizzo, 2012). На сьогодні також перебуває під загрозою зникнення більша частина природного ареалу *Fraxinus excelsior* L. в Європі – рівень відмирання сягає 85% на ділянках, уражених *Hymenoscyphus fraxineus* (Pautasso et al., 2013). Mitchell et al. (2014) висвітлили широкі екологічні наслідки відмирання ясеня внаслідок інфікування *Hymenoscyphus fraxineus*. Подібним чином, інвазійна іржа мирту *Austropuccinia psidii* (G. Winter) Beenken за короткий проміжок часу суттєво змінила багатство та чисельність видів у спільнотах австралійських тропічних лісів (Fernandez-Winzer et al., 2020). Інвазійний гриб *Calonectria pseudonaviculata* (Crous, J.Z. Groenew. & C.F. Hill) L. Lombard, M.J. Wingf. & Crous спричинив відмирання та мав негативний вплив на біорізноманіття реліктових природних лісів *Vuxus colchica* Pojark у Грузії, змінюючи сукцесії вічнозелених лісів, що у підсумку може призвести до зникнення колхідського самшиту на великих площах (Matsiakh, 2014, 2015; Matsiakh, & Kavtarishvili, 2015; Matsiakh, & Tsiklauri, 2015; Matsiakh, Kramarets, Kavtarishvil, & Mamadashvili, 2016; Mitchell et al., 2018). Цей інвазійний патоген також був інтродукований до України із кущами самшиту для озеленення (Мацяк, 2015).

*Виникаючі інфекційні хвороби* (emerging infectious diseases – EID) зелених рослин також тісно пов'язані з біологічними інвазіями. Сам термін має свою історію в медицині та ветеринарії, але також застосовувався до хвороб рослин (Anderson, Cunningham, Patel, Morales, Epstein, & Daszak, 2004). Більш ніж половина виникаючих інфекційних хвороб деревних рослин у світі за останні кілька десятиліть стала наслідком інтродукції нових для регіону патогенів, включаючи поширення вірулентних штамів або появу нових агресивних штамів (Bandyopadhyay & Frederiksen, 1999; Anderson et al., 2004). Однак, грибні та грибоподібні інфекції завжди відігравали первинну роль у поширенні захворювань рослин. Згідно даних Програми моніторингу нових хвороб (Program for Monitoring Emerging Diseases, ProMED; <http://www.promedmail.org>), їх чисельність упродовж 1995-2010 рр. зросла у 13 разів (Fisher et al., 2012).

У контексті лісової патології дискусійним залишається питання – чи поява нової хвороби пов'язана з інтродукцією чужорідних видів, чи є наслідком трансформації аборигенних патогенів за певних змін навколишнього середовища. Друге твердження стає все поширенішим в умовах порушення середовища існування та змін клімату (Desprez-Loustau, Marçais, Nageleisen, Piou, & Vannini, 2006; Paar, Burgess, Rolo, Steel, & Hardy, 2018). Відсутність знань про біорізноманіття мікроорганізмів, їхню екологію, спеціалізацію та географічне походження ускладнюють проблему визначення нових інвазійних захворювань. Хоча останні досягнення молекулярних технологій збільшили «видимість» мікроорганізмів,

нестача інформації залишається важливою проблемою, як і те, що лісові інвазійні патогени недостатньо висвітлені в науці про інвазії.

**Аналіз проблеми та обговорення.** *Об'єкт дослідження* – інвазійні патогени, які можуть впливати на санітарний стан лісових насаджень та становити загрозу біорізноманіттю. *Предмет дослідження* – аналітичне опрацювання статусу інвазійних патогенних мікроорганізмів у контексті глобалізації та змін клімату.

*Мета дослідження* – зібрати і впорядкувати інформацію щодо інвазій чужорідних лісових патогенів для створення надійної стратегії контролю за наслідками давніх і нових інтродукцій на європейській території.

Найяскравішим доказом недостатньої уваги до інвазійних лісових видів є те, що у списку Міжнародної організації збереження природи (The International Union for Conservation of Nature, IUCN) серед 100 інвазійних чужорідних видів у світі (Lowe, Browne, Boudjelas, & De Poorter, 2000) лише шість видів є збудниками хвороб лісів, у тому числі *Cryphonectria parasitica* – збудник каштану їстівного, *Ophiostoma ulmi* sensu lato – голландська хвороба в'язів та *Phytophthora cinnamomi* – збудник кореневих гнилей. Ще одним прикладом є інформація на сайті <http://invasives.org> з Південної Африки, де наведено дані про інвазійних рослин, тварин і комах, але нічого не сказано про мікроорганізми, незважаючи на наявність таких глобально регульованих видів, як *Austropuccinia psidii* та *Fusarium circinatum* Nirenberg & O'Donnell (Wingfield et al., 2008; Roux, Greyling, Coutinho, Verleur, & Wingfield, 2013).

У списку чужорідних видів Європейського Союзу, незважаючи на постійне оновлення інформації, інвазійні лісові патогени (та мікроорганізми загалом) досі відсутні (European Union, 2019). Більше того, більшість грибних збудників декоративних і лісових видів не вважаються інвазійними згідно з визначенням IUCN, оскільки вони не мають відомих впливів на біорізноманіття. Справді, багато декоративних рослин самі по собі є екзотичними в районах, де їх вирощують, і вважається, що збудники хвороб слідує за ними з місця їх походження (Desprez-Loustau et al., 2007). Однак у кількох випадках (наприклад, фітофтороз картоплі), патогени були занесені в Європу через десятки років або навіть століття після інтродукції їх господаря і така «повторна зустріч» між патогеном і рослиною, яка «втекла» із місць, де співіснувала із патогеном впродовж століть та поступово втратила чинники стійкості, є основною причиною виникнення інвазій.

Перші кадастри чужорідних інвазійних видів для Європи, включаючи гриби, були проаналізовані консорціумом «Надання кадастрів чужорідних інвазійних видів для Європи» (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe (DAISIE)). Перелік чужорідних грибів є збіркою доступних списків на

національних рівнях і містить 688 видів, серед яких патогени рослин становлять 77% (Desprez-Loustau, 2009). Основна кількість чужорідних видів виявлена у найбільших європейських країнах – Франції, Великобританії, Німеччині та Італії. Список інвазійних видів патогенів бази даних DAISIE включає *Ophiostoma novo-ulmi*, *Phytophthora cinnamomi* та *Seiridium cardinale* (W.W. Wagener) B. Sutton & I.A.S. Gibson (збудник раку кипариса та інших хвойних видів), які входять у перелік «100 найнебезпечніших інвазійних видів у світі» (Lowe et al., 2000).

Європейська база даних інвазійних лісових патогенів (European Database of the Invasive Forest Pathogens), розроблена EPPPO <https://gd.eppo.int/>, налічує 123 види, серед яких 11 видів віднесено до Basidiomycetes, 26 видів – до Oomycetes та 86 видів – до Ascomycetes. Список інвазійних патогенів Міжнародної бази даних (Global Invasive Species Database, <http://www.iucngisd.org/gisd/search.php>) подає 21 вид інвазійних лісових патогенів.

У рамках європейських проектів FORTHREATS та ISEFOR створена база даних про інвазійні лісові патогени, які поширені у 20 європейських країнах з початку XIX століття. Серед факторів, наведених у літературі як «ті, які переносять/drivers» EIDs рослин, найважливішими визнають інтродукцію (56%) та погодні умови (25%). Важливе значення мають також сільське господарство, зміни векторів у популяції, рекомбінації та порушення середовища існування (Anderson et al., 2004). Загалом агенти, які є причиною виникаючих інфекційних захворювань рослин, найчастіше належать до таксономічної групи вірусів, на яку припадає 47% загалом; за ними слідує гриби (30%), бактерії (16%), фітоплазми (4%) та нематоли (Santini et al., 2013).

Наголошується (Desprez-Loustau et al., 2007) на необхідності посилення співпраці між мікробіологами та науковцями, які вивчають інвазії, зокрема щодо недостатньої представленості грибів/патогенів через недостатній рівень наукових знань про біорізноманіття та екологію грибів. Необхідно підвищити обізнаність мікологів та екологів щодо інвазій, спричинених грибами, та активізувати дослідження екології грибів для вирішення проблеми майбутніх інтродукцій. Wingfield, Slippers, Wingfield, & Barnes (2017) зауважили, що лісові фітопатологи часто проводять епідеміологічні дослідження за відсутності будь-яких посилення на принципи та основи науки про інвазії, і тому закликають до тіснішої співпраці між дисциплінами.

Термін «інвазії» вперше з'явився в 1958 р. у книзі британського біолога Чарльза Елтона «Екологія інвазій рослин і тварин», де було описано біологію інвазійних організмів та відзначено їхнє значення як рушіїв змін в екосистемах. До 80-х років XX ст. у науковій літературі збільшувалась кількість повідомлень про немісцеві види, які вторглися в нові середовища. Тоді ж стало зрозумілим, що збільшення рівня світової торгівлі та подорожей призводять до зростання випадків виникнення біологічних ін-

вазій. Негативні наслідки, пов'язані із вторгненням немісцевих видів, розглядаються як одні із найбільших загроз для локальних екосистем та їх біорізноманіття (Macdonald, Kruger, & Ferrar, 1986; Mooney, & Drake, 1986). На засіданні Наукового комітету з проблем навколишнього природного середовища (SCOPE), яке відбулося в 1982 р., було визнано, що інвазійне поширення організмів за допомогою людини за межі їх природних ареалів, є проблемою, що викликає загальне занепокоєння (Reichard, & White, 2003). Після цієї зустрічі було видано важливу се-

рію книг та наукових статей, завдяки яким наука про інвазії утвердилася як самостійна дисципліна.

Дуже часто дослідники, що займаються вивченням інвазії різних організмів, розробляють свою термінологію незалежно один від одного. Це призводить до використання синонімічних термінів для одних і тих самих процесів та до різних визначень для одного і того ж терміну. Однак, термінологія науки про інвазії у лісовій фітопатології поки що розроблена слабо. Низка термінів досі трактується неоднозначно (табл.).

Таблиця

## Терміни, які стосуються науки про інвазії

Терміни	Характеристики термінів
1	2
<b>Чужоземний / немісцевий / некорінний / екзотичний / іноземний (Alien / non-native / non-indigenous / exotic / foreign)</b>	Організм (вид, підвид або нижчий таксон), переміщений за межі свого природного ареалу, навмисно або ненавмисно з допомогою людини.
<b>Природний / аборигенний / корінний (Native / indigenous)</b>	Організм, який еволюціонував у певній місцевості або потрапив туди природним шляхом, без втручання людини.
<b>Ендемічний організм (Endemic)</b>	Організм, що трапляється природно лише в певному географічному регіоні. У контексті фітопатології, ендемічний вид може також стосуватися патогену (або наслідку захворювання), який характерний для певної популяції, середовища чи регіону (тобто він постійно встановлений).
<b>Криптогенний організм (Cryptogenic)</b>	Таксон вважається чужим, але без остаточних підтверджуючих доказів.
<b>Непроникність (Invasibility)</b>	Властивість спільноти, середовища існування чи екосистеми, що визначає її уразливість до вторгнення чужорідних організмів.
<b>Інвазійність (Invasiveness)</b>	Характеристики організму, наприклад, функціонування та способи відтворення, що визначають його здатність до вторгнення, тобто подолання бар'єрів для вторгнення.
<b>Інвазійний процес (Invasion process)</b>	Низка стадій (транспортування, впровадження, встановлення та поширення), через які організм повинен пройти, перш ніж його вважатимуть інвазійним.
<b>Інвазійний чужорідний вид (Invasive alien species (IAS))</b>	Самодостатня (натуралізована/створена) популяція виду, випадково або навмисно завезена внаслідок дії людини, на територію, що знаходиться за межами її природного географічного ареалу, або на територію, де вона відсутня. Незважаючи на те, що не всі визначення включають вплив, інші вказують, на те що IAS спричиняє або може спричинити соціально-культурну, економічну чи екологічну загрозу для навколишнього середовища або для здоров'я людини.
<b>Чужорідні види, що виникають (Emerging alien species)</b>	Організм, чий рівень захворюваності чи географічного поширення помітно зростає; може бути нещодавно інтродукований або нещодавно описаний вид. Причини виникнення можуть бути різними та складними, але загально визнано, що діяльність людини (наприклад, випадкова інтродукція, як наслідок змін під час модифікації користування землею) відіграє важливу роль (Seebens et al., 2018).
<b>Інфекційне захворювання, що виникає (Emerging Infectious Disease)</b>	Нова інфекційна хвороба – інфекційне захворювання, що з'являється у популяції вперше, або воно могло існувати раніше, але швидко зростає за частотою або географічним діапазоном <a href="https://apps.who.int/iris/handle/10665/204722">https://apps.who.int/iris/handle/10665/204722</a> ; Ogden et al., 2019).

1	2
<b>Інвазійний лісовий патоген (ІЛП) (Invasive forest pathogen (IFP))</b>	Патогенний мікроорганізм (вид, підвид, раса чи <i>forma specialis</i> ), інтродукований діями людини на територію за межами природного поширення/ареалу, де він поводить як збудник хвороб/патоген, спричиняючи ураження місцевих чи екзотичних лісових дерев і чагарників (Santini et al., 2013).
<b>Епідемологія (Epidemiology)</b>	Вивчення просторових і часових змін, що відбуваються під час епідемій, спричинених популяціями патогенних мікроорганізмів у популяціях господарів, під впливом навколишнього середовища, тобто історія про те, як розвивається хвороба в популяціях.
<b>Натуралізований (Naturalised)</b>	Самодостатня популяція навмисно або ненавмисно інтродукованих чужорідних видів, яка пристосувалась та успішно розмножується/розвивається в новому середовищі. Цей термін вживається як синонім.
<b>Переливання / переходження (Spill-over)</b>	Концепція, вперше запропонована для патогенів тварин для опису процесу передачі патогенів із популяції-резерву, що містить високе скупчення патогенів до нової популяції господаря, з якою вона контактувала (Daszak, Cunningham, & Hyatt, 2000). Поняття також було визначено як «перенесення різновидових захворювань без встановлення самостійної популяції на нового господаря» (Giraud, Gladieux, & Gavrilets, 2010).
<b>Повернення назад (Spill-back)</b>	Якщо чужорідний вид рослин є господарем для природного/місцевого патогена/паразита, популяція збудника/паразита нагромаджується на цьому господарі та «повертається назад» до свого місцевого/природного господаря (Daszak, Cunningham, & Hyatt, 2000).
<b>Стрибок з боку господаря (Host-jump)</b>	З еволюційного погляду, це визначається як «колонізація нового виду господаря, що веде до збільшення генетичного відділення від батьківської популяції до завершення видоутворення». В екологічному розумінні відноситься до патогена, що переходить від свого коеволюційного господаря до нового господаря, ситуації, що сприяє контакту між раніше відокремленими географічно видами господаря (наприклад, перехід від інтродукованого господаря до місцевого виду в новому середовищі, або коли місцевий мікроорганізм «перестрибує» на інтродукованого господаря). Це також може називатися «змінною господаря».
<b>Автостопа (Hitchhikers)</b>	У контексті лісової фітопатології цей термін стосується мікроорганізмів (включаючи патогенів), що транспортуються з безсимптомними рослинами. Хоча «автостоп» формально не визначений у літературі про інвазії, однак він був використаний для опису видів, які випадково чи ненавмисне поширюються/вносяться (Harrower, Scalera, Pagad, Schonrogge, & Roy, 2018). Це поширення виключає біологічний зв'язок з організмом, з яким вони транспортуються.

Потрібно наголосити, що існує три послідовних фази, які повинен подолати організм, щоб набути чи отримати статус «інвазійності», а саме:



- **«прибуття (arrival)»** – одно- чи багаторазове прибуття (проникнення) некорінних видів в одну або кілька точок входу в нову місцевість / середовище (Prospero, & Cleary, 2017);
- **«встановлення (establishment)»** – популяції, які прибули, починають розмножуватись та відтворюватись на новому місці, успішно долаючи бар'єри, які можуть спричинити вимирання на початкових етапах проникнення під впливом різних чинників (природно-кліматичних умов, навколишнього середовища, репродуктивної здатності, впливу антагоністів);
- **«розповсюдження / поширення (spread)»** – розширення ареалу навколо окупованої території та розповсюдження на нові ареали шляхом випадкового перенесення окремих індивідів людиною або спрямованого розсіювання популяції за межі їх географічного ареалу (Hui, & Richardson, 2017).

На поширення та вплив інвазійних патогенів після їх проникнення також впливають три важливі чинники, які уможливають їхнє успішне встановлення на локальних, регіональних та континентальних рівнях (Prospero, & Cleary, 2017). Серед них:

- **різноманіття рослин-господарів (host diversity)**, яке включає багатство видів рослин (щільність, склад), що створює ефект розсіювання впливу патогена на екосистему;

- **зв'язок із рослиною-господарем (host connectivity)** – значною мірою визначає вибір рослин-господарів, які можуть бути придатними для заселення і успішного розвитку;

- **сприйнятливість рослини-господаря (host susceptibility)** до інвазійного збудника, яка залежить від характеристик рослини (розміру, віку, морфології), випадкової присутності інших потенційно антагоністичних організмів, факторів середовища, місця, а також генетичних особливостей самої рослини-господаря.

Глибокий аналіз різноманітності рослин-господарів та їх уразливості до інвайдерів, що залежать від трьох згаданих вище чинників, покращить здатність прогнозувати поширення збудників інвазійних хвороб у широких масштабах та попередити потенційні негативні наслідки для екосистем (Prospero, & Cleary, 2017).

В Україні не існує законодавчої бази, яка б регулювала на державному рівні проникнення чужорідних інвазійних видів. Діє лише Закон України «Про карантин рослин» (від 14 січня 2020 р., № 440-IX) який визначає правові, організаційні та фінансово-економічні основи карантину рослин, повноваження органів державної влади, їх посадових осіб, права та обов'язки юридичних і фізичних осіб, спрямовані на запобігання занесенню та поширенню відсутніх на території України регульованих шкідливих організмів, і становить частину законодавства України щодо захисту життя та здоров'я рослин (<https://ips.ligazakon.net/document/view/t334800?an=917278>). Стаття 25 цього закону «Встановлення переліку регульованих шкідливих організмів» містить: карантинні організми, відсутні в Україні (список 1); карантинні організми, обмежено поширені в Україні (список 2) та регульовані некарантинні шкідливі організми. Перелік регульованих шкідливих організмів встановлюється на основі переліків шкідливих організмів, які занесені до списків A1 та A2 Європейської та Середземноморської організації захисту рослин EPPO та/або списків інших відповідних міжнародних організацій, якщо на основі оцінки фітосанітарного ризику встановлено високий рівень загрози занесення або поширення таких шкідливих організмів для рослин на території України. Деякі види патогенів і шкідників, наведені у цих списках, є інвазійними, однак немає згадки про таке поняття та розуміння їх інвазійності і загрози, яку вони можуть становити.

Управління шляхами інтродукції інвазійних видів, головним чином спрямоване на усунення або

зменшення розповсюдженого негативного впливу чужорідних видів і відображає загальноприйнятту думку, що запобігання та ранні дії є економічно вигіднішим, ніж управління інвайдерами після їх проникнення (Leung et al., 2002; Kaiser, & Burnett, 2010). Інформацію про шляхи впровадження все частіше включають до баз даних про чужорідні інвазійні види (IUCN ISSG Global Invasive Species Database, [www.issg.org/database](http://www.issg.org/database), CABI Invasive Species Compendium, [www.cabi.org/isc](http://www.cabi.org/isc) та European Alien Species Information Network EASIN (Katsanevakis et al., 2015) та кадастри країн (Kühn, & Klotz, 2003; García-Berthou et al., 2005; Nentwig, 2007; Minchin, Cook, & Clark, 2013; Roy et al., 2014). Це дає можливість проведення порівняльної оцінки ролі шляхів інтродукцій та поширення біологічних інвазій (Wilson, Dormontt, Prentis, Lowe, & Richardson, 2009; Bacon, Bacher, & Aebi, 2012; Bacon, Aebi, Calanca, & Bacher, 2014) та виявлення показників щодо основних тенденцій цих шляхів (Rabitsch et al., 2016). Така ситуація призвела до формування класифікації шляхів проникнення інвазійних патогенів і середовищ інвазій (Hulme et al., 2008). Нещодавно модифікований варіант цієї загальної класифікації був адаптований Конвенцією про біологічне різноманіття (CBD, 2014). Деякі шляхи інвазії патогенів дуже добре досліджені, особливо декоративне садівництво та лісове господарство (Mack, & Erneberg, 2002; Dehnen-Schmutz, Touza, Perrings, & Williamson, 2007a, 2007b; Hanspach, Kühn, Pyšek, Boos, & Klotz, 2008; Dawson, Burslem, & Hulme, 2009; Pyšek, Křivánek, & Jarošík, 2009; Essl, Dietmar, Dullinger, Mang, & Hulme, 2010; Smith, Allen, & Barney, 2015; Pergl et al., 2016a, 2016b).

Шляхи інтродукції інвазійних чужорідних видів та наслідки, спричинені їх проникненням наступні: 1) шляхи перенесення різноманітних або чисельних видів найчастіше призводять до встановлення та подальшого негативного впливу певної частини цих видів, ніж шляхи, якими інтродукується менша кількість видів чи особин (Essl et al., 2015); 2) деякі шляхи можуть призвести до інтродукції інвазійних видів в ареали з природоохоронним статусом, де вплив інвазії може бути особливо значним (Hulme, 2011; Osyczka, Mleczko, Karasiński, & Chlebecki, 2012; Anderson, Rocliffe, Haddaway, & Dunn, 2015); 3) деякі шляхи можуть інтродукувати більше шкідливих видів, ніж інші, зокрема, коли інвазійні патогени вводяться як контамінатори зі своїми рослинами-господарями (Roy et al., 2017).

Визначення шляхів інтродукції та встановлення їх зв'язку із наслідками від проникнення адвентивних патогенів, допомогло б запобігти появі нових виникаючих інвазій із високим ризиком. Проте шляхи та впливи до цього часу проаналізовані лише для кількох таксономічних груп (Liebhold, Brockerhoff, Garrett, Parke, & Britton, 2012). Таксоми, завезені кількома шляхами в різні регіони та середовища існування, мають більшу можливість натуралізуватися із високою ймовірністю нанесення

певного впливу, ніж ті, що прибувають лише одним шляхом (Küster, Kühn, Bruelheide, & Klotz, 2008).

Нові інфекційні хвороби вимагають розроблення нових ефективних заходів щодо захисту рослин як на місцевому, так і на глобальному рівнях. Впродовж останніх 100 років природні бар'єри, такі як океани та гори, що завжди обмежували поширення біоти у світі, тепер не становлять перешкоди. Людська діяльність (особливо, міжнародні подорожі і торгівля) призвела до того, що чужорідні види на сьогодні завойовують нові континенти зі зростаючими темпами, призводять до значних порушень у лісових екосистемах та серйозних соціально-економічних наслідків (Liebhold, Macdonald, Bergdahl, & Mastro, 1995). Така експансія видів, акселерована людиною, становить реальну загрозу для біорізноманіття (Aukema et al., 2011).

Інтродукція хвороб, спричинених інвазійними лісовими патогенами, може мати згубний вплив на функціонування екосистем, включаючи отримання лісової сировини (наприклад, деревини) та виконання естетичних функцій лісостанами у рекреаційних зонах (Santini et al., 2013; Lovett et al., 2016). Вторгнення інвазійних лісових патогенів відбувається переважно через торгівлю живими рослинами, з пакувальними матеріалами під час транспортування товарів та внаслідок рекреаційної діяльності людини (Santini et al., 2013; Jung et al., 2017; Lovett et al., 2016). Переважна більшість інтродукцій лісових інвазійних видів є ненавмисними, наприклад, морфологічними структурами патогенів (спори, міцелій) які є прихованими під час імпорту рослинного матеріалу (Liebhold et al., 2012).

Транспорт/імпорт рослин для вирощування (живцями, саджанцями, дорослими рослинами для декоративного озеленення) як один із найпоширеніших шляхів проникнення інвазійних лісових видів, сприяє інтродукції чужорідного біорізноманіття. Підготовлені партії рослин з країни походження надходять до ЄС впродовж одного року, і проходять кілька етапів (інспекція, ре-експорт, розсадник, розподіл між роздрібним продавцем тощо), що, своєю чергою, уможливує перенесення інвайдера на рослини-господарі в межах Європи. Такий шлях поширення інвазійних видів ґрунтується на консигнації та моделює кожну партію товару окремо. Перехід від одного вузла до іншого моделюється як стохастичний. Залежно від імпортованого інвазійного організму, під загрозою перебувають не лише декоративні рослини, але й і природна рослинність (лісопарки та лісові насадження навколо міст), однак оцінити ризик перенесення інвазій до видів-господарів, які часто висаджують у міських районах та парках, надзвичайно складно.

Варто зазначити також, що поєднання зміни клімату та збільшення глобальної торгівлі представляють більший ризик спричинення захворювань рослин, ніж кожен з цих двох процесів ізольовано, а тенденція до використання місцевої продукції та висаджування місцево вирощених рослин і дерев може допомогти запобігти появі нових фітопатосистем.

Саме по собі потепління клімату може призвести до порівняно незначних проблем зі здоров'ям рослин, ніж це буде в поєднанні з вирощуванням імпортованого садивного матеріалу та створенням плантацій екзотичних дерев (Wingfield et al., 2008; Roux, & Wingfield, 2011; Moricca, & Ragazzi, 2009).

С.М. Brasier (2008) особливо загострює увагу на тому, що: 1) багато із інтродукованих організмів, які становлять загрозу, були невідомі науці раніше; 2) зростає ризик швидкого розвитку нових хвороб рослин через гібридизацію; 3) небезпеку посилює політика «відкритих кордонів» згідно протоколу про біозахист рослин у межах Європи. Торгівля рослинами на сьогодні є величезним бізнесом в Європі та Північній Америці, тому ризик подальшого вторгнення інвазійних патогенів залишається дуже високим навіть у регіонах, які зазнали багатьох інтродукцій у минулому (Ghelardini et al., 2017).

Зміна клімату може змінити функціонування екосистеми, вплинути на багатство та чисельність видів і посилити здатність патогенних мікроорганізмів до інфікування та стимулювати їх поширення і розповсюдження, а також ослабити рослини-господарі, тобто зробити їх уразливішими до інфікування, що в кінцевому підсумку сприятиме встановленню нових інвазійних чужорідних рослин, тварин і патогенів на нових територіях (Schermer, & Coakley, 2003; Theoharides, & Dukes, 2007; Eastburn, McElrone, & Bilgin, 2011). За даними Early et al. (2016) безперервні кліматичні зміни, які очікуються найближчим часом, посилять загрозу інвазій у східно-північній Америці, північній Європі, північній Австралії, центральній та південній Азії.

До кінця Першої світової війни головним шляхом появи нових лісових хвороб в Європі було транспортне перевезення між європейськими країнами. Згодом Європа стала першим ринком збуту продуктів з США, а Північна Америка, як наслідок – основним джерелом інтродукції нових лісових збудників до Європи (Santini et al., 2013). Вслід за зростанням товарообігу та комерційних обмінів з Америкою, помірні регіони північної Америки також виявились головним джерелом чужорідних патогенів для Китаю (Xu et al., 2006a).

Кількість інтродукцій інвазійних лісових патогенів стрімко зросла після Другої світової війни, коли стандартизована контейнеризація зробила революцію в міжнародній торгівлі, різко зменшуючи транспортні витрати та скорочуючи час доставки. З середини 1950-х років, коли перші комерційно успішні контейнерні судна перевезли кілька десятків контейнерів між американськими пунктами призначення, кількість контейнерів, які може перевезти один корабель, збільшилась до понад 19000 одиниць, які на сьогоднішній день транспортуються китайськими транспортними контейнерними лініями Globe (Ghelardini et al., 2017). Швидке транспортування і скорочення термінів доставки збільшили термін виживання морфологічних структур патогенних збудників і, своєю чергою, збільшили їхні шанси на успішне встановлення в новому середовищі (Hulme, 2009).

До трьох найвідоміших чужорідних збудників хвороб лісових видів дерев Європи, які були інтродуковані в Європу американською армією під час Другої світової війни, належать: збудник раку кипариса *Seiridium cardinale* (Wagner) Sutton & Gibson; збудник плямистого раку платана *Ceratocystis platani* (Walter) Engelbrecht & Harrington; збудник кореневої гнилі *Heterobasidion irregulare* Garbelotto & Orosina. Падіння Залізної завіси відкрило двері для подальшої глобалізації, залишаючи світ без суворих кордонів і без захисту від міграцій інвазійних видів. З 1990-х років Азія стала лідером інвазій грибних патогенів для Європи, головним чином завдяки дешевій робочій силі та найпотужнішому виробництву рослин для вирощування та озеленення (рис. 1). Гібриди між інтродукованими видами були вперше зареєстровані в 1990-х роках.

На сьогодні Європа є континентом з найбільшою кількістю інвазійних лісових збудників (рис. 2).

Серед інвазійних лісових патогенів Європи, 27% є європейськими видами, які раніше були поширені обмежено в невеликих районах континенту; 22% – «прибульці» з помірною клімату Півночі Америки та 14% – з Азії. Походження 25% патогенів є невідомим. Африка, тропічна частина Північної Америки та Австралія були незначними джерелами інфекційних збудників для Європи, але їхнє значення зросло, особливо впродовж останніх 30 років (рис. 3).

A. Santini et al. (2013) за період з 1800 по 2010 рр. детально проаналізували 123 чужорідні види, які спричиняють хвороби дерев і чагарників в Європі. Встановлено, що 42% серед них належать до інвазійних, 28% – європейського походження, 26% – криптогенні види (походження яких невідоме) та 4% – гібриди. В середньому кожен інвазійний збудник спостережено у п'яти країнах, але із значними відмінностями між видами. Тридцять сім видів спостерігали лише в одній країні, тоді як чотири види (*Erysiphe alphitoides* s.l., *Mycosphaerella*

*pini*, *Rhabdocline pseudotsugae* та *Phytophthora cambivora*) у більш ніж 15 країнах.

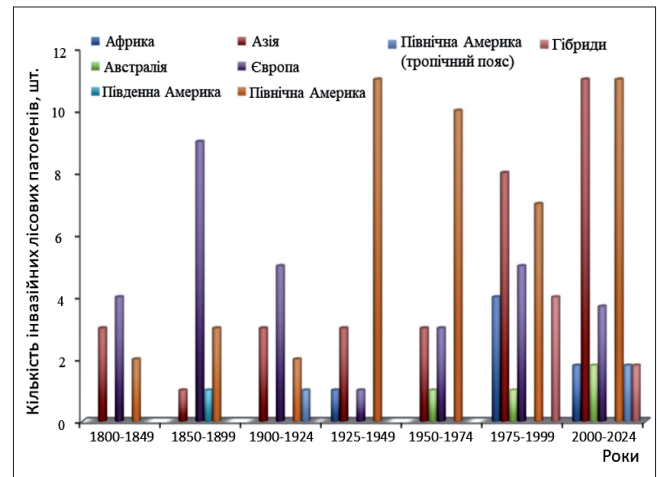


Рис. 1. Згруповане за часом інтродукції до Європи походження збудників хвороб лісових насаджень, (Ghelardini et al., 2017, оновлено за Santini et al., 2013)

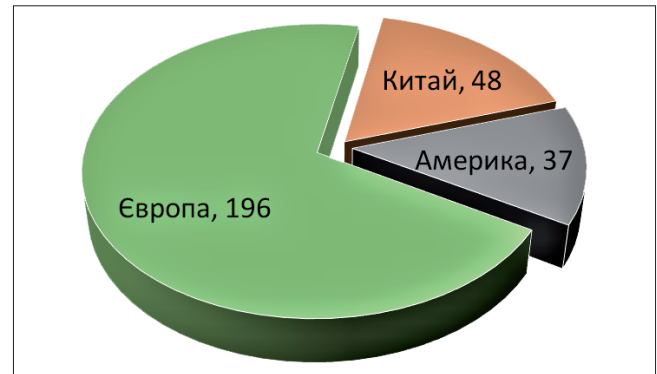


Рис. 2. Кількість видів інвазійних збудників хвороб лісових насаджень (дані з Ghelardini et al., 2017, модифіковані та оновлені за Xu et al., 2012; Liebhold et al., 2012; Santini et al., 2013).

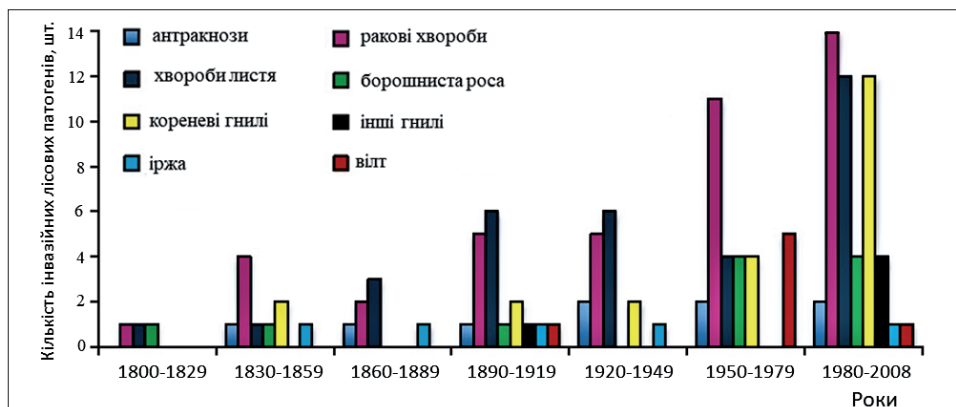


Рис. 3. Хвороби, спричинені інвазійними лісовими патогенами, згруповані за часом інтродукції до Європи (за даними Santini et al., 2103)

Загалом, 31% аналізованих інвазійних лісових патогенів, інтродукованих до Європи спричиняють ракові захворювання дерев і чагарників, 25% є збудниками хвороб листя, 24% з них спричиняють кореневі і стовбурові гнилі (див. рис. 1.3). Хвороби лис-

тя були найбільш поширеними в Європі до 1920 р., після цього зросла кількість інвазійних збудників ракових захворювань, а впродовж останніх 30 років значно зросла чисельність інвазій, спричинених збудниками корневих і стовбурових гнилей.



Багато нових інвазійних збудників хвороб лісів мають значний вплив на здоров'я дерев у напівприродних екосистемах, спричиняючи екологічні та/або економічні проблеми у різних регіонах світу (Liebhold et al., 1995; Rizzo, 2005; Crowl, Crist, Parmenter, Belovsky, & Lugo, 2008; Loo, 2009; Hunter, Crous, Carnegie, Burgess, & Wingfield, 2011; Lilja et al., 2011; Parry, & Teale, 2011). Нижче наведено перелік основних небезпечних інвазійних лісових патогенів для країн Європи, які також є потенційно небезпечними і для лісів України:

- *Cronartium ribicola* J.C. Fisch. на різних видах сосен (*Pinus* spp.) у північній Америці та Європі (Geils, Hummer, & Hunt, 2010);

- *Cryphonectria parasitica* (Murrill) M.E. Barr на каштанах (*Castanea* spp.) – у північній Америці та Європі (Hansen, 1999; Dutch, Fabreguettes, Capdevielle, & Robin, 2010; Prospero, & Rigling, 2012);

- *Discula destructiva* Redlin на кизилі квітучому (*Cornus florida* L.) – у лісових масивах східних регіонів США (Holzmuller, Jose, & Jenkins, 2010);

- *Gibberella circinata* Nirenberg & O'Donnell ex Britz, T.A. Cout., M.J. Wingf. & Marasas (анаморфа: *Fusarium circinatum* Nirenberg & O'Donnell), збудник раку сосни – повсюди (Garbelotto, 2008; Ganley, Watt, Manning, & Iturrutxa, 2009);

- північноамериканська коренева губка *Heterobasidion irregulare* (Underw.) Garbel. & Otrosina, збудник кореневої гнилі сосни італійської (*Pinus pinea* L.) – у центральній Італії (Gonthier, Nicolotti, Linzer, Guglielmo, & Garbelotto, 2007; Gonthier, & Garbelotto, 2011);

- *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya (*Hymenoscyphus pseudoalbidus* V. Queloz, C.R. Grunig, R. Berndt, T. Kowalski, T.N. Sieber & O. Holdenriede; анаморфа: *Chalara fraxinea* T. Kowalski), збудник відмирання ясеня звичайного (*Fraxinus excelsior* L.) – в Європі (Kowalski, 2006; Queloz et al., 2011);

- *Mycosphaerella pini* Rostr. ex Munk (анаморф: *Dothistroma septosporum* (Dorog.) M. Morelet) на плантаціях сосни променистої (*P. radiata* D. Don) (Chungu, Muimba-Kankolongo, Wingfield, & Roux, 2010);

- *Neonectria* spp., спричиняє відмирання бука в Новій Англії (США) разом із буковим червцем *Cryptococcus fagisuga* Lindinger (Lovett, Canham, Arthur, Weathers, & Fitzhugh, 2006);

- *Ophiostoma* spp., збудник голландської хвороби в'язів (Brasier, 2001);

- *Phytophthora cinnamomi* Rands, у соснових лісах західної Австралії (Cahill, Rookes, Wilson, Gibson, L., & McDougall, 2008);

- *Phytophthora lateralis* Tucker & Milbrath на кипарисовику Лавсона (*Chamaecyparis lawsoniana* (A. Murray bis) Parl.) в Орегоні (США) (Jules, Kauffman, Ritts, & Carroll, 2002);

- *Phytophthora pinifolia* Alv. Duran, Gryzenh. & M.J. Wingf. на променистій сосні в Чилі (Duran et al., 2008);

- *Phytophthora ramorum* Werres, De Cock & Man in't Veld у лісах та міських насадженнях на західному узбережжі США та в лісових масивах, історичних садах, та насадженнях дерев у Великобританії (Garbelotto, 2008; Brasier, & Webber, 2010);

- *Raffaelea quercivora* Kubono & Shin. Ito збудник японського в'янення рослин з родини Fagaceae в Японії (Kubono, & Ito, 2002; Torii, Matsuda, Murata, & Ito, 2011).

Перша згадка про інвазійні види в Україні датується 1929 р., тоді голландська хвороба в'язових (збудник *Ophiostoma ulmi*) була зафіксована на території Голованецького лісництва (Поділля) (Цилорик, Шевченко, 2008). Перші повідомлення про відмирання ясеня в східній частині України з'явилися у 2010 р. (Davydenko, Vasaitis, Stenlid, & Menkis, 2013). За допомогою молекулярної ідентифікації грибних спільнот пагонів і черешків ясеня та виділення культур грибів, інвазійний вид *Hymenoscyphus pseudoalbidus* (на сьогодні *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya (анаморфа *Chalara fraxinea*) був ізольований на шести ділянках у трьох регіонах сходу України. На дев'яти моніторингових площах впродовж 2010-2012 рр. виявлено відмирання крони ясеня на 20-80% (Davydenko et al., 2013). У цей час також було задокументовано появу інвазійного збудника відмирання ясеня у різних частинах західного регіону України, а також здійснено низку мікологічних і генетичних досліджень, які продемонстрували високий рівень агресивності збудника в різних тканинах пагонів ясеня протягом цілого року (Мацях, Крамарець, 2014; Matsiakh, Solheim, Nagy, Nietala, & Kramaret, 2016; Matsiakh, Solheim, Nietala, Nagy, & Kramarets, 2017). Інвазійні патогени, які спричиняють догістромоз хвої (*Dothistroma septosporum* (Dorogin) M. Morelet, *D. pini* Hulbary) були виявлені на ураженій хвої декоративних видів сосен в одному із комерційних розсадників поблизу Львова (Matsiakh et al., 2018). Збудники фітофторозів деревних рослин у лісах і розсадниках та інші інвазійні види декоративних рослин також описані на території України (Крамарець, Мацях, Ошако, 2011; Мацях, 2015; Jung et al., 2017; Мацях, Крамарець, 2020).

**Висновки.** З початку XXI ст. значно збільшилась увага дослідників до інвазій неаборигенних організмів, які становлять значну загрозу для біорізноманіття, лісових, зелених і сільськогосподарських екосистем. На сьогодні загрози інвазійних видів вважаються однією із найбільших екологічних проблем сучасності, яка особливо гостро проявляється у процесі світової глобалізації та зміни клімату.

Оскільки деревні рослини живуть порівняно довго і зазнають впливу дії збудників хвороб впродовж усього свого життя, встановлюючи складну взаємодію як корисних, так і шкідливих мікроорганізмів, необхідно зосереджуватися на вивченні фітопатосистем дерев із застосуванням системно-

го підходу, зокрема щодо ролі інвазійних збудників хвороб лісів.

На сьогодні в епоху глобалізації, відчутних змін клімату та зростання впливу людини на довкілля відбувається беззаперечний суттєвий вплив на стійкість лісових екосистем у всьому світі. Наслідки лісових порушень (лісові пожежі, посухи, шторми, спалахи шкідників та збудників хвороб) будуть постійно змінюватися, посилюючи вразливість дерев і чагарників до впливу чужорідних патогенів. Зростання комплексних захворювань та відмирання дерев унаслідок глобальної зміни клімату є основною проблемою, з якою зіштовхуються лісові фітопатологи.

В Україні процеси інвазії адвентивних збудників хвороб лісів ще не достатньо вивчені та узагальнені. Кількість досліджень щодо інвазійних патогенних мікроорганізмів та аналізу їхньої потенційної небезпеки для лісових екосистем є недостатньою. Несвоєчасне виявлення та відсутність адекватного реагування може стати причиною незворотних порушень природних, напівприродних та, особливо, штучно створених лісових насаджень. Недостатньо опрацьована та не закріплена законодавчо наукова термінологія про інвазії чужорідних видів залишає лісову науку в Україні від'єднаною від світових пріоритетних напрямів досліджень. У час глобалізації, збільшення обсягу міжнародної торгівлі рослинами, повинна бути створена нова платформа з новими можливостями для співпраці між країнами та між континентами.

### Список літератури

- Крамарець В., Мацях І., Ошако Т. (2011). Патогени роду *Phytophthora* – потенційна загроза для лісової рослинності України. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, 9, 137-142. [Kramarets, V.O., Matsiakh, I.P. & Oszako, T. (2011). Patogens of the *Phytophthora* genus as potential threats to forest plants in Ukraine] 9, 137-142. Retrieved from <http://fasu.nltu.edu.ua/index.php/nplanu/article/view/384/300>] (in Ukrainian)
- Мацях І. (2015). Перше повідомлення про *Calonectria pseudonaviculata* (Nectriaceae, Hypocreales) на території України. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*, 6 (13.1), 171-183. [Matsiakh, I. (2015). The first report of *Calonectria pseudonaviculata* finding (Nectriaceae, Hypocreales) in Ukraine. *Scientific Principles of Biodiversity Conservation*, 6(13.1), 171-183 Retrieved from <http://www.ecoinst.org.ua/html/201513pdf/rs9.pdf>] (in Ukrainian)
- Мацях І., Крамарець В. (2014). Всихання ясен звичайного (*Fraxinus excelsior* L.) на заході України. *Науковий вісник Національного лісотехнічного університету України*, 24(7), 67-74. [Matsiakh, I., & Kramarets, V. (2014). Declining of Common Ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Western Ukraine. *Scientific Bulletin of National Forestry University of Ukraine*, 24(7), 67-74. Retrieved from [https://nv.nltu.edu.ua/Archive/2014/24\\_7/12.pdf](https://nv.nltu.edu.ua/Archive/2014/24_7/12.pdf)] (in Ukrainian)
- Мацях І., Крамарець В. (2020). Інвазії комах-філофагів на територію України. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, 20, 11-25 [Matsiakh, I., & Kramarets, V. (2020). Invasive phyllophagous insects in Ukraine. *Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine*, 20, 11-25 <https://doi.org/10.15421/412001>] (in Ukrainian)
- Циліурік А.В., Шевченко С.В. *Лісова фітопатологія*. Київ, КВІЦ. [Tsyliuryk, A.V., & Shevchenko, S.V. (2008). *Forest phytopathology*. Kyiv, KVIC. ISBN 978-966-2003-26-0] (in Ukrainian)
- Anderson, P.K., Cunningham, A.A., Patel, N.G., Morales, F.J., Epstein, P.R., & Daszak, P. (2004). Emerging infectious diseases of plants: pathogen pollution, climate change and agrotechnology drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 535-544. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.07.021>
- Anderson, L.G., Rocliffe, S., Haddaway, N.R., & Dunn, A.M. (2015). The role of tourism and recreation in the spread of non-native species: a systematic review and meta-analysis. *PLoS ONE*, 10: e0140833. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140833>
- Aukema, J.E., Leung, B., Kovacs, K., Chivers, C., Britton, K.O., Englin, J., ... Von Holle, B. (2011). Economic impacts of nonnative forest insects in the United States. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024587>
- Bacon, S.J., Aebi, A., Calanca, P., & Bacher, S. (2014). Quarantine arthropod invasions in Europe: the role of climate, hosts and propagule pressure. *Diversity and Distributions*, 20, 84-94. <https://doi.org/10.1111/ddi.12149>
- Bacon, S.J., Bacher, S., & Aebi, A. (2012). Gaps in border controls are related to quarantine alien insect invasions in Europe. *PLoS ONE* 7: e47689. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047689>
- Bandyopadhyay, R., & Frederiksen, R.A. (1999). Contemporary Global Movement of Emerging Plant Diseases. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 894, 28-36. [http://oar.icrisat.org/1802/1/AnnNewYorkAcadSci894\\_28-36\\_1999.pdf](http://oar.icrisat.org/1802/1/AnnNewYorkAcadSci894_28-36_1999.pdf)
- Brasier, C.M. (2001). Rapid evolution of introduced plant pathogens via interspecific hybridization. *BioScience*, 51, 123-133. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0123:REOIPP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0123:REOIPP]2.0.CO;2)
- Brasier, C.M. (2008). The biosecurity threat to the UK and global environment from international trade in plants. *Plant Pathology*, 57, 792-808. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2008.01886.x>
- Brasier, C.M., & Buck, K.W. (2001). Rapid evolutionary changes in a globally invading fungal pathogen (Dutch elm disease). *Biological Invasions*, 3, 223-233. <https://doi.org/10.1023/A:1015248819864>
- Brasier, C., & Webber, J. (2010). Sudden larch death. *Nature*, 466, 824-825. <https://doi.org/10.1038/466824a>
- Cahill, D.M., Rookes, J.E., Wilson, B.A., Gibson, L., & McDougall, K.L. (2008). *Phytophthora cinnamomi* and Australia's biodiversity: impacts, predictions and progress towards control. *Australian Jour-*

- nal of Botany*, 56, 279–310. <https://doi.org/10.1071/BT07159>
- CBD (2014). Pathways of introduction of invasive species, their prioritization and management; UNEP/CBD/SBSTTA/18/9/Add.1. Retrieved from <https://www.cbd.int/doc/meetings/sbstta/sbstta-18/official/sbstta-18-09-add1-en.pdf>
- Chungu, D., Muimba-Kankolongo, A., Wingfield, M. J., & Roux, J. (2010). Plantation forestry diseases in Zambia: contributing factors and management options. *Annals of Forest Science*, 67, 802. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-00883623/document>
- Cobb, R. C., Filipe, J. A., Meentemeyer, R. K., Gilligan, C. A., & Rizzo D. M. (2012). Ecosystem transformation by emerging infectious disease: loss of large tanoak from California forests. *Journal of Ecology*, 100, 712–722. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01960.x>
- Crowl, T. A., Crist, T. O., Parmenter, R. R., Belovsky, G., & Lugo, A. E. (2008). The spread of invasive species and infectious disease as drivers of ecosystem change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6, 238–246. <https://doi.org/10.1890/070151>
- Daszak, P., Cunningham, A. A., & Hyatt, A. D. (2000). Emerging infectious diseases of wildlife—threats to biodiversity and human health. *Science*, 287, 443–449. <https://doi.org/10.1126/science.287.5452.443>
- Dawson, W., Burslem, D. F. R. P., & Hulme, P. E. (2009). Factors explaining alien plant invasion success in a tropical ecosystem differ at each stage of invasion. *Journal of Ecology*, 97, 657–665. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01519.x>
- Davydenko, K., Vasaitis, R., Stenlid, J., & Menkis, A. (2013). Fungi in foliage and shoots of *Fraxinus excelsior* in eastern Ukraine: a first report on *Hymenoscyphus pseudoalbidus*. *For. Path.*, 43, 462–467. <https://doi.org/10.1111/efp.12055>
- Dehnen-Schmutz, K., Touza, J., Perrings, C., & Williamson, M. (2007a). The horticultural trade and ornamental plant invasions in Britain. *Conservation Biology*, 21, 224–231. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00538.x>
- Dehnen-Schmutz, K., Touza, J., Perrings, C., & Williamson, M. (2007b). A century of the ornamental plant trade and its impact on invasion success. *Diversity and Distributions*, 13, 527–534. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00359.x>
- Desprez-Loustau, M. L. (2009). Alien fungi of Europe. In *Handbook of Alien Species in Europe*, ed. Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe (DAISIE), 15. Dordrecht: Springer
- Desprez-Loustau, M. L., Marçais, B., Nageleisen, L. M., Piou, D., & Vannini, A. (2006). Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. *Annals of Forest Science*, 63, 597–612. <https://doi.org/10.1051/forest:2006040>
- Desprez-Loustau, M. L., Robin, C., Buée, M., Courteuisse, R., Garbaye, J., Suffert, F., Sache I., & Rizzo D. M. (2007). The fungal dimension of biological invasions. *Trends Ecol Evol*, 22, 472. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.04.005>
- Duran A., Gryzenhout M., Slippers B., Ahumada R., Rotella A., Flores F., ... Wingfield, M. J. (2008). *Phytophthora pinifolia* sp. nov. associated with a serious needle disease of *Pinus radiata* in Chile. *Plant Pathology*, 57, 715–727. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2008.01893.x>
- Dutech, C., Fabreguettes, O., Capdevielle, X., & Robin, C. (2010). Multiple introductions of divergent genetic lineages in an invasive fungal pathogen, *Cryphonectria parasitica*, in France. *Heredity*, 105, 220–228. Retrieved from <https://www.nature.com/articles/hdy2009164.pdf?origin=ppub>
- Early, R., Bradley, B. A., Dukes, J. S., Lawler, J. J., Olden, J. D., Blumenthal, D. M., ... Tatem, A. J. (2016). Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. *Nat Commun*. Retrieved from <https://www.nature.com/articles/ncomms12485>
- Eastburn, D. M., McElrone, A. J., & Bilgin, D. D. (2011). Influence of atmospheric and climatic change on plant-pathogen interactions. *Plant Pathology*, 60(1), 54–69. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2010.02402.x>
- Essl, F., Bacher, S., Blackburn, T. M., Booy, O., Brundu, G., Brunel, S., ... Jeschke, J. M. (2015). Crossing frontiers in tackling pathways of biological invasions. *BioScience*, 65, 769–782. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv082>
- Essl, F., Dietmar, M., Dullinger, S., Mang, T., & Hulme, P. E. (2010). Selection for commercial forestry determines global patterns of alien conifer invasions. *Diversity and Distributions*, 16, 911–921. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00705.x>
- European Union (2019). Commission Implementing Regulation (EU) 2019/1262 of 25 July 2019 amending Implementing Regulation (EU) 2016/1141 to update the list of invasive alien species of Union concern. Retrieved from [https://ec.europa.eu/environment/nature/invasivealien/docs/R\\_2016\\_1141\\_Union-list-2019-consolidation.pdf](https://ec.europa.eu/environment/nature/invasivealien/docs/R_2016_1141_Union-list-2019-consolidation.pdf)
- Fernandez-Winzer, L., Cuddy, W., Pegg, G. S., Carnegie, A. J., Manea, A., & Leishman, M. R. (2020). Plant architecture, growth and biomass allocation effects of the invasive pathogen myrtle rust (*Austropuccinia psidii*) on Australian Myrtaceae species after fire. *Austral Ecology*, 45, 177–186. <https://doi.org/10.1111/aec.12845>
- Fisher, M. C., Henk, D. A., Briggs, C. J., Brownstein, J. S., Madoff, L. C., McCraw, S. L., Gurr, S. J. (2012). Emerging fungal threats to animal, plant and ecosystem health. *Nature*, 484, 186–194. <https://doi.org/10.1038/nature10947>
- Ganley, R. J., Watt, M. S., Manning, L., & Iturrutxa, E. (2009). A global climatic risk assessment of pitch canker disease. *Canadian Journal of Forest Research*, 39, 2246–2256. <https://doi.org/10.1139/X09-131>

- Garbelotto, M. (2008). Molecular analysis to study invasions by forest pathogens: examples from Mediterranean ecosystems. *Phytopathologia Mediterranea*, 47, 183–203. Retrieved from <https://nature.berkeley.edu/garbelotto/downloads/garbelotto2008phytomed.pdf>
- García-Berthou, E., Alcaraz, C., Pou-Rovira, Q., Zamora, L., Coenders, G., & Feo, C. (2005). Introduction pathways and establishment rates of invasive aquatic species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 453–463. <https://doi.org/10.1139/f05-017>
- Geils, B. W., Hummer, K. E., & Hunt, R. S. (2010). White pines, Ribes, and blister rust: a review and synthesis. *Forest Pathology*, 40, 147–185. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2010.00654.x>
- Ghelardini, L., Luchi, N., Pecori, F., Pepori, A. L., Danti, R., Della Rocca, G., ... Santini, A. (2017). Ecology of invasive forest pathogens. *Biological Invasions*, 19, 3183–3200. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1487-0>
- Giraud, T., Gladioux, P., & Gavrillets, S. (2010). Linking the emergence of fungal plant diseases with ecological speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 387–395. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.03.006>
- Gonthier, P., Garbelotto, M. (2011). Amplified fragment length polymorphism and sequence analyses reveal massive gene introgression from the European fungal pathogen *Heterobasidion annosum* into its introduced congener *H. irregulare*. *Molecular Ecology*, 20, 2756–2770. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05121.x>
- Gonthier, P., Nicolotti, G., Linzer, R., Guglielmo, F., & Garbelotto, M. (2007). Invasion of European pine stands by a North American forest pathogen and its hybridization with a native interfertile taxon. *Molecular Ecology*, 16, 1389–1400. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03250.x>
- Hansen, E. M. (1999). Disease and diversity in forest ecosystems. *Australasian Plant Pathology*, 28, 313–319.
- Hanspach, J., Kühn, I., Pyšek, P., Boos, E., & Klotz, S. (2008). Correlates of naturalization and occupancy of introduced ornamentals in Germany. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 10, 241–250. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2008.05.001>
- Harrower, C. A., Scalera, R., Pagad, S., Schonrogge, K., & Roy, H. E. (2018). Guidance for interpretation of CBD categories on introduction pathways. *Technical note prepared by IUCN for the European Commission*. CEH Project no. C06225, 1–100
- Holzmüller, E. I., Jose, S., & Jenkins, M. A. (2010). Ecological consequences of an exotic fungal disease in eastern U.S. hardwood forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 1347–1353. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.01.014>
- Hui, C., & Richardson, D. M. (2017). Invasion dynamics. *Oxford University Press (Oxford)*, 1–322. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198745334.001.0001>
- Hulme, P. E. (2011). Addressing the threat to biodiversity from botanic gardens. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 168–74. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.005>
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46, 10–18. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2664.2008.01600.X>
- Hulme, P. E., Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kuhn, I., Minchin, D., ... Vilà, M. (2008). Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology*, 45, 403–414. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01442.x>
- Hunter, G. C., Crous, P. W., Carnegie, A. J., Burgess, T. I., & Wingfield, M. J. (2011). Mycosphaerella and Teratosphaeria diseases of Eucalyptus; easily confused and with serious consequences. *Fungal Diversity*, 50, 145–166. [https://researchrepository.murdoch.edu.au/id/eprint/6019/1/mycosphaerella\\_and\\_teratosphaeria.pdf](https://researchrepository.murdoch.edu.au/id/eprint/6019/1/mycosphaerella_and_teratosphaeria.pdf)
- Jules, E. S., Kauffman, M. J., Ritts, W. D., & Carroll, A. L. (2002). Spread of an invasive pathogen over a variable landscape: a nonnative root rot on Port Orford cedar. *Ecology*, 83, 3167–3181. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[3167:SOAIP O\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[3167:SOAIP O]2.0.CO;2)
- Jung, T., Chang, T. T., Bakonyi, J., Seress, D., Pérez-Sierra, A., Yang, X., ... Horta Jung M. (2017). Diversity of *Phytophthora* species in natural ecosystems of Taiwan and association with disease symptoms. *Plant Pathology*, 66, 194–211. <https://doi.org/10.1111/ppa.12564>
- Kaiser, B. A., & Burnett, K. M. (2010). Spatial economic analysis of early detection and rapid response strategies for an invasive species. *Resource and Energy Economics*, 32, 566–585. <https://doi.org/10.1016/j.reseneeco.2010.04.007>
- Katsanevakis, S., Deriu, I., D'Amico, F., Nuñez, A. L., Pelaez Sanchez, S., Crocetta, F., ... Cardoso, A. C. (2015). European Alien Species Information Network (EASIN): supporting European policies and scientific research. *Management of Biological Invasions*, 6, 147–157. <http://dx.doi.org/10.3391/mbi.2015.6.2.01>
- Kowalski, T. (2006). *Chalara fraxinea* sp. nov. associated with dieback of ash (*Fraxinus excelsior*) in Poland. *Forest Pathology*, 36(4), 264–270. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2006.00453.x>
- Kubono, T., & Ito, S. (2002). *Raffaelea quercivora* sp. nov. associated with mass mortality of Japanese oak, and the ambrosia beetle (*Platypus quercivorus*). *Mycoscience*, 43, 255–260. <https://doi.org/10.1007/S102670200037>
- Kühn, I., & Klotz, S. (2003). The alien flora of Germany – basics from a new German database. In: Child L. E., Brock J. H., Brundu G., Prach K., Pyšek P., Wade P. M., Williamson M. (Eds) *Plant invasions: ecological threats and management solutions* (pp. 89–100). Backhuys, Leiden

- Küster, E.C., Kühn, I., Bruelheide, H., & Klotz, S. (2008). Trait interactions help explain plant invasion success in the German flora. *Journal of Ecology*, 96, 860-868. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01406.x>
- Leung, B., Lodge, D.M., Finnoff, D., Shogren, J.F., Lewis, M., Lamberti, G. (2002). An ounce of prevention or a pound of cure: bioeconomic risk analysis of invasive species. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 269, 2407-2413. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2179>
- Liebholt, A., Brockerhoff, E., Garrett, L., Parke, J., & Britton, K. (2012). Live plant imports: the major pathway for the forest insect and pathogen invasions of the US. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10, 135-143. <https://doi.org/10.1890/110198>
- Liebholt, A.M., Macdonald, W.L., Bergdahl, D., & Mastro, V.C. (1995). Invasion by exotic forest pests: a threat to forest ecosystems. *Forest Science Monographs*, 30, 1-49. <https://doi.org/10.1093/forest-science/41.s1.a0001>
- Lilja, A., Rytkoenen, A., Hantula, J., Muller, M., Parikka, P., & Kurkela, T. (2011). Introduced pathogens found on ornamentals, strawberry and trees in Finland over the past 20 years. *Agricultural and Food Science*, 20, 74-85. <https://doi.org/10.2137/145960611795163051>
- Loo, J. (2009). Ecological impacts of non-indigenous invasive fungi as forest pathogens. *Biological Invasions*, 11, 81-96. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9321-3>
- Lovett, G.M., Canham, C.D., Arthur, M.A., Weathers, K.C., & Fitzhugh, R.D. (2006). Forest ecosystem responses to exotic pests and pathogens in Eastern North America. *BioScience*, 56, 395-405. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)056\[0395:FERTEP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)056[0395:FERTEP]2.0.CO;2)
- Lovett, G.M., Weiss, M., Liebhold, A.M., Holmes, T.P., Leung, B., Lambert, K.F., ... Weldy, T. (2016). Nonnative forest insects and pathogens in the United States: impacts and policy options. *Ecological Applications*, 26, 1437-1455. <https://doi.org/10.1890/15-1176>
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., & De Poorter, M. (2000). 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), 12p
- Macdonald, I.A.W., Kruger, F.J., & Ferrar, A.A. (1986). *The Ecology and Management of Biological Invasions in Southern Africa*. Oxford University Press: Cape Town
- Mack, R., & Erneberg, M. (2002). The United States naturalized flora: largely the product of deliberate introductions. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 89, 176-189. <https://doi.org/10.2307/3298562>
- Matsiakh, I. (2014). Assessment of forest pests and diseases in Protected Areas of Georgia. Report, European Neighborhood and Partnership Instrument East Countries Forest Law Enforcement and Governance II Program. 109 p.
- Matsiakh, I. (2015). Assessment of forest pests and diseases in the native boxwood forests of Georgia. Report, European Neighborhood and Partnership Instrument East Countries Forest Law Enforcement and Governance II Program. 108 p.
- Matsiakh, I., Doğmuş-Lehtijärvi, H.T., Kramarets, V., Aday Kaya, A.G., Oskay, F., Drenkhan, R., & Woodward, S. (2018). *Dothistroma* spp. in Western Ukraine and Georgia. *Forest Pathology*, 48(2). <https://doi.org/10.1111/efp.12409>
- Matsiakh, I., & Kavtarishvili, M. (2015). Invasive species – threat to the natural populations of Colchis boxwood (*Buxus colchica* Pojark) in the forests of Georgia. In *Integrated protection and plant quarantine. Prospects in the XXI century*, 171-172. Kyiv, Ukraine
- Matsiakh, I., Kramarets, V., Kavtarishvil, M., & Mamadashvili, G. (2016). Distribution of invasive species and their threat to natural populations of boxwood (*Buxus colchica* Pojark) in Georgia. Abstract of Observatree/IPSAN Conference on Tree and Plant Health Early Warning Systems in Europe – Royal Botanic Gardens, Kew, UK, 23-24 February 2016. Retrieved from <http://www.observatree.org.uk/events/observatree-ipsan-conference-abstracts>
- Matsiakh, I., Solheim, H., Hietala, A.M., Nagy, N.E., & Kramarets, V. (2017). Assessment of seasonal patterns in tissue-specific occurrence of *Hymenoscyphus fraxineus* in stems of *Fraxinus excelsior*. *Baltic Forestry*, 23(1), 20-24. Retrieved from [https://www.researchgate.net/publication/319303399\\_Assessment\\_of\\_seasonal\\_patterns\\_in\\_tissue-specific\\_occurrence\\_of\\_Hymenoscyphus\\_fraxineus\\_in\\_stems\\_of\\_Fraxinus\\_excelsior](https://www.researchgate.net/publication/319303399_Assessment_of_seasonal_patterns_in_tissue-specific_occurrence_of_Hymenoscyphus_fraxineus_in_stems_of_Fraxinus_excelsior)
- Matsiakh, I., Solheim, H., Nagy, N.E., Hietala, A.M., & Kramaret, V. (2016). Tissue-specific DNA levels and hyphal growth patterns of *Hymenoscyphus fraxineus* in stems of naturally infected *Fraxinus excelsior* saplings. *Forest Pathology*, 46(3), 206-214. <https://doi.org/10.1111/efp.12245>
- Matsiakh, I., & Tsiklauri, K. (2015). Invasive species as a threat to natural populations of boxwood (*Buxus colchica* Pojark) on the protected areas in Georgia. Intern. Scientific Conf. «Challenges of the XXI century and their settlement in the forestry sector». 07-09 October 2015. Educational and Research Institute of the Forestry and Landscape
- Meshkova, V.L., Nazarenko, S.V., & Glod, O.I. (2020). The first data on the study of *Corythucha arcuata* (Say, 1832) (Heteroptera: Tingidae) in Kherison region of Ukraine. *Proceedings of the Forestry Academy of Sciences of Ukraine*, 21, 30-38. <https://doi.org/10.15421/412023>
- Minchin D., Cook E.J., & Clark P.F. (2013). Alien species in British brackish and marine waters. *Aquatic Invasions*, 8, 3-19. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.3391/ai.2013.8.1.02>

- Mitchell, R. J., Beaton, J. K., Bellamy, P. E., Broome, A., Chetcuti J., Eaton, S., ... Hewison, R. L. (2014). Ash dieback in the UK: a review of the ecological and conservation implications and potential management options. *Biological Conservation*, 175, 95-109. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.04.019>
- Mitchell, R., Chitanava, S., Dbar, R., Kramarets, V., Lehtijärvi, A., Matchutadze, I., ... Kenis, M. (2018). Identifying the ecological and societal consequences of a decline in *Buxus* spp. in Europe and the Caucasus. *Biological Invasions*, 20(12), 3605-3620. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1799-8>
- Mooney, H. A., & Drake, J. A. (1986). *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. New York: Springer Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4988-7>
- Moricca, S., & Ragazzi, A. (2009). Lusus naturae: cambiamenti climatici ed invasioni di parassiti vegetali modificano il territorio agro-forestale [Freak of nature: climate change and invasions of plant parasites change the agro-forestry territory]. *Rivista Italiana di Agronomia*, 3, 13-17. <https://doi.org/10.4081/ija.2009.s3.13>
- Nentwig, W. (2007). Pathways in animal invasions. In: W. Nentwig (Ed.) *Biological invasions*. Springer, Berlin Heidelberg (pp. 11-27). [https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_2)
- Ogden, N. H., Wilson, J. R. U., Richardson, D. M., Hui, C., Davies, S. J., Kumschick, S., ... Pulliam, J. R. C. (2019). Emerging infectious diseases and biological invasions: a call for a One Health collaboration in science and management. *Royal Society Open Science*, 6, 181577. <https://doi.org/10.1098/rsos.181577>
- Osyczka, P., Mleczko, P., Karasiński, D., & Chlebicki, A. (2012). Timber transported to Antarctica: a potential and undesirable carrier for alien fungi and insects. *Biological Invasions*, 14, 15-20. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9991-0>
- Paap, T., Burgess, T. I., Rolo, V., Steel, E., & Hardy, G. E. S. J. (2018). Anthropogenic disturbance impacts stand structure and susceptibility of an iconic tree species to an endemic canker pathogen. *Forest Ecology and Management*, 425, 145-153. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.055>
- Paap, T., Wingfield, M. J., Burgess, T. I., Hulbert, J. M., & Santin, A. (2020). Harmonising the fields of invasion science and forest pathology. *NeoBiota*, 62, 301-332. <https://doi.org/10.3897/neobiota.62.52991>
- Parry, D., & Teale, S. A. (2011). Alien invasions: the effects of introduced species on forest structure and function. In J. D. Castello, & S. A. Teale (Eds.), *Forest Health. An Integrated Perspective* (pp. 115-162). Cambridge: Cambridge University Press
- Pautasso, M., Aas, G., Queloz, V., & Holdenrieder, O. (2013). European ash (*Fraxinus excelsior*) dieback-A conservation biology challenge. *Biological Conservation*, 158, 37-49. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.08.026>
- Pergl, J., Sádlo, J., Petřík, P., Danihelka, J., Chrtek, J. Jr., Hejda, M., ... Pyšek, P. (2016a). Dark side of the fence: ornamental plants as a source of wild-growing flora in the Czech Republic. *Preslia*, 88, 163-184. Retrieved from <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20163342297>
- Pergl, J., Sádlo, J., Petrussek, A., Laštůvka, Z., Musil, J., Perglová, I., Šanda R., ... Pyšek, P. (2016b). Black, Grey and Watch Lists of alien species in the Czech Republic based on environmental impacts and management strategy. *NeoBiota*, 28, 1-37. <https://doi.org/10.3897/neobiota.28.4824>
- Prospero, S., & Cleary, M. (2017). Effects of host variability on the spread of invasive forest diseases. *Forests*, 8(3), 80. <https://doi.org/10.3390/f8030080>
- Prospero, S., & Rigling, D. (2012). Invasion genetics of the chestnut blight fungus *Cryphonectria parasitica* in Switzerland. *Phytopathology*, 102, 73-82. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-02-11-0055>
- Pyšek, P., Hulme, P. E., Simberloff, D., Bacher, S., Blackburn, T. M., Carlton, J. T., ... Richardson, D. M. (2020). Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews*, 95(6), 1-25. <https://doi.org/10.1111/brv.12627>
- Pyšek, P., Křivánek, M., & Jarošík, V. (2009). Planting intensity, residence time, and species traits determine invasion success of alien woody species. *Ecology*, 90, 2734-2744. <https://doi.org/10.1890/08-0857.1>
- Pyšek, P., Richardson, D. M., Pergl, J., Jarošík, V., Sixtová, Z., Weber, E. (2008). Geographical and taxonomical biases in invasion ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 237-244. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.002>
- Queloz, V., Grunig, C. R., Berndt, R., Kowalski, T., Sieber, T. N., & Holdenrieder, O. (2011). Cryptic speciation in *Hymenoscyphus albidus*. *Forest Pathology*, 41, 133-142. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2010.00645.x>
- Rabitsch, W., Genovesi, P., Scalera, R., Biała, K., Josefsson, M., & Essl, F. (2016). Developing and testing alien species indicators for Europe. *Journal for Nature Conservation*, 29, 89-96. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2015.12.001>
- Reichard, S. H., & White, P. S. (2003). Invasion biology: an emerging field of study. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90, 64-66. <https://doi.org/10.2307/3298526>
- Rigling, D., & Prospero, S. (2018). *Cryphonectria parasitica*, the causal agent of chestnut blight: invasion history, population biology and disease control. *Molecular Plant Pathology*, 19, 7-20. <https://doi.org/10.1111/mpp.12542>
- Rizzo, D. M. (2005). Exotic species and fungi: interactions with fungal, plant, and animal communities. In T. Dighton, P. Oudemans, & J.-F. White (Eds.), *The Fungal Community: Its Organization and Role in the Ecosystem* (pp. 857-877). Florida: Boca Raton, CRC
- Rizzo, D. M., & Garbelotto, M. (2003). Sudden oak death: endangering California and Oregon forest ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 197-204. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2003\)001\[0197:SOECA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001[0197:SOECA]2.0.CO;2)

- Roy, H.E., Preston, C.D., Harrower, C.A., Rorke, S.L., Noble, D., Sewell, J., ... Pearman, D. (2014). GB Non-native Species Information Portal: documenting the arrival of non-native species in Britain. *Biological Invasions*, 16, 2495–2505. <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0687-0>
- Roy, H.E., Hesketh, H., Purse, B.V., Eilenberg, J., Santini, A., Scalera, R., ... Dunn, A.M. (2017). Alien pathogens on the Horizon: opportunities for predicting their threat to wildlife. *Conservation Letters*, 10(4), 477–484. <https://doi.org/10.1111/conl.12297>
- Roux, J., Greyling, I., Coutinho, T.A., Verleur, M., & Wingfield, M.J. (2013). The myrtle rust pathogen, *Puccinia psidii*, discovered in Africa. *IMA Fungus*, 4, 155–159. <https://doi.org/10.5598/ima fungus.2013.04.01.14>
- Santini, A., Ghelardini, L., De Pace, C., Desprez-Loustau, M.L., Capretti, P., Chandelier, A., ... Stenlid, J. (2013). Biogeographical patterns and determinants of invasion by forest pathogens in Europe. *New Phytologist*, 197, 238–250. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04364.x>
- Seebens, H., Blackburn, T.M., Dyer, E.E., Genovesi, P., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., ... Essl, F. (2018). Global rise in emerging alien species results from increased accessibility of new source pools. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115, E2264–E2273. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719429115>
- Seebens, H., Blackburn, T.M., Dyer, E.E., Genovesi, P., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., ... Essl, F. (2017). No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications*, 8, 14435. <https://doi.org/10.1038/ncomms1443>
- Scherm, H., & Coakley, S.M. (2003). Plant pathogens in a changing world. *Austr Plant Pathol*, 32, 157–165. <https://doi.org/10.1071/AP03015>
- Shearer, B.L., Crane, C.E., Barrett, S., Cochrane, A. (2007). *Phytophthora cinnamomi* invasion, a major threatening process to conservation of flora diversity in the South-west Botanical Province of Western Australia. *Australian Journal of Botany*, 55, 225–238. <https://doi.org/10.1071/BT06019>
- Smith, L.L., Allen, D.J., & Barney, J. (2015). The thin green line: sustainable bioenergy feedstocks or invaders in waiting. *NeoBiota*, 25, 47–71. <https://doi.org/10.3897/neobiota.25.8613>
- Theoharides, K.A., & Dukes, J.S. (2007). Plant invasion across space and time: factors affecting non-indigenous species success during four stages of invasion. *New Phytol*, 176, 256–273. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02207.x>
- Torii, M., Matsuda, Y., Murata, M., & Ito, S. (2011). Spatial distribution of *Raffaelea quercivora* hyphae in transverse sections of seedlings of two Japanese oak species. *Forest Pathology*, 41, 293–298. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2010.00672>
- Wilson, J.R.U., Bacher, S., Daehler, C.C., Groom, Q.J., Kumschick, S., Lockwood, J.L., ... Richardson D.M. (2020a). Frameworks used in Invasion Science: progress and prospects. *NeoBiota*, 62, 1–30. <https://doi.org/10.3897/neobiota.62.58738>
- Wilson, J.R.U., Dormontt, E.E., Prentis, P.J., Lowe, A.J., & Richardson, D.M. (2009). Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 136–144. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.007>
- Wingfield, M.J., Hammerbacher, A., Ganley, R.J., Steenkamp, E.T., Gordon, T.R., Wingfield, B.D., & Coutinho, T.A. (2008). Pitch canker caused by *Fusarium circinatum* – a growing threat to pine plantations and forests worldwide. *Australasian Plant Pathology*, 37, 319–334. <https://doi.org/10.1071/AP08036>
- Wingfield, M.J., Roux, J., & Wingfield, B.D. (2011). Insect pests and pathogens of Australian acacias grown as non-natives – an experiment in biogeography with far-reaching consequences. *Diversity and Distributions*, 17, 968–977. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00786.x>
- Wingfield, M.J., Slippers, B., Wingfield, B.D., & Barnes, I. (2017). The unified framework for biological invasions: a forest fungal pathogen perspective. *Biological Invasions*, 19, 3201–3214. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1450-0>
- Xu, H., Qiang, S., Genovesi, P., Ding, H., Wu, J., Meng, L., ... Pyšek, P. (2012). An inventory of invasive alien species in China. *NeoBiota*, 15, 1–26. <https://doi.org/10.3897/neobiota.15.3575>
- Xu, H., Qiang, S., Han, Z., Guo, J., Huang, Z., Sun, H., ... Wan, F. (2006a). The status and causes of alien species invasion in China. *Biodivers Conserv*, 15(9), 2893–2904. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-2575-5>
- Xu, R.D., Dickie, I.A., Wingfield, M.J., Hirsch, H., Crous, C.J., Meyerson, L.A., ... Le Roux, J.J. (2006b). Evolutionary dynamics of tree invasions: complementing the unified framework for biological invasions. *AoB Plants*, 8, plw085. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw085>

## Invasive alien pathogens as a threat to global biodiversity

I. Matsiakh<sup>1</sup>

This is an overview paper introduces and invasive alien species (IAS) and emerging infectious diseases (EIDs) are known to interact as a threat of biodiversity loss, encompassing species extinction and ecosystem change. The paper describes the main pathways of invasive pathogens introduction demonstrating the known examples of forest damages due to the spread of the emerging infectious diseases. The global trade of ornamental plants for planting is shown as the main

<sup>1</sup> Iryna Matsiakh – PhD in Biological Sciences, Assistant Professor. Forestry Department, Ukrainian National Forestry University, General Chuprynka st., 103, Lviv, 79057, Ukraine Tel.: +38-032-260-04-08. E-mail: iramatsah@ukr.net. ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2249-1296>

pathway of the invasive pathogens spread. We tried to discuss the reasons that lead to large-scale damage to tree species and significant transformation of forest ecosystems under the influence of invasive pathogens. The problems related to an insufficient level of alien species spread by forest pathologists, scientists and forestry practitioners are also overviewed. The terminology for invasions of various taxa of pathogenic organisms is still incorrectly unified or developed and it was summarized to present the basic terms concerning invasions and invasive organisms.

This paper indicates the main phases that the organism goes through to acquire the status of invasiveness and the factors that contribute to the successful establishment of invasive pathogens at the local, regional and continental levels. The vast majority of introductions of forest invasive species are happened unintentionally e.g., by morphological structures of pathogens (spores, mycelium) that cannot be detected during the import of plants, or on packaging material.

It is also indicated that the effects of forest disturbances due to global climate change (e.g. drought, storms, forest fires, outbreaks of pests and pathogens) will increase the vulnerability of trees and shrubs to the impact of invasive pathogens. Currently, that is one of the major problems facing forest phytopathologists. Due to the global climate change, the introduction of invasive organisms might be significantly accelerated with affecting the success of their penetration, spread, establishment and susceptibility of host plants in new areas.

The overview is also provided on plant protection regulation on national and international levels. There is no legal framework in Ukraine that would regulate the introduction of invasive pathogen at the national level except the Law of Ukraine «On Plant Quarantine» which contains lists of: 1) quarantine organisms absent in Ukraine; 2) quarantine organisms limited in Ukraine; 3) regulated non-quarantine pests. The list of regulated pests and diseases with the high potential threat of introduction and risk for plants in Ukraine is designed on the information about pests and diseases included in lists A1 and A2 by the European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO) and/or lists of other relevant international organizations. Some of the pathogens and pests listed in these lists are invasive, but there is no information and understanding of their invasiveness and the threat they may pose.

The spread and influence of invasive pathogens after their penetration are also influenced by factors that allow their successful establishment at the local, regional and continental levels: 1) host diversity; 2) host connectivity; 3) host susceptibility. The analysis of host plant diversity and vulnerability to invaders, which depend on the three factors listed above, will improve the ability to foresee the spread of invasive pathogens on a large scale and to prevent potential negative effects on ecosystems.

**Key words:** invasive pathogens; emerging infectious diseases; biodiversity; forest ecosystems; forest decline; climate change.

## Инвазионные чужеродные патогены как угроза глобальному биоразнообразию

И. П. Мацяx<sup>1</sup>

Охарактеризованы особенности путей проникновения инвазионных патогенов и показаны примеры массовых повреждений лесов вследствие распространения адвентивных возбудителей болезней. Установлено, что основной причиной распространения инвазионных патогенов является широкомасштабная торговля декоративными растениями для нужд озеленения. Указаны причины, которые приводят к повреждениям древесных пород и существенной трансформации лесных экосистем под влиянием инвазионных патогенов. Подчеркнуто недостаточный уровень внимания со стороны лесных фитопатологов, ученых и практических работников лесного хозяйства к проблеме распространения адвентивных возбудителей болезней. До сих пор недостаточно унифицирована и разработана терминология по инвазиям различных таксонов патогенных организмов. Представлена характеристика основных терминов по инвазиям и инвазионных организмах.

Охарактеризованы особенности фаз, которые проходит организм, чтобы получить статус инвазионности и факторы, способствующие успешному установлению инвазионных патогенов на локальных, региональных и континентальных уровнях. Подавляющее большинство интродукций лесных инвазионных видов являются непреднамеренными, в частности, распространение морфологическими структурами патогенов (спорами, мицелием), которые не удается выявить при импорте растений, или на таре.

В Украине отсутствует законодательная база, которая бы регулировала на государственном уровне проникновение чужеродных инвазивных видов и действует только Закон Украины «О карантине растений», содержащий списки: 1) карантинных организмов, отсутствующих в Украине; 2) карантинных организмов, ограниченно распространенных в Украине; 3) регулируемых не карантинных вредных организмов.

Глобальные изменения климата существенно влияют на успешность внедрения инвазионных организмов, стимулируют их распространение, а также ослабляют растений-хозяев, что может, в свою очередь, способствовать распространению адвентивных видов на новых территориях.

**Ключевые слова:** инвазионные патогены; инвазии; биоразнообразие; лесные экосистемы; массовое отмирание лесов; изменения климата.

<sup>1</sup> *Мацяx Ирина Павловна* – кандидат биологических наук, докторант кафедры лесоводства. Национальный лесотехнический университет Украины, ул. генерала Чупрынки, 103, г. Львов, 79057, Украина. Тел.: +38-032-260-04-08. E-mail: iramatsah@ukr.net ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2249-1296>