



УДК 630*443:582.931.4

Симптоми, поширення та шкодочинність туберкульозу *Fraxinus excelsior* L. (збудник – *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (Smith 1908) Young et al.)

І. М. Кульбанська¹

Останніми роками спостережено епіфітотійне всихання багатьох видів лісових деревних рослин як в Україні, так і в інших країнах, яке має динамічний характер і тенденцію до зростання. У глибокій патології цього явища поза увагою залишилися фітопатогенні бактерії, які володіють високою енергією розмноження і здатні проникати в рослину як ззовні, так і спричиняти патологічний процес як вітальні облигати.

Найбільш поширеним і шкодочинним захворюванням *Fraxinus excelsior* L. є туберкульоз. Туберкульоз завдає більшою мірою економічних, ніж екологічних збитків. Збудник хвороби – фітопатогенна бактерія *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* – уражує як стовбури, гілки та пагони, так і суцвіття ясена. З туберкульозної патології, як супутню міко- і мікробіоту, ізольовано бактерії *Pseudomonas* sp., *P. fluorescens*, *P. syringae*, *Erwinia herbicola*, *E. horticola*, *Xanthomonas* sp. та мікроміцети *Cladosporium cladosporioides*, *Ulocladium botrytis*, *Mycelia sterilia* (dark), *Mycelia sterilia* (orange), *Fusarium heterosporum*, *Fusarium* sp., *Acremonium strictum*, *Cylindrocarpon didymum* тощо.

У патогенезі хвороби виділено п'ять етапів (фаз) її розвитку та наведено основні симптоматичні характеристики уражень, що дає змогу вчасно розпізнати уражене дерево для кожної вікової групи насаджень. Удосконалено методи діагностики бактеріальних хвороб *Fraxinus excelsior*. Виявлено пряму залежність поширення туберкульозу від частки ясена у складі насаджень різних вікових груп.

Показано, що патологія *Fraxinus excelsior* – явище багатогранне із взаємопов'язаними процесами інфекційного та неінфекційного характеру.

Ключові слова: туберкульозна патологія; патогенна міко- та мікробіота; збудник; патогенез; антагонізм; поширеність хвороби.

Вступ (Introduction). Своєрідним пусковим механізмом патологічного процесу та генезису хвороби є комплекс чинників синоптичного характеру внаслідок дисфункції імунних структур, з очевидним проявом та реалізацією екологічних і трофічних ніш фітопатогенів грибної та бактеріальної етіології. Реалізація їх життєвих стратегій залежить від конкурентоздатності та агресивності. Причетні до патологічного процесу також нематода та мікоплазми. Важливим, на наш погляд (Goychuk,

Drozda, Shvets, & Kulbanska, 2020) є те, що можлива посередницька роль популяцій членистоногих, переважно ксилофагів, та їхня участь у складному циркуляційному процесі збудників.

Доступні першоджерела не дають змоги прослідкувати процес трансформації популяцій нативної патогенної мікробіоти або атаки агресивних штамів. До того ж у сучасній патології деревних рослин практично не обговорюють проблему саногенезу.

¹ Кульбанська Іванна Миколаївна – кандидат біологічних наук, доцент кафедри лісівництва. Національний університет біоресурсів і природокористування України, вул. Генерала Родімцева, 19, м. Київ, 03041, Україна. Тел.: +38-050-781-97-10. E-mail: kulbanska@nubip.edu.ua ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3424-8106>

Нещодавні звістки про погіршення санітарного стану та загибель *Fraxinus excelsior* у понад 30 країнах Європи стрімко поширилися і стривожили вчених та практиків лісової галузі, а також стали підставою для суперечок щодо його причин.

Масове відмирання *Fraxinus excelsior* вперше зареєстровано на початку 1990-х років у північно-східній Польщі й Литві (за останніми даними, на сьогодні хворобою уражено понад 30 тис. га, або 60% усієї площі деревостанів ясена звичайного) (Gil et al., 2017). Потім хвороба поширилася на північ до Латвії та Естонії (Matisone, Matisons, Laiviņš, & Gaitnieks, 2018). У 2002 р. це захворювання було вперше зареєстровано у Німеччині та Швеції (у 2010 р. ясен звичайний внесено до Червоної книги Швеції) (Langer, 2017), у 2004 р. – у Чеській Республіці, Словаччині, Фінляндії (Jankovský, & Holdenrieder, 2009) і Данії, а в 2005 р. – в Австрії (Halmschlager, & Kirisits, 2008). Згодом, у 2007 р., всихання ясена поширилося в Угорщину, Словенію та Норвегію (Talgo et al., 2009). У 2008 р. хвороба досягла Франції (Husson et al., 2011), у 2009 р. – Італії та Греції (Ogris et al., 2010), де призвела до масової загибелі дерев. Останні повідомлення щодо зазначеної патології *Fraxinus excelsior* отримано з Бельгії (Chandelier, Delhaeye, & Nelson, 2011), Нідерландів, Англії та Ірландії (COST, 2011). Наразі загибель ясена відбувається у 30 європейських країнах. Програми країн, де виявлено ознаки відмирання ясена, спрямовані на виявлення походження збудника, оцінювання його впливу на ліси, розроблення методів діагностики та ведення лісового господарства в уражених лісах, зокрема і в напрямі селекції ясена на стійкість до збудників хвороб (COST, 2011).

Отже, зважаючи на лісівничу, екологічну та господарську цінність деревостанів за участю *Fraxinus excelsior*, враховуючи прогресуюче погіршення їх фітосанітарного стану останніми роками, комплексне дослідження симптоматики, етиології та патогенезу туберкульозу ясена з подальшим розробленням ефективних заходів захисту, зокрема і з використанням біопрепаратів на базі *Bacillus* sp. та інших міко- і мікроорганізмів, є особливо актуальним напрямом досліджень.

Мета роботи полягає у виявленні негативних абіотичних і біотичних, зокрема паразитарних чинників у туберкульозній патології *Fraxinus excelsior*.

Об'єкт дослідження – симптоматика, поширення і шкодочинність туберкульозної патології ясена звичайного. *Предмет дослідження* – особливості патогенезу *Fraxinus excelsior* у лісових насадженнях України.

Об'єкти і методика дослідження (Objects and methods). *Fraxinus excelsior* є невід'ємною і цінною компонентою, як головна порода у багатьох лісових асоціаціях, що сформувалася на багатих ґрунтах, створюючи високобонітетні насадження разом з *Quercus robur* L. та *Carpinus betulus* L. При цьому унікальні природні ясеневі ліси, які зосереджені, переважно, на багатих темно-сірих суглиннистих

ґрунтах, збереглися тільки в умовах Західного Поділля України, де кліматичні умови найсприятливіші для росту і розвитку цього деревного виду.

Загальна схема досліджень патології *Fraxinus excelsior* охоплювала такі етапи: рекогносцирувальні та детальні лісопатологічні обстеження за загальноприйнятими лісівничо-таксаційними і фітопатологічними методами; відбір уражених органів і тканин; ізоляція міко- і мікроорганізмів у чисту культуру; перевірка патогенних властивостей виділених ізолятів та їх ідентифікація; дослідження антагоністичних взаємовідносин у системі «бактерія-бактерія», «бактерія-мікроміцет» як можливих чинників індукції демутаційних процесів у лісовий біоценоз. Окрім того, досліджували вплив метеорологічних (синоптичних) чинників, як катализаторів патології *Fraxinus excelsior*.

Здійснено рекогносцирувальні та детальні лісопатологічні обстеження насаджень за участю ясена звичайного із закладанням 24 пробних площ у лісовому фонді державних підприємств «Чортківське ЛГ», «Тернопільське ЛГ», «Бучацьке ЛГ» згідно з СОУ 02.02-37-476:2006 «Пробні площі лісовпорядні. Метод закладання» (2007). Зрубано 17 модельних дерев; відібрано 240 зразків для міко- та мікробіологічних досліджень; виділено 110 ізолятів мікроміцетів та бактерій, зокрема 37 штамів фітопатогенних бактерій; вивчено анатомо-морфологічні та фізіолого-біохімічні характеристики 120 штамів бактерій; виявлено 11 видів комах шкодочинної ентомофауни.

Кількість мікроорганізмів, залежно від функціональних та інших ознак, тестували за їхнім ростом на спеціальних живильних середовищах (КА, МПА, МПБ солодовий екстракт агару, середовище Чапека тощо). Патогенні властивості ізолятів виявляли в лабораторних і польових умовах шляхом штучного зараження вегетативних і генеративних органів *Fraxinus excelsior* та індикаторних рослин (*Phaseolus vulgaris* L., *Nicotiana tabacum* L., *Kalanchoe laciniata* L.) бактеріальною суспензією титром 10^8 – 10^9 кл \times мл $^{-1}$ (за стандартом каламутності). Контроль – стерильна водогінна вода. Розміщення і розміри клітин бактерій, забарвлення за Грамом, морфологію колоній мікроорганізмів, їхні біологічні, біохімічні та культуральні властивості вивчали за апробованими методиками (Balows 1975; Klement, Rudolph, & Sands, 1990; Патица та ін., 2017).

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

Ферментативний або окислювальний спосіб засвоєння глюкози визначали за ростом мікроорганізмів на середовищі Омелянського в анаеробних умовах під шаром вазелінового масла завтовшки

1 см. Індикатор – водний розчин бромтимолу блакитного. Для виявлення протеолітичних ферментів у бактерій використовували молоко та желатин.

Назви бактерій і мікроміцетів наведено за визначниками бактерій і грибів та іншою спеціальною літературою (Патика та ін., 2017).

Розрахунки і статистичне оброблення даних здійснювали за допомогою комп'ютерних програм Microsoft Excel.

Результати (Results). Симптоматика. Туберкульоз *Fraxinus excelsior* є однією із найнебезпечніших хвороб, яка в Україні досягла епіфітотії, особливо на порослевих екземплярах. У сучасній науковій літературі це захворювання ототожнюють з бактеріальним раком ясена. Для раку, як одного із типів хвороб, характерне надмірне розростання деяких частин рослини внаслідок гіперплазії чи гіпертрофії, чи того й іншого одночасно, що призводить до утворення пухлин. Наразі з раком ототожнюють різні за формою виразки, важкозаживаючі чи незаживаючі рани, зокрема й неінфекційні («морозобійний рак») тощо. *Pseudomonas syringae* рв. *savastanoi* спричинює типове туберкульозне захворювання, адже туберкульоз – це пухлини з пустотами чи іншими фаутами, часто заповненими бактеріальним слизом, особливо на початкових стадіях патології. Саме такі симптоми і притаманні туберкульозу.

У літературі симптоми туберкульозу описують за кінцевим проявом патологічного процесу (Гойчук та ін., 2004). Разом з тим, різним етапам прояву хвороби притаманні певні симптоматичні відмінності, які дали змогу з певними умовностями виокремити декілька етапів (фаз) патології. На наш погляд, це дає змогу вчасно діагностувати уражене дерево на будь-яких етапах захворювання з подальшим розробленням відповідних захисних заходів.

Зараження *Fraxinus excelsior* розпочинається з 2-3-річного віку на певній висоті стовбура. Інфікування може бути як екзогенне, так і ендогенне. Первинні симптоми туберкульозу з'являються на молодих стовбурах із гладенькою (первинною) сірвато-зеленою кіркою та характеризуються незначним локальним здуттям верхнього шару клітин, появою мікротріщин і невеликих еліпсоподібних м'яких пухлин, заповнених сірою липкою бактеріальною масою без запаху.

У центрі здуття утворюється вузька, неглибока, продовгувата, пряма або звивиста тріщина. Ексудат, що виділяється через тріщини, під час підсихання формує товстий чи тоншу сіру плівку, яка досить довго залишається на поверхні перидерми. Ритидом уражених дерев у місцях патологічного процесу стає темно-сірим, дрібнолускатим, поступово відмирає дрібними шматочками і відпадає. По периметру ураження луб'яна частина стовбура злегка жовтіє або червоніє. На зрізі первинної кори завжди помітна вузька кольорова звивиста смужка. З часом уражена первинна кора підсихає, стає твердішою і розтріскується, але оголення деревини зазвичай не відбувається. Місце ураження не наче заростає, але повного заростання не відбувається. Тому локальні некрози занурюються вглиб стовбура, що призводить до утворення у ньому різних за товщиною чорних, темно-коричневих смужок, більших чи менших пустот, каверн, раковин, гнилих ділянок, які у весняно-літній період іноді заповнені каламутно-сірим, липким бактеріальним ексудатом. З часом під впливом сприятливих для патогена чинників утворюються нові осередки ураження по довжині та периметру стовбура ясена. Нові осередки туберкульозу можуть з'являтися в різних місцях дерева без певної залежності та послідовності (рис. 1).



Рис. 1. Симптоматика туберкульозу *Fraxinus excelsior* на різних фазах патогенезу
 Fig. 1. Symptoms of *Fraxinus excelsior* tuberculosis at different stages of pathogenesis

З часом утворюються типові туберкульозні формування з подальшим збільшенням їхніх розмірів як за довжиною, так і за периметром стовбура. У стовбурі під дією патогена відбувається певна його деформація. Некрози на початковій стадії хвороби, особливо на молодих деревах ясена і порослевих пагонах, дрібні, розміром від 1 до 2-3 см, але з часом розростаються, часто зливаються, утворюючи пряму або звивисту смугу відмерлої заболони, іноді до 0,5 м завдовжки і більше. Глибина розміщення різних фаутив у деревині зазвичай залежить від періоду інфікування дерева: чим раніше інфіковане дерево, тим глибше у стовбурі утворюються фаути. У міру росту дерева кількість фаутив збільшується пропорційно до нових осередків ураження.

Окрім стовбурів і гілок, збудник туберкульозу уражує і суцвіття ясена, що потенційно може загрожувати насінному відновленню цієї цінної деревної рослини. Уражені збудником туберкульозу квітки зазвичай не утворюють односім'янок, а скупчуються навколо нерозвиненої (не відкритої) верхівкової бруньки і формують дрібні (діаметром 1-2 мм) спочатку світло-рожеві, фіолетові, а згодом – темно-коричневі туберкульозні скупчення досить значних розмірів (іноді до 10 см), які нагадують грона винограду і залишаються на дереві до весни (літа) наступного року (див. рис. 1). Базуючись на аналізі фітохімічного складу галів, що формуються на суцвіттях європейських видів ясена (*Fraxinus angustifolia*, *F. excelsior* та *F. ornus*), стверджують, що причиною їхнього виникнення є комахи *Eriophyes fraxinivorus* Felt (синонім *Aceria fraxiniflora* Felt) (Korda, Csóka, Szabó, & Ripka 2019), проте наразі такі висловлювання не мають належного підтвердження (Zürn et al., 2019). Нами встановлено, що гронаподібні утворення (гали) замість типових суцвіть на деревах ясена звичайного мають бактеріальну етіологію, пов'язану з *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (Goychuk, Kulbanska, Shvets, 2020). Зокрема, уражені збудником туберкульозу суцвіття виявлено як на деревах з туберкульозною патологією, так і на зовнішньо здорових особинах, що опосередковано може свідчити про наявність *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* як вітального облігата (Гвоздяк, 2005).

Кількість уражень на дереві залежить від ступеня ураження і віку дерева, але здебільшого на одному ураженому дереві можна нарахувати десятки і навіть сотні осередків туберкульозу. При цьому на одному погонному метрі стовбура може утворюватись до 60 і більше уражень. Стовбури, на яких утворюються поодинокі туберкульозні ураження, трапляються рідко. Тобто, якщо відбулося інфікування дерева збудником бактеріозу, то хвороба інтенсивно прогресує, часто уражуючи увесь стовбур і гілки. Туберкульоз ясена є хронічною хворобою.

В інфікованому дереві фаути утворюються по всій товщині стовбура на різній висоті. Іноді відбувається розрив річних кілець під дією мікро- та мікробіоти, некротичні ділянки поширюються че-

рез декілька річних кілець. За наявності раковин на повздовжньому і поперечному зрізах можна встановити, в якому віці дерево було інфіковано на конкретній ділянці стовбура (див. рис. 1). У формуванні відкритих ран (виразок) зазвичай беруть участь збудники звичайного або східчастого раку, переважно *Nectria galligena* Bres. або *Endoxylina stellulata* Rom. (анаморфа – *Libertella fraxini* Ogan.). У такому разі хвороба протікає з характерними для цих збудників симптомами (утворюються виразки). Гнилі ділянки на стовбурі ясена формуються винятково за змішаної інфекції з утворенням відкритих виразок за участю дереворуйнівних і деревозабарвлюючих грибів, зокрема з відділів *Ascomycota*, *Basidiomycota* та *Deuteromycota*.

Туберкульоз завдає більшою мірою економічних, ніж екологічних збитків. Уражені дерева старших вікових груп відмирають порівняно рідко, але внаслідок характерного патологічного процесу знецінюється деревина. Уражені стовбури відводять зазвичай у дров'яну деревину.

Найбільше уражаються збудником туберкульозу порослеві особини *Fraxinus excelsior*. Зважаючи на біологію збудника та патогенез хвороби, порослеві дерева ясена, які мають у молодому віці хоча б поодинокі, незначні ураження стовбурів чи гілок, повинні бути зрубані та утилізовані, оскільки в умовах України на наявному наразі інфекційному фоні виростити порослеві дерева ясена з високою якістю деревини до віку стиглості проблематично або й неможливо внаслідок зазначених вище причин.

Поодинокі на деревах ясена у свіжих дібровах Західного Поділля України виявлено «ash dieback» (так звана «смертельна хвороба», «периферійне відмирання», «патогенне всихання» ясена тощо), яку вважають основною в патології ясена у Східній Європі. Симптоми хвороби проявляються у будь-якому віці рослини, проте особливо чутливими до ураження є молоді рослини *Fraxinus excelsior*. Уражені дерева поступово (іноді – раптово) відмирають або відмирають лише окремі пагони крони внаслідок утворення локальних некротичних ділянок на пагонах чи стовбурі. Листки вище від місця ураження в'януть, починаючи з верхівки, а наприкінці літа чорніють (наче обпалені вогнем) і тривалий час не опадають.

Етіологія. Анатоми-морфологічні, культуральні та фізіолого-біохімічні дослідження, здійснені у відділі фітопатогенних бактерій ІМВ ім. Д. К. Заболотного НАН України, дали змогу встановити, що мікробіоту туберкульозної патології *Fraxinus excelsior* формують бактерії родів *Pseudomonas*, *Erwinia*, *Xanthomonas*, зокрема *Pseudomonas* sp., *P. syringae* pv. *savastanoi*, *P. fluorescens*, *P. syringae*, *P. agglomerans* (синоніми – *Enterobacter herbicola*, *E. agglomerans*, *Erwinia herbicola*), *E. horticola*, *Xanthomonas* sp., а також спороносні бактерії *Bacillus* sp., які супроводжували туберкульозну патологію *Fraxinus excelsior* на всіх її етапах. Середні значення вмісту бактерій, ізольованих із вегетативних і генеративних органів *Fraxinus excelsior*,

становили від 1 до 168 КУО. Найбільшу кількість (116, 168 КУО) бактерій отримали за ізолювання *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*. Разом з тим, для бактерій, насамперед фітопатогенних, важлива не стільки їхня кількість, скільки наявність. За сприятливих для фітопатогенних бактерій умов вони можуть дуже швидко заповнити екологічну нішу до порогової концентрації, спричинюючи цим самим епіфітотії, що можна спостерігати у разі масового всихання багатьох видів як хвойних, так і листяних деревних рослин (Гвоздяк, 2005; Goychuk et al., 2020).

Єдиним надійним способом, який дає змогу відділити патогени від сапротрофів, є патогенність, тобто здатність мікроорганізму вражати живі клі-

тини. Перевірку патогенності виділених з туберкульозної патології ясена ізолятів *in vivo* проводили шляхом ін'єкції в стовбури суспензії добової культури мікроорганізмів ($8,6-9,9^7$ КУО \times мл $^{-1}$) та внесенням під корок чистої бактеріальної культури ($14,1-21,2^7$ КУО \times мл $^{-1}$), а також сумішню препарату Віктант на основі *Bacillus* sp. із колекційним штамом *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* робочим розчином з титром 1×10^7 КУО \times мл $^{-1}$ (рис. 2) у механічні пошкодження ділянки стовбура (надріз) попередньо простерилізованою над полум'ям спиртівки бактеріальною петлею. Контроль – стерильна водогінна вода. Під час виконання згаданих робіт враховували циркадні ритми стійкості рослин до збудників бактеріозів (Гвоздяк, 2005).

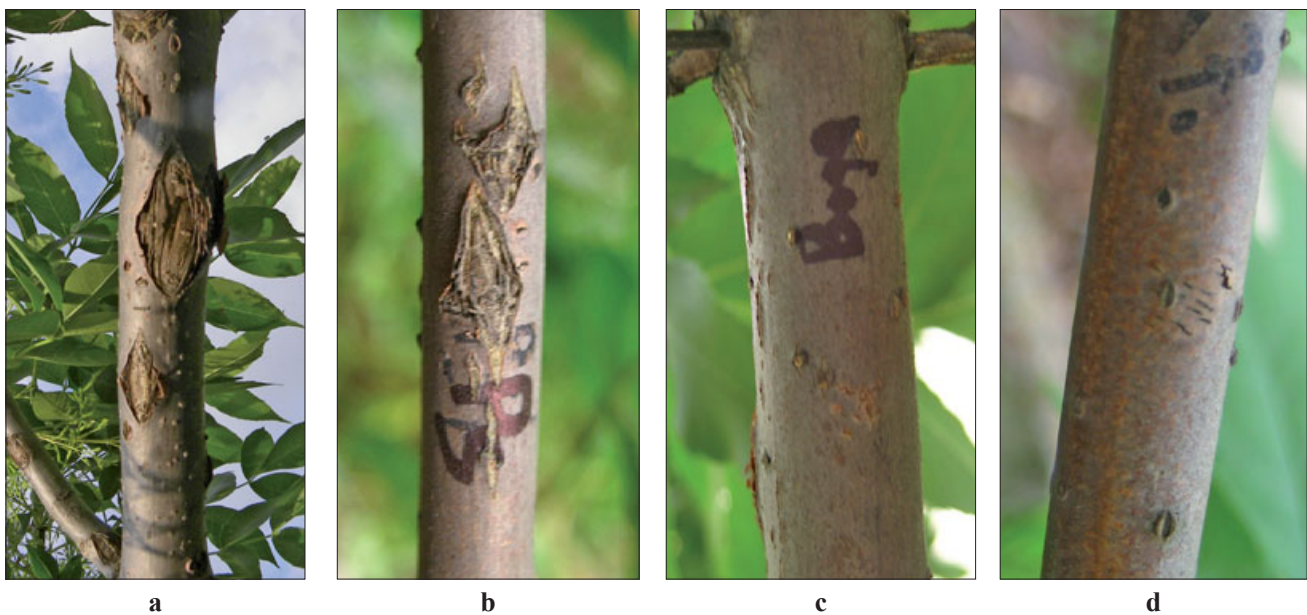


Рис. 2. Природне ураження туберкульозом (а), штучне ураження пагонів ясена звичайного штамом *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (штам Ps) (б), контроль (с) і сумішню Віктант-штам Ps (д)

Fig. 2. Natural tuberculosis lesions (a), artificial lesions of common ash shoots by the *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (strain Ps) (b), control (c) and a mixture of Victant-strain Ps (d)

Встановлення дійсного збудника хвороби суттєво ускладнюється широкою системною взаємодією мікроорганізмів з усіма живими компонентами біогеоценозу на фоні постійних змін умов довкілля, екологічною пластичністю і варіабельністю фітопатогенних бактерій. Спостереження за перебігом туберкульозної патології за штучного ураження *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* продовжували впродовж року з моменту інфікування, постійно відзначаючи динаміку та прогрес цього явища. Динаміка розвитку штучного інфікування гілок ясена звичайного показує, що перші ознаки ураження проявилися у розтріскуванні кірки в місці введення бактеріальної суспензії вже на 15-й день експерименту. Ще через 10 днів деякі тріщини злилися в одну суцільну рану, відбулося збільшення її розмірів, стало помітним руйнування не лише поверхневої кірки, але й первинної кори та лубу. Через три

місяці після ураження злупився верхній шар кірки, відбулося «оголення» покривної тканин та рубцювання деяких шарів. Почалося затухання процесу розвитку зони ураження, проте навесні наступного року (9 місяців після ураження) відновився процес розвитку хвороби, і вона набула типового для туберкульозу вигляду. Внутрішні тріщини поглибилися та збільшилися у розмірах. Через рік у місцях ураження чітко проявились симптоми туберкульозу.

Цікавим є той факт, що із уражених *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* дерев ясена ми ізолювали *Xanthomonas* sp. (штам K5), який виявив патогенні властивості до цієї деревної рослини. Наразі у літературі ці бактерії не відзначено як патогени для *Fraxinus excelsior* (є лише відомості про *Xanthomonas juglandis* як збудника бактеріозів *Juglans regia* L. (Pierce, 1901) Dye, 1978 (Гвоздяк, 2005). Водночас,

чутливість *Fraxinus excelsior* до *Xanthomonas* sp. за штучного зараження свідчить, з одного боку, про розширення спеціалізації, а з іншого – про недостатнє вивчення бактеріальної патології лісових деревних рослин. Наразі *Xanthomonas* sp. ізолювано з багатьох сільськогосподарських рослин, де вона спричинює численні типи хвороб – від некрозів до опіків (Патика та ін., 2017).

Загалом очікуваною була чутливість ясеня до *Erwinia horticola* (штам K8), яку ми ізолювали з кірки уражених туберкульозом дерев. Цей вид бактерій вперше було ізолювано з *Fagus sylvatica* у 1972 р., де він спричинив досить шкодочинне захворювання, відоме як «чорний бактеріоз» деревних рослин (Гвоздяк, 2005). Зазначимо, що ця хвороба за симптомами нагадує «смертельну хворобу» ясеня (наразі цю хворобу, як ми вже зазначали, пов'язують з мікроміцетами, зокрема з *Chalara fraxinea*).

Аналізуючи мікобіоту уражених туберкульозною патологією гілок *Fraxinus excelsior* у регіоні досліджень, всього (враховуючи ідентифіковані тільки до рівня роду *Fusarium* sp. і *Phoma* sp.) виділено 7 родів і 10 видів міксоміцетів, зокрема, на різних стадіях туберкульозної патології ясеня ізолювано *Acremonium strictum*, *Cladosporium cladosporioides*, *Cylindrocarpon didymum*, *Fusarium* sp., *Fraxinus sporotrichiella*, *Fraxinus heterosporum*, *Phoma* sp., *Ulocladium botrytis* тощо. Зазвичай зразки уражених тканин мали змішану інфекцію, яку розглядаємо як частину супутньої мікобіоти, проте не як причину масового відмирання дерев ясеня в регіоні дослідження.

З патології ясеня, аналогічної типовим симптомам «ash dieback», ми ізолювали анаморфні мікроміцети, зокрема *Fusarium* sp. та бактерії *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, *Erwinia*

horticola і *Xanthomonas* sp. Штучне інфікування органів ясеня мікроміцетами не призвело до виникнення симптомів, подібних до «ash dieback», а інфікування *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* спричиняли патологічні процеси, аналогічні туберкульозу. Отже, усі відомі наразі збудники некрозних хвороб лісових деревних рослин беруть безпосередню участь і пришвидшують відмирання деревних рослин та органів, зокрема пагонів, на пізніших стадіях патології і є зазвичай вторинними, хоча і не менш шкодочинними факторами.

Патогенез. За результатами досліджень встановлено пряму залежність поширеності туберкульозу *Fraxinus excelsior* від його частки у насадженнях різних вікових груп. Зі зменшенням частки ясеня у складі деревостану відбувається зниження кількості дерев, уражених *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*.

Так, у чистих ясеневих деревостанах свіжих дібров поширеність туберкульозу була найбільшою для всіх вікових груп: молодняки – 79,3%, середньовікові – 47,8%, пристигаючі деревостани – 42,3%. У молодняках, середньовікових і пристигаючих насадженнях із 6-9 одиницями *Fraxinus excelsior* у складі середньозважена поширеність хвороби становила відповідно 41,6; 33,6 і 30,7%, що в 1,4-2 рази менше, ніж у чистих деревостанах. За частки ясеня в насадженні у межах 3–5 одиниць поширеність хвороби у молодняках, середньовікових і пристигаючих насадженнях становила 24,2; 20,5 та 15,8% відповідно. При цьому у молодняках, середньовікових і пристигаючих насадженнях з часткою *Fraxinus excelsior* 30% у складі виявлено 17,6, 14,8 і 9,7% уражених збудником туберкульозу дерев відповідно, що в 4,5, 3,2 і в 4,3 рази менше, ніж у чистих деревостанах відповідних вікових груп (рис. 3).

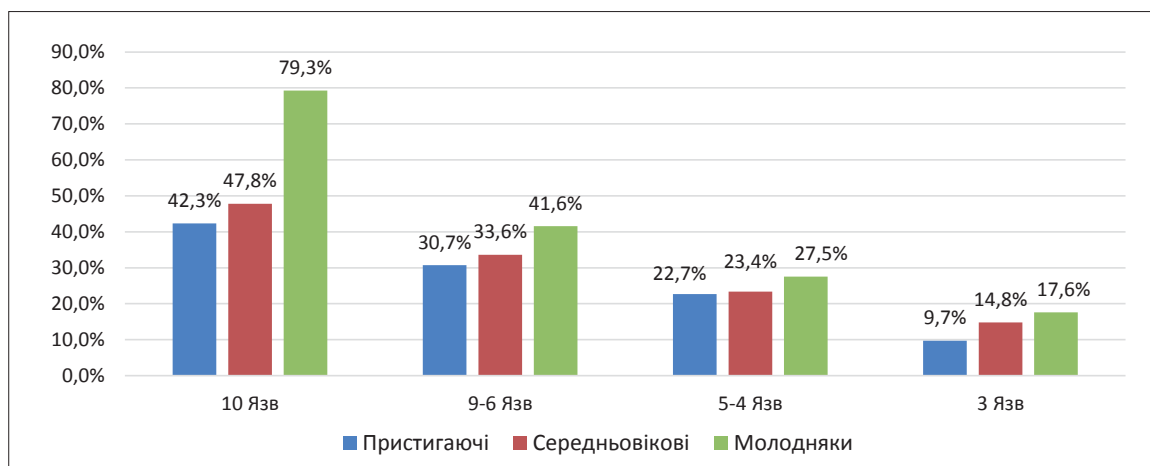


Рис. 3. Поширення туберкульозу в насадженнях різного віку залежно від частки *Fraxinus excelsior* у складі деревостану

Fig. 3. The spread of tuberculosis in stands of different ages depending on the share of *Fraxinus excelsior* in the stand

Отримані дані вказують на те, що частка ясеня звичайного у насадженнях у межах центичного оптимуму (25-30%) впродовж усього періоду вирощування деревостанів є одним із вагомих чинників

індукції демуаційних процесів у лісові біоценози та сприяє формуванню високопродуктивних, біотично стійких дубово-ясеневих насаджень як з погляду активізації метаболічних процесів, так і з погляду

підвищення стійкості дерев до збудників інфекційних хвороб, зокрема до туберкульозу. Щодо зменшення поширеності хвороби у насадженнях старших вікових груп (середньовікових, пристигаючих) порівняно з молодняками, то цей аспект, зазвичай, пов'язаний безпосередньо із господарською діяльністю. Окрім того, певна кількість уражених дерев (у молодняках – більша, у середньовікових і пристигаючих – менша) відмирає природним шляхом.

За результатами досліджень встановлено, що поширення туберкульозної патології залежить від низки чинників, насамперед – від повноти, віку, складу та походження деревостану. Так, найсильніші ураження ясена туберкульозом спостережено за

високої повноти деревостану, у насадженнях молодого віку, за максимальної участі породи у складі та у насадженнях паростевого походження (рис. 4).

Для паростевих насаджень ясена характерна знижена стійкість до збудника туберкульозу. Як у регіоні досліджень, так і загалом в ареалі *Fraxinus excelsior*, туберкульоз досяг епіфітотії на паростевих рослинах, особливо молодого віку (за значного поширення і розвитку туберкульозу такі рослини зазвичай відмирають). З урахуванням патогенезу *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* виділено три категорії ураження стовбура: суцільне, локальне та поодинокі (осередкове або плямисте) (Kulbanska, & Goychuk, 2015).

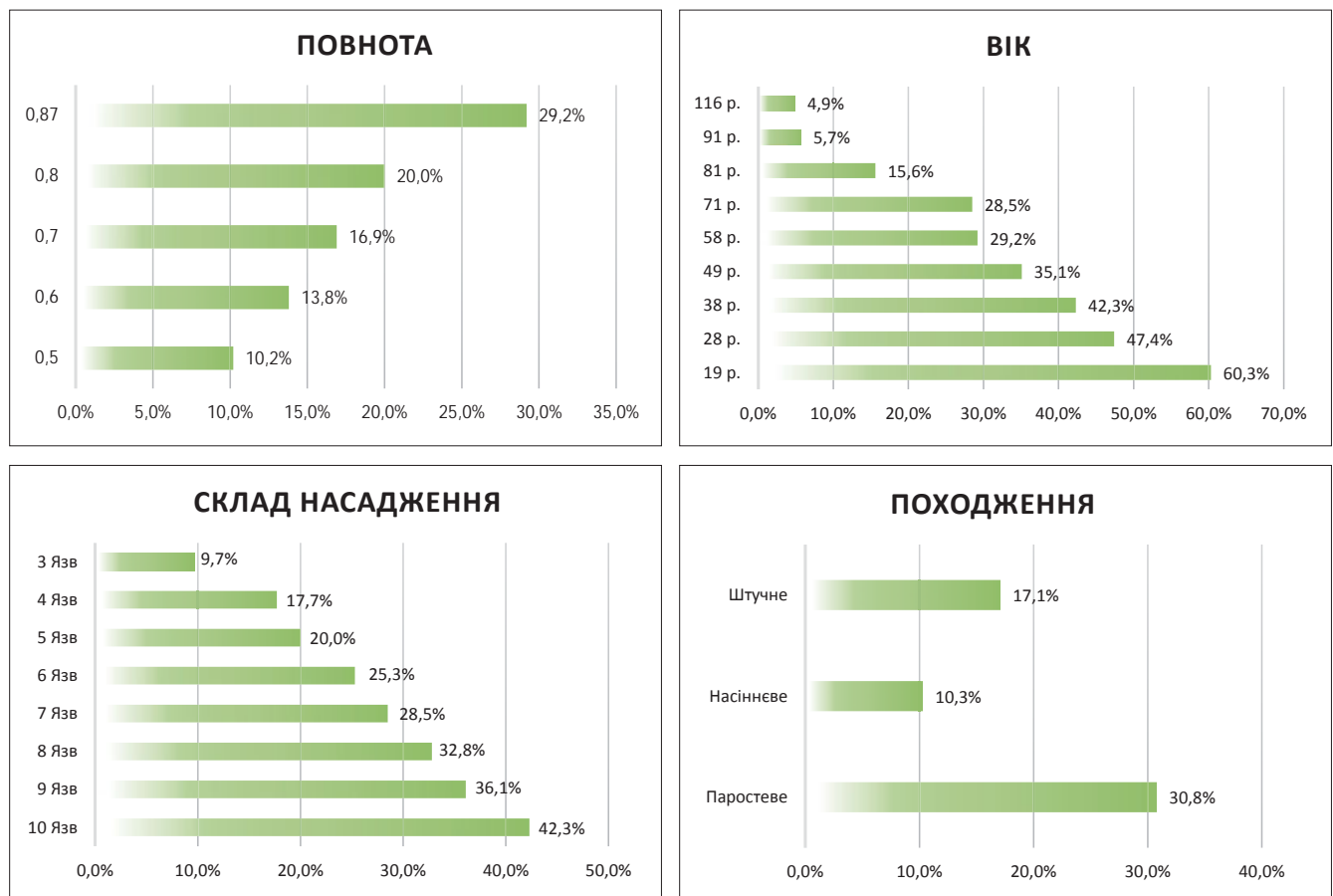


Рис. 4. Поширення туберкульозної патології *Fraxinus excelsior* залежно від повноти, віку, участі у складі та походження деревостану

Fig. 4. The spread of tuberculous pathology of *Fraxinus excelsior*, depending on the density, age, composition and origin of the stand

Зменшення кількості уражених дерев *Fraxinus excelsior* з віком (у 2-5 (7)-річних деревостанах виявлено 80,7% інфікованих туберкульозом рослин, у 15-20-річних – 67,6%, у 30-35-річних – 50,5%, у 45-50-річних – 28,1%, у 60-70-річному віці – у межах 20%) пов'язуємо з наведеними вище чинниками.

Проте йдеться не про затухання патологічного процесу з віком (адже уражена *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* рослина самостійно не звільняється

від інфекції), а про відмирання (нехай і незначне) деяких екземплярів та про видалення хворих дерев під час доглядових рубок. Варто зазначити, що уражені рослини у будь-якому віці мають приховані фаути у деревині (почорніння, тріщини, гнилі ділянки зі значним поширенням вздовж стовбура), що її суттєво знецінює.

Дискусія (Discussion). Наразі деградація та масове всихання ясеневих насаджень досягла глобального рівня і відзначена практично по всьому ареалу

багатьох видів ясена, зокрема і *Fraxinus excelsior*. З різних місць планети надходять звістки про подібну та відмінну симптоматику патології. На основі досліджень висунуто низку можливих її причин.

В етиології погіршення санітарного стану дерев роду *Fraxinus* переважає мікозна точка зору. Зокрема, збудником «ash dieback», яку вважають основною в патології ясена, названо анаморфний гриб *Chalara fraxinea* (Kowalski, & Holdenrieder, 2009). У 2009 р. було виявлено, що це – нестатеві стадія нового для Європи телеоморфного виду *Hymenosyphus pseudoalbidus* Queloz et al. (Gross et al., 2014). Нещодавно уточнено назву виду гриба – *Hymenoscyphus fraxineus* Baral et al. та здійснено низку глибоких генетичних досліджень геномів *H. pseudoalbidus* та *H. albidus* молекулярними методами (Harper et al., 2016; Gil et al., 2017; Zhao et al., 2020; Díaz-Yáñez et al., 2020). Варто відзначити, що у свіжих дібровах Західного Поділля ми виявили типові симптоми захворювання, відомого як «ash dieback» («смертельна хвороба» ясена, «периферійне відмирання», «патогенне всихання ясена»). При цьому, із патології типу «ash dieback» виділено декілька видів анаморфних грибів і бактерій, зокрема *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, *Erwinia horticola* та *Xanthomonas* sp., проте *Hymenoscyphus pseudoalbidus* не був ізольований (Kulbanska, & Goychuk, 2015). Відомо також про роль базидіальних грибів з роду *Armillaria*, зокрема *Armillaria cepistipes*, у явищі випадання дерев ясена звичайного внаслідок ураження кореневої системи (Lygis, Vasiliauskas, Larsson, & Stenlid, 2005; Chandelier et al., 2016). Безумовно, проте не визначальною, є роль інших видів грибних організмів, зокрема *Alternaria* sp., *Epicoccum* sp., *Phytophthora* sp., у всиханні та відмиранні дерев роду *Fraxinus* (Przybył, 2002).

Незважаючи на порівняно невелике різноманіття фітопатогенних бактерій (роди *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Erwinia*, *Agrobacterium*, *Brenneria*, *Xylella*, *Rhizobium*, *Azotobacter*, *Corynebacterium*, *Bacillus*, *Clostridium*, *Enterobacter*), вони відіграють помітну роль у патологічних процесах лісових деревних рослин, зокрема і ясена звичайного (Черпаков, 2012). Серед інфекційних захворювань пагонів, суцвіть і стовбурів *Fraxinus excelsior* найпоширенішою і найшкочиннішою є саме хвороба бактеріального походження – туберкульоз, збудником якого є фітопатогенна бактерія *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* (Iacobellis, Caponero, & Evidente, 1998; Черпаков, 2012; Ramos et al., 2012; Suresh, Borkar, & Yumlembam, 2016). Постійно здійснюються дослідження, що дають змогу досконаліше вивчити вірулентність та агресивність збудника. Так, в Італії виділено та охарактеризовано мутанти *Pseudomonas syringae* за різним проявом патогенності і реакції надчутливості (Ogris et al., 2009). В Японії штами *Pseudomonas syringae* поділено на п'ять груп шляхом порівняння гомології ДНК (Zhao et al., 2012). Наразі агресивність збудника пов'язують з утво-

ренням ним фітогормонів індолілоцтової кислоти і цитокінінів (Husson et al., 2011). Здійснюють дослідження мікробно-рослинних взаємовідносин, зокрема в частині індукції демураційних процесів у фітоценозі і підвищення імунного захисту рослин (Schlegel, Dubach, Vuol, & Sieber, 2016).

Інвазійні види комах, зокрема йдеться про ясеневу смарагдову вузькотілу златку (*Agrilus planipennis* F.), становлять небезпеку для листяних деревних видів, особливо для *Fraxinus excelsior*, адже здатні атакувати та призводити до стрімкого відмирання абсолютно здорових дерев (Chen, Ulyshen, & Poland, 2012; Siegert, Secord, & McCullough, 2014; Poland et al., 2015; Macquarrie, & Scharbach, 2015). Низка авторів стверджують, що причиною виникнення нетипових скупчень (галів, наростів, новоутворень) є комахи *Eriophyes fraxinivorus* Felt (синонім *Aceria fraxiniflora* Felt) (Korda et al., 2019). Автори проаналізували фітохімічний склад галів, що формуються на суцвіттах європейських видів ясена (*F. angustifolia*, *F. excelsior* та *F. ornus*). Проте причини виникнення цього явища не підтверджено (Zürn et al., 2019). Базуючись на результатах наших досліджень, формування гроноподібних новоутворень замість типових суцвіть на деревах *Fraxinus excelsior* пов'язано винятково з бактеріальною етіологією, зокрема зі збудником туберкульозу ясена – *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, і є однією із фаз (етапів) перебігу патогенезу (Goychuk et al., 2020).

Шкочинну дію на дерева роду *Fraxinus* мають фітопаразитичні нематоди, які найчастіше відзначено на деревах *Fraxinus americana* – *Meloidogyne* sp., *Aphelenchoides* sp., *Criconema* sp., *Criconemoides* sp., *C. beljaevae*, *C. macrodorum*, *Ditylenchus* sp., *Gracilacus audriellus*, *Helicotylenchus* sp., *H. playturus*, *Hemicycliophora* sp., *H. gigas*, *Hoplolaimus* sp., *Longidorus* sp., *L. elongatus*, *Meloidogyne* sp., *M. ovalis*, sp': *Paratylenchus* sp., *Pratylenchus* sp., *P. crenatus*, *Rotylenchus* sp., *Trichodorus* sp., *T. aequalis*, *Tylenchorhynchus* sp., *Xiphinema* sp., *X. americanum*, *X. Chambersi*; на деревах *Fraxinus excelsior* – *Helicotylenchus paxilli*, *H. varicaudatus*, *Pratylenchus penetrans*; на деревах *Fraxinus mandschurica* – *Meloidogyne* sp.; на деревах *Fraxinus nigra* – *Meloidogyne* sp.; на деревах *Fraxinus pensylvanica* – *Criconemoides curvatum*, *Xiphinema americanum*; на деревах *Fraxinus syriaca* – *Meloidogyne javanica*; на деревах *Fraxinus velutina* – *Meloidogyne* sp. (Ruehle, 1967). Сучасні дослідження нематодного комплексу дерев ясена свідчать про особливу небезпеку з боку виду *Bursaphelenchus crenati* (Ryss, & Polyana, 2018).

Окреме місце у патологічному процесі всихання *Fraxinus excelsior* варто віддати фітоплазмам, як найменш дослідженим фітопатогенам (Bricker, & Stutz, 2004).

Періодично у науковій літературі з'являються повідомлення про вірусне походження патогене-

зу ясена звичайного. При цьому на сьогодні світовій науковій спільноті відома лише мозаїчна хвороба дерев роду *Fraxinus*, збудником якої є *Tobacco mosaic virus* (TMV) (Jinguang et al., 2004).

Отже, патологія *Fraxinus excelsior* пов'язана з різними чинниками – мікроміцетами (Przybył, 2002; Lygis et al., 2005; Kowalski, & Holdenrieder, 2009; Davydenko et al., 2013; Gross et al., 2014; Kulbanska, & Goychuk, 2015; Chandelier et al., 2016; Harper et al., 2016; Gil et al., 2017; Díaz-Yáñez et al., 2020), бактеріями (Черпаков, 2012; Schlegel et al., 2016; Goychuk et al., 2020), нематодами (Ruehle, 1967; Ryss, & Polyanina, 2018), мікоплазмами (Bricker, & Stutz, 2004), шкодочинною ентомофауною (Chen et al., 2012; Siegert et al., 2014; Poland et al., 2015; Macquarrie, & Scharbach, 2015; Korda et al., 2019), а також несприятливими кліматичними (сिनоптичними) і ґрунтово-гідрологічними чинниками (Matisons et al., 2012; Goberville et al., 2016), що вказує на те, що патологія *Fraxinus excelsior* – явище багатогранне, в якому системно взаємопов'язані процеси інфекційного та неінфекційного характеру, що суттєво ускладнює діагностику її першопричин.

Наразі в Україні склалася непроста ситуація з фітосанітарним станом *Fraxinus excelsior*, яка потребує нагального вирішення (Kulbanska, & Goychuk, 2015; Goychuk et al., 2020). Характерною рисою у цьому разі є послідовне географічне погіршення стану деревних насаджень, що перебувають у підпорядкуванні Державного агентства лісових ресурсів України, а також дерев ясена в лісопарках, ползахисних смугах, у насадженнях населених пунктів. Візуальний прояв наслідків патології системно взаємопов'язаний з гідротермічними показниками поточного року, фізіологічним станом дерев і наявністю комах-фітофагів.

Особливе занепокоєння викликає туберкульоз ясена (збудник – *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*), що системно уражує стовбури, пагони, суцвіття (Гойчук та ін., 2004; Kulbanska, & Goychuk, 2015; Goychuk et al., 2020). Зокрема, під дією патогена в уражених рослинах утворюються численні раковини, порожнечі, каверни, гнилі ділянки і т. ін., що не тільки погіршує фізіологічні процеси дерев і знецінює деревину, але й суттєво загрожує насінному поновленню цієї цінної деревної породи через ураження генеративних органів.

Висновки (Conclusions). Сучасний фітосанітарний стан *Fraxinus excelsior* у лісах України пов'язаний з комплексом несприятливих абіотичних та біотичних чинників в їх системній взаємодії.

Під час дослідження симптоматики та особливостей патогенезу туберкульозу *Fraxinus excelsior* виділено п'ять етапів (фаз) захворювання і три категорії ураження стовбура, що дає змогу вчасно розпізнати уражене дерево для кожної вікової групи насаджень.

Мікробіота інфікованих пагонів, листків і бруньок всихаючих насаджень *Fraxinus excelsior* представлена комплексом патогенних видів родів

Pseudomonas sp., *Erwinia* sp., *Xanthomonas* sp., які дисперсно локалізуються на ураженій ділянці. Найпоширенішою і найшкодочиннішою компонентою патогенної мікрофлори є збудник туберкульозу ясена, який за анатомо-морфологічними і фізіолого-біохімічними характеристиками ідентифікований нами як *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*. Під час штучного ураження ясена звичайного *P. syringae* pv. *savastanoi* виявила високі патогенні властивості на різних органах деревного виду та індикаторних рослинах. Листки *Fraxinus excelsior* не чутливі до збудника.

Із уражень ясена ізольовано 10 видів мікроміцетів, які належать до анаморфних грибів. Найвищий коефіцієнт заселення (57,1%) характерний для *Ulocladium botrytis*, найнижчий (14,3%) – для *Acremonium strictum*, *Cylindrocarpon didymum*, *Fusarium sporotrichiella*, *Fraxinus heterosporum*.

Встановлено пряму залежність поширення туберкульозу від частки ясена у складі насаджень різних вікових груп. У регіоні досліджень туберкульоз досягає епіфітотії на паростевих деревах *Fraxinus excelsior*, особливо молодого віку.

Для профілактики та задля зниження загального інфекційного фону необхідно здійснювати систематичний моніторинг у насадженнях за участю *Fraxinus excelsior*, дотримуватись ценотичного оптимуму ясена у складі деревостанів, не допускати куртинного загущення, видаляти й утилізувати молоді паростеві дерева, уражені *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, та створювати сприятливі умови для росту і розвитку цього цінного деревного виду. Перспективним напрямом є використання біопрепаратів на базі *Bacillus* sp. та інших міко- і мікроорганізмів з наявними антагоністичними властивостями до фітопатогенів.

Подяки (Acknowledgments). Автор висловлює щирі подяки співробітникам відділу фітопатогенних бактерій Інституту мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України за сприяння у виконанні наукових експериментальних досліджень, а також рецензентам за зроблені зауваження та побажання, які покращили зміст цієї роботи.

Список літератури (References)

- Гвоздяк, Р.І. (2005). Перспективні напрями дослідження фітопатогенних бактерій. *Фітопатогенні бактерії. Фітонцидологія. Аллопатія: матеріали Міжнародної наукової конференції* (Київ, 4-6 жовтня 2005 р.), с. 3-8. Житомир, Україна: Вид-во Державного аграрного університету [Gvozdyak, R.I. (2005). Perspective directions of research of phytopathogenic bacteria. In Proceedings of the International Scientific Conference *Phytopathogenic bacteria. Phytoncidology. Allelopathy*, 3-8. Zytomyr, Ukraine: State Agrarian University Publishing House] (in Ukrainian)

- Гойчук, А. Ф., Гордієнко, М. І., Гордієнко, Н. М., Макачук, Я. І., & Гойчук, Д. А. (2004). *Патологія дібров*. Київ: Либідь. 470 с. [Goychuk, A. F., Gordienko, M. I., Gordienko, N. M., Makarchuk Ya. I., & Goychuk, D. A. (2004). *Pathology of oak forests*. Kyiv: Lybid] (in Ukrainian)
- Патика, В. П., Пасічник, Л. А., Гвоздяк, Р. І., Петриченко, В. Ф., Корнійчук, О. В., Калініченко, А. В., ... Томашук, О. В. (2017). *Фітопатогенні бактерії. Методи дослідження*. Вінниця: Віндрук. 432 с. [Patyka, V. P., Pasichnyk, L. A., Hvozdyak, R. I., Petrychenko, V. F., Korniychuk, O. V., Kalinichenko A. V., ... Tomashuk, O. V. (2017). *Phytopathogenic bacteria. Research methods*. Vinnytsia: Windruck] (in Ukrainian)
- Площі пробні лісовпорядні. Метод закладання. (2006). СОУ 02.02-37-476:2006. [Чинний від 2007-05-01]. Київ: Мінагрополітики України [Forest inventory sample plots. Establishing method. (2006). Corporate standard 02.02-37-476:2006]. Valid from May 1, 2007. Kyiv: Ministry of Agrarian Policy of Ukraine] (in Ukrainian)
- Черпаков, В. В. (2012). Бактериальные болезни лесных пород в патологии леса. *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*, 200, 292-303. [Cherpakov, V. V. (2012). Bacterial diseases of forest species in forest pathology. *Proceedings of the St. Petersburg Forestry Academy*, 200, 292-303. Retrieved from <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20539875>] (in Russian)
- Balows, A. (1975). Bergey's Manual of Determinative Bacteriology. Eighth Edition. *American Journal of Public Health*, 65 (3), 315
- Bricker, J. S., & Stutz, J. (2004). Phytoplasmas associated with ash decline. *Journal of Arboriculture*, 30 (3), 193-199. Retrieved from <https://asu.pure.elsevier.com/en/publications/phytoplasmas-associated-with-ash-decline>
- Chandelier, A., Delhayе, N., & Helson, M. (2011). First Report of the Ash Dieback Pathogen *Hymenoscyphus pseudoalbidus* (Anamorph *Chalara fraxinea*) on *Fraxinus excelsior* in Belgium. *Plant Disease*, 95 (2), 220. <https://doi.org/10.1094/PDIS-07-10-0540>
- Chandelier, A., Gerarts, F., Martin, G. S., Herman, M., & Delahaye, L. (2016). Temporal evolution of collar lesions associated with ash dieback and the occurrence of *Armillaria* in Belgian forests. *Forest Pathology*, 46 (4), 289-297. <https://doi.org/10.1111/efp.12258>
- Chen, Y., Ulyshen, M. D., & Poland, T. M. (2012). Differential utilization of ash phloem by emerald ash borer larvae: Ash species and larval stage effects. *Agricultural and Forest Entomology*, 14 (3), 324-330. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2012.00572.x>
- COST (2011). European cooperation in science and technology. Fraxinus dieback in Europe: elaborating guidelines and strategies for sustainable management (FRAXBACK), on-line version, URL:http://www.cost.eu/COST_Actions/fps/FP1103
- 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*. *Forest Pathology*, 43, 462-467. <https://doi.org/10.1111/efp.12055>
- Díaz-Yáñez, O., Mola-Yudego, B., Timmermann, V., Tollefsrud, M. M., Hietala, A. M., & Oliva, J. (2020). The invasive forest pathogen *Hymenoscyphus fraxineus* boosts mortality and triggers niche replacement of European ash (*Fraxinus excelsior*). *Scientific Reports*, 10 (1), 5310. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61990-4>
- Gil, W., Kowalski, T., Kraj, W., Zachara, T., Łukasiewicz, J., Paluch, R., Novakovska, Ju. A., & Oszaiko, T. (2017). Ash dieback in Poland – History of the phenomenon and possibilities of its limitation. In R. Vasaitis, & R. Enderle (Eds.), *Dieback of European ash (Fraxinus spp.) – Consequences and Guidelines for Sustainable Management* (pp. 176-184). Uppsala, Sweden: Swedish University of Agricultural Sciences. Retrieved from https://www.researchgate.net/publication/313368936_Ash_dieback_in_Poland_-_history_of_the_phenomenon_and_possibilities_of_its_limitation
- Goberville, E., Hautekèete, N.-C., Kirby, R. R., Piquot, Y., Luczak, C., & Beaugrand, G. (2016). Climate change and the ash dieback crisis. *Scientific Reports*, 6. <https://doi.org/10.1038/srep35303>
- Goychuk, A. F., Drozda, V. F., Shvets, M. V., & Kulbanska, I. (2020). Bacterial wetwood of silver birch (*Betula pendula* Roth.): Symptomology, etiology and pathogenesis. *Folia Forestalia Polonica*, 62 (3), 145-159. <https://doi.org/10.2478/ffp-2020-0015>
- Goychuk, A. F., Kulbanska, I. M., & Shvets, M. V. (2020). Bacteria associated with *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* in the pathology of *Fraxinus excelsior* L.. *Microbiological Journal*, 82 (3), 22-34. <https://doi.org/10.15407/microbiolj82.03.022>
- Gross, A., Holdenrieder, O., Pautasso, M., Queloz, V., & Sieber, T. N. (2014). *Hymenoscyphus pseudoalbidus*, the causal agent of European ash dieback. *Molecular Plant Pathology*, 15 (1), 5-21. <https://doi.org/10.1111/mpp.12073>
- Halmschlager, E., & Kirisits, T. (2008). First report of the ash dieback pathogen *Chalara fraxinea* on *Fraxinus excelsior* in Austria. *Plant Pathology*, 57 (6), 1177-1177. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2008.01924.x>
- Harper, A., Mckinney, L., Nielsen, L., Havlickova, L., Li, Y., Trick, M., ... Bancroft, I. (2016). Molecular markers for tolerance of European ash (*Fraxinus excelsior*) to dieback disease identified using Associative Transcriptomics. *Scientific Reports*, 6, 19335. <https://doi.org/10.1038/srep19335>
- Husson, C., Scala, B., Caël, O., Frey, P., FEAU, N., Ioos, R., & Marçais, B. (2011). *Chalara fraxinea* is an invasive pathogen in France. *European Journal of Plant Pathology*, 130 (3), 311-324. <https://doi.org/10.1007/s10658-011-9755-9>

- Iacobellis, N.S., Caponero, A., & Evidente, A. (1998). Characterization of *Pseudomonas syringae* ssp. *Savastanoi* strains isolated from ash. *Plant Pathology*, 47 (1), 73-83. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.1998.00202.x>
- Jankovský, L., & Holdenrieder, O. (2009). *Chalara fraxinea* – ash dieback in the Czech Republic. *Plant Protection Science*, 45 (2), 74-78. <https://doi.org/10.17221/45/2008-PPS>
- Jinguang, H., Guozhong, T., Zaifeng, F., & Huaifang, L. (2004). Detection of tobacco mosaic virus from *Fraxinus chinensis* by RT-PCR. *Journal of Laiyang Agricultural College*, 21 (1), 34-36
- Klement, Z., Rudolph, K., & Sands, D.C. (1990). *Methods in phytobacteriology*. Budapest : Akadémiai Kiadó
- Korda, M., Csóka, G., Szabó, Á., & Ripka, G. (2019). First occurrence and description of *Aceria fraxiniflora* (Felt, 1906) Acariformes: Eriophyoidea) from Europe. *Zootaxa*, 4568 (2), 293-306. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4568.2.5>
- Kowalski, T., & Holdenrieder, O. (2009). Pathogenicity of *Chalara fraxinea*. *Forest Pathology*, 39 (1), 1-7. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2008.00565.x>
- Kowalski, T., & Holdenrieder, O. (2009). The teleomorph of *Chalara fraxinea*, the causal agent of ash dieback. *Forest Pathology*, 39, 304-308. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2008.00589.x>
- Kulbanska, I.N., & Goychuk, A.F. (2015). Pathogenic Myco- and Microflora of *Fraxinus Excelsior* in Podolya Ukraine. *Mikrobiolohichnyi Zhurnal*, 77, 62-69. <https://doi.org/10.15407/microbiolj77.05.062>
- Langer, G. (2017). Collar rots in forests of Northwest Germany affected by ash dieback. *Baltic Forestry*, 23 (1), 4-19. Retrieved from https://www.nw-fva.de/fileadmin/nwfv/publikationen/pdf/langer_collar_rotts_in_forests.pdf
- Lygis, V., Vasiliauskas, R., Larsson, K.-H., & Stenlid, J. (2005). Wood-inhabiting fungi in stems of *Fraxinus excelsior* in declining ash stands of northern Lithuania, with particular reference to *Armillaria cepistipes*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 20 (4), 337-346. <https://doi.org/10.1080/02827580510036238>
- Macquarrie, C.J.K., & Scharbach, R. (2015). Influence of Mortality Factors and Host Resistance on the Population Dynamics of Emerald Ash Borer (Coleoptera: Buprestidae) in Urban Forests. *Environmental Entomology*, 44 (1), 160-173. <https://doi.org/10.1093/ee/nvu011>
- Matisone, I., Matisons, R., Laiviņš, M., & Gaitnieks, T. (2018). Statistics of ash dieback in Latvia. *Silva Fennica*, 52 (1). <https://doi.org/10.14214/sf.9901>
- Matisons, R., Elferts, D., & Brūmelis, G. (2012). Changes in climatic signals of English oak tree-ring width and cross-section area of earlywood vessels in Latvia during the period 1900–2009. *Forest Ecology and Management*, 279, 34-44. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.05.029>
- Ogris, N., Hauptman, T., Jurc, D., Floreancig, V., Marsich, F., & Montecchio, L. (2009). First Report of *Chalara fraxinea* on Common Ash in Italy. *Plant Disease*, 94 (1), 133-133. <https://doi.org/10.1094/PDIS-94-1-0133A>
- Poland, T.M., Chen, Y., Koch, J., & Pureswaran, D. (2015). Review of the emerald ash borer (Coleoptera: Buprestidae), life history, mating behaviours, host plant selection, and host resistance. *The Canadian Entomologist*, 147 (3), 252-262. <https://doi.org/10.4039/tce.2015.4>
- Przybył, K. (2002). Fungi associated with necrotic apical parts of *Fraxinus excelsior* shoots. *Forest Pathology*, 32, 387-394. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0329.2002.00301.x>
- Ramos, C., Matas, I.M., Bardaji, L., Aragón, I.M., & Murillo, J. (2012). *Pseudomonas savastanoi* pv. *savastanoi*: Some like it knot. *Molecular Plant Pathology*, 13 (9), 998-1009. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2012.00816.x>
- Ruehle, J.L. (1967). *Distribution of plant-parasitic nematodes associated with forest trees of the world*. Plant Nematologist Forestry Sciences Laboratory Athens, Georgia. 156 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.149734>
- Ryss, A.Y., & Polyanina, K.S. (2018). Characterization of Juvenile Stages of *Bursaphelenchus crenati* Rühm, 1956 (Nematoda: Aphelenchoidoidea). *Journal of Nematology*, 50 (4), 459-472. <https://doi.org/10.21307/jofnem-2018-042>
- Schlegel, M., Dubach, V., Buol, L., & Sieber, T. (2016). Effects of endophytic fungi on the ash dieback pathogen. *FEMS Microbiology Ecology*, 92, fiw142. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw142>
- Siegert, N.W., Secord, T., & McCullough, D.G. (2014). Submersion as a tactic to prevent emergence of emerald ash borer *Agrilus planipennis* from black ash logs. *Agricultural and Forest Entomology*, 16 (3), 321-325. <https://doi.org/10.1111/afe.12057>
- Suresh, G., Borkar, & Yumlembam R.A. (2016). *Bacterial Diseases of Crop Plants* (1st ed.). CRC Press. 616 p. <https://doi.org/10.1201/9781315367972>
- Talgø, V., Sletten, A., Brurberg, M.B., Solheim, H., & Stensvand, A. (2009). *Chalara fraxinea* Isolated from Diseased Ash in Norway. *Plant Disease*, 93 (5), 548. <https://doi.org/10.1094/PDIS-93-5-0548A>
- Zhao, Y.-J., Hosoya, T., Baral, H.-O., Hosaka, K., & Kakishima, M. (2012). *Hymenoscyphus pseudoalbicus*, the correct name for *Lambertella albida* reported from Japan. *Mycotaxon*, 122, 25-41. <https://doi.org/10.5248/122.25>
- Zürn, M., Tóth, G., Kraszni, M., Sólyomváry, A., Mucsi, Z., Deme, R., ... Boldizsár, I. (2019). Galls of European *Fraxinus* trees as new and abundant sources of valuable phenylethanoid and coumarin glycosides. *Industrial Crops and Products*, 139, 111517. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.111517>

**Symptoms, prevalence and harmfulness
of *Fraxinus excelsior* L. tuberculosis
(pathogen – *Pseudomonas syringae* pv.
savastanoi (Smith 1908) Young et al.)**

I. Kulbanska¹

It should be noted that in recent years there has been observed a epiphytic dieback of many species of forest woody plants in Ukraine as well as in other countries, which is of dynamic nature and tends to grow. In the deep pathology of this phenomenon, phytopathogenic bacteria, which have a high reproductive energy and are able to penetrate into the plant from the outside and to cause a pathological process, are left out of consideration.

It is found that the most common and harmful disease of common (European) ash is tuberculosis. The infection of common ash begins at an age of 2-3 years at the corresponding height of the trunk. Infection can be both exogenous and endogenous. The primary symptoms of tuberculosis (the so-called “scab”) appear on young trunks with a smooth (primary) grayish-green bark and are characterized by slight local swelling of the upper layer of cells, the appearance of microcracks, and small elliptical soft tumors filled with an odorless gray sticky bacterial mass. Tuberculosis causes more economic than environmental damage. Affected trees of older age groups die off relatively rarely, but as a result of a characteristic pathological process, wood is gets devalued. Affected trunks are usually cut down for firewood.

Anatomical, morphological, cultural and physiological-biochemical studies were carried out at the Department of Phytopathogenic Bacteria, the D. K. Zabolotny Institute of Microbiology and Virology of the National Academy of Sciences of Ukraine. The bacteria *Pseudomonas* sp., *P. fluorescens*, *P. syringae*, *Erwinia herbicola*, *E. horticola*, *Xanthomonas* sp. and micromycetes *Cladosporium cladosporioides*,

Ulocladium botrytis, *Mycelia sterilia* (dark), *Mycelia sterilia* (orange), *Fusarium* sp., *Acremonium strictum*, *Cylindrocarpon didymum* etc. were isolated from tuberculosis pathology as an accompanying myco- and microbiota. It is shown that *Xanthomonas* sp. is found in the experiment variable pathogenic properties, which indicates the expansion of its specialization and indicates the need for further study of bacterial pathology of forest woody plants. In the pathogenesis of the disease, five stages (phases) of its development are distinguished and the main symptomatic characteristics of the lesions are given, which makes it possible to timely identify the affected tree for each age group of stands.

The methods for diagnosing bacterial diseases of common ash have been improved. The species composition of the harmful entomofauna as a vector of infectious pathology has been determined. It has been shown that hydrothermal stress is a catalyzing factor for the epiphytic dieback of common ash.

It was revealed that there is a direct relationship between the spread of tuberculosis and the proportion of ash in the composition of stands of different age groups. In the research region, tuberculosis reaches epiphytic on the coppice-originating trees of *Fraxinus excelsior* growing in dense stand, especially when they are young.

It is shown that the pathology of common ash is a multifaceted phenomenon with interrelated processes of an infectious and non-infectious nature. The need to distinguish between the etiology and pathogenesis of this negative phenomenon is indicated, that is, one should not mix the factors that lead to the weakening of common ash (catalyzing factors) and the factors that cause epiphytic dieback. For the purpose of preventing and reducing the general infectious background, systematic monitoring should be carried out in stands with the participation of *Fraxinus excelsior* to observe the cenotic optimum of ash in the composition of forest stands, to prevent thickening, to remove and dispose of young ground-ash tree affected by *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi*, and create favorable conditions for the growth and development of common ash.

Key words: tuberculous pathology; pathogenic myco- and microbiota; pathogen; pathogenesis; antagonism; the prevalence of the disease.

¹ Ivanna Kulbanska – Ph.D Biology, Associate Professor of Forestry. National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Street General Rodimtsev, 19, Kyiv, Ukraine, 03041. Tel: +380507819710. E-mail: kulbanska@nubip.edu.ua ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3424-8106>