

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ БІОРЕСУРСІВ І
ПРИРОДОКОРИСТУВАННЯ УКРАЇНИ**

Кваліфікаційна наукова праця
на правах рукопису

КУЛЬБАНСЬКА ІВАННА МИКОЛАЇВНА

УДК 630*2:574:581.526(477.85/.86)

ДИСЕРТАЦІЯ

**ЛІСІВНИЧО-ЕКОЛОГІЧНІ ЗАСАДИ ФОРМУВАННЯ БІОТИЧНОЇ
СТІЙКОСТІ ДЕРЕВОСТАНІВ ЗА УЧАСТІ *ABIES ALBA* MILL. У
ПОКУТСЬКО-БУКОВИНСЬКИХ КАРПАТАХ**

06.03.03 «Лісознавство і лісівництво»

Подається на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень.
Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на
відповідне джерело

І. М. Кульбанська

Науковий консультант
Гойчук Анатолій Федорович,
доктор сільськогосподарських наук,
професор

Київ – 2025

АНОТАЦІЯ

Кульбанська І. М. Лісівничо-екологічні засади формування біотичної стійкості деревостанів за участі *Abies alba* Mill. у Покутсько-Буковинських Карпатах. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук зі спеціальності 06.03.03 «Лісознавство і лісівництво». Національний університет біоресурсів і природокористування України. Київ, 2025.

У дисертаційній роботі наведено теоретико-методологічні засади та експериментальні обґрунтування комплексного впливу лісівничо-екологічних чинників на біотичну стійкість деревостанів за участі *Abies alba* у Покутсько-Буковинських Карпатах. Ретроспективний аналіз наукової літератури у поєднанні з власними дослідженнями вказує на масштабні обсяги деградації лісів як в Україні, зокрема в Карпатському регіоні, так і за її межами. Глобальна трансформація екосистем Карпат уже призвела до зменшення площ лісів, зміни їх видового складу, у тому числі внаслідок поширення інвазійних видів шкідників та збудників хвороб, порушення функцій лісових екосистем, масового всихання деревних рослин, деградації та ерозії ґрунтів, що в сукупності і викликає руйнування стійкої у минулому системи природних гірських лісів.

Абіотичні та антропічні чинники є тригерами не лише втрати біотичної стійкості, а й порушення системної взаємодії гетеротрофного складника лісового біоценозу (насамперед міко- і мікроорганізмів різних трофічних рівнів, у т.ч. ендوفітів, зокрема патогенних) як між собою, так і з деревними рослинами. Наразі дослідження системної взаємодії автотрофів і гетеротрофів взагалі, і в лісовому біоценозі зокрема, мають фрагментарний характер. Щодо ендوفітного складника аутоміко- та мікробіоти (як потужного вектора в епіфітотійних патологіях деревних рослин), то такі дослідження лише розпочаті, а для дослідного регіону є піонерними. Акцентується увага на тому, що ендوفітизм слід розглядати як загальнобіологічне явище. У зв'язку з цим актуальним як з точки зору розуміння загальнобіологічних проблем зі зниження біотичної

стійкості деревостанів, так і з огляду на поширення і шкодочинність гетеротрофних складників, зокрема міко- і мікроорганізмів (у т.ч. і вітальних облігатів), у конкретному регіоні на тлі впливу кліматичних змін, лісорослинних умов, лісогосподарської діяльності тощо, є прогнозування на цій основі ризиків погіршення фітосанітарного стану деревостанів і заходів підвищення їх біотичної стійкості.

В основі теоретико-методологічних, методичних та експериментальних досліджень лежить системний підхід до пізнання процесів, явищ і законів природи з використанням загальнонаукових (аналіз, синтез, спостереження, експеримент, порівняння) та спеціальних (лісівничо-таксаційний, інвентаризаційний, біоекологічний, фітопатологічний, фітоценотичний, мікологічний, мікробіологічний, молекулярно-генетичний тощо) методів.

Рекогносцирувальні та детальні лісопатологічні обстеження і фітопатологічні дослідження здійснені на тимчасових і постійних пробних площах згідно загальноприйнятих методів і вимог. Оцінка санітарного стану проведена з використанням середньозваженого індексу санітарного стану за загальнозживаною формулою. Мікробіологічні дослідження базувались на триаді Генгле-Коха. Для уточнення видової належності ізолятів бактерій використовували молекулярно-генетичні аналізи за допомогою набору GeneJet Genomic DNA Purification Kit (ThermoScientific) та тест індексу аналітичного профілю (API 20E). Антагоністичні властивості в системі «бактерія-бактерія», «бактерія-мікоміцет» досліджували методом відстроченого антагонізму. Ступінь антагоністичної активності штамів визначали за зонами затримки росту культур бактерій і мікоміцетів із відповідною градацією. Видову належність бактерій уточнювали за визначниками Bergey (1994) та іншою спеціальною літературою. Ідентифікацію мікроорганізмів проводили за допомогою секвенування гена 16S рРНК за стандартними методиками (Gardes and Bruns, 1993). Системно-структурний аналіз мікобіоти лісових біоценозів за участю *Abies alba* у дослідному регіоні ґрунтувався на опрацюванні гербарних зразків мікоміцетів. Мікологічні дослідження проводились за загальноприйнятими у лісовій

фітопатології і мікології макроскопічними, мікроскопічними і мікологічними методами із використанням стандартних поживних середовищ і оптичної техніки. Сучасні назви мікоміцетів та їхню систематичну належність узгоджено з номенклатурною базою даних MycoBank (n.d.) та International Code of Botanical Nomenclature (n.d.). Фітоценологічні дослідження базувались на принципах еколого-флористичної класифікації рослинності із застосуванням методу J. Braun-Blanquet (1964). Структуру та назви синтаксонів подано за W. Matuszkiewicz (2013). У роботі також використано інформацію щодо сучасного стану лісів із бази даних ДАЛРУ, ВО «Укрдержліспроект», лісогосподарських та лісозахисних підприємств (зокрема, ДСЛП «Івано-Франківськлісозахист»), УкрНДІгріліс імені П. С. Пастернака. Статистичну обробку експериментальних даних здійснювали методами графоаналітичного, кореляційного і регресійного аналізів із використанням програми Microsoft EXCEL-2007.

Аналіз просторово-часових особливостей лісів дослідного регіону в період з 2001 по 2022 роки засобами ГІС-технологій вказує на зниження площ лісового покриття на 19,3 тис. га або 12,0 % порівняно з 2000 роком. Встановлено, що базовими чинниками, які призвели до зменшення площі лісів, є негативний первинний вплив антропоїчної діяльності у поєднанні з несприятливими умовами оточуючого середовища (насамперед гідротермічний стрес). Згадані чинники стали тригером для активізації біотичних елементів лісового біоценозу, насамперед патогенної міко- і мікробіоти деревних рослин, зокрема і вітальних облігатів (патогенних ендofітів). Наразі спостерігається стійка тенденція погіршення санітарного стану деревостанів головних лісотвірних деревних рослин регіону. Узагальнений індекс санітарного стану лісів Покутсько-Буковинських Карпат за нашими розрахунками склав 2,50, 2,49 і 2,50 у 2021, 2022 і 2023 роках відповідно. Середньозважені індекси санітарного стану варіювали за роками досліджень від 1,39 до 3,55. Загальний санітарний стан лісів дослідного регіону наразі слід вважати ослабленим. Спостерігається повільне, проте стійке зростання площ розладнаних та загиблих деревостанів за участю

головних лісоутворюючих видів. У ході обстежень відмічена типова симптоматика інфікування дерев збудниками бактеріозів (бактеріальна водянка), мікозів (виразково-пухлиноподібна хвороба, нектріози), а також комплексом афілофороїдних макроміцетів, зокрема ксилотрофних базидіоміцетів (*Armillaria mellea*, *Heterobasidion annosum*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Phellinus hartigii* та ін).

Дослідженнями встановлена певна залежність показників санітарного стану з основними лісівничо-таксаційними показниками дослідних деревостанів. Ослабленими є штучні насадження, тоді як деревостани природного походження характеризуються підвищеною стійкістю (за інших однакових умов). Практично здоровими є перестійні лісостани; ослабленими – стиглі деревостани та молодняки; у групі ризику знаходяться середньовікові насадження. Найбільш ослабленими є ялицеві деревостани в умовах вологої буково-смерекової суяличини. Аналіз ослаблення лісостанів в залежності від їхнього складу показує, що частка ялиці у складі у межах ценотичного оптимуму (25–30 %) впродовж усього періоду вирощування деревостанів є одним із вагомих чинників його резистентності.

На етапі фітосоціологічних досліджень було одержано факти, які і дозволили зв'язати воєдино результати обстеження санітарного стану ялицевих деревостанів Покутсько-Буковинських Карпат і виявити одну із безпосередніх причин захворювання *Abies alba*. Встановлено, що екологічна пластичність *A. alba* дозволяє їй в умовах Покутсько-Буковинських Карпат формувати деревостани у 29 типах лісу, надаючи перевагу, як і *Fagus sylvatica*, вологим сугрудовим типам лісорослинних умов. Також *A. alba* є характерним або диференційним видом та постійним елементом восьми лісових асоціацій, виділених за методикою еколого-флористичної класифікації рослинності та методу J. Braun-Blanquet (1964): *Abieti-Piceetum (montanum)*, *Vaccinio myrtilli-Abietetum albae*, *Tilio cordatae-Carpinetum betuli* var. *Abies alba*, *Luzulo luzuloidis-Abietetum albae*, *Luzulo luzuloidis-Fagetum* var. *Abies alba*, *Luzulo pilosae-Fagetum* var. *Abies alba*, *Dentario glandulosae-Fagetum* var. *Abies alba*, *Galio rotundifolii-*

Abietetum albae. Фітосоціологічними описами зафіксовано виразну різницю у видовому складі ценозів нормального типу і лісів з ознаками патології *A. alba*.

Однією із головних причин масового ослаблення і всихання *Abies alba* у Покутсько-Буковинських Карпатах є поширення системного, судинно-паренхіматозного бактеріозу, який уражає усі органи рослини на всіх етапах онтогенезу. За виявленими типовими макроскопічними симптомами, зокрема надмірною ажурністю крони; розтріскуванням кори стовбурів і формуванням вчавлених некротичних мокрих ран (виразок), з яких протягом вегетаційного періоду спостерігається виділення бактеріального ексудату; формування мокрого патологічного ядра; масовою появою водяних пагонів тощо. Встановлено, що даний бактеріоз не що інше, як бактеріальна водянка, збудник – фітопатогенна бактерія-полібіотроф *Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945) Brady et al. 2013. Зауважено, що передумовою активного розвитку будь-якого захворювання інфекційної етіології є зниження імунності рослини за рахунок розвитку деструктивних процесів, спричинених або посилені негативними абіотичними чинниками навколишнього середовища. Масове поширення бактеріозу настає після засушливого літа, тобто саме гідротермічний стрес сприяє нерегульованому поширенню збудника згаданого бактеріозу та асоційованих з ним організмів (збудників корневих гнилей, стовбурових шкідників та цілого ряду мікроксилотрофів).

Специфічні умови комплексу біотопів рідкісної яружної рослинності у гірських умовах Покутсько-Буковинських Карпат зумовили збереження реліктової ценопопуляції *Ulmus glabra*, які у минулому столітті пережили епіфітотію «голландської хвороби» і могли б слугувати донорами резистентних форм в'яза для відновлення втрачених деревостанів. Встановлено, що стійкі до мікозів особини *U. Glabra* в останні роки пошкоджуються бактеріальним захворюванням, що призводить до ослаблення і загибелі великовікових дерев. Досліджено і експериментально підтверджено, що виділені з інфікованої бактеріозом деревини в'яза ізоляти виявилися фітопатогенною бактерією *Lelliottia nimipressuralis*.

У роботі наведено результати дослідження симптоматики, етіології та патогенезу виразково-пухлиноподібної хвороби *Abies alba*, яка має тенденцію до поширення в умовах Покутсько-Буковинських Карпат. Обґрунтовано нову назву хвороби, зокрема, запропоновано замість поліномінальної назви «рак ялиці» використовувати назву «виразково-пухлиноподібна хвороба» ялиці. Типовою ознакою інфікування є формування пухлин, які з часом трансформуються у виразки. Встановлено, що на підрості ялиці переважає пухлиноподібний тип ураження, а на рослинах верхніх ярусів – виразковий. Також типовим симптомом ураження є наявність патологій типу «відьмина мітла». У ході досліджень сучасного стану лісів Покутсько-Буковинських Карпат зафіксовані окремі дерева *A. alba*, які у межах осередків бактеріальної або мікозної патології набувають характерного вигляду «їжакуватості» стовбура внаслідок формування великої кількості водяних пагонів, що засохли і перетворилися на незарослі сучки. Таке явище є нетиповим для прямого, рівного повнодеревного стовбура *A. alba*. Отже, формування деревом значної кількості бічних пагонів та їхня аномальна структура свідчить загалом про порушення у процесах життєдіяльності рослини та формування реакції-відповіді на стрес (подразник). Масове утворення водяних пагонів є доказом недостатньої функції провідних тканин, заблокованих патогеном, що викликає намагання рослини збільшити асиміляційний апарат.

Зроблена спроба виокремити основні етапи деградації в деревостанах дослідного регіону на прикладі *Abies alba*. Тригером першого етапу є зміна температурного та гідрологічного режимів, що проявляється у формі загального ослаблення деревостану. Другий етап пов'язаний з активізацією фітопатогенів різної природи, зокрема інвазією *Adelges piceae*. Третій етап настає при інфікуванні дерев збудником бактеріальної водянки, внаслідок чого спостерігається формування чітких меж осередків патології; відмирання та випадання інфікованих дерев; наростання інфекційного фону. Ознаками переходу до четвертого етапу деградації є аномальні зміни в будові деревини. Також посилюються деградаційні зміни за рахунок інфікування ялиці *Melampsorella cerastii*, відбувається заселенням дерев базидіальними грибами та

стовбуровими ентомошкідниками. П'ята стадія характеризується відновленням лісостаном процесів порушеної саморегуляції.

Акцентується, що епіфітотійне відмирання лісових деревних рослин тісно пов'язане зі зниженням гомеостатичної рівноваги деревостанів, що призводить до порушення метаболічних процесів, а відтак – і до перерозподілу й активізації ендofітного складника здорових деревних рослин та їхніх органів. Зазначимо, що для рослин, навіть у межах одного виду, притаманна своя аутомікро- і мікобіота, видовий склад і особливо співвідношення складників якої можуть змінюватись не лише у процесі онтогенезу, сезонності, але й у межах окремих органів рослин. Встановлено, що видовий склад ендofітних мікоорганізмів вегетативних і генеративних органів *Abies alba* охоплює 19 видів грибів відділу *Ascomycota*, які належать до 3 класів – *Sordariomycetes*, *Dothideomycetes* та *Eurotiomycetes*. Кожен ендofіт продукує біоактивні речовини, які потенційно можуть проявляти фунгіцидні, антибактеріальні, протиракові та інші властивості. Показано, що ендofітні мікроорганізми, які найбільш чисельно представлені родами *Bacillus* sp. та *Pseudomonas* sp., також можуть виступати активаторами системної стійкості рослин до абіотичних та біотичних чинників, зокрема за рахунок продукування стрес-адапторних метаболітів для захисту рослини-господаря.

Запропоновано комплексний підхід щодо оцінки біотичної стійкості, яка включає три групи чинників: 1 (абіотичні та антропогенні) – виступають потенційними каталізаторами порушення біотичної стійкості; 2 (лісівничо-екологічні, біотичні та фітоценотичні) – приймають безпосередню участь у процесі формування біотичної стійкості та 3 (чинники відновлення), які в майбутньому можуть стати основою для саногенезу деревостану із порушеною біотичною стійкістю.

Аналізуючи концептуальні засади формування біотичностійких деревостанів Покутсько-Буковинських Карпат виокремлено ключові ознаки стійких лісових екосистем, розглядаючи їх з лісівничо-екологічної, біотичної та фітоценотичної перспектив. Провідне місце займає група лісівничо-екологічних

чинників. Зокрема, збалансована вікова структура та змішаний склад деревостану збільшує його стійкість до шкідників та хвороб. Надійне природне поновлення свідчить про здатність лісу до самовідновлення і гарантує його довготривале існування. Оптимальні умови для росту і розвитку рослин забезпечують їхню здорову життєдіяльність, а широка екологічна амплітуда дозволить лісу витримувати різноманітні екологічні умови та підвищувати його стійкість до змін. Біотичні чинники покликані регулювати різні види взаємодії, що виникають у межах лісової екосистеми, впливаючи на структуру і функціонування. Синтаксономічна приналежність, видовий склад та екологічна приуроченість лісів за участю *Abies alba* є однією з ознак біотичної стійкості деревостанів, згідно результатів фітоценотичних досліджень.

Для оцінювання біотичної стійкості деревостанів розроблена шкала для оцінювання фактичної біотичної стійкості на прикладі деревостанів за участю *Abies alba*. На основі виокремлених нами 15 основних ознак та характеристик ми пропонуємо розрізняти 3 категорії стійкості: I категорія стійкості (стійкі або інертні), II категорія стійкості (з порушеною стійкістю або толерантні) і III категорія стійкості (нестійкі).

Одержані результати досліджень мають теоретичне і практичне значення для забезпечення вирощування біотичностійких деревостанів із переважанням *Abies alba* у Покутсько-Буковинських Карпатах, а також підвищення ефективності ведення лісогосподарської діяльності. Основні положення дисертаційної роботи впроваджено у виробництво та навчальний процес. Теоретичні положення дисертації обговорено на 27 міжнародних і Всеукраїнських науково-практичних конференціях та опубліковано у 28 наукових працях.

Ключові слова: біотична стійкість, *Abies alba*, збудники хвороб, етіологія, патогенез, ендofітні, етапи деградації, санітарний стан насаджень, вітальні облігати.

ABSTRACT

Kulbanska I. M. Forestry and ecological principles of the formation of biotic stability of stands with the participation of *Abies alba* Mill. in the Pokutsko-Bukovynsky Carpathians. – Qualification scientific work on manuscript rights.

Dissertation for obtaining the scientific degree of doctor of biological sciences on the specialty 06.03.03 «Forest ecology and silviculture». National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine. Kyiv, 2025.

The dissertation provides the theoretical and methodological foundations and experimental justifications of the complex impact of forest-ecological factors and proposes measures to form and improve the biotic stability of stands with the participation of *Abies alba* in the Pokutsko-Bukovynsky Carpathians. A retrospective analysis of the scientific literature combined with our own research indicates large-scale forest degradation in Ukraine, particularly in the Carpathian region, and beyond. The global transformation of the ecosystems of the Carpathians has already led to a decrease in the area of forests, changes in their species composition, including as a result of the spread of invasive species of pests and pathogens, disruption of the functions of forest ecosystems, mass dieback of woody plants, soil degradation, and erosion, which collectively destroys sustainable in the past natural mountain forest systems.

Abiotic and anthropic factors are triggers not only for the loss of biotic stability, but also for the violation of the systemic interaction of the heterotrophic component of the forest biocenosis (primarily myco- and microorganisms of different trophic levels, including endophytes, in particular pathogenic) both among themselves and with woody plants. Currently, studies of the systemic interaction of autotrophs and heterotrophs in general, and in the forest biocenosis in particular, are of a fragmentary nature. Regarding the endophytic component of the automyco- and microbiota (as a powerful vector in epiphytotic pathologies of woody plants), such studies have only just begun, and are primary for the research region. Emphasis is placed on the fact that endophytism should be considered as a general biological phenomenon. In this regard,

it is relevant both from the point of view of understanding general biological problems of reducing the biotic stability of stands, and from the point of view of the spread and harmfulness of heterotrophic components, in particular myco- and microorganisms (including endophytes), in a specific region against the background of the impact of climate change, forest vegetation conditions, forestry activities, etc., there is a forecasting on this basis of the risks of deterioration of the phytosanitary state of stands and measures to increase their biotic stability.

The theoretical and methodological, methodical and experimental research is based on a systematic approach to the knowledge of processes, phenomena, and laws of nature using general scientific (analysis, synthesis, observation, experiment, comparison) and special (forestry, inventory, bioecological, phytopathological, phylogenetic, mycological, microbiological, molecular genetic, etc.) methods.

Reconnaissance and detailed forest pathological examinations and phytopathological studies were carried out on temporary and permanent trial plots by generally accepted methods and requirements. The assessment of the sanitary condition was carried out using the average index of the sanitary condition according to a commonly used formula. Microbiological studies were based on the Hengle-Koch triad. Molecular genetic analyses using the GeneJet Genomic DNA Purification Kit (ThermoScientific) and the analytical profile index test (API 20E) were used to clarify the species affiliation of bacterial isolates. Antagonistic properties in the system «bacterium-bacterium», and «bacterium-mycomycete» were studied by the method of delayed antagonism. The degree of antagonistic activity of the strains was determined by the zones of growth retardation of bacterial and mycomycete cultures with the appropriate gradation. The species affiliation of bacteria was specified according to Bergey (1994) and other special literature. Microorganisms were identified using 16S rRNA gene sequencing according to standard methods (Gardes and Bruns, 1993). The system-structural analysis of the mycobiota of forest biocenoses with the participation of *Abies alba* in the research region was based on the processing of herbarium samples of mycomycetes. Mycological studies were carried out according to macroscopic, microscopic and mycological methods generally accepted in forest phytopathology and

mycology using standard nutrient media, and optical equipment. Modern names of mycomycetes and their taxonomic affiliation are aligned with the nomenclature database MycoBank (n.d.) and the International Code of Botanical Nomenclature (n.d.). Phytocenological studies were based on the principles of ecological and floristic classification of vegetation using the method of J. Braun-Blanquet (1964). The structure and names of syntaxons are given according to W. Matuszkiewicz (2013). The work also used information on the current state of forests from the database of State Agency of Forest Resources of Ukraine, Ukrainian State Project Forest Management Production Association «Ukrderzhlisproekt», forestry and forest protection enterprises (in particular, State Specialized Forest Protection Enterprise «Ivano-Frankivsk forest protection»), Ukrainian Research Institute of Mountain Forestry named after P. S. Pasternak. Statistical processing of experimental data was carried out by the methods of grapho analytical, correlation, and regression analyses using the Microsoft EXCEL-2007 program.

The analysis of spatio-temporal characteristics of the forests of the experimental region in the period from 2001 to 2022 using GIS technologies indicates a decrease in the area of forest cover by 19.3 thousand. ha or 12.0 % compared to 2000. It was established that the basic factors that led to the reduction of the area of forests are the negative primary impact of anthropogenic activity in combination with adverse environmental conditions (primarily, hydrothermal stress). The mentioned factors became a trigger for the activation of biotic elements of the forest biocenosis, primarily the pathogenic myco- and microbiota of woody plants, in particular, vital obligates - pathogenic endophytes. Currently, there is a steady trend of deterioration in the sanitary condition of the stands of the region's main forest-forming woody plants. According to our calculations, the generalized index of the sanitary condition of the forests of the Pokutsko-Bukovynsky Carpathians was 2.50, 2.49, and 2.50 in 2021, 2022, and 2023, respectively. Average indices of sanitary conditions varied by years of research from 1.39 to 3.55. The general sanitary condition of the forests of the experimental region should be considered weakened at the moment. There is a slow but steady increase in the area of disturbed and dieback stands with the participation of the main forest-

forming species. During the examinations, typical symptoms of tree infection with bacteriosis (bacterial wetwood), mycosis (ulcer-tumorous disease, nectrosis), as well as a complex of aphelophoroid macromycetes, in particular xylotrophic basidiomycetes (*Armillaria mellea*, *Heterobasidion annosum*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Phellinus hartigii*, etc.) were noted.

Research has established a certain dependence of the indicators on the sanitary condition with the main forestry and taxation indicators of the experimental stands. Artificial stands are weakened, while stands of natural origin are characterized by increased stability (other things being equal). Almost healthy are stagnant forests; weakened – mature stands and young trees; medieval stands are in the risk group. The most weakened are the fir stands in conditions of wet beech-spruce forest. Analysis of the weakening of forest stands depending on the composition of the stand shows that the proportion of fir in the composition within the cenotic optimum (25–30 %) throughout the entire period of growing stands is one of the important factors of its resistance.

At the stage of phytosociological research, facts were obtained that made it possible to link together the results of the survey of the sanitary condition of fir stands in the Pokutsko-Bukovynsky Carpathians and to identify one of the direct causes of *Abies alba* disease. It was established that the ecological plasticity of *A. alba* allows it to form stands in 29 types of forest in the conditions of the Pokutsko-Bukovynsky Carpathians, giving preference, like *Fagus sylvatica*, to moist conifer types of forest vegetation conditions. Also, *A. alba* is a characteristic or differential species and a permanent element of eight forest associations, selected according to the method of ecological and floristic classification of vegetation and the method of J. Braun-Blanquet (1964): *Abieti-Piceetum (montanum)*, *Vaccinio myrtilli-Abietetum albae*, *Tilio cordatae-Carpinetum betuli* var. *Abies alba*, *Luzulo luzuloidis-Abietetum albae*, *Luzulo luzuloidis-Fagetum* var. *Abies alba*, *Luzulo pilosae-Fagetum* var. *Abies alba*, *Dentario glandulosae-Fagetum* var. *Abies alba*, *Galio rotundifolii-Abietetum albae*. Phytosociological descriptions recorded a distinct difference in the species composition of normal-type coenoses and forests with signs of *A. alba* disease.

One of the main reasons for the mass weakening and dieback of *Abies alba* in the Pokutsko-Bukovynsky Carpathians is the spread of systemic, vascular-parenchymal bacteriosis, which affects all plant organs at all stages of ontogenesis. According to the detected typical macroscopic symptoms, in particular, excessive openwork of the crown; cracking of the bark of the trunks and the formation of depressed necrotic wet wounds, from which bacterial exudate is released during the growing season; formation of a wet pathological core; mass appearance of water shoots, etc. It was established that this bacteriosis is nothing but bacterial wetwood, the causative agent is a phytopathogenic bacterium-polybiotroph *Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945) Brady et al. 2013. It was noted that the prerequisite for the active development of any disease of infectious etiology is a decrease in plant immunity due to the development of destructive processes caused or enhanced by negative abiotic environmental factors. Mass spread of bacteriosis occurs after a dry summer, that is, it is hydrothermal stress that contributes to the unregulated spread of the causative agent of the mentioned bacteriosis and organisms associated with it (causing agents of root rot, trunk pests, and several microxylotrophs).

The specific conditions of the complex of biotopes of rare sedge vegetation in the mountainous conditions of the Pokutsko-Bukovynsky Carpathians led to the preservation of the relict cenopulation of *Ulmus glabra*, which in the last century survived the epiphytotium of the «Dutch disease» and could serve as donors of resistant forms of elm for restoration lost stands of trees. It has been established that individuals of *U. glabra* resistant to mycosis have been damaged by a bacterial disease in recent years, which leads to the weakening and dieback of old trees. It was investigated and experimentally confirmed that the isolates isolated from elm wood infected with bacteriosis turned out to be the phytopathogenic bacterium *Lelliottia nimipressuralis*.

The scientific work presents the results of research into the symptoms, etiology, and pathogenesis of the ulcerative tumor-like disease of *Abies alba*, which has a tendency to spread in the conditions of the Pokutsko-Bukovynsky Carpathians. The new name of the disease is substantiated, in particular, it is proposed to use the name «ulcer-tumorous disease» of fir instead of the polynomial name «fir cancer». A typical

sign of infection is the formation of tumors, which eventually transform into ulcers. It was established that the tumor-like type of lesion predominates on the undergrowth of the fir, and the ulcer type on the plants of the upper tiers. Also, a typical symptom of the lesion is the presence of pathologies of the «witch's broom» type. In the course of research into the current condition of the forests of the Pokutsko-Bukovynsky Carpathians, individual *A. alba* trees were recorded, which, within the limits of bacterial or mycotic pathology, acquire a characteristic appearance of "thorniness" of the trunk due to the formation of a large number of water shoots that have dried up and turned into overgrown knots. Such a phenomenon is atypical for a straight, straight solid trunk of *A. alba*. Therefore, the formation of a significant number of side shoots by the tree and their abnormal structure generally indicates a disturbance in the life processes of the plant and the formation of a reaction-response to stress (stimulus). The massive formation of water shoots is evidence of insufficient function of conducting tissues blocked by the pathogen, which causes the plant to increase its assimilation apparatus.

An attempt was made to identify the main stages of degradation in the stands of the experimental region using the example of *Abies alba*. The trigger of the first stage is a change in temperature and hydrological regimes, which manifests itself in the form of a general weakening of the tree stand. The second stage is associated with the activation of phytopathogens of various nature, in particular the invasion of *Adelges piceae*. The third stage occurs when the trees are infected with the causative agent of bacterial wetwood, as a result of which the formation of clear boundaries of pathology centers is observed; dieback and falling of infected trees; increasing infectious background. Signs of the transition to the fourth stage of degradation are abnormal changes in the structure of wood. Degradation changes are also intensified due to *Melampsorella cerastii* infection of the fir, the trees are colonized by basidial fungi and trunk insect pests. The fifth stage is characterized by the forest state restoring the processes of disturbed self-regulation.

It is emphasized that the epiphytotic dieback of forest woody plants is closely related to a decrease in the homeostatic balance of tree stands, which leads to the

disruption of metabolic processes, and therefore to the redistribution and activation of the endophytic component of healthy woody plants and their organs. It should be noted that plants, even within the same species, have their own automicrobiota and mycobiota, the species composition and especially the ratio of its components can change not only in the process of ontogenesis, seasonality, but also within individual plant organs. It was established that the species composition of endophytic mycoorganisms of vegetative and generative organs of *Abies alba* includes 19 species of fungi of the division *Ascomycota*, which belong to 3 classes – *Sordariomycetes*, *Dothideomycetes* and *Eurotiomycetes*. Each endophyte produces bioactive substances that can potentially exhibit fungicidal, antibacterial, anticancer, and other properties. It is shown that endophytic microorganisms, which are most numerous represented by the genus *Bacillus* sp. and *Pseudomonas* sp., can also act as activators of systemic resistance of plants to abiotic and biotic factors, in particular due to the production of stress-adaptive metabolites to protect the host plant.

A comprehensive approach to the assessment of biotic stability is proposed, which includes three groups of factors: 1 (abiotic, biotic and anthropic) – act as potential catalysts for the violation of biotic stability; 2 (forestry-ecological, biotic and phytocenotic) – take a direct part in the process of formation of biotic stability and 3 (recovery factors), which in the future may become the basis for the sanogenesis of a tree stand with impaired biotic stability.

Analyzing the conceptual foundations of the formation of biotically resistant stands of the Pokutsko-Bukovynsky Carpathians, the key features of sustainable forest ecosystems are identified, considering them from the forestry-ecological, biotic and phytocenotic perspectives. The leading place is occupied by the group of forestry and ecological factors. In particular, the balanced age structure and mixed composition of the stand increases its resistance to pests and diseases. Reliable natural renewal testifies to the ability of the forest to self-renew and guarantees its long-term existence. Optimal conditions for the growth and development of plants ensure their healthy life activity, and a wide ecological amplitude will allow the forest to withstand various environmental conditions and increase its resistance to changes. Biotic factors are

designed to regulate various types of interactions that occur within the forest ecosystem, influencing the structure and functioning. Syntaxonomic affiliation, species composition and ecological timing of forests with the participation of *Abies alba* is one of the signs of biotic stability of stands, according to the results of phytocenotic studies.

In order to assess the biotic stability of stands, a scale was developed to assess the actual biotic stability using the example of stands with the participation of *Abies alba*. Based on the 15 main signs and characteristics we have identified, we propose to distinguish 3 categories of stability: the 1st category of stability (stable or inert), the 2nd category of stability (impaired stability or tolerant) and the 3rd category of stability (unstable).

The obtained research results are of theoretical and practical importance for ensuring the cultivation of biotically resistant stands with a predominance of *Abies alba* in the Pokutsko-Bukovynsky Carpathians, as well as increasing the efficiency of forestry activities. The main provisions of the dissertation are implemented in the production and educational process. The theoretical provisions of the dissertation were discussed at 27 international and All-Ukrainian scientific and practical conferences and published in 28 scientific works.

Key words: biotic stability, *Abies alba*, causative agents, etiology, pathogenesis, endophytes, stages of degradation, sanitary condition of plantations, vital obligates.

СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у наукових виданнях, включених до Переліку наукових фахових видань України

1. Кульбанська І. М. (2017). Моніторинг комах-листогризів дуба звичайного (*Quercus robur* L.) та дуба червоного (*Quercus rubra* L.). *Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. Серія : Лісівництво та декоративне садівництво*. Вип. 266. С. 139-147.
2. Гойчук А. Ф., Дрозда В. Ф. & **Кульбанська І. М.** (2018). Туберкульоз ясен звичайного у Західному Поділлі України: етіологія, симптоматика, патогенез. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, (16), 31-40. <https://doi.org/https://doi.org/10.15421/411804> (збір та опрацювання матеріалу, аналіз, узагальнення та написання тексту).
3. **Kulbanska, I.**, Shvets, M., Rusnak. O. & Vyshnevskyi, A. (2024). Beech forests of the "Vyzhnytskyi National Natural Park": current sanitary condition and problems of preservation. *Bulletin of Sumy National Agrarian University. The Series: Agronomy and Biology*, 55(1), 18-25. <https://doi.org/10.32782/agrobio.2024.1.3> (збір та опрацювання матеріалу, аналіз, узагальнення та написання тексту).
4. Кульбанська, І. М. (2024). Санітарний стан лісів Національного природного парку «Гуцульщина» та причини його ослаблення. *Науковий вісник НЛТУ України*, 34(3), 45-52. <https://doi.org/10.36930/40340306>
5. Кульбанська, І. М. (2024). Моніторинг змін площ лісового покриву Покутсько-Буковинських Карпат засобами геоінформаційних технологій. *Науковий вісник НЛТУ України*, 34(5), 23-28. <https://doi.org/10.36930/40340503>
6. Сорока, М., Возняк, А., Пліхтяк, П., Гойчук, А., & **Кульбанська І.** (2024). Системно-структурні особливості фітобіоти ялицево-букових лісів Покутських Карпат. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, (26), 20-34. <https://doi.org/https://doi.org/10.15421/412401> (аналітичний огляд та оцінка сучасного фітосанітарного стану обстежених насаджень регіону).

Статті у періодичних виданнях, включених до категорії «А» Переліку наукових фахових видань України, або у закордонних виданнях, проіндексованих у базах даних Web of Science Core Collection та/або Scopus

7. Гойчук, А. Ф., Дрозда, В. Ф., **Кульбанська, І. М.**, & Швець, М. В. (2019). Бактеріози лісових деревних рослин у лісах Полісся та Лісостепу України. *Scientific Journal Ukrainian Journal of Forest & Wood Science*, 10(2). [hΣp://dx.doi.org/10.31548/forest2019.02.014](https://dx.doi.org/10.31548/forest2019.02.014) (польові спостереження, фотографії, збір та обробка експериментальних даних, написання тексту).

8. **Kulbanska, I.**, Shvets, M. & Markov F. (2019). Etiology and symptomatology of bacterioses of wood plants in the stands of the green zone of the city of Kiev. *Scientific Horizons*, 12(85). 84-95. <https://doi.org/10.33249/2663-2144-2019-85-12-84-95> (збір та опрацювання матеріалу, аналіз, узагальнення та написання тексту).

9. Goychuk A., Shvets M., **Kulbanska I.**, Markov F., Muljukina N., Patyka V. (2020). Bacterial diseases of silver birch (*Betula pendula* Roth.). *Mikrobiol. Z.*, 82 (3): 22-34. doi: <https://doi.org/10.15407/mikrobiolj82.06.023> (польові спостереження, фотографії, збір та обробка експериментальних даних, написання частини тексту).

10. Goychuk, F., **Kulbanska, I.**, & Shvets, M. (2020). Bacteria associated with *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* in the pathology of *Fraxinus excelsior* L. *Mikrobiol. Z.*, 82 (3): 22-34. doi: <https://doi.org/10.15407/mikrobiolj82.03.022> (збір та опрацювання матеріалу, аналіз, узагальнення та написання тексту).

11. Goychuk, A., Drozda, V., Shvets, M. & **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>

12. **Kulbanska I.**, Goychuk A., Shvets M., Biliavska L., Patyka V. (2021). *Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945) Brady et al. 2013 – pathogen of bacterial hydrogen oak (*Quercus robur* L.) in Ukraine. *Mikrobiol. Z.*, 83 (5): 30-41. doi:

<https://doi.org/10.15407/microbiolj83.05.030> (збір та опрацювання матеріалу, аналіз, узагальнення та написання тексту).

13. **Kulbanska, I.**, & Shvets, M. (2021). Myco- and microorganisms in the tuberculosis pathology of the common ash in Ukraine and interaction between them. *Ukrainian Journal of Forest and Wood Science*, 12(2), 81-92. <https://doi.org/10.31548/forest2021.02.008> (збір та опрацювання матеріалу, аналіз, узагальнення та написання тексту).

14. **Kulbanska, I. M.**, Plikhtyak, P. P., Shvets, M. V., Soroka, M. I., & Goychuk, A. F. (2022). *Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945) Brady et al. 2013 as the causative agent of bacterial wetwood disease of common silver fir (*Abies alba* Mill.). *Folia Forestalia Polonica*, 64(3), 173–183. <https://doi.org/10.2478/ffp-2022-0017> (польові спостереження, фотографії, збір та обробка експериментальних даних, написання частини тексту).

15. Kulbanska, I. (2022). Etiology of Bacterial Wetwood of *Quercus robur* L. *Scientific Journal Ukrainian Journal of Forest & Wood Science*, 13(2). [https://doi.org/10.31548/forest.13\(2\).2022.16-23](https://doi.org/10.31548/forest.13(2).2022.16-23)

16. Goychuk, A., **Kulbanska, I.**, Vyshnevsky, A., Shvets, M., & Andreieva, O. (2022). Spread and harmfulness of infectious diseases of the main forest-forming species in Zhytomyr Polissia of Ukraine. *Scientific Horizons*, 25(9), 64-74. [https://doi.org/10.48077/scihor.25\(9\).2022.64-74](https://doi.org/10.48077/scihor.25(9).2022.64-74) (статистичний та порівняльний аналіз бази даних лісового фонду досліджуваних підприємств, лісопатологічні обстеження лісових насаджень та статистичну обробку даних).

17. **Kulbanska, I.**, Shvets, M., Goychuk, A., Sporek, M., Pasicnhyk, L., Patyka, V., Kalinichenko, A., & Bąk, M. (2023). Phytopathogenic bacteria associated with bacterioses of common oak (*Quercus robur* L.) in Ukraine. *Forests*, 14(1), Article 1. <https://doi.org/10.3390/f14010014> (польові спостереження, фотографії, збір та обробка експериментальних даних, написання частини тексту).

18. Goychuk, A., **Kulbanska, I.**, Shvets, M., Pasichnyk, L., Patyka, V., Kalinichenko, A., Degtyareva, L. (2023). Bacterial diseases of bioenergy woody plants

in Ukraine. *Sustainability*, 15, 4189. <https://doi.org/10.3390/su15054189> (збір та опрацювання матеріалу, аналіз, узагальнення та написання тексту).

19. **Kulbanska, I.**, Boiko, H., Shvets, M., Vyshnevskiy, A., & Savchenko, Y. (2023). The role of aphyllorphoroid macromycetes as indicators of forest ecosystem disruption and reducers of biomass accumulation. *Scientific Horizons*, 26 (3), pp. 70-80. <https://doi.org/10.48077/scihor3.2023.70> (збір та опрацювання матеріалу, аналіз, узагальнення та написання тексту).

20. Yavorovskiy, P., Hurzhii, R., **Kulbanska, I.**, Boyko, H., & Andrusiak, Yu. (2023). Influence of winter storage methods of acorns on the development and growth processes of common oak. *Ukrainian Journal of Forest and Wood Science*, 14(2), 96-108. <https://doi.org/10.31548/forest/2.2023.96> (здійснено постановку проблеми, аналітичний огляд літературних джерел за темою дослідження та сформульовано висновки).

21. **Kulbanska, I.**, Goychuk, A., Soroka, M., Shvets, M. & Vyshnevskiy A. (2024). Ulcerative tumor-like disease of white fir in the forest stands of the Pokuttia Carpathians. *Ukrainian Journal of Forest & Wood Science*, 14(2). <https://doi.org/10.31548/forest/1.2024.57> (польові спостереження, фотографії, збір та обробка експериментальних даних, написання частини тексту).

22. Kulbanska, I. (2024). Systematic and structural analysis of forest mycobiota with the participation of *Abies alba* Mill. in the Pokutsko-Bukovyna Carpathians. *Ukrainian Journal of Forest and Wood Science*, 15(2), 41-58. <https://doi.org/10.31548/forest/2.2024.41>

23. **Kulbanska, I.**, Goychuk, A., Soroka, M., Plikhtyak, P., Shvets, M. & Pasichnyk, L. (2024). Bacterial wetwood of *Ulmus glabra* Huds. in the relict coenopopulation of the Pokutsky Carpathians (Ukraine). *Folia Forestalia Polonica*, vol. 66 no. 4, pp. 371-382. <https://doi.org/10.2478/ffp-2024-0028> (польові спостереження, фотографії, збір та обробка експериментальних даних, написання частини тексту).

24. Andreieva, O., Martynchuk, I., Zhytova, O., Zymaroieva, A., & **Kulbanska, I.** (2024). Symptoms of *Fraxinus excelsior* damage in Zhytomyr Polissya. *Ukrainian*

Journal of Forest and Wood Science, 15(4), 8-24.
<https://doi.org/10.31548/forest/4.2024.08> (постановка проблеми, аналітичний огляд літературних джерел за темою дослідження та формулювання висновків).

Статті у періодичних наукових виданнях інших держав, які входять до Європейського Союзу

25. **Kulbanska, I. M.**, Shvets, M. V., Plikhtyak, P. P., Soroka, M. I., Goychuk, A. F. (2021). Bacterial and fungal interactions in the tuberculosis pathology of common ash in Ukraine. *Zarządzanie ochroną przyrody w lasach*. Tuchola: Wydawnictwo Wyższej Szkoły Zarządzania Środowiskiem w Tucholi, XIV, 45-62; <https://doi.org/10.5604/01.3001.0016.2219> (польові спостереження, фотографії, збір та обробка експериментальних даних, написання частини тексту).

26. **Kulbanska I.**, Soroka M., Gojczuk A., Plichtiak P. (2023). Stan sanitarny lasów Karpat Pokucko-Bukowińskich i czynniki jego pogorszenia. *Zarządzanie ochroną przyrody w lasach*. Praca zbiorowa pod redakcją Krzysztofa Kannenberga; Tom XV : 25-40; DOI: 10.5604/01.3001.0054.7140 (польові спостереження, фотографії, збір та обробка експериментальних даних, написання тексту).

Тези наукових доповідей та семінарів

27. Goychuk A. F., Drozda V. F., Rozenfeld V. V., Shvets M. V., **Kulbanska I. M.** Epiphytotics of bacreriosis of forest tree plants in Ukraine. *Актуальні проблеми лісового і садово-паркового господарства* : матер. міжнародної наук-практ. конф., 23-24 травня 2018 р. Умань : Видавець «Сочінський М.М.», 2018. С. 36-39. (аналітичний огляд літературних джерел за темою дослідження та сформульовано висновки).

28. **Кульбанська І. М.**, Плитан Д. П. Фітосанітарний стан лісів ДП «Верхньогірське ЛГ»: моніторинг та заходи обмеження. *Науковий пошук молоді для сталого розвитку лісового комплексу та садово-паркового господарства*: 73-тя Всеукр. наук.-практ. студ. конф., (21 березня 2019 р.), м. Київ, НУБіП

України, 2019. С. 83. *(проаналізовано чинники погіршення фітосанітарного стану дослідного регіону).*

29. **Кульбанська І. М.**, Фріцлер Е.-Д. В. Головні збудники хвороб та шкідники насаджень ДП «Сторожинецьке ЛГ»: видовий склад та поширення. *Науковий пошук молоді для сталого розвитку лісового комплексу та садово-паркового господарства* (21 березня 2019 р.), м. Київ, НУБіП України, 2019. С. 97. *(ідентифікація та аналіз видового складу збудників хвороб і шкідників лісів дослідного регіону).*

30. **Кульбанська І. М.**, Штефюк Г. В. Санітарно-лісопатологічний стан ялинових насаджень ДП «Берегометське ЛМГ». *Науковий пошук молоді для сталого розвитку лісового комплексу та садово-паркового господарства*: (21 березня 2019 р.), м. Київ, НУБіП України, 2019. С. 100.

31. Гойчук А. Ф., Дрозда В. Ф., Швець М. В., **Кульбанська І. М.** Вітальні облігати в епіфітотійних патологіях лісових деревних рослин. *Сучасний стан і перспективи розвитку ландшафтної архітектури, садово-паркового господарства, урбоекології та фітомеліорації* : Матеріали Міжнар. наук.-практ. конф. (Львів, 4-5 квітня 2019 р.). Львів, НЛТУ України, 2019. С. 98. *(аналітичний огляд літературних джерел за темою дослідження та сформульовано висновки)*

32. Гойчук А. Ф., Дрозда В. Ф., Швець М. В., **Кульбанська І. М.** Бактеріози лісових деревних рослин в лісах Полісся та Лісостепу України. Збірник тез II Міжнародної науково-практичної конференції «Кліматичні зміни та сільське господарство. Виклики для аграрної науки та освіти», 10-12 квітня 2019 року. ДУ НМЦ «Агроосвіта», Київ – Миколаїв – Херсон, 2019. С. 206-209. *(аналітичний огляд літературних джерел за темою дослідження та сформульовано висновки).*

33. Гойчук А. Ф., Дрозда В. Ф., Швець М. В., **Кульбанська І. М.** Лісорослинні умови як каталізатори активізації ендofітних вітальних облігатів аутомікробіоти деревних рослин. «Лісова типологія як основа наближеного до природи лісівництва» : Матеріали Міжнар. наук.-практ. конф. (Київ, 9-12 жовтня 2019 р.). Київ, НУБіП України, 2019. С. 22. *(аналіз зв'язків між*

характеристиками середовища існування деревних рослин і різноманітністю та функціональною активністю вітальних облігатів).

34. **Кульбанська І. М.**, Бойко Г. О. Фітопатологічна та ентомологічна характеристика лісових біоценозів Дзвінківського ННВЦ Боярської ЛДС. *«Лісова типологія як основа наближеного до природи лісівництва»* : матеріали Міжнар. наук.-практ. конф. (Київ, 9-12 жовтня 2019 р.). Київ, НУБіП України, 2019. С. 42. (аналіз фітопатологічної характеристики лісових біоценозів лісів дослідного регіону).

35. Гойчук А. Ф. **Кульбанська І. М.** До питання про інкубаційний період вітальних облігатів. *Дослідження лісових та урбанізованих екосистем для забезпечення сталого розвитку*: матеріали міжнар. наук.-практ. конф. (22 вересня 2020 р.). Київ : НУБіП України, 2020. С. 86. (аналітичний огляд літературних джерел за темою дослідження та сформульовано висновки).

36. Кульбанська І. М. Епіфітотійні патології лісу в контексті кліматичних змін. *Проблеми та перспективи розвитку сучасної науки*: матеріали міжнар. наук.-практ. конф. (21-22 травня 2020 р.). Рівне : НУВГП, 2020. С. 407-410.

37. **Кульбанська І. М.**, Гойчук А. Ф. Бактеріальна водянка дуба звичайного в умовах Київського Полісся. II Всеукр. наук.-практ. конф. *«Проблеми ведення та експлуатації лісових і мисливських ресурсів»* присвячена пам'яті проф. А. І. Гузія (25 вересня 2020 р.). Житомир. С. 56. (проаналізовано особливості етіології, симптоматики та патогенезу бактеріальної водянки дуба).

38. **Kulbanska I. M.**, Goychuk A. F., Shvets M. V. Ecological and forestry essence of bacteriosis of forest woody plants in the forests of the Forest-Steppe and Polissya of Ukraine. *«Ideas and innovations in natural sciences»*: матеріали міжнар. наук.-практ. конф (12–13 березня 2021 р.), Люблін, Польща, 2021. С. 95-99. (аналітичний огляд літературних джерел за темою дослідження та сформульовано висновки).

39. **Кульбанська І. М.**, Гойчук А. Ф., Швець М. В. Вітальні облігати в патологіях лісових деревних рослин України. *«Interdisciplinary research:*

scientific horizons and perspectives» : матеріали міжнар. наук.-практ. конф. (12 березня 2021 р.), Вільнюс, LTU. (визначено роль і місце вітальних облігатів у виникненні патологічних процесів лісових деревних рослин).

40. Гойчук А. Ф., **Кульбанська І. М.**, Швець М. В. Ендофітні вітальні облігати в дифузних патологіях лісових деревних рослин. *Лісівнича наука: стан, проблеми, перспективи розвитку*: матеріали міжнар. наук.-практ. конф. (23-24 червня 2021 р.). Харків: УкрНДІЛГА – 2021. С. 174. (аналітичний огляд літературних джерел за темою дослідження та сформульовано висновки).

41. Кульбанська І. М. Симптоматика та етіологія бактеріальної водянки ялиці білої (*Abies alba* Mill.) в Українських Карпатах. *Юність науки – 2022: Соціально-економічні та гуманітарні аспекти розвитку суспільства*: матеріали міжнар. наук.-практ. конф. студентів, аспірантів та молодих учених (15-16 червня 2022 року). Чернігів: Національний університет «Чернігівська політехніка», 2022. с. 634.

42. Гойчук А. Ф., **Кульбанська І. М.**, Швець М. В. Асоційовані з бактеріозами дуба звичайного фітопатогенні бактерії в Україні. *Ліси в умовах сучасних викликів*: міжнар. наук.-практ. конф. молодих учених, аспірантів і здобувачів (20 жовтня 2022 року) м. Харків, С. 38. (проведено виділення та ідентифікацію фітопатогенних бактерій, які спричиняють бактеріози дуба звичайного в різних регіонах України).

43. Гойчук А. Ф., **Кульбанська І. М.**, Швець М. В. Бактеріальна водянка *Quercus robur* L.: етіологія, симптоматика, патогенез. *Мікробіологія в сучасному сільськогосподарському виробництві*: XV всеукр. наук.-практ. онлайн-конф. молодих вчених (26 жовтня 2022 року), ІСМАВ НААН, Чернігів. С. 19. (проаналізовано особливості етіології, симптоматики та патогенезу бактеріальної водянки дуба).

44. Кульбанська І. М. Бактеріальна водянка дуба звичайного в Україні: симптоматика і етіологія. *Молодіжна наука заради миру та розвитку*: міжнар. наук.-практ. конф. (9–11 листопада 2022 року), Чернівці, Україна. С. 117-119.

45. Гойчук А. Ф., Кульбанська І. М. Бактеріальні хвороби біоенергетичних лісових деревних рослин в Україні. *Ліси та урбоекосистеми України в умовах війни: стан, збереження та відновлення*: міжнар. наук.-практ. конф. (18 листопада 20220 року), Київ : НУБіП України, 2022. (аналітичний огляд літературних джерел за темою дослідження та сформульовано висновки).

46. Кульбанська І. М., Бойко Г. О., Швець М. В., Вишневський А. В., Савченко Ю. М. Роль афілофороїдних макроміцетів як індикаторів порушення лісових екосистем та редуцентів накопичення біомаси. *Продовольча та екологічна безпека в умовах війни та повоєнної відбудови: виклики для України та світу*, до 125-річчя заснування НУБіП України міжнар. наук.-практ. конф. (25 травня 2023 року), Київ : НУБіП України, 2023. С. 436. (здійснено оцінку біорізноманіття лісових екосистем, моніторингу стану лісів та виявлення ранніх ознак їх деградації, сформульовано висновки).

47. Кульбанська І. М. Бактеріальна водянка *Ulmus glabra* Huds. у реліктовій ценопопуляції Покутських Карпат. *Актуальні проблеми дослідження лісових та урбоекосистем України в умовах воєнного стану*: міжнар. наук.-практ. конф. (23 листопада 2023 року), Київ : НУБіП України, 2023. С. 116.

48. Кульбанська І. М. Етіологія та симптоматика виразково-пухлиноподібної хвороби *Abies alba* Mill. в деревостанах Покутських Карпат. *Наукові основи підвищення продуктивності та біологічної стійкості лісових та урбанізованих екосистем*: 73-а наук.-техн. конф. (5 грудня 2023 року), Львів : РВВ НЛТУ України, 2023. С. 67.

49. Kulbanska I. Bacterial wetwood of *Ulmus glabra* Huds. in the relict cenopopulation of the Pokutsky Carpathians. *Modern aspects of microbiology, virology, and biotechnology in wartime and post-war period: The International Scientific and Practical Conference (November 15-16, 2023) Kyiv, Ukraine: Institute of Microbiology and Virology named after D.K. Zabolotny*. P. 115.

50. Кульбанська І. М. Фітосанітарний стан реліктової ценопопуляції в'яза шорсткого у Покутських Карпатах. *Лісівнича освіта і наука: стан, проблеми та*

перспективи розвитку: VI Міжнар. наук.-практ. конф. (21 березня 2024 року). Ломжа – Малин: Малинський фаховий коледж, 2024. С. 86-89.

51. Кульбанська І. М. Виразково-пухлиноподібна хвороба ялиці білої в деревостанах Покутських Карпат. *Наближене до природи лісівництво: проблеми та перспективи: міжнар. наук.-практ. конф. (25-26 квітня 2024 року), Київ : НУБіП України, 2024. С. 83.*

52. **Кульбанська І. М.**, Гойчук А. Ф. Ендоефіти аутоміко- та мікробіоти як чинники активізації епіфітотійного всихання лісових деревних рослин. *Сучасний стан, проблеми, перспективи та завдання відтворення лісів в умовах антропоцену: Всеукр. наук.-практ. конф. (04 квітня 2024 року). Київ : НУБіП України, 2024. С. 49. (аналітичний огляд літературних джерел за темою дослідження та сформульовано висновки).*

53. Швець М.В., **Кульбанська І. М.** Фітосанітарний моніторинг насаджень ботанічного саду Поліського національного університету в контексті відбудови урбоекосистем Житомира. *«Колесніковські читання»: всеукр. наук.-практ. інтерн.-конф. (19 листопада 2024 року), Харків : ХНУМГ ім. О. М. Бекетова, 2024. С. 39. (ідентифіковано видовий склад шкідників та збудників хвороб дослідного регіону, сформульовано висновки).*

54. **Кульбанська І.М.**, Швець М.В. Санітарний стан та проблеми збереження букових пралісів НПП «Вижницький». *Лісотехнічна освіта і наука: виклики сьогодення та перспективи розвитку: міжнар. наук.-практ. конф. (23-25 жовтня 2024 року), Львів : Національний лісотехнічний університет України, 2024. С. 71. (проведено моніторинг санітарного стану дослідних лісів).*

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ	2
ABSTRACT	10
СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА	18
ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ І СКОРОЧЕНЬ	30
ВСТУП	31
РОЗДІЛ 1. ПРОБЛЕМА ГЛОБАЛЬНОГО ПОРУШЕННЯ БІОТИЧНОЇ СТІЙКОСТІ КАРПАТСЬКИХ ЛІСІВ У КОНТЕКСТІ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)	38
1.1. Ретроспективний аналіз динаміки лісової рослинності Карпат під впливом кліматичних змін	38
1.2. Каталізуючі чинники фітопатологічних процесів у лісових ценозах	45
1.3. Міко- і мікроорганізми в інфекційних патологіях лісових деревних рослин	50
1.3.1 Вітальні облігати як джерело прихованої інфекції в епіфітотійних патологіях лісових деревних рослин	59
1.3.1. Вторинні метаболіти бактерій і грибів та їх роль у системі «деревні рослини-мікроорганізми»	75
1.4. Фізіологічні основи біотичної стійкості рослин (поняття стресу, стійкості, імунності та резистентності рослин)	78
Висновки до розділу 1	85
РОЗДІЛ 2. ТЕОРЕТИЧНІ І МЕТОДОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ ДОСЛІДЖЕННЯ	87
2.1. Природно-кліматичні умови регіону досліджень	87
2.2. Методи та методика досліджень	94
2.3. Характеристика об'єктів досліджень. Опис експериментальних даних	109
Висновки до розділу 2	113
РОЗДІЛ 3. СУЧАСНИЙ ФІТОСАНІТАРНИЙ СТАН ЛІСІВ ПОКУТСЬКО-БУКОВИНСЬКИХ КАРПАТ ТА ЧИННИКИ ЙОГО ПОГІРШЕННЯ	114
3.1. Моніторинг змін площ лісового покриву Покутсько-Буковинських Карпат за допомогою геоінформаційних технологій	115
3.2. Фітосанітарний стан лісів за участю <i>Abies alba</i>	121
3.3. Аналіз зв'язку між санітарним станом і лісівничо-таксаційними характеристиками дослідних деревостанів	128

3.4. Біоценотична структура та її вплив на санітарний стан деревостанів за участю <i>Abies alba</i> у Покутсько-Буковинських Карпатах	141
Висновки до розділу 3	160
РОЗДІЛ 4. ВПЛИВ МІКО- ТА МІКРООРГАНІЗМІВ, АСОЦІЙОВАНИХ ІЗ ПАТОЛОГІЧНИМИ ПРОЦЕСАМИ, НА СТАБІЛЬНІСТЬ ЕКОСИСТЕМ ЗА УЧАСТІ <i>ABIES ALBA</i>	163
4.1. Системно-структурний аналіз мікобіоти лісів за участю <i>Abies alba</i> у Покутсько-Буковинських Карпатах	163
4.2. Роль мікоризоутворюючих грибів у стабільності та здатності до адаптації лісових екосистем	183
4.3. Виразково-пухлиноподібна хвороба <i>Abies alba</i> в деревостанах Покутсько-Буковинських Карпат	188
4.4. Бактеріальна водянка <i>Abies alba</i> в деревостанах Покутсько-Буковинських Карпат	197
4.5. Стан реліктової ценопопуляції <i>Ulmus glabra</i> в умовах Покутсько-Буковинських Карпат	209
Висновки до розділу 4	217
РОЗДІЛ 5. МЕХАНІЗМ ОСЛАБЛЕННЯ ТА ДЕГРАДАЦІЇ ДЕРЕВОСТАНІВ ЗА УЧАСТІ <i>ABIES ALBA</i>	221
5.1. Головні предиктори впливу та етапи деградації особин <i>Abies alba</i>	221
5.2. Континуальна структура <i>Lelliottia nimipressuralis</i> як основного чинника деградації деревостанів за участі <i>Abies alba</i>	235
5.3. Аномальні зміни у анатомічній будові <i>Abies alba</i> як прояв адаптації в умовах стресу та деградації	242
Висновки до розділу 5	249
РОЗДІЛ 6. КОНЦЕПТУАЛЬНІ ЗАСАДИ ФОРМУВАННЯ БІОТИЧНОЇ СТІЙКОСТІ ДЕРЕВОСТАНІВ КАРПАТ	252
6.1. Потенційна роль ендofітної міко- та мікробіоти у формуванні біотичної стійкості лісових деревостанів	252
6.2. Біопротекторні процеси бактерій, що здатні підвищувати біотичну стійкість лісових деревних рослин	258
6.3. Перспективи використання явища антагонізму для захисту рослин від фітопатогенів	266
6.4. Ознаки та характеристики для оцінювання біотичної стійкості лісових деревних рослин (на прикладі <i>Abies alba</i>)	269
Висновки до розділу 6	280
ВИСНОВКИ	282
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	286
ДОДАТКИ	340

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ І СКОРОЧЕНЬ

- АБК – агенти біологічного контролю;
- КА – картопляний агар;
- МПА – м'ясо-пептонний агар;
- МПБ – м'ясо-пептонний бульйон;
- КУО – кількість колонієутворюючих одиниць;
- IUFRO – Міжнародна спілка лісових дослідних організацій з латинською аббревіатурою IUFRO;
- ПП – пробні площі;
- ДЗЗ – дистанційне зондування Землі;
- ПНДВ – природоохоронні науково-дослідні відділення;
- ОКП – обласне комунальне підприємство;
- ДП – державне підприємство;
- ЛГ – лісове господарство;
- НПП – національний природний парк;
- ДСГП – державне спеціалізоване господарське підприємство;
- РП – районне підприємство;
- ПНДВ – природоохоронне науково-дослідне відділення;
- PGPB – Plant Growth-Promoting Bacteria;
- ІОК – індолілтриоцтова кислота;
- ННЛ БКІ – навчально-наукова лабораторія біотехнології та клітинної інженерії;
- ПЛР – полімеразна ланцюгова реакція;
- ДНК – дезоксирибонуклеїнова кислота;
- ФПБ – фітопатогенні бактерії;
- РНЧ – реакція надчутливості;
- УкрНДГірліс – Український науково-дослідний інститут гірського лісівництва;
- НУБіП України – Національний університет біоресурсів і природокористування України;
- АПК – агропромисловий комплекс.

ВСТУП

Актуальність теми. Лісові ценози є не лише визначальним резерватом наземного біорізноманіття, а й центральною компонентою біогеохімічних механізмів Землі та джерелом важливих екосистемних послуг для добробуту людини. В останні десятиріччя кліматичні зміни у комплексі з антропогенним пресом призвели до відчутних порушень природних закономірностей взаємозв'язків між компонентами лісового біоценозу як саморегулюючої системи.

Темпи антропогенної зміни клімату наразі значно перевищують ті, при яких лісові екосистеми, де переважають нерухомі довгоживучі організми, здатні адаптуватися. Деадаптація лісів, що виникає внаслідок цього, потенційно негативно впливає на функціонування екосистеми. Крім того, оскільки багато видів живих організмів лісового біоценозу вагомо залежать від переважаючих видів деревних рослин, відтермінована реакція останніх на зміну клімату може призводити до значних порушень гомеостазу, збіднення біорізноманіття у його системній взаємодії, а також зниження біотичної стійкості едифікаторів деревної компоненти лісу. При цьому роль змін клімату неможливо продемонструвати так само наочно, як роль патогенів, тому наразі необхідно покладатися на непрямі докази. Незрозуміло, чи є вплив клімату прямим чи опосередкованим, проте ясно, що зміни клімату взаємодіють і будуть у майбутньому взаємодіяти і впливати на стійкість дерев до патогенів, що залежить від стохастичної генетичної варіації, сформованого імунітету, пластичності та толерантності виду, а також екологічних умов навколишнього середовища. У той час, як лісові деревні рослини у більшості будуть змушені адаптуватися до змін клімату без втручання людини, то раціональним веденням лісогосподарської діяльності на основі сучасних методів прогнозування та моделювання на окремих лісових ділянках можна мінімізувати небажані ефекти прогнозованого збільшення відмирання дерев внаслідок кліматичних (погодних) аномалій.

Представлені напрацювання докторської дисертаційної роботи спрямовані на дослідження нагальних проблем у галузі лісознавства, екології та фітопатології. Обрана для дослідження тема є актуальною з огляду на проблему глобального порушення біотичної стійкості лісів Карпатського регіону у контексті кліматичних змін та недосконалої системи комплексної діагностики патологій деревних видів.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертацію виконано відповідно до тематичного плану науково-дослідних робіт за темою: «Дослідити стан і структуру гірських захисних лісів і розробити заходи з їх раціонального використання» (номер державної реєстрації 0120U105144, термін виконання 2020–2024 рр.), а також госпрозрахункових тем «Дослідити фітосанітарний стан листяних деревостанів у ДП «Словечанський лісгосп АПК» (Н-03-25/з від 31.03.2023 р., термін виконання з 31.03.2023 р. по 31.12.2024 р.), «Дослідити видовий склад фітофагів сосни звичайної у ДП «Словечанський лісгосп АПК та визначити шляхи поліпшення санітарного стану лісів» (Н-11-02/23 від 17.11.2023 р., термін виконання з 17.11.2023 р. по 31.07.2024 р.). До виконання зазначених наукових тем здобувачка залучалася відповідальним виконавцем окремих розділів.

Мета та завдання дослідження. Метою дисертаційного дослідження є встановити видовий склад, токсикопатогенний потенціал і поширення збудників інфекційних хвороб у контексті лісівничо-екологічних, біотичних та фітоценотичних чинників як передумови порушення біотичної стійкості у лісових екосистемах Покутсько-Буковинських Карпат.

Для досягнення поставленої мети були сформульовані такі **завдання**:

- проаналізувати та узагальнити наукові надбання щодо базових тригерів зниження біотичної стійкості лісів в Україні та в зарубіжжі;
- оцінити сучасний санітарний стан деревостанів за участі *Abies alba*;
- визначити поширення патологічних процесів та особливості структурно-функціональної і ценотичної організації патогенної біоти в залежності від основних лісівничо-таксаційних показників деревостанів;

- ідентифікувати видовий склад і визначити токсикопатогенний потенціал міко- і мікроорганізмів у лісах Покутсько-Буковинських Карпат;
- дослідити симптоматику бактеріальної водянки лісових деревних рослин та морфолого-культуральні властивості її збудника;
- виокремити послідовність етапів деградації деревостанів з участю *Abies alba*;
- визначити біоценотичні чинники стійкості деревостанів за участю *Abies alba* у Покутсько-Буковинських Карпатах;
- провести оцінювання біотичної стійкості лісових деревних рослин (на прикладі деревостанів з участю *Abies alba*);
- з'ясувати роль і місце ендofітів в епіфітотійних патологіях лісових деревних рослин у регіоні дослідження;
- розробити пропозиції стосовно підвищення біотичної стійкості деревостанів за участю *Abies alba* в межах дослідного регіону.

Об'єкт дослідження – фітосанітарний стан деревостанів дослідного регіону в системній взаємодії абіотичних і біотичних, у т.ч. патогенних, чинників.

Предмет дослідження – методологічні та методичні засади формування біотичностійких деревостанів Покутсько-Буковинських Карпат.

Методи дослідження. Авторкою виконано аналітичний огляд літератури (зокрема, здійснено ретроспективний аналіз динаміки лісової рослинності Карпат під впливом кліматичних змін), обґрунтовано методологічні та теоретичні положення, підібрано та опрацьовано сучасні спеціальні методи та методики досліджень (лісівничі, таксаційні, фітоценологічні, мікологічні та мікробіологічні), закладені тимчасові пробні площі в лісових масивах філій «Кутське лісове господарство», «Верховинське лісове господарство», «Гринявське лісове господарство», «Берегометське лісомисливське господарство», «Чернівецьке лісове господарство» Державного спеціалізованого господарського підприємства «Ліси України», районного підприємства «Косівський райагроліс» обласного комунального підприємства

«Івано-Франківськоблагроліс», Верховинського районного лісгоспу, а також в Національних природних парках «Гуцульщина», «Черемоський» та «Вижницький», які повністю репрезентують типові умови регіону дослідження. На базі ННЛ біотехнології та клітинної інженерії НУБіП України та Інституту мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України проведено дослідження патогенних властивостей міко- і мікроорганізмів, їх ідентифікація.

Наукова новизна одержаних результатів полягає в тому, що:

вперше:

- визначено видовий склад патогенної мікро- і мікобіоти, пов'язаної з деградацією деревостанів за участі *Abies alba*, в їх системній взаємодії з лісовими деревними рослинами в залежності від лісівничо-екологічних, біотичних та фітоценотичних чинників як передумов порушення біотичної стійкості у лісах дослідного регіону;
- встановлено поширення збудників патологічних процесів та особливості структурно-функціональної і ценотичної організації патогенної біоти у різних типах лісорослинних умов і в лісах різного видового складу, а також генезису лісостану як чинника його біотичної резистентності;
- досліджено головні предиктори ослаблення деревостанів за участі *Abies alba* та виокремлено стадії її деградації;
- з'ясовано симптоматику і етіологію виразково-пухлиноподібної хвороби;
- сформовано схему формування біотичної стійкості рослин;
- встановлено потенційну роль ендofітної міко- та мікобіоти у формуванні біотичної стійкості лісових деревних рослин;
- з тканин *Abies alba*, на основі сукупності результатів морфолого-культуральних досліджень, а також аналізу послідовностей нуклеотидів фрагменту гена 16S рРНК, виділено штам *Lelliottia amnigena* Ab(L-22) як складник ендofітної мікобіоти та внесено до бази даних GenBank за номером PP734867;
- оцінено біопротекторні та антагоністичні властивості бактерій, що здатні підвищувати біотичну стійкість лісових деревних рослин;

- розроблено концептуальні засади формування біотичностійких деревостанів Покутсько-Буковинських Карпат;
- удосконалено методологію досліджень деревостанів із ознаками захворювання едифікаторного виду;
- розширено методичні підходи до виявлення і діагностування стану деревостанів зі зниженим ступенем біотичної стійкості;
набули подальшого розвитку:
 - поліфакторіальна теорія виникнення та розвитку деградацій деревостанів як ознаки порушення їх біотичної стійкості під впливом чинників довкілля;
 - фітоценотична методика діагностування причин виникнення патологічних процесів у лісах;
 - методичні підходи до виявлення і діагностування стану деревостанів зі зниженим ступенем біотичної стійкості.

Практичне значення одержаних результатів. На основі проведених досліджень запропонована система заходів із підвищення еколого-біотичної стійкості деревостанів Покутсько-Буковинських Карпат. Зокрема, шляхом підбору біотичностійких (резистентних) форм лісових деревних рослин для ведення лісового господарства, а також застосування антагоністичних властивостей мікроорганізмів для профілактики і захисту лісів від збудників інфекційних хвороб.

Основні положення дисертаційної роботи впроваджено у виробничу діяльність філій «Кутське ЛГ» та «Чернівецьке ЛГ», УкрНДІгірліс ім. П.С. Пастернака, ВО «Укрдержліспроєкт». Результати досліджень застосовуються в освітньому процесі під час викладання дисциплін «Лісова фітопатологія», «Інтегрований захист лісу», «Захист декоративних рослин», «Гриби лісів України» студентам спеціальності 205 «Лісове господарство» та 206 «Садово-паркове господарство» ОС «Магістр» та ОС «Бакалавр» у Національному університеті біоресурсів і природокористування України.

Особистий внесок здобувача. Дисертація є завершеною науковою працею, виконаною на основі багаторічних наукових досліджень здобувачки,

якою здійснено огляд джерел наукової літератури за її темою, сформульовано його мету та завдання дослідження, розроблено програмно-методологічні підходи. Авторкою проведено обстеження насаджень, закладено пробні площі, здійснено облік результатів польових і камеральних досліджень, статистичну обробку й аналіз зібраного матеріалу, узагальнено отримані результати.

Основна частина наведених у дисертаційній роботі наукових положень, висновків і пропозицій належать особисто здобувачці та є її науковим доробком. Деякі результати одержано у співпраці з іншими науковцями, про що свідчать спільні наукові публікації та посилання в тексті дисертаційної роботи, а її внесок в опубліковані разом із співавторами наукові праці полягає у постановці проблеми, розробці концептуальних підходів дослідження й узагальненні отриманих результатів. Здобувачкою підготовлено текст дисертаційної роботи, обґрунтовано висновки та рекомендації виробництву.

Апробація результатів дисертації. Основні теоретичні положення дисертації представлено та обговорено на міжнародних і Всеукраїнських __ науково-практичних конференціях: «Актуальні проблеми лісового і садово-паркового господарства» (м. Умань, 23-24 травня 2018 р.); «Науковий пошук молоді для сталого розвитку лісового комплексу та садово-паркового господарства» (м. Київ, 21 березня 2019 р.); «Сучасний стан і перспективи розвитку ландшафтної архітектури, садово-паркового господарства, урбоекології та фітомеліорації»: (м. Львів, 4-5 квітня 2019 р.); «Кліматичні зміни та сільське господарство. Виклики для аграрної науки та освіти» (Київ – Миколаїв – Херсон, 10-12 квітня 2019 р.); «Лісова типологія як основа наближеного до природи лісівництва» (м. Київ, 9-12 жовтня 2019 р.); «Дослідження лісових та урбанізованих екосистем для забезпечення сталого розвитку» (м. Київ, 22 вересня 2020 р.); «Проблеми та перспективи розвитку сучасної науки» (м. Рівне, 21-22 травня 2020 р.); «Проблеми ведення та експлуатації лісових і мисливських ресурсів» (м. Житомир, 25 вересня 2020 р.); «Ideas and innovations in natural sciences» (м. Люблін, Польща, 12–13 березня 2021 р.); «Interdisciplinary research: scientific horizons and perspectives» (Вільнюс,

Литва, 12 березня 2021 р.); «Лісівнича наука: стан, проблеми, перспективи розвитку» (м. Харків, 23-24 червня 2021 р.); «Юність науки – 2022: Соціально-економічні та гуманітарні аспекти розвитку суспільства» (м. Чернігів, 15-16 червня 2022 р.); «Ліси в умовах сучасних викликів» (м. Харків, 20 жовтня 2022 р.); «Мікробіологія в сучасному сільськогосподарському виробництві» (м. Чернігів, 26 жовтня 2022 р.); «Молодіжна наука заради миру та розвитку» (м. Чернівці, 9–11 листопада 2022 р.); «Ліси та урбоєкосистеми України в умовах війни: стан, збереження та відновлення» (м. Київ, 18 листопада 2020 р.); «Продовольча та екологічна безпека в умовах війни та повоєнної відбудови» (м. Київ, 25 травня 2023 р.); «Актуальні проблеми дослідження лісових та урбоєкосистем України в умовах воєнного стану» (м. Київ, 23 листопада 2023 р.); «Наукові основи підвищення продуктивності та біологічної стійкості лісових та урбанізованих екосистем» (м. «Лісівнича освіта і наука: стан, проблеми та перспективи розвитку» (м. Малин, 21 березня 2024 р.); «Сучасний стан, проблеми, перспективи та завдання відтворення лісів в умовах антропоцену» (м. Київ, 4 квітня 2024 р.); «Наближене до природи лісівництво: проблеми та перспективи» (м. Київ, 25-26 квітня 2024 р.); «Колесніковські читання» (м. Харків, 19 листопада 2024 р.); «Лісотехнічна освіта і наука: виклики сьогодення та перспективи розвитку» (м. Львів, 23-25 жовтня 2024 р.).

Публікації. Основні положення дисертації опубліковано в 54 наукових публікаціях, з яких 6 статей у наукових виданнях, включених до Переліку наукових фахових видань України, 18 статей у періодичних виданнях, включених до категорії «А» Переліку наукових фахових видань України, або у закордонних виданнях, проіндексованих у базах даних Web of Science Core Collection та/або Scopus (з них 1 відносяться до Q1, 1 – Q2, 6 – Q3, 10 – Q4), 2 статті у періодичних наукових виданнях держав Європейського Союзу, 28 тезах наукових доповідей.

РОЗДІЛ 1

ПРОБЛЕМА ГЛОБАЛЬНОГО ПОРУШЕННЯ БІОТИЧНОЇ СТІЙКОСТІ КАРПАТСЬКИХ ЛІСІВ У КОНТЕКСТІ КЛІМАТИЧНИХ ЗМІН

1.1. Ретроспективний аналіз динаміки лісової рослинності Карпат під впливом кліматичних змін

Надзвичайну стурбованість у зв'язку з глобальними змінами клімату сьогодні викликає висока ймовірність зниження видового біорізноманіття. Ця проблема знайшла відображення в матеріалах на конференції ООН в Ріо-де-Жанейро (1992 р.) щодо питань природного середовища та розвитку, а також на форумах європейського та світового масштабів: Конференція міністрів довкілля (Софія, 1995 р.), Всесвітня зустріч «Саміт Землі» зі сталого розвитку (Йоханесбург, 2002 р.), Міжнародний ботанічний конгрес в Австрії (Відень, 2005 р.) Ріо +20 – конференція ООН зі сталого розвитку (2012 р.) та інші (Дідух та ін., 2016).

Наразі дослідники констатують, що спостерігається динамічне скорочення і зменшення чисельності популяцій рідкісних видів живих організмів, експансія окремих адвентивних видів, трансформація біотопів, порушення консорційних зв'язків, виснаження енергоресурсів та деградація ценозів. Кліматологи спільно з екологами розробили та спрогнозували декілька можливих сценаріїв змін клімату, а, як наслідок, змін біотопів, що очікують людство найближчим часом. На основі даних розробок заплановано мінімізувати очікувані збитки, спробувати зберегти різноманіття біотопів та забезпечити охорону оселищ видів та їх відтворення (Дідух та ін., 2016).

Особливо важливими у цьому аспекті є гірські комплекси природного походження, для яких типовим є високий ступінь біорізноманіття, присутні унікальні типи біотопів, також вони є центрами утворення видів, що, одночасно, вагомо ускладнює можливості моніторингу та прогнозування очікуваних змін. Карпати, з однієї сторони, виступають важливим центром біорізноманіття

Європейського регіону, а з іншої – зазнали незворотного впливу чинників антропогенного походження. Таким чином, головною причиною змін екологічних систем та їх складових елементів у Карпатах є те, що ці явища спричинені як прямим широкомасштабним впливом антропогенної діяльності, так і глобальними змінами клімату. Саме тому кінцевий результат трансформації біорізноманіття є наслідком впливу комплексу абіотичних, біотичних та антропогенних чинників навколишнього середовища, де виокремити складову кожного окремо практично неможливо.

Аналіз наукової літератури стосовно трансформації екологічних умов Карпат дозволив виділити наступні ключові проблеми екологічного характеру:

- зниження лісистості регіону (Чернявський та ін., 2000; Багнюк, Дідух, 2002; Калуцький, 2008; Фельбаба-Клушина, 2009);
- порушення основних функцій лісу: ґрунтозахисної, кліматорегулюючої та водорегуляційної (Багнюк, Дідух, 2002; Фельбаба-Клушина, 2009; Стойко, 2011);
- зміни у структурі видового складу лісових масивів, зокрема заміна букових і ялицево-букових деревостанів природного походження штучними ялиновими деревостанами (Стойко, 2011; Калуцький, 2008; Фельбаба-Клушина, 2009; Парпан та ін., 2014; Голубець, 2016), а також культивування інтродукованих видів деревних рослин, які володіють високою інвазійністю (наприклад, *Quercus rubra* L.) в нижньому поясі (Дідух та ін., 2016);
- недосконалі та нераціональні технології заготівлі лісу й необґрунтовано великі об'єми вирубування, що спричиняє інтенсивну ерозію (до 300 т/га). Відомо, що у лісах Карпатського регіону вирубано 20 млн м³ деревини понад норму за останні 40 років (Багнюк, Дідух, 2002; Устименко, Дубина, 2007);
- збіднення та зміни фітоценозів внаслідок посилення фітоінвазій і, як результат – інсуляризація популяцій аборигенних видів, засмічення генетичного фонду споріднених автохтонних видів через гібридизацію з чужорідними, зміни харчових ланцюгів, порушення життєдіяльності екосистем тощо (Протопопова, Шевера, 2005; Протопопова та ін., 2010);

- поширення інвазійних видів шкідників та збудників хвороб, осередки яких набули розмірів епіфітотій, масове ослаблення та всихання окремих видів деревних рослин, буреломи та вітровали (Калуцький, 2008; Мацях, 2021);
- знищення криволісся, яке виконувало функцію затримування необхідної кількості вологи та сприяло нагромадженню снігового покриву (Ковальчук, Михнович, 2004);
- осушення боліт Закарпатської низовини, трансформація та деградація заплавних комплексів (Фельбаба-Клушина, 2009);
- посилення антропоїчного впливу, зокрема через рекреаційне навантаження на природні екосистеми (Устименко, Дубина, 2007; Калуцький, 2008), високий рівень господарської освоєності й, зокрема, надмірно велика частка ріллі (>20 %) в більшості передгірних районів обох макросхилів (Устименко, Дубина, 2007; Коваль, 2008; Фельбаба-Клушина, 2009), інтенсивне транспортне навантаження (Ковальчук, Михнович, 2004; Устименко, Дубина, 2007; Коваль, 2008), урбанізація (Устименко, Дубина, 2007);
- деградація ґрунтів, зокрема через зростання середнього рівня ґрунтових вод, засолення і вторинне заболочення, вимивання гумусу, кольматаж, оглеєння ґрунтів (Багнюк, Дідух, 2002);
- втрата функціонального ядра природного комплексу ландшафтів «гори–низовина» (Фельбаба-Клушина, 2009).

На сьогодні набувають пріоритетного значення проблеми глобальних змін клімату, їх безпосереднього впливу на біоту (Кобів, 2009). Особлива стурбованість пов'язана зі стрімким зменшенням чисельності видів, які входять до «червоних списків», на противагу – спостерігається зростання інтенсивності розповсюдження адвентивних видів. Прогнози показують, що без проведення випереджувальної стратегії охорони та захисту біологічного різноманіття планети ця тенденція буде лише посилюватись, а місце адвентивних видів займатимуть агресивні екзоти, які є переносниками небезпечних хвороб інфекційної етіології та шкідники (Титар, 2011). Виходячи з вищезазначеного,

проблема трансформації екосистем та їх біотичних елементів є наразі актуальною і потребує детального вивчення.

Зміни лісової рослинності Українських Карпат безумовно відбуваються внаслідок, а також безпосередньо під впливом кліматичних змін. Відомо, що природна лісистість Українських Карпат завжди є дуже високою, зокрема на північно-східному макросхилі ліси покривали 97,4 % площі (Голубець, Козак, 2001). Антропогенний вплив на стан рослинності Українських Карпат розпочався на межі VIII–IX ст. і був пов'язаний із нерегульованим вирубуванням лісів, розширенням площ пасовищ, прокладанням автомобільних доріг та ін. (Ферков, 2020). Хоча освоєння земель було досить нерівномірним, проте тривалий антропогенний вплив призвів до скорочення та навіть зникнення корінних типів лісів. Похідні угруповання, які були сформовані у нетипових для них умовах, виявилися малостійкими до буреломів та вітровалів, а також до інфікування збудниками хвороб і пошкодження ентомошкідниками (Малиновський, 2003).

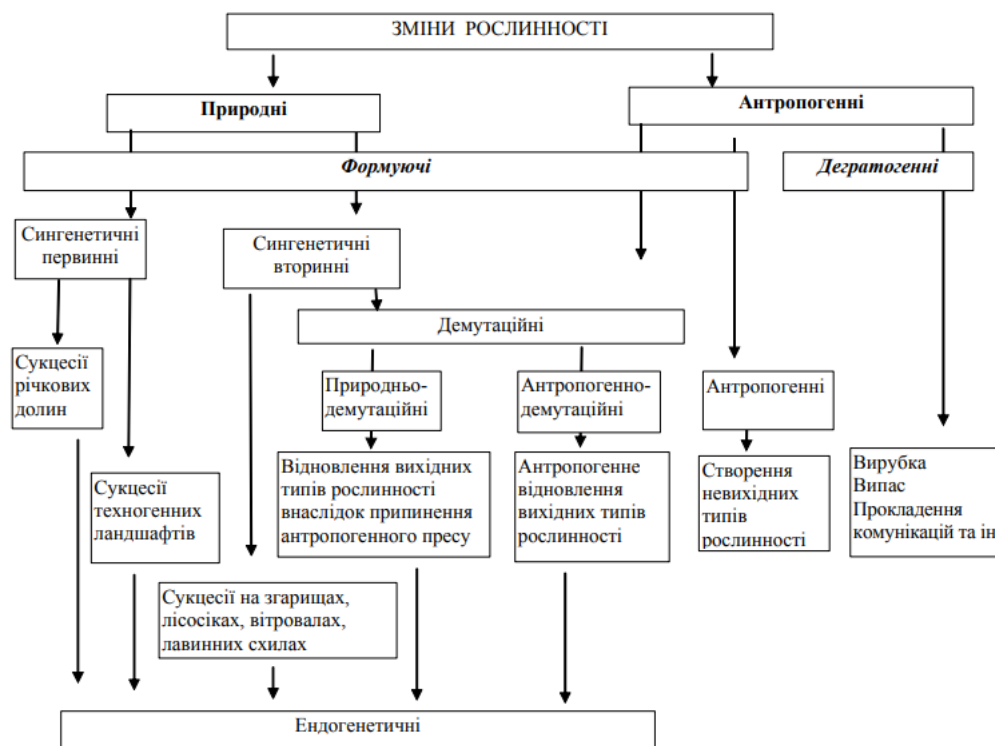


Рис. 1.1. Схема класифікації природних і антропогенних змін рослинності Українських Карпат (Малиновський, 2003)

Наслідками таких змін також є формування на місці високопродуктивних лісів мозаїки вторинних фітоценозів зі спрощеними горизонтальною та

вертикальною структурами та ланцюгами живлення, високою ентропією, збідненим видовим складом, низькими запасами органічної маси і слабкорозвинутим гомеостазисом (Малиновський, 2003).

Сучасний лісовий покрив Українських Карпат сформувався остаточно протягом голоцену (Костенко та ін., 1999; Калинович, 2002). Зокрема, у ранньому голоцені переважала тундрова і лісотундрова рослинність з перевагою видів *Betula pendula* Roth., *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* (L.) Karst., *Salix alba* L., *Juniperus sabina* L. тощо. Під час теплої атлантичної фази (8–4,5 тис. р. тому) сюди потрапила теплолюбна лісова рослинність з перевагою широколистяних видів родів *Quercus* L., *Ulmus* L., *Acer* L., а також *Fraxinus excelsior* L., *Corylus avellana* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaerth. та ін. Вони практично витіснили лісотундрову та бореальну рослинність і сформували мішані за складом листопадні широколистяні ліси. Очевидно, що свого максимального розвитку набули тоді угруповання з переважанням *Quercus robur* L., можливо *Acer pseudoplatanus* L., *Ulmus glabra* Huds., *F. excelsior* (Криницький, Третяк, 2003).

У ліси західної частини України у суббореальній фазі розпочинають проникати *Carpinus betulus* L. і *Fagus sylvatica* L. З настанням субатлантичного етапу, який був більш вологим і прохолодним, ці деревні види набули більшого поширення. Разом з ними почала з'являється і *Abies alba* Mill., що поступово зайняла місце субедифікатора Прикарпатських лісів. Остаточно, у цей же час, утворювався просторовий розподіл рослинного покриву Карпатського регіону, зокрема його висотна поясність. Сучасна макроструктура гірської рослинності, зокрема лісового покриву Карпат, сформувалася в залежності від територіальної специфіки континентальності та вологості (гумідності) мезоклімату, що наростає в напрямку від південного до північного макросхилів, а також внаслідок забезпечення тепловими ресурсами (Голубець та ін., 1988; Стойко, Петрова, 2001; Голубець, 2016) (рис. 1.2).

Фізико-географічна область	Річна сума		Характер переважаючої рослинності
	активних температур, °C	опадів, мм	
1. Закарпатська рівнина: а- низовина	2600—3000	700	Заплавні і післялісові луки, ясеневодубові та грабово-дубові ліси. Дубові, буково-дубові ліси, агроугіддя.
б- височина	2500—2800	750	
2. Вулканічні Карпати, низькогір'я	2400—2600	900	Букові ліси
3. Полонинсько-Чорногірська: а- лісове середньогір'я	1000—2200	1300	Букові ліси. Букові ліси, а на північних схилах ялицево-букові, у високогір'ї криволісся душекії зеленої та субальпійські луки. Буково-ялицево-смерекові і чисті смерекові ліси, стелюхи сосни гірської, альпійські та субальпійські луки
б- полонинське середньогір'я-високогір'я	600—1400	>1400	
г- середньогір'я-високогір'я Чорногори	600—1400	1000—1400	
4. Рахівсько-Чивчинська, середньогір'я-високогір'я	600—1400	1200—1400	Мішані ліси за участю ялиці, смереки і бука, високо в горах чисті смерекові ліси та стелюхи сосни гірської
5. Привододільні Карпати, середньогір'я	600—1400	1000—1200	Чисті смерекові ліси, рідше буково-ялицево-смерекові, стелюхи сосни гірської, кам'янисті пустища, субальпійські луки
6. Зовнішні Карпати: а- низькогір'я Бескид	1800—2200	900	Ялицево-букові ліси. Смереково-ялицево-букові, вище чисті смерекові ліси і криволісся сосни гірської, кам'янисті субальпійські пустища та полонини. Смереково-ялицево-букові, у нижній частині ялицево-буково дубові ліси
б- середньогір'я Горган та Покуття	1400—1800	800—1000	
в- низькогір'я Передкарпаття	1800—2400	700—800	
7. Передкарпатська височина: а- західна частина	2200—2600	700—800	Ялицево-буково-дубові ліси, агроугіддя. Дубово-букові ліси, агроугіддя.
б- східна частина	2400—2800	<700	

Рис. 1.2. Клімато-географічні особливості лісового покриву Карпат (Криницький, Третяк, 2003)

Інтенсивне господарське освоєння лісових ландшафтів Карпатського регіону, особливо на передгірних рівнинах і височинах, бере початок із часів неоліту, яке тривало впродовж усього II тисячоліття (Вакуленко, 1977; Мельник, 1999).

Ліси передгір'я зазнали найбільш вагомих змін, зокрема через виникнення лісових пожеж унаслідок вогневої системи господарювання. Це призвело до скорочення твердолистяних (*Quercus robur* L. та *Fagus sylvatica* L.) та шпилькових (*Picea abies* L., *Abies alba* Mill., *Pinus sylvestris* L., *Juniperus sabina* L.) видів у складі деревостанів. Дуже швидко на згарищах їх замінили *Carpinus*

betulus L., *Acer platanoides* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Betula pendula* Roth., *Populus tremula* L., *Ulmus glabra* Huds. тощо (Криницький, Третяк, 2003).

У XVIII ст. розпочався процес масового вирубування гірських лісів, а впродовж XIX ст. значна частина Карпатських пралісів, які зростали у доступних місцях, були зрубані (Солдатов та ін., 1960; Генсірук, 2002). Наприкінці XIX ст. розпочалася активізація небезпечних геофізичних процесів – ерозія ґрунту, селеві потоки, повені, вітровали (Мельник, 1999). Подальші масові ураження лісостанів збудниками корневих гнилей та пошкодження їх шкідниками виникли внаслідок штучного формування чистих культур *Picea abies* L. в передгір'ї (Генсірук та ін., 1995; Kruhlov et al., 2018). Це призвело до порушення біологічної стійкості лісових екологічних систем (Криницький, Третяк, 2003). Станом на 1996 рік загальна площа земель лісового фонду Карпатського регіону складала 2267,9 тис. га, що охоплює 40,1 % від його площі загалом (Фурдичко, 2002). При цьому, частка вкритих лісом земель склала 36,7 %, а стиглих та перестійних лісів – 4,6 %. Середні запаси деревини в 1996 році складали в середньому 250 м³ на 1 га, а у стиглих і перестійних лісостанах – 390–480 м³ на 1 га (Криницький, Третяк, 2003). Констатуємо, що виникнення багатьох господарських, екологічних та економічних проблем, пов'язаних із диспропорціями у складі, віковій та просторовій структурі лісів гірського регіону було зумовлене нераціональним та надміру інтенсивним лісокористування протягом XIX–XX ст. (Chernevyu et al., 2024).

Наразі в ході розробки знаходяться різноманітні методичні прийоми дослідження майбутньої еволюції лісового ландшафту Карпатського регіону за несхожими сценаріями для формування оптимального плану дій його менеджменту. Провідними науковцями проведено дослідження, в основі якого знаходиться симулятор LANDIS-II – функціональне програмне забезпечення для шести лісоутворюючих видів: дуба, бука, смереки, граба, ялиці та явора на предмет просторово-часової зміни надземної біомаси цих деревних рослин впродовж наступних 200 років (Круглов та ін., 2021; Черневий, 2023)

1.2. Каталізуючі чинники фітопатологічних процесів у лісових ценозах Карпатського регіону

Лісові ценози є не лише ключовим резерватом наземного біорізноманіття, але й відіграють провідну роль у біогеохімічних процесах Землі, а також забезпечують важливі екосистемні послуги, які сприяють добробуту людства (Shvidenko et al., 2005). Останніми десятиліттями кліматичні аномалії разом із антропогенним тиском спричинили значні порушення природних взаємозв'язків між компонентами лісового біогеоценозу, що вплинули на його здатність до саморегуляції (Franić et al., 2023).

Темпи зміни клімату наразі значно перевищують ті, при яких лісові екосистеми, де переважають нерухомі довгоживучі організми, здатні адаптуватися. Деадаптація лісів, що виникає внаслідок цього, потенційно негативно впливає на функціонування екосистеми. Крім того, оскільки багато видів живих організмів, що живуть у лісах, вагомо залежать від переважаючих видів деревних рослин, відстрочена реакція останніх на зміну клімату може маскувати втрату біорізноманіття, викликану кліматом. Однак зміна клімату, ймовірно, також посилить порушення лісів. Таким чином сформувалася гіпотеза про те, що порушення сприяють реорганізації екосистем і каталізують адаптацію складу лісу до зміни клімату (Thom et al., 2017; Tretyak & Chernevyy, 2022).

Для довгоживучих організмів, таких як дерева, швидкий прогрес антропогенної зміни клімату (Collins et al., 2013) означає, що до кінця свого життя вони зростатимуть у дисбалансі між складом рослинності та навколишнім середовищем. Така деадаптація, ймовірно, негативно вплине на надання широкого спектру екосистемних послуг суспільству (Temperli et al., 2012; Lavorel et al., 2015). Крім того, поява видів, що живуть у лісі, тісно пов'язана з поширеністю конкретних порід дерев (Bergman et al., 2012; Thom et al., 2016). Таким чином, деадаптовані ліси все частіше можуть змусити екосистеми вимирати (тобто відбуватиметься відстрочене вимирання видів через тривалу реакцію екосистеми) (Kitzes & Harte, 2015) і маскувати швидкість і серйозність

поточної втрати біорізноманіття (Thuiller et al., 2005) через уповільнену реакцію деревних порід на зміну клімату. Отже, швидка зміна клімату викликає високу невизначеність в управлінні лісовими екосистемами, зокрема у сфері надання екосистемних послуг та збереження біорізноманіття (Millar et al., 2007; Seidl & Lexer, 2013), оскільки сформований наразі досвід отриманий за відносно постійних кліматичних умов.

Теорія припускає, що порушення клімату каталізує зміни в екосистемах (Gunderson & Holling, 2001) і, таким чином, може зменшити нерівновагу між переважаючим складом видів і змінними умовами навколишнього середовища. Це поняття стосується як природних порушень в некерованих системах, так і лісокультурних втручань в керованих системах, враховуючи, що управління дозволяє процесам адаптації, таким як природна регенерація, наступати після порушення (Franić et al., 2023). Авторами пропонується називати процес зменшення нерівноваги між складом рослинності та кліматом через природні процеси «автономною адаптацією». Процеси, за допомогою яких порушення сприяють адаптації, включають модифікацію конкуренції між видами, збільшення доступності ресурсів і анулювання зв'язку на системному рівні після порушення (тобто перехід від переважно внутрішньосистемних механізмів контролю, таких як конкуренція за світло, до переважно зовнішнього контролю, наприклад, клімату та наявності насіння) (Pulsford et al., 2016). В результаті цих процесів порушення можуть ініціювати реорганізацію екосистеми, надаючи можливість для нових видів вторгнутися (проникати) на місцевість або даючи вже наявним, але пригніченим видам шанс досягти домінування (Thom et al., 2017).

Дослідження взаємозв'язків між порушеннями екосистеми та кліматом зазвичай свідчать про посилення діяльності природних порушень у майбутньому в результаті зміни клімату (Dale et al., 2001; Seidl et al., 2014). Досі ці зміни в основному обговорювалися як потенційна загроза екологічній стійкості (Johnstone et al., 2016; Seidl & Rammer, 2017). Однак, виходячи з теоретичного розуміння динаміки екосистем (Gunderson & Holling, 2001), можна припустити,

що такі зміни сприяють адаптації лісів до кліматичних змін, оскільки переважна кількість порушень призводить до того, що більша частка ландшафтів перебуває в стані реорганізації після порушення (Serra-Diaz et al., 2015). Таким чином, зростання рівня природних порушень, що спостерігається в багатьох екосистемах по всьому світу, можна також інтерпретувати як механізм, за допомогою якого екосистеми зменшують зростаючу дезадаптацію до клімату, що швидко змінюється. Роль порушень у формуванні майбутнього складу екосистеми та зменшенні нерівноваги між кліматом і рослинністю поки що широко ігнорується під час обговорення зміни режимів порушення в умовах зміни клімату (Thom et al., 2017).

Проте зміни в ключових екосистемних процесах, таких як порушення, також можуть призвести до глибокої зміни динаміки екосистем як у природних, так і в штучно створених лісах. Це може призвести до екологічної новизни (тобто до несхожості системи по відношенню до еталонного базового рівня (Radeloff et al., 2015) і до появи неаналогових комбінацій видів (тобто, видових спільнот, які не існували за минулих кліматичних умов) (Williams & Jackson, 2007).

Отже, розуміння потенційних траєкторій розвитку лісових екосистем в умовах зміни клімату має першорядне значення для управління екосистемою. Загальне положення, яке часто зустрічається в літературі з управління екосистемами, полягає в тому, що види переміщаються в більш високі широти і висоту через глобальне потепління (Lenoir et al., 2008; Chen et al., 2011). Такі траєкторії підтверджені багатьма дослідженнями з використанням емпірично каліброваних моделей розподілу видів (Hanewinkel et al., 2013; Zimmermann et al., 2013). Моделі розповсюдження видів є потужними інструментами, що представляють фундаментальну нішу виду та дозволяють відображати потенційне майбутнє поширення ніші виду у зв'язку з прогнозованими кліматичними змінами. Однак вони припускають клімато-рослинний баланс поточної рослинності і не враховують відповідні процеси, такі як міграція та конкуренція між видами (Elith & Leathwick, 2009). Крім того, оскільки наслідки змін у взаємодії видів у відповідь на зміну клімату не враховуються, зрушення в

реалізованій ніші видів і потенційне зростання спільнот нових видів залишаються мало дослідженими (Thuiller et al., 2015).

Кліматичні зміни суттєво впливають на динаміку взаємовідносин, що виникають між рослиною-господарем та інфекційним агентом. Тому, ймовірно, кліматичні трансформації формуватимуть вагомий вплив на агресивність, вірулентність та патогенність збудника захворювання, а також вроджену резистентність рослини-господаря, що частково пов'язано зі зміною біологічної синхронізації та життєвих циклів багатьох видів лісових дерев та збудників інфекційних хвороб, наслідком чого буде порушення характеру та інтенсивності патогенезу.

Пусковим механізмом виникнення епіфітотій прийнято вважати посухи та повені. Зокрема, за останні 60 років зміни клімату (підвищились середні показники температури зимового періоду, змістились сезонні опади з літнього на осінній період) сприяють інфікуванню та розповсюдженню кількох видів фітофтори (рід *Phytophthora* об'єднує гриби-патогени класу *Oomycetes*, які спричинюють гnilі кореневого типу) в центральноевропейських лісах, де найбільш вразливими до дії фітопатогенів є деревні рослини дуба, бука, сосни, вільхи, ялини та клена (Brasier et al., 2004; Ruiz-Gómez et al., 2019; Matsiakh et al., 2023).

Тривалі засухи у літній період збільшують ймовірність ураження потенційної рослини-господаря збудниками гнилей, зокрема корневих. Відомо, що різні види дереворуйнівних грибів роду *Armillaria* можуть повноцінно поширюватись і рости за температури від 10 до 31°C, при цьому, оптимальним температурним режимом для більшості з них є 21-22 °C. Деякі види *Armillaria* є первинними патогенами та уражають здорові дерева в лісах, тоді як інші види виступають вторинними збудниками, інфікуючи рослину-господаря після ослаблення її імунітету внаслідок тривалих посух, різких температурних коливань, інших збудників хвороб, пошкодження комахами та ін. (Гродзинський, 1973) Ураження *Armillaria* spp. сприяє колонізації дерев комахами-ксилофагами, зокрема *Scolytinae*, що пришвидшує їх відмирання,

внаслідок чого формуються стійкі патологічні осередки. Загалом, найбільшими є втрати, пов'язані з дією *Armillaria*, у континентальному та середземноморському відносно сухому кліматі (Klopfenstein et al., 2009). Ступінь захворюваності, ймовірно, зростатиме зі зменшенням кількості опадів і збільшенням середньорічної температури повітря.

В'янення дерев роду *Pinus* в лісах Європи (зокрема, у Португалії) та Східної Азії (зокрема, В'єтнам, Китай та Японія), викликане сосною стовбуровою нематодою (*Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner & Buhrer) Nickle), наразі веде до стрімкого відмирання деревних рослин різного віку та походження, а також позитивно корелює з весняними і зимовими опадами та середньорічною температурою, але негативно – з літніми (зокрема, червневими) опадами (Zhao, 2008). Проектом PROFRAME у Португалії досягнуто прогресу в моделюванні прогнозування в'янення сосни, що в майбутньому дозволить вдосконалити оцінювання ризику виникнення хвороби для інших регіонів Європи (Evans et al., 2007). Це вдалося отримати завдяки порівнянню моделей параметрів сприйнятливості до інфікування дерев та їх фізіологічного стану стосовно кліматичних та екологічних умов довкілля.

Більшість захворювань лісових деревних рослин ракового типу спричинені факультативними фітопатогенами, зокрема міцетами з родів *Botryosphaeria*, *Biscogniauxia* (*Hypoxylon*), *Diplodia*, *Septoria* та *Valsa*. В окремих країнах хвороби сягають рівня епіфітотійного поширення та завдають шкоди деревам, попередньо ослабленим зміною гідротермічного режиму (Wen et al., 2022).

Продемонструвати роль кліматичних змін неможливо так само наочно, як роль фітопатогенів, тому необхідно наразі покладатися на непрямі аргументи та докази. Не зовсім зрозуміло, чи є вплив кліматичних аномалій синергетичним чи прямим, проте зрозуміло, що трансформації клімату взаємодіють і будуть взаємодіяти в майбутньому і впливати на резистентність дерев до фітопатогенів, що залежить від сформованого імунітету, генетичної стохастичної варіації, толерантності та пластичності виду, а також екологічних умов довкілля. Тоді як більшість видів лісових дерев будуть вимушені адаптовуватися до кліматичних

змін без людського втручання, то раціональною лісогосподарською діяльністю на основі сучасних методів моделювання та прогнозування, на окремих лісових територіях можна мінімізувати шкодочинні ефекти прогнозованого зростання відмирання деревних рослин внаслідок кліматичних аномалій (Кульбанська, 2020).

Загалом, це призвело до змін антропогенного походження вертикального та горизонтального біогеоценотичного покриву, які виражаються у зниженні потужності біогеогоризонту наземних екосистем інтенсивної енергетично-матеріальної трансформації, збідненні фауністичного і флористичного різноманіття, зниженні стабільності екосистем, зокрема внаслідок ураження рослин збудниками хвороб та пошкодження фітофагами, зниженні запасів біомаси і первинної продуктивності екосистем (Козловський & Крамарець, 2009).

1.3. Міко- і мікроорганізми в інфекційних патологіях лісових деревних рослин

В сучасній лісовій фітопатології зазвичай захворювання лісових дерев і деревстанів за їхньою участю пов'язують із зовнішньою (екзогенною) інфекцією. Наразі у патологічному процесі виділяють ураження (інокуляцію), інкубаційний період та власне захворювання, яке може призвести до відмирання чи одужання рослин (повного чи не повного).

Під інкубаційним періодом у патології рослин визначають період від початку екзогенного проникнення фітопатогена (облігатного, факультативного) в рослину до появи перших ознак (симптомів) хвороби, властивих даному інфекційному агенту. Він може тривати від кількох днів (при хворобах насіння, плодів, хвої, листків) до кількох років, наприклад у разі виникнення хвороб, спричинених афілофороїдними макроміцетами ксилокомплексу, зокрема *Phellinus igniarius*, *Ph. robustus*, *Ph. pini* тощо. Свого часу А. Л. Щербин-Парфененко, досліджуючи бактеріози лісових деревних рослин, зазначав

наявність прихованого (латентного) періоду хвороби, очевидно маючи на увазі наявність у здорових рослинах (в органах рослин, у т.ч. – і в насінні) міко- і мікроорганізмів, екологічною нішею яких є живі клітини чи міжклітинні простори, проте таке твердження не було підтверджене експериментальними даними (Щербин-Парфененко, 1963).

Експериментальні дослідження останніх десятиліть ендofітної аутоміко- і мікробіоти (тобто біоти здорових рослин, а також їх органів), у тому числі і фітопатогенних її компонентів, указують на ендегенний вектор у появі патологій, часто епіфітотійного типу, тісно зв'язаних саме з так званими «вітальними облігатами», які виконують широкий спектр захисних, життєзабезпечуючих і регуляторних функцій у здорових рослинах (Гвоздяк та ін., 2011). У разі порушення системної взаємодії в рослині і насамперед за порушення метаболічних процесів внаслідок впливу різноманітних чинників, у тому числі абіотичних (останніми роками саме гідротермічний стрес випуває каталізатором активності вітальних облігатів), патогенні вітальні облігати спроможні спричинювати захворювання навіть без участі зовнішньої (екзогенної) інфекції, що ми часто спостерігаємо при епіфітотійному відмирання лісових деревних рослин різних видів, зокрема *Pinus sylvestris* L. та *Picea abies* (L.) H. Karst. Зважаючи на наявність вітальних облігатів (навіть у мінорних кількостях) як складників ендofітної міко- і мікробіоти, констатуємо, що візуально здорова рослина є потенційно ураженою (інфікованою), але видимі ознаки хвороби (власне захворювання) – відсутні. Тобто патогенні вітальні облігати в здорових рослинах фактично постійно знаходяться в стадії інкубації. У такій формі вони супроводжують рослину фактично протягом усього онтогенезу і навіть передаючись з покоління в покоління, здійснюючи при цьому притаманні для них за біологічним змістом мутуалістичні взаємини з іншими компонентами аутоміко- і мікробіоти і в цілому з рослиною (Гвоздяк, 2005).

Взаємодія між рослиною і патогеном часто розглядається попарно з мінімальним урахуванням впливу ширшого ендofітного угруповання на прогресування захворювання та/або розвиток імунної відповіді рослини.

Взаємодія спільноти може бути особливо актуальною в контексті комплексів захворювань (тобто взаємодіючих або функціонально надлишкових причинних агентів) і зниження захворювань (де сапротрофи та слабкі патогени синергізують ефекти первинних інфекцій і прискорюють відмирання рослини-господаря).

Міко- та мікроорганізми – невід’ємна компонента лісового біоценозу, що визначає його глибину та бере безпосередню участь на всіх етапах росту та розвитку деревних рослин та утилізації мортмаси. Серед різних систематичних і функціональних груп міко- та мікробіоти особливе місце займають фітопатогенні ендofіти різної трофічної спеціалізації, здатні завдавати істотних екологічних, економічних та соціальних збитків, що підтверджується глибокою патологією з масовим усиханням більшості видів деревних рослин, що зростають у лісах як в Україні, так і поза її межами (Гойчук та ін., 2019).

До ендofітних мікроорганізмів відносяться як представники царства Гриби (*Fungi, Mycota*), так і представники царства Прокаріот – Бактерії (*Bacteria*) (Gouda et al., 2016).

Наразі в літературі акцентується увага на корисних для рослин грибах-ендofітах і не конкретизуються патогенні види, хоча з наведених в літературі таксонів міцетів є і факультативні сапротрофи та патогени (облігатні патогени серед представників аутомікробіоти деревних рослин в літературі не відмічені), зокрема представники порядку *Coelomycetes*, родів *Leptostroma* spp., *Phomopsis* spp., *Phyllosticta* sp., *Phoma* sp., виду *Venturia ditricha* тощо, які за своєю біологією оселяються на здорових рослинах (органах рослин), але здатні існувати на цих же рослинах і при їхньому відмиранні (Schouten, 2019).

Досить обмежена інформація стосовно афілофорових грибів-ендofітів, хоча аналіз патологічного процесу (особливо швидкого його протікання та характеру утворення базидіом), пов’язаного з деякими видами дереворуйнівних грибів, вказує на необхідність подальших досліджень представників родини *Polyporaceae*, зокрема грибів, що спричинюють мішані стовбурові гнилі (*Fomes fomentarius*, *Piptoporus betulinus* тощо).

Ендофітні гриби є природними компонентами рослинної мікроекосистеми, які формують позитивний вплив на фізіологічну життєдіяльність рослини-господаря різними способами. Зокрема, продукують індолоцтову кислоту, беруть участь у секреції стрес-адапторних метаболітів (наприклад, продукуючи антибактеріальні речовини (Radic & Strukelj, 2012) та антиканцерогенні молекули (Uzma et al., 2018) для захисту рослини-господаря та виступають біостимуляторами для біосинтезу ефірної олії (El Enshasy et al., 2019), діють як агенти біологічного контролю (Poveda & Baptista, 2021), сприяють росту рослин (Poveda, 2021; Wen et al., 2022), активують системну стійкість рослин до абіотичних (Cui et al., 2021) та біотичних (Poveda et al., 2020; Wen et al., 2022) чинників тощо. Натомість рослини-господарі забезпечують їх живильними речовинами та безпосередньо виступають середовищем існування для ендофітних грибів (Odelade & Babalola, 2019; Igiehon et al., 2021).

Зокрема, виділені зі здорового насіння сосни мікроміцети з родів *Mucor*, *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Alternaria*, *Acremonium* та дріжджі виявили вибірково антагоністичну активність як до бактерій-ендофітів сосни звичайної, так і до колекційних штамів. Найактивнішими були *Penicillium autogriseum* та *Alternaria altrernata* (Гвоздяк та ін., 2011). Встановлено, що чинниками обмеження заселення насіння сосни звичайної фітопатогенними бактеріями є мікроміцети і споротвірні бактерії. У той же час акцентується увага, що серед ізольованих зі здорового насіння сосни бактерій-ендофітів, у т.ч. і вітальних облігатів, не виявлено антагоністів, які б давали підстави для подальшого їх вивчення у якості біологічних пестицидів. Серед дослідних ізолятів аутомікробіоти не виявлено міко- і мікроорганізмів, які б стимулювати ріст фітопатогенних бактерій (Гвоздяк та ін., 2011).

Гриби беруть безпосередню участь у функціонуванні лісового біоценозу як біологічної системи. Особливе значення посідає структура та взаємовідносини видів (угруповань) у мікоценозах із іншими живими організмами, для розвитку лісових екосистем. Більша частина із них є ксилобіонтами (від грец. ξύλον. – «зрубане дерево» і βίον (βίοντος) – «той, що живе») і присутні на всіх етапах

ксилолізу деревини – від моменту ураження живих деревних рослин до повної утилізації рештків на завершальних етапах розкладання. Значна частина видів розвивається на ґрунті та лісовій підстилці, частина представників цієї групи є мікоризоутворювачами, деякі інші – слабо ліхенізовані. Входячи до складу консорції, де субстратом або партнером у життєдіяльності є вищі, в даному випадку деревні види рослин, гриби можуть вступати з останніми в індіферентні, негативні та антагоністичні відносини.

Однією з найбільш вагомих компонентів лісового біоценозу є мікозні угруповання різної трофічної належності, які, як і решта гетеротрофів, визначають його глибину, системно взаємодіють з деревними рослинами на різних етапах їхнього онтогенезу – від ендоефітизму до біодеструкції, а також є цінними харчовими і лікарськими ресурсами для людини.

Грибні угруповання лісів Українських Карпат певною мірою досліджені (деякі літературні джерела мають майже столітню історію), що дозволяє нам провести порівняльний аналіз попередніх результатів, незважаючи на деяку фрагментарність цих досліджень.

Ксилотрофна аскомікобіота лісових екосистем природоохоронних об'єктів Українських Карпат характеризується багатим таксономічним різноманіттям. У її складі виявлено 406 різних таксонів, які охоплюють широкий спектр систематичних груп відділу *Ascomycota*. Ці таксони розподіляються наступним чином: 190 родів, 66 родин, 26 порядків, 10 підкласів, 6 класів. Зазначено, що розподіл за спеціалізацією дереворуйнівних аскових грибів до деревних субстратів залежить від життєвих форм та видового різноманіття дерев (Бублик & Климишин, 2023).

Ряд праць присвячено комплексному дослідженню видового різноманіття міцетів Національного природного парку «Гуцульщина» (у т.ч. і нових рідкісних видів), зокрема проаналізовано різноманітні види *Ascomycota*, що присутні у регіоні, для розкриття їх розподілу, екологічної значущості та можливого внеску у загальне біорізноманіття парку (Фокшей & Держипільський, 2021; Фокшей, 2022; Bohoslavets & Prydiuk, 2023).

Загалом, станом на 1.01.2022 р. на території лісових угруповань НПП «Гуцульщина» ідентифіковано понад 1000 видів грибів і грибоподібних організмів, з яких 23 види віднесені до Червоної книги України (Пасайлюк, 2022).

Наразі ідентифіковано 51 вид ектомікоризних міцетів в лісових екосистемах Західних Карпат. Домінантними видами виявилися *Ramaria formosa*, *Hygrophorus pustulatus*, *Lactarius aurantiacus*, *L. rufus*, *Paxillus involutus* та ін. Зазначається, що дані види відіграють важливу роль у процесі сукцесії, зокрема, при залісненні колишніх сільськогосподарських угідь (Luptáková & Mihál, 2020).

Також представлено результати дослідження токсичних металів деяких дикорослих їстівних грибів (*Cantharellus cibarius*, *Boletus edulis* та *Amanita rubescens*), що ростуть у гірському районі Західних Карпат. Це дослідження спрямоване на докладне вивчення рівнів токсичних металів у цих грибах, забезпечуючи важливу інформацію для визначення безпеки їхнього вживання та оцінки можливих впливів гірничодобувної діяльності на їхні властивості харчової цінності (Senila et al., 2024).

Проблеми вивчення видового різноманіття грибів Українських Карпат і охорони їхнього генофонду наразі є нероздільними, а встановлення меж ареалу виду та ступеня його ендемізму має істотне значення не тільки для оцінювання реальної рідкості виду, але і дає змогу встановити рівень чутливості фітоценозу до антропогенних змін ландшафту (Дудка та ін., 2019). Щороку стають доступними повідомлення про нові знахідки рідкісних видів грибів у лісах Карпатського регіону. Зокрема на території НПП «Гуцульщина» виявлено та ідентифіковано 9 видів міцетів, що включені до Червоної книги України (*Anthurus archeri* (Berk.) E. Fischer, *Boletus regius* Krombh, *Clavariadelphus pistillaris* (L.) Donk, *Hericium coralloides* (Scop.) Pers., *Leucoagaricus nympharum* (Kalchbr.) Bon., *Mutinus caninus* (Huds.) Fr, *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr., *Russula turci* Bres., *Strobilomyces strobilaceus* (Scop.) Berk.), 6 рідкісних для України видів, (*Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst, *Gyromitra infula* (Schaeff.)

Quél., *Hericium alpestre* Pers., *H. cirrhatum* (Pers.) Nikol., *Sarcosphaera coronaria* (Jacq.) J. Schröt., *Sparassis nemecii* Pilát & Veselý) та 2 види макроміцетів, що є претендентами на включення до Червоного списку грибів Міжнародного союзу охорони природи (*Asterophora lycoperdoides* (Bull.) Ditmar, *Craterellus cornucopioides* (L.) Pers.) (Фокшей & Держипільський, 2021). Ці дослідження підкреслюють цінність та унікальність території урочища Каменистий НПП «Гуцульщина», як місця зосередження рідкісних представників грибної біоти.

Також описано ліхенізований вид *Multiclavula mucida* (Pers. ex Fr.) R.H. Petersen, який паразитує на зелених водоростях з роду *Coccomyxa*, який знайдений на напіврозкладеній деревині невизначеної деревної рослини на території гірського масиву Сколівські Бескиди. Зазначається, що *M. mucida* виступає індикатором біологічної цінності старовікових лісів (Згонник, 2022).

У ході проведення мікологічної екскурсії на узліссі пасовища Прочерть селища Путила Чернівецької області вперше в Українських Карпатах виявлено місцезростання популяції (60 особин) *Porpolomopsis calyptriformis* (Berk.) Bresinsky. Дана знахідка підтвердила, що ліси Путильщини є перспективними для розширення існуючих та формування нових об'єктів природно-заповідного фонду завдяки значному різноманіттю мікобіоти (Гребенщиков & Пахарь, 2022).

Підкреслюється роль та значущість предстанків ксилотрофної аскомікобіоти у лісах Сколівських Бескидів, зокрема у процесах деструкції відмерлої деревини. Це дослідження сприяє нашому кращому розумінню внутрішніх механізмів розкладання деревини в екосистемах гірських лісів, що може мати практичне застосування в контексті оптимізації лісового управління та збереження природних біоресурсів (Климишин, 2020). При цьому слід пам'ятати, що окрім цінних і корисних видів, мікобіота лісів Українських Карпат представлена також видами, які вистують небезпечними фітопатогенами, заселяючи живі ростучі дерева, поволі ослаблюючи їх, спричиняють формування різного типу гнилей. На деревині бука лісовго в лісах НПП «Гуцульщина» в процесі її деструкції виявлено 50 видів грибів та грибоподібних організмів, що вказує на високий рівень біологічної активності у лісових

екосистемах (Пасайлюк, 2018).

Дослідження деревинознавчих аспектів формування якості стовбурної деревини ялиці білої, ураженої *Phellinus hartigii*, становить важливий внесок у вивчення впливу мікозного інфікування на характеристики деревини, що має значення для раціонального використання лісових ресурсів та планування лісогосподарської діяльності в умовах Карпатського регіону (Сопушинський та ін., 2021). У лісах природного заповідника «Горгани» виявлено 25 видів грибів, що населяють деревний субстрат. Серед цінних знахідок виокремлено наступні види: *Athelia decipiens* (Höhn. & Litsch.) J. Erikss., *Antrodia sinuosa* (Fr.) P. Karst, *Coniophora puteana* (Schumach.) P. Karst., *Ceriporia excelsa* (S. Lundell) Parmasto, *Dacrymyces chrysospermus* Berk. & M.A. Curtis, *Mucronella calva* (Alb. & Schwein.) Fr., *Hericium coralloides* (Scop.) Pers., *Pholiota limonella* (Peck) Sacc., *Pholiotina brunnea* (Watling) Singer, *Piloderma byssinum* (P. Karst.) Jülich, *Postia caesia* (Schröd.) P. Karst., *Pluteus leoninus* (Schaeff.: Fr.) P. Kumm., *Rigidoporus sanguinolentus* (Alb. & Schwein.) Donk, *Skeletocutis amorpha* (Fr.) Kotl. & Pouzar. (Богославець, 2023).

Отже, не зважаючи на те, що видовий склад грибів та грибоподібних організмів Карпатського регіону певною мірою окреслений, окремі питання, зокрема щодо фітопатогенних видів, а також їхньої екологічної та трофічної спеціалізації наразі залишається не розкритими. Тому дане дослідження спрямоване на визначення видового складу (з оцінкою біоценотичного значення), системно-структурного аналізу та трофічних груп представників мікобіоти лісів за участю *Abies alba* Покутсько-Буковинських Карпат.

Дослідження ендofітних бактерій, екологічною нішею яких є живі клітини рослини-господаря, більшою мірою пов'язані з рослинами агрокультурценозу і переважно стосуються їх корисного впливу на рослини (Izumi, 2011). Але їх екологія та вплив на види деревних рослин у лісовій екосистемі малодосліджена, проте може бути дуже різноманітною. Повідомляється, що важливі види дерев, у тому числі ті, що належать до родів *Pinus*, *Populus* і *Picea*, містять бактеріальні ендofіти, що належать до родів *Bacillus*, *Paenibacillus*, *Pseudomonas* і які,

можливо, сприяють фіксації азоту та збільшенні виробництва біомаси від них (Puri et al., 2017). Підкреслюється, що роди *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Actinobacteria*, *Acinetobacter* і *Sphingomonas* складають основні групи спільноти ендofітних бактерій багатьох видів дерев (Izumi, 2011). Показано, що бактеріальні ендofіти запобігають розвитку захворювання через синтез ними структурних сполук і фунгітоксичних метаболітів. Такі індуковані захисні реакції були пов'язані з певними формами набутої системної стійкості (за відношенням до захворювання) (Sturz et al., 2000). Дослідниками з Індії перевірено параметри стимуляції росту рослин ендofітами за рахунок продукування індолацетової кислоти (IAA), солюбілізації мінерального фосфату, активності кислої фосфатази, наявності гену дезамінази 1-аміноциклопропан-1-карбонової кислоти (ACC), фіксації азоту, біодеструкції целюлози, розпаду хітину та пектину тощо (War & Joshi, 2014). Фенотипи цих взаємодій (між рослиною-господарем і ендofітом) можуть бути надзвичайно пластичними залежно від факторів навколишнього середовища, режиму живлення, генетичної схильності та стадій розвитку обох партнерів (Anand et al., 2006).

Досліджуючи ендofітні мікроорганізми, з насіння *Picea abies* дослідниками ізольовані наступні роди бактерій: *Bacillus* sp., *Erwinia* sp., *Flavobacterium* sp., *Pseudomonas* sp., *Cytophaga* sp., *Leuconostoc* sp., *Micrococcus* sp., *Xanthomonas* sp. (Cankar et al., 2005). Зі здорового насіння сосни звичайної (*Pinus sylvestris*) ізольовано дійсні фітопатогенні бактерії (*Pseudomonas syringae*, *Pectobacterium caratovorum*, *Enterobacter* (*Lelliottia*) *nimipressurallis*), умовно патогенні (*P. fluorescens*, *Paenibacillus polymyxa*, *Pantoea agglomerans*) і сапротрофи (*Bacillus subtilis*, *B. pumillus*), а також гриби (Гвоздяк та ін., 2011).

Разом з тим, у дослідженнях (Stone et al., 2000) опосередковано вказується на ендofітні бактерії як «ендofітні» інфекції, тобто про інкубаційний період бактерій у рослині. Автор акцентує увагу, що для бактерій наземні рослини являють собою складне, просторово та часово різноманітне екологічне середовище існування. Симбіотичні асоціації між мікроорганізмами та рослинами є давніми та фундаментальними. Загалом, «ендofітні» інфекції

непомітні, інфіковані тканини рослини-господаря принаймні тимчасово не мають симптомів, а мікробна колонізація може бути продемонстрована як внутрішня або за допомогою гістологічного дослідження шляхом виділення з поверхнево дезінфікованої тканини, або через пряму ампліфікацію ядерної ДНК із колонізованої рослинної тканини. Ендофітні мікроорганізми було виявлено в широкому діапазоні рослин-господарів у всьому світі (Stone et al., 2000). Таким чином, ендофітні бактерії є невід’ємною компонентою лісових деревних рослин і за нормального їх росту і розвитку відіграють позитивну роль у метаболітичних процесах. Разом з тим, патогенний складник ендофітної аутомікро- і мікробіоти може бути потужним вектором у епіфітотійних патологіях лісу.

1.3.1. Вітальні облігати як джерело прихованої інфекції в епіфітотійних патологіях лісових деревних рослин

Вітальні облігати у патології Quercus robur L. Останніми десятиліттями дерева роду *Quercus* L., зокрема *Q. robur*, характеризується зниженою конкурентоспроможністю та резистентністю, а також явищем нерегульованого прискореного відмирання, навіть ті, які ростуть в оптимальних умовах. Щодня реєструються нові повідомлення про тривожну ситуацію в межах ареалу зростання дуба, пов’язану з деградацією невстановленої етіології як окремих рослин, так і цілих масивів. Відомо, що життєвий цикл дубових деревостанів чергується періодами стабілізації санітарного стану та періодами прискореного відмирання (Мельник, 2019). Дослідниками відмічається циклічність та встановлена хронологія даного явища. В цілому, за останнє сторіччя виокремлюють три хвилі (періоди) крайнього загострення патологічного стану дуба, яке супроводжувалось його масовим відмиранням: 1982-1911 рр., 1927-1946 рр. та 1964-1983 рр. (Мельник, 2019). Стурбовані практики та науковці лісової галузі наразі знаходяться у процесі пошуку передумов ослаблення і причин виникнення патологічних явищ у дубових лісостанах. Зокрема, головну роль у динамічному та масовому поширенні патології дуба відіграють

синоптичні та кліматичні аномалії (гідротермічний стрес) (Thomas et al., 2002), присутність інвазійних шкідників (Moussa et al., 2021; Mukhamadiyev et al., 2021; Мацях, 2021) та інфекційних агентів (Brady et al., 2017; Jiang et al., 2019; Kulbanska et al., 2021; Ruiz-Gómez et al., 2019) та ін. Наразі кожна з запропонованих теорій потребує наукового підтвердження.

Серед дослідників причин відмирання дерев дуба доцільно виокремити прихильників інфекційної етіології, зокрема мікозної та бактеріальної. Наразі у країнах Європи та США поширене явище «Sudden oak death» (раптова смерть дуба) (Рум'янков, 2019), етіологія якого пов'язана із грибом *Phytophthora ramorum* (Werres, De Cock & Man in't Veld) (Grünwald et al., 2008). Збудник викликає типові симптоми інфікування (кровоточиві рани, виразки та некрози) на гілках і стовбурах *Quercus robur*, *Q. falcata* та *Q. rubra* (Brasier et al., 2004). Також у науковій літературі, поз'язаній з етіологією масової загибелі дубових ценозів, йдеться про вілт (Oak Wilt), що спричинюється грибом *Bretziella fagacearum* (Bretz) Z.W. de Beer, Marinc., T.A. Duong & M.J. Wingf., 2017 (Beer et al., 2017). Є підтверджені відомості про мікологічний аналіз деревини дуба з темними судинами, з яких ізолюваний гриб *Ophiostoma quercus* (Georgev.) Nannf. 1934. (Taerum et al., 2018).

Щодо збудників бактеріозів, то на сьогодні дослідниками ізолювано і експериментально підтверджено причетність фітопатогенних бактерій до масового всихання дерев дуба. Одні з перших відомостей, які стосуються бактеріозів дуба звичайного, належать А.Л. Щербин-Парфененку, зокрема мова йде про бактеріальне всихання, спричинене *Xanthomonas quercus* Sczerbin-Parfenenko sp. n., *Plasmopara nigro-quercina* Sczerbin-Parfenenko sp. n., *Erwinia multivora* Sczerbin-Parfenenko sp. n. та *E. lignifilla* Sczerbin-Parfenenko sp. n. (Щербин-Парфененко, 1953). Також відомо, що бактеріальний рак стовбурів і гілок дуба викликає поліморфний вид бактерій *Pseudomonas syringae* von Hall. (Гвоздяк та ін., 2011), причетні також бактерії *Lonsdalea quercina* subsp. *britannica* Brady et al. 2012 і *L. quercina* subsp. *populi* Toth et al. 2013 (Li et al., 2014). Схожу за симптомами патологію (раково-виразкове захворювання)

спричиняють *P. fluorescens* Migula 1895 і *Pseudomonas* sp. (Гойчук та ін., 2004). Бура слизотеча та інші симптоми на дубі викликані *E. valachica* Georg et Bod, *E. gueieicola* Georg, et Bod., *E. valachica* f. *onaca*, *Micrococcus dendroporthos* Ludw, *P. syringae* von Hall (Гвоздяк та ін., 2011).

Наразі є докази широкого поширення бактерій, причетних до гострого занепаду дуба (Acute Oak Decline – AOD) у лісах Великобританії, що загалом характеризується як складний синдром, що уражує ключові види дуба (зокрема, *Quercus robur* і *Q. petraea* L. (Matt.) Liebl.), у деяких випадках спричиняючи смертність протягом п'яти років після розвитку первинних симптомів. Найбільш помітним симптомом є ураження стовбура дерева, з якого ізольовано чотири види бактерій: *Brenneria goodwinii* Denman et al. 2012, *Gibbsiella quercinecans* Brady et al. 2011, *Lonsdalea britannica* (Brady et al. 2017) Li et al. 2017 та *Rahnella victoriana* Brady et al. 2017 (Doonan et al., 2019; Gathercole et al., 2021). У північних і гірських лісах Загросу (Іран) реєструють симптоми хвороби дуба, які спостерігаються у низки місцевих видів лісових деревних рослин, включаючи *Q. castaneifolia* C. A. Mey., *Q. brantii* Lindl. і *Carpinus betulus* L. Існують паралелі між хворобою в Ірані та гострим занепадом дуба (AOD), про який повідомляють у Великобританії, зокрема наявністю мокнучих виразок, які були пов'язані з полібактеріальним комплексом, де *B. goodwinii* вважається ключовим некрогеном (Moradi-Amirabad et al., 2019; Nones et al., 2022).

Також є окремі повідомлення про бактеріальний опік листків (Bacterial leaf scorch – BLS) дуба, що спричиняється бактерією *Xylella fastidiosa* (Wells et al., 1987), екологічною нішею якої є водопровідні елементи, і обмежує потік води. *X. fastidiosa* передається від дерева до дерева комахами, які живляться ксилемою, такими як цикади (Baldi & La Porta, 2017).

Поширюється у світі «краплинна хвороба» жолудів (Drippy Nut of Oak) (збудник – *Lonsdalea quercina* (Hildebrand and Schroth 1967) Brady et al. 2012 (Li et al., 2014), наразі зареєстровані окремі відомості з Іспанії (Biosca et al., 2003) та Колорадо (Sitz et al., 2018). В Україні виявлено стовбурну форму «краплинної хвороби» дуба, наведено її поширення, етіологію (*Erwinia quercina* sp. nova (Hild.

and Schroth, 1967), основні симптоми (знебарвлення жолудів та витікання бурої в'язкої рідини (слизотеча), яка крапає на землю з уражених на деревах жолудів) та шкодочинність (Гойчук та ін., 2004). Окрім «краплинної хвороби» жолудів реєструють також типові прояви м'якої або мокрої гнилі жолудів дуба (збудник – *E. carotovora* subsp. *carotovora* (Jones, 1901, Dye 1969) (Гойчук та ін., 2004).

Однією із найбільш поширених та небезпечних хвороб бактеріального походження є бактеріальна водянка *Quercus robur*, збудником якої є *Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945) Brady et al. 2013 (Kulbanska et al., 2021).

Вітальні облігати у патології Abies alba Mill. В даний час у багатьох регіонах планети спостерігається погіршення стану та усихання темнохвойних лісів різних видів, викликане комбінацією різних стресових факторів біотичної та абіотичної природи. Серед видів, найбільш схильних до усихання, виявилися види роду *Abies* (Mill.). Ялицеві ліси усихають на території Європи, Азії, Північної Америки, Японії (Kharuk et al., 2017; Kharuk et al., 2019).

Abies alba виступає однією із головних лісотвірних рослин у межах свого ареалу. Зокрема, в лісах українських Карпат вона поширена на площі понад 80 тис. га., при цьому корінні буково-ялицеві деревостани через сукцесійні процеси та лісогосподарські заходи замінені похідними деревостанами різного видового складу. За функціональним призначенням до експлуатаційних лісів належать 54,0 %, природоохоронних – 29,0 % рекреаційно-оздоровчих – 10,0 % і до захисних – 7,0 % ялицевих лісостанів. У загальному із головного користування виключено близько 22 тис. га (27,0 %). Вікова структура яличників суттєво порушена. Частка дерев стиглого і перестійного віку перевищує оптимальні показники деревостанів у всіх категоріях лісів: в захисних – у 3,4 рази, в експлуатаційних – у 2,7 рази, у природоохоронних – у 1,8 рази, в рекреаційно-оздоровчих – у 2,1 рази. Різновікові лісостани з домінуванням ялиці білої займають площу 5,4 тис га (6,8 %), близько половини яких припадає на експлуатаційні ліси (Пліхтяк, 2019).

Ялицеві ліси природного походження завдяки своїм біологічним особливостям є досить стійкими по відношенню до несприятливих чинників (як

абіотичних, так і біотичних) навколишнього середовища, порівняно із чистими смеречинами та бучинами (Zhang et al., 2018). Однак відомо, що природна стійкість ялицевих лісів може підвищуватися завдяки алелопатичному впливу інших деревних видів, зокрема *Fagus sylvatica*, а зменшення його домішки та інших видів, які не інфікуються однаковими видами хвороб, потенційно може сприяти зменшенню загальної стійкості деревостану до виникнення епіфітотій інфекційної етіології (Сорока та ін., 2019).

Протягом останніх двох десятиліть спостерігається ослаблення та занепад деревостанів, а також відмирання дерев *Abies alba* всіх вікових категорій у межах ареалу її поширення. Причини дестабілізації стану ялиці білої в різних країнах світу вагомо варіюють, проте найчастіше обумовлюються впливом кислотних дощів, кореневою губкою, короїдами та глобальними кліматичними змінами (Черпаков, 2012). Останні дослідження свідчать, що загальний фітосанітарний стан лісів формує кореляція абіотичних чинників з біотичними предикторами, у тому числі і паразитарними, серед яких особливе місце займають збудники бактеріальних хвороб (Goychuk et al., 2020).

Деградація *Abies alba* головним чином пов'язується зі шкодочинною життєдіяльністю фітопатогенних грибів. Так, відмирання дерев ялиці в іспанських Піренеях наразі корелює із масовим поширенням кореневої гнилі, спричиненої *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s.l. та рослин роду *Viscum* L. (Oliva & Colinas, 2010). В Україні за допомогою ПЛР-аналізу сумарної ДНК із стовбурової деревини ялиці ідентифіковано два роди фітопатогенних грибів, зокрема гриби роду *Fusarium* sp. та виду *H. parviporum* Niemelä & Korhonen (Погрібний та ін., 2018). Погіршення фітосанітарного стану деревостанів ялиці білої у Болгарії спричинене масовим поширенням омели білої (Rosnev & Petkov, 1994). Польські дослідники також схиляються до мікозної етіології всихання ялиці білої (Sierpinski, Z., 1981), зокрема доступні дослідження патогенного впливу *Phytophthora citricola* Sawada (синонім *P. cactorum* var. *applanata* Chester), ізольованих із сіянців ялиці білої, на рослини, що зростають у лісових розсадниках (Orlikowski et al., 2004). Також серед причин погіршення

санітарного стану дерев *Abies alba* є її висока чутливість до викидів SO₂ (Elling et al., 2009) та зменшення процесів її регенерації через травоядних тварин (Nagel et al., 2015).

Основними комахами, які пошкоджують дорослі дерева *Abies alba* і завдають її деревині вагомих збитків, є *Pityokteines spinidens* Reitter, 1894 і *P. curvidens* Germar, 1824 (Freude et al., 1999), які є переважно вторинними шкідниками.

Серйозною проблемою лісового господарства Хорватії (починаючи з 19 ст.) стало масове відмирання *Abies alba* «Dieback of Silver Fir», яке проявляється як повна втрата енергії росту дерев та високим рівнем смертності. Феномен відмирання ялиці пов'язують з низкою причин абіотичного і біотичного походження (Tikvić et al., 2008; Ugarković et al., 2009).

Наразі глобального характеру набуло всихання *Abies alba* в гірських лісах Південного Сибіру, що обумовлено віковими змінами рослинності, давністю цього роду, підвищеною чутливістю дерев до різних умов середовища, зокрема, до забруднення. В 2018-2019 рр. всихання ялиці почали асоціювати з *Polygraphus proximus* Blandford (Kharuk et al., 2017).

Важливо відзначити – за 40-річний період вивчення патології *Abies alba* фітобактеріологічний аспект практично не розглядався, не відзначалася й бактеріальна симптоматика. Однак це не свідчить про відсутність лісових бактеріозів у темнохвойних лісах. при цьому, непрямі ознаки впливу бактеріозів простежуються у багатьох наукових роботах. При цьому перші відомості, які стосувались «wetwood» або «микрої деревини» на шпилькових видах, датуються 1934 роком (Lagerberg T., 1934), а перші повідомлення про бактеріальну водянку на листяних (*Ulmaceae*) – 1945 роком (Carter, 1945).

Відповідно до проведеного аналізу літературних джерел можна стверджувати, що бактеріальною водянкою уражуються різні види шпилькових дерев, що зростають у різних точках планети.

Наразі зареєстровані типові симптоми ураження бактеріальною водянкою деяких видів дерев роду *Abies* Mill. у країнах США, Японії та Європи, зокрема

A. nordmanniana Spach (Щербин-Парфененко, 1963), *A. sibirica* Ledeb., *A. nephrolepis* Maxim. (Черпаков, 2012), *A. alba* Mill., *A. balsamea* (L.) Mill., *A. concolor* (Gord. Et Glend.) Lindl. ex Hildebr., *A. grandis* (Dougl.) ex D. Don Lindl., *A. lasiocarpa* (Hook.) Nutt., *A. amabilis* (Dougl.) ex Forbes, *A. procera* Rehd., *A. magnifica* A. Murr., *A. magnifica* var. *shastensis* Lemm. (Ward & Pong, 1980; Черпаков, 2012), *A. sachalinensis* Mast. (Sano Y., 1995).

У 1963 році А. Л. Щербин-Парфененко описав бактеріальну хворобу, яку було названо «бактеріальна водянка», а її збудником визнана фітопатогенна, грамнегативна, неспороносна бактерія *Erwinia multivora* Scz.-Parf. (Щербин-Парфененко, 1963), виявлена згодом на багатьох хвойних видах дерев іншими авторами (Шаловило та ін., 2011; Черпаков, 2012). Як вважають деякі дослідники, *E. carotovora* (Jones 1901) Bergey et al. 1923 та *E. multivora* мають дуже схожі характеристики і можуть належати до одного виду. Напротивагу *E. nimipressuralis* і *E. multivora* – це різні види бактерій з несхожою симптоматикою розвитку (Черпаков, 2017). Назагал, бактеріози деревних видів за симптомами суттєво відрізняються від грибних та вірусних інфекцій. Насамперед, їм властиві наступні особливості: стрімке поширення по водопровідних тканинах, весняні та осінні періоди активності, осередкове ослаблення і всихання уражених дерев (Jacobi, 2009; Goychuk et al., 2020; Goychuk, et al., 2021).

У останні десятиріччя у гірських та передгірних лісах Українських Карпат почали масово всихати деревостани *Abies alba*. Наразі можемо стостерігати шкодочинні наслідки даної деградації, проте причини цього явища тільки починають досліджуватися. Особливістю *A. alba* є низька едифікаторна роль та практично повна неможливість формування чистих деревостанів. Фітоценози за її участю формуються, головним чином, у зоні висотного поясу букових лісів, що є підтвердженням близькості екологічних вимог *Fagus sylvatica* та *A. alba*. Синтаксономія, як і біотопічні особливості природних ялицевих угруповань, є предметом довголітніх дискусій геоботаніків, фітосоціологів, екологів та лісівників. До кінця не з'ясовані еколого-біотичні характеристики цього виду

стали і на перешкоді вирішення проблеми всихання ялицевих лісів (Сорока та ін., 2019).

У липні 2017 р. при одержанні перших результатів досліджень у філії «Кутське лісове господарство» було проведено науковий семінар та висловлено думку про ініфікування особин *Abies alba* бактеріальним раком, викликаним бактерією з роду *Erwinia*, що пізніше підтвердилося і нашими лабораторними дослідженнями, і даними інших дослідників (Погрібний та ін., 2018).

Проте до вирішення проблем всихання *Abies alba*, як і визначення дійсних причин цього тривожного явища, було ще дуже далеко. Адже першопричиною масового ослаблення різновікових дерев *A. alba*, що зростають у різних типах ценопопуляцій, з біотичної точки зору не могла виступати бактерія як консумент першого ступеня. Активний розвиток анаеробного консумента, який є гетеротрофним організмом, викликається звільненням специфічної трофічної ніші при різкому порушенні стану і внутрішніх функцій детермінанта консорції, причини чого неможливо встановити статистичними і лабораторними методами. Тому до пошуків глибинних причин захворювання одночасно було залучено різні методи досліджень, серед яких важливу роль відіграв фітоценотичний, який дозволив виявити як ступінь видозміни лісового ценозу, так і напрями деструктивних та регенераційних процесів у ньому. На основі синтаксономічного та географічного аналізу виокремлено об'єктивні чинники, які призводять до надмірного розвитку та поширення небезпечних видів фітопатогенів і відмирання особин *A. alba* (Сорока та ін., 2019).

Вітальні облігати у патології Picea abies L. (H. Karst). Однією із основних сучасних проблем лісового господарства України є всихання ялинників, яке розпочалося на початку 90-х років XX ст. внаслідок глобального потепління. Особливо вона нагальна для Карпатського регіону України, де у лісовому фонді припадає 47,0 % площі на ялинові лісостани (Олійник, Зейналян, 2020). У регіоні всиханням охоплено 35 тис. га ялинників із запасом деревини 14 млн м³ (Парпан та ін., 2014). Середній обсяг збитків від масового всихання *P. abies* сягає близько 7 тис. грн з 1 га за рік в основних типах лісу регіону (Шпарук, 2017). Розвиток

патологічних процесів у них набуває характеру катастрофи – поширення збудників гнилей кореневого типу (*Heterobasidion* spp. та *Armillaria* spp.) досягло епіфітотійного характеру, в уражених деревостанах формуються хронічні стійкі осередки масового розмноження *Scolytinae* та інших видів ксилофагів. Головною причиною ослаблення і всихання ялинників, яка в подальшому формує характер впливу усіх інших фітопатологічних процесів, є їхня невідповідність (часткова чи повна) едафо-кліматичним умовам місцезростання (Криницький, Крамарець, 2009; Hlasny & Sitkova, 2010).

Процеси всихання ялинників спостерігаються в різних регіонах Землі (Třeštík et al., 2004; Leontovyč & Kunca, 2006; Grodzki, 2007; Козловський, Крамарець, 2009), зокрема страждають ялинники Німеччини (Obladen et al., 2021), Польщі (Grodzki, 2007), Румунії (Dincă et al., 2019), Словаччини (Holeksa et al., 2017), Чехії (Jonášová, & Prach, 2004). Очевидно, на процес деградації ялинників впливають чинники як абіотичного, так і біотичного походження (Козловський та ін., 2013). У літературі загалом нараховується більше 170 причин, що ведуть до ослаблення та всихання ялинових деоевостанів (Rehfuess, 1991).

На початку 2000-х на деревах роду *Picea* A. Dietr., 1824 у штаті Мічиган США почалося опадання хвої, локальне відмирання пагонів і формування виразок, яке повільно прогресувало. Симптоми даного явища були описані як «занепад ялини» («spruce decline»). Патоген, який спричинив такі симптоми – гриби з роду *Diaporthe*. Чутливими (у більшій чи меншій ступені) виявилися *Picea pungens*, *P. Glauca*, *P. glauca* var. *densata*, *P. omorika* і *P. Meyer*i (McTavish et al., 2018).

Ще однією причиною загибелі ялинових лісів Польщі визнано мікози, пов'язані із офіостомовими грибами (*Ophiostoma piceae*, *O. tetropii*, *O. minus*, *Grosmannia piceiperda*, *G. cucullata*), та з жуками-церамбідами *Tetropium* spp. (їх симбіотичними векторами), що колонізують ялину звичайну (Jankowiak, & Kolařík, 2010).

Схильність *Picea abies* до пошкодження вітром, очевидно, посилюється патогенами, такими як *Heterobasidion* spp. (Krisans et al., 2020), *Armillaria* spp. (Кеца, & Solheim, 2011), які знижують стійкість окремих дерев. У Норвегії виділено чотири види *Armillaria*, які шкодять ялині – *A. borealis*, *A. cepistipes*, *A. solidipes* і *A. gallica* (Кеца, & Solheim, 2011), тоді як в Україні найбільш поширеним і шкодочинним є *H. parviporum* Niemelä & Korhonen, *H. annosum* (Fr.) Bref., а також деякі види мікокомплексу *A. mellea* s.l. (зокрема – *A. ostoyae* (Romagn.) Herink) (Крамарець & Мацях, 2018). Навіть часткове відмирання кореневої системи спільно з дією чинників абіотичного походження призводить до зниження захисних функцій ялини та сприяє заселенню дерев комахами камбіо- та ксилофагами (Крамарець, & Мацях, 2018).

Багато дослідників причиною біотичних порушень та загибелі ялинових насаджень у лісах Європи та Північної Америки вважають *Ips typographus* L. (Raffa et al., 2008; Fahse & Heurich, 2011; Seidl et al., 2014), а також види-супутники: *I. duplicatus* (C.R. Sahl.), *Pityogenes chalcographus* (L.), *Polygraphus polygraphus* (L.), *Pityophthorus pityographus* (Ratz.) та ін.) і інші ксилофаги, зокрема з родин *Siricidae* та *Cerambycidae* (Крамарець, & Мацях, 2018).

Супутнім чинником дестабілізації ялинників є *Bursaphelenchus mucronatus* Mamiya et Enda, інтенсивний розвиток та поширення якої веде до закупорювання трахеїд, внаслідок чого погіршується водопостачання крони (Медведева, Козловський, 2017).

Всихання та загибель дерев *Picea abies* у Німеччині наразі пов'язують із посухою 2018-2019 рр. (Obladen et al., 2021). Також дослідні дані свідчать про те, що види дерев, які зростають на межі свого природного ареалу або за його межами, такі як *Picea abies* і *Larix decidua*, у Центральній Європі під час екстремальних посух демонструють значне зниження росту та смертність (Kölling et al. 2009; Pretzsch et al., 2020). Відомо, що у похідних деревостанах *Picea abies* формує поверхневу кореневу систему, тому є досить чутливою до нестачі вологи в ґрунті (Дебринюк та ін., 2016).

Picea abies є мікотрофним видом (гриби з родів *Amanita*, *Boletus*, *Russula*, *Lactarius* та ін. формують її мікоризу), тому погіршення процесів мікоризоутворення та збіднення складу мікоризних грибів призводить до ослаблення біотичної стійкості деревних рослин, наслідком чого є зниження їх приросту (Nadeau et al., 2018).

Вітальні облітати у патології Fagus sylvatica L. Бук європейський завдяки високій тіньовитривалості, а також широкій кліматичній та геологічній амплітуді ареалу зростання (наприклад, клімат від атлантичного до континентального, від колінної до гірської зони, від помірно сухих до періодично вологих ґрунтів з рН від <3 до >7) є найбільш конкурентоспроможною породою дерев на всій території Європи (Jung, 2009). Букові лісові масиви є унікальними рослинними формаціями, які характеризуються високою продуктивністю, виконують важливі біосферні функції та господарське значення (Слободян, 2005). Проте останніми десятиліттями під впливом природних та антропогенних чинників навколишнього середовища зменшуються площі лісів за участю бука, змінюється структура та погіршується їх санітарний стан (Слободян, 2004).

Загалом *Fagus sylvatica* приурочений до багатих ґрунтів, де природні, кліматичні умови сприяють його успішному природному відновленню, формуванню найстійкіших біоценозів до негативних природних явищ – вітровіїв, сніговіїв та вітровалів. При цьому у засушливі періоди дерева бука втрачають свій життєвий потенціал, частіше пошкоджуються шкідниками, уражаються грибами-паразитами та бактеріями. Такі явища спостерігались у лісорослинному районі букових, дубово-букових лісів Закарпаття у 1964-1968 роках після засушливих періодів (1961, 1962 і 1964 рр.) (Слободян, 2004). Офіційно осередки поширення некрозних і ракових хвороб вперше зафіксовано на території Прикарпаття під час лісовпорядкування 1985 року на площі близько 1600 га, де ураженість букняків на той час становила 13,0 %. У тих самих умовах, станом на період 1991-92 років, площа осередків ракових хвороб зросла майже у 2,6 раза, а ураженість дерев патогенними мікроорганізмами досягла 36,0 % (Слободян, 2005).

Серед причин ослаблення і відмирання дерев *Fagus sylvatica* найбільш поширеними і ймовірними є версії, що стосуються інфекційної патології, зокрема, мова йде про фітопатогенні мікро- та мікоорганізми. Найпоширеніші та найнебезпечніші хвороби описані нижче.

Хвороба листків бука (Beech leaf disease) вперше виявлена в Лейк-Каунті, штат Огайо в 2012 році. Наразі хвороба поширилася у насадженнях *Fagus grandifolia* Ehrh. та *F. sylvatica* в Пенсільванії, Нью-Йорку та Онтаріо, а також в Канаді (Ewing et al., 2018). Етіологія хвороби пов'язана з листовим видом нематод *Litylenchus crenatae mccannii* (Anguinata) (Carta et al., 2020; Marra & LaMondia, 2020). Симптоми хвороби характеризуються міжжилковим позеленінням, потовщенням і часто хлорозом, надмірною ажурністю крони, що призводить до зниження енергії росту та в кінцевому підсумку може призвести до загибелі дерева (Carta et al., 2020; Reed et al., 2022). Відомо, що хвороба листків бука може спричинити відмирання вікових дерева бука протягом 6-10 років після ураження, при цьому саджанці гинуть всього за один рік (Fearer et al., 2022).

Хвороба кори бука (Beech bark disease) являє собою комплекс захворювань ракового типу, що включають спільну дію комах *Cryptococcus fagisuga* Lindinger (Wooly beech scale) та двох патогенних грибів із роду *Neonectria*, зокрема, *N. ditissima* (Tul. & C. Tul.) Samuels & Rossman або *N. faginata* (M.L. Lohman, A.M.J. Watson & Ayers) Castl. & Rossman (Castlebury et al., 2006; Stauder et al., 2020; Reed et al., 2022). Симптоми цього захворювання зосереджені на корі ураженого дерева, спочатку це «білий наліт» у тріщинах кори, згодом спостерігається формування виразок. Наприкінці літа та восени плодові тіла (перитеції) гриба з'являються у вигляді маленьких червоних крапок круглої форми на поверхні виразок. Ракові утворення у процесі патогенезу збільшуються у розмірі. Уражені дерева схильні до вітролому (Houston, 1994). Авторами ідентифіковано грибові ендوفіти, які можуть модулювати прогресування даного захворювання. Мова йде як про ентомопатогенів, мікопаразитів, сапротрофів тощо, включаючи *Clonostachys rosea* і *Fusarium babinda* (Morrison et al., 2021).

Особливо небезпечною для *Fagus sylvatica* є чорний бактеріоз, вперше виявлений у другій половині XX століття на буці у Карпатах на 20–40 річних деревах (Гвоздяк та ін., 1972). Збудник – *Erwinia horticola* (Beltjukova, Gwozdjak, Pastushenko, Zujkova) (Гвоздяк та ін., 1972; Kulbanska et al., 2019), *E. horticola* sp. nova. (Tovkach & Zlatohurska, 2017). Дане захворювання характеризується окільцюванням гілок, їх почорнінням і засиханням. Симптоми захворювання на гілках спочатку мають вигляд мокнучих плям, які зазвичай розміщуються поблизу сплячих бруньок. З часом уражені ділянки западають, відмерла кора розтріскується. Деревина на зрізах ближче до здорової тканини має червонуватий відтінок. Із тріщин, особливо в теплу погоду, виділяється ексудат, який стікає вниз по гілці, спричиняючи нові осередки ураження стовбура. Переважна більшість нових уражень також мають вигляд мокнучих плям (Гвоздяк та ін., 1972; Гвоздяк та ін., 2014).

Також відомо, що *Fagus sylvatica* чутливий до кореневої гнилі, спричиненої грибом роду *Phytophthora* spp. (Matsiakh et al., 2021). У літературі дане захворювання трапляється під назвою фітофтороз або рак, що кровоточить (Bleeding canker) та ін. Типовими симптомами є формування великих ракових пухлини (виразок) із червонувато-коричневими краями на стовбурі, у прикореневій частині та безпосередньо на коренях дерева. З виразок сочиться червонувато-коричневий сік. Згодом спостерігається пожовтіння листків та локальне відмирання гілок у кроні. Типові симптоми даного захворювання наразі зареєстровані на території Бельгії (Schmitz et al., 2009), Австрії (Cech & Jung, 2005), Словенії (Munda et al., 2007), Італії (Motta et al., 2003; Belisario et al., 2006), Турції (Balci & Halmschlager, 2003), Австралії (Jung et al., 2013) та України (Matsiakh et al., 2021). Найпоширенішими видами грибів, що спричиняють дану патологію, є *P. citricola*, *P. cambivora* та *P. cactorum* (Schmitz et al., 2009; Jung, 2009); *P. cinnamomi* та *P. pseudosyringae* (Matsiakh et al., 2021). Незабаром первинні осередки фітофторозу бука інфікуються низкою вторинних патогенів кори, включаючи *Nectria coccinea* (Jung, 2009), а також *Meripilus*, *Ganoderma* і *Armillaria* (Matsiakh et al., 2021). Крім того, уражені дерева часто піддаються

пошкодженню стовбуровими комахами, що призводить до швидкого відмирання дерев (Jung, 2009).

Вітальні облігати у патології Ulmus glabra Huds. Види роду *Ulmus* L. є дуже древніми мешканцями планети Земля: вже у міоценових відкладах більшості європейських регіонів знайдено їхній пилок (Łańcucka-Środoniowa, 1963). У середньому голоцені види роду *Ulmus* стали постійними елементами європейських неморальних лісів, поширюючись від Західної Європи до Уралу з рефугіумів португальських материкових лісів (Monteiro-Henriques et al., 2010). У Карпатах види роду *Ulmus* з'явилися під час атлантичної фази голоцену (Firbas, 1949). У 20-х і 70-х роках XX ст. в'язи були практично еліміновані із широколистяних лісів Європи через дві епіфітотії, спричинені гіпервірулентними фітопатогенними грибами *Ophiostoma ulmi* (Buisman) Melin & Nannf (1934) (Syn. *Graphium ulmi* M. B. Shwarz (1922), *Ceratocystis ulmi* (Buisman) C. Moreau (1952), *Ceratostomella ulmi* Buisman (1932)) (Index Fungorum, 2023) та *O. novo-ulmi* Brasier (1991) і *O. himal-ulmi* Brasier & Mehrotra (1995) (Caudullo & De Rigo, 2016). Цю хворобу в'язів називали або «голландською» через її масове поширення в Голландії, або «графіоз» за старою назвою її збудника *G. ulmi* M.B. Shwarz (Jernelöv, 2017; Thomas, et al., 2018). Сучасна назва цієї хвороби – DED (Dutch elm disease) – точно описує типову її симптоматику: інфіковані дерева в'яза, перешкоджаючи просуванню фітопатогена по висхідному (ксилемному) потоку речовин у стовбурі, самі закупорюють судини камедями і тилами, що з часом порушує подачу води, відбувається в'янення і поступова загибель дерев (Thomas, et al., 2018; Bernier, 2022). Агентами поширення DED є в'язові короїди (*Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae*) (Santini & Faccoli, 2015; Jürisoo et al., 2021) та ксилобіонтові нематоди (Polyanina, et al., 2019). Окрім збудників мікозів, на санітарний стан ослаблених дерев в'яза впливають також інші фітопатогени – фітоплазми (Flower et al., 2018) і фітопатогенні бактерії (Alizadeh, 2017; Ali et al., 2020), зокрема бактерія *Xylella fastidiosa* Wells et al. викликає бактеріальний опік листків в'яза (Ali et al., 2020).

На сьогодні ведуться масштабні дослідження можливостей біологічного контролю поширення DED (Büchel et al., 2016; Martín et al., 2019; Scheffer & Strobel, 2020) та пошук резистентних особин в'яза (Domínguez et al., 2022). Досліджено, що із європейських видів в'яза інфікуються практично всі, проте лише *Ulmus glabra* (IPNI ID: 856863-1, GBIF ID: 5361866, The PlantList ID: kew-2448690), є найрезистентнішим до хвороби DED (Gravendeel et al., 2009).

Зважаючи на особливості патогенезу та стрімке поширення DED, розпочалося тестове використання географічної інформаційної системи (GIS) для епідеміологічної експертизи хвороб *Ulmus glabra*, зокрема і діагностування та прогнозування поширення бактеріальної водянки (Alizadeh et al., 2017a), симптомами якої є формування тріщин і ран на гілках і стовбурах в'язів, витікання у весняний період бактеріальної рідини з місць ураження, сильний запах бродіння (Alizadeh et al., 2017b). Бактеріальна водянка є однією із найбільш поширених і небезпечних хвороб лісових деревних рослин, зокрема *Quercus robur* (Kulbanska et al., 2023), *Betula pendula* (Goychuk et al., 2020) та *Abies alba* (Kulbanska et al., 2022). За результатами біохімічних і молекулярних тестів ідентифіковано збудників цієї патології – представників кількох родів бактерій – *Clostridium*, *Bacillus*, *Enterobacter*, *Klebsiella* і *Pseudomonas* (Alizadeh, 2017). Зокрема до виду ідентифіковано *Enterobacter nimipressuralis* (Carter 1945) Brenner et al. 1988, (Khodaygan, et al., 2012), *Brevundimonas bullata* (Gray and Thornton 1928) Kang et al. 2009, *Paracoccus alcaliphilus* Urakami et al. 1989, *P. marcusii* Harker et al. 1998 та *Luteimonas aestuarii* Roh et al. 2009 (Alizadeh, et al., 2017b).

Комплексний вплив абіотичних (Швиденко та ін., 2018) і біотичних чинників навколишнього середовища, пандемія «голландської хвороби» призвели до зменшення щільності популяції, трансформації генних потоків і моделей запилення *Ulmus glabra*, що складає серйозну загрозу його існуванню (Devetaković, et al., 2019). Саме тому *U. glabra* отримав статус *Noble Hardwoods* (малопоширений цінний лісовий вид) та охороняється Європейською програмою лісових генетичних ресурсів (EUFORGEN) і потребує збереження еволюційного

потенціалу *in situ* за рахунок співпраці всіх країн у межах його ареалу (Aravanopoulos et al., 2015).

Україна також долучилася до програм збереження європейської популяції *Ulmus glabra*, надавши йому статус виду з малими популяціями та створивши поки-що єдиний генетичний резерват площею 2,5 га на території Карпатського Національного природного парку. Розроблено прийоми агротехніки формування штучних в'язових насаджень, до яких належить використання аборигенного насіннєвого матеріалу та природного поновлення дерев в'яза віком понад 70 років з осередків ураження DED, які виявили резистентність до хвороби (Дебринюк & Скольський, 2012). Пошук резистентних вікових генеративних особин *U. glabra* є надзвичайно важливим науковим завданням, яке може бути використане у практичному лісівництві для відновлення в'язових лісів, адже саме з допомогою стійких до фітопатогенів деревних рослин європейські країни, у т. ч. Німеччина, поновлюють в'язові лісостани та міські посадки. Так, на території Розточчя зареєстровано дерева *U. glabra*, які зростають поодинокі у заплавних лісах, що залишились після інфікування збудником «голландської хвороби» (Сорока, 2008). У Покутських Карпатах досліджується ценопопуляція цього виду, окремі дерева якої мають вік більше 100 років. Ценопопуляція *U. glabra* у Покутських Карпатах носить реліктовий характер, оскільки вона є залишком вологих лісів союзу *Alno-Ulmion* Br.-Bl. et R. Тх. 1943, які внаслідок падіння рівня ґрунтових вод і динамічних змін рослинності поступово трансформуються у ліси *Tilio platyphyllis-Acerion pseudoplatani* Klika 1955. Обстежена ценопопуляція не належить до комплексу букових лісів, як традиційно вважалося, а є самостійним елементом угруповань рідкісної яружної гірської рослинності (Пліхтяк та ін., 2021).

Хоча останніми десятиліттями спостерігається зниження інтенсивності поширення «голландської хвороби» у лісах України (Дебринюк & Скольський, 2012), наші дослідження зафіксували нову хвилю ослаблення і відмирання вікових генеративних особин *Ulmus glabra* у Покутських Карпатах внаслідок поширення іншої хвороби бактеріальної етіології. Якщо у минулому загибель

особин *U. glabra* спричиняли, переважно, мікози, то на сучасному етапі навіть резистентні до мікозів дерева гинуть від бактеріальних інфекцій. Саме тому особливої уваги потребує дослідження видового складу вітальних облігатів як потенційних збудників бактеріальної водянки *U. glabra* для здійснення ранньої діагностики та виявлення окремих особин, які володіють біотичною стійкістю щодо неї.

1.3.2. Вторинні метаболіти бактерій і грибів та їх роль у системі рослини-мікроорганізми

Вторинні метаболіти часто є біологічно активними сполуками. Їхній синтез корелює з певною стадією морфогенезу. Продукція вторинних метаболітів не є постійною, а залежить від умов середовища, стадії розвитку організму та наявності індуктивних сигналів (Stamp, 2003). Зазвичай їх синтез активується у відповідь на стресові фактори або як захисна реакція на дію патогенів, ультрафіолетового випромінювання чи нестачу поживних речовин (Bennett & Bentley, 1989). На відміну від первинних метаболітів, вторинні метаболіти можуть відігравати ключову роль у взаємодії організму з навколишнім середовищем, зокрема в алелопатії, симбіозі або антагонізмі з іншими видами (Brakhage, 2013).

Вторинні метаболіти мікроорганізмів включають антибіотики, пігменти, токсини, ефектори екологічної конкуренції та симбіозу, феромони, інгібітори ферментів, імуномодулюючі агенти, пестициди, протипухлинні агенти та ростові речовини тварин та рослин (Arnold, 1998; Ліханов та ін., 2019).

Більшість метаболітів було охарактеризовано після виділення продуцентів та культивування їх *in vitro*. Нові розробки в галузі аналізів метаболітів *in situ* можуть надати ширші можливості для виявлення та описів метаболітів, які спеціально синтезуються в період взаємодії із рослиною. У коренях та ризосфері загальна концентрація сполук, синтезованих бактеріями, асоційованими з рослинами, зазвичай низька (<10 мкг/г), що робить складним з'ясування їхньої

структури. Безпосередній аналіз метаболітів *in situ* був проведений для циклічних ліпепептидів у *Bacillus subtilis*, для піролінітрину, 2,4-діацетилфлороглюцинолу та феназин-1-карбонової кислоти у штамів *Pseudomonas fluorescens* (Raaijmakers et al., 2012; Likhanov et al., 2022). Локальні концентрації можуть бути значно вищими, і методи на основі біосенсори можуть бути важливим інструментом для виявлення різних метаболітів *in situ*, наприклад, для ліпепептидів CHA0 у *P. fluorescens* (Jousset et al., 2011). Крім труднощів у виявленні невідомих сполук, склад вже описаних метаболітів також може значно відрізнятися *in vitro* та *in planta*.

Найбільш різноманітні вторинні метаболіти, що продукуються мікроорганізмами ризосфери. Вони формують складну мережу взаємодій між мікробами та рослинами, впливаючи на ріст, розвиток та стійкість рослин до патогенів (Likhanov et al., 2023).

На відміну від ризосферних, облігатні ендofітні мікроорганізми стикаються з набагато меншою конкуренцією, що відображається у меншому наборі активних метаболітів (Sturz et al., 2000). Однак вони можуть виробляти інші специфічні метаболіти, що підтримують життєдіяльність або необхідні взаємодії з господарем. Багато ендofітних мікроорганізми є факультативними колонізаторами рослин і повинні конкурувати в ризосфері перед проникненням у рослину (Compant et al., 2010), та, отже, можуть мати багатий арсенал метаболітів, що беруть участь у захисті, а також у взаємодії із рослинами.

Багато вторинних метаболітів продукують гриби. Вторинні метаболіти грибів включають антибіотики, органічні кислоти, мікотоксини та інші біологічно активні речовини (Chen et al., 2011). Різноманітність природи вторинних метаболітів є результатом роботи багатьох ферментів, що призводить до біохімічних змін стандартної структури полімеру (Salam et al., 2023). Як результат, має місце складне комплексне генетичне регулювання їх синтезу (Brakhage, 2013). Синтез деяких вторинних метаболітів інактивовано і не виявляється в лабораторних умовах (Nützmann et al., 2011).

За хімічною структурою вторинні метаболіти грибів можна розділити на чотири основні класи: полікетиди, терпеноїди, похідні сполуки шикімової кислоти та нерибосомальні пептиди. Крім того, спільними гібридними метаболітами, що складаються з фрагментів різних класів, є меротерпеноїди, які утворюються внаслідок злиття терпенів та полікетидів. Аналіз наявних грибних геномів показав, що аскоміцети мають більше генів, що кодують синтез вторинних метаболітів, ніж базидіоміцети, археоаскоміцети та хитридіоміцети, тоді як геміаскоміцети та зигоміцети зовсім їх не мають (Collemare et al., 2008).

Найбільш детально синтез вторинних метаболітів вивчений у грибів роду *Aspergillus*. Основні групи вторинних метаболітів, виявлені у *Aspergillus*, включають полікетиди, рибосомальні та нерибосомальні пептиди та терпеноїди (Salam et al., 2023).

Деякі гриби (наприклад, *Cochliobolus heterostrophus*, *C. miyabeanus*, *Fusarium graminearum* та *Alternaria brassicicola*) синтезують сидерофори, які є важливим фактором вірулентності цих грибів для рослин (Oide et al., 2006).

Активними продуцентами вторинних метаболітів є бактерії. Найбільш вивчено продукцію вторинних метаболітів ендofітними бактеріями. Взаємодії рослин та їх ендofітів призводить до синтезу метаболітів, які у багатьох випадках не виробляються ними окремо або виробляються в менших кількостях (Collemare et al., 2008). Багато бактерій тісно взаємодіють з рослинами, виробляють вторинні метаболіти як агенти, необхідні для поглинання поживних речовин, зокрема сидерофори, що беруть участь у поглинанні заліза (Barry & Chorley, 2009; Vilous et al., 2023). У рослині метаболіти діють як агенти при формуванні біоплівки, токсинів, факторів вірулентності (Raaijmakers et al., 2012), беруть участь у гормональному сигналінгу в рослин (Glick, 2012). Бактеріальні ендofіти рослин синтезують ауксини та етилен, які відіграють істотну роль у зростанні рослин (Glick, 2012). Повідомляється, що ендofіти можуть синтезувати речовини, що допомагають рослині у стресовій ситуації. Наприклад, було показано, що абсцизова кислота та гібереліни, синтезовані ендofітами

Azospirillum lipoferum, покращують стан рослин кукурудзи під час посухи (Cohen et al., 2009).

Таким чином, вторинні метаболіти і сапротрофних, і фітопатогенних мікроорганізмів суттєво впливають як на склад мікробного угруповання, що формується на поверхні та у внутрішніх тканинах рослини-господаря, так і на фізіологічний стан самої рослини.

1.4. Фізіологічні основи біотичної стійкості рослин (поняття стресу, стійкості, імунності та резистентності рослин)

Інфікування рослин фітопатогенними організмами (так званими «інфекційними агентами»), а також вплив різноманітних чинників навколишнього середовища (фізичні, хімічні, біотичні, механічні) призводить до відповідно реакції живого організму – активізації захисних процесів, які можуть проявлятися у формі зміцнення клітинних стінок, синтезу сигнальних сполук і фітоалексинів, а в окремих випадках – до формування реакції надчутливості (РНД) та ін. (Scheel, 1998). Комплексний або поодинокий вплив таких чинників може сягати небезпечних амплітуд, спричинюючи незворотні патологічні процеси рослини (біосистеми). При цьому рівень впливу вищезазначених чинників може бути фоновим (наприклад, фонові температура) або індиферентним і не мати істотного впливу на життєздатність рослинного організму.

Несприятливі чинники впливу, що перевищують поріг чутливості, тобто виходять за межі фонових, зазвичай називають «стресорами», а відповідь організму на будь-які аномалії (відхилення від норми) – «стресом». У рослин стрес відноситься до зовнішніх умов, які негативно впливають на ріст, розвиток або продуктивність рослин (Verma et al., 2013). Тривалість впливу стресорів може бути протяжною, але слабкою і призвести до прояву специфічних механізмів стійкості, або короткотривалою, але інтенсивною і призвести до неспецифічних реакцій (Тарнопільська, 2019).

Таким чином, відповідно до концепції стресу, автором якої є Г. Сельє, **стрес** – це загальна адаптаційна неспецифічна реакція рослинного організму на вплив будь-яких несприятливих чинників довкілля (Сельє, 1992). Виділення явищ і процесів, сукупність яких формує стрес, є складним через те, що вплив стресорів може спричинити «пошкодження», яке проявляється на різних рівнях функціональної і структурної організації рослинного організму, а також має місце «реакція-відповідь», що забезпечує рослині в подальшому адаптацію (приспособування) до нових умов. Сукупність змін у межах рослинного організму, що відбуваються внаслідок прямого впливу стресорів формують «адаптаційний синдром» (Косаківська, 2004), в межах якого можна умовно виділити чотири етапи (фази): тривоги, відновлення, виснаження, регенерації (Кордюм та ін., 2003):

1. *Фаза тривоги* або *реакція відповіді* спостерігається на початковому етапі стресу і проявляється у формі зниження загальної життєздатності організму та відхиленні від функціональної норми.

2. *Фаза відновлення* об'єднує у собі адаптаційні, репараційні процеси, а також ефект набуття підвищеної стійкості.

3. При надто високій інтенсивності впливу стресорів настає *фаза виснаження*, при якій спостерігається перевищення адаптаційних можливостей рослинного організму. Ця фаза закінчується зазвичай хронічним розвитком хвороби або повною загибеллю рослини.

4. *Фаза відновлення* настає після припинення дії стресових чинників і передбачає часткову або повну регенерацію фізіологічної функції. Ця фаза зазвичай закінчується «аклімацією», тобто сукупністю стресових і пристосувальних реакцій.

Науковцями пропонується адаптувати термін «стрес», аби його було доречно застосовувати по відношенню до рослин, адже рослина позбавлена нервових і емоційних реакцій через відсутність нервової системи. Тому рекомендовано використовувати термін «**фітострес**», розуміючи під ним реакцію рослини на будь-які відхилення від норми (Приседський, 2017).

Таким чином, у процесі аклімації рослинний організм набуває «стійкості» до впливу стресора. Аклімація не успадковується. Синонімом терміну «аклімація», який часто трапляється у науковій літературі, є термін «адаптація» – стан біологічного об’єкта, для якого характерним є підвищена стійкість до повторного впливу стресорів, який викликав відповідні реакції пристосування, або ж щодо іншого чинника (перехресна чи множинна адаптація) (Костюк, Михеев, 1997).

У разі ж спадкового закріплення адаптивних ознак таке явище визначається як «генетична адаптація». Під процесом переходу від стресового стану до безпосередньо адаптивних (пристосувальних) реакцій-відповіді (чи аклімації) розглядають явище зміни експресії генів, що проявляється в інгібуванні активних генів, котрі в нормі контролюють фотосинтез, розвиток, ріст та інші функціональні властивості рослинного організму (Тарнопільська, 2019).

Відмічається активізація діяльності системи генів (наприклад, генів, що контролюють синтез специфічних протекторів і адаптогенів, стресових білків тощо), які відповідають за адаптивні властивості організмів до існування в складних або несприятливих умовах. Морфологічні адаптивні зміни є завершальним етапом фізіолого-біохімічної перебудови, яка проявляється в однаковому ступені як на рівні клітини і тканини, так і на рівні цілісного рослинного організму. Завдяки адаптивним змінам формується стійкість організму до несприятливих чинників навколишнього середовища.

В умовах навіть незначних змін чинників навколишнього середовища стабільність (сталість) параметрів функціонування рослинного організму забезпечується гомеостатичними механізмами. Термін «гомеостаз» (від гомео... і грец. *στάσις* – стояння, нерухомість) було введено у 1929 році У. Кенноном. Гомеостаз – це відносна стабільність систем та внутрішнього середовища окремих організмів при наявності внутрішніх чи зовнішніх подразників (збуджень) у ході їхнього нормального функціонування. Гомеостаз – це здатність

біологічних, соціальних і технічних систем зберігати відносну стійкість у динаміці параметрів функцій і складу (рис. 1.3).



Рис. 1.3. Складові гомеостазу рослин (Приседський, 2017)

Гомеостатичні механізми забезпечуються можливістю окремих клітин і цілісного організму загалом протидіяти збудженням зі сторони чинників зовнішнього середовища за рахунок стабільності та автономності (авторегуляції) їхньої внутрішньої організації, а також керування метаболічними процесами (Тарнопільська, 2019).

Термін «**стійкість рослин**» досі не має однозначного визначення в літературі, проте загалом трактується як здатність рослинного організму витримувати вплив (стресові навантаження) тих чи інших несприятливих чинників навколишнього середовища (повітряна і ґрунтова посуха, низькі температури, засолення ґрунтів тощо) (Мусієнко, 2016; Приседський, 2017; Тарнопільська, 2019); здатність зберігати морфологічну структуру і функціональні особливості біологічного об'єкта за прямого впливу на них несприятливих змін екологічних параметрів місцезростання (Скляр і Злобін, 2015); фактор надійності організму як живої системи. Водночас, стійкість – це генетично детермінована ознака, що успадковується (Крючкова та ін., 2010). Це означає, що в паразита і рослини-господаря у процесі спільної еволюції утворюються комплементарні генні пари: ген вірулентності A1 у паразита та ген стійкості R1 – у рослини (Тарнопільська, 2019). При цьому стійкість рослин змінюється під впливом чинників довкілля і в процесі онтогенезу. Це більшою

мірою потенційна властивість рослин, яка реалізується в надзвичайних (нетипових) екстремальних ситуаціях. Теоретичні основи поняття стійкості знайшли своє відображення в класичних роботах Лагранже, Логофета, Ляпунова, Пуанкаре та Свіріжева, які базуються на оцінюванні трансформації і засвоєння інформації та енергії, тобто фактично на законах синергетики, термодинаміки функціонування екосистем, показниках ентропії, що використовуються до відкритих систем (Азаров і Козак, 2019).

Прикладом формування стійкості може бути витримка рослиною надмірно низьких або високих температур, нестача волого тощо, внаслідок чого формуються специфічні види стійкості: газостійкість, зимостійкість, жаростійкість, солестійкість, посухостійкість. Так, наприклад, зростання рівня ненасиченості ліпідів біологічних мембран, яке спостерігається при адаптації рослинного організму до дії холоду і направлене на загальне пониження температури їх фазового переходу, може спричинити порушення функціонування біомембран за дії високих температур. Особливе значення для забезпечення нормальної життєдіяльності рослин має формування в процесі онтогенезу стійкості до хвороби, тобто здатності самої рослини попереджати, обмежувати чи навіть затримувати розвиток інфекційного агента (збудника) або впливати на хід патогенезу, послаблюючи його. Патогенні організми впливають на рослину-господаря за рахунок продукування фітотоксинів і гідролітичних ферментів, які розчиняють клітинні стінки і серединні пластинки (формуючи «ворота інфекції»), спрощуючи проникнення інфекційного агента в тканини рослини-господаря й одночасно забезпечуючи його елементами живленням (Тарнопільська, 2019).

Неоднакова стійкість рослини в процесі онтогенезу. Вона є найнижчою під час проростання насіння, зростає при закладанні вегетативних органів і вагомо знижується при формуванні генеративних. Максимальний рівень стійкості біологічних об'єктів спостерігається при анабіозі (від грец. *anabiosis* – оживлення), тобто тимчасовому стані організму, коли всі життєві процеси уповільнюються настільки, що фактично зникають усі видимі ознаки життя. У

багатьох рослинних організмів тимчасовий стан анабіозу ввійшов у нормальний цикл розвитку (спори, цисти, насіння) (Тарнопільська, 2019).

Іноді, як синонім до терміну «стійкість», застосовують термін «**резистентність**» (від лат. *resistentia* – опір, протидія), який трактується як стійкість, опірність і несприйнятливість організму до будь-яких чинників зовнішнього впливу – інфекцій, отрут, забруднення, паразитів тощо (цит. за Н. І. Вавиловим) (Євтушенко та ін., 2004).

Згідно класифікації Н. І. Вавилова, стійкість може бути *видовою* (неспецифічною, горизонтальною) або *сортвою* (специфічною, вертикальною). Видова стійкість рослини захищає її від впливу сапротрофних мікроорганізмів, її також прийнято називати «фітоімунітетом» (Євтушенко та ін., 2004). Специфічна (чи сортова) стійкість стосується паразитів, здатних подолати видову стійкість рослини й уражати її в тій чи іншій мірі, контролюється моно- чи олігогенами. Ці гени забезпечують високу, але часто нестабільну резистентність, оскільки патоген здатен швидко адаптуватися до нових сортів рослин. Така стійкість має расоспецифічний характер, тобто ефективна лише проти певних рас або штамів патогена. У практичній селекції сортова стійкість широко використовується, однак для підвищення її тривалості часто комбінується з неспецифічною стійкістю (Крючкова та ін., 2010).

Відповідно до гіпотези Флора «ген на ген» (Flor, 1947), сприйнятливість рецесивна, а стійкість – домінантна (Крючкова та ін., 2010). З точки зору екологічної фізіології рослин можна виокремити *біологічну* (збереження рослини з усіма її структурними та функціональними особливостями) та *агрономічну* (збереження розміру урожаю у культурних рослин) стійкість (Скляр і Злобін, 2015). Також В. Ф. Альтергот (1976) запропонував розрізняти *функціональну* і *структурну* типи стійкості рослин до несприятливих чинників. Виділено сім основних форм стійкості: *анатомічну* (формується внаслідок здатності клітин і тканин мінімізувати вплив стресорів), *анабіотичну* (комплекс процесів, які спрямовані на підготовку рослинного організму до несприятливого періоду року), *біохімічну* (забезпечується за рахунок особливостей синтезу захисних

речовин і метаболізму), *габітуальну* (визначається особливостями морфогенезу рослини, розміру і форми всіх її частин), *регенераційну* (формується внаслідок здатності рослини відновлювати втрачені органи або їх частини), *фізіологічну* (полягає у особливостях протікання фізіологічних процесів – дихання, транспірації фотосинтезу та ін.), *феноритмічну* (полягає у відповідності проходження етапів онтогенезу до тих періодів року, коли дія несприятливих чинників довкілля на рослинний організм мінімізована) (Мусієнко, 2001; Скляр і Злобін, 2015).

Не дивлячись на те, що в науковій літературі все частіше використовується термін «біотична стійкість», чітке визначення наразі відсутнє і трактується авторами в межах їхньої компетенцій (Криницький та ін., 2021; Хрик та ін., 2021; Андреева, 2023). Зрозумілим є те, що біотична стійкість формується у рослин внаслідок подолання нею «біотичного стресу», який викликається живими організмами, зокрема бактеріями, вірусами, грибами, фітонематодами, комахами, павукоподібними, тваринами та бур'янами. На противагу від абіотичного стресу, спричиненого несприятливими чинниками навколишнього середовища (радіація, засолення, повені, посуха, екстремальні температури, важкі метали тощо), агенти біотичного стресу безпосередньо позбавляють свого господаря поживних речовин, наслідком чого є зниження життєдіяльності рослин і, у крайніх випадках, веде до загибелі рослини-господаря (Verma et al., 2013; Gull et al., 2019; Umar et al., 2021). Рослини активують свої захисні системи у відповідь на біотичний стрес. Після інфікування мікроорганізмами кількість активних форм кисню (АФК) вагомо збільшується і рослини використовують захисні системи для поглинання цих вільних радикалів (Atkinson & Urwin, 2012). Окрім того, посилюється лігніфікаційна стратегія рослин для подолання біотичного стресу. Цей механізм пригнічує інвазію паразитів і модулює сприйнятливість господаря. Таким чином, рослини можуть самостійно регулювати свій морфологічний, фізіологічний і біохімічний стан (Gull et al., 2019).

Висновки до розділу 1

1. Масове вирубування гірських лісів, зокрема пралісів, яке розпочалося у XVIII столітті, спричинили активізацію ерозійних процесів ґрунту, буреломів і вітровалів, повеней тощо. В подальшому причинами порушення біотичної стійкості лісів стало їх ураження різними групами фітопатогенів, зокрема збудниками корневих гнилей. Таким чином, заходи з регулювання впливу антропогенних чинників, таких як нестабільне лісокористування та недостатня охорона природного середовища, стають надзвичайно важливими для збереження біорізноманіття та забезпечення стабільності екосистем лісів.

2. Розглянуто основні групи чинників, які виступають каталізаторами фітопатологічних процесів у лісах Карпат. Виокремлено три основні чинники: абіотичні, біотичні та антропогенні, які виступають фундаментом поліфакторіальної концепції. До предикторів або чинників «первинного» впливу належать абіотичні аномалії (аридизація клімату, вплив ультрафіолетового випромінювання та стратосферного озону, а також антропогенний тиск (антропогенне забруднення повітря та лісогосподарська діяльність, які призводять до зміни видового складу деревостанів). Вплив абіотичних факторів, таких як зміни клімату та надмірна вологість ґрунту, є суттєвим у процесі висихання лісів. Біотичні чинники вважають вторинними, підсилюючи роль попередніх і призводячи до незворотних змін у лісових екосистемах. Вони зазначили, що поширення патогенів у лісових екосистемах викликає не лише захворювання, але й сприяє взаємодії з різними порушеннями, такими як комахи-шкідники та екстремальні погодні умови.

3. Показано роль та місце вітальних облігатів у інфекційних патологіях деревних видів Карпатського регіону. Встановлено, що основна функція вітальних облігатів – це мутуалістичні (симбіотичні) взаємовідносини їх з іншими складниками аутомікро- і мікобіоти і з рослиною в цілому.

4. Окреслено положення щодо біотичної стійкості деревних рослин як здатності біоценозу протидіяти інвазіям. Сформовано поняття стресу, стійкості, імунності та резистентності рослин.

Основні положення розділу опубліковані в статтях: Кульбанська, 2017 «Моніторинг комах-листогризів дуба звичайного (*Quercus robur* L.) та дуба червоного (*Quercus rubra* L.)»; Гойчук, та ін., 2018 «Туберкульоз ясена звичайного у Західному Поділлі України: етіологія, симптоматика, патогенез»; Goychuk, et al., 2020a «Bacterial diseases of silver birch (*Betula pendula* Roth.)»; Goychuk, et al., 2020b «Bacteria associated with *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* in the pathology of *Fraxinus excelsior* L.»; Goychuk, et al., 2020c «Bacterial wetwood of silver birch (*Betula pendula* Roth): symptomology, etiology and pathogenesis»; Goychuk, et al. 2021 «Tuberculosis pathology of *Fraxinus Excelsior* L. in Ukraine: Symptomatology, etiology, pathogenesis»; Kulbanska, 2022 «Etiology of bacterial wetwood of *Quercus robur* L.».

Тезах і матеріалах наукових конференцій: Гойчук, і Кульбанська, 2020 «До питання про інкубаційний період вітальних облігатів»; Кульбанська, 2020 «Епіфітотійні патології лісу в контексті кліматичних змін»; Кульбанська, і Гойчук, 2020 «Бактеріальна водянка дуба звичайного в умовах Київського Полісся»; Кульбанська, 2022 «Бактеріальна водянка дуба звичайного в Україні: симптоматика і етіологія».

РОЗДІЛ 2

ТЕОРЕТИЧНІ І МЕТОДОЛОГІЧНІ АСПЕКТИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Природно-кліматичні умови регіону досліджень

Покутські Карпати або Покутсько-Буковинські Карпати не мають однозначного трактування і у різних дослідників окреслюють дещо відмінні території (Гостюк, Мельник, 2017). Це гірська частина історико-географічної області України, тому їх доцільно розглядати як природно-господарський регіон, який не є окремою одиницею фізико-географічного районування, однак його межі співпадають з межами ландшафтних одиниць різних рангів – ландшафтів (Гостюк, Мельник, 2017) (рис. 2.1). Таким чином, під Покутськими Карпатами розуміють різні за територіальним розміщенням регіональні одиниці: низькогірна територія, що простягається від верхів'я р. Лючки до кордону з Румунією (Круглов, Максимов, 1968); природний середньогірний район між р. Прут і р. Черемош і її притокою Чорний Черемош (Воропай, Куниця, 1965); природний низькогірний район між р. Лючка і р. Черемош (Койнов, 1973; Гілецький, 2012).

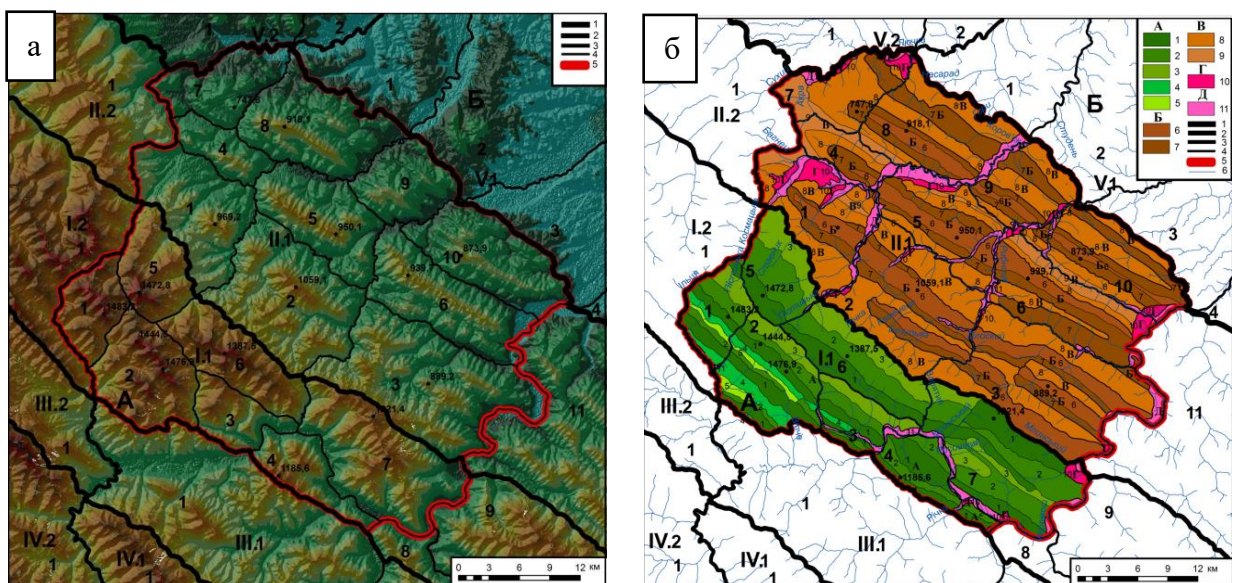


Рис. 2.1. Фізико-географічне районування Покутських Карпат і прилеглих територій (а) та ландшафтна карта Покутських Карпат (б) (Гостюк, Мельник, 2017)

Покутсько-Буковинські Карпати – гірський масив, що розташований у зовнішній смузі північного мегасхилу Українських Карпат на території Чернівецької та Івано-Франківської областей. Площа регіону становить приблизно 3,0 % площі Українських Карпат, що загалом складає 659,7 км² (Гостюк, Мельник, 2017). Простягаються з північного заходу (від верхів'я річки Лючки) на південний схід (до кордону з Румунією) на майже 75 км, а їхня ширина становить від 25 до 30 км (Маринич, 1993) (рис. 2.2). З південного заходу прилягає Верховинсько-Путильське низькогір'я, а з північного сходу – Чернівецька і Покутська височини, (Стойко, Єрмоленко, 1976).



Рис. 2.2. Покутсько-Буковинські Карпати (позначено синім кольором)

У рельєфі Покутсько-Буковинських Карпат виокремлюють низькогір'я (висота обмежується 800 м) і крутосхилі середньогір'я (найвища точка гора Ротило висотою 1483 м). Схили висотою до 600–700 м переважно вкриті бучинами і лісами за участю бука, ялиці і ялини. Схили висотою до 1150 м – мішаними буково-ялиновими деревостанами. Чисті ялинові ліси та гірські луки (полонини) знаходяться вище. Гірські масиви являють собою систему хребтів, які складаються з флішу і розділені долинами річок Серету, Рибниці, Пістиньки, Черемошу та їхніми притоками. Міжгірські долини заселені густо, орієнтовно 15–18 % території земель наразі розорані. (Маринич, 1993).

Згідно геоботанічного районування регіон досліджень знаходиться у межах району покутсько-буковинських смереково-ялицево-букових і смереково-буково-ялицевих лісів, підокругу темнохвойно-букових привододільних лісів, округу букових лісів Українських Карпат (Голубець, 2003).

Згідно схеми геоботанічно-лісівничого районування Українських Карпат П. І. Молоткова (1966), Покутсько-Буковинські Карпати знаходяться в межах кількох районів: Передгірські дубово-букові ліси Закарпаття (II), Дубово-буково-ялицеві ліси Прикарпаття (III) та Букові гірські ліси Закарпаття (IV) (Молотков, 1966).

Відповідно до схеми комплексного лісогосподарського районування Українських Карпат, яку запропонував С. А. Генсірук (1981), Покутсько-Буковинські Карпати належать до лісогосподарської області – Українські Карпати, лісогосподарського округу – Гірськокарпатський (XIV), лісогосподарського району – Зовнішні Карпати з чистими буковими та темнохвойно-буковими деревостанами (Генсірук та ін., 1981).

Найвищими вершинами Покутсько-Буковинських Карпат є гори Ротило (1483 м) і Лунгуль (1377 м) (Стойко, Єрмоленко, 1976). У регіоні розташовані мальовничі скелі (Протяте Каміння, Кам'яна Багачка, Писаний Камінь та ін.), цікаві водоспади (Сріблясті, Сикавка та ін.), перевали (Буковецький – 810 м, Мочерка – 970 м, Німчич – 586 м, Садеу – 1077 м, Чимирнар – 1000 м, Шурдин – 1173 м) (Стойко, Єрмоленко, 1976).

Кліматичні умови округу Покутсько-Буковинських Карпат є помірно-континентальними, вологими. Середня температура за рік не перевищує 6 °С, середньорічна кількість опадів доходить до 800 мм у нижній частині округу, до 1500 мм – у верхній (Андріанов, 1968).

Загальна характеристика кліматичних умов Покутсько-Буковинських Карпат представлена у формі клімадіаграми, укладеної за багаторічними даними (рис. 2.3а, 2.3б і 2.4).

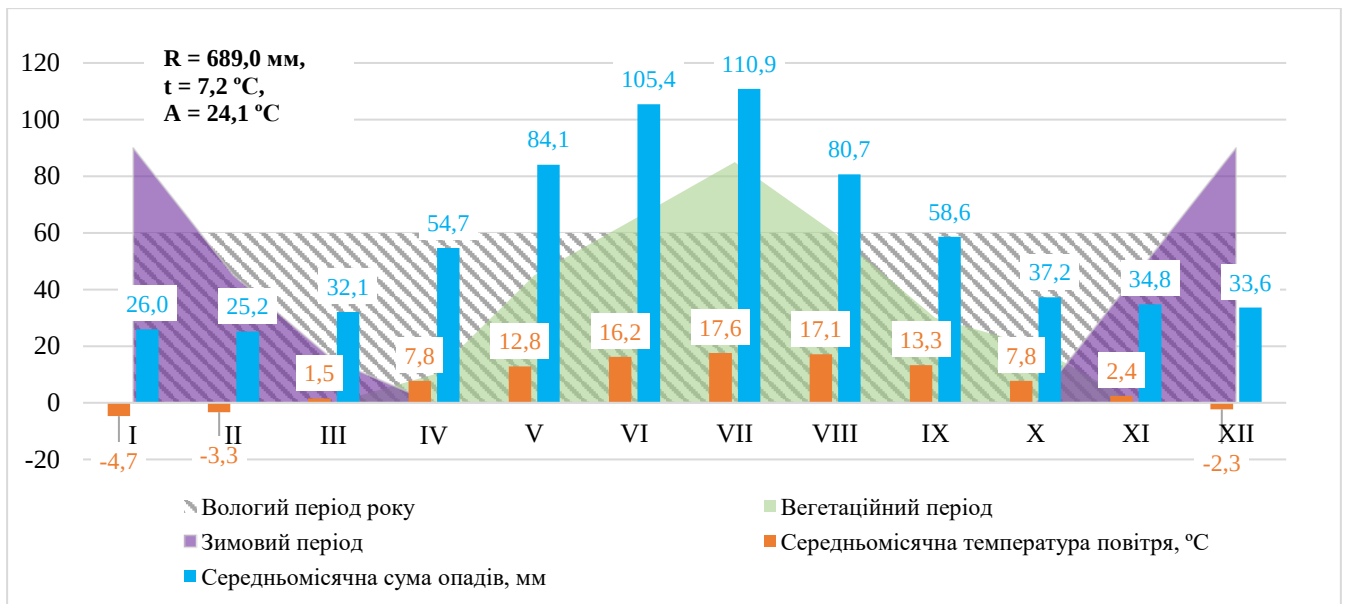


Рис. 2.3а Клімадіаграма Покутських Карпат за багаторічними середньомісячними величинами* (за 1961-1993 рр., метеостанція Коломия) (Літопис природи НПП «Гуцульщина», 2020; Геренчук, 1973): 1 – середньомісячна сума опадів; 2 – середньомісячна температура повітря; 3 – вологий період року; 4 – вегетаційний період; 5 – зимовий період; R – середньорічна сума опадів; t – середньорічна температура повітря; A – річна амплітуда температури повітря (Walter et al., 1975). *Розроблено авторкою

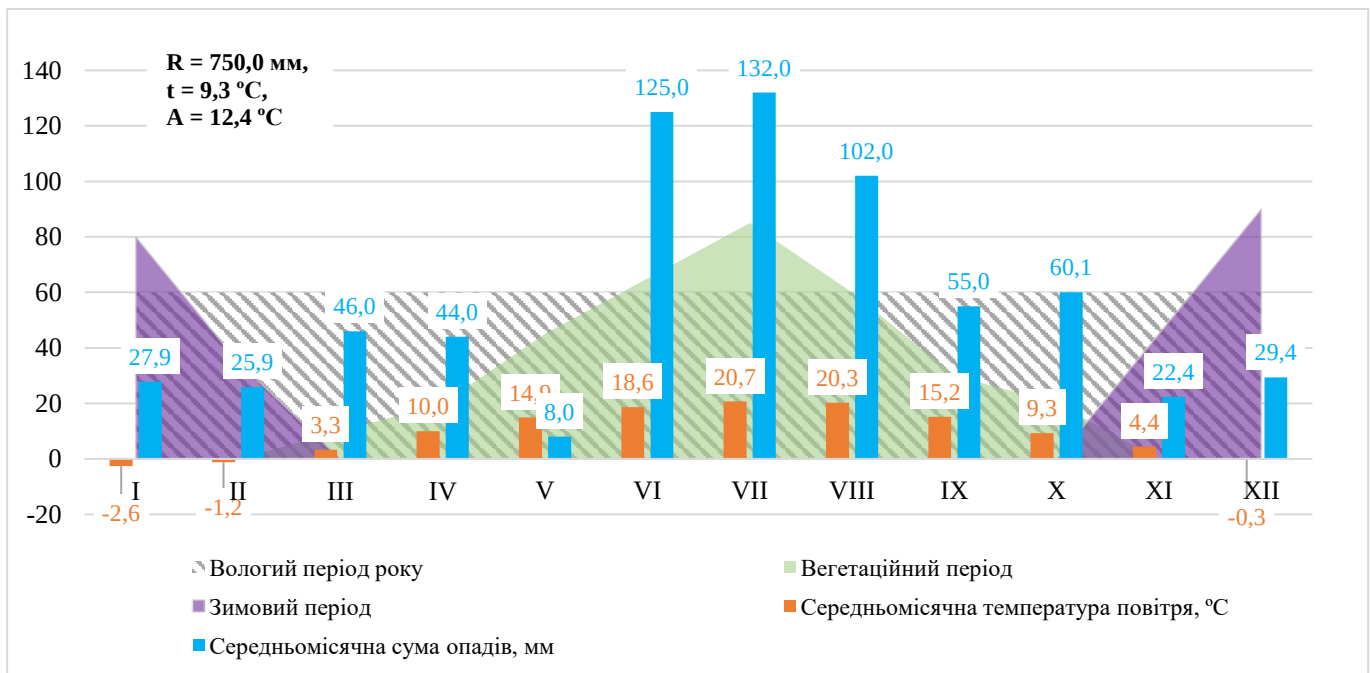


Рис. 2.3б Клімадіаграма Покутських Карпат за багаторічними середньомісячними величинами* (за 2005-2018 рр., метеостанція Косів та метеопост НПП «Гуцульщина») (Літопис природи НПП «Гуцульщина», 2020; Фокшей, 2019): 1 – середньомісячна сума опадів; 2 – середньомісячна температура повітря; 3 – вологий період року; 4 – вегетаційний період; 5 – зимовий період; R – середньорічна сума опадів; t – середньорічна температура повітря; A – річна амплітуда температури повітря. *Розроблено авторкою

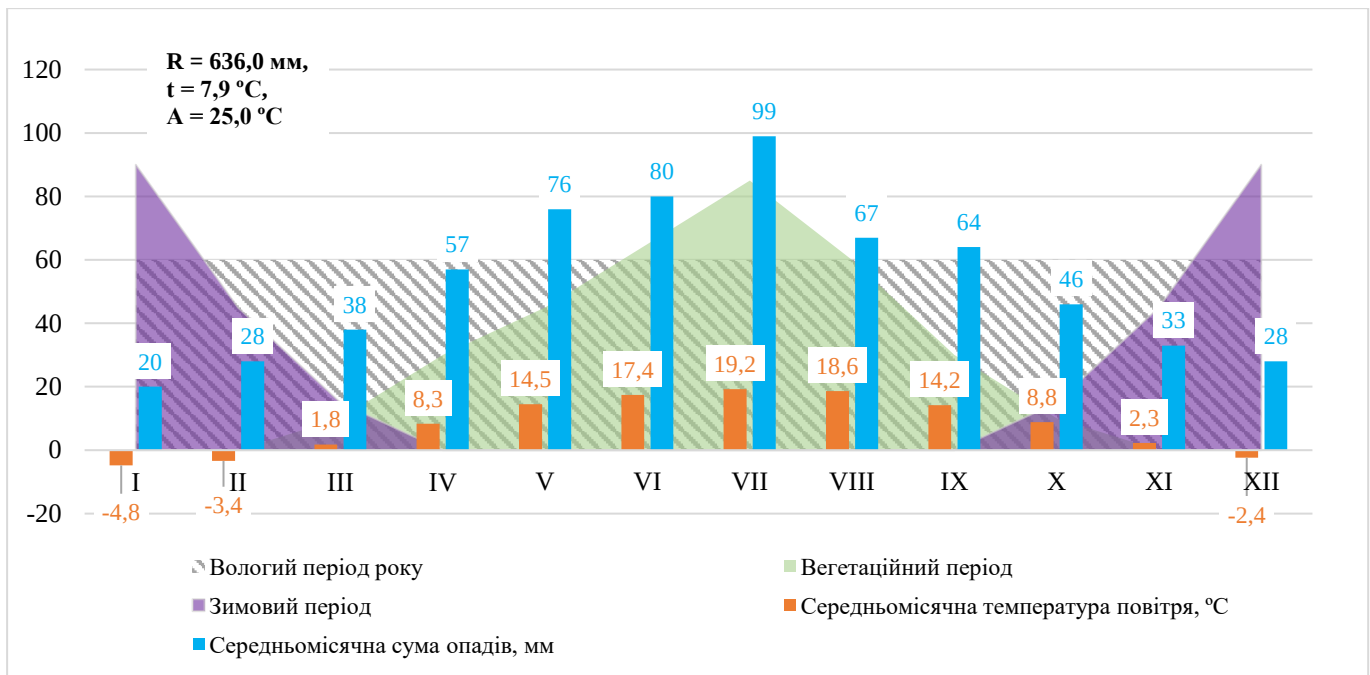


Рис. 2.4а Клімадіаграма Буковинських Карпат за багаторічними даними* (Геренчук, 1978): 1 – середньомісячна сума опадів; 2 – середньомісячна температура повітря; 3 – вологий період року; 4 – вегетаційний період; 5 – зимовий період; R – середньорічна сума опадів; t – середньорічна температура повітря; A – річна амплітуда температури повітря (Walter et al., 1975). *Розроблено авторкою

За ступенем багатства ґрунту в окрузі переважають вологі груди і сугруди (бучини, смеречини, сусмеречини з домішкою ялиці). У насадженнях зростають також *Acer platanoides* L., *A. pseudoplatanus* L., *Betula pendula* Roth., *Carpinus betulus* L., *Cerasus avium* (L.) Moench, *Fraxinus excelsior* L., *Populus tremula* L., *Ulmus glabra* Huds. Деревостани високої продуктивності, I-Ia бонітетів, рідше II (Генсірук та ін., 1981; Герушинський, 1996).

Площа лісів Покутсько-Буковинських Карпат становить 39,1 тис. га, з них частка ялинових лісостанів природного походження – 8,2 тис. га або 21 % площі лісів регіону. Близько 30,3 % території Покутсько-Буковинських Карпат віднесено до природно-заповідного фонду (Лосюк та ін., 2021). Лісове господарство на цій території здійснюють одинадцять лісокористувачів: філії «Кутське ЛГ», «Верховинське ЛГ», «Гринявське ЛГ», «Косівське ЛГ», «Чернівецьке ЛГ», «Берегометське ЛМГ» ДСГП «Ліси України», Косівське РП «Райагроліс», Верховинський районний лісгосп, а також НПП «Гуцульщина», «Вижницький» і «Черемоський» (Ванджурак & Дебринюк, 2022).

Структура і видовий склад лісів Покутсько-Буковинських Карпат видозмінювалися в залежності до кліматичних змін відповідних геологічних періодів. Зокрема, Г. В. Козій (1950) виокремив декілька головних стадій розвитку гірських східно-карпатських лісів. Так, I стадія, що віднесена до раннього голоцену, характеризувалась переважанням лісів мішаного типу з домінуванням сосни звичайної та за участю ялини європейської; II стадія, описана як соснова з незначною часткою ялини або верби, приурочена до останнього льодовикового періоду; III стадія (післяльодовиковий період) – березово-соснова з сосною кедровою та вербою у високогір'ї; IV – стадія хвойно-широколистяних ялиново-дубових лісів; V – ялицево-букова стадія (Козій, 1950).

У першому тисячолітті використання лісів Покутсько-Буковинських Карпат людиною було здебільшого фрагментарним і не мало системного характеру. Інтенсивне освоєння цієї території припало на друге тисячоліття, яке почалося з вирощування сільськогосподарських культур та примітивного випасання худоби на полях неподалік населених пунктів і закінчилося у XIX-XX ст. масовим вирубуванням лісових масивів внаслідок інтенсивного розвитку сільськогосподарської діяльності, промисловості та влаштування нових поселень. Висотне розташування рослинності Карпат впродовж агрокультурного періоду значно змінилося, що проявилось, головним чином, через трансформацію у ялинники та польові угіддя ялицево-букових лісів. Зміни носять висотний характер, будучи наймасштабнішими у поясі букових лісів (до висоти 800 м н. р. м.). У смузі мішаних лісів ялинового поясу (800-1100 м н. р. м.) відбулись дещо слабші зміни і найменш помітні зміни торкунись верхнього поясу (понад 1100 м н. р. м.) в ялиновій смузі (Клапчук, Клапчук, 2006).

Передумовою наявності пралісових ділянок Покутсько-Буковинських Карпат, що є частиною загальної мережі європейських пралісів, виступили особливості рельєфу та історичний розвиток регіону (Sabatini et al., 2018). Зокрема, 16,6 тис. га пралісів припадає на субформацію *Fageta* формації *Fageta silvaticae*, на субформацію *Piceeta* формації *Piceetea excelsae* припадає 8,3 тис. га

пралісів. Площа букових пралісів із домішкою *Picea abies* (L.) Karst і *Acer pseudoplatanus* L. обліковано 4,8 тис. га, а за участю *Abies alba* Mill. – 4,5 тис. га. Мішані темно хвойно-букові праліси за участю *Picea abies* охоплюють 2,7 тис. га, *Abies alba* займають 1,0 тис. га (Швиденко та ін., 2003; Парпан та ін., 2013).

Історія досліджень лісів Покутсько-Буковинських Карпат така ж архаїчна, як Прикарпаття та інших регіонів Українських Карпат. Вагомі внески у дослідження лісових екосистем регіону належать саме українським науковцям (Пастернак, 1961; Трибун, 1969; Парпан та ін., 2003; Парпан та ін., 2006; Ванджурак & Дебринюк, 2022 та ін.). Зокрема, П. І. Ванджурак та Ю. М. Дебринюк (2022) провели розподіл площі земель лісогосподарського призначення Покутсько-Буковинських Карпат за їх категоріями в розрізі організацій-користувачів лісового фонду шляхом аналізу існуючих схем геоботанічного, лісорослинного та лісогосподарського районувань з урахуванням меж фізико-географічного та ландшафтного районувань досліджуваного регіону. Дослідження сучасної структури, стану і динаміки букових деревостанів належить Шпаріку Ю. С. та Лосюку В. П. (2014) (на прикладі бучин НПП «Гуцульщина»). Зазначено, що старовікові бучини дослідного регіону є різновіковими та багатоярусними деревостанами, характеризуються значним запасом мертвої деревини, задовільним санітарним станом, а також надійним підростом, який може природним шляхом відновити корінний деревостан (Шпарик & Лосюк, 2014). Загальний аналіз лісового фонду та стан ведення лісового господарства на Косівщині представлено у працях Погрібного О. О. та співавторів (2016), які зазначають, що більшість обстежуваних деревостанів є високопродуктивними та середньоповнотними, лісовідновні процеси мають позитивну динаміку, проте санітарний стан лісів поступово погіршується (Погрібний та ін., 2016). Стан і структура природних ялинових лісів Покутських Карпат із використанням новітніх GIS-методи дослідження детально вивчили Лосюк В. П. із співавторами (2021). Встановлено, що природні ялинові ліси характеризуються високою кількістю деревних рослин та високим запасом стовбурової деревини; значним обсягом лежачої мертвої

деревини; високою товарністю і наближеною до середньої життєвістю дерев; достатньою кількістю підросту нижчих висотних груп та недостатньою – вищих; незначним антропогенним впливом (Лосюк та ін., 2021). При цьому, питання лісівничо-екологічних засад формування біотичної стійкості деревостанів Карпатського регіону ще недостатньо вивчені, а їхнє детальне дослідження може слугувати прикладом формування високопродуктивних та резистентних лісових насаджень Українських Карпат.

2.2. Методи та методика досліджень

Аналіз лісівничо-екологічних засад формування біотичної стійкості деревостанів Покутсько-Буковинських Карпат, методів та способів ведення лісгосподарської діяльності, вітчизняного та міжнародного досвіду дослідження стану лісових біоценозів, які ослаблені негативними чинниками навколишнього середовища, проведено нами згідно нормативних і відомчих документів інших країн із використанням можливостей Інтернет-ресурсів, згідно вимог ДСТУ 3008-95 та ДСТУ ГОСТ 7.1:2006 (Стандарт України, 1996; ДСТУ ГОСТ 7.1:2006,2008), а також за даними наукової літератури.

Лісівничі методи дослідження

Польові дослідження. Польовий матеріал зібраний протягом 2016-2024 рр. у межах лісового фонду Покутсько-Буковинських Карпат. У дослідних лісостанах за участю *Abies alba*, *Picea abies*, *Fagus sylvatica* та інших деревних видів рослин різних вікових груп використовували рекогносцирувальні та детальні методи лісопатологічних обстежень.

Пробні площі. Детальні обстеження здійснювали на постійних і тимчасових пробних площах згідно загальноприйнятих методів та вимог СОУ 02.02-37-476 : 2006 «Пробні площі лісовпорядні. Метод закладання» (2006) в місцях, які є потенційно інформативними з точки зору різнопланової характеристики деревостану, а також дають можливість оцінити поширення та видовий склад патологій інфекційної етіології в межах дослідного деревостану,

розміщення місць ураження вздовж стовбура і деякі інші характеристики. Досліджено лісові насадження Покутсько-Буковинських Карпат різного складу, віку, повноти насаджень і в різних лісорослинних умовах. Дослідження проводились у межах 230 дослідних ділянок (дод. А). Вікові межі обстежених деревних рослин коливалися від 20 до 119 років. Ці деревостани являли собою чисті та змішані за складом ліси, які зустрічалися на різних типах ділянок (сухих, свіжих, вологих), з високим класом бонітету (I, Ia) і середньою повнотою 0,8. Всього зрубано 29 модельних дерев, у т.ч. 12 дерев *Abies alba*, 9 дерев *Picea abies*, 5 дерев *Fagus sylvatica*, 1 дерево *Quercus robur*, 1 дерево *Ulmus glabra*. Відібрано 223 зразки (окремих тканин та органів) деревних рослин із візуальними ознаками ураження збудниками інфекційних хвороб (дерева II та III категорії санітарного стану) для мікологічних та мікробіологічних досліджень, які проводили у відповідності зі стандартними протоколами та за методиками В. Патики та співавторів (Патика та ін., 2017).

Визначення санітарного стану. Оцінка санітарного стану ценозів проведена з використанням середньозваженого індексу санітарного стану деревостану (I_c), обчисленого за формулою:

$$I_c = \frac{\sum k_i \cdot n_i}{N}, \text{ де} \quad (2.1)$$

I_c – індекс санітарного стану деревостану,

k_1 - k_6 – категорія санітарного стану дерев (від I до VI),

n_i – кількість дерев відповідної категорії санітарного стану,

N – загальна кількість облікованих дерев.

Біометричні показники. Класичні біометричні показники, яка дозволяють розраховувати середнє квадратичне відхилення, основну помилку та довірчий інтервал, адаптовані відповідно до потреб даних дослідження.

Середнє квадратичне відхилення індексу санітарного стану деревостану для кожної пробної площі розраховували за формулою:

$$\sigma_{Ic} = \sqrt{\frac{(k_1 - I_c) \times n_1 + (k_2 - I_c) \times n_2 \dots (k_6 - I_c) \times n_6}{N}} \quad (2.2)$$

σ_{Ic} – середнє квадратичне відхилення показника індексу санітарного стану деревостану;

k_1 - k_6 – категорія санітарного стану деревостану;

Ic – індекс санітарного стану;

n_1 - n_6 – кількість дерев у відповідній категорії санітарного стану;

N – загальна кількість дерев на пробній площі, шт.

Основна помилка індексу санітарного стану:

$$m_{Ic} = \sqrt{\frac{\sigma_{Ic}}{N}} \quad (2.3)$$

m_{Ic} – основна помилка індексу санітарного стану;

σ_{Ic} – середнє квадратичне відхилення показника індексу санітарного стану деревостану;

N – загальна кількість дерев на пробній площі, шт.

Довірчий інтервал індексу санітарного стану:

$$\Theta_{Ic} = Ic \pm Z_{1-\frac{\alpha}{2}} \times m_{Ic} \quad (2.4)$$

Θ_{Ic} – довірчий інтервал індексу санітарного стану;

Ic – індекс санітарного стану;

$Z_{1-\frac{\alpha}{2}}$ – квантилі нормованого нормального розподілу (при ймовірності $p=0,95$ ($\alpha = 1-p = 0,05$);

Квантилі нормованого нормального розподілу

Імовірність	0,84	0,9	0,95	0,975	0,99	0,995	0,9975	0,999	0,9995
Квантиль	0,994	1,282	1,645	1,960	2,326	2,576	2,807	3,090	3,290

m_{Ic} – основна помилка індексу санітарного стану

Мікробіологічні методи дослідження

Загальна схема дослідження бактеріальних хвороб лісових деревних рослин дослідного регіону та їх збудників включала наступні етапи: лісопатологічні обстеження за загальноприйнятими лісокультурними, лісоінвентаризаційними та фітопатологічними методами; виділення уражених органів і тканин; виділення мікроорганізмів у чистій культурі; перевірка патогенних властивостей ізолятів та їх ідентифікація.

Культивування та ідентифікація мікроорганізмів. Для бактеріологічного аналізу використано зразки деревини, насіннєвого матеріалу та хвої/листіків *Abies alba*, *Picea abies*, *Fagus sylvatica*, *Quercus robur*, *Ulmus glabra* з типовими ознаками бактеріальної патології. Зокрема, для бактеріологічного аналізу відбирали матеріал ураженої деревини (на межі зі ззовні здоровою тканиною).

Бактеріологічний аналіз відібраних зразків проводили шляхом гомогенізації рослинного матеріалу з подальшим посівом на поживні агаризовані середовища в чашки Петрі та вирощуванням при температурі 28 °C в умовах термостату протягом 4-5 діб. Відбирали для аналізу колонії бактерій і відсівали на агаризоване поживне середовище в пробірки.

Кількість ізольованих мікроорганізмів тестували за їхньою здатністю рости на спеціальних живильних середовищах (картопляний агар, м'ясо-пептонний агар, м'ясо-пептонний бульйон, солодовий екстракт агару, Чапека тощо) залежно від функціональних та інших характеристик. Із загальної кількості ізолятів для подальшої роботи відбирали бактерії, що володіють ознаками фітопатогенів – тобто наявністю целюлолітичної та пектолітичної активностей, здатності спричиняти реакцію надчутливості при інокуляції бактеріальною суспензією титром 10^8 – 10^9 кл×мл⁻¹ (за стандартом каламутності) в листки індикаторних і дослідних рослин в умовах *in vitro* і *in vivo*. Контролем була водогінна стерильна вода.

Глюкозо-пептонне середовище (середовище Ейкмана), Ушинського, з аспарагіном використовували для накопичення ентеробактерій. Середовище Кінга – для ідентифікації *Pseudomonas* spp. на основі виробництва флуоресцеїну.

Морфологічну та фізіолого-біохімічну характеристику відібраних штамів бактерій проводили у відповідності зі стандартними протоколами та за методиками З. Клемента та співавторів (тест Ковака на оксидазу, тест Хью-Лейфсона, розрідження желатину, зростання в 5%-му NaCl, формування редукуючих цукрів із сахарози, утворення кислоти з вуглеводів і ін.) (Klement et al. 1990; Patyka et al., 2014; Патика та ін., 2017; Patyka et al., 2019). Зокрема, мінеральне середовище Омелянського застосовували для встановлення

здатності ізолюваних бактерій ферментувати різноманітні джерела вуглеводнів (лактозу, рамнозу, ксилозу, трегалозу, мальтозу, рафінозу, L-арабінозу, сахарозу, фруктозу, галактозу, сорбітол, манітол, гліцерол, цитрат, саліцин). Для виявлення протеолітичних ферментів у бактерій використовували молоко та желатин. Оксидазонегативні виділені ізоляти бактерій дослідили для їх ідентифікації, вивчали їх властивості і порівнювали з аналогічними колекційними штамами та властивостями бактерій, наведеними у Визначнику бактерій (Bergey, 1994).

Назви видів бактеріальних ізолятів наведено за визначниками (Bergey, 1994) та іншою спеціальною літературою (Patyka et al., 2019).

Латинські назви видів наведені за таксономічними електронними базами даних: вищих рослин – за: The Plant List (<http://www.theplantlist.org>), мікобіоти – за: Index Fungorum (<https://www.indexfungorum.org>), мікробіоти – за: List of Prokaryotic names with Standing in Nomenclature (<http://www.bacterio.cict.fr/e/erwinia.html>).

Тест на фітопатогенність. Дослідження патогенності виділених бактерій проводили, дотримуючись положень триади Генле–Коха. Дослідженню підлягав кожен із виділених видів фітопатогенних бактерій. Додатково для контролю (тестування на патогенність) використовували колекційні штами подібних видів бактерій з відділу фітопатогенних бактерій Інституту мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України. Дослід проводили в 3-х кратній повторності. Інокуляцію бактеріальної суспензії добової культури мікроорганізмів (8,6–9,9 млн. КУО/мл) проводили в пагони дослідних рослин та рослин-індикаторів (*Kalanchoe laciniata* L., *Nicotiana tabacum* L., *Phaseolus vulgaris* L., *Raphanus sativus* L. (різні сорти), *Sorghum sudanense* (Piper.) Stapf. та рослини роду *Triticum* L. та ін.) в умовах *in vivo* та *in vitro*. Штучну інокуляцію проводили у два прийоми протягом вегетаційного періоду 2020–2023 рр.: ураження 9 жовтня 2020 р., реєстрація 11 квітня 2021 р.; II ураження 2 травня 2022 року, реєстрація 14 вересня 2022 року з урахуванням погодних умов та циркадних ритмів стійкості. Були проведені позитивний (колекційні штами) і негативний (стерильна

водопровідна вода) контролі. Загалом проведено 90 маніпуляцій штучного інфікування. У подальшому з місць штучного ураження реїзольовували бактерії для подальших порівняльних досліджень.

Тест індексу аналітичного профілю (API). Завдяки подальшій ідентифікації досліджуваних ізолятів, зокрема за допомогою діагностичної тест-системи API 20E, встановлено та перевірено наступні фізіолого-біохімічні особливості ізолятів: здатність синтезувати β -галактозидазу, аргініндігідролазу, лізиндекарбоксилазу, уреазу, здатність до утворення сірководню, індолу, ацетону, ферментування глюкози, маніту, сорбіту, інозиту, рамнози, сахарози, мелібіози, амігдаліну і арабінози. Стрипи використовували відповідно до інструкції виробника. Усі тести були проведені у трьох біологічних повторностях. Профілі аналітичних індексів були встановлені через 24 та 48 годин інкубації при 37 °С. Ідентифікація проводилася за допомогою бази даних біохімічної ідентифікації «ABIS».

Тести на пектолітичну активність. Стерилізовані здорові бульби картоплі нарізали скибочками і поміщали в чашки Петрі. Стерильні паперові диски діаметром 5 мм замочували в культурі бактерій на ніч при 1×10^8 КУО на мл протягом 10 хвилин. Змочені диски потім помістили на скибочки картоплі. Чашки Петрі інкубували при температурі 25 °С протягом 2–3 діб. В якості контролю використовували стерилізовану H_2O . Здатність штамів мацерувати тканини картоплі спостерігали протягом 7 днів. Мацерація тканини картоплі або її відсутність давала інформацію про активність культури (Патика та ін., 2017).

Молекулярно-генетична ідентифікація ізолятів бактерій. Для проведення аналізу секвенування бактерії вирощували на картопляно-глюкозному агарі протягом 48 годин. Геномну ДНК виділяли із суспензії бактеріальних клітин за допомогою набору GeneJet Genomic DNA Purification Kit (ThermoScientific) згідно з протоколом виробника. Реакційна суміш для ПЛР об'ємом 25 мкл містила 12,5 мкл 2×DreamTaq PCR Master Mix (ThermoScientific), 30 п/моль кожного універсального праймера (27F: 5'-AGAGTTTGATCMTGGCTCAG-3' і 1492r: 5'-CGGTTACCTTGTTACGACTT-3')

і 50 н/г матриці ДНК. Ампліфікацію 16S рДНК проводили в Mastercycler Personal 5332 (Eppendorf) із такими температурними циклами: початкова денатурація – 95 °С, 2 хв; 30 циклів – 95 °С, 30 с; 55 °С, 45 с; 72 °С, 90 с; кінцева елонгація – 72 °С, 7 хв. Амплікон розміром ~1500 п.о. пропускали на 1,7 % агарозному гелі, що містить 0,01 % броміду етидію, і візуалізували в ультрафіолетовому світлі. Потім фрагмент був вирізаний з гелю та очищений за допомогою Zymoclean Gel DNA Recovery Kit (ZymoResearch, Irvine, CA, USA). Концентрацію ДНК вимірювали за допомогою DS-11 FX+ (DeNovix, Wilmington DE, USA). Реакцію секвенування проводили в обох напрямках за допомогою «BigDye Terminator v 3.1 Cycle Sequencing Kit» у Genetic Analyzer 3130 (Applied Biosystems, США). Отримані нуклеотидні послідовності порівнювали з такими в GenBank за допомогою NCBI Blastn (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/blast>). MEGA 11 (Tamura, et al., 2021) використовувався для виконання вирівнювання послідовностей 16S рДНК та філогенетичний аналіз; дендрограми генетичних зв'язків були побудовані за допомогою методу Neighbor Joining і 2-параметричної моделі Кімури. Нуклеотидні послідовності генів 16S рДНК були завантажені з GenBank і використані для філогенетичного аналізу.

Антагоністичні взаємовідносини. Взаємовідносини між різними видами фітопатогенних бактерій – збудників бактеріальних захворювань досліджуваних видів лісових деревних рослин – вивчали методом відтермінованого антагонізму. На поверхню картопляного агару (КА) в чашки Петрі бактеріологічною петлею засівали бактеріальну масу основної одnodобової культури по діаметру. Через 5–7 діб культивування в умовах термостату (при середній температурі не нижче 28 °С) на відстані 1 мм перпендикулярно до основної культури підсівали тестову культуру. Попередньо одnodобову агарову культуру розводили водогінною стерильною водою до стандарту каламутності з титром 10^8 КУО×мл⁻¹. Облік результатів здійснювали через 48 та 144 години. Під час обліку враховували відсутність або наявність росту тест-культури.

Ступінь антагоністичної активності бактеріальних штамів оцінювали за розмірами зон затримки росту культур фітопатогенних бактерій. Культура

вважалась неактивною, якщо зони затримки росту складала 0 мм, слабоактивною – від 1 до 10 мм, середньоактивною – від 11 до 20 мм, високоактивною – вище 20 мм. Практикувалась трикратна повторність дослідів.

Також проводили дослідження антагоністичного впливу ізольованих нами та еталонних бактерій, грибів та бацил. Бактерії досліджуваних штамів засівали в чашки Петрі на агаризоване підсушене середовище кільцем (радіус 20 мм) й інкубували протягом 24 год при температурі 28 °С. Міцелій фітопатогену помістили у центрі сформованого бактеріального кільця і продовжували культивування протягом 10 діб при кімнатній температурі.

Визначення вмісту фітогормонів ауксинової природи у культуральному середовищі мікроорганізмів. Для встановлення здатності штаму *Bacillus subtilis* продукувати ауксини (індолілтриоцтову кислоту) застосовано колориметричний метод на основі реактиву Сальковського (0,01 М FeCl₃ в 35%-ій HClO₄). Для цього клітини бактерій протягом 96 годин нарощували у середовищі Кінга з додаванням 0,5 % триптофану в колбах на качалці (240 об/хв). У мікропробірки відбирали 1,5 мл отриманої бактеріальної суспензії та протягом 10 хв центрифугували (13000 об./хв). У пробірки додавали 4 мл реактиву Сальковського та 1 мл надосадової рідини. Наявність індолілтриоцтової кислоти у культуральному середовищі встановлювали за наявністю типового рожевого забарвлення, а вміст – за допомогою спектрофотометра ULAB 102 UV (довжина хвилі – 530 нм). Як контроль використали стерильне поживне середовище з триптофаном без бактеріальної культури.

Мікологічні методи дослідження

Для визначення видового складу збудників мікозів використовували спеціальні макроскопічні, мікроскопічні та мікологічні методи дослідження. Ідентифікацію зібраних фітопатологічних зразків проводили у лабораторних умовах із використанням методів світлової мікроскопії Навчально-наукової лабораторії біотехнології та клітинної інженерії Національного університету біоресурсів і природокористування України. Для визначення виду (роду) макроміцетів здійснювались заходи, які сприяли рясному спороношенню –

культивування частин деревних рослин, які поміщали у чашки Петрі у вологі камери при температурі 25 °С протягом 7–10 днів.

Дослідження та ідентифікацію дереворуйнівних грибів проводили у лабораторних умовах із застосуванням мікроскопа МБІ-3 і бінокулярної лупи МБС-9. Макроскопічні структури вивчали при збільшеннях окуляра від $\times 8$ до $\times 100$. Для вивчення мікроструктур використовували тимчасі мікропрепарати під мікроскопом (об'єктиви $\times 8$, $\times 20$, $\times 40$, окуляр $\times 15$).

Аналіз системно-структурного аналізу представників мікобіоти лісових екосистем лісів за участю *Abies alba* ґрунтується на опрацюванні власних гербарних зборів міцетів із лісових масивів Покутсько-Буковинських Карпат впродовж 2019-2023 рр. Окрема інформація отримана на основі даних під час роботи із гербарними зразками фунгарію кафедри лісівництва НУБіП України, інтерактивної бази даних «Світ грибів України» (<http://gribi.net.ua/>).

Розподіл трофічного ланцюга виявлених нами представників мікобіоти базується на загальноприйнятій трофічній спеціалізації (особливостях живлення гетеротрофних організмів). Наразі вони поділяються на дві великі групи: паразити (використовуються поживні речовини для свого розвитку із живих клітин протягом всього життя) і сапротрофи (використовуються поживні речовини для свого розвитку із відмерлих клітин). Це зазвичай притаманно крайнім типовим представникам трофічного ланцюга царства *Fungi*. Серед виявлених грибів на дослідних деревних рослинах виокремлені *облігатні патогени* – ОП (екологічною нішею цієї групи грибів є живі тканини рослин і вони в природних умовах не здатні до сапротрофного живлення, синонімом є термін «біотрофи»); *факультативні (необов'язкові) патогени* – ФП (переважну частину свого розвитку проводять на мертвому субстраті, але здатні продовжувати живлення на живому субстраті, синонімом є термін «нектротрофи»). *Факультативні (необов'язкові) сапротрофи* – ФС (переважну частину свого розвитку проводять на живому субстраті, але здатні продовжувати живлення на мертвому субстраті); *облігатні сапротрофи* – ОС (живуть виключно на мертвому субстраті); *мікоризоутворюючі гриби* – МГ

(симбіотрофні види, які співіснують з корінням деревних рослин і є обігатними (обов'язковими) екзо-, ендо- та екзоендогенними мікоризоутворювачами). Виходячи з того, що всі виявлені гриби є ксилотрофами, тобто використовують для свого живлення деревину (стовбури, коріння, пагони), то для розмежування факультативних сапротрофів і патогенів від інших субстратів, на яких вони розвиваються, в дану систематику авторами додано слово «ксилотроф». Також при розподілі досліджуваних видів грибів різної спеціалізації використано терміни «облігатний патоген», «факультативний патоген» (замість вживаних «облігатний паразит», «факультативний паразит»). Такий підхід базується на буквальному розумінні поняття «патоген» (від грец. *παθογένης* – «той, що спричиняє страждання»), тобто організмів (зазвичай міко- та мікроорганізмів), що здатні спричинити інфекційну патологію. Щодо терміну «паразит» (від (грец. *Παράσιτο* – «нахлібник»), то його доречно віднесено до чинників живої природи, що спричиняють пошкодження, які не пов'язані з інфекцією (патологічним процесом). На наш погляд, такий підхід дозволяє розмежувати різні види впливу на рослину (інфекційний і неінфекційний). У будь-якому випадку об'єднувати під однією назвою різні за сутністю процеси недоречно.

Розподіл за мікогоризонтами: 1 – кореневий; 2 – надґрунтовий (у т.ч. сухостій, повалені дерева, відмерлі гілки); 3 – комлевий; 4 – стовбуровий; 5 – кроновий; ”–” – не виявлено.

Трапляння виду оцінювали за умовною бальною шкалою: + – дуже рідко; 1 – рідко; 2 – не рідко; 3 – часто; 4 – дуже часто. Шкала побудована на підставі розрахунку середніх часток участі видів (за наявності плодових тіл) у складі спільноти за період спостережень (з урахуванням багаторічної щорічної повторюваності спостережень).

Чисельність виду (як кількість особин на одиницю населеного простору) оцінювали за бальною шкалою: + – дуже рідко; 1 – рідко та розсіяно; 2 – не рясно; 3 – рясно; 4 – дуже рясно. Латинські назви видів вищих рослин наведені за: World Flora Online (n.d.), мікобіоти – за: Index Fungorum (n.d.). Дослідження проводили

з дотриманням норм, зазначених в Convention on Biological Diversity (1992) та Convention on the Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. (1973).

Сучасні назви грибів та їхню систематичну приналежність узгоджено з номенклатурною базою даних MycoBank (n.d.) та International Code of Botanical Nomenclature (n.d.).

Фітопатологічні методи

Полеві дослідження симптоматики та поширення виразково-пухлиноподібної хвороби *Abies alba* проведено протягом вегетаційного періоду 2023 р. на території лісових насаджень Покутсько-Буковинських Карпат у межах лісового фонду філії «Кутське ЛГ» ДСГП «Ліси України». Закладено дві пробні площі, які різняться головними лісівничо-таксаційними показниками, проте повністю репрезентують типові умови регіону дослідження.

Пробна площа №1 закладена у кварталі 23 виділі 13 Косівського лісництва. Висота над рівнем моря – 540 м, стрімкість схилу – 25 °. Загальна площа кварталу – 0,3 га. Склад деревостану – 9Яцб1Ялє+Бкл. Вік – 93 роки. Середня висота 28,0 м, середній діаметр – 40,0 см, повнота – 0,50, запас – 460 м³×га⁻¹. Бонітет – I. Тип лісу – свіжа ялицева субучина (С₂ЯБ).

Пробна площа №2 закладена у кварталі 31 виділі 9 Косівського лісництва. Висота над рівнем моря дорівнює 790 м, стрімкість схилу – 36 °. Загальна площа кварталу – 11,5 га. Склад деревостану – 7Яцб2Ялє1Бкл. Вік – 103 роки. Середня висота – 25,0 м, середній діаметр – 36,0 см, повнота – 0,40, запас – 300 м³×га⁻¹. Бонітет – II. Тип лісу – волога букова суяличина (С₃БЯ). Лісівничо-таксаційна характеристика пробних площ наведена згідно таксаційних описів підприємств, наданих ВО «Укрдержліспроєкт». Всього у межах пробних площ обліковано 214 особин ялиці білої, які ми класифікували як підріст. Зазначаємо, що для оцінки поширеності і шкодочинності хвороби ми враховувалась ступені товщини, а не вік деревних рослин. Це пов'язано з тим, що підріст (навіть у межах однакової висоти) має різний (іноді різниться десятками років) вік, що є нормою для ялиці білої і відображає її високу тіневитривалість, а також здатність до тривалого очікування вільного «вікна» у деревостані.

На основі детального аналізу виразково-пухлиноподібної хвороби ялиці білої виокремлено певні особливості в симптоматиці протікання патологічного процесу, зокрема виділено два типи ураження. І тип (притаманний зазвичай для підросту ялиці) характеризується формуванням більшої чи меншої протяжності (іноді до 15-20 см) муфтоподібних пухлин, що окільцьовують стовбур (пагін). Такі пухлини з моменту утворення мають поверхню з поздовжніми і поперечними тріщинами, що взагалі нехарактерно для ялиці будь-якого віку. З часом на деяких пухлинах цього типу формуються східчасті виразки, найчастіше біля сучків на стовбурах. II тип (притаманний для рослин старших вікових груп та дерев верхніх ярусів) характеризується формуванням муфтоподібних пухлин, краї яких нечітко виражені, часто без зміни структури кірки (не утворюються поздовжні і поперечні тріщини, характерні для I типу ураження). Проте утворюється характерна поперечна виразка (глибока тріщина), яка за симптоматикою нагадує відкриту форму поперечного раку дуба з аналогічним впливом на фізіологічний стан рослини. Саме тому навіть у звітних матеріалах лісогосподарських підприємств цю хворобу називають «поперечний рак» ялиці.

Для встановлення морфометричних показників «відьминих мітел» вимірювалася довжина пагонів і хвої, підраховувалася кількість хвоїнок, бічних бруньок регулярного розгалуження та бічних пазушних бруньок. Ступінь пошкодження/ураження деревних рослин визначали за категоріями санітарного стану (Санітарні правила в лісах України, 1995).

Дослідні роботи щодо мікробіологічної ідентифікації бактеріальної водянки *Abies alba* проводились в лабораторних умовах відділу фітопатогенних бактерій ІМВ ім. Д. К. Заболотного НАНУ з метою вивчення закономірностей габітуальних проявів патології бактеріальної водянки *A. alba*, поширенню, диференціації і поєднання патологічних ознак, їх зв'язків із фізіологічним станом дерев. А також з метою мікробіологічної ідентифікації асоційованих із бактеріальною водянкою *A. alba* мікроорганізмів. Для бактеріологічного аналізу використано зразки деревини *A. alba* з типовими ознаками ураження бактеріальною водянкою (дод. Б), що зростають у лісах філії «Кутське лісове

господарство» ДСГП «Ліси України» в межах пробних площ (ПП № 27, ПП №30, ПП №31).

Для виявлення дослідних рослин проводили рекогносцирувальні обстеження насаджень з урахуванням їх фізіологічного стану. На дослідних ділянках для мікробіологічних досліджень було відібрано по 3 дерева *Abies alba* з кожної ПП (всього 9 дерев), з яких підготовлено 98 зразків вегетативних (пагін, деревина, виразки, сучок) та 50 зразків генеративних (насіннєвий матеріал) органів. Відібрані деревні рослини зростали в умовах С₂ПБ, С₃БП, С₃БЯП, С₃ПД, були різного віку (від 70 до 110 років) та відповідно різнилися за таксаційними показниками (середній висота та діаметр). Зразки генеративних органів були відібрані в одній точці стовбура, на південній стороні на висоті 1,3 м над землею. Кожен зразок поміщали в окремий паперовий пакет (конверт) для подальших досліджень.

Фітоценологічні методи

Для лабораторних досліджень проведено інвентаризацію флори, а також здійснено лісознавчі та геоботанічні описи рослинності, відбір зразків підстилки, деревини, шишок і насінин, кори, підстилкових мікоризоутворюючих макроміцетів, а також базидіом ксилотрофів.

Дослідження рослинності базувалось на засадах еколого-флористичної класифікації із використанням методу J. Braun-Blanquet (1964), який включає оцінку покриття (зокрема кількісні характеристики), ступінь вірогідності та частоти трапляння видів у певній місцевості. Мінімальний розмір площ опису рослинності вираховано відповідно до методу F. Fukarek (1967), основою якого є статистичні розрахунки, які враховують рівень варіації рослинного покриття та необхідність представлення типових угруповань. Для проведення синтаксономічного аналізу обрано по 10 систематизованих описів фітоценозів, середні заокруглені кількісні дані видів приведено на основі сукупної таблиці (Wysocki, Sikorski, 2002) та укладено нові синтаксономічні таблиці дослідних фітоценозів із застосуванням класів постійності A. Scamoni (1967). Такий підхід дозволяє систематизувати та порівнювати рослинні угруповання на основі

статистично оброблених даних, що сприяє точнішому аналізу їхньої структури та динаміки. В основі побудови синтаксономічної схеми флори знаходяться відомі раніше європейські схеми (Mayer, Onno, 1970; Ellenberg, & Klötzli, 1972; Müller, et al., 1992; Matuszkiewicz, Polakowska, 1995; Kučera, 2008; Matuszkiewicz, 2013). Назви та структуру флор синтаксонів наведено за W. Matuszkiewicz (2013), який досліджував та класифікував рослинні угруповання за допомогою синтаксономічних підходів, визначаючи їхні види, домінантні компоненти, екологічні умови і структуру спільнот.

Для оцінки рівня зміни видового складу досліджуваних фітоценозів використано коефіцієнт подібності участі деревних видів (S), значення якого варіює від 0 до 1. Чим ближче його значення наближається до 1, тим вища подібність участі видів у порівнюваних фітоценозах. Коефіцієнт подібності обчислений за формулою (Brzeziecki, 2008):

$$S = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (f_{1,i} - f_{2,i})}{200} \quad (2.5)$$

де: $f_{1,i}$, $f_{2,i}$ – % участь виду у порівнюваних ценозах,

n – загальна кількість видів у порівнюваних ценозах.

Інші методи дослідження

Детальну інформацію стосовно сучасного стану лісового фонду регіону досліджень, зокрема лісів Покутсько-Буковинських Карпат та предикторів їхнього ослаблення одержано з літературних джерел (Гетьман, 2010; Васишин, 2016; Природні ліси Українських Карпат, 2018; Лосюк та ін., 2021), архівної бази даних Державного агентства лісових ресурсів України, ВО «Укрдержліспроєкт» станом на 01.01.2023 рр., лісогосподарських та лісозахисних підприємств (зокрема Державного спеціалізованого лісозахисного підприємства «Івано-Франківськлісозахист»), Українського науково-дослідного інституту гірського лісівництва імені П. С. Пастернака, а також із наших власних досліджень 2020-2024 рр. Під час проведення аналізу фактичних причин ослаблення та деградації лісових насаджень дослідного регіону використано зведені дані статистичної звітності (Форма 12-ЛГ), матеріали лісопатологічних обстежень та дані з

офіційних сайтів лісогосподарських підприємств Чернівецької та Івано-Франківської областей.

Багаторічні середні місячні дані по різних метеостанціях отримані з агрокліматичних довідників і інших літературних джерел (Геренчук, 1973; Геренчук, 1978; Фокшей, 2019), а поточні дані – з сайту Метеопост – <https://meteopost.com>.

Обчислення та статистична обробка даних проведена за допомогою програмного забезпечення Microsoft Excel.

Аналіз бази даних лісовпорядкування. При роботі з базою даних застосовували конвертування даних у формат *.xls за допомогою SQL-запитів. Оцінка та порівняння показників, що характеризують лісовий фонд дослідного регіону, проведено на основі статистично-порівняльного аналізу шляхом формування запитів до бази даних ВО «Укрдержліспроект» станом на 2010-2020 рр. стосовно окремих лісогосподарських підприємств. При цьому аналізувалися запозичені із матеріалів лісовпорядкування дані щодо рельєфу (висота над рівнем моря) та лісівничо-таксаційні особливості дослідних ділянок (гігротопи і трофотопи, типи лісу, склад насадження, вік і повнота).

Аналіз метеоданих. Для здійснення аналізу кліматичних змін на рівні областей регіону дослідження виокремлено статистичні дані двох метеостанцій: Чернівці (48°22'N, 25°54'E) та Івано-Франківськ (48°54'N, 24°42'E).

Дистанційний моніторинг. Моніторинг довгострокових змін лісовкритих площ Покутсько-Буковинських Карпат проводили за допомогою хмарних платформ GoogleEarth (<https://earth.google.com>) та Global Forest Watch (<https://www.globalforestwatch.org/>) дистанційними методами.

Біоінокуляція проростків ялиці білої. У досліді використано насіння *Abies alba*, зібране у межах пробних площ. У чашках Петрі на фільтрувальному папері пророщували по 50 насінин, попередньо змочених у дистильованій воді, при температурі +26 °C. Корінці проростків ялиці білої на 14-ту добу інокулювали бактеріальною суспензією, що містила 10⁸ КУО/мл, впродовж 2 год. Контролем був фізіологічний 0,9 % розчин NaCl. Для кожного варіанту дослідження

висаджували по 10 оброблених проростків ялиці білої в горщики з поліетиленового матеріалу, які наповнювали ґрунтосумішшю. Для оцінки дії бактеріальної інокуляції проводили облік збереження однорічних сіянців. Вимірювали морфометричні показники сіянців ялиці білої контрольної і дослідної групи на 45-й тиждень після інокуляції. Довжину надземної частини та кореневої системи вимірювали у міліметрах за допомогою лінійки.

Фотодокументація, цифрова та статистична обробка даних. Фотодокументування та обробку цифрових зображень проводили за допомогою спеціалізованої програми Image-Pro Premier 9.0. Статистичну значущість відмінностей між значеннями ($p < 0,05$) визначали з використанням програми Microsoft EXCEL-2007 методом дисперсійного аналізу (ANOVA) у XLSTAT (Addinsoft Inc., Нью-Йорк, США, 2010) із подальшим апостеріорним аналізом шляхом попарного порівняння середніх показників за критерієм Тьюкі. Досліди проведено у 2-3 повторюваності для кожного варіанту.

2.3. Характеристика об'єктів досліджень. Опис експериментальних даних

Об'єктом дослідження виступали лісові деревостани за участі *Abies alba*, що зростають на території Покутсько-Буковинських Карпат. Дослідження лісівничо-екологічних засад формування біотичної стійкості деревостанів дослідного регіону проводили впродовж 2017-2024 років у межах лісових масивів філій «Берегометське ЛМГ», «Верховинське ЛГ», «Гринявське ЛГ», «Кутське ЛГ», «Чернівецьке ЛГ» ДСГП «Ліси України», РП «Косівський райагроліс» ОКП «Івано-Франківськоблагроліс», Верховинського районного лісгоспу, а також лісів НПП «Вижницький», «Гуцульщина» та «Черемоський».

Перелік і площі лісогосподарських об'єктів, що відносяться до регіону Покутсько-Буковинських Карпат, наведено за П. І. Ванджурак та Ю. М. Дебринюк (2022) (табл. 2.1).

Таблиця 2.1

**Досліджені ділянки лісових деревостанів у межах Покутсько-
Буковинських Карпат**

№пп	Лісництво, ПНДВ	Перелік кварталів, що відносяться до регіону	Площа лісових ділянок, га
1	2	3	4
Філія «Кутське лісове господарство»			
1	Кутське лісництво	усі квартали	2099,5
2	Косівське лісництво	кв. 20-22, 23-26	602,7
3	Яблунівське лісництво	усі квартали, окрім 1-6, 32-34	2429,3
4	Березівське лісництво	кв. 25-31	923,9
5	Космацьке лісництво	усі квартали	4346,3
НПП «Гуцульщина»			
6	Старокутське ПНДВ	кв. 1-9, 24,25	908,9
7	Косівське ПНДВ	усі квартали	1699,2
8	Шешорське ПНДВ	усі квартали	4119,9
РП «Косівський райагроліс»			
9	Кобаківське лісництво	кв. 22, 26, 27, 29-35	1211,4
10	Нижньоберезівське лісництво	кв. 4, 7, 8, 11, 12, 15, 19-23, 26, 28-34	1886,6
11	Шепітське лісництво	усі квартали	2715,8
12	Пістинське лісництво	3-8	742,0
13	Яворівське лісництво	усі квартали	3762,9
14	Роженське лісництво	усі квартали	3894,9
Філія «Верховинське лісове господарство»			
15	Верховинське лісництво	усі квартали, окрім кв. 20-26	4359,2
16	Красницьке лісництво	кв. 1-10	952,2
Верховинський районний лісгосп			
17	Верховинське лісництво	кв. 4-6, 12, 13, 15, 16, 21-28	1697,1
18	Верхньоаясенівське лісництво	усі квартали	3136,3
19	Довгопільське лісництво	кв. 2-6, 14, 16	721,0
Філія «Гринявське лісове господарство»			
20	Устеріцьке лісництво	усі квартали	2877,0
НПП «Вижницький»			
21	Берегометське лісництво	кв. 14-34	2019,0
22	Буковинське лісництво	кв. 5, 6, 19	216,9
23	Вижницьке ПНДВ	кв. 1-30	2548,0
24	Іспаське лісництво	кв. 1-6, 11, 12	756,9
25	Солонецьке ПНДВ	кв. 1-55	5697,2
Філія «Берегометське лісомисливське господарство»			
26	Вашківецьке лісництво	усі квартали	3643,1

Продовження табл. 2.1

1	2	3	4
27	Славецьке лісництво	усі квартали	2534,0
28	Берегометське лісництво	усі квартали	3556,5
29	Мигівське лісництво	усі квартали	4366,6
30	Лопушнянське лісництво	усі квартали	3483,0
31	Чемернарське лісництво	усі квартали	4673,0
32	Гірсько-Кутське лісництво	усі квартали	4521,5
33	Фальківське лісництво	усі квартали	4343,5
34	Долішньошепітське лісництво	усі квартали	4116,2
Філія «Чернівецьке лісове господарство»			
35	Сторожинецьке лісництво	усі квартали	3021,0
36	Красноільське лісництво	усі квартали	3888,0
37	Буденецьке лісництво	усі квартали	2540,0
38	Гільчанське лісництво	усі квартали	3954,0
39	Банилівське лісництво	усі квартали	4198,0
40	Жадівське лісництво	усі квартали	2611,0
41	Чудейське лісництво	усі квартали	2373,0
НПП «Черемоський»			
42	НПП «Черемоський»	уся територія	7117,5
Всього			121264

Збір зразків проведено у межах деревостанів за участі *Abies alba* Покутсько-Буковинських Карпат, які відрізняються лісівничого-таксаційними показниками. (генезисом, ТЛУ, віком, складом деревостану), ступенем деградації *A. alba*, а також проведеними (або не проведеними) лісгосподарськими заходами (табл. 2.2). Таке різноманіття умов забезпечило репрезентативність вибірки для аналізу впливу екологічних і антропогенних чинників на стан лісів. Зокрема, було враховано як природно сформовані, так і трансформовані насадження, що перебувають на різних етапах деградації, що дозволило простежити тенденції зміни фітоценотичної структури та стану *A. alba*. Також досліджено динаміку зміни видового складу та продуктивність у контексті зміни клімату та антропогенного навантаження. Результати дослідження створюють основу для розробки адаптивних стратегій управління ялицевими лісами, спрямованих на їхнє збереження, стале використання ресурсів та підтримання екологічної рівноваги у регіоні.

Таблиця 2.2

Характеристика місць збору зразків для лабораторних аналізів

№ п/п	Рослина-господар	Місце збору	Коротка лісівничо-таксаційна характеристика насадження (склад, вік, висота/діаметр, тип лісу)	Дата збору
1	<i>Abies alba</i>	Кутське лісництво, 23/13	9Яцб1Яле+Бкл, 93 р., 28/40, С ₂ ПБ	20.09.2019
2	<i>Ulmus glabra</i>	Косівське лісництво, 26/1	4Яцб4Яле2Бкл+Бп+Вш, 103 р., 25/36, С ₃ БЯП	29.04.2021
3	<i>Abies alba</i> , <i>Fagus sylvatica</i>	Кутське лісництво, 30/23	7Яцб3Бкл, 118 р., 27/50, С ₃ БЯ	01.05.2023
4	<i>Abies alba</i> , <i>Picea abies</i>	Пістинське лісництво, 5/44	5Яцб5Яле+Бп, 8 р., 2/2, С ₃ БЯП	01.05.2023
5	<i>Abies alba</i>	Яблунівське лісництво, 11/41	4Яцб4Яле1Бкл+Гз, 58 р., 23/30, С ₃ БЯП	01.05.2023
6	<i>Abies alba</i>	Вашківцецьке лісництво, 13/43	7Яцб3Яле, 60 р., 24/28, С ₃ БЯП	02.05.2023
7	<i>Picea abies</i>	Роженське лісництво, 17/14	5Яцб3Яле2Бкл, 75 р., 22/32, С ₃ БЯП	02.05.2023
8	<i>Abies alba</i>	Роженське лісництво, 17/29	7Яцб2Бкл1Яле, 60 р., 22/28, С ₃ БЯП	02.05.2023
9	<i>Ulmus glabra</i>	Косівське лісництво, 26/1	4Яцб4Яле2Бкл+Бп+Вш, 103 р., 25/36, С ₃ БЯП	02.05.2023
10	<i>Abies alba</i> , <i>Picea abies</i>	Косівське ПНДВ, 11/24	4Яцб2Яле4Бкл+Гз, 80 р., 30/40, ДЗБП	16.07.2023
11	<i>Abies alba</i>	Шешорське ПНДВ, 11/16	9Яцб1Яле, 85 р., 27/44, С ₃ Б	17.07.2023
12	<i>Abies alba</i>	Верхньоаясенівське лісництво, 1/22	5Яцб5Яле, 85 р., 27,5/33, С ₃ БПЯ	26.10.2023
13	<i>Abies alba</i>	Верхньоаясенівське лісництво, 1/28	4Яцб3Яле3Бп, 75 р., 28/35,2, С ₃ ПЯ	03.01.2024
14	<i>Abies alba</i>	Берегометське лісництво, 2/26	5Яцб5Яле, 129 р., 27,9/40,9, С ₃ БПЯ	13.04.2024

Загалом лісостани Покутсько-Буковинських Карпат мають природне походження, а частка лісових культур становить в середньому 20,5 %. Низькогірна частина (схили до 800 м н. р. м) регіону вкрита, головним чином, буковими, ялицево-буковими, рідше – буково-ялицевими лісами з терасово-долинними та котловинно-терасовими положеннями. У середньогірній частині

Покутсько-Буковинських Карпат (схили понад 900-1500 м) переважають мішані хвойно-широколистяні буково-ялицево-смерекові, ялицево-смерекові та чисті смерекові ліси (Ванджурак & Дебринюк, 2022). Структура і породний склад лісів Покутсько-Буковинських Карпат видозмінювалися в залежності до кліматичних змін відповідних геологічних періодів.

Висновки до розділу 2

1. Окреслено природно-кліматичні умови та фізико-географічні межі Покутсько-Буковинських Карпат. На основі аналізу багаторічних середньомісячних величин сформовано кліматдіаграми регіону дослідження.

2. Дослідження проведені у межах лісового фонду, головним чином, Івано-Франківської та, частково, Чернівецької областей у межах лісових масивів філій «Берегометське ЛМГ», «Верховинське ЛГ», «Гринявське ЛГ», «Кутське ЛГ», «Чернівецьке ЛГ» ДСГП «Ліси України», РП «Косівський райагроліс» ОКП «Івано-Франківськоблагроліс», Верховинського районного лісгоспу, а також лісів НПП «Вижницький», «Гуцульщина», «Черемоський», що цілком репрезентують типові умови Покутсько-Буковинських Карпат.

3. Представлено коротку характеристику об'єктів досліджень та методику досліджень, які були використані для реалізації поставлених мети та завдань. Використано класичні фітопатологічні, лісівничі, а також спеціальні мікологічні, мікробіологічні, фітоценологічні та інші методи дослідження.

РОЗДІЛ 3

СУЧАСНИЙ ФІТОСАНІТАРНИЙ СТАН ЛІСІВ ПОКУТСЬКО-БУКОВИНСЬКИХ КАРПАТ ТА ЧИННИКИ ЙОГО ПОГІРШЕННЯ

Ослаблення і загальна деградація лісів внаслідок динамічного поширення інвазійних видів шкідників та фітопатогенів (збудників інфекційних хвороб) є незворотним природним процесом, який посилюється в останні роки через глобальні кліматичні зміни та антропогенні трансформації середовища. Саме тому головною метою фахівців лісового господарства в наш час, як на території України, так і світу загалом, є формування деревостанів (природних екосистем), що мають високий рівень стійкості до біотичних загроз, а також постійний моніторинг сучасного санітарного стану лісових масивів, що дасть змогу проводити ранню діагностику проявів патологічних явищ і оптимізувати процес прийняття рішень стосовно захисту лісових насаджень, забезпечуючи оперативність та ефективність впровадження необхідних заходів. Водночас необхідно активно підсилювати природну біотичну стійкість дерев, охороняти фізіологічно здорові та потенційно високопродуктивні екземпляри.

Отже, у зв'язку з катастрофічними масштабами деградації, яка охоплює практично всі види лісових деревних рослин, зникнення лісів стає складною подією з соціальними, економічними, політичними та культурними наслідками. Тому вважати, що занепад лісів є результатом простого причинно-наслідкового зв'язку або припускати, що цей зв'язок залишиться незмінним з часом, є невірним.

Таким чином, не зважаючи на те, що видовий склад потенційних предикторів біотичного походження, які впливають на стан ялиці білої, певною мірою окреслений, окремі питання, зокрема щодо обґрунтування назв хвороб, етіології конкретних патологій, особливостей симптоматики тощо при одночасному впливі різних видів наразі залишається не дослідженим.

3.1. Моніторинг змін площ лісового покриття Покутсько-Буковинських Карпат за допомогою геоінформаційних технологій

Згідно з визначенням FAO, національний моніторинг лісів – це комплексний процес, який включає збирання, аналіз та розповсюдження даних, пов'язаних з лісами; отримання інформації через регулярні проміжки часу дає змогу виявляти зміни у часі.

Наразі надзвичайно важливо реєструвати нові осередки та здійснювати моніторинг вже існуючих ослаблених ділянок лісу для загального розуміння порушення гомеостатичної рівноваги лісостанів, розмірів фактичних і потенційних збитків та вчасного впровадження заходів захисту. Застосування сучасних методів дистанційного зондування землі та геоінформаційних технологій дозволяє відносно швидко та точно отримати інформацію щодо змін стану та площ лісового покриття конкретного регіону.

Дослідження площ лісів, їх видового складу та санітарного стану із використанням дистанційних методів, у тому числі за допомогою дешифрування супутникових знімків, застосовується у багатьох розвинених країнах світу. Такий метод лісового моніторингу актуальний і для території України.

Результати оцінювання втрат лісового покриття Українських Карпат (на прикладі Національного природного парку «Сколівські Бескиди») за період 2000-2018 рр. дистанційними методами виявили суттєві відмінності щодо зменшення лісового покриття між військовими лісництвами та іншими територіями (Часковський & Гриник, 2020). Військові лісництва демонструють значно вищі показники втрати лісів із прилеглими зонами. Така різниця вказує на те, що причини цього явища мають антропогенний характер. Найімовірніше, це пов'язано з масштабними вирубками лісів на території військових лісництв (Часковський & Гриник, 2020).

Відомі результати розпізнавання ушкодженого лісу при дистанційному зондуванні Землі при використанні згорткових знімків, згідно яких, основними причинами ослаблення лісових територій є зміна клімату, збудники хвороб та

шкідники (Русин та ін., 2021). Також авторами запропоновано новий підхід щодо автоматичної локалізації та розпізнавання пошкоджених/уражених деревних рослин на початковому етапі всихання, що має велике практичне значення для екологічного моніторингу та лісівництва.

Згідно результатів дослідження просторово-часових особливостей лісових ресурсів з 2001 по 2020 рік засобами ГІС-технологій території Селятинської територіальної громади Чернівецької області зауважено, що найнижчі значення кількісних показників часового розподілу зникнення деревного покриву були зафіксовані на початку 2000-х років. Так, у 2001 році зареєстровано найменшу площу втрачених лісів – 53 га, однак ситуація суттєво змінилася до кінця десятиліття. Пік вирубки припав на 2007 рік, коли площа знищених лісових насаджень сягнула 426 га (Мельник & Ячнюк, 2022).

Масштабна праця, пов'язана з інвентаризацією рівнинних лісів України за даними супутникової зйомки, належить В. Миронюку (2020).

Не зважаючи на те, що ГІС-технології досить широко застосовуються для оцінки стану агрокультурценозів, вони не в повному обсязі задіяні у процесі моніторингу лісових територій України, знаходяться в статусі постійних змін і корективів, тому потребують уточнень та доповнень.

Використання ГІС-інструментарію для моніторингу лісистості дозволяють ідентифікувати ділянки, де спостерігається деградація лісів, масштабні вирубки або, навпаки, відновлення лісового покриву; проаналізувати, які чинники впливають на зміни лісистості (природні катаклізми, антропогенний вплив, зміна клімату тощо); оцінити, як зміни лісового покриву впливають на біорізноманіття, водний режим, клімат регіону. Також отримані результати можуть бути використані для розробки ефективних стратегій управління лісовими ресурсами та збереження біорізноманіття регіону.

Моніторинг лісистості території Покутсько-Буковинських Карпат проведено на основі геоданих Global Forest Change, урахувавши зімкнутість лісового покриву та його зміни з 2001 по 2022 рік (рис. 3.1).

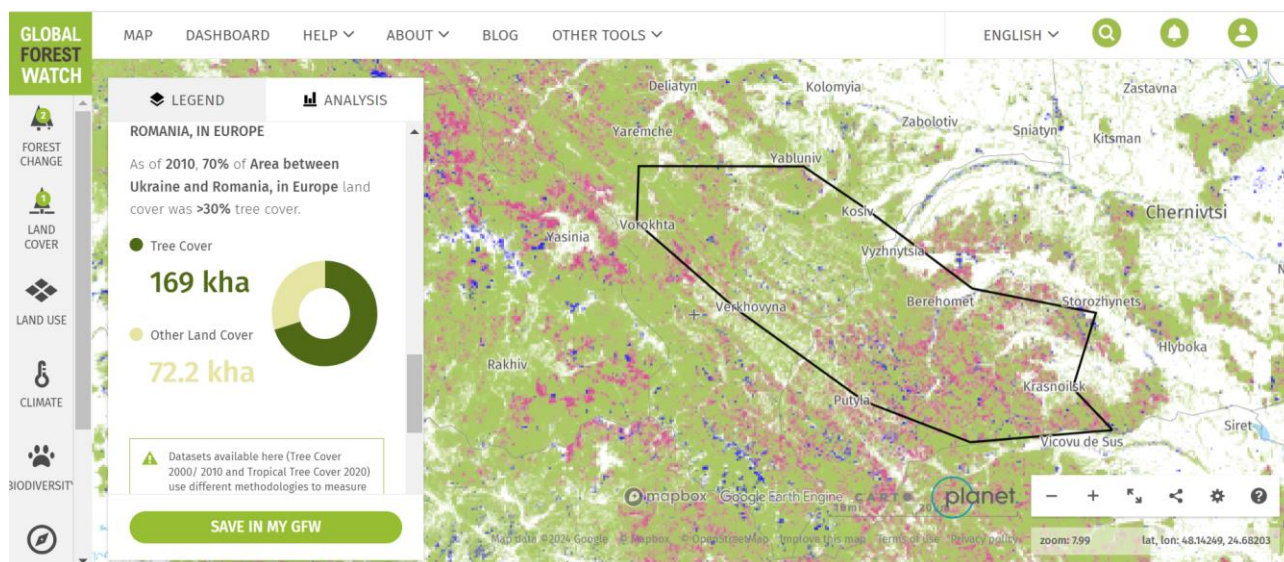


Рис. 3.1. Процес моніторингу змін лісового покриття Покутсько-Буковинських Карпат за картою Global Forest Watch (<https://www.globalforestwatch.org/>)

Відзначаємо, що вся рослинність висотою понад 5 м дешифрована як лісовий покрив, а також використовується мозаїка безхмарних знімків вегетаційного сезону рослин. Тобто геодані відображають зімкнутість лісового покриття, оскільки відповідають умові розрахунку верхнього ярусу на площу, не меншу як 500 м^2 . Таким чином встановлено, що станом на 2010 рік 65,0 % території Покутсько-Буковинських Карпат вкрито деревами $>30,0 \%$.

Проведено порівняння обсягу втрат лісового покриття Покутсько-Буковинських Карпат згідно даних (га і %), отриманих на основі геоданих веб-додатку Global Forest Change, індексу вологозабезпеченості (індекс вологозабезпеченості є відношенням річної суми опадів до середньої річної температури повітря) та площ всихання лісів (га) згідно звітної документації ДСЛП «Івано-Франківськлісозахист» за 2001-2022 рр. Слід зауважити, що втрати лісового покриття є результатом взаємодії різних факторів, а не одного ізольованого чинника. Кліматичні зміни, поширення різних видів фітопатогенів, антропогенний тиск та інші фактори можуть діяти синергетично, посилюючи негативний вплив на лісові екосистеми.

Результати аналізу втрат лісового покриття Покутсько-Буковинських Карпат впродовж 2001-2022 рр. представлено у формі табл. 3.1.

Таблиця 3.1

**Втрати лісового покриву Покутсько-Буковинських Карпат впродовж
2001-2022 рр.**

Рік	Втрата лісового покриву (Global Forest Watch)		Індекс вологозабезпе- ченості	Площа всихання, га (ДСЛП «Івано- Франківськлісозахист»)
	га	%		
2001	619	0,39	30,1	11025,5
2002	543	0,34	36,8	13711,1
2003	441	0,27	41,1	15993,0
2004	578	0,36	39,4	13210,1
2005	430	0,27	37,5	12823,0
2006	723	0,45	32,2	11713,0
2007	3370	2,21	42,0	10085,9
2008	841	0,52	50,1	9997,1
2009	610	0,38	23,3	9539,2
2010	1480	0,92	35,0	10135,5
2011	990	0,62	36,8	11263,7
2012	1430	0,89	39,7	12264,5
2013	674	0,42	30,9	3836,0
2014	905	0,56	36,0	6109,0
2015	658	0,41	38,0	6270,0
2016	1040	0,65	35,7	6467,0
2017	998	0,62	37,2	7278,0
2018	784	0,49	33,2	6400,3
2019	424	0,26	31,5	7749,1
2020	706	0,44	45,1	7756,3
2021	547	0,34	40,0	7740,9
2022	465	0,29	23,2	7935,1

Втрати лісового покриву демонструють значні коливання від року до року, що може бути пов'язано з різними факторами, такими як природні катаклізми, антропогенний вплив, кліматичні зміни. Зокрема, у період з 2001 по 2022 рік територія Покутсько-Буковинських Карпат втратила 19,3 тис. га лісового покриву, що еквівалентно зменшенню лісового покриву на 12,0 % з 2000 року. Найбільші втрати лісового покриву зафіксовано у 2007 році (3370,0 га), що майже втричі перевищує середній рівень втрат (приблизно 962,0 га за 22 роки). З 2008 по 2019 роки відзначається стабільне зменшення втрат, зокрема у 2019 році – 424,0 га, що є мінімальним значенням. Зростання втрат у 2020 році (706,0

га) може бути наслідком короткострокових змін клімату чи антропогенного навантаження (вирубка, пожежа).

Значення індексу вологозабезпеченості коливається від 0,27 (2003 і 2005 рр.) до 0,52 (2008 р.). Тривалі періоди утримування відносно низького рівня показників індексу (наприклад, 2001–2003 рр.) вказують на недостатню кількість опадів або підвищену середньорічну температуру, що негативно впливає на фізіологічні процеси лісових деревних рослин. Підвищення індексу вологозабезпеченості в окремі роки (2007, 2010, 2012 р.) може пояснюватися локальними кліматичними аномаліями.

Анлізуючи площі всихання лісів Покутсько-Буковинських Карпат відзначаємо, що у 2003 році даний показник досягнув свого максимуму і склав 15993,0 га. Це, ймовірно, результат комплексного впливу абіотичних і біотичних. Мінімумальний обсяг всихання зафіксовано у 2013 році – 3836 га. Після 2013 року показники площі всихання стабілізуються на рівні 6000–8000 га, що все ще вказує на значний рівень ослаблення (і як наслідок, всихання) лісів.

Слід зауважити, що не дивлячись на те, що у 2003 році втрати лісового покриву були низькими (441,0 га), проте площа всихання лісів Покутсько-Буковинських Карпат досягла піку (15993,0 га), що може свідчити про вплив біотичних факторів чинників (наприклад, епіфітотійне всихання ялини європейської). У 2007 році значні втрати лісового покриву (3370,0 га) супроводжувалися відносно низькою площею всихання (10085,9 га), що вказує на можливу роль антропічного впливу (ймовірно, значні площі вирубуванні лісів). Також у роки високих втрат лісового покриву (2007, 2010) індекс вологозабезпеченості підвищується (42,0 та 35,0 відповідно), що може бути наслідком короткочасних екстремальних опадів або підвищеної вологості через зниження щільності лісового покриву.

Таким чином, прослідковується залежність темпів всихання лісів від індексу вологозабезпеченості і встановлено періодичність (циклічність) цього явища. Примітно, що рокам масового всихання лісів (2002-2003, 2011-2012) передували роки, які характеризувалися різким гідротермічним стресом

(зниження індексу вологозабезпеченості – 2001, 2009, 2022). На основі даної залежності можна очікувати на нову хвилю масового всихання лісів найближчими роками.

Здійснюючи моніторинг змін площ лісового покриву можна помітити певний інтервал (3 та 10 річний період) інтенсифікації процесів втрат лісового покриву, що тісно корелює з поняттями періодичності затухання і виникнення нових осередків ослаблення лісостанів внаслідок ураження чи пошкодження їх різними видами фітопатогенів та шкочинних комах. Аналіз матеріалів санітарних обліків та власних досліджень (на основі проведення лісопатологічного обстеження) дозволяє виокремити основні чинники біотичного походження, які сприяють зміні (втраті) лісового покриву Покутсько-Буковинських Карпат (рис. 3.2).

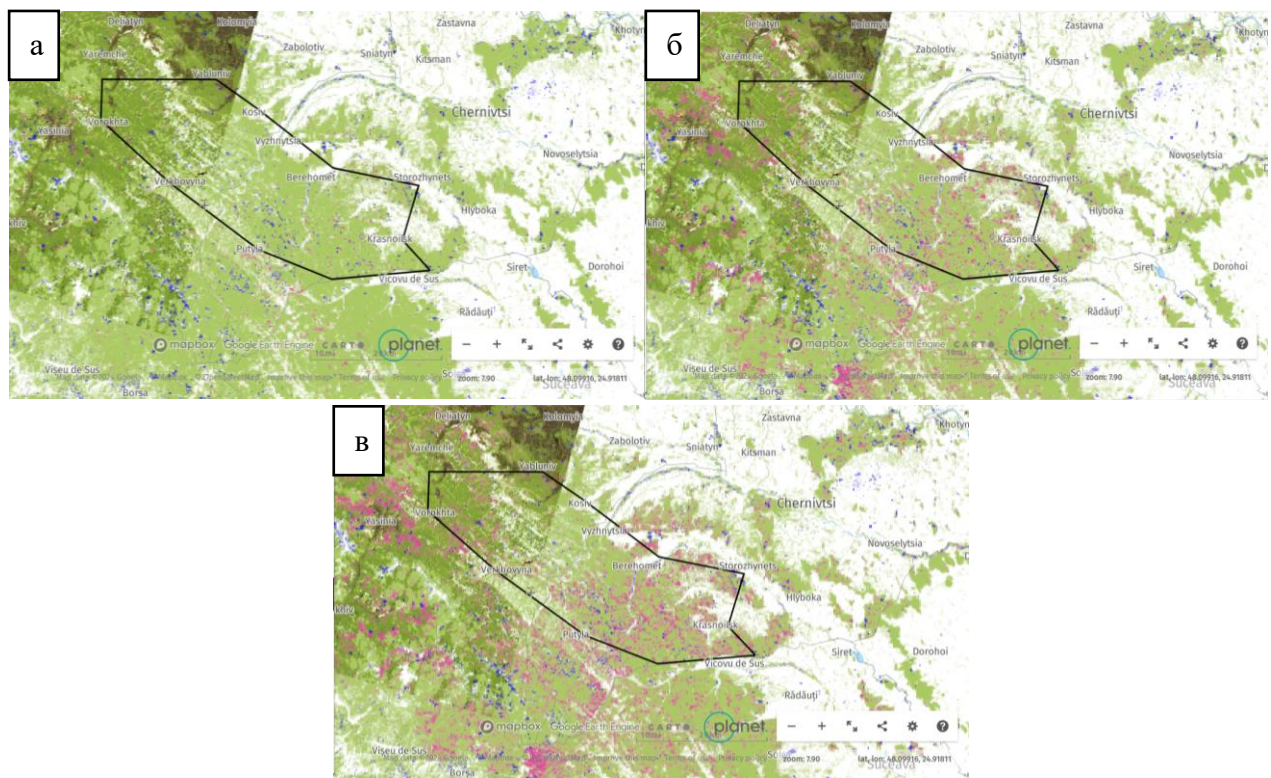


Рис. 3.2. Порівняльний аналіз втрат лісового покриву Покутсько-Буковинських Карпат у 2004 (а), 2012 (б) та 2020 (в) роках

Встановлено, що причинами, які спровокували зміни (зокрема зменшення) площ лісового покриву дослідного регіону є комплексний довготривалий вплив взаємопов'язаних чинників навколишнього середовища. Насамперед мова йде про негативний вплив антропоїчної діяльності (зокрема лісогосподарської),

абіотичних чинників (гідротермічний стрес) та чинників біотичного походження (епіфітотійне поширення небезпечних видів фітопатогенів, а також камбіо- і ксилофагів) як головних предикторів впливу. Припускаємо, що до чинників «первинного» впливу належать абіотичні та антропічні, наслідками дії яких є поступова зміна видового складу деревостанів (зокрема зменшення частки листяних деревних видів у складі ялицевого лісостану може сприяти загальному зниженню резистентності деревостану до збудників інфекційних патологій). Біотичні чинники слід вважати вторинними чинниками впливу, оскільки, підсилюючи роль попередніх, вони призводять до незворотних змін у лісових екосистемах.

Моніторинг змін площ лісового покриття за допомогою геоінформаційних технологій сприяє розробці новітніх підходів щодо обліку лісу та його стану. Подальші дослідження мають бути спрямовані на отримання матеріалів оцінки проблемних ділянок, на охорону і захист яких необхідно звернути увагу, зрозуміти тенденції зміни лісистості, досягнути масштаби знеліснення лісових ділянок і вчасно вжити необхідних заходів.

3.2. Фітосанітарний стан лісів за участю *Abies alba*

Дослідження санітарного стану лісів Покутсько-Буковинських Карпат здійснювали у межах пробних площ у лісових масивах, які повністю репрезентують типові умови регіону дослідження. Під санітарним станом насаджень мають на увазі певний рівень його таксаційних характеристик, наявність всихаючих і сухостійних дерев, поширення наслідків впливу несприятливих абіотичних чинників довкілля, а також осередків фітопатогенів і шкідливих комах. Згідно із цим, оцінка стану насаджень враховує його різноманітні параметри – породний склад деревостану, вікову структуру, відповідність лісорослинним умовам, повноту та бонітет.

Лісівничо-таксаційна характеристика ПП наведена згідно таксаційних описів підприємств, наданих ВО «Укрдержліспроєкт». Встановлення категорії

санітарного стану дерев проводили згідно з чинними вимогами (Санітарні правила в лісах України, 1995). За результатами обліків розраховували середню категорію (індекс) санітарного стану деревостану.

У 2021 році санітарним обстеженням було охоплено 3119 шт. дерев. Загальна кількість деревних рослин із ознаками ураження збудниками хвороб чи пошкодження склала 1955 шт. У ході встановлення індексу санітарного стану здійснено розподіл обстежених дерев на шість категорій стану. До I категорії стану (дерева без ознак ослаблення – асиміляційний апарат зелений, блискучий, крона рівномірно розвинена, густа, нормальні показники поточного приросту для даної вікової категорії, породи, типу умов місцезростання та сезону) віднесено 1164 шт. дерев, що склало 37,3 % від загальної кількості (табл. 3.2).

Таблиця 3.2

**Індекс санітарного стану деревостанів Покутсько-Буковинських
Карпат у 2021 році (за даними ПП)**

№П/П	Загальна кількість дерев, шт.	Категорія санітарного стану						Індекс санітарного стану
		I	II	III	IV	V	VI	
1	204	136	7	6	28	24	3	2,05
2	208	177	7	9	9	1	5	1,39
3	200	70	25	58	32	10	5	2,51
4	227	182	12	10	9	7	7	1,54
5	219	153	24	8	19	10	5	1,74
6	204	17	19	60	71	24	13	3,51
7	204	140	32	17	9	1	5	1,60
8	214	59	48	73	19	10	5	2,48
9	204	22	58	61	49	7	7	2,91
10	208	53	39	62	39	10	5	2,66
11	200	32	45	75	38	9	1	2,75
12	212	25	39	61	67	13	7	3,12
13	210	19	27	64	75	14	11	3,34
14	210	10	10	96	59	19	16	3,55
15	195	69	23	61	40	1	1	2,41
Всього	3119	1164	415	721	563	160	96	2,50
У %	100,0	37,3	13,3	23,1	18,1	5,1	3,1	

До II категорії стану (дерева ослаблені – асиміляційний апарат зелений, крона слабкоажурна, приріст частково ослаблений, всохлих і всихаючих гілок

менше 25 %) віднесено 415 шт. дерев, що склало 13,3 % від загальної кількості. До III категорії стану (дерева сильно ослаблені – асиміляційний апарат дрібніший або світліший типового, опадає передчасно, крона розвинена нерівномірно, зріджена, всохлих і всихаючих гілок 25-50 %) віднесено 721 шт. дерев, що складає 23,1 % від загальної кількості. До IV категорії стану (дерева всихаючі – асиміляційний апарат дрібніший, світліший або жовтіший звичайного, передчасно опадає або в'яне, крона сильно зріджена, всохлих і всихаючих гілок 50-75 %) віднесено 563 шт. дерев, що склало 18,1 % від загальної кількості. До V категорії стану (сухостій поточного року – асиміляційний апарат всох, зів'яв або передчасно опав, всохлих і всихаючих гілок понад 75 %, кора і дрібні гілочки збереглися) віднесено 160 шт. дерев, що склало 5,1 % від загальної кількості. До VI категорії стану (старий сухостій – асиміляційний апарат і частина гілок опали, кора повністю зруйнована або обпала на значній частині стовбура) віднесено 96 шт. дерев, що склало 3,1 % від загальної кількості. Середньозважений показник індексу санітарного стану, розрахований на основі аналізу індексу санітарного стану 15 пробних площ, склав 2,5 у 2021 році.

Аналогічні дослідження проведені в 2022 році. Загальна кількість деревних рослин із ознаками ураження збудниками хвороб чи пошкодження склала 2010 шт. При цьому, до I категорії стану віднесено 1109 шт. дерев, що склало 35,6 % від загальної кількості. До II категорії стану віднесено 499 шт. дерев, що склало 16,0 % від загальної кількості. До III категорії стану віднесено 687 шт. дерев, що склало 22,0 % від загальної кількості. До IV категорії стану віднесено 596 шт. дерев, що склало 19,1 % від загальної кількості. До V категорії стану віднесено 147 шт. дерев, що склало 4,7 % від загальної кількості. До VI категорії стану віднесено 81 шт. дерев, що склало 2,6 % від загальної кількості. Середньозважений показник індексу санітарного стану склав 2,49 у 2022 році (табл. 3.3).

Таблиця 3.3

**Індекс санітарного стану деревостанів Покутсько-Буковинських
Карпат у 2022 році (за даними ПП)**

№П/П	Загальна кількість дерев, шт.	Категорія санітарного стану						Індекс санітарного стану
		I	II	III	IV	V	VI	
1	204	109	24	16	28	24	3	2,23
2	208	138	45	10	10	1	4	1,57
3	200	71	20	58	42	6	3	2,51
4	227	155	45	10	9	5	3	1,56
5	219	139	24	19	22	10	5	1,88
6	204	27	29	50	71	14	13	3,27
7	204	142	36	13	9	0	4	1,53
8	214	48	53	69	36	5	3	2,56
9	204	28	38	65	59	10	4	2,99
10	208	59	33	62	45	7	2	2,59
11	200	44	39	70	29	15	3	2,71
12	212	52	32	56	57	7	8	2,81
13	210	12	22	70	69	24	13	3,52
14	210	22	36	75	51	14	12	3,17
15	195	63	23	44	59	5	1	2,61
Всього	3119	1109	499	687	596	147	81	2,49
У %	100,0	35,6	16,0	22,0	19,1	4,7	2,6	

У 2023 році санітарним обстеженням було охоплено 3119 шт. дерев *Abies alba*, *Picea abies*, *Fagus sylvatica* та ін. Загальна кількість деревних рослин із ознаками ураження збудниками хвороб чи пошкодження склала 2041 шт. До I категорії стану віднесено 1078 шт. дерев, що склало 36,4 % від загальної кількості. До II категорії стану віднесено 504 шт. дерев, що склало 16,2 % від загальної кількості. До III категорії стану віднесено 706 шт. дерев, що склало 22,6 % від загальної кількості. До IV категорії стану віднесено 625 шт. дерев, що склало 20,0 % від загальної кількості. До V категорії стану віднесено 153 шт. дерев, що склало 4,9 % від загальної кількості. До VI категорії стану віднесено 53 шт. дерев, що склало 1,7 % від загальної кількості. Середньозважений показник індексу санітарного стану у 2023 році склав 2,49 (табл. 3.4).

Таблиця 3.4

**Індекс санітарного стану деревостанів Покутсько-Буковинських
Карпат у 2023 році (за даними ПП)**

№П/П	Загальна кількість дерев	Категорія санітарного стану						Індекс санітарного стану
		I	II	III	IV	V	VI	
1	204	101	22	21	35	21	4	2,34
2	208	126	53	12	8	7	2	1,67
3	200	91	15	59	32	3	0	2,21
4	227	139	39	22	18	7	2	1,77
5	219	133	29	22	19	14	2	1,89
6	204	34	28	46	69	19	8	3,17
7	204	140	36	15	8	3	2	1,55
8	214	40	47	75	46	3	3	2,69
9	204	28	35	65	62	11	3	3,01
10	208	56	32	59	49	10	2	2,67
11	200	43	39	69	38	8	3	2,69
12	212	52	39	60	52	5	4	2,67
13	210	12	22	69	70	27	10	3,51
14	210	21	35	72	64	10	8	3,15
15	195	62	33	40	55	5	0	2,53
Всього	3119	1078	504	706	625	153	53	2,50
У %	100,0	34,6	16,2	22,6	20,0	4,9	1,7	

Результати оцінювання санітарного стану лісових насаджень у лісівничій діяльності та практиці лісозахисту використовують зазвичай для визначення необхідності проведення санітарних рубок та відбору дерев для включення у вибірккову санітарну рубку.

За результатами проведеного фітосанітарного моніторингу у лісах Покутсько-Буковинських Карпат на предмет встановлення загального санітарного стану (зокрема на основі розрахунку індексу санітарного стану) та ідентифікації патологій інфекційного характеру встановлено, що деревостани за участю основних лісотвірних видів є ослабленими за санітарним станом і середньопошкодженими / середньоураженими за ступенем деградації. Варто зауважити, що не завжди відмерлі (чи послаблені) дерева мають видимі симптоми ураження (пошкодження) (табл. 3.5).

Таблиця 3.5

**Середні значення індексу санітарного стану (I_{c1-6}) на пробних площах
у лісах Покутсько-Буковинських Карпат у 2021–2023 рр.**

№ПП	Коротка характеристика ПП (лісництво/ПНДВ, квартал/виділ, склад, вік, висота/діаметр, тип лісу)	Іс1-6 ± довірчий інтервал*		
		2021	2022	2023
Філія «Кутське лісове господарство»				
1	Березівське, 2/13, 7Яцб2Яле1Бкл, 90 р., 27/32, СЗБЯП	2,05±0,22	2,23±0,21	2,34±0,21
2	Березівське, 3/22, 6Яле4Яцб, 50 р., 20/26, ДЗБЯП	1,39±0,14	1,57±0,14	1,67±0,15
3	Кутське, 23/13, 9Яцб1Яле+Бкл, 93 р., 28/40, С2ПБ	2,51±0,19	2,51±0,18	2,21±0,17
4	Кутське, 30/23, 7Яцб3Бкл, 118 р., 27/50, СЗБЯ	1,54±0,16	1,56±0,14	1,77±0,15
5	Косівське, 23/13, 9Яцб1Яле+Бкл, 93 р., 28/40, С2ПБ	1,74±0,18	1,88±0,18	1,89±0,18
Філія «Берегометське лісомисливське господарство»				
6	Вашківецьке, 9/17, 9Яцб1Бкл, 90 р., 27/40, ДЗБЯП	3,51±0,17	3,27±0,18	3,17±0,19
7	Берегометське, 11/46, 5Яцб4Яле1Бкл+Гз, 58 р., 23/30, СЗБЯП	1,60±0,15	1,53±0,14	1,55±0,14
8	Берегометське, 11/36, 9Яцб1Яле+Бкл, 67 р., 27/32, СЗПБ	2,48±0,17	2,56±0,16	2,69±0,15
НПП «Гуцульщина»				
9	Шешорське, 4/10, 6Яцб2Яле1Бкл1Бп, 43 р., 17/18, С2ПД	2,91±0,16	2,99±0,16	3,01±0,16
10	Шешорське, 11/16, 9Яцб1Яле, 85 р., 27/44 СЗБ	2,66±0,18	2,59±0,17	2,67±0,17
11	Косівське, 10/29, 8Яцб1Яле1Бкл, 100 р., 29/44, ДЗПБ	2,75±0,15	2,71±0,17	2,69±0,17
РП «Косівський райагролісгосп»				
12	Пістинське, 6/25, 10Яцб, 80 р., 24/32, СЗБПЯ	3,12±0,16	2,81±0,18	2,67±0,17
13	Яворівське, 13/43, 7Яцб3Яле, 60 р., 24/28, СЗБЯП	3,34±0,16	3,52±0,16	3,51±0,16
14	Роженське, 17/14, 5Яцб3Яле2Бкл, 75 р., 22/32, СЗБЯП	3,55±0,15	3,17±0,17	3,15±0,16
15	Роженське, 20/29, 9Яцб1Яле, 85 р., 24/36, СЗБЯП	2,41±0,17	2,61±0,18	2,53±0,18

Примітки: * – Індекс санітарного стану (I_{c1-6}) враховує фізіологічний стан усіх живих і відмерлих деревних рослин

У 2021 році загальна кількість деревних рослин із ознаками ослаблення чи всихання (у т.ч. свіжий сухостій та сухостій минулих років) склала 1955 шт. Середньозважений індекс санітарного стану на пробних площах ($I_c=2,50$) дозволяє характеризувати ступінь пошкодження насадження як слабкий. Це означає, що частка дерев із видимими ознаками ослаблення, усихання чи повної загибелі не перевищує 10 % від загальної кількості. Такі дерева трапляються переважно окремими групами і займають не більше 20 % площі лісового виділу. При цьому фактично здоровими є лісові насадження на ПП №2, де $I_c=1,39$, а в результаті проведення візуальних обстежень за типовими макроскопічними

ознаками інфікування, не зафіксовано осередків ураження/пошкодження, а лише поодинокі плодові тіла афілофороїдних макроміцетів. Дуже поганий санітарний стан деревостану зареєстровано на ПП №6 і ПП №14. Наразі ступінь пошкодження/ураження насадження – середній, проте в межах проб зафіксовані тривожні ознаки незворотної деградації деревостанів: наявність дерев V і VI категорії стану, осередки бактеріальної водянки, наслідки життєдіяльності стовбурових шкідників та ін.

У 2022 році загальна кількість деревних рослин із ознаками ураження збудниками хвороб чи пошкодження склала 2010 шт. Середньозважений індекс санітарного стану на пробних площах ($I_s=2,49$) дозволяє характеризувати ступінь пошкодження насадження як слабкий. Узагальнений санітарний стан насадження – ослаблений. При цьому, фактично здорових лісових насаджень, де $I_s > 1,50$, не зареєстровано. Сильно ослаблений санітарний стан зареєстровано на ПП №13 ($I_s=3,52$). Наразі ступінь пошкодження насадження – середній, проте в межах проб зафіксовані тривожні ознаки незворотної деградації деревостанів: наявність дерев V і VI категорії стану, осередки бактеріальної водянки, наслідки життєдіяльності стовбурових шкідників та ін.

У 2023 році загальна кількість деревних рослин із ознаками ураження збудниками хвороб чи пошкодження шкідниками склала 2041 шт. Середньозважений індекс санітарного стану по обстежуваних пробних площах ($I_s=2,50$) дозволяє характеризувати ступінь пошкодження насадження як слабкий. Узагальнений санітарний стан насадження – ослаблений. При цьому, фактично здорових лісових насаджень, де $I_s > 1,50$ не зареєстровано. Сильно ослаблений санітарний стан зареєстровано на ПП №13 ($I_s=3,51$). Наразі ступінь пошкодження насадження – середній, проте в межах проб зафіксовані тривожні ознаки незворотної деградації деревостанів: наявність дерев V і VI категорії стану, осередки бактеріальної водянки, наслідки життєдіяльності стовбурових шкідників та ін.

Зазначаємо, що ослаблення та всихання лісових масивів Покутсько-Буковинських Карпат наразі стосується деревостанів старших вікових груп,

зокрема пристигаючих і стиглих. Пошкодження та ураження носять локальний, проте динамічний характер. На початковому етапі патологічних змін лісові деревні рослини відмирають поодинокі, згодом з'являються осередки ослаблених дерев. Наступним етапом спостерігається куртинне відмирання, закономірним наслідком якого є процес деградації (дигресії) всього лісостану.

В результаті обстеження пробних площ встановлено, що дерева та їх групи в межах деревостану ослаблені та всихають внаслідок ураження комплексом інфекційних хвороб та пошкоджень стихійними явищами, стовбуровими шкідниками. Ступінь ураження – слабкий та середній, характер розповсюдження патологій – дифузний та куртинний. Зафіксовані типові ознаки інфікування дерев ялиці збудниками бактеріальної водянки та виразково-пухлиноподібної хвороби. Також виявлено пошкодження окремих дерев (III-категорії санітарного стану) камбіофагами. Реєструється наявність вітровальних та буреломних дерев, дерев із пошкодженою кореневою системою, механічними пошкодженнями стовбурів та кореневих лап, зі зламаними вершинами та з численними ознаками пошкодження стовбурів низькими температурами (морозобійні тріщини) тощо.

3.3. Аналіз зв'язку між санітарним станом і лісівничо-таксаційними характеристиками дослідних деревостанів

Поширення патологічних процесів у різних типах лісорослинних умов. Відомо, що мішані за складом і складні за формою деревостани повніше використовують лісорослинні умови, характеризуються високою продуктивністю і формують підвищену групову резистентність до негативного впливу чинників навколишнього середовища, у т.ч. біотичного походження (наприклад, збудників хвороб). Багаторусні лісостани, у порівнянні з однаюрсними, поглинають більше енергії Сонця і також є продуктивнішими, особливо, якщо до їхнього складу входять деревні види рослин із різним типом кореневої системи. Наприклад, деревні види, які формують кореневу систему з могутнім стрижневим коренем (наприклад, *Quercus robur*, *Abies alba*,

Tilia cordata) можуть глибоко проникають в ґрунтовий покрив, а в поєднанні з неглибокою поверхневою кореневою системою інших видів (наприклад *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides* та ін.) вони краще використовують запаси ґрунтової вологи та поживних речовин, і тому є біотично стійкішими (Погребняк і Мельник, 1952; Криницький та ін., 2023). Такі деревостани активніше переводять дощові та талі води в ґрунті, а також ефективно захищають ґрунт від впливу водної ерозії. У мішаних за складом деревостанах ґрунти щільніше заселені безхребетними тваринами, зокрема представниками роду *Lumbricus*, а їхня життєдіяльність сприяє підвищенню вмісту поживних речовин у ґрунтах. Водночас, мішані деревостани є вагомо стійкішими до дії вітровалів, буреломів, сніговалів, пожеж, фітофагів та ін.

Дослідженнями встановлена залежність показників санітарного стану лісів Покутсько-Буковинських Карпат із основними лісівничо-таксаційними показниками дослідних деревостанів, зокрема типом лісорослинних умов (табл. 3.6).

Таблиця 3.6

**Розподіл площ лісів Покутсько-Буковинських Карпат за типами лісу і
типами лісорослинних умов**

Тип лісорослинних умов	Індекс типу лісу	Тип лісу	Площа, га	Площа, %
1	2	3	4	5
B ₂	B ₂ -Ялє	Свіжий смерековий субір	60,1	0,34
B ₃	B ₃ -Ялє	Вологий смерековий субір	916,5	5,38
	B ₃ -мд-кЯлє	Вологий модриново-кедрово-смерековий субір	35,0	0,20
	B ₃ -Бкл	Вологий буковий субір	1,9	0,01
C ₂	C ₂ -Бкл	Свіжа субучина	4,4	0,02
	C ₂ -бкл-яцбЯлє	Свіжа буково-ялицева сушмеречина	231,1	1,35
	C ₂ -гБкл	Свіжа грабова субучина	8,7	0,03
	C ₂ -яцбБкл	Свіжа ялицева субучина	62,3	0,31
	C ₂ -ялє-яцбБкл	Свіжа смереково-ялицева субучина	14,4	0,06
C ₃	C ₃ -Ялє	Волога високогірна сушмеречина	4310,8	25,29
	C ₃ -бклЯцб	Волога букова суяличина	52,0	0,29

Продовження табл. 3.6

1	2	3	4	5
С ₃	С ₃ -ГБкл	Волога грабова субучина	67,9	0,39
	С ₃ -бкл- ялєЯцб	Волога буково-смерекова суяличина	1516,6	8,92
	С ₃ -бкл- яцбЯлє	Волога буково-ялицева сусмеречина	5333,0	31,35
	С ₃ -бклЯлє	Волога букова сусмеречина	507,5	2,98
	С ₃ -Г-яцбБкл	Волога грабово-ялицева субучина	89,7	0,53
	С ₃ -яцбЯлє	Волога ялицева сусмеречина	877,2	5,16
	С ₃ -яцбБкл	Волога ялицева субучина	460,9	2,71
	С ₃ -ялє-яцбБкл	Волога смереково-ялицева субучина	502,1	2,95
	С ₃ -ялє- бклЯцб	Волога смереково-букова суяличина	2,5	0,01
	С ₃ -Вх(ч)	Волога сучорновільшина	4,9	0,03
	С ₃ -Бкл	Волога субучина	49,0	0,29
	С ₃ -д-ГБкл	Волога дубово-грабова субучина	18,0	0,11
	С ₃ -бклДз	Волога букова судіброва	10,3	0,60
	С ₃ -яцбД	Волога ялицева судіброва	1,4	0,01
	С ₃ -дЯцб	Волога дубова суяличина	3,9	0,02
С ₄	С ₄ -Вх(с)	Сира сусіровільшина	371,1	2,18
	С ₄ -Вх(ч)	Сира сучорновільшина	1,6	0,01
	С ₄ -Ялє	Сира чиста сусмеречина	12,3	0,07
	С ₄ -яцбЯлє	Сира ялицева сусмеречина	1,1	0,01
Д ₂	Д ₂ -Бкл	Свіжа бучина	10,6	0,06
Д ₃	Д ₃ -бкл- яцбЯлє	Волога буково-ялицева смеречина	155,2	0,91
	Д ₃ -бкл- ялєЯцб	Волога буково-смерекова яличина	401,1	2,35
	Д ₃ -ялє-яцбБкл	Волога смереково-ялицева бучина	255,1	1,44
	Д ₃ -яцбБкл	Волога ялицева бучина	260,7	1,49
	Д ₃ -бклЯцб	Волога букова яличина	197,8	1,14
	Д ₃ -Бкл	Волога бучина	37,5	0,19
	Д ₃ -д-ГБкл	Волога дубово-грабова бучина	24,7	0,09
	Д ₃ -Г-бклЯцб	Волога грабово-букова яличина	4,6	0,02
	Д ₃ -Г-яцбБкл	Волога грабово-ялицева бучина	132,3	0,69
Д ₄	Д ₄ -Вх(с)	Сира сіровільшина	3,2	0,01
Всього			17011,0	100,0

Аналізуючи розподіл площ лісів Покутсько-Буковинських Карпат за типами лісорослинних умов встановлено, що субори (В) займають площу 1013,5 га (5,9 %), при цьому частка свіжих суборів не перевищує 0,3 %, а вологих – 5,6

%. Сумарна площа сугрудів (С) дорівнює 14975,6 га (85,7 %), при цьому частка свіжих сугрудів дорівнює 1,8 % (320,9 га), вологих – 81,6 % (14268,6 га), сирих – 2,3 % (386,1 га). Груди (D) займають площу 1482,8 га (8,4 %), при цьому частка свіжих і сирих грудів сумарно не перевищує 0,01 %, частка вологих дорівнює 8,3 % (рис. 3.3).

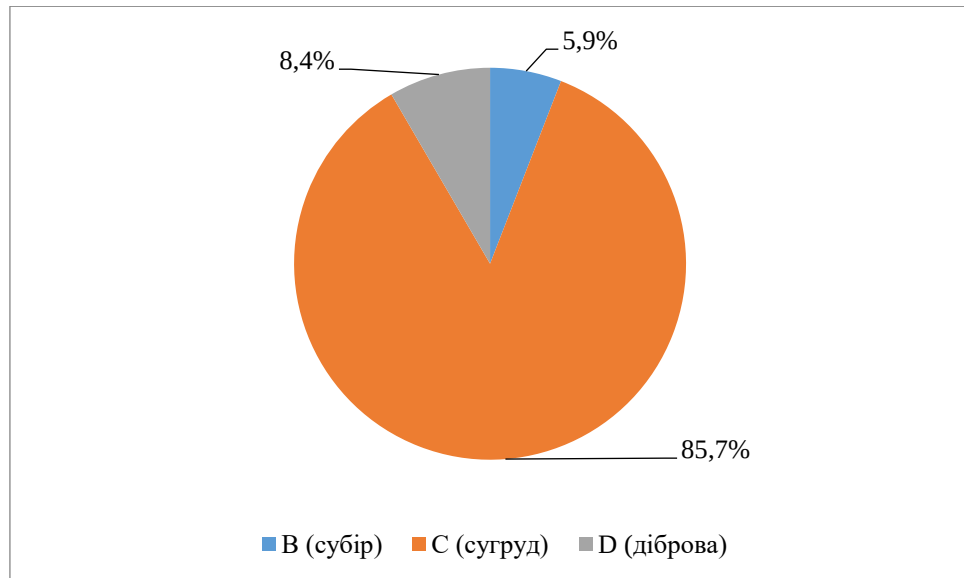


Рис. 3.3. Розподіл лісів Покутсько-Буковинських Карпат за типами лісорослинних умов (за даними таксаційних описів)

Аналізуючи розподіл площ лісів Покутсько-Буковинських Карпат за типами лісу, користуючись даними таксаційних описів дослідних підприємств, виокремлено сорок один тип лісу. Для зручності аналізу їх розподілено на три групи – I (площа перевищує 25,0 % від загальної площі лісів), II (площа від 1,0 до 24,9 % від загальної площі лісів), III (площа не перевищує 1,0 % від загальної площі лісів). До I групи віднесено два типи лісу – волога високогірна сушмеречина (С₃-Ялє) та волога буково-ялицева сушмеречина (С₃-бкл-яцбЯлє), сумарна площа яких перевищує 50,0 % від загальної площі (що дорівнює 9643,8 га або 56,6 %). До II групи віднесено дванадцять типів лісу, які представлені в меншій ступені (їхня сумарна площа не перевищує 40,0 % і складає 6497,7 га або 38,1 %) – В₃-Ялє, С₂-бкл-яцбЯлє, С₃-бкл-ялєЯцб, С₃-бклЯлє, С₃-яцбЯлє, С₃-яцбБкл, С₃-ялє-яцбБкл, С₄-Вх(с), Д₃-бкл-ялєЯцб, Д₃-ялє-яцбБкл, Д₃-яцбБкл, Д₃-бклЯцб. До III групи належать двадцять сім типів лісу, які трапляються фрагментарно, проте дозволять сформулювати розуміння особливостей

Співставляючи дані про санітарний стан та типи лісу встановлено, що найбільш ослабленими (середньозважений індекс санітарного стану на основі аналізу 93 дослідних ділянок становить $3,38 \pm 0,12$) є ялицеві деревостани, що зростають в умовах вологої буково-смерекової суяличини (табл. 3.7).

Таблиця 3.7

Санітарний стан деревостанів із переважанням *Abies alba*, що зростають у різних типах лісу

Тип лісу	Кількість облікованих дослідних ділянок, шт.					Середньозважений індекс санітарного стану, ступінь пошкодження деревостану
	Всього, шт.	Без ознак порушення санітарного стану		З типовими ознаками ослаблення		
		шт.	%	шт.	%	
Волога буково-ялицева сушмеречина	34	28	14,0	6	3,0	1,90±0,15 слабкий
Волога буково-смерекова суяличина	93	60	30,0	33	16,5	3,38±0,12 середній
Волога ялицева сушмеречина	12	10	5,0	2	1,0	1,78±0,10 слабкий
Волога смереково-букова суяличина	12	10	5,0	2	1,0	1,12±0,16 відсутній
Волога букова яличина	17	16	8,0	1	0,5	1,30±0,17 відсутній
Волога буково-смерекова яличина	7	4	2,0	3	1,5	2,23±0,21 слабкий
Інші	25	19	9,5	6	3,0	1,19±0,13 відсутній
Всього	200	147	73,5	53	26,5	-

Ослабленими або такими, що мають початкові типові чи слабкі ознаки патологічних змін, слід вважати деревостани за участю ялиці білої, які зростають в наступних типах лісу: волога ялицева сушмеречина ($I_c = 1,78 \pm 0,10$), волога буково-ялицева сушмеречина ($I_c = 1,90 \pm 0,15$) та волога буково-смерекова яличина ($I_c = 2,23 \pm 0,21$). Слід зауважити, що погіршення санітарного стану зазначених дослідних ділянок, головним чином, пов'язане із глибокою патологією *Picea abies* та, у меншій ступені, *Fagus sylvatica*. Здоровими або без видимих ознак уражень чи пошкоджень слід вважати деревостани з переважанням *Abies alba*,

що зростають в умовах вологої смереково-букової суяличини ($I_s=1,12\pm0,16$) та вологої букова яличини ($I_s=1,30\pm0,17$). Зареєстровані поодинокі прояви патологічних змін, головним чином, базидіями дереворуйнівних грибів на перестійних деревах ялиці.

Особливості структурно-функціональної і ценотичної організації патогенної біоти у лісах різного видового складу та віку. Видовий склад деревостану є одним з ключових чинників, що визначають його санітарний стан. Розуміння цих зв'язків дозволяє розробляти ефективні заходи щодо збереження здоров'я лісів і підвищення їх стійкості до негативного впливу зовнішніх факторів.

Аналіз видового складу лісостанів Покутсько-Буковинських Карпат показує, що найбільші площі займають ялицеві ліси з часткою 5 одиниць *Abies alba* у складі. Чверть (25,0 %) обстежених нами дослідних ділянок характеризувались таким складом. Переважаючими є наступні схеми змішування: 5Яцб5Ялє, 5Яцб3Ялє2Бкл та 5Яцб4Ялє1Бкл. 22,0 % займають ялицеві ліси з часткою 6 одиниць *A. alba* у складі. Переважаючими є наступні схеми змішування: 6Яцб2Ялє2Бкл та 6Яцб4Ялє. Лісостани з часткою участі *A. alba* 4 одиниці займають 15,5 % від загальної площі дослідних ділянок. Переважаючими є наступні схеми змішування: 4Яцб6Ялє, 4Яцб3Ялє3Бкл та 4Яцб4Ялє2Бкл. Також значні площі (14,5 %) займають ліси з часткою *A. alba* 7 одиниць у складі. Переважаючими є наступні схеми змішування: 7Яцб3Ялє, 7Яцб3Бкл та 7Яцб2Бкл1Ялє. Значно рідше (до 10,0 %) трапляються інші частки участі *A. alba* у складі. Зокрема, найрідше (3,5 %) трапляються ялицеві насадження з часткою 3Яцб (3,5 %), 9Яцб (5,5 %) та 10Яцб (5,0 %) одиниці *A. alba* у складі (рис. 3.5).

Варто зауважити, що обстежувані чисті ялицеві деревостани мають виключно природне походження, а деревостани з часткою участі 3Яцб, навпаки, головним чином, створені штучно. Така різниця в походженні потенційно може

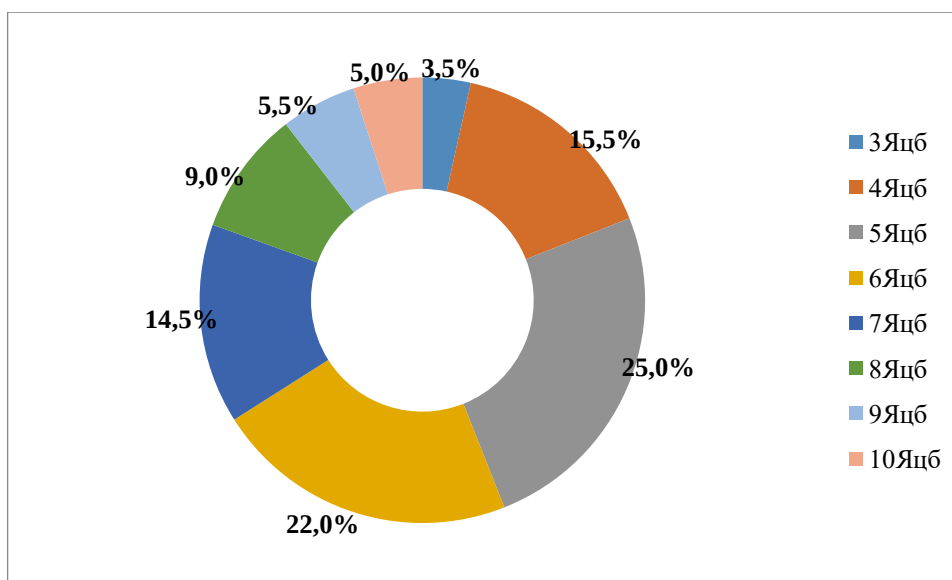


Рис. 3.5. Розподіл лісів Покутсько-Буковинських Карпат за часткою *Abies alba* у складі деревостану, %

впливати на генетичну різноманітність популяцій, що, в свою чергу, впливає на стійкість лісу до збудників хвороб і шкідників.

Загальний розподіл площ лісів Покутсько-Буковинських Карпат за категоріями стиглості наступний: молодняки – 1673,4 га (9,8 %), середньовікові – 8074,8 га (47,5 %), пристигаючі – 3520,6 га (20,7 %), стиглі – 2984,7 га (17,5 %), перестійні – 757,5 га (4,5 %). При цьому, розподіл вікової структури дослідних лісостанів за участю *Abies alba* більш-менш рівномірний. Частка молодняків складає 20,5 %, середньовікових – 12,5 %, пристигаючих – 22,5 %, стиглих – 21,5 %, перестійних – 23,0 %. Такий розподіл пов'язаний з тим, що ліси дослідного регіону мають різний статус захищеності. Головним чином, мова йде про обмежену лісогосподарську діяльність у межах природно-заповідних об'єктів різних категорій (заказників, заповідних урочищ, пам'яток природи тощо) НПП «Гуцульщина». В даних лісах у рівній мірі присутні як порушені природні комплекси, так і масиви лісових культур, де доцільно здійснювати екологічно необтяжливе традиційне лісове господарство і рекреаційну діяльність природоохоронно-відтворювального і рекреаційно-освітнього напрямку.

Зі збільшенням частки *Abies alba* в складі деревостану та переходом від молодших до старших категорій стиглості спостерігається загальна тенденція до

зростання індексу санітарного стану. Це засвідчує погіршення санітарного стану ялицевих насаджень з віком. Це може бути пов'язано з посиленням конкуренції між деревами за ресурси, що призводить до ослаблення окремих особин та створення сприятливих умов для розвитку різних видів фітопатогенів (табл. 3.8).

Таблиця 3.8

Ослаблення лісостанів за участю *Abies alba* в залежності від категорії стиглості та частки ялиці (%) у породному складі

Частка ялиці у складі деревостану	Категорія стиглості				
	Молодняки	Середньовікові	Пристигаючі	Стигли	Перестійні
3-4 Яцб	1,47	2,02	1,73	1,20	1,00
5-6 Яцб	1,55	3,34	2,74	1,29	1,00
7-8 Яцб	1,63	3,85	2,91	1,38	1,10
9-10 Яцб	1,86	4,31	3,54	1,55	1,25

Найвищі значення індексу фіксуються у пристигаючих і стиглих насадженнях незалежно від складу деревостану. Це може бути пов'язано з природним старінням деревних рослин, ослабленням їхньої життєздатності та підвищеною сприйнятливістю до збудників хвороб і шкідників. У перестійних насадженнях за усіх можливих комбінацій участі *Abies alba* у складі деревостану спостерігається певна стабілізація індексу санітарного стану. Це може бути пов'язано з тим, що найслабші дерева вже відпали, а решта пристосувалися до умов зростання. У групі ризику – середньовікові насадження, які наразі знаходяться на межі переходу до стиглої фази, що пов'язано з фізіологічними змінами, які знижують їхню стійкість до впливу абіотичних і біотичних чинників. А їх сучасний стан вимагає розробки спеціальних програм моніторингу та прогнозування для своєчасного виявлення та запобігання їх подальшого ослаблення. Зокрема, індекс санітарного стану у середньовікових деревостанах з часткою участі у складі 3-4Яцб дорівнює 2,02 (ослаблені), 5-6Яцб – 3,34 (сильно ослаблені), а 7-8Яцб та 9-10Яцб – 3,85 і 4,31 відповідно (всихаючі). Найвищий показник ослаблених особин (від загальної кількості облікованих

дерев *A. alba*, що зростають у межах дослідних ділянок з відповідним складом) фіксується у лісостанах із часткою ялиці 7 одиниць, найменше значення цей показник має тоді, коли частка ялиці у складі деревостану знаходиться у межах ценотичного оптимуму (25–30 %) впродовж усього періоду вирощування (за інших рівних умов) (рис. 3.6).

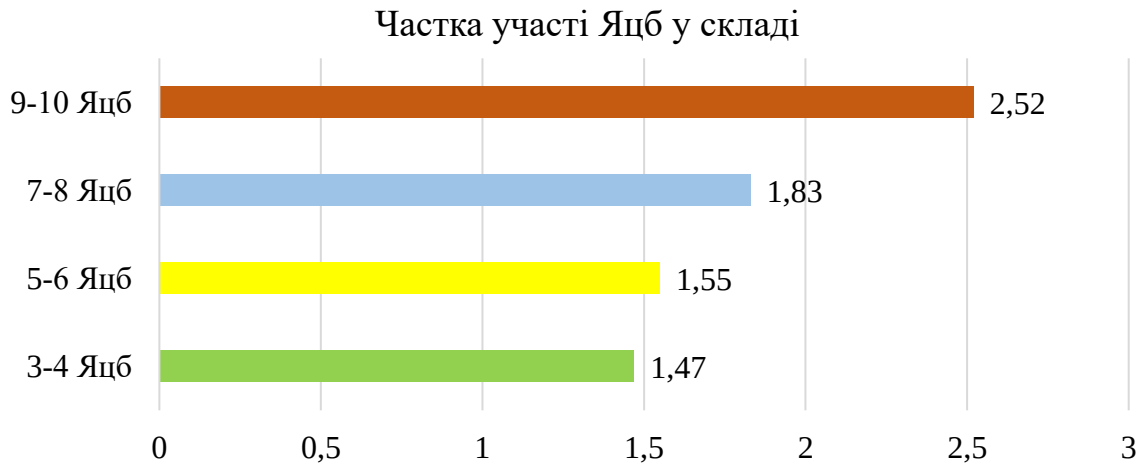


Рис. 3.6. Санітарний стан ялицевих деревостанів, що різняться часткою участі *Abies alba* у складі деревостану

Необхідно зауважити, що отримані дані не зовсім узгоджуються із загальною теорією, яка стверджує, що чисті деревостани є менш стійкими до впливу негативних факторів довкілля, а відповідно частіше і у вищій ступені є ослабленими у порівнянні зі змішаними за складом деревостанами. Ялицеві лісостани Покутсько-Буковинських Карпат – це унікальні, головним чином, природні угруповання, які характеризуються мозаїчністю і високим рівнем заселеності суміжних територій. Частина лісів регіону входить до заповідної зони ННП «Гуцульщина». Особливу цінність складають старовікові ліси та праліси. Саме тому слід враховувати те, що на частині дослідних об'єктів практично не ведеться традиційна лісогосподарська діяльність, що дозволяє берегти і відтворювати природні екосистеми. Проте детальний аналіз санітарного стану ялицевих деревостанів, що різняться часткою участі *Abies alba* у складі деревостану, дозволяє нам виокремити деякі особливості, які

сформували прямий вплив на індивідуальну біотичну стійкість ялиці білої та загальний санітарний стан ялицевих деревостанів (табл. 3.9).

Таблиця 3.9

Санітарний стан ялицевих деревостанів, що різняться часткою участі

***Abies alba* у складі деревостану**

Частка ялиці у складі деревостану	Схеми змішування	Середньозважений індекс санітарного стану, ступінь пошкодження/ураження деревостану
3Яцб	3Яцб2Яле5Бкл+Гз	1,19±0,11 відсутній
	3Яцб3Бп3ЯЛЕ1Бкл	1,65±0,10 слабкий
	3Яцб3Бкл2Яле2Бп	1,22±0,17 відсутній
4Яцб	4Яцб6Яле	1,89±0,03 слабкий
	4Яцб3Яле3Бкл	1,40±0,13 відсутній
	4Яцб4Яле2Бкл	1,78±0,10 слабкий
	4Яцб6Гз+Яле+Дз	1,23±0,12 відсутній
5Яцб	5Яцб5Яле	2,85±0,14 середній
	5Яцб3Яле2Бкл	1,78±0,10 слабкий
	5Яцб4Яле1Бкл	1,31±0,10 слабкий
	5Яцб1Влс2Бкл1Ос1Яв	1,15±0,12 відсутній
6Яцб	6Яцб2Яле2Бкл	1,19±0,16 відсутній
	6Яцб2Яле	1,73±0,10 слабкий
	6Яцб2Бкл1Яле1Бп	1,11±0,13 відсутній
	6Яцб4Бкл+Яле	1,26±0,14 відсутній
7Яцб	7Яцб3Яле	3,15±0,12 середній
	7Яцб3Бкл	1,20±0,13 відсутній
	7Яцб2Бкл1Яле	1,50±0,13 відсутній
8Яцб	8Яцб1Ялу1Бкл	1,54±0,10 слабкий
	8Яцб2Бкл	1,20±0,13 відсутній
	8Яцб2Дз+Яв+Гз	1,41±0,11 відсутній
	8Яцб2Яле	2,66±0,12 середній
9Яцб	9Яцб1Бкл	1,78±0,10 слабкий
	9Яцб1Бкл+Яле	1,74±0,10 слабкий
	9Яцб1Яле	3,16±0,12 середній
	9Яцб1Яле+Бкл	2,67±0,10 середній
10Яцб	10Яцб	1,10±0,14 відсутній
	10Яцб+Бкл	1,08±0,10 відсутній
	10Яцб+Яле	1,20±0,14 відсутній
	10Яцб+Яле+Бкл	1,17±0,13 відсутній

Встановлено, що погіршення загального фітосанітарного стану ялицевих деревостанів найчастіше пов'язано із патологією (абіотичного чи біотичного походження) *Picea abies*, що виступає провідною супутньою породою для *Abies alba*. Часто ці два деревні види інфікуються (пошкоджуються) однаковими видами фітопатогенних організмів і, таким чином, виникає високий ризик передачі інфекції контактним шляхом (від хворої до здорової рослини). При цьому навіть незначна домішка листяних видів (*Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*, *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Acer pseudoplatanus* та ін.) вагомо підсилює загальну картину резистентності ялицевого лісостану.

Генезис лісостану як чинник його біологічної резистентності. Відомо, що генезис лісових насаджень є визначальним чинником його майбутньої біотичної стійкості. У більшості обстежених дослідних ділянок спостерігається добре та задовільне природне насіннєве поновлення *Abies alba* (яке значною мірою залежить від інтенсивності розвитку трав'яного покриву та підліску), що свідчить про корінну фітоценотичну природу ялицевих лісів в умовах Покутсько-Буковинських Карпат. Загалом у ялицевих деревостанах підріст розміщується рівномірно по площі, але його густина часто варіює. Аналізуючи дольову участь деревних видів у природному поновленні встановлено, що домінує *A. alba*, частка якої від загальної кількості самосіву і підросту складає 35,0–90,0 %. Це дозволяє зробити припущення, що в даних умовах *A. alba* може зайняти домінуюче положення при природній зміні материнського деревостану.

Аналіз лісівничо-таксаційних описів підприємств, що здійснюють лісогосподарську діяльність у межах дослідного регіону, дозволяє стверджувати, що 76,1 % лісів, що зростають в умовах Покутсько-Буковинських Карпат, мають природне походження, а 23,9 % – створені штучно. При цьому, детальний аналіз дослідних ділянок (тобто деревостанів із переважанням у складі *Abies alba*) показує, що 83,5 % ялицевих лісів, що зростають в умовах Покутсько-Буковинських Карпат, мають природне походження, а 16,5 % – це лісові культури.

Таблиця 3.10

Розподіл площ лісів Покутсько-Буковинських Карпат за походженням

Характеристика лісостану	Походження				Разом	
	Природне		Штучне (лісові культури)			
	Площа, га	Площа, %	Площа, га	Площа, %	Площа, га	Площа, %
Лісів	12280,4	76,1	3863,5	23,9	16143,9	100,0
Лісів із переважанням у складі <i>Abies alba</i>	14204,2	83,5	2806,8	16,5	17011,0	100,0

Встановлено, що санітарний стан деревостанів із переважанням у складі *Abies alba* корелює в залежності від генезису із типом лісу, в яких зростає насадження (рис. 3.7).

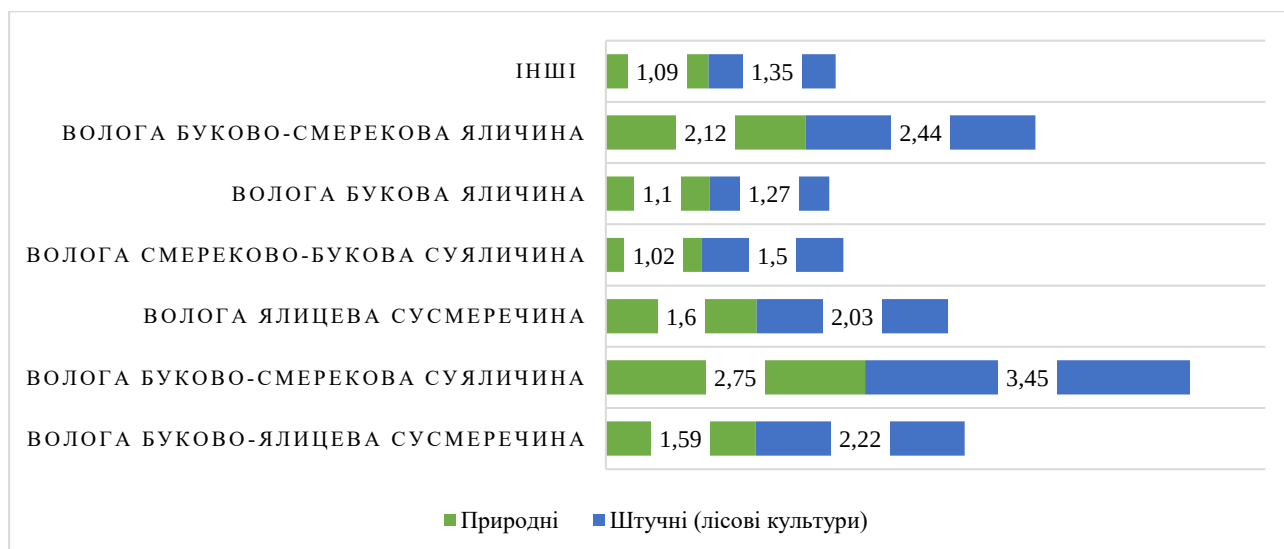


Рис. 3.7. Поширення патологічних змін у ялицевих лісах Покутсько-Буковинських Карпат різного генезису (аналіз на основі середньозваженого показника Іс)

Прослідковується чітка залежність підвищення середньозваженого показника індексу санітарного стану у насадженнях штучного походження (за інших рівних умов). Дана тенденція зберігається у різних типах лісу. Так, найбільш ослабленими виявились ялицеві насадження, що зростають в умовах вологої буково-смерекової суяличини, при цьому у насадженнях природного походження індекс санітарного стану був значно нижчим ($I_s = 2,75 \pm 0,19$), порівняно із значенням, розрахованим нами у штучних насадженнях

($I_s=3,45\pm0,12$). Аналогічна залежність відмічена також у ялицевих деревостанах, які характеризуються слабким ступенем пошкодження/ураження. Так, наприклад, індекс санітарного стану природних лісів, що ростуть у вологій буково-ялицевій сушмеречині, дорівнює $1,59\pm0,11$, відповідно даний показник у штучних лісах – $2,22\pm0,07$. Навіть у ялицевих насадженнях, що охарактеризовані нами як здорові, зберігається вищезазначена кореляція. Тобто, спостерігається незначне коливання індексу санітарного стану (у бік підвищення I_s у лісостанах штучного походження).

3.4. Біоценотична структура та її вплив на санітарний стан деревостанів за участю *Abies alba* у Покутсько-Буковинських Карпатах

Мішані ліси за участю *Abies alba* складають одну із найбільших європейських цінностей як природні і малозмінені біотопи з високим рівнем біорізноманіття. Досліджено, що існує принаймні 8 типів центральноєвропейських лісів, де переважає *A. alba*, серед яких оліготрофні і мезотрофні, гігрофільні і мезофільні, височинні, рівнинні і гірські типи (Świerkosz et al., 2014). *A. alba* є одним із найцінніших хвойних дерев Європи і основним видом для підтримки високого рівня біорізноманіття в гірських лісових екосистемах завдяки своїй тіневитривалості, пластичності до умов навколишнього середовища та здатності співіснувати з багатьма видами дерев, утворюючи як одноярусні, так і багаторярусні деревостани (Dobrowolska et al., 2017). Проте в останні десятиліття через своє висотне розташування і низьку стійкість ялиці до літньої посухи та пізніх заморозків ліси з участю *A. alba* стали особливо чутливими до змін клімату, які значною мірою детермінують поширення *A. alba* вздовж висотних градієнтів (Maxime, & Hendrik, 2011; Meier et al., 2011; Zimmermann et al., 2015). Все це робить ялицеві деревостани надто вразливими до дії патогенних організмів.

Аналіз видового складу лісових фітоценозів ліси з участю *Abies alba* на території Покутсько-Буковинських Карпат мав на меті дослідити екологічну

амплітуду *A. alba*, визначити межі її фітоценотичної толерантності та виявити зв'язок між типом і станом лісового фітоценозу і ступенем його ураження патогенами. Для цього проведено фітоценотичні аналізи та синтаксономію рослинності із застосуванням різних шкал і методик. Використано типологічну, еколого-флористичну і домінантну класифікації лісової рослинності, що дозволило також встановити генезис деревостану, що сприяло деталізації типологічних характеристик лісів, оцінці впливу екологічних умов на видовий склад і встановленню просторових закономірностей у розподілі деревних порід.

Встановлено, що екологічна пластичність *Abies alba* дозволяє їй утворювати деревостани у 29 типах лісу, надаючи перевагу, як і *Fagus sylvatica*, вологим сугрудовим типам лісорослинних умов. Це засвідчує, що дерева *A. alba* здатні пристосовуватися до різноманітних екологічних умов, хоча оптимальний розвиток спостерігається у типах лісорослинних умов із достатнім зволоженням та родючістю ґрунтів. У таких умовах *A. alba* демонструє високу конкурентоспроможність, формуючи стабільні деревостани з високою біомасою та продуктивністю. Разом із *Fagus sylvatica*, *A. alba* часто утворює мішані ліси, де ці два види відіграють ключову роль у структурі та функціонуванні екосистем. Однак, у більш посушливих або бідніших типах лісорослинних умов її участь значно зменшується, що свідчить про обмеження її екологічної ніші в екстремальних умовах. Аналіз генезису таких деревостанів показує, що *A. alba* адаптується до різних умов завдяки своїй тіньовитривалості, глибокій кореневій системі та здатності конкурувати з іншими видами за ресурси. У зв'язку з цим її участь у лісових угрупованнях може бути показником якості лісорослинних умов та стійкості екосистеми до зовнішніх чинників.

У процесі досліджень встановлено, що *Abies alba* є елементом 8 лісових асоціацій, виділених за методикою еколого-флористичної класифікації рослинності та методу J. Braun-Blanquet (1964). Ці асоціації характеризуються специфічним складом домінантних і супутніх видів, які формують рослинний покрив лісів, а також особливостями екологічних умов. Синтаксономічна схема досліджених ценозів та місце у ній ялицевих лісів має наступний вигляд:

Cl. VACCINIO-PICEETEA Br.-Bl. 1939

Ord. Vaccinio-Piceetalia Br.-Bl. 1939

All. Piceion abietis Pawł. et all. 1928

SAll. Vaccinio-Abietenion Oberd. 1962

Ass. Abieti-Piceetum (montanum) Szaf., Pawł. et Kulcz. 1923 em. J.Mat. 1978

Ass. Vaccinio myrtilli-Abietetum albae Zeidler 1953

Cl. QUERCO-FAGETEA Br.-Bl. et Vlieg. 1937

Ord. Fagetalia sylvaticae Pawł. in Pawł., Sokol. et Wall. 1928

All. Carpinion betuli Issl. 1931 em. Oberd. 1953

Ass. Tilio cordatae-Carpinetum betuli Tracz. 1962 var. *Abies alba*

All. Fagion sylvaticae R. Tx. et Diem. 1936

SAll. Luzulo-Fagenion (Lohm. ex R. Tx. 1954) Oberd. 1957

Ass. Luzulo luzuloidis-Abietetum albae Oberd. 1957

Ass. Luzulo luzuloidis-Fagetum (Du Rietz 1923) Markgr.1932 em. Meusel 1937
var. *Abies alba*

Ass. Luzulo pilosae-Fagetum W.Mat. et A. Mat. 1973 var. *Abies alba*

SAll. Dentario glandulosae-Fagenion Oberd. et Müller 1984

Ass. Dentario glandulosae-Fagetum W.Mat.1964 et Guzikowa et Kornaś 1969
var. *Abies alba*

SAll. Galio rotundifolii – Abietenion Oberd. 1961

Ass. Galio rotundifolii-Abietetum albae Wraber 1959.

Отже, за еколого-флористичною класифікацією у Покутсько-Буковинських Карпатах можна виділити 8 асоціацій лісової рослинності, у яких характерним, диференційним чи домінантним видом варіантів виступає *Abies alba*. Вони належать 2 класам, 2 порядкам, 3 союзам, 4 підсоюзам і 4 варіантам асоціацій, синтаксономічні діагнози яких є чіткими і добре вирізняють ці одиниці у природі.

Хоча ліси за участю *Abies alba* в Покутсько-Буковинських Карпатах формуються, переважно, на буроземах, екологічно вони є не зовсім однорідними. Такі фітоценози можна об'єднати у три еколого-фітоценотичні групи, які

найбільше детермінуються едафічно, що і призводить до формування різних асоціацій лісової рослинності з різною структурою і видовим складом, які відповідають лісотипологічним одиницям та асоціаціям рослинності, виділеним на основі домінантної класифікації рослинності.

До першої еколого-фітоценотичної групи відносяться бідні у флористичному відношенні ценози, які формуються на мілких, дуже щербенистих буроземах з виходами кремнієвих пісковиків і кварциту. Це створює кисле середовище верхніх шарів ґрунту, що разом з опадом смереки і ялиці визначає склад і структуру ацидофільного лісу. Подібні ліси формуються також на вапнякових пісковицях, якщо проходять процеси вилугування вапняків і наступне окислення ґрунту. У таких лісах мінімальна участь бука, у трав'яному вкритті – оліготрофні ацидофільні види. Ці фітоценози відносяться до класу хвойних лісів **VACCINIO-PICEETEA** союзу *Piceion abietis*. За еколого-флористичною класифікацією це асоціації *Abieti-Piceetum (montanum)*, *Vaccinio myrtilli-Abietetum albae*. Європейські класифікаційні схеми розглядають їх у ранзі низькогірних смереково-ялицевих борів. Діагностуються за наявністю характерних видів і розвиненим моховим ярусом.

Abieti-Piceetum (montanum) – чисто хвойні ліси на дуже щербенистих буроземах. Відзначаються розрідженим трав'яним ярусом із перевагою оліготрофних ацидофільних видів та добре розвиненим моховим ярусом. Лісотипологічний аналіз свідчить, що такі ліси формуються найчастіше у вологих, рідше свіжих гігротопах – свіжа буково-ялицева сусмєречина (С₂-бк-яцбЯлє), волога буково-ялицева сусмєречина (С₃-бк-яцбЯлє), волога букова сусмєречина (С₃-бк-Ялє); свіжа ялицева смеречина (С₂-яцбЯлє) тощо. Згідно домінантної класифікації такі ліси належать асоціаціям *Abieto (albae)-Piceetum (abietis)*, *Abieto (albae)-Piceetum (abietis) hylocomiosum*, *Abieto (albae)-Piceetum (abietis) calamagrostidosum (villosae)*; *Abietum (albae) nudum*.

Vaccinio myrtilli-Abietetum albae – оліготрофний флористично бідний видами ялицевий ліс з невеликою домішкою смереки, що формується на мілких буроземних ґрунтах, особливо підстелених кременистими материнськими

породами. Існує гіпотеза, що такі ліси є похідними у місцях «кислих бучин» як їх антропогенний варіант. У ярусі кущиків тут завжди домінує *Vaccinium myrtillus* L., одинично трапляються *Melampyrum sylvaticum* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd. і добре розвинений моховий покрив. Відмічена у багатьох типах лісу при умові малопотужних, дуже щербенистих буроземів, найчастіше трапляється у вологій смерековій суяличині, вологій ялицевій сусмеречині (С₃-яле-Яцб; яцб-Яле). Згідно домінантної класифікації такі ліси формуються у межах асоціацій *Abieto (albae)-Piceetum (abietis) vaccinosum (myrtilli)*, *Abieto (albae)-Piceetum (abietis) vaccinoso (myrtilli)-hylocomiosum*, *Piceeto (abietis) – Abietum (albae)–vaccinosum (myrtilli)*, *Piceeto (abietis) – Abietum (albae) vaccinoso (myrtilli) – hylocomiosum*.

До другої еколого-фітоценотичної групи відносяться олігомезотрофні ялицеві і ацидофільні ялицево-букові і буково-ялицеві ліси асоціацій *Luzulo luzuloidis-Abietetum albae*, *Luzulo luzuloidis-Fagetum* var. *Abies alba* і *Luzulo pilosae-Fagetum* var. *Abies alba*, поширені на середньопотужних буроземах, підстелених пісковиками, у яких помітну роль відіграють також листяні види дерев, зокрема *Fagus sylvatica*. У трав'яному ярусі таких лісів з'являються види, що супроводжують бук. Чисті ялицеві угруповання тут є деградованим, збідненим варіантом ялицево-букових лісів, які утворилися внаслідок вирубки *F. sylvatica*. Європейські фітоценологи вважають також, що ялиця і бук у таких умовах утворюють лінійну зміну домінантів і тому формується маятникова динаміка таких лісів – бук-ялиця-бук.

Luzulo luzuloidis-Abietetum albae – це угруповання ацидофільних бучин з домішкою смереки та ялиці, у трав'яному ярусі яких поєднуються види хвойних і листяних лісів. Це асоціації так званих «кислих бучин», у яких *Abies alba* є постійним елементом. *Luzulo luzuloidis-Abietetum albae* займає у Покутсько-Буковинських Карпатах невеликі площі і характеризується деревостаном із перевагою *A. alba* та домішкою *Picea abies* і інколи незначною участю *Fagus sylvatica*. Його визначають як гіперацидифільне оліготрофне угруповання, що надає перевагу мезофільним умовам. Такі специфічні умови у Покутсько-

Буковинських Карпатах трапляються на північно-західних дуже крутих схилах, несприятливих для формування інших лісових асоціацій. Деякі типи таких лісів виникли з природних букових лісів під тривалим впливом людини. Саме такі, олігомезотрофні умови зумовлюють участь, крім *Luzula luzuloides*, видів більш родючих трофотопів – злаків та папоротей. Добре розвинений тут і моховий ярус. Згідно типологічної класифікації такі ліси класифікуються як свіжий смереково-буковий суяличник (С₂-ялє-бкЯцб), вологий буково-ялиновий суяличник (С₃-бк-ялєЯцб), вологий буково-ялиновий яличник (D₃-бк-ялєЯцб). Домінантна система вирізняє тут асоціацію *Abietum (albae) luzulosum (luzuloidis)*.

Luzulo luzuloidis-Fagetum var. *Abies alba* – ацидофільні бучини зі значною домішкою ялиці зі збідненим видовим складом нижчих ярусів фітоценозу. Формується на дуже кислих ґрунтах, що добре видно у видовому складі трав і мохів. Відмічена на великих висотах у кількох типах лісу – свіжій чистій бучині (D₂-Бк), свіжій ялицевій бучині (D₂-яцбБк), вологій смереково-ялицевій суббучині (С₃-ялє-яцбБк), вологій смереково-ялицевій бучині (D₃-ялє-яцбБк) та ін. Згідно домінантної класифікації рослинності це фітоценози асоціацій *Fagetum (sylvaticae) luzulosum (luzuloidis)*, *Fagetum (sylvaticae) luzuloso (luzuloidis) calamagrostietosum*.

Luzulo pilosae-Fagetum var. *Abies alba* – височинні і передгірські ацидофільні бучини, асоціація «кислих бучин», із значною домішкою *Abies alba*, проте з дуже низьким рівнем біорізноманіття. Це найбідніший тип букових лісів, у якому яруси кущів і трав розріджені, а мохи ростуть куртинами. Формуються такі фітоценози у специфічних умовах на кам'янистих буроземах, в умовах типів лісу волога ялицева бучина (D₃-яцбБк), свіжа чиста бучина (D₂-Бк), свіжа ялицева бучина (D₂-яцбБк), волога смереково-ялицева суббучина (С₃-ялє-яцбБк), волога смерекова суббучина (С₃-ялє-Бк), волога смереково-ялицева бучина (D₃-ялє-яцбБк) при відповідних умовах довкілля. Згідно домінантної класифікації це асоціації *Fagetum (sylvaticae) luzulosum (pilosae)*.

Третю еколого-фітоценотичну групу складають мезотрофні ялицеві, ялицево-букові, ялицево-яворово-букові і відносно рідкісні тут ялицево-грабово-

букові ліси на добре розвинених буроземах. Це фітоценози асоціацій *Galio rotundifolii-Abietetum albae*, *Dentario glandulosae-Fagetum* var. *Abies alba*, *Tilio cordatae-Carpinetum betuli* var. *Abies alba*, які відзначаються значним флористичним багатством і яскраво вираженою сезонною флуктуацією видового складу внаслідок високої участі листяних видів дерев, що дозволяє видам нижніх ярусів розвиватися до розпускання листків *Fagus sylvatica*.

Galio rotundifolii-Abietetum albae – мезотрофний ялицевий ліс з високим рівнем біорізноманіття. Деревостан переважно чисто ялицевий, рідше з невеликою домішкою смереки. Крім характерних для асоціації видів хвойних лісів, основу трав'янистого ярусу складають мезотрофні види, вимогливі до поживних речовин, поширені у букових лісах. Такі ліси відповідають типам лісу волога свіжа смереково-букова суяличина (С₂-ялє-бкЯцб), волога буково-смерекова яличина (D₃-бк-ялєЯцб), волога яличина (D₃-Яцб), волога буково-смерекова суяличина (С₃-бк-ялєЯцб). У домінантній системі це асоціації *Abietum (albae) athyriosum (filixfeminae)*, *Abietum (albae) caricosum (silvaticae)*, *Abietum (sylvaticae) asperuloso-caricosum (silvaticae)*. У Європі вважають, що такі лісові фітоценози похідні у місцях природних ялицево-букових лісів під впливом вибіркових рубок.

Tilio cordatae-Carpinetum betuli var. *Abies alba* – найрідкісніший тип деревостану у регіоні, де росте *Abies alba*. Такі ліси формуються в нижніх частинах схилів на буроземах із ознаками опідзолення. У типовому варіанті асоціації ліси такого типу складені багатьма деревними листяними видами – *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Quercus robur*, *Acer pseudoplatanus*, серед яких трапляється також і *A. alba*. Фітоценоз має багатий видовий склад, добре розвинений кущовий і трав'яний яруси, натомість мохи практично не трапляються. Поява ялиці в таких лісах пояснюється практично однаковими її вимогами з буком. Відмічена тільки у багатих трофотопх (С₃-D₃), найчастіше трапляється у вологій дубово-грабовій субучині (С₃-д-гБкл), вологій грабово-буковій яличині (D₃-г-бклЯцб), вологій буковій судіброві (С₃-бклД), вологій ялицевій судіброві (С₃-яцбД) тощо. Згідно домінантної класифікації такі ліси

формуються у межах асоціацій *Carpineto (betuli)-Abieto (albae)-Fagetum (sylvaticae)*, *Carpineto (betuli) – Fagetum (sylvaticae) caricosum (pilosae)*, *Carpineto (betuli) – Fagetum (sylvaticae) dentariosum (bulbiferae)*, *Carpineto (betuli) – Fagetum (sylvaticae) galiosum (odorati)*, *Querceto (roboris) – Fagetum (sylvaticae) caricosum (pilosae)*, *Querceto (roboris) – Fagetum (sylvaticae) galiosum (odorati)*.

Dentario glandulosae-Fagetum var. *Abies alba*. Класична бучина «карпатського» типу, виявлено багато її варіантів, виділених на основі домінантів. Максимальне проективне вкриття трав тут є навесні та на початку літа. Пізніше ділянки таких фітоценозів є майже мертвопокровними. Характерним є слабо розвинений моховий ярус. Формування фітоценозів цієї асоціації відмічено у багатьох типах лісу, зокрема, свіжа бучина (D₂-Бкл), волога смереково-ялицева бучина (D₃-ялс-яцБкл), волога буково-смерекова яличина (D₃-бкл-ялсЯцб), волога ялицева бучина (D₃-яцБкл), волога букова яличина (D₃-бклЯцб), волога бучина (D₃-Бкл), волога грабово-ялицева бучина (D₃-г-яцБкл). Згідно домінантної системи, серед таких лісів вирізняються асоціації *Abieto (albae)-Fagetum (sylvaticae) caricosum (pilosae)*, *Abieto (albae)-Fagetum (sylvaticae) dentariosum (glandulosae)*, *Abieto (albae)-Fagetum (sylvaticae) galiosum (odorati)*, *Abieto (albae)-Fagetum (sylvaticae) symphytosum (cordatae)*, *Abieto (albae)-Piceeto (abietis)-Fagetum (sylvaticae) dentariosum (glandulosae)*, *Abieto (albae)-Piceeto (abietis)-Fagetum (sylvaticae) galiosum (odorati)*.

Фітоценотична характеристики лісів за участю *Abies alba* є дуже розлогою через екологічну пластичність ялиці. У багатьох місцях внаслідок мозаїчності зволоженості ґрунту формуються комплексні угруповання, у трав'яному ярусі яких ростуть характерні види кількох асоціацій. Найчіткіше риси асоціацій можна прослідкувати на прикладі їх фітоценозів. У природі ж такі ліси найлегше вирізняються на рівні синтаксономічних союзів рослинності.

Порівняльна фітоценотична характеристика синтаксонів із участю *Abies alba* наведена у табл. 3.11. Фітосоціологічними описами зафіксовано виразну різницю у видовому складі ценозів нормального типу і з ознаками захворювання *A. alba*.

Таблиця 3.11

Фітоценози лісових асоціацій з участю *Abies alba*

№ синтаксону	1*	1а	2	2а	3	3а	4	4а	5	5а	6	6а	7	7а	8	8а
Кількість видів	53	56	61	55	89	84	59	50	41	43	43	43	98	84	65	50
Індекс санітарного стану, Іс	1.20	2.30	1.00	3.80	1.50	4.63	1.00	3.80	1.16	2.80	1.00	3.10	1.00	5.80	1.00	3.90
Клас постійності виду у синтаксоні																
<i>Abies alba</i>	IV	V	IV	II	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V	V
D.sp. Ass. <i>Abieti-Piceetum (montanum)</i>																
<i>Blechnum spicant</i>	IV	V	III	I	-	-	II	III	II	II	III	II	-	-	I	-
<i>Fagus sylvatica</i>	III	II	I	I	I	-	II	I	V	V	V	V	V	V	I	II
<i>Hieracium murorum</i>	III	III	III	I	III	III	III	III	-	-	-	-	III	IV	I	-
<i>Plagiothecium undulatum</i>	V	II	V	II	I	I	III	I	IV	V	III	III	I	I	-	-
<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	III	I	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	II	-
D.sp. Ass. <i>Vaccinio myrtilli-Abietetum albae</i>																
<i>Bazzania trilobata</i>	V	I	V	V	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	III	-
<i>Dicranum scoparium</i>	V	I	V	V	-	I	IV	II	IV	IV	III	III	-	-	I	-
<i>Leucobryum glaucum</i>	V	II	V	V	I	II	II	-	III	I	IV	IV	I	-	II	-
<i>Pleurozium schreberi</i>	V	III	V	V	-	-	IV	III	IV	V	III	IV	-	-	III	I
<i>Polytrichum commune</i>	V	II	V	V	-	I	V	IV	IV	IV	IV	IV	-	-	V	III
<i>Vaccinium myrtillus</i>	V	IV	V	V	II	III	I	-	V	V	V	V	I	I	III	I
D.sp. Ass. <i>Tilio cordatae-Carpinetum betuli var. Abies alba</i>																
<i>Carex pilosa</i>	I	I	-	-	V	V	-	-	I	I	I	-	V	V	-	-
<i>Cruciata glabra</i>	I	I	-	-	V	V	-	-	-	-	-	-	IV	IV	-	-

<i>Euonymus verrucosus</i>	-	-	-	-	V	V	-	-	-	-	-	-	II	I	-	-
<i>Galium intermedium</i>	-	-	-	-	V	IV	-	-	-	-	-	-	I	I	-	-
D.sp. Ass. <i>Luzulo luzuloidis</i>-Abietetum albae																
<i>Prenanthes purpurea</i>	II	I	II	I	-	-	I	I	IV	IV	V	V	-	-	I	I
<i>Thuidium tamariscinum</i>	II	-	IV	II	-	-	IV	III	-	-	-	-	-	-	-	-
D.sp. Ass. <i>Luzulo luzuloidis</i>-Fagetum var. <i>Abies alba</i>																
<i>Luzula luzuloides</i>	V	II	I	I	I	-	V	II	V	V	V	V	-	-	-	-
<i>Senecio fuchsii</i>	V	II	I	I	-	-	III	III	IV	II	V	V	I	-	-	-
D.sp. Ass. <i>Luzulo pilosae</i>-Fagetum var. <i>Abies alba</i>																
<i>Luzula pilosa</i>	V	IV	I	I	-	I	II	I	II	III	III	III	I	I	I	I
<i>Trientalis europaea</i>	V	V	I	II	-	-	I	I	IV	IV	V	V	-	-	I	I
<i>Lycopodium annotinum</i>	III	I	I	I	-	-	II	I	-	-	-	-	-	-	-	-
D.sp. Ass. <i>Dentario glandulosae</i>-Fagetum var. <i>Abies alba</i>																
<i>Dentaria glandulosa</i>	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	I	-	V	V	-
<i>Symphytum cordatum</i>	-	-	-	-	I	I	-	-	-	-	-	-	V	V	-	-
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	I	II	-	-	II	I	II	-	I	-	I	-	V	V	I	I
<i>Glechoma hirsuta</i>	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	III	II	-	-
<i>Salvia glutinosa</i>	-	-	-	-	I	I	-	-	-	-	-	-	V	V	-	-
D.sp. Ass. <i>Galio rotundifolii</i>-Abietetum albae																
<i>Actaea spicata</i>	I	I	IV	V	III	III	-	-	-	-	-	-	III	I	III	I
<i>Carex digitata</i>	II	I	V	V	V	V	I	I	I	I	I	-	IV	IV	III	I
<i>Dryopteris filix-mas</i>	II	I	V	V	III	III	II	I	-	-	-	-	IV	IV	III	II

<i>Eurhynchium angustirete</i>	-	-	IV	IV	II	II	IV	III	I	I	-	II	I	-	V	IV
<i>Galium rotundifolium</i>	I	-	V	V	-	-	II	-	-	-	-	-	-	-	V	IV
<i>Melica nutans</i>	-	-	III	IV	II	I	-	-	-	-	I	I	III	III	I	I
<i>Moehringia trinervia</i>	-	-	IV	III	II	I	-	-	-	I	II	I	II	II	III	IV
<i>Mycelis muralis</i>	-	I	III	II	II	II	II	I	-	-	-	-	III	II	V	IV
<i>Oxalis acetosella</i>	V	V	V	V	-	-	II	I	V	V	V	V	V	V	IV	III
<i>Viscum album subsp.abietis</i>	IV	IV	III	II	-	I	II	I	II	I	-	-	-	-	IV	V
D.sp. Cl.: a – VACCINIO-PICEETEA; b – Cladonio-Vaccinietalia; c – Dicrano-Pinion, Piceo – Vaccinienion uliginosi; d – Vaccinio-Piceetalia; e – Piceion abietis; f - Vaccinio-Abietenion																
<i>a Hylocomium splendens</i>	V	V	IV	V	-	-	V	IV	III	IV	IV	IV	-	-	II	II
<i>a Melampyrum pratense</i>	V	V	I	III	-	-	III	III	IV	IV	III	IV	-	-	III	I
<i>a Ptilium crista-castrensis</i>	V	V	IV	IV	I	I	I	I	IV	V	V	V	I	-	II	II
<i>a Vaccinium vitis-idaea</i>	II	I	V	V	I	I	II	I	-	-	-	V	I	I	-	-
<i>b Dicranum polysetum</i>	V	V	V	V	-	-	I	II	I	-	II	II	-	-	I	I
<i>c Polytrichum formosum</i>	-	-	III	II	-	-	IV	III	-	-	-	-	-	-	I	I
<i>c Dryopteris austriaca</i>	III	V	IV	V	III	II	-	-	IV	III	IV	IV	-	-	IV	III
<i>c Hypnum cupressiforme</i>	V	V	V	V	II	I	V	V	III	II	IV	IV	II	II	II	II
<i>d Picea abies</i>	V	V	V	V	V	V	IV	IV	V	V	V	V	V	V	IV	II
<i>e Luzula sylvatica</i>	-	III	I	-	-	-	I	I	II	I	II	II	-	-	III	II
<i>f Athyrium filix-femina</i>	V	V	V	V	II	I	IV	V	III	III	III	III	I	I	IV	IV

D.sp. Cl.:a – QUERCO-FAGETEA; b – Quercetalia pubescenti-petraeae, Potentillo albae-Quercion petraeae; c – Fagetalia sylvaticae; d – Alno-Ulmion; e – Fagion sylvaticae; f – Tilio platyphyllis-Acerion pseudoplatani;g – Carpinion betuli																
<i>a Aegopodium podagraria</i>	II	III	-	-	III	IV	-	-	-	-	-	-	V	V	III	IV
<i>a Anemone nemorosa</i>	-	-	-	-	V	V	-	-	-	-	-	-	V	V	-	-
<i>a Campanula trachelium</i>	-	-	-	-	III	II	-	-	-	-	-	-	II	I	-	-
<i>a Corylus avellana</i>	-	-	-	-	V	V	-	-	-	-	-	-	V	V	-	-
<i>a Hedera helix</i>	-	-	-	-	III	III	-	-	-	-	-	-	II	II	-	-
<i>a Hepatica nobilis</i>	-	-	-	-	III	II	-	-	-	-	-	-	II	I	-	-
<i>a Lathraea squamaria</i>	-	-	-	-	III	II	-	-	-	-	-	-	II	II	-	-
<i>a Lonicera xylosteum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	I	I	-	-
<i>a Poa nemoralis</i>	-	-	III	II	IV	IV	-	-	-	-	-	-	II	III	-	-
<i>a Ranunculus auricomus</i>	-	-	-	-	II	II	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-
<i>a Scilla bifolia</i>	-	-	-	-	II	II	-	-	-	-	-	-	II	-	-	-
<i>a Viola mirabilis</i>	-	-	-	-	IV	IV	-	-	-	-	-	-	II	I	-	-
<i>b Ranunculus polyanthemus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	III	II	-	-
<i>c Anemone ranunculoides</i>	-	-	-	-	II	-	-	-	-	-	-	-	II	II	-	-
<i>c Aposeris foetida</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	V	V	-	-
<i>c Asarum europaeum</i>	-	-	-	-	III	I	-	-	-	-	-	-	II	I	-	-
<i>c Atrichum undulatum</i>	-	-	-	-	III	II	-	-	-	-	-	-	IV	IV	-	-
<i>c Astrantia major</i>	I	I	-	-	I	I	-	-	-	-	-	-	II	I	-	-
<i>c Carex sylvatica</i>	I	-	-	-	IV	IV	-	-	-	-	-	-	II	II	III	I

Продовж. табл. 3.11

<i>c Corydalis solida</i>	-	-	-	-	II	III	-	-	-	-	-	-	II	II	-	-
<i>c Daphne mezereum</i>	-	-	-	-	I	I	-	-	-	-	-	-	III	III	-	-
<i>c Ficaria verna</i>	-	-	-	-	V	V	-	-	-	-	-	-	IV	IV	-	-
<i>c Galeobdolon luteum</i>	-	-	V	IV	IV	V	-	-	-	-	-	-	III	III	I	-
<i>c Galium odoratum</i>	-	-	II	II	V	V	I	-	-	-	-	-	V	V	I	I
<i>c Isopyrum thalictroides</i>	-	-	-	-	II	I	-	-	-	-	-	-	III	II	-	-
<i>c Lathyrus vernus</i>	-	-	-	-	II	II	-	-	-	-	-	-	II	I	-	-
<i>c Mercurialis perennis</i>	-	-	-	-	I	I	-	-	II	I	I	I	I	-	II	I
<i>c Miliium effusum</i>	-	-	-	-	IV	IV	-	-	-	-	-	-	IV	IV	-	-
<i>c Polygonatum multiflorum</i>	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	-	-	II	I	-	-
<i>c Primula elatior</i>	-	-	-	-	II	-	-	-	-	-	-	-	II	I	-	-
<i>c Pulmonaria obscura</i>	-	-	-	-	V	IV	-	-	-	-	-	-	V	II	-	-
<i>c Ranunculus lanuginosus</i>	-	-	-	-	II	I	-	-	-	-	-	-	III	I	-	-
<i>c Sanicula europaea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	IV	I	-	-
<i>c Scrophularia nodosa</i>	-	-	-	-	I	I	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-
<i>c Stachys sylvatica</i>	-	-	-	-	I	I	-	-	-	-	-	-	II	-	-	-
<i>c Viola reichenbachiana</i>	-	-	I	II	III	III	-	-	-	-	-	-	III	III	II	-
<i>d Circaea lutetiana</i>	-	-	-	-	III	I	-	-	-	-	-	-	IV	II	-	-
<i>d Equisetum telmateia</i>	-	-	I	-	I	I	-	-	-	-	-	-	II	I	-	-

<i>e Dentaria bulbifera</i>	-	-	-	-	-	-	I	-	-	-	-	-	IV	III	I	-
<i>f Acer pseudoplatanus</i>	I	I	-	I	V	III	II	I	-	-	-	-	V	III	IV	III
<i>f Ulmus glabra</i>	-	I	I	-	III	I	I	I	-	-	-	-	II	II	I	-
<i>g Campanula rapunculoides</i>	-	-	-	-	III	II	I	-	-	-	-	-	III	I	II	I
<i>g Carpinus betulus</i>	I	I	-	I	V	II	II	II	I	I	I	I	V	V	III	II
<i>g Cerasus avium</i>	-	-	-	-	V	-	II	I	-	-	-	-	V	-	-	-
<i>g Stellaria holostea</i>	-	-	-	-	V	V	I	I	-	-	-	-	V	V	-	-
D.sp. Cl.: a – EPILOBIETEA ANGUSTIFOLII, Atropetalia; b – Sambuco-Salicion																
<i>a Fragaria vesca</i>	-	I	III	II	IV	III	-	-	-	-	-	I	II	I	-	-
<i>a Rubus idaeus</i>	-	I	I	-	IV	III	-	-	-	-	-	I	IV	III	-	-
<i>b Sambucus racemosa</i>	-	-	-	-	II	-	I	-	-	-	-	-	III	-	II	I
<i>b Sorbus aucuparia</i>	II	IV	III	IV	V	IV	III	IV	III	IV	III	II	V	IV	IV	IV
<i>b Betula pendula</i>	I	I	-	I	III	II	III	I	II	I	I	I	I	I	-	-
<i>b Populus tremula</i>	I	II	-	-	IV	II	-	-	IV	II	IV	I	V	II	-	-
<i>b Salix caprea</i>	-	-	-	-	I	I	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>b Sambucus nigra</i>	-	-	-	-	II	II	-	-	-	-	-	-	II	II	III	II
D.sp. Cl.: a – NARDO-CALLUNETEA, Nardetalia																
<i>a Dicranella heteromalla</i>	III	I	I	-	-	I	II	I	III	III	IV	III	II	I	I	-
<i>a Veronica officinalis</i>	I	I	III	III	II	I	II	I	I	-	I	II	I	-	I	I
<i>a Viola canina</i>	-	-	I	-	-	-	-	I	-	-	I	I	-	-	-	-
D.sp. Cl.: a - BETULO-ADENOSTYLETEA, Calamagrostietalia, Adenostylin alliariae																
<i>a Calamagrostis arundinacea</i>	I	I	II	II	-	-	IV	III	-	I	I	II	I	-	I	I
<i>a Lonicera nigra</i>	-	-	I	I	-	-	-	-	I	I	I	-	I	-	III	II

D.sp. Cl.: a - BETULO-ADENOSTYLETEA, Calamagrostietalia, Adenostylian alliariae

Продовж. табл. 3.11

<i>a Calamagrostis arundinacea</i>	I	I	II	II	-	-	IV	III	-	I	I	II	I	-	I	I
<i>a Lonicera nigra</i>	-	-	I	I	-	-	-	-	I	I	I	-	I	-	III	II
<i>a Petasites albus</i>	-	-	-	-	-	-	-	I	-	I	-	-	-	I	V	V
<i>a Polygonatum verticillatum</i>	-	-	I	-	I	I	-	I	I	I	-	II	II	-	III	II
Інші види:																
<i>Ajuga reptans</i>	-	-	-	-	III	III	-	-	-	-	-	-	IV	V	-	-
<i>Carex brizoides</i>	-	-	-	-	I	I	-	-	-	-	-	-	I	II	-	-
<i>Crocus heuffelianus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	III	I	I	-
<i>Dryopteris carthusiana</i>	III	III	V	V	V	II	IV	V	III	II	II	I	V	IV	III	III
<i>Equisetum sylvaticum</i>	-	-	-	-	II	I	III	I	-	-	-	-	I	I	II	I
<i>Frangula alnus</i>	-	-	-	-	I	I	II	II	I	I	-	-	I	I	I	-
<i>Gentiana asclepiadea</i>	I	I	II	II	I	I	II	I	III	III	-	-	IV	III	III	III
<i>Majanthemum bifolium</i>	II	I	I	I	IV	IV	I	IV	-	-	I	I	IV	IV	I	-
<i>Phegopteris connectilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	III	II	-	-
<i>Plagiomnium affine</i>	-	-	I	-	-	-	IV	II	-	-	-	-	-	-	III	I
<i>Rubus hirtus</i>	III	III	II	I	I	III	-	-	-	I	-	I	I	IV	I	V
<i>Viburnum opulus</i>	-	-	-	-	III	II	-	-	-	-	-	-	II	III	-	-

*Примітка: D.sp. – діагностичні види асоціацій; 1 *Abieti-Piceetum (montanum)*: 1 – нормальний ценоз; 1a – ценоз із ознаками всихання *Abies alba*; 2 – *Vaccinio myrtilli-Abietetum albae* (2 – нормальний ценоз; 2a – ценоз із ознаками всихання *A. alba*); 3 – *Tilio cordatae-Carpinetum betuli* var. *Abies alba* (3 – нормальний ценоз; 3a – ценоз із ознаками всихання *A. alba*); 4 – *Luzulo luzuloidis-Abietetum albae* (4 – нормальний ценоз; 4a – ценоз із ознаками всихання *A. alba*); 5 – *Luzulo luzuloidis-Fagetum* var. *Abies alba* (5 – нормальний ценоз; 5a – ценоз із ознаками всихання *A. alba*); 6 – *Luzulo pilosae-Fagetum* var. *Abies alba* (6 – нормальний ценоз; 6a – ценоз із ознаками всихання *A. alba*); 7 – *Dentario glandulosae-Fagetum* var. *Abies alba* (7 – нормальний ценоз; 7a – ценоз із ознаками всихання *A. alba*); 8 – *Galio rotundifolii-Abietetum albae* (8 – нормальний ценоз; 8a – ценоз із ознаками всихання *A. alba*).

Як свідчать результати фітоценотичних досліджень, синтаксономічна приналежність та екологічна приуроченість лісів за участю *Abies alba* є однією з ознак біотичної стійкості деревостанів. Згідно синтаксономічної схеми ялицевих лісів, асоціації таких лісів належать до двох класів рослинності. Також вони утворюють дві чітко відокремлені еколого-фітоценотичні групи та третю групу, яка складає широкий перехід між ними. Цей факт дозволив відмітити порушення у видовому складі лісів та ув'язати їх із санітарним станом таких лісів. Обстеження ялицевих лісів із найвищим ступенем ураження *A. alba* різноманітними патогенами показало, що вони належать різним асоціаціям лісової рослинності і причин захворювання ялиці є декілька.

Таблиця 3.12

Санітарний стан ценозів за участю *Abies alba*

№ з.п.	Синтаксони асоціацій з участю <i>Abies alba</i>	Індекс санітарного стану ценозів, Іс	
		Нормальний ценоз	Ценоз із ознаками всихання <i>Abies alba</i>
1	<i>Abieti-Piceetum (montanum)</i>	1,18	2,30
2	<i>Vaccinio myrtilli-Abietetum albae</i>	1,20	3,80
3	<i>Luzulo luzuloidis-Abietetum albae</i>	1,00	3,80
4	<i>Luzulo luzuloidis-Fagetum</i> var. <i>Abies alba</i>	1,16	2,80
5	<i>Luzulo pilosae-Fagetum</i> var. <i>Abies alba</i>	1,00	3,10
6	<i>Galio rotundifolii-Abietetum albae</i>	1,20	3,90
7	<i>Tilio cordatae-Carpinetum betuli</i> var. <i>Abies alba</i>	1,50	4,63
8	<i>Dentario glandulosae-Fagetum</i> var. <i>Abies alba</i>	1,00	5,80

З точки зору фітоценології першу, найбільш масову, причину захворювання та навіть загибелі ялиці можна спостерігати у мішаних лісах з класу **QUERCO-FAGETEA** (*Tilio cordatae-Carpinetum betuli* var. *Abies alba*, *Dentario glandulosae-Fagetum* var. *Abies alba*, *Luzulo pilosae-Fagetum* var. *Abies alba*, *Luzulo luzuloidis-Fagetum* var. *Abies alba*), у складі яких була висока частка ялиці, що дозволило їх діагностувати на рівні ялицевого варіанту. У процесі догляду за лісом і вибіркового рубок зі складу таких лісів поступово виводили

Fagus sylvatica, *Carpinus betulus*, *Prunus avium* та *Ulmus glabra*, тим самим перетворюючи мішаний ліс на чисто хвойний або ліс із значною перевагою *Abies alba* у складі. Тут у трав'яному вкритті переважають види, характерні для бучин і грабово-букових лісів, хоча у деревних ярусах переважає *A. alba*, а особин *F. sylvatica* та інших листяних дерев у верхніх деревних ярусах практично не залишилося. Про приналежність таких ділянок до мішаних і листяних лісів, більша частина яких є мезофільними, свідчать діагностичні види асоціацій, структура ґрунтового вкриття та місцями густий підріст листяних дерев. Загальні характеристики таких біотопів, у тому числі видовий склад мохового ярусу і мікобіоти свідчать про приналежність таких фітоценозів до класу листяних лісів **QUERCO-FAGETEA**, тим більше, видів, характерних для хвойних лісів тут не виявлено. Побіжним доказом трансформації букових і мішаних лісів у чисто ялицеві є наявність тут грибів, характерних для листяних лісів, зокрема і облігатних мікосимбіонтів бука – *Coprinus picaceus* (Bull.) Fr., *Hebeloma crustuliniforme* (Bull.) Quél., *Lactarius blennius* (Fr.) Fr., *Pholiota lenta* (Pers.) Singer, *Russula adusta* (Pers.) Fr., *R. emetica* (Schaeff.) Pers, *R. mairei* Singer, *R. olivacea* (Schaeff.) Fr., *R. vesca* Fr., *Tricholoma columbetta* (Fr.) P. Kumm., *T. saponaceum* (Fr.) P. Kumm. (Jahn et al., 1967). За нашими спостереженнями, насадження з ознаками ураження *A. alba* фітопатогенами мають не тільки порушений склад деревостану у бік зменшення частки листяних дерев та перетворення мішаного деревостану у чисто ялицевий, а й значно видозмінений видовий склад, зокрема, у таких лісах зникають характерні для даної асоціації види рослин і грибів. Очевидно, порушуються всі біогеоценотичні зв'язки, що призводить до розладнання деревостану і захворювання окремих видів, насамперед, *A. alba*.

Причиною всихання *Abies alba* у природних біотопах хвойних, зокрема, ялицевих лісів є порушення видового складу біоти і структури наземного вкриття, переважно, лісогосподарською діяльністю, яка накладається на кліматичні зміни довкілля. Так, у лісах з ознаками всихання *A. alba*, які належать класу **VACCINIO-PICEETEA** (асоціації *Abieti-Piceetum (montanum)* *Luzulo*

luzuloidis-Abietetum albae, *Luzulo luzuloidis-Abietetum albae*, *Galio rotundifolii-Abietetum albae*) відмічено значне зменшення площ мохового вкриття, яке відіграє роль гігроскопічної губки, допомагаючи підтримувати гідрологічний баланс у лісі. На більшості обстежених ділянок деревний ярус був надмірно зріджений вибірковими рубками, що і призвело до зникнення мохів та багатьох видів характерних симбіотрофічних макроміцетів. Наступним етапом розвитку таких лісів є захворювання ялиці внаслідок пересихання верхніх шарів ґрунту і падіння рівня вологості повітря, на що ялиця як вид атлантичних повітряних мас, особливо болісно реагує.

Для підтвердження факту кореляції фітосанітарного стану лісів за участю *Abies alba* із видовим складом і, зокрема, часткою діагностичних для асоціації видів дерев, проаналізовано зміну участі деревних видів на основі коефіцієнту подібності Жаккара (табл. 3.13).

Таблиця 3.13

Фітосанітарний стан та частка діагностичних для асоціації видів дерев у лісах із участю *Abies alba*

Листяний деревний вид/ Синтаксони асоціацій з участю <i>Abies alba</i>	<i>Abieti- Piceetum (montanum)</i>	<i>Luzulo luzuloidis- Abietetum albae</i>	<i>Luzulo pilosae- Fagetum var. Abies alba</i>	<i>Dentario glandulosae- Fagetum var. Abies alba</i>	<i>Tilio cordatae- Carpinetum betuli var. Abies alba</i>
<i>Abies alba</i>	0,95	0,88	0,87	0,55	0,80
<i>Fagus sylvatica</i>	0,97	0,52	0,55	0,55	0,97
<i>Acer pseudoplatanus</i>	0,98	1,00	1,00	1,00	0,65
<i>Carpinus betulus</i>	0,98	1,00	1,00	0,92	0,65
<i>Picea abies</i>	0,88	1,00	0,90	0,90	0,98
<i>Ulmus glabra</i>	0,98	1,00	1,00	1,00	1,00
<i>Cerasus avium</i>	1,00	1,00	1,00	0,97	0,97
<i>Betula pendula</i>	1,00	0,97	1,00	1,00	0,97
<i>Populus tremula</i>	1,00	0,97	1,00	1,00	0,97
<i>Sorbus aucuparia</i>	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00

Вирахували коефіцієнт подібності Жаккара видового складу деревних ярусів у здорових фітоценозах та з ознаками всихання *Abies alba* у межах однієї рослинної асоціації і зафіксували виразну різницю у складі дерев ценозів

нормального типу і з ознаками захворювання *A. alba*. За наведеними у таблиці результатами, частка діагностичних видів дерев у осередках всихання *A. alba* значно відрізняється у порівнянні із здоровими ценозами з типовим видовим складом. Коефіцієнти подібності участі деревних видів у ценозах підтверджують, що осередки всихання *A. alba* приурочені до мішаних лісів, з яких частково або повністю видалено листяні види дерев

Таким чином, окрім мікро- і макроскопічного діагностування патологічних станів *Abies alba* у Покутсько-Буковинських Карпатах доцільними є детальні геоботанічні дослідження і порівняння описів деревостанів різних років, які дозволяють виокремити зміни видового складу і структури лісів на основі фітоценотичних ознак. У багатьох моментах це єдиний спосіб діагностування першопричин захворювання *A. alba*.

Висновки до розділу 3

1. Моніторинг лісистості Покутсько-Буковинських Карпат за допомогою ГІС-інструментарію на основі геоданих Global Forest Change показав, що з 2001 по 2022 рік територія втратила 19,3 тис. га лісового покриття, що становить зменшення на 12,0 % від рівня 2000 року. Аналіз кліматичних показників та індексу вологозабезпеченості виявив циклічність всихання лісів, яка корелює з роками гідротермічного стресу (2001, 2009, 2022). Масові явища всихання (2002-2003, 2011-2012) слідували після таких періодів. Очікується, що найближчими роками можливий новий етап масового всихання лісів.

2. Загальний санітарний стан лісів Покутсько-Буковинських Карпат ослаблений, середньозважені індекси варіювали від 1,39 до 3,55. Спостерігається повільне, проте стійке зростання площ розладнаних та загиблих деревостанів за участю головних лісоутворюючих видів. На всіх обстежених нами пробних ділянках накопичуються дерева V-VI категорій стану, які заселені та вже відпрацьовані комплексом стовбурових шкідників. Також у ході обстежень ми відмітили типову симптоматику інфікування дерев бактеріозами (бактеріальна

водянка), мікозами (виразково-пухлиноподібна хвороба, нектріози), а також комплексом афілофороїдних макроміцетів, зокрема ксилотрофних.

3. Дослідженнями встановлена певна залежність показників санітарного стану від основних лісівничо-таксаційних характеристик дослідних деревостанів. Прослідковується чітка залежність підвищення середньозваженого показника індексу санітарного стану у деревостанах штучного походження, а природні ліси (із переважанням у складі аборигенних видів деревних рослин) є практично здоровими. Аналіз ослаблення лісостанів за участю *Abies alba* в залежності від категорії стиглості показує, що практично здоровими (без видимих ознак ослаблення) є перестійні лісостани; ослабленими – стиглі деревостани та молодняки; у групі ризику – середньовікові насадження. Співставляючи дані про санітарний стан та типи лісу встановлено, що найбільш ослабленими є ялицеві деревостани, що зростають в умовах вологої буково-смерекової суяличини. Аналіз ступеня ослаблення лісостанів у залежності від складу деревостану показує, що частка ялиці у складі у межах ценотичного 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 лісів.

4. На етапі фітосоціологічних досліджень було одержано факти, які і дозволили зв'язати воєдино результати обстеження санітарного стану ялицевих деревостанів Покутсько-Буковинських Карпат і виявити одну із безпосередніх причин захворювання *Abies alba*. У процесі досліджень встановлено, що *A. alba* є елементом восьми лісових асоціацій, виділених за методикою еколого-флористичної класифікації рослинності та методу J. Braun-Blanquet (1964). Фітосоціологічними описами зафіксовано виразну різницю у видовому складі ценозів нормального типу і з ознаками захворювання *A. alba*.

Основні положення розділу опубліковані в статтях: Kulbanska, et al., 2023 «Stan sanitarny lasów Karpat Pokucko-Bukowińskich i czynniki jego pogorszenia»; Plichtiak, et al., 2023 «Zmiany składu gatunkowego lasów jodłowo-bukowych pod

wpływem cięć selektywnych w Karpatach Pokuckich (Ukraina)»; Kulbanska, et al., 2024b «Beech forests of the «Vyzhnytskyi National Natural Park»: current sanitary condition and problems of preservation»; Кульбанська, 2024в «Санітарний стан лісів Національного природного парку «Гуцульщина» та причини його ослаблення»; Кульбанська, 2024г «Моніторинг змін площ лісового покриття Покутсько-Буковинських Карпат засобами геоінформаційних технологій»; Сорока та ін., 2024 «Системно-структурні особливості фітобіоти ялицево-букових лісів Покутських Карпат».

Тезах і матеріалах наукових конференцій: Кульбанська, і Плитан, 2019 «Фітосанітарний стан лісів ДП «Верхньогірське ЛГ»: моніторинг та заходи обмеження»; Кульбанська, і Фріцлер, 2019 «Головні збудники хвороб та шкідники насаджень ДП «Сторожинецьке ЛГ»: видовий склад та поширення»; Кульбанська, і Штефюк, 2019 «Санітарно-лісопатологічний стан ялинових насаджень ДП «Берегометське ЛМГ»; Гойчук, та ін., 2019 «Лісорослинні умови як каталізатори активізації ендofітних вітальних облігатів аутомікробіоти деревних рослин»; Кульбанська, і Бойко, 2019 «Фітопатологічна та ентомологічна характеристика лісових біоценозів Дзвінківського ННВЦ Боярської ЛДС»; Швець, і Кульбанська, 2024 «Фітосанітарний моніторинг насаджень ботанічного саду Поліського національного університету в контексті відбудови урбоекосистем Житомира»; Кульбанська, і Швець, 2024 «Санітарний стан та проблеми збереження букових пралісів НПП «Вижницький».

РОЗДІЛ 4

ВПЛИВ МІКО- ТА МІКРООРГАНІЗМІВ, АСОЦІЙОВАНИХ ІЗ ПАТОЛОГІЧНИМИ ПРОЦЕСАМИ, НА СТАБІЛЬНІСТЬ ЕКОСИСТЕМ ЗА УЧАСТІ *ABIES ALBA*

4.1. Системно-структурний аналіз мікобіоти лісів за участю *Abies alba* у Покутсько-Буковинських Карпатах

За результатами рекогносцирувальних і детальних лісопатологічних обстежень, а також фітопатологічних досліджень лісів за участю *Abies alba* у Покутсько-Буковинських Карпатах встановлено видовий склад та проведено системно-структурний аналіз міко- та мікробіоти.

Аналіз таксономічної структури виявленої мікобіоти показав, що види належать до 45 родів, 31 родини, 4 підпорядків, 13 порядків, 6 підкласів, 5 класів, 3 підвідділів та двох відділів, зокрема 18,5 % видів – це представники відділу *Ascomycota* Caval.-Sm., 1998, а 81,5 %, відповідно, *Basidiomycota* Whittaker ex Moore, 1980 підцарства *Dikarya* Hibbett, 2007 царства *Fungi* Bartling, 1830. Всього зафіксовано та ідентифіковано 54 види грибів, із них 14 видів формують консортивні зв'язки з *Picea abies*, 6 видів – із *Abies alba* та 37 видів – із *Fagus sylvatica* (дод. Л). Деякі види грибів виявляли поліфільність, утворюючи консортивні зв'язки одночасно з кількома видами дерев.

Аналізуючи видовий склад фітопатогенної мікобіоти досліджуваних лісових ценозів, потрібно відмітити, що за кількісним та якісним представництвом переважає фракція афілофороїдних макроміцетів, зокрема ксилотрофних базидіоміцетів, які спричиняють кореневі та стовбурові гнилі. Найбільш небезпечними видами дереворуйнівних грибів, який спричиняють кореневі гнилі на деревах ялиці, ялини та бука, є *Heterobasidion annosum*, *H. parviporum*, *Armillaria mellea* та *Ganoderma applanatum*. Слід зауважити, що цінними виявилися знахідки міцетів з природоохоронним статусом (табл. 4.1).

Таблиця 4.1

Видовий склад міко- та мікробіоти в деревостанах Покутсько-Буковинських Карпат

Українська назва	Латинська назва	Місце виявлення
1	2	3
<i>Picea abies</i>		
Гетеробазидіон дрібнопоровий	<i>Heterobasidion parviporum</i> Niemelä & Korhonen 1988	Біля основи стовбура
Гетеробазидіон багаторічний	<i>Heterobasidion annosum</i> (Fr.) Bref. 1988	Біля основи стовбура
Опеньок звичайний	<i>Armillaria mellea</i> (Vahl) P. Kumm., 1871	На пнях і прилеглих до них ділянках, коріннях дерев (живих і відмерлих), трухлявій деревині, приземна частина стовбурів живих дерев
Клімакоцистис північний	<i>Climacocystis borealis</i> (Fr.) Kotl. & Pouzar., 1958	На повалених, сухостійних та живих пошкоджених стовбурах, на пенях
Трутовик облямований	<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.) P. Karst. 1881	На живих та повалених стовбурах
Родофомес рожевий	<i>Fomitopsis rosea</i> (Alb. & Schwein.) P. Karst. 1881	На повалених та сухостійних стовбурах, на пенях
Тріхаптум буро-фіолетовий	<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i> (Ehrenb.) Ryvarden 1972	На сухостійних та повалених стовбурах, на сухих та опалих гілках
Тріхаптум ялицевий	<i>Trichaptum abietinum</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Ryvarden, 1972	На поваленому стовбурі
Амілокортицій сірчано-жовтий	<i>Amylocorticium subsulphureum</i> (P. Karst.) Pouzar 1959	На поваленому стовбурі
Генінгсоміцес білосніжний	<i>Henningsomyces candidus</i> (Pers.) Kuntze 1898	Біля основи стовбура
Пікнопореллус біло-жовтий	<i>Pycnoporellus alboluteus</i> (Ellis & Everh.) Kotl. & Pouzar 1963	На нижньому боці повалених стовбурів
Глеофіл ялицевий	<i>Gloeophyllum abietinum</i> (Fr.) P. Karst. 1882	На відмерлих стовбурах та гілках
Глеофіл пахучий	<i>Gloeophyllum odoratum</i> (Wulfen) Imazeki, 1943	На живих стовбурах
Скелетокутіс безформний	<i>Skeletocutis amorpha</i> (Fr.) Kotl. & Pouzar, 1958	На відмерлих стовбурах

Продовж. табл. 4.1

<i>Abies alba</i>		
1	2	3
Гетеробазидіон багаторічний	<i>Heterobasidion annosum</i> (Fr.) Bref. 1988	Біля основи стовбура
Тріхаптус ялицевий	<i>Trichaptum abietinum</i> (Dicks.: Fr.) Ryvarden 1972	На поваленому стовбурі
Герицій коралоподібний	<i>Hericium coralloides</i> (Scop.: Fr.) Pers 1974	На гнилій деревині
Бактеріальна водянка	<i>Lelliottia nimipressuralis</i> (Carter 1945) Brady et al. 2013	На ростучому стовбурі
Виразково-пухлиноподібна хвороба	<i>Melampsorella cerastii</i> (Pers.) J. Schröt. 1887	На ростучому стовбурі
Трутовик Гартіга	<i>Phellinus hartigii</i> (Allesch. & Schnabl) Pat., 1903	На живих і на повалених стовбурах, на пеньках дерев
Відьми мітла	<i>Melampsorella cerastii</i> (Pers.) J. Schröt. 1887	У кроні дерева
<i>Fagus sylvatica</i>		
Нектрія ранотворна	<i>Nectria ditissima</i> Tul. & C. Tul. 1865	На ростучому стовбурі
Неонектрія яскраво-червона	<i>Neonectria coccinea</i> (Pers.) Rossman & Samuels, 1999	На сухих та опалих гілках
Нектрія кіноварно-червона	<i>Nectria cinnabarina</i> (Tode) Fr. 1849	На сухих та опалих гілках
Нектрія галотвірна	<i>Nectria galligena</i> Bres. 1901	На сухих та опалих гілках
Стереум жорстковолосистий	<i>Stereum hirsutum</i> (Willd.) Pers. 1800	На живих та відмерлих гілках
Ірпекс молочно-білий	<i>Irpex lacteus</i> (Fr.: Fr.) Fr. 1828	На відмерлій деревині
Хондростереум пурпуровий	<i>Chondrostereum purpureum</i> (Fr.) Pouzar 1959	На сухих гілках
Віллемінія з'їдаюча	<i>Vuilleminia comedens</i> (Nees.: Fr.) Maire 1902	На гнилій деревині
Розщепка звичайна	<i>Schizophyllum commune</i> Fr. 1815	На гнилій деревині
Церіопор мінливий	<i>Cerioporus varius</i> (Pers.) Zmitr. & Kovalenko, 2016	На відмерлій деревині
Летіпорус сірчано-жовтий	<i>Laetiporus sulphureus</i> (Bull.: Fr.) Murrill 1920	На живих стовбурах
Трутовик плоский	<i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.: Wallr.) Pat. 1887	Стовбури і пеньки
Ганодерма смолиста	<i>Ganoderma resinaceum</i> Boud. 1889	На живих та відмерлих стовбурах
Рамарія золотиста	<i>Ramaria aurea</i> (Fr.) Quél. 1888	На залишках гнилої деревини
Інонот косий	<i>Inonotus obliquus</i> (Pers.) Pilát 1942	На живих стовбурах

Продовж. табл. 4.1

1	2	3
Трутовик несправжній	<i>Phellinus igniarius</i> (L.) Quél. 1886	На живих та повалених стовбурах
Дубова губка	<i>Daedalea quercina</i> (L.) Pers. 1801	На відмерлих стовбурах
Трутовик справжній	<i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr. 1849	На живих та повалених стовбурах
Трутовик облямований	<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.) P. Karst. 1881	На живих стовбурах
Мелограма колючконосна	<i>Melogramma spiniferum</i> (Wallr.) De Not., 1863	На живих та відмерлих пагонах
Тріходерма сірчано-жовта	<i>Trichoderma sulphureum</i> (Schwein.) Jaklitsch & Voglmayr, 2014	На відмерлих пагонах
Діатріпе дисковидний	<i>Diatrype disciformis</i> (Hoffm.) Fr., 1849	На відмерлих пагонах
Кречмарія спалена	<i>Kretzschmaria deusta</i> (Hoffm.) P.M.D. Martin, 1970	На відмерлих пагонах
Ксиларія багатолика (Ксиларія поліморфна)	<i>Xylaria polymorpha</i> (Pers.) Grev., 1824	На повалених гниючих стовбурах та на пенях
Плікатуropsис курчавий	<i>Plicaturopsis crispa</i> (Pers.) D.A. Reid, 1964	На сухих та опалих гілках
Панел терпкий	<i>Panellus stipticus</i> (Bull.) P. Karst., 1879	На повалених стовбурах
Раділоміцес зубчастий	<i>Radulomyces molaris</i> (Chaillet ex Fr.) M.P. Christ., 1960	На повалених та сухостійних стовбурах дерев
Калоцера роговидна	<i>Calocera cornea</i> (Batsch) Fr., 1827	На гниючих повалених стовбурах та на пенях
Дакриміцес зникаючий	<i>Dacrymyces stillatus</i> Nees, 1817	На гнилих повалених стовбурах, пенях та опалих гілках дерев
Траметописис оленячий	<i>Trametopsis cervina</i> (Schwein.) Tomšovský, 2008	На ростучих стовбурах
Б'єркандера обвуглена	<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst., 1879	На повалених та сухостійних стовбурах дерев
Дедалеопсис бугристий	<i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolton) J. Schröt., 1888	На живих стовбурах
Церіопор м'який	<i>Cerioporus mollis</i> (Sommerf.) Zmitr. & Kovalenko, 2016	На повалених та сухостійних стовбурах дерев
Траметес різнокольоровий	<i>Trametes versicolor</i> (L.) Lloyd, 1920	На відмерлих стовбурах та пенях
Дентіпелліс ламкий	<i>Dentipellis fragilis</i> (Pers.) Donk, 1962	На відмерлих стовбурах
Геріцій кучерявий	<i>Hericiium cirrhatum</i> (Pers.) Nikol., 1950	На мертвих стовбурах та на пенях
Тремела оранжева	<i>Tremella mesenterica</i> (Schaeff.) Retz., 1769	На гілках опалих та сухих гілках дерев

Всі види відділу *Ascomycota* належать до підвідділу *Pezizomycotina* О.Е. Erikss. & Winka, 1997 класу *Sordariomycetes* О.Е. Erikss. & Winka, 1997, в межах якого виокремлено 2 підкласи (*Hypocreomycetidae* та *Xylariomycetidae*), 2 порядки (*Hypocreales* та *Xylariales*), 5 родин (*Diatrypaceae*, *Hypocreaceae*, *Melanconidaceae*, *Nectriaceae*, *Xylariaceae*), 7 родів (*Diatrype*, *Kretzschmaria*, *Melogramma*, *Nectria*, *Neonectria*, *Trichoderma*, *Xylaria*) і 10 видів міцетів.

Відділ *Basidiomycota* представлений 2 підвідділами (*Agaricomycotina* та *Pucciniomycotina*), 4 класами (*Agaricomycetes*, *Dacrymycetes*, *Pucciniomycetes* та *Tremellomycetes*), 4 підкласами (*Agaricomycetidae*, *Phallomycetidae*, *Phallomycetidae*, *Tremellomycetidae*), 11 порядками (*Agaricales*, *Corticiales*, *Dacrymycetales*, *Gloeophyllales*, *Gomphales*, *Hymenochaetales*, *Phallales*, *Polyporales*, *Pucciniales*, *Russulales*, *Tremellales*), 4 підпорядками (*Marasmiineae*, *Melampsorineae*, *Phyllotopsidineae* та *Pleurotineae*), 26 родинами (*Amylocorticaceae*, *Bondarzewiaceae*, *Clathraceae*, *Climacocystaceae*, *Corticaceae*, *Dacrymycetaceae*, *Fomitopsidaceae*, *Ganodermataceae*, *Gloeophyllaceae*, *Gomphaceae*, *Hericiaceae*, *Hymenochaetaceae*, *Incrustoporiaceae*, *Irpicaceae*, *Laetiporaceae*, *Mycenaceae*, *Phanerochaetaceae*, *Physalacriaceae*, *Polyporaceae*, *Pucciniastraceae*, *Риснопorellaceae*, *Radulomycetaceae*, *Schizophyllaceae*, *Stereaceae*, *Tremellaceae* та *Trichaptaceae*), 38 родами (*Amylocorticium*, *Armillaria*, *Bjerkandera*, *Calocera*, *Cerioporus*, *Chondrostereum*, *Clathrus*, *Climacocystis*, *Dacrymyces*, *Daedalea*, *Daedaleopsis*, *Dentipellis*, *Fomes*, *Fomitopsis*, *Ganoderma*, *Gloeophyllum*, *Henningomyces*, *Hericium*, *Heterobasidion*, *Inonotus*, *Irpex*, *Laetiporus*, *Melampsorella*, *Panellus*, *Phellinus*, *Plicaturopsis*, *Риснопorellus*, *Radulomyces*, *Ramaria*, *Rhodofomes*, *Schizophyllum*, *Skeletocutis*, *Stereum*, *Trametes*, *Trametopsis*, *Tremella*, *Trichaptum* та *Vuilleminia*) і 44 видами міцетів. Представники цих таксонів мають різноманітну морфологічну будову плодових тіл, демонструють широкий спектр трофічних стратегій, а також екологічну роль у екосистемах – як деструктори, біотрофи та регулятори біогеохімічних циклів (табл. 4.2).

Таблиця 4.2

Систематичне положення міцетів консорції *Abies alba*, *Picea abies* і *Fagus sylvatica*

Відділ	Клас	Порядок	Родина	Рід	Вид
1	2	3	4	5	6
Ascomycota	Sordariomycetes	Xylariales	Melanconidaceae	Melogramma	Melampsorella cerastii (Pers.) J. Schröt. 1887
			Diatrypaceae	Diatrype	Melogramma spiniferum (Wallr.) De Not., 1863
			Xylariaceae	Kretzschmaria	Diatrype disciformis (Hoffm.) Fr., 1849
				Xylaria	Kretzschmaria deusta (Hoffm.) P.M.D. Martin, 1970
		Hypocreales	Nectriaceae	Nectria	Xylaria polymorpha (Pers.) Grev., 1824
				Neonectria	Nectria ditissima Tul. & C. Tul. 1865
					Nectria cinnabarina (Tode) Fr. 1849
					Nectria galligena Bres. 1901
			Hypocreaceae	Trichoderma	Neonectria coccinea (Pers.) Rossman & Samuels, 1999
			Basidiomycota	Agaricomycetes	Russulales
Heterobasidion abietinum Niemelä & Korhonen, 1998					
Stereaceae	Stereum	Stereum hirsutum (Willd.) Pers. 1800			
Hericiaceae	Dentipellis	Dentipellis fragilis (Pers.) Donk, 1962			
	Hericium	Hericium cirrhatum (Pers.) Nikol., 1950			
		Hericium coralloides (Scop.: Fr.) Pers 1974			
Polyporales	Climacocystaceae	Climacocystis			Climacocystis borealis (Fr.) Kotl. & Pouzar., 1958
	Fomitopsidaceae	Fomitopsis			Fomitopsis pinicola (Sw.) P. Karst. 1881
		Rhodofomes			Rhodofomes roseus (Alb. & Schwein.) Vlasák, 1990
		Daedalea			Daedalea quercina (L.) Pers. 1801
	Pycnoporellaceae	Pycnoporellus			Pycnoporellus alboluteus (Ellis & Everh.) Kotl. & Pouzar 1963
	Polyporaceae	Cerioporus			Cerioporus varius (Pers.) Zmitr. & Kovalenko, 2016
					Cerioporus mollis (Sommerf.) Zmitr. & Kovalenko, 2016
					Fomes
		Daedaleopsis	Daedaleopsis confragosa (Bolton) J. Schröt., 1888		
		Trametes	Trametes versicolor (L.) Lloyd, 1920		
Laetiporaceae	Laetiporus	Laetiporus sulphureus (Bull.: Fr.) Murrill 1920			
Incrustoporiaceae	Skeletocutis	Skeletocutis amorpha (Fr.) Kotl. & Pouzar, 1958			

Продовж. табл. 4.2

1	2	3	4	5	6
			<i>Irpicaceae</i>	<i>Trametopsis</i>	<i>Trametopsis cervina</i> (Schwein.) Tomšovský, 2008
				<i>Irpex</i>	<i>Irpex lacteus</i> (Fr.: Fr.) Fr. 1828
			<i>Ganodermataceae</i>	<i>Ganoderma</i>	<i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.: Wallr.) Pat. 1887
					<i>Ganoderma resinaceum</i> Boud. 1889
			<i>Phanerochaetaceae</i>	<i>Bjerkandera</i>	<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst., 1879
		Agaricales	<i>Amylocorticiaceae</i>	<i>Amylocorticium</i>	<i>Amylocorticium subsulphureum</i> (P. Karst.) Pouzar 1959
				<i>Plicaturopsis</i>	<i>Plicaturopsis crispa</i> (Pers.) D.A. Reid, 1964
			<i>Physalacriaceae</i>	<i>Armillaria</i>	<i>Armillaria mellea</i> (Vahl) P. Kumm., 1871
			<i>Mycenaceae</i>	<i>Panellus</i>	<i>Panellus stipticus</i> (Bull.) P. Karst., 1879
			<i>Schizophyllaceae</i>	<i>Henningsomyces</i>	<i>Henningsomyces candidus</i> (Pers.) Kuntze 1898
				<i>Schizophyllum</i>	<i>Schizophyllum commune</i> Fr. 1815
				<i>Chondrostereum</i>	<i>Chondrostereum purpureum</i> (Fr.) Pouzar 1959
			<i>Radulomycetaceae</i>	<i>Radulomyces</i>	<i>Radulomyces molaris</i> (Chaillet ex Fr.) M.P. Christ., 1960
		Gloeophyllales	<i>Gloeophyllaceae</i>	<i>Gloeophyllum</i>	<i>Gloeophyllum abietinum</i> (Fr.) P. Karst. 1882
					<i>Gloeophyllum odoratum</i> (Wulfen) Imazeki, 1943
		Phallales	<i>Clathraceae</i>	<i>Clathrus</i>	<i>Clathrus archeri</i> (Berk.) Dring, 1980
		Hymenochaetales	<i>Trichaptaceae</i>	<i>Trichaptum</i>	<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i> (Ehrenb.) Ryvarden 1972
					<i>Trichaptum abietinum</i> (Pers. Ex J.F. Gmel.) Ryvarden, 1972
			<i>Hymenochaetaceae</i>	<i>Phellinus</i>	<i>Phellinus hartigii</i> (Allesch. & Schnabl) Pat., 1903
					<i>Phellinus igniarius</i> (L.) Quél. 1886
				<i>Inonotus</i>	<i>Inonotus obliquus</i> (Pers.) Pilát 1942
		Corticiales	<i>Corticaceae</i>	<i>Vuilleminia</i>	<i>Vuilleminia comedens</i> (Nees: Fr.) Maire 1902
		Gomphales	<i>Gomphaceae</i>	<i>Ramaria</i>	<i>Ramaria aurea</i> (Fr.) Quél. 1888
	Dacrymycetes	<i>Dacrymycetales</i>	<i>Dacrymycetaceae</i>	<i>Calocera</i>	<i>Calocera cornea</i> (Batsch) Fr., 1827
				<i>Dacrymyces</i>	<i>Dacrymyces stillatus</i> Nees, 1817
	Tremellomycetes	Tremellales	<i>Tremellaceae</i>	<i>Tremella</i>	<i>Tremella mesenterica</i> (Schaeff.) Retz., 1769
	Pucciniomycetes	Pucciniales	<i>Pucciniastraceae</i>	<i>Melampsorella</i>	<i>Melampsorella cerastii</i> (Pers.) J. Schröt. 1887

Максимальна кількість ідентифікованих міцетів лісів Покутсько-Буковинських Карпат належить до порядку *Polyporales* – 31,4 %. Типові представники цього порядку є ксилобіонтами, тобто біодеструкторами деревини, і тому займають надзвичайно важливе місце в екології лісу. Видовий склад порядку *Polyporales* охопив 17 видів міцетів, які належать до 9 родин: *Climacocystaceae*, *Fomitopsidaceae*, *Ganodermataceae*, *Incrustoporiaceae*, *Irpicaceae*, *Laetiporaceae*, *Phanerochaetaceae*, *Polyporaceae* та *Rusyporellaceae*. Різноманітність видів *Polyporales* залежить від типу лісу, віку деревних рослин та інших екологічних чинників. Наприклад, у старих букових лісах часто трапляються рідкісні та ендемічні види трутовиків.

Частка порядку *Agaricales* складає 14,7 % від загальної кількості. Серед представників даного порядку трапляються гриби-деструктори, мікоризоутворюючі гриби та ґрунтові сапротрофи, що свідчить про високе біорізноманіття грибів у досліджуваному регіоні. Типовою ознакою порядку є те, що базидіоми агарикальних грибів мають переважно вигляд центральної ніжки і шапинки з пластинчастим гіменофором. Порядок *Agaricales* у досліджуваних лісах представлений 8 видами грибів, які віднесені до 5 родин: *Amylocorticiaceae*, *Mycenaceae*, *Physalacriaceae*, *Radulomycetaceae* та *Schizophyllaceae*. Однак, антропогенний вплив, зокрема вирубка лісів, забруднення довкілля та зміни клімату, негативно впливають на популяції багатьох видів *Agaricales*, що може призвести до збіднення видового складу грибів та порушення функціонування лісових екосистем. Також відносно чисельними є порядок *Russulales* (11,1 %), який представлений, головним чином, грибами-мікоризоутворювачами, сапротрофами, а також фітопатогенними видами. Нам вдалось ідентифікувати 6 видів даного порядку, які належать до 3 родин: *Bondarzewiaceae*, *Hericiaceae* та *Stereaceae*. Інші порядки представлені менш чисельно, зокрема *Hypocreales* і *Hymenochaetales* (частка участі у загальній кількості складає 9,3 % кожен), *Xylariales* – 7,3 %, *Gloeophyllales* і *Dacrymycetales* (по 3,7 % кожен), *Corticiales*, *Gomphales*, *Phallales*, *Pucciniales* та *Tremellales* (по 1,9 % кожен порядок) (рис. 4.1).

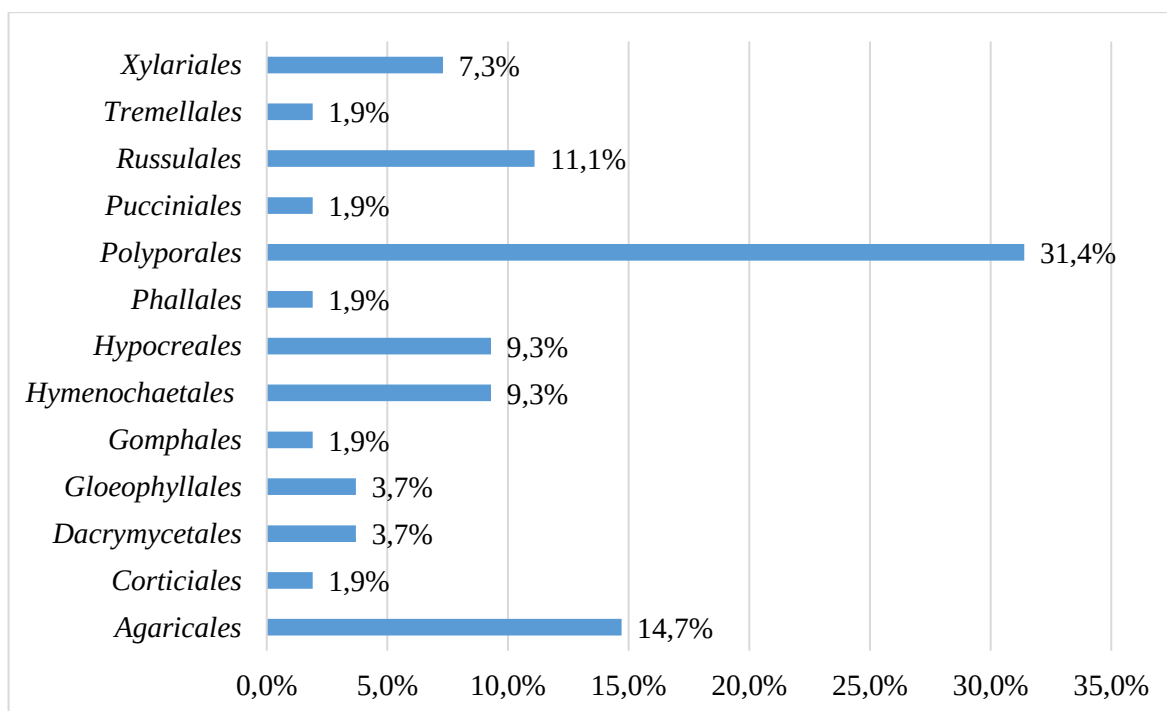


Рис. 4.1. Таксономічна структура видового складу представників мікобіоти лісів за участю *Abies alba* у Покутсько-Буковинських Карпатах на рівні порядків

Аналізуючи розподіл представників мікобіоти лісів дослідного регіону за трофічною спеціалізацією встановлено, що більшість видів є сапротрофами, життєдіяльність яких забезпечується за рахунок розкладання відмерлих рослинних решток, здійснюючи при цьому амоніфікацію (мінералізацію) нітрогену, а також вивільняючи продукти метаболізму (CO_2 , H_2O , сечовина та ін.), органічні кислоти та сидерофори, які впливають на функціональність клітин коріння та сприяють вивільненню і надходженню до рослини у ґрунті із нерозчинних сполук іонів феруму й інших мікроелементів (Антоняк та ін., 2012). Найбільш чисельною є група облигатних сапротрофів, їх частка становить 49,1 % у загальному розподілі. Частка факультативних сапротрофів складає 45,5 %. Представники інших трофічних груп (ксилотроф-факультативний патоген, облигатний патоген і надґрунтовий сапротроф) виявилися нечисленими, їх частка у загальному розподілі сягає 1,8 %. Це може свідчити про стабільний стан екосистеми та переважання природних механізмів мінералізації органіки (Рис. 4.2).

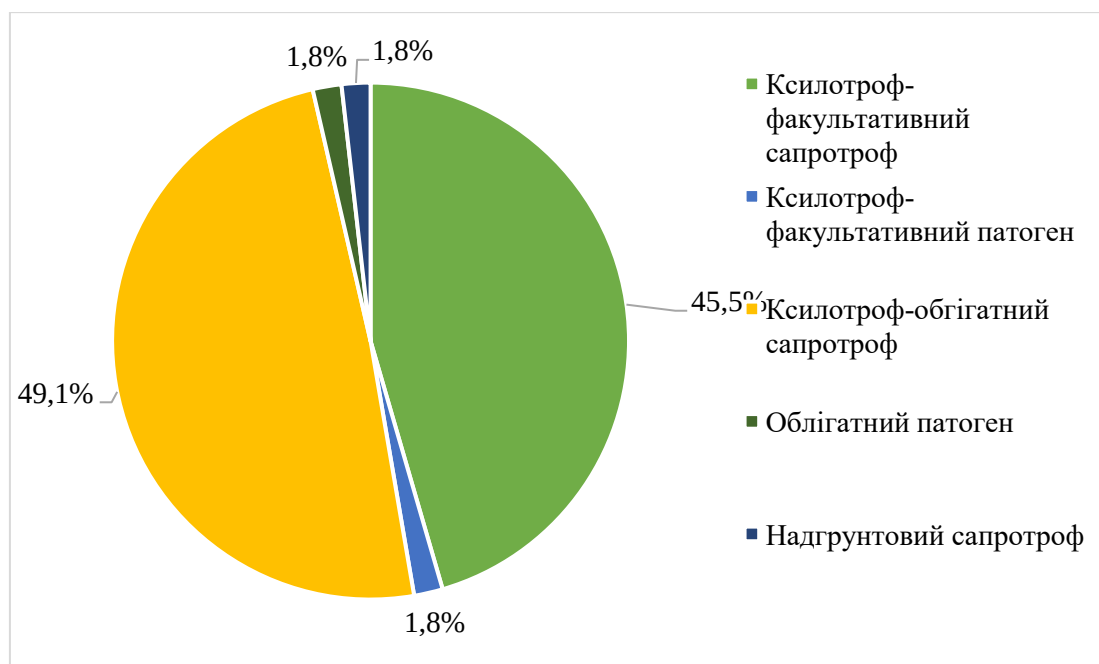


Рис. 4.2. Розподіл представників мікобіоти лісів за участю *Abies alba* за трофічною спеціалізацією

Розподіл таксонів грибів за режимом живлення може мати елементи суб'єктивності, адже наразі по деяких видах грибів-ксилотрофів ми не знайшли інформації щодо наявності цих грибів в якості нормальної мікобіоти здорових (чи ослаблених) дерев. За наявності цих грибів у таких деревах у якості ендоефітів, у т.ч. і вітальних облігатів (тобто грибів, які є невід'ємною компонентою живих дерев, що використовують для свого існування метаболіти живих клітин), вони можуть бути переведені за режимом живлення з облігатних сапротрофів у факультативні сапротрофи і навпаки.

Таким чином, розглядаючи консортивні зв'язки між грибами і деревами-едифікаторами консорції зазначаємо, що при індіферентних консортивних відносинах представники мікобіоти розвиваються не більше ніж на 10-20 % рослин-господарів, уражуючи їх у відносно слабкому ступені та на короткий проміжок часу, при цьому не призводячи до помітних відхилень у рості та розвитку, порівняно зі здоровими екземплярами. Про негативний тип взаємин слід говорити у тих випадках, коли гриби паразитують на 50-80 % рослин, викликаючи їх сильне ураження, що призводить до загального ослаблення, порушення асиміляційної спроможності, і, нерідко, випадання з фітоценозу.

Аналізуючи трофічну спеціалізацію мікобіоти у розрізі деревних видів зазначаємо, що консорції *Picea abies* представлені, головним чином, ксилотрофами-облігатними сапротрофами, їх частка складає 57,1 %. Факультативні сапротрофи, життєдіяльність яких приурочена переважно до живого субстрату, займають 35,7 %. Один вид, зокрема *Armillaria mellea*, віднесено до групи ксилотроф-факультативний патоген, групи базидіом та ризоморфи якого виявлені як на відмерлій чи відмираючій деревині, так і на стовбурах живих дерев.

Консорція *Abies alba* також сформована трьома трофічними групами міцетів: ксилотроф-облігатний сапротроф (50,0 %), ксилотроф-факультативний сапротроф (33,3 %) та облігатний патоген (16,7 %). Загалом більшість видів виявлених грибів приурочені до симбіотичних чи мутуалістичних відносин із ялицею і, розвиваючись на відмерлій деревині, є активними учасниками біоконверсії у лісі.

Представники мікобіоти, асоційовані із деревиною *Fagus sylvatica*, об'єднані у три трофічні групи і найбільш численною були факультативні (51,4 %) та облігатні (45,7 %) сапротрофи. Також зафіксований один вид – *Clathrus archeri*, який виявився типовим надґрунтовим сапротрофом. При цьому, слід зауважити, що даний гриб є унікальною і цінною знахідкою, оскільки занесений до Червоної книги України і має статус «зникаючий».

Для досліджуваних міцетів лісів Покутсько-Буковинських Карпат характерна спеціалізація за субстратутворювальними деревними породами (так звані, дерева-едифікатори консорції). Найбільша кількість видів виявлена в межах мікогоризонту *Fagus sylvatica* (37 видів, 64,8 % від загальної кількості знахідок), значно менше на *Picea abies* (14 видів, 24,0 %) та *Abies alba* (6 видів, 11,2 %). Видовий склад консорції та характер консортивних взаємин між її складниками змінні на різних фазах онтогенезу вищих деревних рослин та у різних біогеоценозах, зокрема значно впливають на них екологічні умови.

Згідно розподілу мікобіоти лісів за участю *Abies alba* у Покутсько-Буковинських Карпатах за мікогоризонтами встановлено, що найбільша кількість видів приурочена до життя у надґрунтовому горизонті (рис. 4.3).

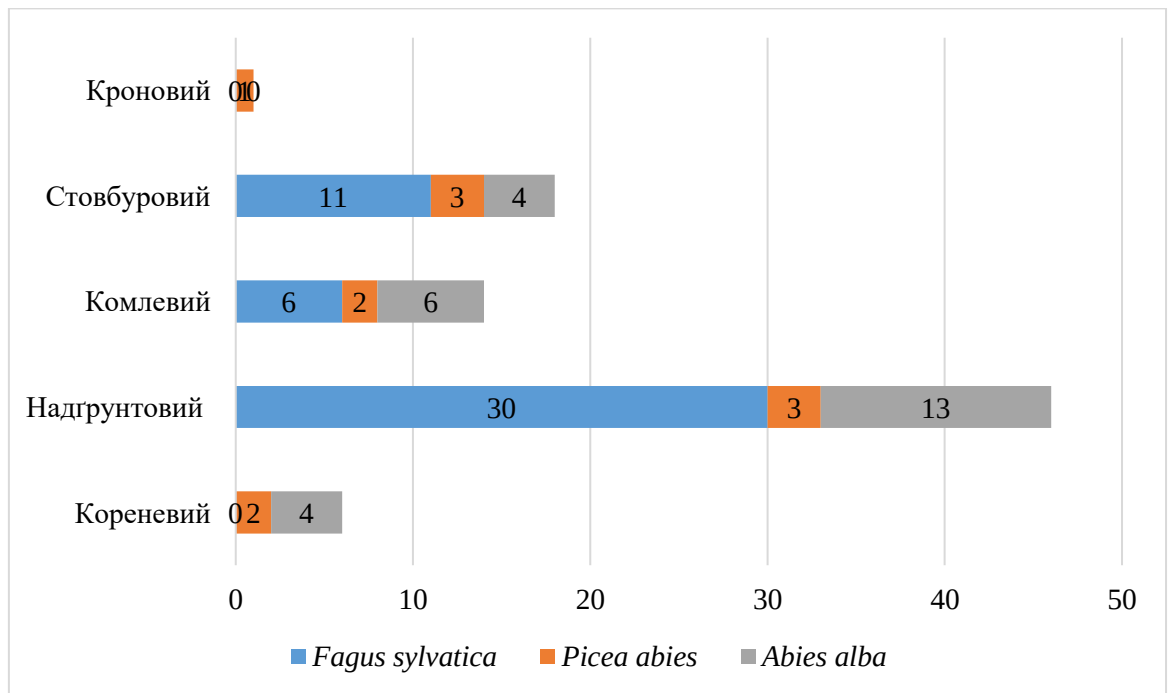


Рис. 4.3. Розподіл за мікогоризонтами представників мікобіоти (штук) лісів за участю *Abies alba* у Покутсько-Буковинських Карпатах. Примітка: один вид міг траплятися у різних мікогоризонтах

У комлевому та кореновому горизонтах зосереджені представники патогенної мікобіоти різних рівнів трофічного живлення, які в результаті своєї життєдіяльності вагомо впливають на загальний санітарний стан деревостану. Так, на корінні, на нижніх частинах стовбурів, на пеньках і стовбурах живих дерев *Abies alba* розвиваються базидіями *Heterobasidion abietinum*, а на *Picea abies* – *H. Parviporum* (рис. 4.4 а), які спричиняють строкату ядрову гниль деревини та кореневої системи і є одними із найбільш небезпечних збудників мікозних захворювань, що призводять до масового всихання хвойних лісів. Ці макроміцети масово уражають деревостани і призводять до втрати значної кількості деревини та зниження захисних властивостей лісів. Також ведуть до формування рідколісь внаслідок поступового ослаблення, відмирання і випадання дерев у насадженнях. В ослаблених дерев знижується тиск живиці, яка фізіологічно і механічно захищає деревні рослини від пошкодження

комахами-ксилофагами, репродуктивна активність яких характеризується нерегулярними інтервалами, але загалом типова для ослаблених лісостанів, що знаходяться у стані фізіологічного стресу (Díaz-Yáñez et al., 2019)

Значна частина міцетів росте і розвивається у межах стовбурового мікогоризонту. Насамперед це гриби-трутовики, які, оселяючись на стовбурах дерев, ведуть до утворення різного типу гнилей (ядрові, заболоневі, мішані, корозійні чи деструктивні), поступово ослаблюючи рослину. Серед найбільш поширених видів ми відзначили види: *Gloeophyllum odoratum*, *Inonotus obliquus*, *Climacocystis borealis*, *Laetiporus sulphureus*, *Fomitopsis rosea*, *Phellinus hartigii* (рис. 4.4 б), *Ph. Igniarius*, *Fomitopsis pinicola* (рис. 4.4 в), *Fomes fomentarius* та ін.

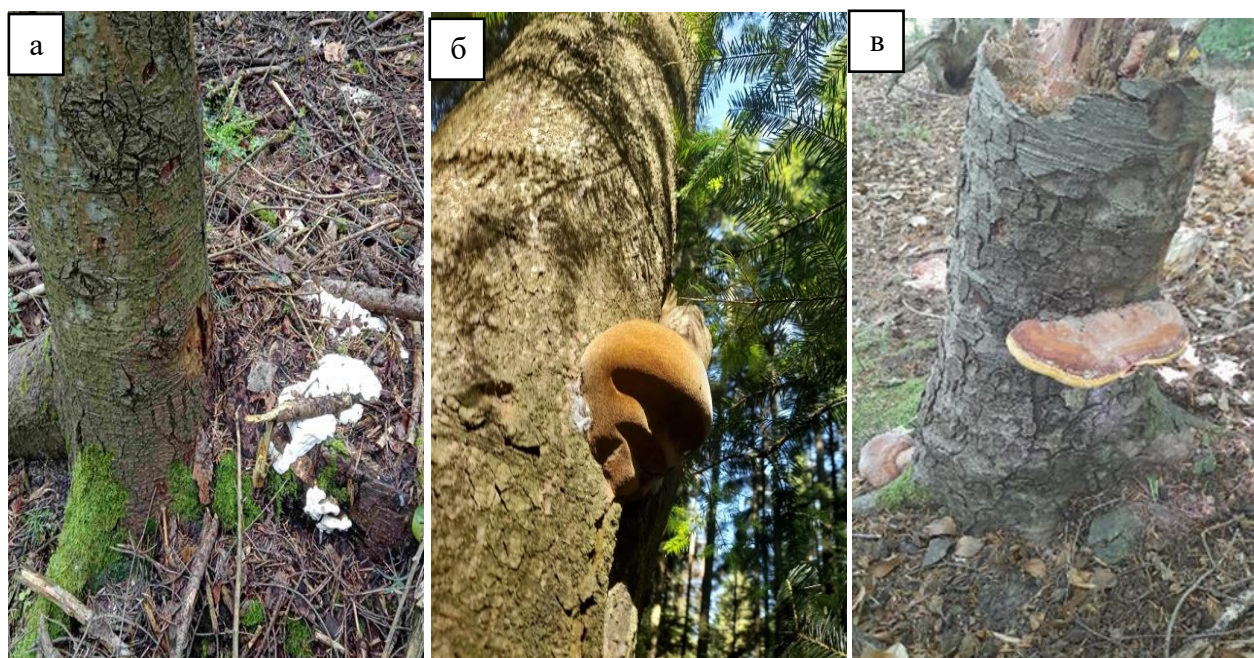


Рис. 4.4. Базидіоми *Heterobasidion parviporum* (а) *Phellinus hartigii* (б) та *Fomitopsis pinicola* (в)

Варто зауважити, що деякі види (наприклад, *Trichaptum abietinum* та *Fomitopsis pinicola*) відмічені одночасно у мікогоризонтах різних видів деревних рослин. Типовими представниками даної групи виявилися наступні види: *Amylocorticium subsulphureum*, *Vuilleminia comedens*, *Gloeophyllum abietinum*, *Irpex lacteus* (рис. 4.5 а), *Руснопореллус албoluteus*, *T. Fuscoviolaceum*, *T. Abietinum* (рис. 4.5 б), *Chondrostereum purpureum* (рис. 4.5 в), *Cerioporus varius* та ін.

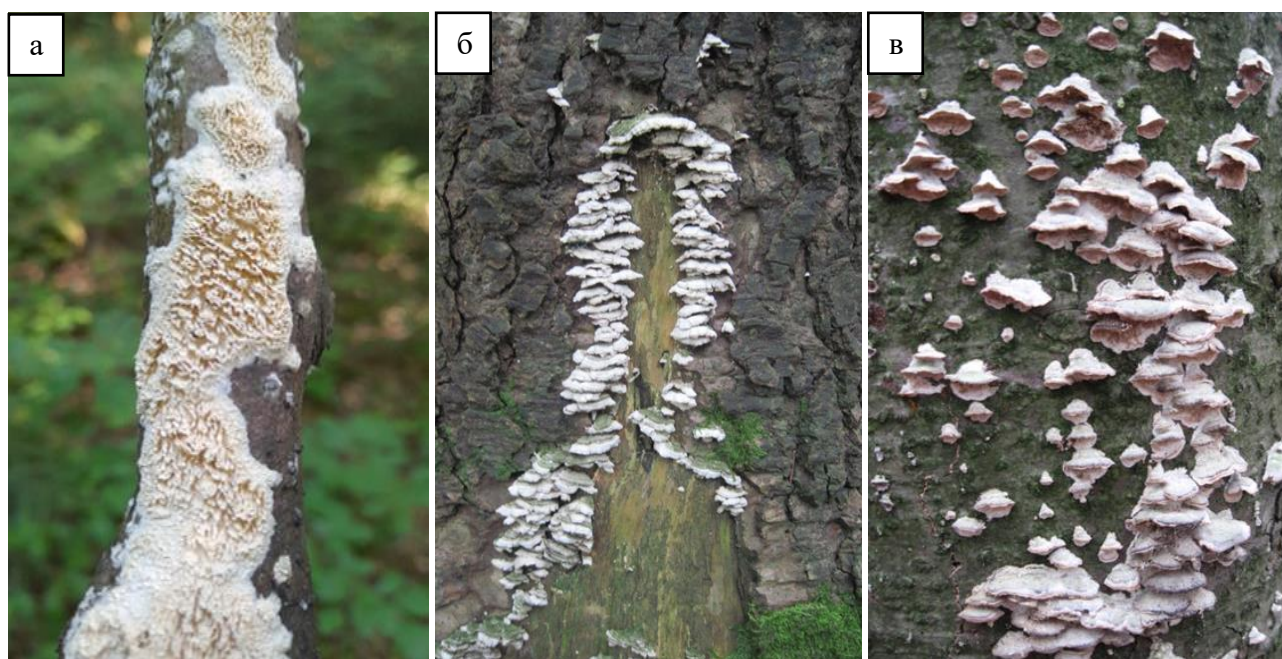


Рис. 4.5. *Irpex lacteus* (а) *Trichaptum abietinum* (б) та *Chondrostereum purpureum* (в)

Встановлено, що деякі види макроміцетів розпочинають утилізацію відмерлої деревини/субстрату ще у ксерофільних умовах крони та групуються залежно від мікрокліматичних і трофічних уподобань окремих видів, що входять до їхнього складу.

У прикореневій частині стовбурів живих дерев виявлено базидіоми *Ganoderma applanatum* та *G. resinaceum*, які спричинюють світло-жовту окоренкову та кореневу гниль корозійно-деструктивного типу, що робить дерева потенційно небезпечними до впливу вітровалів. Також ідентифіковано плодові тіла не менш небезпечного виду фітопатогенного гриба – *Armillaria mellea*, який є небезпечним паразитом для багатьох видів дерев та кущів, спричиняючи білу заболоневу гниль, що призводить до ослаблення та загибелі рослин.

У обстежуваних деревостанах зафіксовано плодові тіла сапротрофного гастероміцету *Clathrus archeri* (рис. 4.6 а). Вид є нетиповим видом для флори України і відомий своєю інвазійною природою. Виявлення *C. Archeri* вказує на зміни в екологічних умовах досліджуваних лісів. Наявність міцета може бути індикатором змін у складі грибної біоти лісу через вплив зовнішніх факторів, таких як зміни клімату, порушення структури лісу чи вплив людини. Подальший моніторинг його популяції є важливим для розуміння динаміки розповсюдження

цього виду, а також його впливу на місцеві екосистеми.

Слід зауважити, що важливою стала знахідка плодових тіл *Hericium coralloides*, який є червонокнижним видом для України і має статус «вразливий» (рис. 4.6 б). Ця знахідка свідчить про високу природоохоронну цінність досліджуваної території, оскільки міцет є типовим індикатором старовікових лісів із високою екологічною стабільністю.

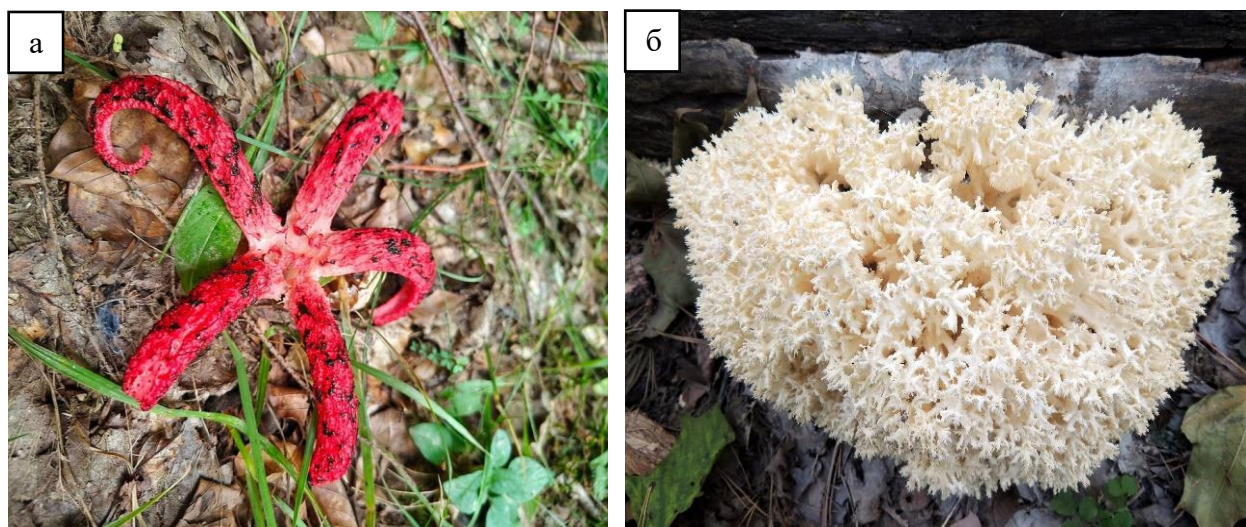


Рис. 4.6. *Clathrus archeri* (а) та *Hericium coralloides* (б)

Hericium coralloides потребує наявності старих або мертвих дерев, переважно хвойних, на яких він формує свої плодові тіла. Це підкреслює необхідність мінімізації втручання у природні процеси лісовідновлення, таких як видалення мертвої деревини, яка є важливим субстратом для багатьох рідкісних і червонокнижних видів. Виявлення цього гриба вказує на необхідність посилення заходів охорони території, зокрема моніторингу стану місць його зростання та забезпечення збереження необхідного субстрату для подальшого розвитку виду. Також доцільно включити цей регіон до пріоритетних зон природоохоронних програм, спрямованих на збереження біорізноманіття.

Найменша кількість видів (1 вид) були приурочені до життя у кронному горизонті. Так, у кроні ростучих дерев *Abies alba* відмічені типові прояви інфікування мелампсорою роговиковою (*Melampsorella caryophyllacearum*), яка є збудником виразково-пухлиноподібної хвороби ялиці і наразі масово поширюється у лісах дослідного регіону (Kulbanska et al., 2024).

Таблиця 4.3

Розподіл представників мікобіоти лісів за участю *Abies alba* (за трофічною спеціалізацією, мікогоризонтами та іншими показниками)

Латинська назва	Трофічна спеціалізація	Мікогоризонт	Трапляння, бал	Чисельність, бал
<i>Picea abies</i>				
<i>Heterobasidion parviporum</i> Niemelä & Korhonen 1988	К-ФС	1,2,3	2	2
<i>Armillaria mellea</i> (Vahl) P. Kumm., 1871	К-ФП	1,2,3	3	3
<i>Climacocystis borealis</i> (Fr.) Kotl. & Pouzar., 1958	К-ОС	2,3,4	1	1
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.) P. Karst. 1881	К-ФС	2,4	3	2
<i>Fomitopsis rosea</i> (Alb. & Schwein.) P. Karst. 1881	К-ФС	2,3,4	1	1
<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i> (Ehrenb.) Ryvarden 1972	К-ОС	2	2	4
<i>Trichaptum abietinum</i> (Pers. Ex J.F. Gmel.) Ryvarden, 1972	К-ОС	2	2	3
<i>Amylocorticium subsulphureum</i> (P. Karst.) Pouzar 1959	К-ОС	2	1	3
<i>Henningsomyces candidus</i> (Pers.) Kuntze 1898	К-ОС	3	+	2
<i>Pycnoporellus alboluteus</i> (Ellis & Everh.) Kotl. & Pouzar 1963	К-ОС	2	+	3
<i>Gloeophyllum abietinum</i> (Fr.) P. Karst. 1882	К-ОС	2	1	+
<i>Gloeophyllum odoratum</i> (Wulfen) Imazeki, 1943	К-ФС	4	1	+
<i>Abies alba</i>				
<i>Heterobasidion abietinum</i> Niemelä & Korhonen 1988	К-ФС	3	2	2
<i>Trichaptum abietinum</i> (Dicks.: Fr.) Ryvarden 1972	К-ОС	2	2	3
<i>Hericium coralloides</i> (Scop.: Fr.) Pers 1974	К-ОС	2	+	3
<i>Melampsorella cerastii</i> (Pers.) J. Schröt. 1887	ОП	4,5	2	1
<i>Phellinus hartigii</i> (Allesch. & Schnabl) Pat., 1903	К-ФС	2,3,4	2	1
<i>Gloeophyllum abietinum</i> (Fr.) P. Karst. 1882	К-ОС	2	1	+

Продовження табл.4.3

Латинська назва	Трофічна спеціалізація	Мікогоризонт	Трапляння, бал	Чисельність, бал
<i>Fagus sylvatica</i>				
<i>Nectria ditissima</i> Tul. & C. Tul. 1865	К-ФС	4	2	2
<i>Neonectria coccinea</i> (Pers.) Rossman & Samuels, 1999	К-ФС	2	2	2
<i>Nectria cinnabarina</i> (Tode) Fr. 1849	К-ФС	2	2	1
<i>Nectria galligena</i> Bres. 1901	К-ФС	2	3	2
<i>Stereum hirsutum</i> (Willd.) Pers. 1800	К-ФС	2,5	3	3
<i>Irpex lacteus</i> (Fr.: Fr.) Fr. 1828	К-ОС	2	1	2
<i>Chondrostereum purpureum</i> (Fr.) Pouzar 1959	К-ОС	2	2	3
<i>Vuilleminia comedens</i> (Nees.: Fr.) Maire 1902	К-ОС	2	1	1
<i>Schizophyllum commune</i> Fr. 1815	К-ФС	2	3	2
<i>Cerioporus varius</i> (Pers.) Zmitr. & Kovalenko, 2016	К-ОС	2	1	1
<i>Laetiporus sulphureus</i> (Bull.: Fr.) Murrill 1920	К-ФС	4	3	1
<i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.: Wallr.) Pat. 1887	К-ФС	3,4	1	1
<i>Ganoderma resinaceum</i> Boud. 1889	К-ФС	2,4	1	1
<i>Ramaria aurea</i> (Fr.) Quél. 1888	К-ОС	2	2	3
<i>Inonotus obliquus</i> (Pers.) Pilát 1942	К-ФС	4	+	+
<i>Phellinus igniarius</i> (L.) Quél. 1886	К-ФС	2,4	2	2
<i>Daedalea quercina</i> (L.) Pers. 1801	К-ФС	2	2	2
<i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr. 1849	К-ФС	2,4	4	2
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.) P. Karst. 1881	К-ФС	4	3	3
<i>Melogramma spiniferum</i> (Wallr.) De Not., 1863	К-ОС	2,5	1	1
<i>Trichoderma sulphureum</i> (Schwein.) Jaklitsch & Voglmayr, 2014	К-ОС	2	1	1
<i>Diatrype disciformis</i> (Hoffm.) Fr., 1849	К-ОС	2	1	1

Продовження табл.4.3

Латинська назва	Трофічна спеціалізація	Мікогоризонт	Трапляння, бал	Чисельність, бал
<i>Kretzschmaria deusta</i> (Hoffm.) P.M.D. Martin, 1970	К-ОС	2	1	1
<i>Xylaria polymorpha</i> (Pers.) Grev., 1824	К-ОС	2,3	1	2
<i>Plicaturopsis crispa</i> (Pers.) D.A. Reid, 1964	К-ОС	2	1	1
<i>Panellus stipticus</i> (Bull.) P. Karst., 1879	К-ОС	2	1	1
<i>Radulomyces molaris</i> (Chaillet ex Fr.) M.P. Christ., 1960	К-ОС	2	2	2
<i>Calocera cornea</i> (Batsch) Fr., 1827	К-ОС	2,3	2	2
<i>Dacrymyces stillatus</i> Nees, 1817	К-ОС	2,3	1	1
<i>Trametopsis cervina</i> (Schwein.) Tomšovský, 2008	К-ФС	4	1	2
<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst., 1879	К-ФС	2	1	2
<i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolton) J. Schröt., 1888	К-ФС	4	1	1
<i>Cerioporus mollis</i> (Sommerf.) Zmitr. & Kovalenko, 2016	К-ОС	2,4	1	1
<i>Trametes versicolor</i> (L.) Lloyd, 1920	К-ФС	2,3	3	3
<i>Clathrus archeri</i> (Berk.) Dring, 1980	НС	2	+	+

Примітка: К-ФС – ксилотроф-факультативний сапротроф, К-ФП – ксилотроф-факультативний паразит, К-ОС – ксилотроф-облігатний сапротроф, ОП – облігатний паразит

Показники трапляння та чисельності видів частково співвідносяться. Наприклад, види *Armillaria mellea*, *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Nectria galligena*, *Schizophyllum commune*, *Stereum hirsutum*, *Trichaptum fuscoviolaceum* характеризуються практично однаково високими (3-4 бали) показниками трапляння і чисельності в межах дослідних територій.

Аналогічна залежність прослідковується і для видів, які трапляються дуже рідко (+) і характеризуються низькими показниками кількості особин на одиницю населеного простору. Це – *Inonotus obliquus* та *Clathrus archeri*. Слід зауважити, що

дані показники є умовними і коливаються в залежності від року, погодних умов, деревостану, мікроклімату, субстрату та ін.

Грибна біота Землі являє собою одну із найважливіших її складників, яка здійснює біодеструкцію, забезпечує і підтримує функціонування вищих рослин, а також є цінним ресурсом харчової і лікарської сировини. У той же час, грибна біота, її участь у функціонуванні біосфери, роль грибів у глобальних енергетичних процесах при утилізації біомаси, значення грибів різних груп для розвитку лісових екосистем, структура і взаємини видів у межах мікоценозів з іншими організмами, властивості грибів і їх використання у житті людини, а також багато інших аспектів досліджені і оцінені у недостатній ступені. Тому знання про видове різноманіття, чисельність популяції, умови місцезростання, екологічну та трофічну спеціалізацію, дають можливість оцінити сучасний стан біоценозу, невід'ємною частиною якого виступають представники царства Гриби.

Сучасний стан та особливості таксономічної структури ідентифікованих видів показав, що у ході мікологічної експедиції виокремлено 18,5 % представників відділу *Ascomycota* та 81,5 % представників відділу *Basidiomycota* царства *Fungi*. Виявлена грибна біота належать до 5 класів, 6 підкласів, 13 порядків, 4 підпорядків, 31 родини, 45 родів. Найбільш чисельним виявився порядок *Polyporales*, до якого віднесені 31,4 % видів мікобіоти. Найменш чисельно представлені порядки *Corticiales*, *Gomphales*, *Phallales*, *Pucciniales* та *Tremellales*, до яких віднесені по 1,9 % видів відповідно для кожного порядку.

Серед представників досліджуваної мікобіоти лісів за участю *Abies alba* у Покутсько-Буковинських Карпатах виокремлено наступні екологічні групи: ксилотроф-факультативний сапротроф, ксилотроф-факультативний патоген, ксилотроф-облігатний сапротроф, облігатний патоген та надґрунтовий сапротроф. За результатами проведених досліджень виявлено, що у складі вивченої мікофлори домінуюче положення займають сапроксилотрофи, що загалом спеціалізуються на розкладанні мертвої деревини, відіграючи ключову роль у процесах деструкції та кругообігу речовин в лісових екосистемах. Значно меншою кількістю видів представлені облігатні і факультативні патогени, а також гумусові сапротрофи.

Типовими представниками групи ксилотроф-факультативний сапротроф є гриби-трутовики – *Daedalea quercina*, *Fomitopsis pinicola*, *Heterobasidion abietinum*, *Heterobasidion parviporum*, *Inonotus obliquus*, *Phellinus hartigii*, *Ph. Igniarius* та ін. Типовим представником групи ксилотроф-факультативний патоген є їстівний гриб 3 категорії – *Armillaria mellea*, який є також небезпечним фітопатогеном, який формує консортивні зв'язки з корінням хвойних і листяних дерев, оселяючись великими групами біля стовбурів живих дерев, на трухлявій деревині, викликає білу заболоневу кореневу і окоренкову гниль. До групи ксилотроф-облігатний сапротроф віднесено *Amylocorticium subsulphureum*, *Diatrype disciformis*, *Kretzschmaria deusta*, *Melogramma spiniferum*, *Panellus stipticus*, *Plicaturopsis crispa*, *Radulomyces molaris*, *Trichaptum abietinum*, *Trichoderma sulphureum*, *Xylaria polymorpha* та ін. Облігатні патогени представлені збудником виразково-пухлиновидної хвороби ялиці – *Melampsorella cerastii*. Серед гумусових сапротрофів вдалося ідентифікувати лише один вид – *Clathrus archeri*. Варто зауважити, що даний вид є інвазійним, не зважаючи на те, що він занесений до Червоної книги України. Дана знахідка не є поодиноким і експансія цього гриба продовжується. Також ідентифіковано ще один червонокнижний вид *Hericium coralloides*, який є індикатором умов старовікових лісів.

Зокрема, виокремлено групу мікроміцетів як збудників інфекційних хвороб різних органів лісових деревних рослин, і макроміцетів – дереворуйнівних грибів (ксилобіотрофів), що викликають кореневі та стовбурові гнилі. Зазначені патогени можуть вагомо впливати на формування та життєздатність лісостану на різних етапах їх онтогенезу. Аналізуючи характер взаємовідносин у системі «рослина-господар – фітопатоген – навколишнє середовище», можна оцінити роль фітопатогенних грибів у консорції лісів конкретного регіону і, відповідно, спрогнозувати заходи, спрямовані на зниження шкодочинного впливу, який вони завдають.

Встановлено, що показники трапляння та чисельності видів мікобіоти лісів за участю *Abies alba* у Покутсько-Буковинських Карпатах переважно знаходяться у прямій залежності. Наприклад, деякі види (*Schizophyllum commune*, *Armillaria mellea*, *Stereum hirsutum*, *Fomes fomentarius*, *Nectria galligena*, *Fomitopsis pinicola*, *Trichaptum fuscoviolaceum* та ін.) у межах дослідних територій характеризуються відносно

високими показниками як трапляння, так і показниками кількості особин на одиницю населеного простору. Схожа залежність відмічена і для видів, які характеризуються низькими показниками трапляння і чисельності (наприклад, *Inonotus obliquus* та *Clathrus archeri*). Важливо розуміти, що ці показники є досить умовними і корелюють в залежності від пори року, мікроклімату, метеоумов, стану лісової екосистеми, субстратоутворювального середовища тощо.

Таким чином, накопичення знань про видове різноманіття і функціональне призначення мікобіоти, дослідження чинників впливу на поширення і біологію грибів, аналіз систематичного положення, визначення трофічних зв'язків із вищими рослинами у межах лісового біоценозу дає можливість встановити певні системні взаємовідносини у вторинних сукцесійних процесах лісів дослідного регіону, а також сформувати знання про грибну біоту як вагомого біоіндикатора стану лісів.

4.2. Роль мікоризоутворюючих грибів у стабільності та здатності до адаптації лісових екосистем

Наразі стабільність, а також здатність до самовідновлення лісів, вагомо порушена комплексним впливом факторів навколишнього середовища, особливо кліматичними змінами та антропогенною діяльністю. Важливою ознакою, яка лежить в основі стабільності лісових екосистем, є наявність біологічних мереж, у т.ч. мікоризних (Levin, 2005). Міцелій грибів- мікоризоутворювачів з'єднує деревні рослини в часі та просторі, виступає провідною ланкою для колонізації нових рослин, переміщуюючи поживні речовини, воду і вуглець від дерев старших вікових груп до молодих відповідно до потреб. З фітоцентричної точки зору, мікоризна мережа утворюється тоді, коли коренева система двох або більше вищих рослин колонізуються одним і тим же грибним геном. Потенційний вплив мікоризної мережі на сприяння або конкуренцію між її елементами стає все більш визнаним, але топології їхніх мереж залишаються в основному невідомими. Ця інформація необхідна для розуміння екологічного значення функціональних ознак мікоризних мереж (Beiler et al., 2015). Тому дослідження характеру взаємодій, які обумовлюють

просторову структуру екосистеми, а також усі природні процеси, що відбуваються у цих лісах, може призвести до кращої практики управління ними та допомогти запобігти подальшій втраті біорізноманіття і деградації лісів.

На дослідних ділянках здійснювали облік мікоризоутворюючих грибів з метою встановлення їх видового складу та визначення їх потенційної ролі у стабільності та здатності до адаптації лісових екосистем Покутсько-Буковинських Карпат. Під час досліджень зареєстровано 47 видів макроміцетів, видовий склад яких змінювався залежно від часу після проведення лісогосподарського заходу (доглядових чи санітарних рубань), а також ґрунтово-кліматичних умов. Зміни у видовому складі мікоризоутворюючих грибів демонструють їх високу чутливість до екологічних умов та антропоїчного навантаження. Максимальне різноманіття видів спостерігалось на територіях з найменшим рівнем порушень, що підкреслює значення цих грибів як біоіндикаторів екологічного стану лісових біоценозів. Виявлені види можуть виконувати важливу функцію в процесах біогеохімічного обміну, сприяти ефективнішому забезпеченню дерев поживними речовинами та водою, а також підсилювати стійкість лісових екосистем до зовнішніх впливів.

Abies alba – типовий мікотрофний вид. Як встановлено, більшість мікоризних грибів, приурочених до співжиття із *A. alba*, належить до родин *Amanitaceae* R. Heim ex Pouzar (1983), *Boletaceae* Chevall. (1828), *Russulaceae* Lotsy (1907) та *Cortinariaceae* R. Heim ex Pouzar (1983). Виявлено гриби, як є типовими ектомікоризними видами, а також облігатними симбіонтами, що формують облігатні мутуалістичні взаємовідносини з *A. alba*, *Fagus sylvatica* та *Picea abies*.

Наші дослідження показують, що в деревостанах за участю *Abies alba*, особливо старших вікових груп, основну роль у мікоризації субстрату відіграють пластинчасті та трубчасті макроміцети, тоді як після вирубки першими зникають трубчасті гриби і суттєво змінюється склад пластинчастих мікоризних грибів. На етапах, пов'язаних зі значним збільшенням освітленості, також припиняється розвиток гумусових сапротрофів і дереворуйнівних грибів, приурочених до перших етапів розкладання деревини, але присутні багаторічні плодові тіла грибів, які поселяються на детриті.



Рис. 4.7. *Neoboletus luridiformis* (а) і *Xerocomellus chrysenteron* (б)



Рис. 4.8. *Caloboletus calopus* (а) і *Boletus edulis* (б)



Рис. 4.9. *Amanita muscaria* (а) і *Strobilomyces strobilaceus* (б)

Таблиця 4.3

**Видовий склад мікоризоутворюючих грибів лісів за участі *Abies alba* у
Покутсько-Буковинських Карпатах**

Українська назва	Латинська назва	Група гастрономічної придатності
1	2	3
Бісокортицій темно-зелений	<i>Byssocorticium atrovirens</i> (Fr.) Bondartsev & Singer ex Singer, 1944	Неїстівний
Лаковиця бузкова	<i>Coprinopsis picacea</i> (Bull.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo, 2001	Неїстівний
Лаковиця рожева	<i>Laccaria laccata</i> (Scop.) Cooke, 1884	Їстівний, 4 категорія
Хрящ-молочник неїдкий	<i>Lactarius aurantiacus</i> (Pers.) Gray, 1821	Умовно їстівний, 4 категорія
Хрящ-молочник камфорний	<i>Lactarius camphoratus</i> (Bull.) Fr., 1838	Їстівний, 4 категорія
Гірчак	<i>Lactarius rufus</i> (Scop.) Fr., 1838	Умовно їстівний, 4 категорія
Рижик лососевий	<i>Lactarius salmonicolor</i> R. Heim & Leclair, 1953	Їстівний, 1 категорія
Томентелля ступоза	<i>Tomentella stiposa</i> (Link) Stalpers, 1984	Неїстівний
Томентелля терестріс	<i>Tomentella terrestris</i> (Berk. & Broome) M.J.Larsen, 1974	Неїстівний
Моховичок потрісканий	<i>Xerocomellus chrysenteron</i> (Bull.) Šutara, 2008	Їстівний, 3 категорія
Моховичок оксамитовий	<i>Xerocomellus pruinatus</i> (Fr. & Hök) Ššutara, 2008	Їстівний, 2 категорія
Моховик зелений	<i>Xerocomus subtomentosus</i> (L.) Quél., 1887	Їстівний, 3 категорія
Мухомор цитриновий	<i>Amanita citrina</i> (Schaeff.) Pers., 1801	Отруйний
Мухомор червоний	<i>Amanita muscaria</i> (L.) Lam., 1783	Отруйний
Сироїжка Мейра	<i>Russula nobilis</i> Velen., 1920	Отруйний
Сироїжка жовчна	<i>Russula fellea</i> (Fr.) Fr., 1825	Умовно їстівний, 4 категорія
Сироїжка охряно-жовта	<i>Russula ochroleuca</i> Pers., 1796	Їстівний, 3 категорія
Сироїжка синьо-зелена	<i>Russula cyanoxantha</i> (Schaeff.) Fr., 1863	Їстівний, 3 категорія
Сироїжка сіра	<i>Russula grisea</i> Fr. 1838	Їстівний, 3 категорія
Сироїжка блювотна	<i>Russula emetica</i> (Schaeff.) Pers., 1796	Неїстівний
Сироїжка оливково-зелена	<i>Russula olivacea</i> (Schaeff.) Fr., 1838	Їстівний, 3 категорія
Сироїжка слизька	<i>Russula viscida</i> Kudrna, 1919	Їстівний, 3 категорія
Боровик жовтий	<i>Neoboletus pseudosulphureus</i> (Kallenb.) W. Klofac, 2015	Умовно їстівний, 2 категорія
Боровик зернистоногий	<i>Neoboletus luridiformis</i> (Rostk.) Gelardi, Simonini & Vizzini, 2014	Умовно їстівний, 2 категорія

Продовження табл. 4.3

1	2	3
Боровик красивоніжковий	<i>Caloboletus calopus</i> (Pers.) Vizzini, 2014	Неїстівний
Білий гриб	<i>Boletus edulis</i> Bull., 1782	Їстівний, 1 категорія
Трутовик каштановий	<i>Picipes badius</i> (Pers.) Zmitr. & Kovalenko, 2016	Неїстівний
Боровик рожевошкірий	<i>Rubroboletus rhodoxanthus</i> (Krombh.) Kuan Zhao et Zhu L. Yang, 2014	Неїстівний
*Боровик придатковий	* <i>Butyriboletus appendiculatus</i> (Schaeffer) D. Arora & JL Frank, 2014	Їстівний, 1 категорія
*Шишкогриб лускатоногий	* <i>Strobilomyces strobilaceus</i> (Scop.) Berk., 1851	Неїстівний
Чортів гриб	<i>Rubroboletus satanas</i> (Lenz) Kuan Zhao & Zhu L. Yang, 2014	Отруйний
Лисичка звичайна	<i>Cantharellus cibarius</i> Fr., 1821	Їстівний, 3 категорія
Павутинник намазаний	<i>Cortinarius delibutus</i> Fr., 1838	Умовно їстівний, 4 категорія
Павутинник мінливий	<i>Cortinarius multiformis</i> (Fr.) Fr., 1838	Умовно їстівний, 4 категорія
Ковпак	<i>Cortinarius caperatus</i> (Pers.) Fr., 1838	Їстівний, 2 категорія
Гнойовик сорочий	<i>Coprinopsis picacea</i> (Bull.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo, 2001	Неїстівний
Гебелома клейка	<i>Hebeloma crustuliniforme</i> (Bull.) Quél., 1872	Отруйний
Хрящ-молочник липкий	<i>Lactarius blennius</i> (Fr.) Fr., 1838	Умовно їстівний, 3 категорія
Хрящ-молочник буруватий	<i>Lactarius fuliginosus</i> (Krapf) Fr., 1838	Їстівний, 2 категорія
Хрящ-молочник солодкуватий	<i>Lactarius subdulcis</i> (Pers.) Gray, 1821	Умовно їстівний, 4 категорія
Скрипиця	<i>Lactarius vellereus</i> (Fr.) Fr., 1838	Умовно їстівний, 4 категорія
Фоліота клейка	<i>Pholiota lenta</i> (Pers.) Singer, 1951	Їстівний, 4 категорія
Підгруздок чорний	<i>Russula adusta</i> (Pers.) Fr., 1838	Умовно їстівний, 4 категорія
Рядовка жовто-бура	<i>Tricholoma fulvum</i> (Fr.) Bigeard & H. Guill., 1909	Їстівний, 4 категорія
Рядовка голубина	<i>Tricholoma columbetta</i> (Fr.) P. Kumm., 1871	Їстівний, 4 категорія
Рядовка мильна	<i>Tricholoma saponaceum</i> (Fr.) P. Kumm., 1871	Неїстівний
Свинуха тонка	<i>Paxillus involutus</i> (Batsch) Fr., 1838	Отруйний

* занесені до Червоної книги України (Червона книга України, 2009)

Таким чином, мікоризоутворюючі гриби можна розглядати як «ключові мутуалісти» в наземних екосистемах, які формують зв'язки між абіотичними та біотичними елементами лісу через потоки вуглецю та поживних речовин, які проходять між вищими рослинами та грибами безпосередньо в ґрунті. Багатство видового складу грибів-мікоризоутворювачів впливає на різноманітність та продуктивність рослинного світу, тому надзвичайно важливо розуміти структуру та динаміку мікоризних мереж як у природних, так і регульованих екосистемах. Адже саме розуміння природних процесів і закономірностей в лісах забезпечують інтуїтивну стратегію їх захисту або, якщо вони ослаблені (уражені чи пошкоджені), їх стабільний стан і відновлення. Отже, присутність мікоризних мереж лісових екосистем у діапазоні серйозних порушень свідчить про те, що ці екосистеми є стабільними, стійкими, а також здатними до адаптації в умовах, що склалися.

4.3. Виразково-пухлиноподібна хвороба *Abies alba* в деревостанах Покутсько-Буковинських Карпат

Збудником виразково-пухлиноподібної хвороби *Abies alba* є різногосподарний гриб із повним циклом розвитку мелапсора роговикува *Melampsorella caryophyllacearum* J. Schröt. (застаріла назва – *Melampsorella cerastii*, синонім – *Melampsorella elatina* (Alb. & Schwein.) Arthur 1907) (Scholler et al., 2022). Спермогонії на верхній поверхні хвої між епідермісом і кутикулою, жовті до медово-жовтих, крапкоподібні, розміром 100–120×30–50 мкм, чітко виступають з-під епідермісу. Еції на нижній поверхні хвої у вигляді жовтуватих смуг, розташованих вздовж центральної жилки. Еціоспори еліпсоподібні або кутасті, з рожево-помаранчевим вмістом, 15–20×18–20 мкм; оболонка безбарвна, бородавчаста, 1–2 мкм завтовшки. Уредоложа переважно на нижньому боці хвоїнки, дрібні, округлі, 0,1–0,5 мм у діаметрі, жовті, утворюються безпосередньо в продихах. Уредініоспори еліпсоподібні або майже кулясті, 15–30×14–24 мкм, з жовто-оранжевим вмістом; оболонка безбарвна, щетиниста. Теліоложа на нижньому боці листків, утворюють більш-менш білуваті або вохристо-жовті плями. Теліоспори скупчені в клітинах

епідермісу, кулясті, еліпсоподібні або кутасті, неправильні, 15–25 мкм у діаметрі, з безбарвним або з жовтуватим вмістом; оболонка безбарвна, гладенька, 1 мкм завтовшки. Спермогоніальна (0) та еціальна (I) стадії розвитку збудника розвиваються на хвої *A. alba*, а уредініостадія (II) та теліостадія (III) розвиваються на рослинах із родини *Caryophyllaceae*, зокрема, на *Stellaria graminea* L. та *S. holostea* L., *S. aquatica* Scop., видах роду *Cerastium* L. та інших. Наразі відомо, що чутливими до даного збудника також є ендемічний турецький вид ялиці *Abies nordmanniana* subsp. *equi-trojani* (Asch. & Sint. ex. Boiss.) Coode & Cullen (Özden Keleş et al., 2021).

Перші симптоми ураження з'являються на молодих гілках та пагонах, на яких формуються муфтоподібні потовщення (рис. 4.10). Наступної весни з бруньок інфікованих пагонів у місцях формування пухлин проростає у вертикальному напрямку «відьмина мітла», яка має вигляд скупчення густих вкорочених пагонів із короткою жовто-зеленою хвоєю. Починаючи з середини літа, на хвої «відьминих мітел» утворюється еціальне спороношення, що має вигляд помаранчевих або жовтуватих циліндричних пустул, заповнених еціоспорами. Еції розвиваються на нижній стороні хвої, вздовж середньої жилки. Уражена хвоя з часом повністю опадає. У наступні роки розвитку патології на «відьминих мітлах» з'являються нові пагони, а на них розвиваються нові еції. Зазвичай у кроні дерева утворюється кілька кущів «відьминих мітел» діаметром до 60 см, а іноді й більше (рис. 4.11). Тривалість життєвого циклу «відьминих мітел» може розтягуватися на 20 і більше років. Дуже рідко виявлено «відьмину мітлу» з багаторічною хвоєю, що не є характерним проявом для виразково-пухлиноподібної хвороби *Abies alba*. Очевидно, що такі «відьміні мітли» мають інше походження, що потребує подальших досліджень.

На уражених стовбурах утворюється потовщення закритого типу з поздовжніми поверхневими тріщинами. З часом кірка розтріскується, опадає, частково оголюючи відкриту ступінчасту виразку. Нарости можуть з'являтися по всій довжині стовбура, часто по декілька штук одразу. З уражених пагонів грибниця збудника проникає безпосередньо в стовбур дерева, де викликає процес некротизації камбіального шару, внаслідок чого на стовбурі формуються нетипові потовщення, зазвичай покриті кіркою з поздовжніми і поперечними тріщинами (рис. 4.12).



Рис. 4.10. Муфтоподібні потовщення – початковий етап патогенезу виразково-пухлиноподібної хвороби *Abies alba*



Рис. 4.11. Формування «відьминих мітл» у кроні дерев *Abies alba*

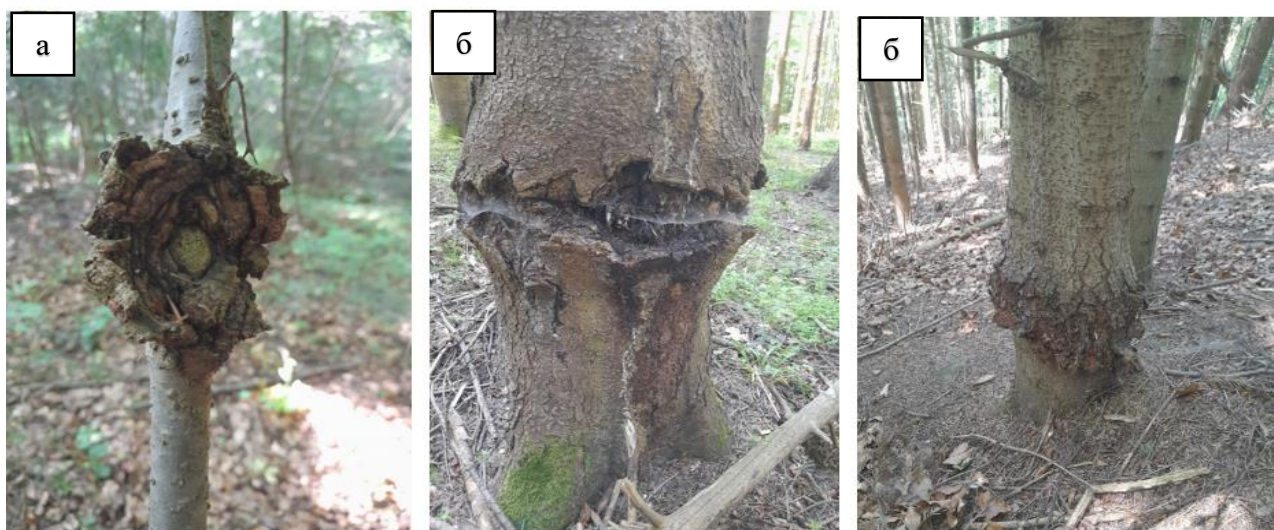


Рис. 4.12. Симптоми ураження *Melampsorella caryophyllacearum* дерев *Abies alba*: а – на пагонах; б, в – та стовбурах

На уражених пагонах локально з'являється жовтувата хвоя, що інтенсивно обсипається. З часом кірка розтріскується, частково опадає, оголюючи відкриту ступінчасту рану, тріщини на поверхні якої починають поглиблюватися. Нарости формуються по всій довжині деревного стовбура. Уражені дерева *Abies alba* можуть зберігати ознаки ослаблення протягом кількох десятків років. Стан інфікованих деревних рослин вагомо залежить від розташування виразково-пухлиноподібних ран на стовбурі. Найбільш небезпечні рани, що розвиваються в підкроновій частині стовбура, призводячи до її всихання.

Хвороба викликає ослаблення та всихання *Abies alba*, особливо підросту, знижує вихід ділової деревини, сприяє ураженню збудниками гнилей та утворенню осередків ксилофагів. Як показали дослідження, досить часто підріст ялиці ослаблений і відмирає за наявності лише пухлин закритого типу на стовбурі без оголення деревини (без утворення виразок). На деревах старших вікових груп переважно утворюються виразки (звичайні або східчасті), розміщені поперек стовбура.

На основі детального аналізу виразково-пухлиноподібної хвороби *Abies alba* виокремлено певні особливості в симптоматиці протікання патологічного процесу, зокрема виділено два типи ураження. І тип (притаманний зазвичай для підросту ялиці) характеризується формуванням більшої чи меншої протяжності (іноді до 15-20 см) муфтоподібних пухлин, що окільцьовують стовбур (пагін). Такі пухлини з моменту утворення мають поверхню з поздовжніми і поперечними тріщинами, що взагалі не характерно для *A. alba* будь-якого віку. З часом на деяких пухлинах цього типу формуються східчасті виразки, найчастіше біля сучків на стовбурах. II тип (притаманний для рослин старших вікових груп та дерев верхніх ярусів) характеризується формуванням муфтоподібних пухлин, краї яких нечітко виражені, часто без зміни структури кірки (не утворюються поздовжні і поперечні тріщини, характерні для I типу ураження). Проте утворюється характерна поперечна виразка (глибока тріщина), яка за симптоматикою нагадує відкриту форму поперечного раку дуба з аналогічним впливом на фізіологічний стан рослини. Можливо, саме тому

навіть у звітних матеріалах лісогосподарських підприємств цю хворобу називають «поперечний рак» ялиці.

Облікові дані щодо поширення виразково-пухлиноподібної хвороби на підрості та деревних рослинах *Abies alba* верхніх ярусів деревостану з розподілом на ступені товщини та за типами ураження (I і II) свідчать про перевагу I типу уражень у молодих дерев *A. alba* (табл. 4.4).

Таблиця 4.4

**Поширення виразково-пухлиноподібної хвороби на підрості та деревах
Abies alba верхніх ярусів**

Ступінь товщини, см	Всього обліковано дерев, шт.	У т.ч. інфіковано дерев, шт.	Кількість виразково-пухлиноподібних уражень за типами				Всього уражень, шт.	Поширення хвороби, %
			І тип		ІІ тип			
			шт.	%	шт.	%		
Підріст								
2	62	43	84	81,6	19	18,4	103	69,4
4	49	24	46	88,5	6	11,5	52	49,0
6	43	10	20	71,4	8	28,6	28	23,3
8	31	12	7	63,6	4	36,4	11	38,7
10	18	3	4	66,7	2	33,3	6	16,7
12	11	1	2	66,7	1	33,3	3	9,1
Разом	214	93	163	-	40	-	203	-
Дерева верхніх ярусів								
28	26	1	0	0,0	1	100,0	1	3,8
32	71	3	0	0,0	3	100,0	3	4,2
36	119	4	1	20,0	4	80,0	5	3,4
40	186	15	3	15,8	16	84,2	19	8,1
44	18	2	0	0,0	2	100,0	2	11,1
48	6	4	0	0,0	4	100,0	4	66,7
52	7	1	0	0,0	1	100,0	1	14,3
56	3	1	0	0,0	1	100,0	1	33,3
Разом	436	31	4	-	32	-	36	-

Примітка: *уражені – до уражених віднесено рослини підросту, які мали як симптоми хвороби I та II типу, так і «відьмині мітли». При цьому часто зустрічались рослини, єдиною візуальною ознакою ураження яких були «відьмині мітли». **I тип – пухлиноподібні нарости (без виразок) і II тип – виразково-пухлиноподібні (східчасті для підросту і молодих рослин) і поперечні (для дерев верхніх ярусів).

Зазначимо, що нами не було виявлено прямої залежності між висотою підросту і його віком – більшою мірою це залежало від стресових (пригнічуючих) чинників

для рослин. Встановлено, що середній показник поширення виразково-пухлиновидної хвороби на підрості дорівнює 43,5 %. При цьому, найбільша кількість екземплярів ялиці з типовими видимими ознаками інфікування віднесена до найменших ступенів товщини. Відповідно, загальна кількість уражень (сумарно I та II типу) також була найвищою на деревах зі ступенями товщини 2 та 4 см. У підрості переважав I тип виразково-пухлиноподібної хвороби без формування оголених ділянок (виразок). При цьому хвороба виявлена не лише на стовбурах, а й на пагонах. Уражений молодий підріст зазвичай пригнічений, значний відсоток рослин відмерли.

Також обліком охоплено 436 особин *Abies alba* верхніх ярусів. Слід зауважити, що у таблиці не враховані сухостійні дерева *A. alba* різних ступеней товщини, які не мали симптомів виразково-пухлиноподібної патології. Середній показник поширення виразково-пухлиноподібної хвороби дорівнює 7,1 %. При цьому найбільша кількість екземплярів ялиці з типовими видимими ознаками інфікування віднесена до середніх (36-44 см) ступенів товщини. Загальна кількість уражень (сумарно I та II типу) була найвищою на деревах 40 см ступенях товщини (дану тенденцію можна пояснити тим, що у досліджуваних насадженнях найбільш поширеними були саме дерева, які сягали 40 см у діаметрі). Зауважимо, що на деревах старших вікових груп переважав II тип ураження виразково-пухлиноподібною хворобою, тобто присутні виразково-пухлиноподібні та поперечні нарости (напливи). Відомо, що будь-які виразки (напливи, пухлини) послаблюють рослину, але до її відмирання (в силу об'єктивних характеристик облігатних патогенів, зокрема збудника виразково-пухлиноподібної хвороби ялиці) призводять досить рідко. Це відбувається за умови окільцювання понад 2/3 стовбура і більше його периметра. Такі дерева є, переважно, буреломними внаслідок ураження їх збудниками стовбурових гнилей, найчастіше на ялиці це *Phellinus hartigii*, який уражує дерево з оголенням ядра і спричинює ядрові корозійні гнилі.

Відносно невеликий відсоток уражених дерев у насадженнях старших вікових груп пов'язаний насамперед із відпадом уражених дерев у процесі природного добору, а також із доглядовими рубаннями, при яких хворі дерева видаляють із насадження.

Варто зауважити, що виразково-пухлиноподібна хвороба *Abies alba* в науковій і навчальній літературі пов'язана з застарілими назвами – «рак ялиці», «іржастий рак ялиці», «поперечний рак ялиці», «східчастий рак ялиці» тощо, які базуються виключно на анатомо-морфологічних ознаках і не враховують етіології. Для розуміння тої чи іншої патології рослин зазвичай використовують усталені типи хвороб, які базуються виключно на симптоматиці, тобто, на анатомо-морфологічних ознаках. При визначенні типів хвороб зазвичай не враховують причини їхнього виникнення. Зокрема є чітке визначення і розуміння «виразки» як типу хвороби – інфекційної чи неінфекційної, тобто поглиблення на органах рослин (зазвичай стовбурах), що оточені живою тканиною (дрібні виразки при цьому називаються антракнозом). Різні потовщення, нарости, зокрема і муфтоподібні, мають спільну назву «пухлини» (цей тип хвороби має різну природу походження, власне і як і решта типів хвороб). Що стосується терміну «рак» (як тип хвороби), то його серед хвороб рослин зазвичай не виділяють в окремий тип хвороби. Хоча наразі терміном «рак» визначають хвороби (типи хвороб), які характеризуються утворення пухлин (наростів), виразок, важкозаживаючих чи незаживаючих ран (часто з виділенням живиці, ексудату тощо). Ми вважаємо, що всі ці назви (виразка, пухлина, наріст тощо) – це різні типи хвороб, які не дозволяють адекватно розуміти симптоми конкретної патології. У будь-якому випадку, за необхідності і для збереження усталених назв хвороб, у термінах типу «ракові виразки» (це різні типи хвороб) слово «рак» треба брати у лапки. За симптоматикою досліджена нами хвороба найбільш повно відповідає назві «виразково-пухлиноподібне захворювання», оскільки на початкових етапах хвороби спочатку утворюється пухлина (наріст), а з часом формується звичайна, але частіше східчаста виразка.

Також типовою ознакою виразково-пухлиноподібної хвороби *Abies alba* є наявність патологій типу «відьмина мітла», яка виникає внаслідок надмірного утворення бруньок. Хвоїнки на «відьминих мітлах» коротші і ширші в порівнянні зі здоровою хвоєю і опадають щорічно протягом серпня-вересня. Встановлено, що в кроні «відьмина мітла» утворюється виключно на бокових гілках, ближче до верхівки пагона. Візуально на обстежених особинах підросту, а також на деревах старших

вікових груп, у т.ч. на модельних деревах 60-80 річного віку, які були відібрані нами для інших досліджень (зокрема трахеїдної патології *A. alba*), в кроні реєструвались «відьмині мітли», що різнилися за морфометричними показниками (табл. 4.5).

Таблиця 4.5

Морфометричні параметри пагонів «відьминої мітли» *Abies alba*

Порядок розгалуження пагона	Ознака							
	Довжина пагону, мм		Бруньки регулярного розгалуження, шт.		Охвоєність пагона, шт./10 мм пагона		Пазухові бруньки, шт.	
	ПВМ	НП	ПВМ	НП	ПВМ	НП	ПВМ	НП
III	42,4±2,1	50,9±3,7	3,2±0,2	2,4±0,2	17,1±0,5	14,6±1,5	9,4±0,8	1,6±0,4
IV	31,5±1,2	27,8±2,4	2,2±0,1	0,7±0,1	14,3±0,2	16,9±1,4	8,0±0,2	1,0±0,1
V	32,4±1,0	18,5±1,3	1,6±0,1	0,1±0,03	13,7±0,2	18,1±0,8	7,2±0,1	0,05
VI	25,1±0,4	-	1,0±0,1	-	13,4±0,1	-	3,6±0,1	-
VII	15,2±0,4	-	0	-	9,5±0,1	-	1,4±0,1	-

Примітка: ПВМ – пагін «відьминої мітли», НП – нормальний пагін (контроль); III-VII порядок розгалуження, знак + означає, що дана ознака у пагонів одного порядку розгалуження «відьминої мітли» і контролю має статистично значимі похибки (при $p \leq 0,05$)

За 5 років з бокової бруньки на осі II порядку розгалуження пагону «відьмної мітли» формується система гілок, що складається з п'яти порядків, тоді як нормально розвинений пагін формує лише три порядки розгалуження.

За довжиною пагони «відьминої мітли» III порядку менші за нормальні, але при цьому закладають значно більше бруньок регулярного розгалуження та пазушних бруньок, половина з яких у наступному році сформує вторинні пагони. Пагони IV порядку «відьминої мітли» довші за нормальні пагони, проте закладають майже втричі більше пагонів регулярного розгалуження та в 8 разів більше пазушних бруньок, близько 30 % з яких проростуть у наступному році. Пагони IV порядку розгалуження «відьминої мітли», утворені з пазушних бруньок, на 20–25 % коротші за пагони регулярного розгалуження, їх ростові характеристики залежать від розташування на пагоні: довші утворюються з пазушних бруньок, закладених у верхній половині пагона, а короткі – у нижній частині. На нормальних пагонах IV порядку закладається лише 1–2 пазушні бруньки і вони залишаються в стані спокою. Пагони «відьминої мітли» V порядку розгалуження значно довші і закладають у 16

разів більше бічних бруньок, ніж нормальні пагони, орієнтовно 90 % пагонів яких взагалі не закладають бруньок регулярного розгалуження. Пазушні бруньки на нормальних пагонах V порядку розгалуження не закладаються, у пагонів «відьминої мітли» вони продовжують закладатися у великій кількості. Пагони VI та VII порядків розгалуження на нормальних пагонах не утворюються, а у пагонів «відьминої мітли» на цих порядках утворюється понад 60 % всіх осей. Пагони нормальні та «відьминої мітли» мають різну орієнтацію у просторі: для нормальних характерне плагіотропне (перпендикулярне до осі стовбура дерева і паралельне по відношенню до площини землі) розташування пагонів, пагони «відьминої мітли» ростуть ортотропно (паралельно осі стовбура або під гострим кутом до неї). З наведених вище результатів видно, що пагони «відьминої мітли» відрізняються від пагонів нормальної частини крони. Ця інформація засвідчує суттєві відмінності у морфометричних показниках нормальних пагонів ялиці та пагонів, на яких сформувалася «відьмина мітла». Основна відмінність – це рясне розгалуження, завдяки якому формується більш щільний фрагмент крони, що візуально легко виявляється. Також виявлено сухостій *Abies alba* без ознак ураження збудником виразково-пухлиноподібної хвороби (на таких деревах виявлена бактеріальна водянка (збудник – *Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945) і хвороби типу опіку).

Таким чином, на основі проведених досліджень сучасного санітарного стану дерев *Abies alba*, що зростають у деревостанах Покутсько-Буковинських Карпат, зафіксовано та ідентифіковано типові симптоматичні ознаки ураження рослин різних вікових груп виразково-пухлиноподібною хворобою. Збудник є облігатним фітопатогеном *Melampsorella cerastii* Wint. (= *Melampsorella caryophyllacearum* J. Schröt.). Основними симптомами патогенезу виразково-пухлиноподібної хвороби ялиці білої є утворення на молодих гілках та пагонах типових муфтоподібних наростів, а також «відьминих мітл». Виокремлено два типи протікання даної хвороби, зокрема I тип проявляється у формі муфтоподібних потовщень і є характерним, головним чином, для підросту ялиці. При II типі хвороби утворюються глибокі поперечні виразки з тріщинами. Виразково-пухлиноподібна хвороба *A. alba* має

значне поширення в лісах Покутських Карпат, середньозважений показник поширення дорівнює 43,5 % на підрослі і 7,1 % – на деревах старших вікових груп.

Розвиток даної патології призводить до загального ослаблення дерев *Abies alba*, що робить її чутливою (сприйнятливою) до впливу інших чинників довкілля.

Зважаючи на значне поширення виразково-пухлиноподібної хвороби *Abies alba*, яке має тенденцію до збільшення на території Покутсько-Буковинських Карпат, подальші дослідження мають бути спрямовані на зменшення інфекційного фону в деревостанах за участю *A. alba*. З цією метою слід виявляти хворобу найперше на підрослі. Дерева, що мають ознаки виразково-пухлиноподібної хвороби, повинні бути видалені з деревостану з подальшою утилізацією. Це ж стосується і дерев *A. alba* на стадії рубок освітлення, проріджування і прочисток – необхідно видаляти дерева з симптомами ураження. Особливу увагу звертати не лише на уражені стовбури, а і на уражені бічні гілки молодих дерев, оскільки первинне інфікування відбувається через хвою, а потім поширюється по рослині. Слід також враховувати, що збудник хвороби за своєю біологією, як і решта облігатних патогенів, на початкових стадіях патології стимулюють ріст і розвиток рослини.

4.4. Бактеріальна водянка *Abies alba* в деревостанах Покутсько-Буковинських Карпат

Abies alba є однією із головних лісотвірних рослин у межах свого ареалу. Зокрема, в лісах Українських Карпатах вона поширена на площі понад 80 тис. га. При цьому корінні буково-ялищеві деревостани через сукцесійні процеси та лісогосподарські заходи замінені похідними деревостанами різного видового складу (Пліхтяк, 2019).

У останні десятиріччя у гірських та передгірних лісах Українських Карпат почали масово всихати деревостани *Abies alba*. Тому нашим завданням було виявлення можливих деструктивних рис у організації та функціонуванні ялищевих лісів, у яких криються деякі причини всихання, та виокремлення фітоценотичних та

макроскопічних ознак ослаблення, за якими можна було б попередньо діагностувати збудника захворювання без застосування складних лабораторних досліджень.

Дослідні роботи проводились, головним чином, в умовах філії «Кутське ЛГ» та прилеглих територіях Івано-Франківської області з метою вивчення закономірностей габітуальних проявів патології бактеріальної водянки *Abies alba*, поширенню, диференціації і поєднання патологічних ознак, їх зв'язків з фізіологічним станом дерев.

На підставі матеріалів, одержаних у ході досліджень, встановлено, що масове всихання *Abies alba* охоплює великі лісові території, не обмежуючись певними віковими групами дерев (як молоді, так і стиглі деревостани). Виявлення причин всихання базувалося на декількох групах ознак. Перший доказ розвитку бактеріальної інфекції у лісах за участю *A. alba* був одержаний у 2016 році у Пістинському лісництві (Сорока та ін., 2018).

Отже, всихання дерев проявилось різко і за короткий період часу після засушливого літа 2015 року, що стало першим доказом розвитку бактеріальної інфекції. З'ясовано також, що ліси за участі *A. alba* формуються, переважно, на буроземах, генезис яких пов'язаний із переважанням атмосферних опадів над випаровуванням. Для таких ґрунтів характерні сильний промивний режим, глибоке сезонне промочування і короткотривале сезонне промерзання, що також відіграло свою роль у посушливому 2015 році.

Наступне візуальне обстеження уражених ялицевих деревостанів виявило другу групу доказів – макроскопічні ознаки бактеріальної водянки, що було підтверджено лабораторними дослідженнями. Симптоматика бактеріальної водянки ялиці подібна до її прояву на інших деревних рослинах (Goychuk et al., 2020; Kulbanska et al., 2021). До таких ознак можемо віднести наступні морфологічні та анатомічні ознаки та видозміни структур уражених дерев *A. alba*: всихання розвивається із верхньої частини крони, що може свідчити про ураження через леткі субстанції; на стовбурах утворюються тріщини та виразки, відшаровується ритідом, з'являються рясні виступи ексудату, оголюються первинна кора та флоема, а за два роки з'являється ранева меристема (рис. 4.13 а); під час літньої спеки основи деревних

стовбурів *A. alba* залишаються вологими, що вказує на порушення або блокаду ксилемної течії у стовбурі (рис. 4.13 б); силует дерева набуває нехарактерного «їжакуватого» вигляду, що є наслідком розвитку множинних епікормічних (водяних) пагонів, які відмирають упродовж кількох вегетативних періодів (рис. 4.13 в); на пізніх стадіях розвитку бактеріозу дерева ялиці колонізують вторинні фітопатогени – *Armillaria mellea*, *Climacocystis borealis*, *Heterobasidion annosum*, *Phellinus hartigii* та стовбурові ентомошкідники; на поперечному зрізі стовбурів помітна зміна анатомічних структур: водяниста ксилема і флоєма, ділянки мокрої гнилі з характерним запахом бродіння, патологічне ядро; деревина уражених дерев важка і практично не піддається обробітці унаслідок закупорки трахеїд та дуже високої вологості.

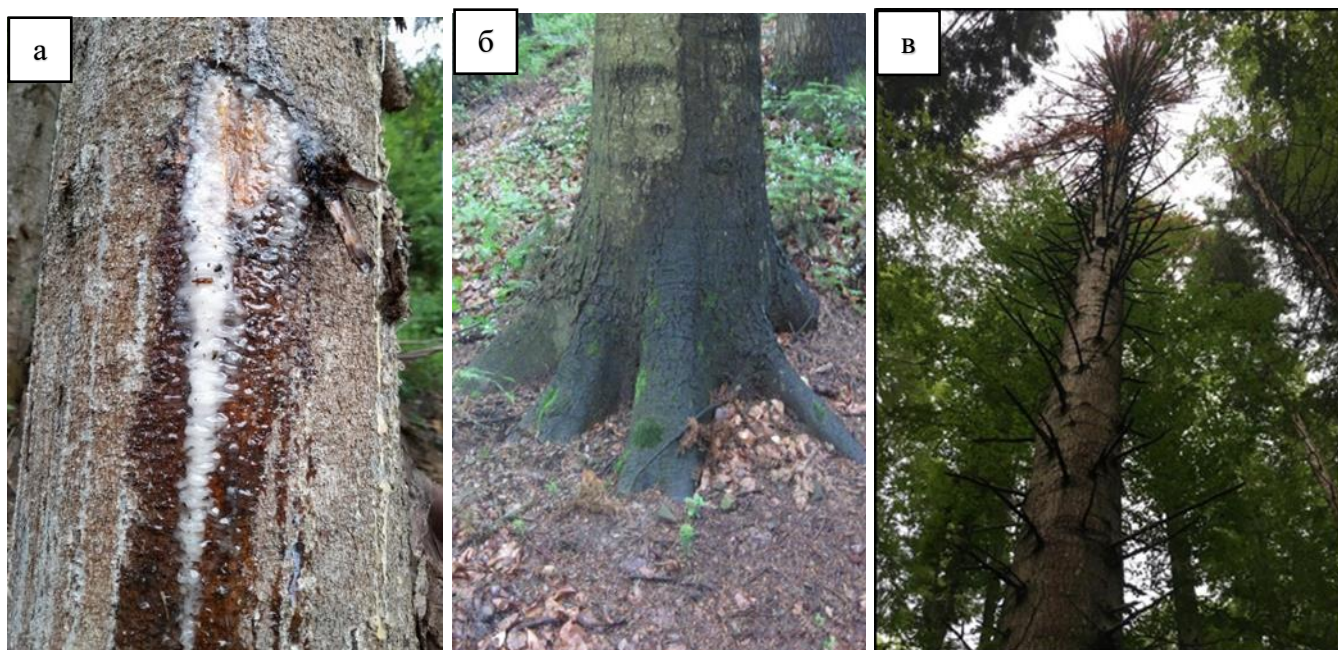


Рис. 4.13. Макроознаки бактеріальної водянки *Abies alba*: а – тріщини і ексудат на ритідомі; б – мокнуча основа деревного стовбура; г – множинні відмерлі епікормічні пагони

Нами відмічені габітуальні прояви бактеріальної водянки *Abies alba*. Зокрема, обстежувані дерева формували окремі осередки ураження, характеризувалися надмірною ажурністю крони, а також відмиранням 1-2 річних пагонів і загальною дефоліацією. На поверхні стовбурів чітко візуалізується розтріскування кірки (формуються поверхневі та глибокі тріщини), з якої відбувається витікання

загазованої рідини і темного слизу з характерним запахом масляно-кислого бродіння. На окремих ділянках тріщини переходять у вчавлені (запалі) некротичні мокрі рани. Під шаром кірки візуалізується мокрий чорний луб, іноді вглиб до камбію. В останньому випадку на стовбурі формується виразка. Також на стовбурах є водяні пагони, які є ще одним безпосереднім свідченням ураження дерев ялиці бактеріозом.

На основі проведених досліджень деревостанів за участю *Abies alba* в межах Покутсько-Буковинських Карпат можна стверджувати, що виявлена нами патологія за всіма діагностичними ознаками є системним захворюванням судинно-паренхіматозного типу, відомим як бактеріальна водянка, збудник якої інфікує всі рослинні тканини та органи (у т.ч. генеративні) на всіх етапах онтогенезу, також страждає самосів.

Всього із вегетативних і генеративних органів *Abies alba*, які мали типові габітуальні прояви ураження бактеріальною водянкою (дод. Б), виділено 62 ізоляти бактерій, з яких 37 штамів виявилися фітопатогенними видами і використані у подальших дослідженнях. На чашках Петрі спостерігали ріст однотипних колоній бактерій, особливо за їх ізоляції з первинних (початкових) стадій патології, що певною мірою засвідчувало причетність бактерії *Lelliottia nimipressuralis* як збудника бактеріальної водянки, що було підтверджено експериментальними дослідженнями. Зазвичай на КА домінували три основні морфотипи бактеріальних колоній – сірувато-білі, непрозорі кремово-білі, жовтопігментні та інші. Ізоляти умовно були віднесені до родів *Lelliottia* Brady et al. 2013, *Bacillus* Cohn 1872 (Approved Lists 1980), *Pseudomonas* Migula 1894 (Approved Lists 1980), *Xanthomonas* Dowson 1939 (Approved Lists 1980). До роду *Lelliottia* увійшли блискучі сірувато-білі колонії з кремовим відтінком. До роду *Pseudomonas* віднесені сірувато-білі, напівпрозорі, блискучі, круглі, з піднятим центром і, зазвичай, слабохвилястим краєм. До роду *Bacillus* віднесені спороносні кремово-білі, масляні з нерівними краями колонії, які не просвічувались. До роду *Xanthomonas* віднесені грамнегативні бактерії, які на КА формували блискучі, округлої форми з рівними краями, жовті колонії з великою кількістю слизу. Зазначаємо, що *Xanthomonas* sp. наразі не відмічена як збудник бактеріозів лісотвірних деревних рослин, проте є небезпечним фітопатогеном по

відношенню до сільськогосподарських культур, спричиняючи плямистості, в'янення, гнилі. Здатні продукувати екзополісахариди, які сприяють колонізації рослин та ферменти, що руйнують клітинні стінки рослин.

Коротка характеристика дослідних об'єктів наведена у табл. 4.6.

Таблиця 4.6

Коротка характеристика дослідних об'єктів

№п/п	Загальна кількість зразків, шт.	Вид зразка	Кількість ізольованих штамів бактерій/ Кількість штамів ФПБ	Вид ФПБ
3	34	Насіннєвий матеріал (крилатка), пагін, виразка	18 (29,0%)/12 (32,4%)	<i>Lelliottia nimipressuralis</i> , <i>L. amnigena</i> , <i>Pseudomonas</i> sp., <i>Xanthomonas campestris</i>
4	25	Апекс (конус наростання) вегетуючого пагона, насіннєвий матеріал (крилатка), сучок	12 (19,4%)/8 (21,6%)	<i>P. fluorescens</i> , <i>L. nimipressuralis</i> , <i>Bacillus subtilis</i> , <i>Pectobacterium caratovorum</i>
7	18	Пагін, сучок, виразка	9 (14,5%)/4 (10,8%)	<i>L. nimipressuralis</i> , <i>L. amnigena</i> , <i>P. syringae</i> , <i>Xanthomonas</i> sp.
10	27	Виразка, насіннєвий матеріал (крилатка)	10 (16,1%)/5 (13,5%)	<i>L. nimipressuralis</i> , <i>P. fluorescens</i> , <i>B. subtilis</i>
11	21	Пагін, сучок, виразка, насіннєвий матеріал (крилатка)	6 (9,7%)/3 (8,1%)	<i>P. fluorescens</i> , <i>L. nimipressuralis</i> , <i>X. campestris</i> , <i>B. pumilus</i>
14	23	Апекс (конус наростання) вегетуючого пагона, насіннєвий матеріал (крилатка), сучок	7 (11,3%)/5 (13,5%)	<i>L. nimipressuralis</i> , <i>L. amnigena</i> , <i>Pseudomonas</i> sp., <i>Xanthomonas</i> sp.,
Всього	148		62 (100,0%)/37 (100,0%)	

Наразі патологію бактеріальної водянки пов'язують переважно з екзоінфекцією та ксилофагами як переносниками даної хвороби. Наші дослідження симптоматики і патогенезу бактеріальної водянки *Abies alba*, особливо інтенсивності її поширення не лише в окремій рослині, а й в формуванні епіфітотій них осередків хвороби спонукав

нас підійти до дослідження ендofітних бактерій, у т. ч. і вітальних облігатів, в аутомікробіоті *A. alba*, зокрема генеративних.

Із зовнішньо здорових крилаток *Abies alba* з ендofітної мікробіоти нами ізольовані *Lelliottia nimipressuralis*, *Pseudomonas syringae*, *Pseudomonas* sp. та *Pectobacterium caratovorum*, які в експерименті виявили патогенні властивості на індикаторних рослинах та хвої ялиці. При цьому, на основі сукупності результатів морфологокультуральних досліджень, аналізу послідовностей гена 16S рРНК вперше з тканин *Abies alba* ізольований вид *Lelliottia amnigena*, інформація про який внесена до бази даних GenBank за допомогою програми NCBI Blastn за номером PP734867 (*Lelliottia amnigena* штам PP734867) ([Lelliottia amnigena strain Ab\(L-22\) 16S ribosomal RNA gene, partial se - Nucleotide - NCBI \(nih.gov\)](https://www.ncbi.nlm.nih.gov/nuclot/PP734867.1)).

Для встановлення концентрації (чисельності) мікроорганізмів в одиниці об'єму застосовували чашковий метод Коха, проводячи мірні посіви дослідного матеріалу на щільне поживне середовище з подальшим підрахунком колоній бактерій, що вирости (зазвичай 1 колонію формують 1 бактеріальна клітина).

Таблиця 4.7

Кількість КУО бактерій, ізольованих із вегетативних та генеративних органів *Abies alba*

Вид зразка	Штами, кількість КУО бактерій				
	<i>Lelliottia nimipressuralis</i>	<i>Pseudomonas</i> sp., <i>P. fluorescens</i>	<i>Xanthomonas</i> sp., <i>X. campestris</i>	<i>Bacillus subtilis</i>	Інші
Насіннєвий матеріал (крилатка)	166	12	0	54	21
Пагін	68	0	16	27	15
Виразка на стовбурі	41	5	23	18	39
Апекс (конус наростання) вегетуючого пагона	19	0	0	21	0
Сучок	122	3	0	31	-

Результат отримали у колонієутворюючих одиницях (КУО), які відрізнялись між собою за кількістю КУО бактерій, виділених із вегетативних та генеративних

органів *Abies alba*. У результаті проведення досліджень середні значення КУО, які були ізолювані зі здерев'янілих уражених органів *A. alba*, становили від 3 до 166 КУО.

Найбільшу кількість (166 та 122 КУО відповідно) утворили бактерії, які в подальшому були ідентифіковані як *Lelliottia nimipressuralis*. Сіропігментні бактерії, віднесені нами до *Pseudomonas* sp. та *P. fluorescens*, були ізолювані з трьох типів досліджуваних зразків – крилатка, виразка на стовбурі та сучок (12, 5 і 3 КУО відповідно). Жовтопігментні бактерії, віднесені нами до *Xanthomonas* sp. та *X. campestris*, були ізолювані лише з двох типів досліджуваних зразків – пагін та виразка на стовбурі (16 і 23 КУО відповідно). Постійними компонентами в патології бактеріальної водянки були бактерії, віднесені нами до *Bacillus subtilis*.

З уражених тканин *Abies alba* ізолювали та використовували у подальших експериментах бактерії, що утворювали сірі напівпрозорі колонії з злегка хвилястим краєм (рис. 4.14 а). Відібрані колонії бактерій були подібні до колоній колекційного штаму збудника бактеріальної водянки *Lelliottia nimipressuralis* 8491 (рис. 4.14 б).

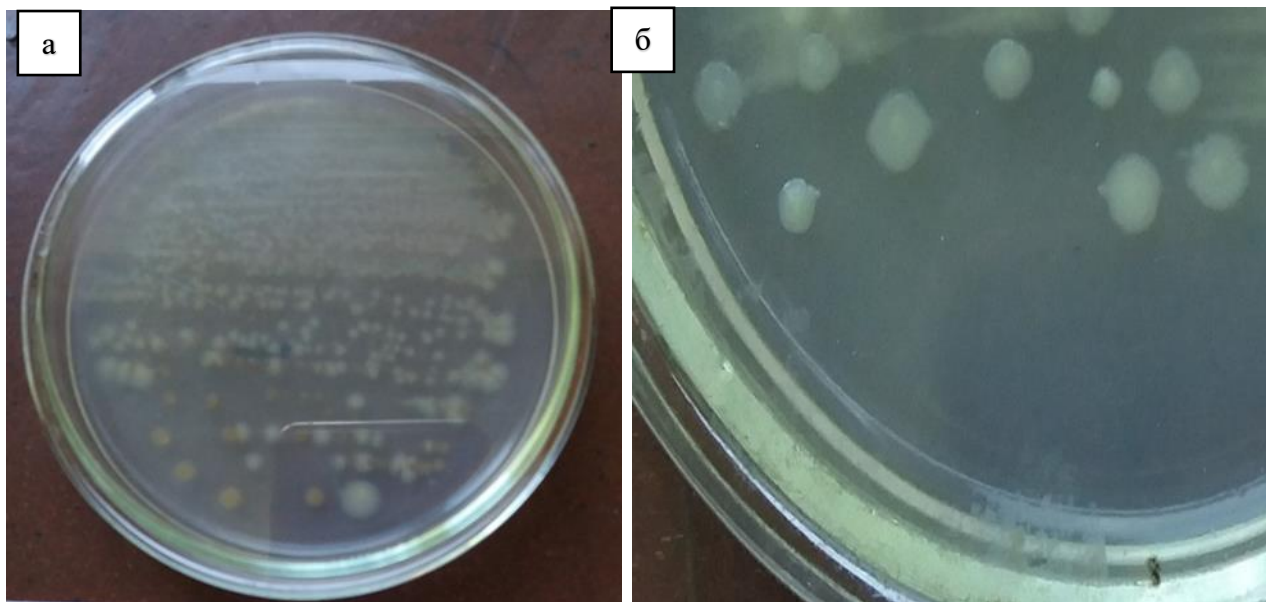


Рис. 4.14. Колонії бактерій на пластинках КА, ізолювані з *Abies alba* (а) та колонії колекційного штаму *Lelliottia nimipressuralis* 8491 на пластинках КА (б)

Бактерії фарбували за Грамом та тестували на наявність оксидази та протопектинази. Оксидазонегативні виділені ізоляти бактерій дослідили для їх ідентифікації, вивчали їх властивості і порівнювали з колекційним штамом *Lelliottia*

nimipressuralis 8791 та властивостями бактерій, наведеними у Визначнику бактерій (Bergey, 1994). Встановлено, що ізоляти із *Abies alba*, як і колекційний штам *L. nimipressuralis* 8791, є грамнегативними рухливими паличками (рис 4.15).

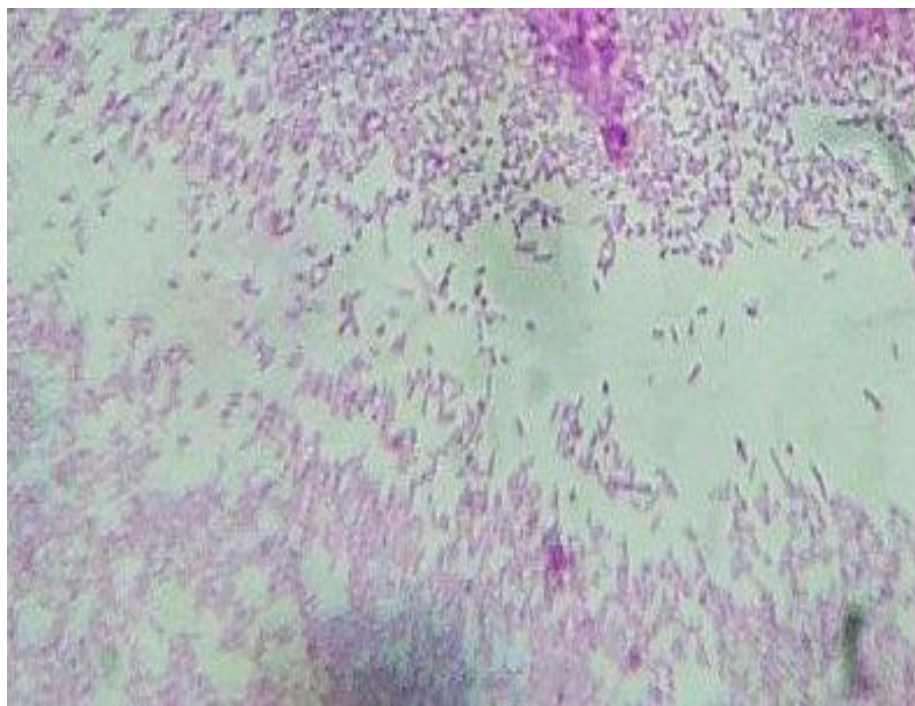


Рис. 4.15. Клітини збудника бактеріальної водянки *Abies alba*

Досліджені бактерії є факультативними анаеробами, використовують глюкозу як в аеробних, так і анаеробних умовах. Всі ізоляти не утворюють желатиназу і пектиназу (не здатні викликати гниття шматочків картоплі, дод. Б). Також встановлено, що ізоляти демонструють високу активність ферментативних систем, пов'язаних із метаболізмом вуглеводів, органічних кислот та амінокислот. Результати досліджень підтверджують значну варіабельність фізіолого-біохімічних властивостей ізолятів, що обумовлено як умовами існування, так і генетичними особливостями досліджуваних мікроорганізмів. Ці дані мають важливе значення для розробки подальших заходів, спрямованих на контроль та мінімізацію негативного впливу патогенних мікроорганізмів на ялицеві деревостани.

Фізіолого-біохімічні властивості ізолятів із *Abies alba* (ураження типу А) за використання тест-системи TNEFERMtest24 MikroLaTEST®, ErbaLachema (табл. 4.8) свідчать про значну різноманітність метаболічної активності серед досліджуваних ізолятів.

Таблиця 4.8

Фізіолого-біохімічні властивості ізолятів із *Abies alba* (ураження типу А)

Тест	Умовне позначення	Ізолят з <i>A. alba</i>	Тест	Умовне позначення	Ізоляти з <i>A. alba</i>
Оксидаза	OXI	+	α -галактозидаза	α GA	–
Уреаза	URE	+	β -галактозидаза	β GA	–
Аргінін	ARG	+	Малонат	MAL	+
Орнітин	ORN	+	Галактоза	GAL	+
Лізін	LYS	–	Мальтоза	MLT	–
Ацетамід	AAM	+	Целлобіоза	CEL	+
β -глюкозидаза	β GL	+	Сахароза	SUC	+
N-ацетил- β -D-глюкозамідідаза	NAG	–	Інозітол	INO	–
Цитрат Сімпсона	SCI	+	γ -глутамілтрансфераза	γ GT	+
Лактоза	LAC	–	Фосфатаза	PHS	+
Манітол	MAN	+	Ескулін	ESL	+
Трегалоза	TRE	+	Глюкоза (анаеробно)		–
Ксилоза	XYL	+	α -галактозидаза	α GA	–
Арабіноза	ARA	+	β -галактозидаза	β GA	–

Дослідження біологічних властивостей виділених ізолятів провели з використанням двох тест-систем – NEFERMtest24 MikroLaTES (дод. Б) і тест-системи API 20 E (дод. Б) для того, щоб визначити більше характеристик бактерій, необхідних для їх ідентифікації. Тест-система NEFERMtest24 MikroLaTES забезпечила можливість оцінки ферментативної активності ізолятів за широким спектром метаболічних шляхів, зокрема, гідролізу вуглеводів, амінокислотного метаболізму, утворення органічних кислот та використання специфічних субстратів. Отримані результати продемонстрували, що більшість ізолятів активно метаболізують глюкозу, мальтозу, сахарозу та інші прості вуглеводи, тоді як здатність до розщеплення складних полімерів, таких як крохмаль і целюлоза, відзначалася лише в окремих ізолятів. Використання тест-системи API 20 E дозволило уточнити біохімічний профіль ізолятів та підтвердити наявність певних ферментативних активностей, таких як утворення індолу, здатність до утилізації цитрату та продукування ацетону. Крім того, система дозволила виявити ознаки патогенного потенціалу окремих ізолятів,

зокрема через визначення їхньої здатності до продукції токсичних метаболітів або впливу на ріст інших мікроорганізмів.

Таблиця 4.9

Фізіолого-біохімічні властивості ізолятів з *Abies alba* (ураження типу А)

Тести	Виділений ізолят бактерій з <i>Abies alba</i>
Жовтий пігмент	—
Редукція нітратів	+
Утворення H ₂ S	—
Утворення індолу	—
β-галактозидаза	—
Аргініндегідролаза	+
Лізін декарбоксилаза	+
Орнітин декарбоксилаза	+
Використання цитрата	+
Уреаза	—
Триптофан деаміназа	+
Реакція Фогес-Проскауера	+
Желатиназа	+
Використання: Глюкози (анаеробно)	—
Маніту, інозиту, сорбіту, рамнози, сахарози,	—
Мелібіози, амігдалину, арабінози	—

Виявлено, що виділені бактерії не використовують лактозу і глюкозу (анаеробно), подібно до бактерій роду *Pseudomonas*. Але ізольовані бактерії оксидазопозитивні, і не можуть бути фітопатогенними. З іншого боку, ці бактерії редукують нітрати і дають реакцію Фогес-Проскауера, подібно до бактерій роду *Pectobacterium* (*Erwinia*). Але за комплексом досліджених характеристик ці бактерії не можуть бути віднесені до роду *Pectobacterium* (*Erwinia*), оскільки вони анаеробно не використовують глюкозу. Отже, виділені із внутрішніх тканин *Abies alba* бактерії є сапротрофами.

Ідентифікацію ізолятів з ураження типу Б (уражені, наче обвуглені трахеїди заболоневої частини сучка) проводили, вивчаючи їх характеристики і порівнюючи з

колекційним штамом *Lelliottia nimipressuralis* 8791 та властивостями бактерій, наведеними у Визначнику бактерій (Bergey, 1994) (табл. 4.10).

Таблиця 4.10

Морфологічні і біохімічні властивості ізолятів з *Abies alba* (ураження типу Б)

Тести	Ізолят бактерій з <i>Abies alba</i>	<i>Lelliottia nimipressuralis</i> 8791
Фарбування за Грамом	—	—
Рухливість		
Жовтий пігмент	—	—
Оксидаза	—	—
Редукція нітратів	+	+
Утворення H ₂ S	—	—
Утворення індолу	—	—
β-галактозидаза	+	+
Аргініндегідролаза	—	—
Лізин декарбоксилаза	—	—
Орнітин декарбоксилаза	+	+
Використання цитрата	+	+
Уреаза	—	—
Триптофан деаміназа	+	+
Реакція Фогес-Проскауера	+	+
Желатиназа	—	—
Пектиназна активність	—	—
Використання: Глюкози (анаеробно)	+	+
Маніту	+	+
Інозиту	—	—
Сорбіту	—	—
Рамнози	+	+
Мелібіози	+	+
Амігдаліну	+	+
Арабінози	+	+

Примітки: + – наявність властивості, — відсутність властивості, н/д - дані відсутні

Встановлено, що ізоляти із тканин *Abies alba* являють собою грамнегативні прямі або еліпсоїдні палички із перитрихальним розташуванням джгутиків, середні розміри знаходяться в межах 0,6–0,9×0,6–1,7 мкм. У мазках із агарової і бульйонної культури клітини розташовуються поодинокі, парами, рідше – короткими ланцюжками. Капсул і спор не формують.

Колонії на картопляному агарі (КА) формуються округлі, діаметром 4–5 мм, за забарвленням сірувато-білі, рідше з типовим відтінком кремового кольору, напівпрозорі на просвіт, випуклі за формою, зі слабким блиском. Край бактеріальних колоній формує слабкі хвилі, зрідка залишається рівним, гофрована смужка проходить по периферії, напівпрозорі круги і радіальні промені добре помітні на світлі.

На м'ясо-пептонному агарі (МПА) колонії бактерій дрібніші за розміром, сірі за забарвленням, зі слабким блиском, напівпрозорі, зернисті, гладенькі, слабовипуклі. Край колоній слаборадіальноокреслений, валоподібний. У м'ясо-пептонному бульйоні (МПБ) бактерії ростуть добре, формуючи пристіночне кільце, рівномірне помутніння, звурджений осад і плівку.

На середовищах Ейкмана, Ушинського, з аспарагіном ізолювані бактерії також добре ростуть і формують світлу, сірувато-білу плівку. Колонії на середовищах Кінга характеризуються рясним ростом та брудно-молочно-білим забарвленням. Відсутність росту на поживному середовищі з дульцитом являється загальною властивістю ізолюваних нами штамів.

Всі штами утворюють газ і кислоту на мінеральних середовищах із глюкозою, арабінозою, галактозою, лактозою, ксилозою, сахарозою, мальтозою, манозою, сорбітом, манітом, фруктозою, рафінозою, саліцином. Деякі амінокислоти і аміді використовують як джерело вуглецю. Не зареєстровано жодних змін у середовищі з лейцином, цистином, тирозином, цистеїном та триптофаном. Винну та щавлеву кислоти штами не використовували. Протягом доби інтенсивно підлужнюють мінеральні середовища з натрієвими солями бурштинової, кетоглутарової, лимонної, оцтової, молочної, яблучної, мурашиної та фумарової кислот.

Всі досліджені бактеріальні ізоляти демонструють позитивну реакцію в тесті Фогес-Проскауера.

Також ізолювані бактерії не розріджують желатин; молоко згортають швидко, оксидазу та протопектиназу не утворюють; каталазу та уреазу утворюють. Не використовують інозит та сорбіт, не утворюють індол і сірководень (H_2S), але здатні

редукувати нітрати. У них присутня аргініндегідролаза, орнітиндекарбоксилаза, β -галактозидаза, але відсутня лізиндекарбоксилаза, уреаза.

На окремі властивості бактерій вагомо впливає середовище їхнього існування, тому існуючі наразі відмінності між колекційним штамом (*Lelliottia nimipressuralis* 8791) є варіабельністю в середині виду.

Таким чином, на основі проведено ряду спеціальних мікробіологічних експериментів (бактеріологічний аналіз) в умовах *in vitro* на предмет дослідження морфологічних, культуральних і біохімічних властивостей ізолятів (зокрема, ізольованих із зразків вегетативних та генеративних органів *Abies alba* з типовими симптомами ураження бактеріальною водянкою) встановлено та підтверджено морфологічні та біохімічні властивості *Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945) Brady et al. 2013) (Brady et al., 2013), застаріла назва – *Enterobacter nimipressuralis* (Carter 1945) Brenner et al. 1988 – збудник бактеріальної водянки.

Встановлено відповідності біологічних властивостей ізольованих нами бактерій із ключовими чинниками бактеріозів, що безпосередньо контролюють симптоми патологічних процесів у рослинному організмі. Вони включають синтез ферментів, що розкладають пектин, і здатність до бродіння з виділенням кислоти та газу в багатьох вуглеводних середовищах.

4.5. Стан реліктової ценопопуляції *Ulmus glabra* в умовах Покутсько-Буковинських Карпат

Під час обстеження лісів філії «Кутське ЛГ» у лісовому фонді Косівського лісництва (кв. 31, вид. 9) в ущелині лісового потоку на схилі південної експозиції стрімкістю 5° було виявлено ценопопуляцію великовікових дерев *Ulmus glabra* на площі близько 1 га. Знахідка є унікальною з огляду на епіфітотії «голландської хвороби» у минулому столітті, які стали причиною масової загибелі в'язів у лісах Європи. Виявлена ценопопуляція складається із 15-ти дерев *U. glabra* віком близько 100 років, а також включає велику кількість ювенільних і віргінільних особин, що може стати добрим резервом для створення генетичних плантацій (рис. 4.16).

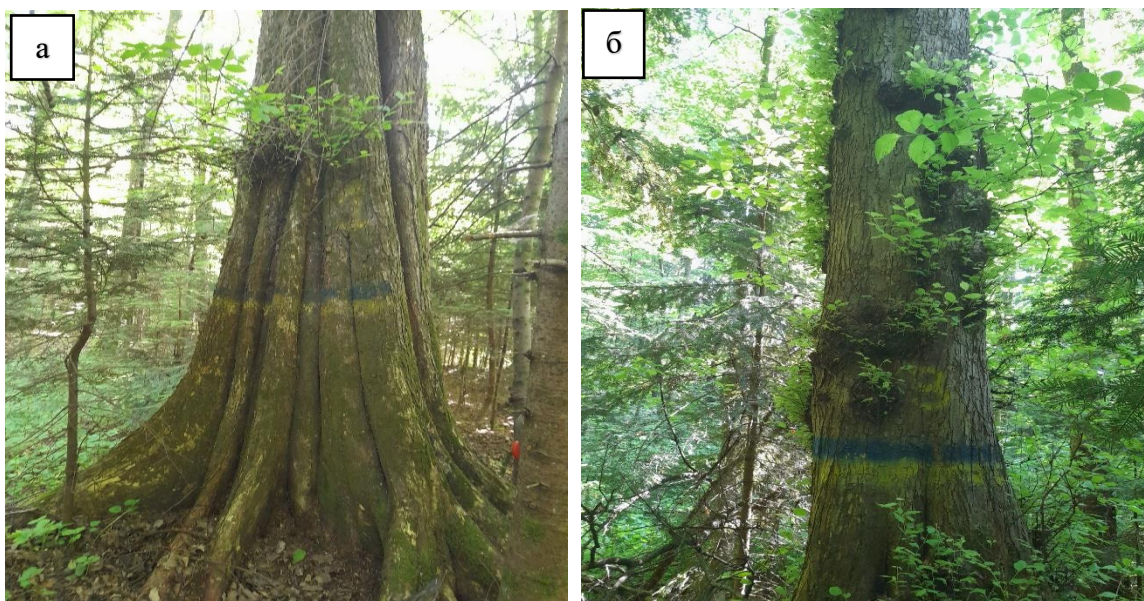


Рис. 4.16. Загальний вигляд великовікових дерев *Ulmus glabra*: облікове дерево №1 (а) та облікове дерево №3 (б)

Детальні лісівничі та фітосоціологічні дослідження показали, що тут сформувався унікальний природний комплекс гірських яружних лісів, синтаксони якого належать до трьох лісових асоціацій, рідкісних у шкалі Європи, які через кліматичні зміни, господарську діяльність людини та супутні патогенні процеси у лісах потрапили у зону ризику зникнення. Це лісові асоціації класу *QUERCO-FAGETEA* Br.-Bl. et Vlieg. 1937 – *Stellario nemorum-Alnetum glutinosae* Lohm., *Ulmo glabrae-Aceretum pseudoplatani* Issler 1926, а у найвищій частині схилу – *Dentario glandulosae-Fagetum* W.Mat.1964 et Guzikowa et Kornaś 1969 у трьох варіантах – *D. g.-F.* 1969 var. *Picea abies*, *D. g.-F.* 1969 var. *Abies alba*; *D. g.-F.* 1969 var. *typicum*. У напрямі від водного потоку вгору вони утворюють сукцесійний ряд гігрофільної рослинності у висотному градієнті яружних лісів. Синтаксон, у межах фітоценозів якого зареєстровано ценопопуляцію *Ulmus glabra*, за загальними фітоценотичними рисами діагностується як фрагмент асоціації *Ulmo glabrae-Aceretum pseudoplatani*. Особини *U. glabra* збереглися лише на першій терасі прируслової частини водного потоку, формуючи смугу, яка йде наступною за *Stellario nemorum-Alnetum glutinosae*. У цьому біотопі найважливішими едифікаторами є особини *U. glabra*.

На основі досліджень динаміки санітарного стану дерев, детальних натурних обстежень і збору біотичного матеріалу ми оцінили сучасний стан і виявили основні

загрози, які можуть призвести до відмирання великовікових дерев *Ulmus glabra*. Для оцінки враховували категорію санітарного стану, ступінь дефоліації та присутність/відсутність водяних пагонів і вегетативних бруньок (табл. 4.11).

Таблиця 4.11

Характеристика санітарного стану великовікових дерев *Ulmus glabra* та чинники його ослаблення

№ дерева	Таксаційні показники		Категорія санітарного стану (I-VI)	Ступінь дефоліації, бал	Водяні пагони і вегетативні бруньки, бал	Видовий склад фітопатогенів
	Діаметр, см	Висота, м				
1	52	30	I (здорові)	0 (0 %)	0 (відсутні)	—
2	52	29	III (дуже ослаблені)	2 (11-50 %)	2 (множинні)	Бактеріальна водянка
3	32	27	I (здорові)	0 (0 %)	0 (відсутні)	—
4	40	28	II (ослаблені)	1 (до 10 %)	1 (поодинокі)	Всихання гілок
5	90	32	II (ослаблені)	2 (11-50 %)	2 (множинні)	Бактеріальна водянка
6	24	20	I (здорові)	1 (до 10 %)	0 (відсутні)	—
7	28	22	I (здорові)	0 (0 %)	0 (відсутні)	—
8	24	18	II (ослаблені)	1 (до 10 %)	1 (поодинокі)	Деформація листків, бура плямистість листків
9	28	20	I (здорові)	0 (0 %)	0 (відсутні)	—
10	48	28	I (здорові)	1 (до 10 %)	0 (відсутні)	—
11	86	33	III (дуже ослаблені)	2 (11-50 %)	3 (повністю вкрите стебло)	Бактеріальна водянка, <i>Ceriporus squamosus</i>
12	56	30	I (здорові)	0 (0 %)	0 (відсутні)	—
13	36	28	II (ослаблені)	1 (до 10 %)	1 (поодинокі)	Деформація листків
14	68	32	II (ослаблені)	1 (до 10 %) 10	1 (поодинокі)	<i>Ceriporus squamosus</i>
15	56	31	I (здорові)	0 (0 %)	0 (відсутні)	—

Встановлено, що в останні роки існуванню цієї реліктової ценопопуляції в'яза, яка пережила епіфітотію «голландської хвороби», загрожує цілий ряд біотичних чинників, серед яких за типовими макроскопічними ознаками діагностовано симптом

небезпечної інфекційної хвороби – бактеріозу. У нижній частині стовбура, зокрема в жолобкуватій прикореневій частині, відмічені типові ознаки ураження бактеріальною водянкою, збудником якої є фітопатогенна бактерія-полібіотроф *Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945) (підтверджено експериментально).

Бактеріологічний аналіз зразків деревини *Ulmus glabra* з типовими ознаками інфікування бактеріальною водянкою проводили в умовах *in vitro* на базі лабораторії відділу фітопатогенних бактерій ІМВ ім. Д.К. Заболотного НАН України. На основі результатів бактеріологічного аналізу з ураженої деревини *U. glabra* виділено ізоляти оксидазонегативних бактерій у колоніях сірого кольору. Діагностування проведено шляхом порівняння їх характеристик з ознаками колекційного штаму *Lelliottia nimipressuralis* 8791 та ідентифіковано за Визначником Bergey, 2005 (табл. 4.12).

Таблиця 4.12

Характеристика бактерій, ізованих із зразків деревини *Ulmus glabra*

Тести	Ізолят бактерій із деревини в'яза	<i>Lelliottia nimipressuralis</i>	
		Колекційний штаб 8791	Bergey, 2005
Фарбування за Грамом	—	—	—
Рухливість	+	+	+
Жовтий пігмент	—	—	—
Оксидаза	—	—	—
Редукція нітратів	+	+	+
Протопектиназа	—	—	—
Використання глюкози (анаеробно)	+	+	+

Встановлено, що ізоляти, виділені із деревини в'яза, як і колекційний штаб *Lelliottia nimipressuralis* 8791, є рухливими грамнегативними бактеріями-паличками з морфологічною формою клітини «бацила». Досліджені бактерії є факультативними анаеробами, які здатні використовувати глюкозу як в анаеробних, так і в аеробних умовах, а також редукують нітрати (дод. Г).

Виділені ізоляти бактерій не виробляють желатиназу та протопектиназу, демонструють стійку позитивну реакцію за тестом Фогес-Проскауера. Як єдине джерело вуглецевого живлення бактерії використовують глюкозу, арабінозу, сахарозу, мелібіозу, амігдалин (табл. 4.13, дод. Г). Вони не використовують інозит та

сорбіт, не утворюють індол і сірководень. У них також відсутня аргініндегідролаза, лізиндекарбоксилаза, але присутня β -галактозидаза та орнітиндекарбоксилаза.

Таблиця 4.13

Властивості фітопатогенних бактерій ізольованих із зразків деревини

Ulmus glabra на стрипах API 20E

Тест	Реакція/фермент	Ізолят із <i>Ulmus glabra</i>	Колекційний штам <i>Lelliottia nimipressuralis</i> 8791
ONPG test	β -галактозидаза	+	+
ADH	ADH Аргінін дигідролаза	–	–
LDC	LDC Лізин декарбоксилаза	–	–
ODC	ODC Орнітин декарбоксилаза	+	+
CIT	CIT Використання цитрату	+	+
H ₂ S	H ₂ S Утворення сірководню	–	–
URE	URE Тест на фермент уреазу	–	–
TDA	TDA Триптофан дезаміназа	–	–
IND	IND Індольний тест	–	–
VP	VP Тест Фогеса-Проскауера	+	+
GEL	GEL Желатиназа	–	–
GLU	GLU Глюкозне бродіння	+	+
MAN	MAN: Бродіння манози	+	+
INO	INO Бродіння інозиту	–	–
SOR	SOR Бродіння сорбітолу	–	–
SAC	SAC Бродіння сахарози	+	+
MEL	MEL Бродіння мелібіози	+	+
AMY	AMY Бродіння амігдаліну	+	+
ARA	ARA Бродіння арабінози	+	+

Примітки: + – позитивна реакція, – негативна реакція

Отже, на основі проведених досліджень і експериментів можемо констатувати, що ураження дерев *Ulmus glabra* спричинюють бактерії, які за морфологічними і фізіолого-біохімічними властивостями ідентифікуються як *Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945).

Виявлено також цілий ряд супутніх фітопатогенів *Ulmus glabra*. Так, асиміляційний апарат піддається негативному впливу через поширення грибів *Taphrina ulmi* (Fuckel) Johanson 1886 (спричинює деформацію, зокрема гофрованість і кучерявість, а також хлоротичність листків), *Septogloeum ulmicolum* (Biv.) Elenkin &

Ohl 1912 і *Septoria ulmi* Ellis & Everh. 1897 (спричинюють плямистість листків, формуючи великі (діаметром 0,5-1,0 см) округлі темно-бурі плями зі світлою облямівкою). Всихання окремих гілок (особливо поширене на порослі) спричинене *Nectria cinnabarina* (Tode) Fr. 1849), внаслідок чого порушується водообмін, що веде до прискороного відмирання листків та засихання пагонів. На стовбурі зареєстровані поодинокі плодові тіла *Cerioporus squamosus* (Huds.) Quél., 1886. Не зважаючи на те, що *Cerioporus squamosus* у молодому віці є їстівним грибом 4 категорії, він є типовим раневим патогеном, який, проникаючи через механічні пошкодження у стовбур або скелетні гілки дерева, спричинює білу дрібнотріщинувату центральну гниль.

У біотопі ценозу *Ulmo glabrae-Aceretum pseudoplatani* ми описали супутню непатогенну мікобіоту, яка утворює консортивні зв'язки різного порядку з деревами в'яза. На корі стовбурів ідентифіковано представників епіфітної ліхенобіоти: *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Parmelia sulcata* Taylor та *Lecanora carpineae* (L.) Vain. (дод. М). Зауважимо, що лишайники у цих лісах є рідкісними, оскільки кора старих в'язів не дозволяє їм розростатися. Відомо, що лишайники майже не шкодять деревам, оскільки рідко заглиблюються у ритідом до живих клітин фелогену. Однак, заселяючи кору, вони ускладнюють газообмін, затримують стік опадів і тим самим сприяють розвитку фітопатогенних міко- і мікроорганізмів, а також шкідливих комах. Останніми роками лишайники пропонують використовувати у якості індикаторів фізіологічного стану дерев, зокрема, орієнтуючись на їхню присутність чи відсутність, а також щільність заселення субстрату. Серед гумусових сапротрофів тут найчастіше трапляються великі «відьмині кільця» плодових тіл *Megacollybia platyphylla* (Pers.) Kotl. & Pouzar, 1972 і поодинокі екземпляри *Strobilomyces strobilaceus* (Scop.) Berk. 1851, який наразі зі статусом «зникаючий» занесений до списків Червоної книги України (Червона книга України, 2009).

Візуальне обстеження великовікових дерев *Ulmus glabra* виявило типові макроскопічні симптоми бактеріальної водянки, що пізніше підтвердилося в ході експериментальних досліджень. Зареєстровані ознаки є ідентичними до описаних у спеціальній науковій літературі типових проявів бактеріозу такого типу (Черпаков,

2017), що підтверджує стійкі ознаки інфікування бактеріальною водянкою незалежно від регіону досліджень та виду деревної рослини.

На основі проведених досліджень і спостережень у в'язових лісах Покутсько-Буковинських Карпат виокремлено типові симптоми бактеріальної водянки *Ulmus glabra*, до яких належать наступні морфологічні та анатомічні ознаки, а також видозміни структур інфікованих дерев. Зокрема встановлено, що первинні симптоми та симптоми, які розвиваються за активної фази хвороби – різняться.

Первинні симптоми: ажурність або зрідженість крони дерева; прискорене в'янення листків і пагонів; зміна забарвлення (пожовтіння) та передчасне опадання асиміляційного апарату на окремих пагонах чи загалом усієї крони дерева; мокра прикоренева частина стовбура; поздовжні тріщини на корі – типова діагностична ознака бактеріальної водянки, яка свідчить про перехід хвороби у активну фазу.

Активна фаза хвороби: виділення з тріщин бактеріального ексудату, який у квітні-травні активно фонтанує, а згодом висихає на поверхні кори, формуючи добре помітні темні мокнучі плями або вугільно-чорні підтьоки, які стікають вниз по стовбуру від місця інфікування, а згодом – розтікаються по поверхні ґрунту. Ексудат – це рідина в'язкої консистенції, буро-коричневого забарвлення, яка є сумішшю бактеріальних клітин та соку деревної рослини, яка має типовий неприємний запах масляно-кислого бродіння та супроводжується утворенням бульбашок (рис. 4.17 а);

- біля основи скелетних гілок і окремих сучків на корі формуються чорні мокнучі плями і виразки, іноді вчавлені раковини різної форми і розмірів. З часом кора навколо цих утворень відмирає, внаслідок чого можливе оголення значної частини лубу. При знятті поверхневого шару перидерми і частини первинної кори можна помітити бурі або темно-бурі некротичні ділянки, іноді з фіолетовим відтінком, що поширюються від місця первинного інфікування вгору і вниз на довжину від 0,3 м до 0,8 м і більше, часто досягаючи рівня корневих лап (4.17 б);

- масове утворення водяних пагонів на стовбурах. Водяні пагони є укороченими, мають хлорозні, бліді або жовтуваті, недорозвинені листки і формують дуже характерні «відьмині мітли» (рис. 4.17 в);

- на поперечному зрізі стовбура візуалізується патологічне або несправжнє ядро зірчастої форми. Деревина патологічного ядра волога, з різким кислим запахом.

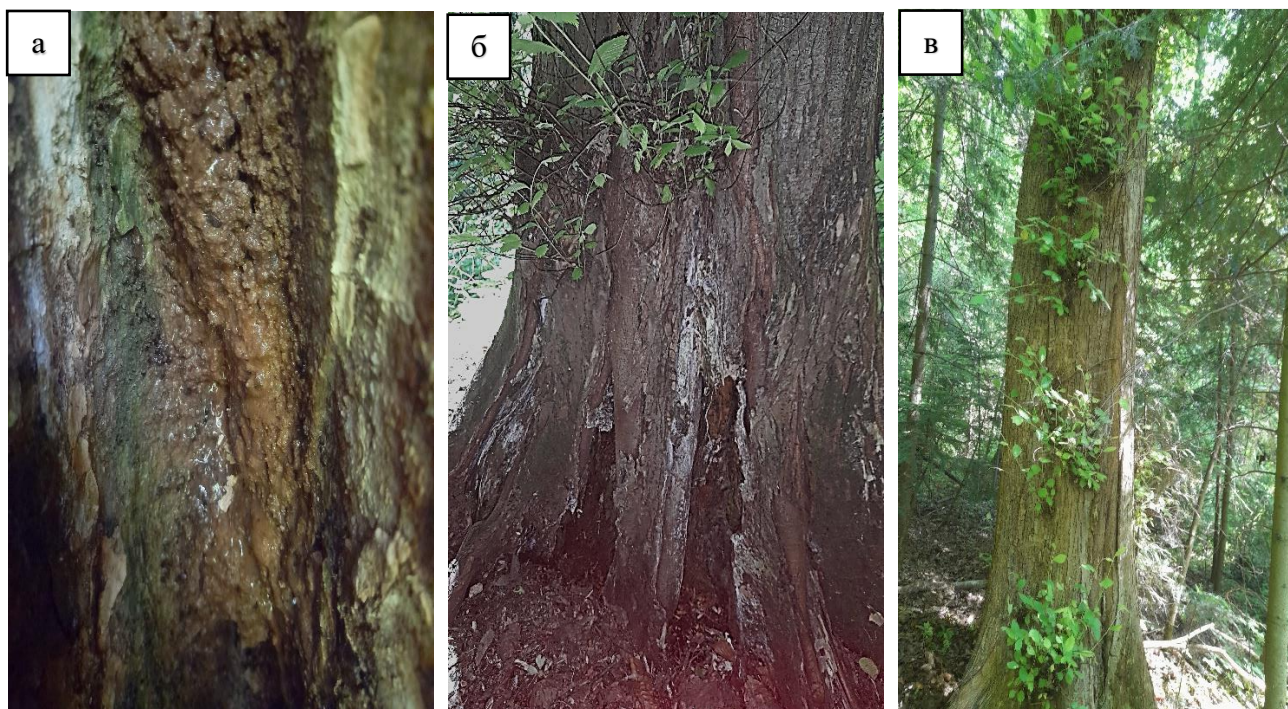


Рис. 4.17. Макроознаки бактеріальної водянки на стовбурах *Ulmus glabra*: а – витікання бактеріального ексудату, б – поздовжні виразки у прикореневій частині стовбура, в – масове формування «відьминих мітел»

Вторинні видозміни на пізніх стадіях хвороби:

- на завершальному етапі бактеріальної водянки патогенез супроводжується і підсилюється ксилотрофами та деревинозабарвлюючими грибами. При таких умовах на поперечному зрізі стовбура спостерігається потемніння річних кілець, деформація, викривлення гілок та верхівки.

- у дерев спостерігається відмирання крони, пошкодження коренів та швидка загибель.

Встановлено, що стійкі до мікозів і «голландської хвороби» особини *Ulmus glabra* в останні роки уражуються системним судинно-паренхіматозним захворюванням, що призводить до ослаблення і наступної загибелі великовікових дерев. Досліджено, що всихання дерев розвивається із верхньої частини крон, згодом формуються поздовжні тріщини з відшаруванням ритідому, з яких відбувається фонтаноподібний викид ексудату. У нижній частині стовбурів у глибоких прикореневих складках, які переходять у дошкоподібні корені, появляються ділянки

микрої гнилі з типовим кислим запахом. У цей час відбуваються зміни у морфологічній будові стовбура – з’являються багаточисельні водяні пагони і формуються дуже характерні «відьмині мітли». У анатомічній будові відмічається побуріння ксилеми, поява різкої межі між ділянками здорової і інфікованої деревини, формування патологічного ядра. Досліджено і експериментально підтверджено, що *Lelliottia. nimipressuralis* є головним і найбільш небезпечним агентом впливу на стан і життєздатність великовікових дерев *U. glabra* та найближчими роками (зважаючи на інтенсивність розмноження та поширення фітопатогенних бактерій) може призвести до їхнього відмирання. Передумовою масового поширення бактеріальної водянки в межах реліктової ценопопуляції *U. glabra* в умовах Покутсько-Буковинських Карпат є зниження резистентності та біотичної стійкості рослини за рахунок предикторів впливу, зокрема, гідротермічного стресу та кліматичних змін (Shvydenko, Buksha & Krakovskaya, 2018; Zhang et al., 2018), а також розвиток деструктивних процесів, спричинених менш агресивними інфекційними агентами – збудниками хвороб асиміляційного апарату, некрозів, стовбурових гнилей, а також комах-фітофагів та ін.

У подальшому перспективним напрямком досліджень є розробка специфічних методів та способів захисту лісових деревних рослин, зокрема з використання біопрепаратів на базі *Bacillus* sp. та інших міко- і мікроорганізмів з наявними антагоністичними властивостями до фітопатогенів.

Висновки до розділу 4

1. Наразі в лісових насадженнях за участю *Abies alba* України та світу спостерігається масове і динамічне поширення патологічних явищ нез’ясованої етіології. Відзначається, що останніми десятиліттями ялицеві деревостани характеризуються зниженою резистентністю і конкурентноспроможністю, навіть ті, які зростають в оптимальних умовах. Висунуто ряд припущень щодо причин даного явища, зокрема йдеться про кліматичні зміни та гідротермічний стрес, інвазійних інфекційних агентів та шкідників.

2. На основі проведених досліджень системно-структурного аналізу мікобіоти лісів за участю *Abies alba* у Покутсько-Буковинських Карпатах, зафіксовано та ідентифіковано 54 види грибів. З них 13 видів формують консортивні зв'язки з *Picea abies*, 6 видів – із *A. alba* та 35 видів – із *Fagus sylvatica*.

Сучасний стан та особливості таксономічної структури ідентифікованих видів показав, що 18,5 % представників належать до відділу *Ascomycota* та 81,5 % – до *Basidiomycota* царства *Fungi*. Виявлена грибна біота належать до 5 класів, 6 підкласів, 13 порядків, 4 підпорядків, 31 родини, 45 родів. Найбільш чисельним виявився порядок *Polyporales*, до якого віднесені 31,4 % видів мікобіоти. Найменш чисельно представлені порядки *Corticiales*, *Gomphales*, *Phallales*, *Pucciniales* та *Tremellales*, до яких віднесені по 1,9 % видів відповідно для кожного порядку.

Серед представників досліджуваної мікобіоти лісів за участю *Abies alba* у Покутсько-Буковинських Карпатах найширше представлені сапроксилотрофи, що загалом розвиваються на сухостійній та опалій деревині. Значно меншою кількістю видів представлені облігатні і факультативні патогени, а також гумусові сапротрофи.

3. Зафіксовано та ідентифіковано типові симптоматичні ознаки ураження *Abies alba* різних вікових груп виразково-пухлиноподібною хворобою (збудник – облігатний фітопатоген *Melampsorella cerastii* Wint.). Основними симптомами є утворення на молодих гілках та пагонах типових муфтоподібних наростів, а також «відьминих мітел». Середньозважений показник поширення хвороби дорівнює 43,5 % на підрості і 7,1 % – на деревах старших вікових груп. Розвиток даної патології веде до загального ослаблення дерев *A. alba*, що робить її сприйнятливою до впливу інших чинників навколишнього середовища.

4. Встановлено, що ослаблення та відмирання деревостанів Покутсько-Буковинських Карпат за участю *Abies alba* пов'язано із небезпечного захворювання бактеріальної етіології – бактеріальною водянкою. До основних симптомів інфікування дерев ялиці збудником бактеріальної водянки відноситься формування тріщин та виразок на пагонах і стовбурах, відшарування ритідому, рясні виділення ексудату, оголення первинної кори та флоєми, дерева формують типовий «їжакуватий вигляд» унаслідок масового розвитку водяних пагонів. Ці результати підкреслюють

важливість вивчення та розуміння комплексу симптомів для ранньої діагностики та ефективного контролю цієї бактеріальної хвороби. Експериментально підтверджено, що збудником бактеріальної водянки *A. alba* є фітопатогенна бактерія-полібіотроф *Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945).

5. На основі натурних і експериментальних досліджень зроблено висновок, що особини, що входять до реліктової популяції *Ulmus glabra* Покутсько-Буковинських Карпат, які пережили епіфітотію «голландської хвороби», наразі піддаються загрозі загибелі через інфікування бактеріальною водянкою, викликану агресивною фітопатогенною бактерією *Lelliottia nimipressuralis*. Супутніми патогенами дерев в'яза є *Taphrina ulmi* (Fuckel) Johanson, *Septogloeum ulmicolum* (Biv.) Elenkin & Ohl, *Septoria ulmi* Ellis & Everh, *Nectria cinnabarina* (Tode) Fr. та *Cerioporus squamosus* (Huds.) Quél.

Основні положення розділу опубліковані в статтях: Гойчук, та ін., 2019б «Бактеріози лісових деревних рослин у лісах Полісся та Лісостепу України»; Kulbanska, et al., 2021b «*Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945) Brady et al. 2013 – the causative agent of bacterial dropsy of common oak (*Quercus robur* L.) in Ukraine»; Kulbanska, et al., 2021d «Bacterial and fungal interactions in the tuberculosis pathology of common ash in Ukraine»; Kulbanska, 2022 «Etiology of Bacterial Wetwood of *Quercus robur* L.»; Kulbanska, et al., 2022 «*Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945) Brady et al. 2013 as the causative agent of bacterial wetwood disease of common silver fir (*Abies alba* Mill.)»; Kulbanska, et al., 2023 «The role of aphyllorphoroid macromycetes as indicators of forest ecosystem disruption and reducers of biomass accumulation»; Kulbanska, 2024 «Systematic and structural analysis of forest mycobiota with the participation of *Abies alba* Mill. in the Pokutsko-Bukovyna Carpathians»; Kulbanska, et al., 2024a «Ulcerative tumor-like disease of white fir in the forest stands of the Pokuttia Carpathians».

Тезах і матеріалах наукових конференцій: Кульбанська, 2022 «Симптоматика та етіологія бактеріальної водянки ялиці білої (*Abies alba* Mill.) в Українських Карпатах»; Гойчук, та ін., 2022 «Асоційовані з бактеріозами дуба звичайного фітопатогенні бактерії в Україні»; Гойчук, та ін., 2022 «Бактеріальна водянка *Quercus*

robur L.: етіологія, симптоматика, патогенез»; Кульбанська, та ін., 2023 «Роль афілофороїдних макроміцетів як індикаторів порушення лісових екосистем та редуцентів накопичення біомаси»; Кульбанська, 2023 «Бактеріальна водянка *Ulmus glabra* Huds. у реліктовій ценопопуляції Покутських Карпат»; Кульбанська, 2023 «Етіологія та симптоматика виразково-пухлиноподібної хвороби *Abies alba* Mill. в деревостанах Покутських Карпат»; Kulbanska, 2023 «Bacterial wetwood of *Ulmus glabra* Huds. in the relict cenopopulation of the Pokutsky Carpathians»; Кульбанська, 2024 «Фітосанітарний стан реліктової ценопопуляції в'яза шорсткого у Покутських Карпатах»; Кульбанська, 2024 «Виразково-пухлиноподібна хвороба ялиці білої в деревостанах Покутських Карпат».

РОЗДІЛ 5

МЕХАНІЗМ ОСЛАБЛЕННЯ ТА ДЕГРАДАЦІЇ ДЕРЕВОСТАНІВ ЗА УЧАСТІ *ABIES ALBA*

5.1. Головні предиктори впливу та стадії деградації дерев *Abies alba*

Деградація *Abies alba* – це динамічне явище, яке характеризується поступовим ослабленням і відмиранням деревних рослин, що зростають в оптимальних для себе умовах (вологі груди D₃), проте піддаються прямому та опосередкованому впливу комплексу абіотичних (глобальні зміни клімату та відповідно зміна температурного та гідрологічного режимів), біотичних (збудники інфекційних хвороб, зокрема фітопатогенні бактерії) та шкідники) та антропічних (рекреаційне навантаження та техногенні емісії) чинників навколишнього середовища. Загальний процес деградації *A. alba* можна розглядати як результат інтеграції численних чинників довкілля, що діють на різних рівнях рослинної організації, від молекулярного до екосистемного. Ці фактори взаємодіють і накопичуються протягом часу, перешкоджаючи природному відновленню деревостанів і прискорюючи деградаційні процеси процеси. Тому дослідження механізмів деградації *A. alba* є важливим для розробки стратегій лісовідновлення, спрямованих на зміцнення стійкості деревостанів і збереження здоров'я лісових екосистем Покутсько-Буковинських Карпат.

Складовою частиною наших досліджень було вивчення визначальних закономірностей проявів та характеру епіфітотійного процесу бактеріальної водянки *Abies alba* як головної ознаки дестабілізації функціонування дослідних деревостанів. Епіфітотія бактеріальної водянки має виражені наслідки для структури деревостанів, зокрема знижується густина та життєздатність дерев, змінюється їхній віковий і породний склад, а також посилюється конкурентна взаємодія з іншими видами. Ці процеси формують своєрідне замкнуте коло деградації, де біотичний стрес підсилює негативний вплив екологічних та антропогенних факторів.

Нами детально досліджено головні предиктори впливу на стан дерев *Abies alba* в умовах Покутсько-Буковинських Карпат та виокремлено послідовність та типову

симптоматику стадій деградації. Зокрема, виділено п'ять стадій деградації дерев *A. alba* – логістична (I), проміжна (II), експоненціальна (III), логарифмічна (IV) та саногенез (V).

Зважаючи на глобальні кліматичні зміни, які пов'язані зі зростанням середньорічної температури повітря, великої добової амплітуди її коливання, періодичних тривалих посушливих періодів влітку, відсутності стійкого снігового покриву взимку тощо, стає зрозуміло, що багато біологічних видів, у т. ч. лісові деревні рослини, втрачають можливість адаптуватись до трансформованих умов навколишнього середовища, що може вплинути в найближчому майбутньому не лише на їхній видовий склад, віталітет (віталітетність), а й на збереженість. При цьому, окремі компенсаційні захисні механізми адаптації екосистеми деякий час дозволяють підтримувати на достатньому (належному) рівні її основні параметри. Проте раптові, тривалі трансформації умов навколишнього середовища вагомо сповільнюють пристосувальні можливості екосистеми, наслідком чого є повна або часткова перебудова її внутрішньовидової структури, втрата або порушення природних функцій, виникнення незворотних деградаційних процесів, розладнання та її цілковите зникнення. Саме тому ми виокремлюємо процес кліматичних змін як **I «логістичну» стадію деградації *Abies alba***, а також як провідний каталізуючий чинник даного явища, який супроводжує (або має опосередкований вплив) інші стадії деградації. Отже, своєрідний пусковий процес деградації – синоптичні аномалії, котрі дестабілізують фітогормональний баланс рослин, що є результатом біотичного стресу з різноманітними зовнішніми та внутрішніми проявами.

Також зазначаємо, що I стадія деградації ялиці сформувалася під впливом не лише абіотичних чинників навколишнього середовища, а й внаслідок антропогенного впливу. Мова йде про вирубування листяних видів деревних рослин, внаслідок чого відбулося перетворення складного за формою та мішаного за складом, зазвичай буково-ялицевого, деревостану у чистий ялицевий, а також зрідження деревостану до повноти 0,7 і нижче. Згадані чинники є тригерами активізації аутомікро- і мікобіоти, особливо її патогенного складника, насамперед вітальних ендофітів, у першу чергу – бактерій. Подібну симптоматику деградації лісових деревних рослин ми спостерігали

також на інших хвойних, зокрема на *Pinus sylvestris* та *Picea abies* (дод. Н). Дослідження щодо ролі і місця вітальних облігатів в патології *A. alba* наведені у відповідних підрозділах дисертації.

Варто зазначити, що досить складно чітко виокремити часові межі тривалості І стадії деградації (як етапу послаблення біотичної стійкості *A. alba*, як і інших лісових деревних рослин) внаслідок негативної дії змін клімату (гідрологічний та температурний режими) та антропоїчного чинника, пов'язаного з порушенням структури і функцій лісового біоценозу та зі зміною повноти деревостану через вирубування листяних деревних рослин, зокрема *Fagus sylvatica*. Наші дослідження, зокрема в насадженнях з вирубкою бука, засвідчили, що протяжність І стадії у поєднанні з іншими стадіями може тривати щонайменше 15-20 років. Звичайно, негативними тригерами можуть виступати й інші абіотичні (насамперед кліматичні) і антропоїчні чинники.

Наявні мікроклімат (метеорологічні умови) та ослаблення гідротермічним стресом деревних рослин *Abies alba* сприяв заселенню дерев протягом вегетаційного періоду 2015-2016 рр. та 2023-2024 рр. (особливо масово – у лісових масивах Косівського лісництва філії «Кутське лісове господарство», зокрема кв. 35 вид. 9) небезпечним фітофагом. Фіксується зрідження крони дерев, пожовтіння і передчасне випадання хвої у незначному обсязі. Дані симптоми інвазії є типовими для фітофага – хермеса ялицевого стовбурового (синонім – бальзамічна шерстиста попелиця) (*Adelges (Dreyfusia) piceae* (Ratz.)), який є небезпечним шкідником дерев роду *Abies* (зокрема *A. balsamea*, *A. fraseri*, *A. lasiocarpa*, *A. amabilis*, *A. grandis* та *A. alba*) у Британській Колумбії, Атлантичних провінціях, на північному сході та північному заході Сполучених Штатів та країнах Європи. Ці комахи є малопомітними, за макроскопічними ознаками схожі на представників надроду *Aphidoidea* (Franić, et al., 2023).

Для живлення *Adelges piceae* вводить свій ротовий апарат у флоему дерева-господаря, викликаючи аномальний розвиток (ріст і ділення) клітин, що обмежує транспортування води, спричиняючи потовщення клітин та перешкоджаючи формуванню бруньок. Внаслідок цього також може спостерігатися явище ажурності

крони, локальне пожовтіння та опадання хвої, зниження фотосинтезу. На стовбурах дерев та пагонах ялиці чітко візуалізувалися білі, шерстисті пучки (кульки), які за консистенцією нагадували вату (рис. 5.1 а). На окремих пагонах відмічено набряк гілкових вузлів і верхівкових бруньок, набряки були невеличкі за розміром і мали неправильну форму (рис. 5.1 б).



Рис. 5.1. Білий шерстистий ватоподібний наліт на скелетній гілці (зліва) та набряк гілкових вузлів на пагонах *Abies alba* (справа)

Постійні інвазії шкідника можуть спричинити повільний занепад і навіть загибель дерева-господаря, а пошкодження центрального пагона (стовбура) дерева може спричинити формування неправильного росту річних кілець. Таким чином, можна виділити **II «проміжну» стадію деградації** ялиці. Орієнтовна тривалість даного періоду складає ± 15 років.

Згідно наших досліджень, перші нетипові тривожні симптоми, що засвідчили незворотні деградаційні процеси в межах лісового біоценозу за участю *Abies alba*, були зареєстровані у 2010-2012 рр. локально, тому були частково проігноровані (у цей період відбувалось масове всихання *Picea abies* не лише в дослідному регіоні, а й у межах ареалу її зростання). Більш ранню деградацію *P. abies* і *Pinus sylvestris*, порівняно з *A. alba*, ми пов'язуємо з особливостями будови кореневих систем цих деревних рослин (відомо, що ялина і сосна мають поверхневу кореневу систему і тому вони дуже чутливі до зміни гідрологічного режиму, порівняно з деревними

рослинами, які формують стрижневу кореневу систему). На ранніх (початкових) стадіях деградації *A. alba* спостерігалась ледь помітна зміна типового забарвлення асиміляційного апарату, починаючи з верхівки крони, незначна ажурність, поява поодиноких водяних пагонів.

Подальші дослідження *Abies alba* у лісових насадженнях дослідного регіону, зокрема в Пістинському лісництві, засвідчили суттєве погіршення її фізіологічного (фітосанітарного) стану. В ході проведення рекогносцирувальних обстежень у січні 2016 року було виявлено від 12 до 20 % сухостійних дерев ялиці, які віднесені нами до IV-V категорії санітарного стану. У березні ця кількість варіювала в межах 30-50 %, а на кінець літа було виявлено до 60-70 % дерев *A. alba* різної категорії ослаблення (від ослаблених до сухостійних, у т.ч. і сухостійних минулих років) старших вікових груп. Підріст ялиці, висотою 1-2 м може мати значний вік – від 30 і більше років. Всихання проявилось різко і призвело до загибелі дерев за надзвичайно короткий проміжок часу (від кількох тижнів до 1-2 місяців). Ми вважаємо, що сухостійні дерева IV-V категорії санітарного стану на кінець літа – це перехід від «клінічного» відмирання до «біологічного» (кінцева стадія, з наступною біодеструкцією).

Зазвичай симптоматика всихання *Abies alba* проявляється швидко та інтенсивно в квітні-травні місяці. При цьому ми досить часто спостерігали відмерлі на початковій стадії дерева ялиці білої без зміни забарвлення хвої. Відсутність явних макроознак патології ускладнює ранню діагностику до того часу, поки дерева почнуть проявляти більш очевидні симптоми. Подібна швидка і неочевидна симптоматика всихання може бути наслідком комплексного впливу біотичних і абіотичних стресорів, таких як зміни в навколишньому середовищі, порушення екологічного балансу в деревостані або інвазія патогенів. Серед видимих симптомів патології *A. alba* можна виокремити наступні процеси: інтенсивне всихання крони, яке розпочинається із верхньої частини; утворення на стовбурах тріщини та виразок, відшаровування ритідому, виділення ексудату (іноді досить рясного) з характерним запахом бродіння (рис. 5.2 а), оголення первинної кори та флоєми, а за два роки візуалізується ранева меристема (рис. 5.2 б).

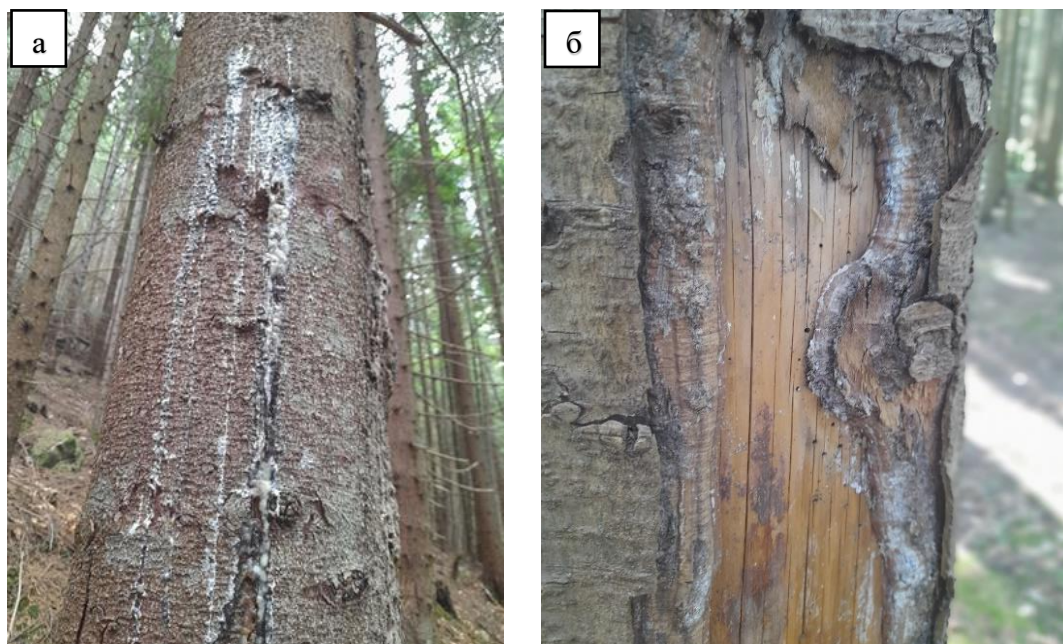


Рис. 5.2. Тріщини і ексудат на ритідомі (а) та виразка з оголеною вторинною флоємою та раневою меристемою (калюсом) (б)

Навіть у середині спекотного літа основи стовбурів залишаються вологими, що свідчить про блокаду ксилемної течії у стовбурі (рис. 5.3). Також надмірна вологість у нижній частині стовбура може створювати сприятливі умови для розвитку небезпечних видів грибів та бактерій. Такі симптоми можуть вказувати на порушення фізіологічного стану дерев, що веде до масового їх відмирання.

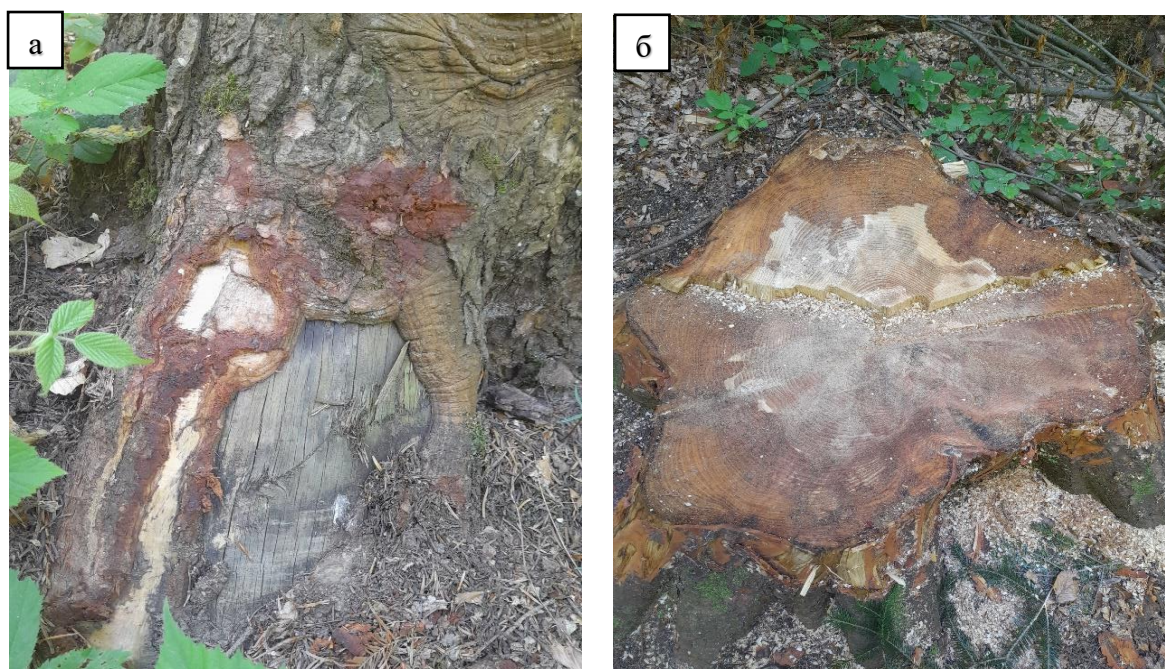


Рис. 5.3. Мокрі кореневі лапи стовбура ростучого (а) та мокра основа зрізаного дерева *Abies alba* (б)

Зовнішній вигляд стовбурів *Abies alba* набуває специфічних рис, що характеризуються як «їжакуватість». Це явище зумовлене інтенсивним утворенням та розвитком водяних пагонів на поверхні стовбура, які відмирають упродовж кількох вегетаційних періодів (рис. 5.4). Цей феномен часто є індикатором стресового стану дерева або певних порушень у його розвитку. «Їжакуватість» стовбурів *A. alba* може бути ознакою екологічних змін або впливу патогенних факторів на деревостан. Нами встановлено, що «їжакуваті» пагони не заростають, а утворюють в стовбурі так звані «тютюнові» сучки.

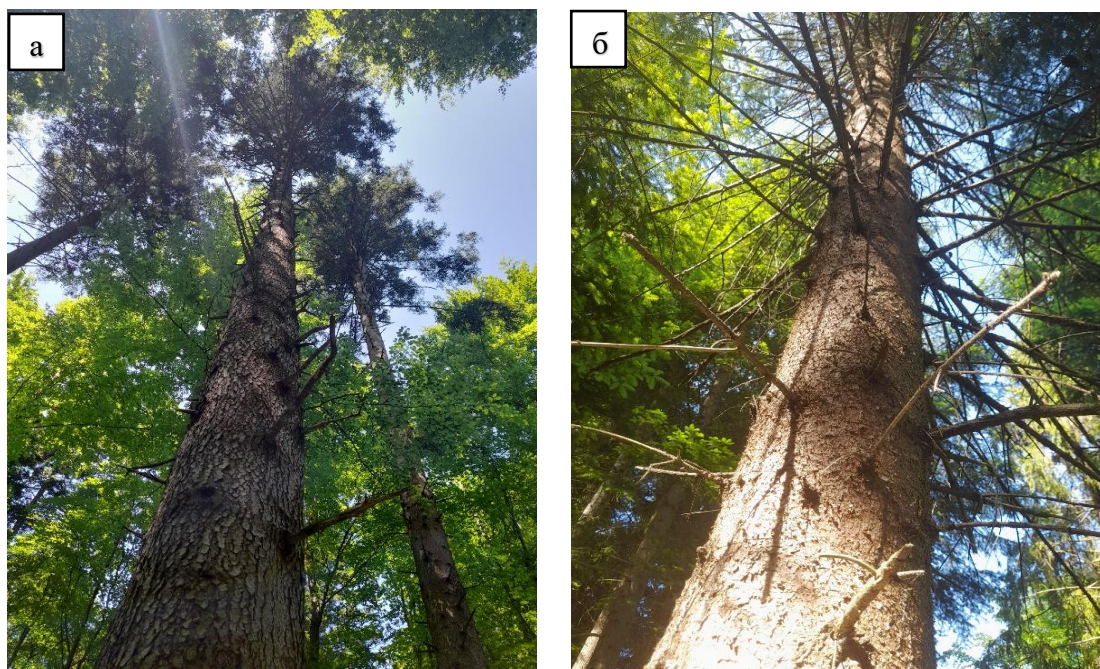


Рис. 5.4. «Їжакуватий» вигляд стовбурів *Abies alba*

Зазначені симптоми є типовими для хвороб бактеріальної етіології, зокрема бактеріальної водянки (збудник – фітопатогенна бактерія *Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945), що підтверджено нами в ході проведення спеціальних мікробіологічних досліджень. Таким чином, інфікування дерев *Abies alba* бактеріальною водянкою ми вважаємо початком **III «експоненціальної» стадії деградації**. Тривалість даного періоду була короткою (орієнтовно 1-2 роки), що можна пояснити віковою вірулентністю та агресивністю збудника, а також контактним способом поширення інфекції (тобто безпосередньо від інфікованих особин до здорових).

Експоненціальна стадія, фактично свідчить про те, що імунний статус рослин є достатнім для локалізації збудника. Атака патогена поступово наростає, що проявляється у порушенні нормальних взаємовідносин між рослиною та навколишнім середовищем. Отже, прослідковано феномен «виявлення» патогеном рослинного субстрату, здатність проникати у нього, колонізувати та здійснювати інвазію у тканини рослини-господаря. Визначальна характеристика проміжної стадії – виражена здатність інокулюму патогена долати опір природного захисту рослин і розмножуватись у ньому. В результаті цього процесу утворюються токсини та інші патогенні метаболіти, що призводять до порушення водного балансу в клітинах, а також до значних змін у структурі і функціонуванні тканин рослини. У подальшому спостерігається динамічний розвиток патологічних процесів у межах рослинного організму. Отже, патогенність, це полідетермінантна, багатофакторна властивість збудника бактеріальної водянки. Своєрідним, фенотипічним проявом якого є вірулентність. Важливо, що вірулентність є не сталим параметром, а змінною характеристикою, яка залежить від багатьох зовнішніх і внутрішніх чинників, включаючи генетичну особливість збудника та стан імунної системи дерева. Крім того, патологічні процеси супроводжуються змінами у біохімічних і фізіологічних показниках дерева, що в свою чергу, підвищує сприйнятливість дерева до подальших інфекцій та ослаблює його здатність до самовідновлення.

Окрім типових симптомів водянки відмічали також формування значної кількості незарослих і неочищених сучків (рис. 5.5 а), аномальні зміни в анатомічній будові деревини, а також засмоленість шишок (рис. 5.5 б). Ці додаткові симптоми свідчать про активний розвиток патологічних процесів у дереві, що посилюється під впливом бактеріальної водянки. Формування незарослих і неочищених сучків є результатом порушення нормального росту і розвитку дерева, що може бути пов'язано з порушенням функцій фітогормонів та процесів регенерації тканин. Ці зміни обмежують ефективність транспортування води та поживних речовин. Засмоленість шишок може бути захисною реакцією дерева на дію патогена, а також свідчить про ослаблення і порушення нормальних фізіологічних процесів.

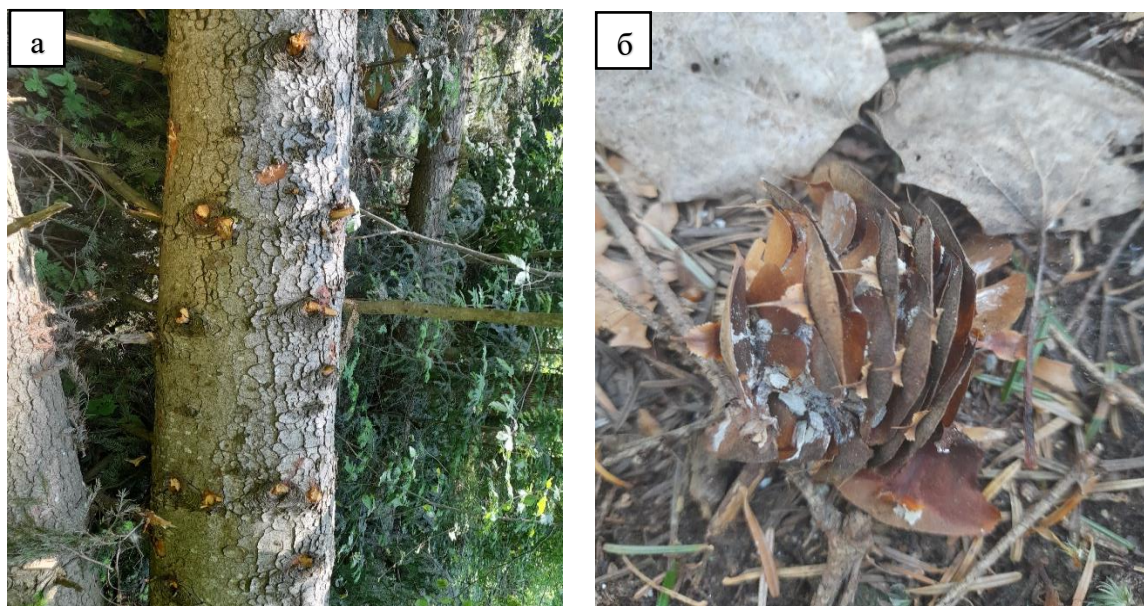


Рис. 5.5. Незарослі та неочищені сучки (модельне дерево №3) (а) та засмолена шишка *Abies alba* (б)

Наступні нетипові зміни пов'язані з інфікуванням дерев *Abies alba* різного віку (розпочинаючи з 5-10 річних особин) *Melampsorella cerastii*. Характерними симптомами, що підтверджують дану патологію, є формування «відьминих мітел» у кронах дерев та ракових напливів або муфтоподібних пухлин на пагонах (рис. 5.6). На даному етапі кліматичні показники незначною мірою впливають на розвиток патології. Орієнтовна тривалість даного етапу складає (3-10 років).

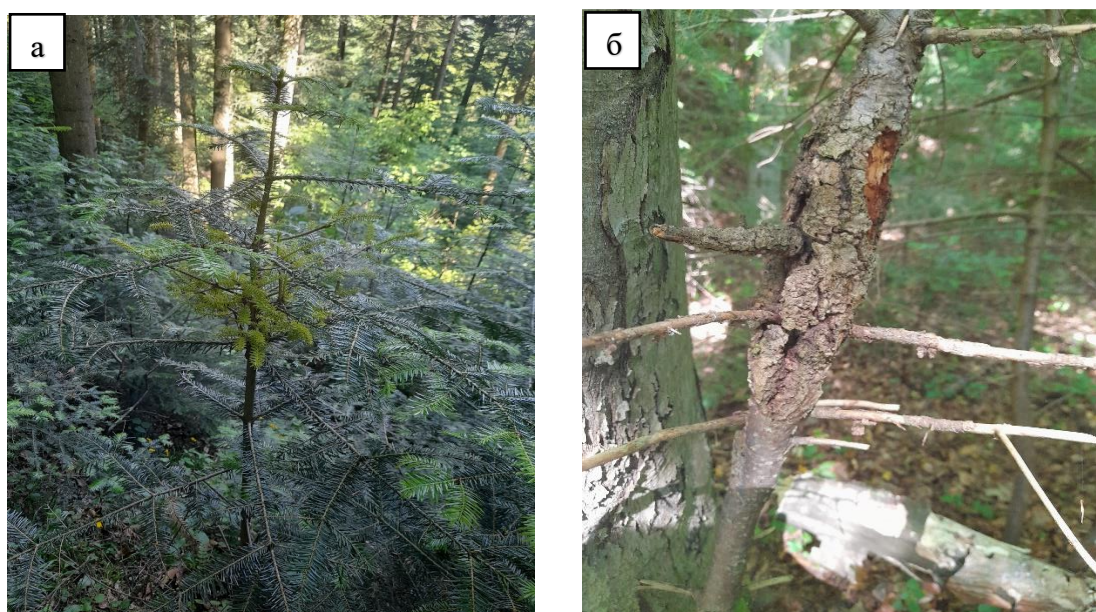


Рис. 5.6 «Відьмина мітла» (а) та виразково-пухлиноподібна хвороба на пагоні *Abies alba* (б)

IV «логарифмічна» стадія деградації *Abies alba* тісно пов'язана із її заселення вторинними фітопатогенами різної трофічної спеціалізації та ксилофагами. Зареєстровані базидіоми дереворуйнівних (*Heterobasidion annosum*, *Armillaria mellea*, *Climacocystis borealis*, *Fomitopsis pinicola* (рис. 5.7 а), *Phellinus hartigii* та ін.) (рис. 5.7 б), а також наслідки життєдіяльності деревозабарвлюючих грибів.

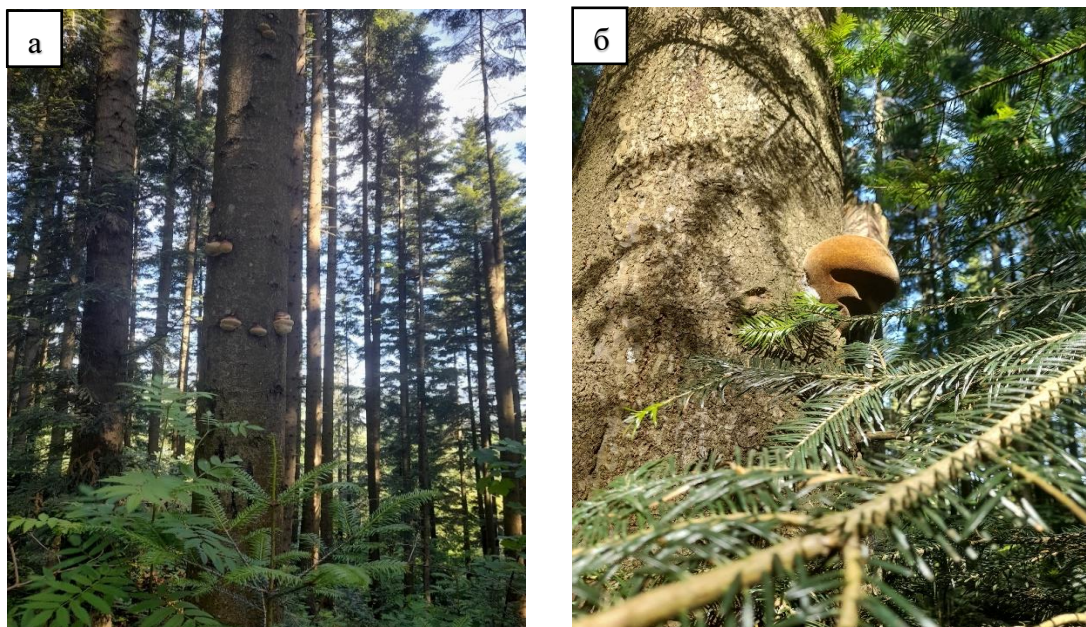


Рис. 5.7. Базидіоми *Fomitopsis pinicola* (а) та *Phellinus hartigii* (б)

Окрім того, типовим патологічним наслідком інфікування *Abies alba* збудником бактеріальної водянки на пізніх етапах є формування несправжнього зірчастоподібного ядра (рис. 3.17 зліва). На поперечному зрізі стовбурів чітко помітна зміна анатомічних структур: водяниста ксилема і флоема, ділянки мокрої гнилі з характерним запахом бродіння, патологічне ядро. Деревина уражених дерев дуже важка і практично не піддається обробітку унаслідок закупорки трахеїд та дуже високої вологості. З часом фіксуємо заселення деревини стовбуровими ентомошкідниками-ксилофагами (рис. 3.17 справа), зокрема представниками родин *Ipidae* Latreille 1804, *Cerambycidae* Latreille, 1802, *Buprestidae* Latreille, 1802 та ін. Активне заселення ксилофагами супроводжується утворенням численних ходів і камер у стовбурі, що порушують зв'язок між кореневою системою і надземною частиною дерева. Це може призвести до порушення транспорту води та поживних речовин, посилюючи стрес у дереві.

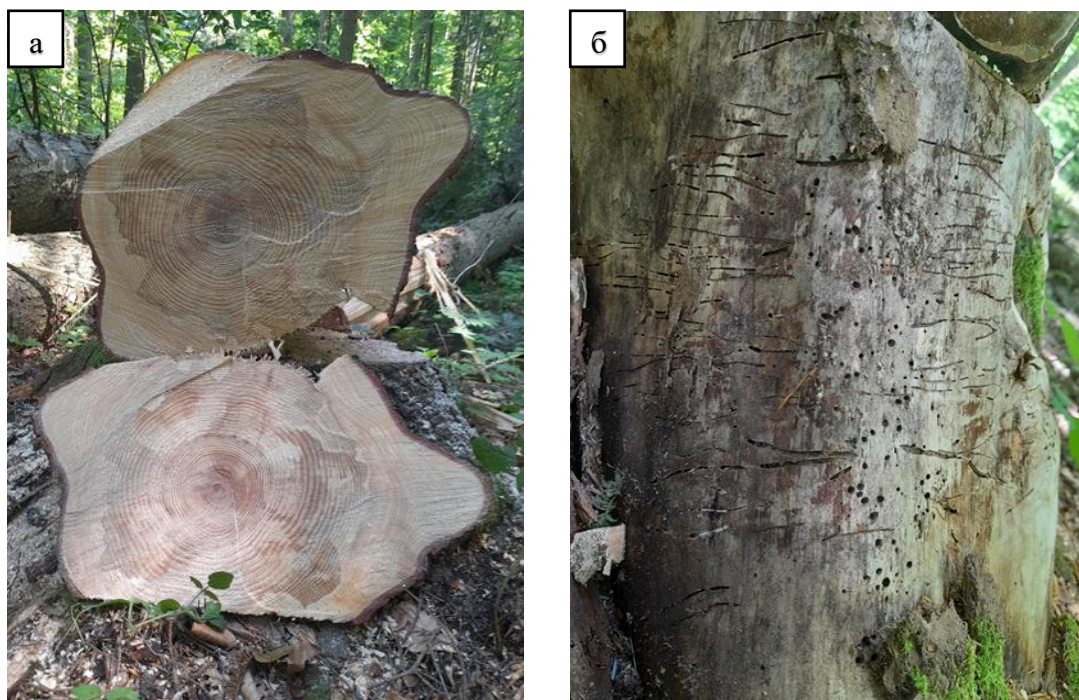


Рис. 5.8. Формування патологічного ядра (а) та ходи камбію- в ксилофагів на стовбурі *Abies alba* (б)

Звершенням IV стадії деградації *Abies alba* є регрес та повна загибель деревостану. Формуються великі за площею осередки всихання та випадання дерев, на окремих ділянках розпочинає накопичуватися сухостійна деревина, вітровальні і буреломні дерева, вагомо знижується повнота, що може негативно вплинути на мікроклімат та екосистему в цілому (рис. 5.9).

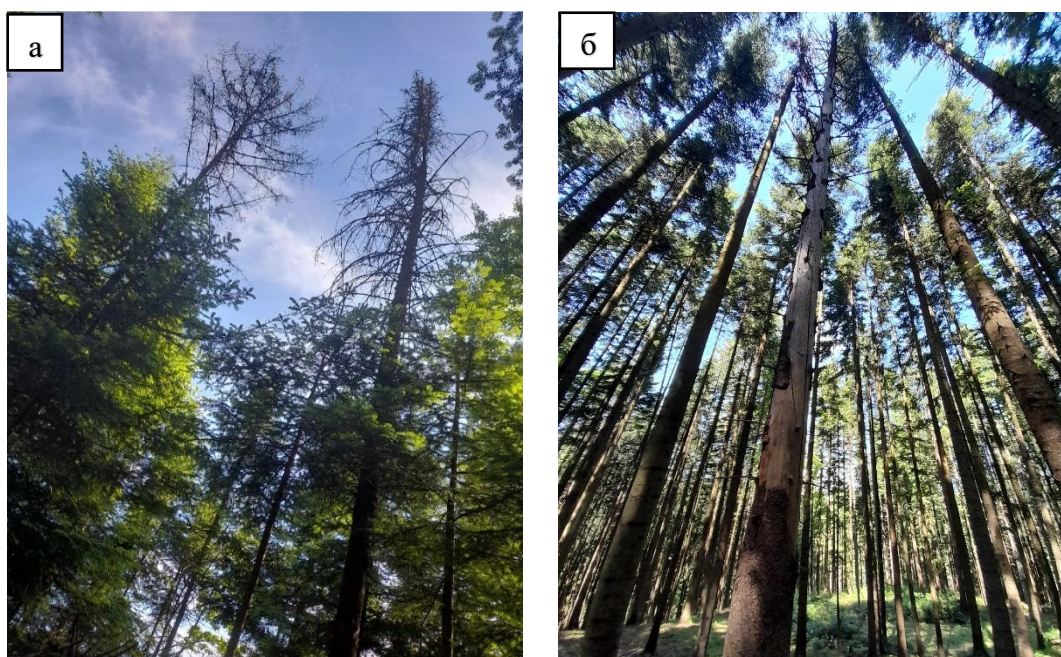


Рис. 5.9. Осередок всихання (а) та сухостійне дерево *Abies alba* (б)

В майбутньому слід очікувати на розвиток **V стадії деградації *Abies alba***, яка полягає у відновленні порушеної саморегуляції лісової екосистеми, тому отримала логічну назву «саногенез» (лат. *sanus* «здоровий» + грец. *γενεσις* «походження, виникнення»). Саногенез – це динамічний комплекс захисно-приспосувальних механізмів, що виникають при дії надзвичайних подразників і розвиваються протягом усього патологічного процесу. Компоненти саногенезу є: реституція (відновлення пошкоджених структур), регенерація (відновлення втрачених клітин і тканин), компенсація (посилення функцій неушкоджених органів) та імунітет (захист від чужорідних агентів). У контексті лісових екосистем, поняття саногенезу можна застосувати до процесів природного відновлення лісу після інтенсивних пошкоджень шкідниками чи уражень збудниками хвороб. Саногенез може включати активізацію механізмів стійкості (у т.ч. біотичної) дерев до впливу фітопатогенів, відновлення після пожеж або адаптацію до змін клімату.

Таким чином, встановлено закономірності впливу абіотичних та біотичних чинників на сучасний стан *Abies alba*, що зростає в умовах Покутсько-Буковинських Карпат, а також виокремлено каталізатори цього впливу. Тригером I стадії є раптові трансформації умов довкілля абіотичними і антропічними чинниками. Ознаками II стадії є заселення дерев *Abies alba* потенційними переносниками збудників хвороб, зокрема інвазією *Adelges piceae*. III стадія характеризується формуванням макроознак деградації, що проявляються у формі різноманітних патологій *A. alba* різної етіології, при якому r-стратегі основні енергетичні зусилля спрямовують на максимальну колонізацію субстрату, що призводить до стрімкого «клінічного» відмирання ялиці. IV стадію характеризують аномальні зміни в будові деревини *A. alba*. Посилюються деградаційні зміни за рахунок заселенням дерев дереворуйнівними та деревозабарвлюючими грибами, а також камбіо- та ксилофагами. Підсумком даної стадії є повне вичерпання трофічного субстрату і формування діапаузуючих структур патогена, адаптованих до тривалої консервації. Феномен V стадії пов'язаний із патогенетичною терапією, що супроводжує процес саногенезу і спрямований на відновлення життєвих процесів та функції саморегуляції *A. alba* (рис. 5.10).

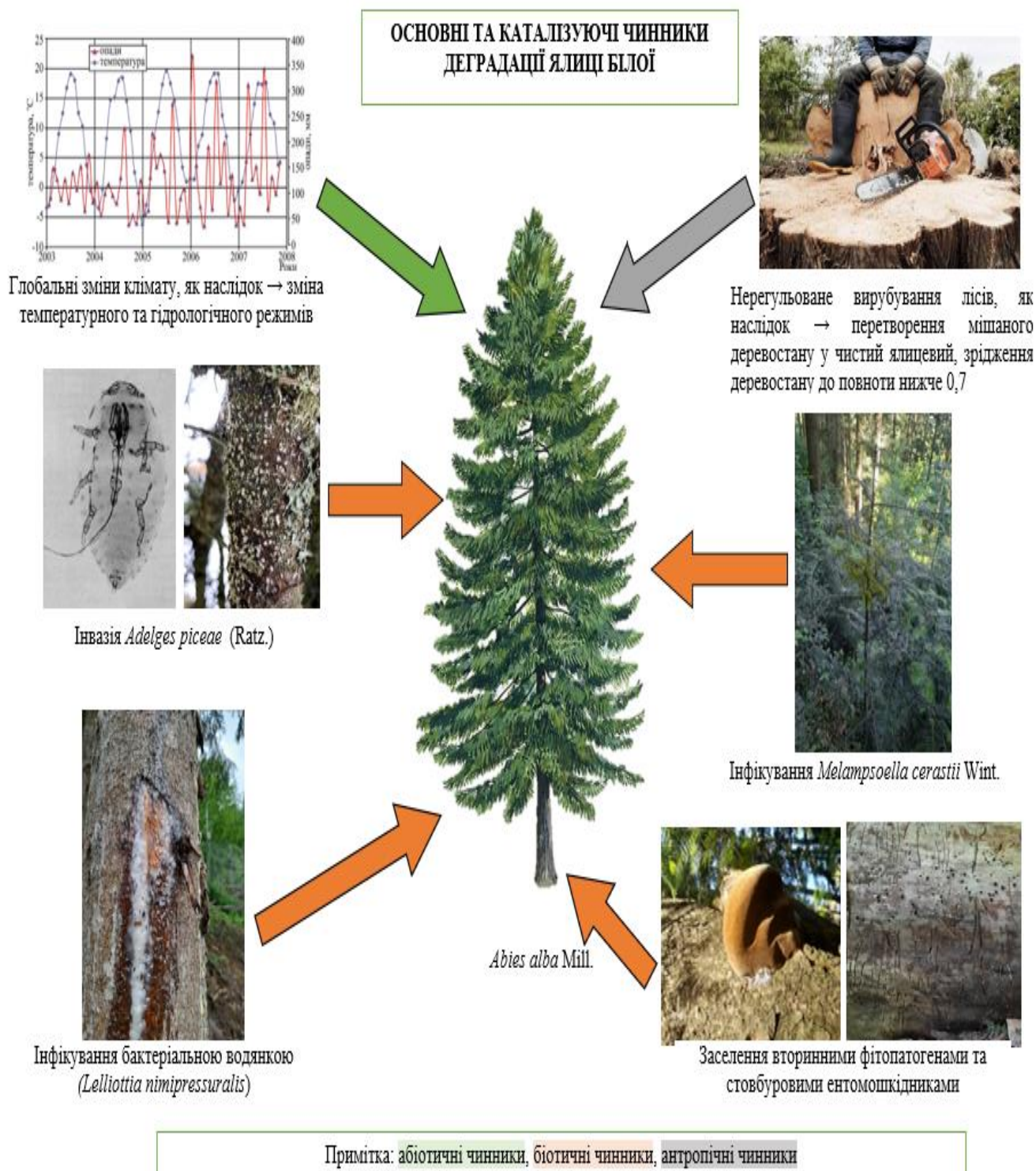


Рис. 5.10. Основні та каталізуючі чинники деградації *Abies alba*

Зважаючи на типову симптоматику патологічних процесів, яка зафіксована нами в ході проведення досліджень, виокремлено п'ять головних етапів деградації (табл. 5.1) та зроблено припущення щодо тривалості кожного з них.

Таблиця 5.1

Стадії деградації деревних рослин *Abies alba*

Стадія	Чинник впливу та тривалість його дії	Типові симптоми патології	Наслідки
I	Зміна температурного та гідрологічного режимів ($\pm 20-50$ років)	Різкі перепади температурного режиму в межах доби; зростання середньорічної температури повітря; порушення гідрологічного режиму та, як наслідок, засушливі періоди, що періодично повторюються	Вагоме ослаблення деревостану загалом
II	Інвазія <i>Adelges (Dreyfusia) piceae</i> (Ratz.) ($\pm 1-2$ вегетаційні періоди)	Білий шерстистий ватоподібний наліт на стовбурах і скелетних гілках; «набряк» гілкових вузлів і верхівкових бруньок на пагонах; локальне пожовтіння хвої, ажурність крони	Ослаблення окремих деревних рослин та порушення їх фізіологічних функцій
III	Інфікування бактеріальною водяною (<i>Lelliottia nimipressuralis</i> (Carter 1945) Brady et al. 2013) (± 5 років)	Формування тріщин і витікання ексудату на ритідомі; утворення виразок із наступним оголенням вторинної флоєми та раневої меристеми; блокада ксилемної течії у стовбурі	Формування чітких меж осередків патології; відмирання та випадання інфікованих дерев; накопичення інфекційного фону в межах деревостану
	«Іжакуватий вигляд» стовбурів та аномальні зміни в будові деревини (± 15 років)	Масовий розвиток водяних пагонів; набуття стовбуром характерного «іжакуватого вигляду»; формування значної кількості незарослих сучків; засмоленість шишок	Вади деревини різних груп та ступені інтенсивності
	Інфікування <i>Melampsoella cerastii</i> Wint. ($\pm 3-5$ років)	Ракові напливи або муфтоподібні пухлини на пагонах; відьміні мітли у кронах дерев	Хлороз хвої; деформація пагонів; надмірне утворення придаткових та розвиток сплячих бруньок
IV	Заселення вторинними фітопатогенами та стовбуровими ентомошкідниками (до моменту повної загибелі деревостану)	Плодові тіла афілофороїдних макроміцетів та наслідки життєдіяльності деревозабарвлюючих грибів; формування несправжнього зірчастоподібного ядра; ходи камбіо- та ксилофагів	Повна деградація деревостану
V	Саногенез	Оптимізація екологічних та фізіологічних характеристик ґрунту, що ефективно відновлює фізіологічні процеси рослин – продуцентів	Відновлення порушеної саморегуляції деревостану

Варто зауважити, що між чинниками впливу на стан *Abies alba* спостерігається чіткий кумулятивний ефект, тобто найменший (незначний) дисбаланс в одній із ланок (наприклад, порушення гідрологічного режиму) стає причиною стрімкого

незворотного «лавиноподібного» процесу руйнування консортних зв'язків на різних рівнях взаємодії та вагомо підсилює негативну дію інших чинників. Подібний дисбаланс сприяє тому, що дерево стає більш чутливим до змін навколишнього середовища, таких як підвищення температури, зміна складу ґрунтів або зниження рівня біорізноманіття. Це створює так званий «замкнений цикл», де негативні ефекти одного чинника сприяють (підсилюють) розвиток інших, що в підсумку посилює деградацію деревостанів і призводить до їх швидшого всихання. Більш того, збереження консортних зв'язків між різними видами в екосистемах, таких як *Abies alba* і супутні види рослин, тварини та мікроорганізмів, є важливим для підтримання біотичної стійкості лісових екосистем. Тому, порушення навіть однієї ланки в цій мережі може мати значні наслідки для всього екосистемного комплексу. Це підкреслює важливість системного підходу до ведення лісогосподарської діяльності, зокрема проведення моніторингу та своєчасного реагування на зміни, щоб запобігти неконтрольованому розвитку деградаційних процесів. У результаті, важливим є розуміння, що біотична стійкість лісових екосистем залежить від підтримки балансу між різними лісівничо-екологічними, біотичними та фітоценотичними компонентами, і порушення цього балансу на будь-якому етапі може призвести до серйозних наслідків для лісу.

5.2. Континуальна структура *Lelliottia nimipressuralis* як основного чинника деградації деревостанів за участі *Abies alba*

Складовою частиною нашого дослідження було більш детальне вивчення визначальних теоретичних закономірностей функціонування та розвитку лісостанів, як багаторічних екосистем в цілому, так і специфіки та характеру їх реакцій до дії біотичних та антропічних стресів. Окрім традиційних, загальновідомих життєвих характеристик, переважно кількісного характеру з цілком очевидними та прогнозованими результатами, досліджували та оцінювали ряд біотичних, екологічних та фізіологічних показників, як основа для узагальнення, формалізації та інтерпретації стратегій онтогенезу та філогенезу лісових домінантів Покутсько-

Буковинських Карпат. Такі особливості методології, на наш погляд, мають бути основою для перевірки гіпотези про те, у якому ступені визначальні характеристики вибраних лісостанів формують їх життєві стратегії. Це забезпечило б оригінальну концептуальну перспективу для обґрунтування авторських прийомів тактик, спрямованих на локалізацію негативної дії домінуючих біогенних стресів.

Своєрідною мотивацією цього напряму досліджень послужили роботи видатних вчених фітопатологів, геоботаніків та екологів. Зокрема йде, насамперед, про Леонтія Раменського, котрий ще у 1938 році започаткував теорію континуального рослинного покриття, стверджуючи, що рослинність – безперервне явище, своєрідна мозаїка популяцій видів рослин у регіональному аспекті. Його класичні роботи стосуються морфології географічного ландшафту як альтернативи пануючої концепції дискретності рослинного покриття (Погребняк, 1993).

Сукупність фундаментальної гіпотези Раменського – кожен вид специфічний по відношенню до середовища і характеризується унікальною екологічною амплітудою – це своєрідна сукупність континууму. Сьогоднішнє тлумачення цієї важливої проблеми наступне: рослинний покрив – не що інше, як складна єдність континуальності та дискретності. Проте цей феномен має відношення до сучасного трактування тільки у розрізі фундаментальних робіт вітчизняного вченого генетика Феодосія Добржанського. Рушійна сила еволюції – фактор зміни та різноманіття генофонду популяцій на фоні природного добору.

Формалізація багатовекторного, як теоретичного, так і експериментального матеріалу, дозволить сформулювати каркас – своєрідну матрицю, з акцентом на відомі закономірності і, головне, отримати оригінальний авторський інтелект-продукт. Лісостани різної градації, комплекс біогенних стресів – фітопатогени, фітофаги, сумісно з антропічним впливом, цілком можуть бути використані для порівняння життєвих стратегій. Досліджено континуальну структуру збудника бактеріальної водянки *Abies alba* як основного чинника деградації ялицевих деревостанів Покутсько-Буковинських Карпат на вісі r - та K -відбору (табл. 5.2).

Таблиця 5.2

Континуальна структура збудника бактеріальної водянки *Abies alba* як основного чинника деградації деревостанів Покутсько-Буковинських Карпат на вісі r- та K-відбору. Оригінальні тестові характеристики

Оціночні предиктори	r-стратег	K-стратег
Практика розмноження - Р		
Швидкість розмноження	Висока та інтенсивна	Уповільнена в часі
Тривалість інкубаційного періоду	Коротка	Довга
Кількість генерацій	?	?
Розмір популяції	Набагато нижча місткості середовища	Наближається до фундаментальної
Експертний бюджет адаптивних зусиль на реалізацію тактики	Незначні та невиражені	Значний та виражений
Тактика виживання – В		
Всередино- та міжвидова конкуренція	Мінлива, часто ослаблена	Як правило гостра та виражена
Прояви та дія добору (див. окремо)	Інтенсивний розвиток	Уповільнений розвиток
Вектор та механізм передачі збудника	Одноразовий	Багатовекторний, ланцюговий
Адаптивні характеристики	Досить виражена	Обмежені
Стресові фактори абіотичного характеру	Високі	Більш помірні
Стресові фактори біотичного характеру	Незначні	Досить виражені
Енергетичний бюджет адаптивних зусиль на реалізацію тактики	Невиражений та незначний	Високий та конкурентно-спроможний
Тактика трофічних зв'язків – Т		
Агресивність популяції	Незначна та невиражена	Виражена та спрямована
Об'єм трофічних ніш – органи рослин	Наближається до фундаментальних	Вузький, як функція значної адаптивності
Субстратна спеціалізація	Моно- олігофаги	Оліго- поліфаги
Прояви імунних реакцій	Вертикальна	Горизонтальна
Енергетичний бюджет адаптивних зусиль на реалізацію тактики	Невиражений та незначний	Підвищений , 60% із усього фонду, спрямований на реалізацію тактики
Динаміка епіфітотійного процесу		
Стандартна – сезонна	Вибухоподібна, поліциклічна	Моноциклічна, дискретна
Багаторічна	Дискретно-спорадична	Стабільна з тенденцією панфітофії
Стадії сукцесії	Ранні	Пізні, клімаксні

Прояви та дія добору: r-відбору – максимальна швидкість росту популяції, раннє розмноження, ріст продуктивності. K-відбір – прояв конкурентності. Більш пізнє розмноження. Ріст ефективності.

Примітка. *Розроблено авторкою

Необхідно також акцентувати на тому, що отримані нами результати, крім іншого, дозволили сформулювати ряд оригінальних технічних рішень з вираженими позитивними результатами, що немає аналогів. Теоретична їх платформа – оціночні предиктори життєвих стратегій – континуум-стрес-індуктори. Саме градація екологічної та трофічної поведінки патогенів, як функція впливу на екологічні ніші видів рослин-господарів і, що важливо, їх векторна оцінка на *r*- та *K*-континуумі. Згуртовано облигатні сапрофіти, факультативні та облигатні некротрофи, факультативні біотрофи.

Оригінальна авторська оцінка дозволила виявити не тільки видовий склад стрес-індукторів, але й ідентифікувати порушення – біогенні стреси. Встановлено також, що біологічні види та популяції з ознаками *r*-стратегів у лісостанах Покутсько-Буковинських Карпат формувались у досить непрогнозованих місцях із вираженими симптоматичними аномаліями інших стрес-індукторів.

Більш детально загальнобіологічна еволюційна екологічна концепція життєвих циклів *r*- та *K*-стратегів для живих організмів сформульована Мак Артуром-Вільсоном (MacArthur-Wilson Equilibrium Model) (Schoener, 2010). Вона стосувалася переважно популяцій рослин та тварин (тобто макроорганізмів), але ніяк не мікроорганізмів.

Візуальний та інструментальний моніторинг видів-індукторів свідчить про те, що у таких нішах чисельність популяцій, рівень інвазій патогенів динамічно знижується, як правило суттєво нижче природного середовища. Причина масової елімінації видів – як правило не залежить від щільності біологічних видів. Природний добір, за тривалої дії стресів, сприяє формуванню видів та популяцій з максимальним вкладом трофічних ресурсів та енергії у репродуктивні структури, відтворенням значної кількості нащадків, із загибеллю у ювенальному стані. Тип динаміки популяцій – мінливий як у просторі, так і в часі. Міжвидова концепція в екосистемах зовсім не виражена і характеризується космічними проявами. На основі детального аналізу збудників грибних та бактеріальних хвороб, що ослаблюють деревостани за участі *Abies alba*, ми дійшли висновку, що ознаками *r*-стратегів характеризуються

вектором повітряно-крапельним шляхом. Це група інфекцій, котрі відносяться до поліциклічних, завдяки ланцюговому механізму передачі збудників.

Загальною ознакою r-стратегів є освоєння ними у еволюційній динаміці переважно надземних вегетативних органів рослин-господарів. Це їх визначальні екологічні ніші, інтенсивне розмноження, короткі генерації, виражені адаптації до колонізації територій. Крім того, на основі аналізу предикторів впливу на стан дерев *Abies alba*, збудника бактеріальної водянки вперше кваліфіковано як типового r-стратега на вісі r- та K-континууму.

Отримані результати характеризують важливу фундаментально-прикладну складову епіфітотій бактеріальної водянки *Abies alba*. Вперше експериментально показано прояв та характеристика патогенетичної терапії – феномену саногенезу, з проявом фізіологічних механізмів. Це виражена тенденція відновлення порушеної саморегуляції рослинного субстрату.

Важливими складовими процесів саморегуляції екосистем є представники підряду *Lumbricina* Burmeister, 1837 – дощові черви та комплекс ґрунтових членистоногих. Ми наводимо серед них домінантів – представники роду *Enchytraeus* Henle, 1837. Їх життєва стратегія, а це види, що підпорядковані K-відбору, пов'язана тільки з ґрунтом. Функціонально, дощові черви, які і личинки енхітреїд – типові деструктори органічних решток. Саме їх зусилля сприяють збільшенню родючості ґрунтів, покращенню їхньої структури та забезпеченню рівномірного розподілу води і повітря в кореновому шарі. Таким чином, завдяки синергії дій дощових червів і личинок енхітреїд, органічні рештки в лісових ґрунтах розкладаються швидше, що допомагає підтримувати здоров'я та родючість ґрунтів, а також покращує умови для зростання рослин. Ці процеси є невід'ємною частиною екологічного циклу і важливим елементом підтримання біологічної рівноваги в лісових екосистемах.

Матеріали, що наведені у таблиці 5.3 свідчать про те, що виражена стартова чисельність дощових червів та енхітреїд, а це у 3-5 разів більше ніж за стандартних (нормальних) умов, на етапі саногенезу, сприяла затуханню епіфітотійних процесів у дослідних деревостанах.

Таблиця 5.3

Концептуальні характеристики стадій деградації *Abies alba*

Назва стадії	Характерні ознаки епіфітотійної динаміки	Синоптичні аномалії		Стартова концентрація інфекції КУО×мл ⁻¹	Характеристика ґрунту		Дощові черви		Енхітреїди	Біоценотичний індекс: зоофаги-фітофаги
		Параметри температур, °С	Опади, мм/рік		ph	Вміст гумусу, %	Видовий склад	Чисельність екз./м ²		
I. Логістична	Зміна температурного та гідрологічного режимів	7,9-10,5	430,9-638,2	10 ³ -10 ⁵	4,5-5,0	3,8-4,2	4-6	3,2-5,4	6,2-7,6	1:25:32
II. Проміжна	Інвазія <i>Adelges piceae</i>	8,3-9,4	410,0-447,1	10 ⁶ -10 ⁷	4,0-4,5	3,5-4,1	5-8	4,1-5,8	6,0-7,5	1:20:28
III. Експоненціальна	Інфікування <i>Lelliottia nimipressuralis</i> та <i>Melampsorella caryophyllacearum</i>	8,2-9,6	581,5-682,1	10 ⁸ -10 ⁹	3,5-4,0	3,4-4,0	3-5	3,1-4,2	4,6-6,4	1:35:42
IV. Логарифмічна	Заселення вторинними фітопатогенами та ксилофагами	8,4-9,6	544,3-690,9	10 ⁶ -10 ⁸	4,0-4,5	3,7-4,6	4-6	4,5-5,6	6,8-7,2	1:25:32
V. Саногенез	Відновлення лісостаном порушеної саморегуляції	8,5-9,6	629,1-711,5	10 ² -10 ⁴	5,5-6,5	5,1-5,7	12-15	12,5-16,4	18,4-22,3	1:16:20

За нашими спостереженнями кондуктивні ґрунти поступово у динамічному режимі набували ознак супресивних ґрунтів. Зрештою, за таких характеристик оптимізувався процес природнього імунітету, що стало основою вираженого процесу патогенетичної терапії – саногенезу.

Ґрунтуючись на дослідних матеріалах, робимо висновок про те, що для переводу типових г-стратегів – облігатно симбіотичних біотронів у тривалий депресивний стан найбільш ефективним є формування видового та генетичного різноманіття за домінуванням автохтонних рослин. Важлива складова цього процесу – це прийоми, що спрямовані на збереження, активізацію та розмноження природних популяцій ентомофагів, ґрунтових членистоногих та гіперпаразитів фітопатогенів. Це дозволяє створювати стабільні екосистеми, де природні регулятори чисельності шкідників і патогенів можуть ефективно підтримувати біологічний баланс. Формування стабільних і різноманітних лісових екосистем через домінування автохтонних рослин не тільки сприяє збереженню природної флори і фауни, але й створює умови для кращої взаємодії рослин з корисними організмами. Автохтонні види рослин зазвичай мають адаптовану до місцевих умов генетичну базу, що дозволяє їм бути більш стійкими до стресових факторів, включаючи шкідників та патогени.

Таким чином, для переведення типових г-стратегів у тривалий депресивний стан важливо враховувати екологічні принципи, орієнтуючись на відновлення природної різноманітності та балансування популяцій в екосистемах. Залучення природних регуляторів, таких як ентомофаги, ґрунтові членистоногі і гіперпаразити, є ефективним способом боротьби з шкідниками та патогенами, що дозволяє знижувати залежність від хімічних засобів і підтримувати екологічну рівновагу в фітоценозах. Одночасно це сприяє збереженню корисної фауни, зменшенню екологічного тиску на довкілля та забезпечує сталий розвиток. Таким чином, впровадження екологічно орієнтованих підходів до регулювання популяцій г-стратегів є не лише практичним рішенням для підвищення біотичної стійкості, але й важливим кроком до збереження біорізноманіття та сталого розвитку екосистем.

5.3. Аномальні зміни у анатомічній будові *Abies alba* як прояв адаптації в умовах стресу та деградації

Деревина рослин роду *Abies* складається із трахеїд, із променевої і, в поодиноких випадках, тяжової паренхіми. Річні кільця виражені чітко, ширина їх варіює в межах 0,1-4 мм; перехід ранньої деревини у пізню в залежності від умов навколишнього середовища може бути поступовим або різким. Трахеїди ранньої деревини на поперечному зрізі округло-чотириохкутні, квадратні, товщина оболонок 4-5 мкм, міжклітинники трикутної форми виражені добре; трахеїди пізньої деревини округло-багатокутні, прямокутні або сильно сплюснуті в радіальному напрямку; товщина стінок 6-7 мкм; довжина трахеїд 0,7-5,5 мм (середня 2,4-4,5 мкм); форма закінчень – кругла, тупа, панчохоподібна, дзьобоподібна, загострена, розширена, головчаста, вильчаста та ін. На радіальних стінках ранніх трахеїд пори розміром 8 (10)-18 (21) мкм з типовою обляміркою. Поровість вільно-абістоїдна, пори розташовані в один, рідше в два ряди, в останньому випадку часто супроводжуються красулами (*A. alba*). На тангентальних стінках пізніх трахеїд облямовані пори значно дрібніші за розміром: 1,5 (2)-10 (12) мкм. Часто трапляються трабекули (Хрик та ін., 2023).

Промені прості паренхімні, прямі високі від 1 до 60 клітин, переважно однорядні. Клітини променів на тангентальному зрізі округло-довгасті або коротко-еліптичні, від 7-13 до 26-27 мкм заввишки, ширина від 4-6 до 15-16 мкм. Товщина горизонтальних стінок клітин променів 1,5-3 (4) мкм, радіальних 2-3 мкм. На 1 мм² нараховується 20-130 (160) променів і 120-460 клітин променів. Пори на полях перехрестку 3 типів: таксоїдні, купресойдні та піцеїдні. У *Abies alba* трапляються всі три типи. Іноді по краях променів можна помітити короткі клітини різноманітної форми, які містять кристали щавелевокислого кальцію. Горизонтальні стінки променів потовщені, виїмчасто-пористі з часто розташованими широкими і вузькими порами. Тангентальні стінки клітин променів, за рідкісним винятком, пористо-вузлуваті з 1-6 вузликами і 2-5 порами або зубчасто-пористі з 1-8 зубчиками і 2-9 порами; пори можуть бути справжніми і помилковими (Хрик та ін., 2023).

Тяжова паренхіма відсутня або трапляється у незначній кількості. Радіальні і тангентальні стінки тяжової паренхіми забезпечені купресоїдними таксодіоїдними і піцеїдними порами в кількості 4-12 в одній клітині, розташовані лінійно або почергово (Хрик та ін., 2023).

Нормальні смоляні ходи відсутні. Проте характерна здатність до утворення травматичних вертикальних смоляних ходів, які розташовуються зазвичай у пізній деревині ланцюжком по 2-5 і більше вздовж межі річного шару. Такі смоляні ходи являють собою короткі канали, порожнина яких вистелена товстостінними епітеліальними клітинами, що швидко дерев'яніють, в кількості 5-7 (10) штук; на поперечному зрізі ці клітини не завжди утворюють повне кільце (Хрик та ін., 2023).

Досліджуючи габітуальні прояви епіфітотійного всихання *Abies alba* в умовах Покутсько-Буковинських Карпат, виокремлено два провідних агенти впливу біотичного походження на її сучасний санітарний стан. Наразі йдеться про збудників інфекційних захворювань – фітопатогенну бактерію-полібіотроф *Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945), яка є збудником бактеріальної водянки, та різногосподарний гриб із повним циклом розвитку *Melampsorella caryophyllacearum* J. Schröt., який є збудником виразково-пухлиноподібної хвороби. Особливості симптоматики та шкодочинності на деревні рослини ялиці білої кожної із зазначених хвороб детально описані нами в розділі 3 підрозділ 2, проте, зважаючи на наслідки комбінованої (одночасної або послідовної) дії обох фітопатогенів на рослинний організм, відзначено нетипові для обох хвороб патології, які проявляються у формі аномальних змін у анатомічній будові деревини ялиці. Перші згадки про нетиповий «їжакуватий вигляд» стовбурів *A. alba* унаслідок масового розвитку водяних пагонів, які відмирають упродовж кількох вегетативних періодів, належать проф. Сороці М.І. та колективу науковців, які досліджували фітоценотичні передумови всихання лісів за участю *A. alba* у лісових ценозах Покутських Карпат (Сорока та ін., 2018).

Відомо, що інтенсивне утворення водяних пагонів зі сплячих бруньок є ознакою пониженої біологічної стійкості лісових деревних рослин. Наприклад, формування водяних пагонів на стовбурах *Quercus robur* і *Fraxinus excelsior* викликає у них суховершинність (Гойчук, 1998). Процес відмирання деревних рослин є складним і

розподіляється на декілька етапів. Спочатку спостерігається зниження активності верхівкової меристеми, що з часом призводить до припинення ростових процесів у дереві та відмирання верхніх вісьових пагонів. Поступово цей процес розповсюджується вниз по стовбуру. Під час відмирання скелетних гілок крони продуктивність камбію вагомо послаблюється, що призводить до різкого уповільнення загального росту. Разом з цим, поява нових водяних пагонів зі сплячих бруньок стає менш інтенсивною. Процес некрозу меристемних тканин стовбура розповсюджується від верхівки дерева до його основи, що призводить також до відмирання водяних пагонів. Очевидно, що водяні пагони порушують нормальну діяльність апікальної меристеми і, як наслідок, призводять до поступового відмирання дерев. Збереження життєздатності дерева можливе завдяки активному розвитку молодії порослі з бруньок, які розташовані нижче кореневої шийки. Це явище є ілюстративним прикладом важливості апікальної меристеми в житті деревної рослини та її впливу на життєдіяльність організму загалом.

Іноді відмирання дерева може значно уповільнюватися, тоді з водяних пагонів починає формуватися нова крона. Це супроводжується не лише зупинкою росту дерева, але й зниженням продуктивності камбію, що завжди передуює масовій появі водяних пагонів або відбувається одночасно з нею. Таким чином, масова поява водяних пагонів, якщо вона не викликана штучним чином або різкими змінами умов навколишнього середовища, служить важливим показником старіння дерев. Окрім того, водяні пагони негативно впливають на технічну якість деревини.

Нами також зафіксовані окремі дерева *Abies alba*, які переважно зростають у межах осередків бактеріальної або мікозної патології, які набули «їжакуватості» стовбура внаслідок формування великої кількості водяних пагонів, які засохли і перетворилися на незарослі сучки (рис. 5.11). Дане явище не є типовим для прямого, рівного повнодеревного стовбура *A. alba* (Швиденко та ін., 2003) і викликає спірні твердження серед практиків і науковців лісівничої галузі.



Рис. 5.11. Стовбури *Abies alba* зі сформованими аномальними бічними пагонами: відмиряюче дерево (а) та сухостійне дерево (б)

Адже природний процес очищення дерев від сучків у процесі їх росту і розвитку представляє собою складний та тривалий біологічний механізм, внаслідок якого стовбур, ростучи вгору, поступово очищується від нижніх бокових гілок. Очищення дерев від сучків визнається як один з найбільш доступних показників якості, який можна спостерігати безпосередньо в деревостані під час оцінки запасів або проведення інших вимірювань.

Як відомо, сучки – це одна з найпоширеніших природних вад деревини, які формуються в процесі росту деревної рослини, зокрема внаслідок впливу різних кліматичних умов довкілля і місцезростання, природного старіння, випадкових пошкоджень, діяльності міко- та мікроорганізмів, комах-фітофагів, а також представників орніто- і теріофауни. Вади деревини є важливою ознакою якості, оскільки за їх наявності та розмірами визначають сорт лісоматеріалів. Ступінь впливу вад на якість деревини вагомо залежить від виду вади, її розмірів, чисельності, розташування та призначення лісоматеріалів (Марченко та ін., 2018; Хрик та ін., 2023).

Згідно з ДСТУ 2152-93 Вади деревини та дефекти обробки. Терміни та визначення, сучок – це частина гілки, розташована в деревині стовбура. Залежно від

свого стану та розташування безпосередньо у деревині, сучки можуть бути розділені на кілька типів. *Зрощені* або *зрослі* сучки виникають, якщо гілка була живою при валці дерева. *Зарослі* сучки виникають, коли гілка, відмираючи, зламується біля самого стовбура, і залишений сучок в товщі стовбура заростає новими річними шарами. *Неврослі* сучки включають в себе випадки, коли відмерла гілка не ламається кілька років, і навколо неї формуються нові річні кільця, не пов'язані із самим сучком. Ці неврослі сучки можуть бути тверді, випадаючі, крихкі та тютюнові. *Твердий* сучок, що випадає, має здорову деревину, але він не пов'язаний з оточуючою деревиною на всій своїй довжині, і він може випасти з гнізда при її висиханні. *Крихкий* сучок знаходиться в стадії гниття, коли деревина втрачає свою початкову міцність. *Смоляний* сучок є різновидом крихкого сучка у хвойних порід, представляючи чорну смолисту масу, яка частково або повністю заміщує гнилий сучок. *Тютюновий* сучок перетворюється у масу, що при розтиранні пальцями легко розпадається в порошок бурого, коричневого або іншого забарвлення. Сучки порушують однорідність структури дерева та послаблюють його переріз. Неправильне розташування волокон навколо сучків знижує міцність деревини, особливо при роботі на розтяг. Сучки також туплять інструмент, ускладнюють обробку деревини та зменшують площу робочого перерізу бруса або дошки. При стиску деревини сучки майже не впливають на її опірність, але при роботі на зсув і зріз навіть можуть підвищувати міцність деревини. Найменше знижують міцність деревини зрослі сучки, тому допускаються в лісоматеріалах, призначених для дерев'яних несучих конструкцій.

Іноді, якщо аномальні бічні пагони практично повністю обламуються, то на поверхні кірки чітко візуалізуються незарослі обвуглені сучки (рис. 5.12), які є потенційними «воротами інфекції» і загалом класифікуються як вади деревини. Нетиповою є структура цих сучків. Вони характеризуються надзвичайною міцністю, нагадують «гвіздки», які під прямим кутом стирчать із деревини (рис. 5.13). Наявність таких сучків знижує загальну якість та міцність деревини, створює проблеми при обробці та використанні деревини, а також може впливати на естетичну цінність дерев'яних виробів.

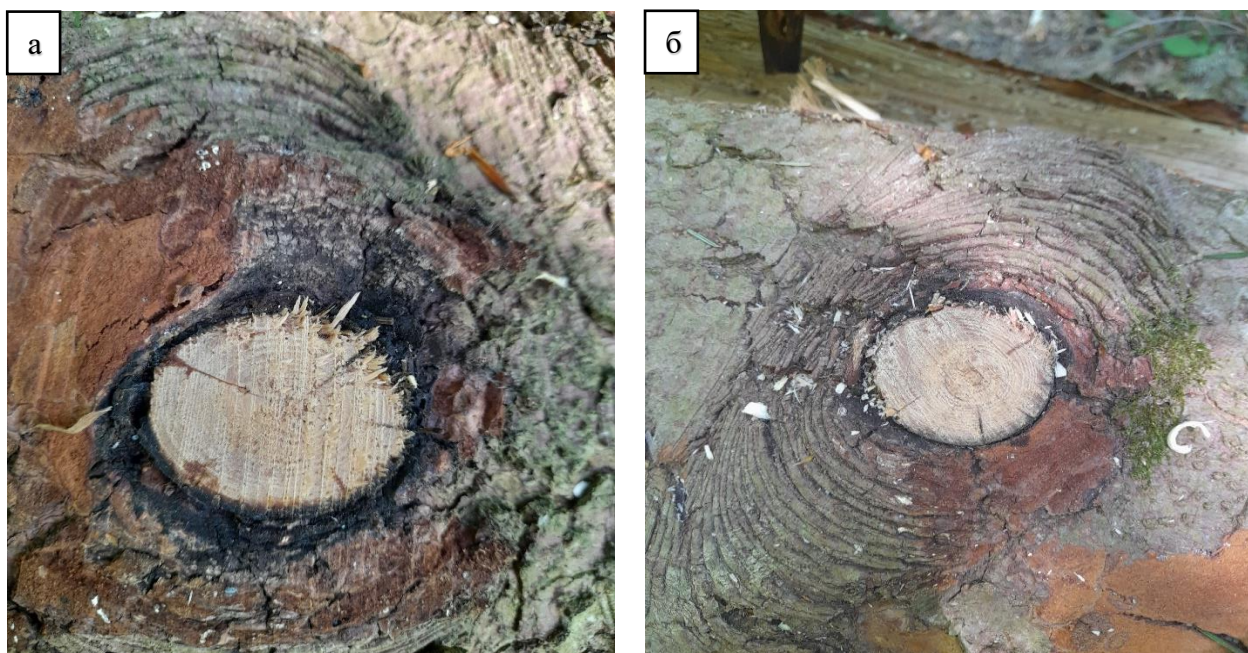


Рис. 5.12. Патологічні незарослі обвуглені сучки

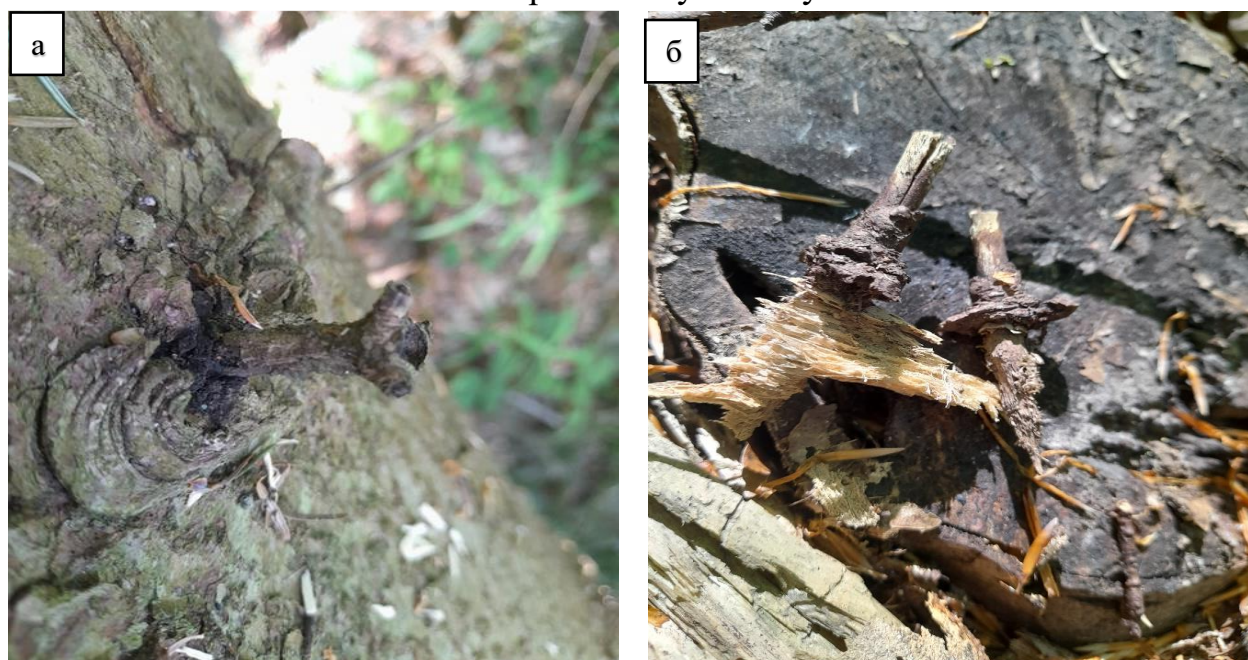


Рис. 5.13. Дерев'яні «гвіздки» – нетипова структурна аномалія деревини *Abies alba*: на ростучому стовбурі (а) та «гвіздки» в трухлявому стовбурі (б)

На поперечному зрізі стовбура чітко помітна різниця між формуванням та розвитком нормального та аномального сучка, що вказує на різні процеси формування та розвитку цих структур (рис. 5.14). Нормальний сучок зазвичай формується з бічної гілки та має плавний перехід між деревиною сучка та основного стовбура, річні кільця огинають сучок, створюючи характерний візерунок. Аномальний сучок може мати різкий перехід або неправильну форму, а також

порушення у структурі річних кілець навколо сучка. Спостереження, які стосуються присутності/відсутності аномальних сучків, надають інформацію про історію росту та стресових факторів, які впливали на дерево протягом онтогенезу.

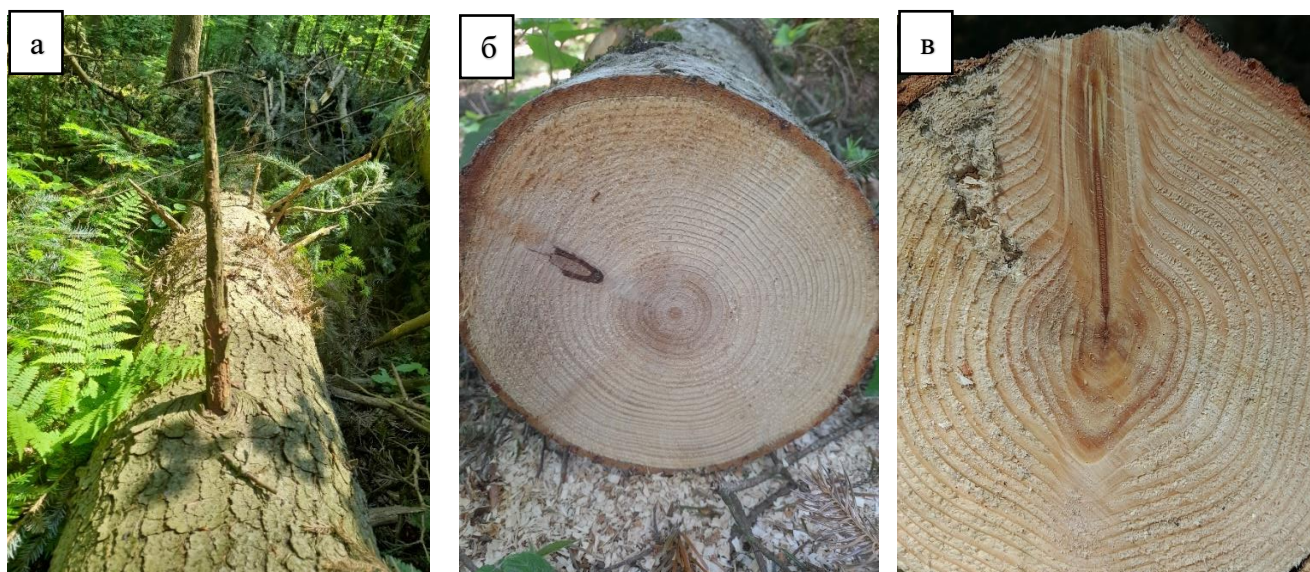


Рис. 5.14. Сучок, що росте під прямим кутом (а), зарослий сучок (б) та аномальний незарослий (в)

Формування деревом такої значної кількості бічних пагонів та їхня аномальна структура свідчить загалом про порушення у процесах життєдіяльності рослини та формування реакції-відповіді на стрес (подразник).

Таким чином, аналізуючи зазначене, стає зрозумілим те, що явище «їжакуватості» стовбурів не являється типовим наслідком утворення великої кількості сучків, а є аномалією, яка виникла як реакція деревної рослини на подразнення. Аномальні відхилення від типової структури деревини дослідники тлумачать як прояв корелятивних онтогенетичних реверсій – сполучення паразитів та біологічного виду для листяної кільцесудинної та розсіяносудинної деревини лісових деревних порід (Максимчук & Сопушинський, 2017).

Відмирання деревних рослин є складним, розтягненим у часі процесом, який розподіляється на декілька етапів. На початковому етапі спостерігається зниження активності верхівкової меристеми («зростаюча верхівка»), яке з часом призводить до повної зупинки ростових процесів у рослині. Також розпочинається відмирання верхніх вісьових пагонів, а згодом цей процес поширюється по дереву вниз. При

відмиранні у кроні скелетних гілок послаблюється продуктивність камбію і загальний ріст дерева різко гальмується, а разом з цим знижується формування нових водяних пагонів із сплячих бруньок. Некротизація меристемних тканин деревного стовбура поширюється від верхівкової частини до основи, тому спостерігається також супутнє відмирання водяних пагонів. Відомо, що водяні пагони вагомо порушують продуктивність апікальної меристеми, що з часом може призвести до повного відмирання дерева. Проте життєздатність деревної рослини можна зберегти за рахунок активного розвитку порослі із бруньок, які знаходяться нижче кореневої шийки. Це явище пояснює роль і значення апікальної меристеми в житті деревної рослини та її корелятивних впливів на життєдіяльність організму загалом. Іноді процес відмирання дерева може сильно уповільнюватися. І тоді із водяних пагонів формується нова деревна крона. Даний процес супроводжується не лише повною зупинкою його росту, але і пониженням показників продуктивності камбію. Стрімке зниження продуктивності камбію майже завжди випереджає масову появу водяних пагонів, іноді (проте рідко) ці процеси можуть відбуватися одночасно. Масова поява водяних пагонів (якщо вона не викликана штучним способом або різкою зміною умов навколишнього середовища), є індикатором старіння дерев. Окрім того, формування водяних пагонів, знижує технічну якість деревини і веде до суховершинності. Тому, можна припустити, що сплячі бруньки виступають індикаторами послаблення еколого-біотичної стійкості деревних рослин.

Висновки до розділу 5

1. Аналізуючи чинники (у т.ч. каталізуючі) ослаблення (погіршення санітарного стану) *Abies alba* виокремлено п'ять основних стадій деградації, встановлено тривалість дії кожного чинника, зафіксовано типові симптоми патології для кожного етапу та спрогнозовано наслідки впливу. Тригером I стадії (логістичної) є раптові трансформації умов довкілля абіотичними і антропічними чинниками. Зокрема, різкі перепади температурного режиму в межах доби; зростання середньорічної температури повітря; порушення гідрологічного режиму та, як наслідок, засухи, що

періодично повторюються. Ознаками II стадії (проміжної) є заселення дерев потенційними переносниками збудників хвороб, зокрема інвазією ялиново-ялицевого хермесу; «набряк» гілкових вузлів і верхівкових бруньок на пагонах; локальне пожовтіння хвої, ажурність пагонів. III стадія (експоненціальна) характеризується формуванням макроознак деградації, що проявляються у формі різноманітних патологій різної етіології, що призводить до стрімкого «клінічного» відмирання *A. alba*. Тоді як IV стадію (логарифмічну) характеризують аномальні зміни в будові деревини ялиці. Посилюються деградаційні зміни за рахунок інфікування дерев *Melampsorella cerastii*, а також заселенням дерев дереворуйнівними та деревозабарвлюючими грибами, а також камбіо- та ксилофагами. Феномен V стадії (саногенез) пов'язаний із патогенетичною терапією, що супроводжує процес саногенезу і спрямований на відновлення життєвих процесів та функції саморегуляції *A. alba*.

2. Встановлено, що збудник бактеріальної водянки *Abies alba* є ключовим фактором деградації ялицевих деревостанів у Покутсько-Буковинських Карпатах. Також з'ясовано, що біологічні види та популяції з рисами r-стратегів у цих лісостанах формуються у непередбачуваних місцях, супроводжуючись вираженими симптомами дії інших стрес-індукторів. Вперше експериментально доведено прояв патогенетичної терапії, відомої як феномен саногенезу, із характеристикою фізіологічних механізмів цього процесу.

3. Зафіксовано нетипові габітуальні прояви патології для відомих хвороб *Abies alba* та аномальні зміни у анатомічній будові деревини окремих дерев, які ростуть у межах осередків епіфітотійного всихання. Мова йде про «їжакуватість» стовбура внаслідок формування великої кількості водяних пагонів, які засохли і перетворилися на незарослі сучки.

Основні положення розділу опубліковані в статтях: Kulbanska, et al., 2019 «Etiology and symptomatology of bacterioses of wood plants in the stands of the green zone of the city of Kiev»; Kulbanska, & Shvets, 2021 «Myco- and microorganisms in the tuberculosis pathology of the common ash in Ukraine and interaction between them»;

Goychuk, et al., 2022 «Spread and harmfulness of infectious diseases of the main forest-forming species in Zhytomyr Polissia of Ukraine»; Kulbanska, et al., 2022 «*Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945) Brady et al. 2013 as the causative agent of bacterial wetwood disease of common silver fir (*Abies alba* Mill.)»; Kulbanska, et al., 2023 «Phytopathogenic bacteria associated with bacteriases of common oak (*Quercus robur* L.) in Ukraine».

Тезах і матеріалах наукових конференцій: Гойчук, та ін., 2019 «Бактеріози лісових деревних рослин в лісах Полісся та Лісостепу України»; Kulbanska, et al., 2021 «Ecological and forestry essence of bacteriosis of forest woody plants in the forests of the Forest-Steppe and Polissya of Ukraine»; Гойчук, і Кульбанська, 2022 «Бактеріальні хвороби біоенергетичних лісових деревних рослин в Україні»; Кульбанська, 2022 «Симптоматика та етіологія бактеріальної водянки ялиці білої (*Abies alba* Mill.) в Українських Карпатах».

РОЗДІЛ 6

КОНЦЕПТУАЛЬНІ ЗАСАДИ ФОРМУВАННЯ БІОТИЧНОЇ СТІЙКОСТІ ДЕРЕВОСТАНІВ КАРПАТ

6.1. Потенційна роль ендofітної міко- та мікробіоти у формуванні біотичної стійкості лісових деревостанів

Наразі патологію лісових деревних рослин пов'язують переважно з екзогенною інфекцією, яка проникає в рослину за допомогою механічних (гідрохорія, анемохорія, ентомохорія, аракохорія, зоохорія, антропохорія, автохорія, у т.ч. і контактна передача збудника хвороби, тощо) чи біологічних носіїв (переносників) інфекції. На гостроту проблеми вказує той факт, що навіть до кінця минулого сторіччя вважалося, що здорові рослини та їхні органи, зокрема насіння, не містять ендogenous патогенів. І лише в останні кілька десятиріч з'явилися роботи, які вказують на наявність у здорових рослинах патогенних ендofітних грибів і бактерій. Переважно ці дослідження стосуються рослин агрокультури (Patyka & Patyka, 2023), рідше – ендofітів у лісових деревних рослинах та їхніх органах (Terhonen et al., 2019). Таким чином, наявність ендofітних бактерій і грибів вказує на принципово новий підхід щодо ролі ендofітних міко- та мікроорганізмів не лише в епіфітотійних патологіях лісових деревних рослин, а й у розумінні таких понять, як інкубаційний період, передхвороба тощо.

На особливу увагу заслуговують патогенні складники ендofітної аутоміко- і мікробіоти, які беруть безпосередню участь у метаболічних процесах функціонально здорових лісових деревних рослин. Для розмежування ендofітів від патогенів-ендofітів пропонується використовувати термін «вітальні облігати» (від лат. *vitalis* – прижиттєвий, життєвий, *obligata* – обов'язковий) (Гвоздяк та ін., 2005).

При порушенні життєвих функцій деревних рослин під дією різних (абіотичних, біотичних, антропічних) чинників як тригерів патології, вітальні облігати здатні спричинити системну патологію лісових деревних рослин, зокрема судинну (трахеїдну), що призводить до епіфітотійного відмирання різних видів дерев

(*Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Abies alba*, *Betula pendula*, *Quercus robur* тощо) як на території України, так і поза її межами.

Експериментальні дослідження ендofітних вітальних облігатів у поєднанні з літературними джерелами підтверджують їх потенційну роль як потужного ендogenous вектора у виникненні епіфітотійних патологій. Наразі під «ендофітними вітальними облігатами» розуміють фітопатогенну компоненту аутомікро- та мікоорганізмів здорових органів рослин, що не спричиняють у них симптомів патологічного процесу інфекційної етіології, яка об'єднує різні за функціональними властивостями та у систематичному відношенні мікроорганізми, що беруть безпосередню участь у метаболізмі рослин, супроводжуючи її з покоління в покоління, формують в системі «сапротроф-патоген» динамічну рівновагу, стимулюючи ростові процеси рослинного організму, індукуючи систему стійкості до патогенних організмів (грибів, комах і нематод), підвищуючи їхню резистентність до негативних абіотичних і біотичних факторів довкілля (Гвоздяк та ін., 2011).

Механізм такого захисту складний і відбувається не лише за рахунок антагоністичних властивостей ендofітів взагалі і вітальних облігатів зокрема до фітопатогенів, але і через конкуренцію між ними за поживні речовини. Проте основна функція вітальних облігатів – це мутуалістичні (симбіотичні) взаємовідносини їх з іншими складниками аутомікро- і мікобіоти і з рослиною в цілому. Адже для бактерій взагалі і ендofітних, у тому числі і вітальних облігатів зокрема, важлива наявність, а не чисельність: за сприятливих навколишніх умов (зокрема при порушенні у рослин метаболічних процесів), вони здатні протягом короткого часу колонізувати екологічну нішу до максимально можливої для них концентрації, спричиняючи раптові незворотні системні патології лісових деревних рослин.

До ендofітних організмів відносяться як представники царства Гриби (*Fungi*, *Mycota*), так і представники царства Прокаріот – Бактерії (*Bacteria*) (Gouda et al., 2016). Найчастіше акцентується увага на корисних для рослин грибах-ендофітах і не конкретизуються патогенні види, хоча з наведених в літературі таксонів мікоміцетів виокремлено і факультативні сапротрофи, і патогени, зокрема представники порядку *Coelomycetes*, родів *Leptostroma* spp., *Phomopsis* spp., *Phyllosticta* sp., *Phoma* sp., виду

Venturia ditricha (Fr.) P. Karst. 1873 тощо, які за своєю біологією оселяються на здорових рослинах (органах рослин), але здатні існувати на цих же рослинах і при їхньому відмиранні (Wen et al., 2022).

Досить обмежена інформація стосовно афілофорових грибів-ендофітів (Song et al., 2017), хоча аналіз патологічного процесу (особливо швидкого його протікання та характеру утворення базидіюм), пов'язаного з деякими видами дереворуйнівних грибів, вказує на необхідність подальших досліджень видів, що спричиняють мішані стовбурові гнилі (*Fomes fomentarius*, *Piptoporus betulinus* тощо).

Ендофітні гриби є природними компонентами рослинної мікроекосистеми, які формують позитивний вплив на фізіологічну життєдіяльність рослини-господаря різними способами. Зокрема, продукують індолоцтову кислоту, беруть участь у секреції стрес-адапторних метаболітів (наприклад, продукуючи антибактеріальні речовини (Radić & Štrukelj, 2016) та антиканцерогенні молекули (Uzma et al., 2018) для захисту рослини-господаря та виступають біостимуляторами для біосинтезу ефірної олії (El Enshasy et al., 2019), діють як агенти біологічного контролю (Poveda & Baptista, 2021), сприяють росту рослин (Wen et al., 2022), активують системну стійкість рослин до абіотичних (Cui et al., 2021) та біотичних (Poveda & Abril-Urias, 2020) чинників тощо. Натомість рослини-господарі забезпечують їх живильними речовинами та безпосередньо виступають середовищем існування для ендофітних грибів (Igiehon et al., 2021).

Зокрема, виділені зі здорового насіння сосни мікроміцети з родів *Mucor*, *Trichoderma*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Alternaria*, *Acremonium* та дріжджі виявили вибірково антагоністичну активність як до бактерій-ендофітів сосни звичайної, так і до колекційних штамів. Найактивнішими були *Penicillium autogriseum* та *Alternaria altrernata* (Гвоздяк та ін., 2011). Встановлено, що чинниками обмеження заселення насіння сосни звичайної фітопатогенними бактеріями є мікроміцети і споротвірні бактерії. У той же час акцентується увага, що серед ізольованих з здорового насіння сосни бактерій-ендофітів, у т.ч. і вітальних облігатів, не виявлено антагоністів, які б давали підстави для подальшого їх вивчення у якості біологічних пестицидів. Серед

дослідних ізолятів аутомікробіоти не виявлено міко- і мікроорганізмів, які б стимулювати ріст фітопатогенних бактерій (Гвоздяк та ін., 2011).

Ендофітні міко- та мікроорганізми важко виявити через їх непатогенну природу. Дослідження видового складу вітальних облігатів (ендофітних міко- та мікроорганізмів) лісових деревних рослин (зокрема *Abies alba*) спрямовані на переоцінку поточних знань про різноманітність культивованих ендофітів та їхня потенційну роль у формуванні індивідуальної біотичної стійкості дерева.

Дослідження проводилися протягом 2018-2023 рр. в лісах філії «Кутське ЛГ» ДСГП «Ліси України». Для досліджень відібрано 9 модельних дерев різного віку, з яких підготовлено 23 зразки вегетативних (пагони з хвоєю) та 41 зразок генеративних (крилатки, деревина стовбура і коріння) органів зовнішньо здорових дерев *Abies alba*. Відібрані деревні рослини зростали в свіжих і вологих ТЛУ, відповідно, різнилися за таксаційними показниками. Кожен зразок поміщали в окремий паперовий пакет (конверт) для подальших міко- і мікробіологічних досліджень у лабораторних умовах ННЛ біотехнології та клітинної інженерії НУБіП України та відділу фітопатогенних бактерій ІМВ ім. Д. К. Заболотного НАН України. Проаналізовано потенційну роль вітальних облігатів, виділених з фізіологічно здорових органів дерев *A. alba*, що зростають в умовах лісів Покутсько-Буковинських Карпат України, у формуванні індивідуальної біотичної стійкості лісових деревних рослин (табл. 6.1).

Встановлено, що видовий склад вітальних облігатів (ендофітних мікроорганізмів), ізолюваних нами з зовнішньо здорових органів *Abies alba*, налічує 19 видів міцетів, які належать до відділу *Ascomycota*. Таксономічна структура видів охоплює 3 класи – Сордаріоміцети (*Sordariomycetes*), Дотидеоміцети (*Dothideomycetes*) та Євроціоміцети (*Eurotiomycetes*) і 5 порядків – Гіпокреальні (*Hypocreales*), Плеоспорові (*Pleosporales*), Євроціальні (*Eurotiales*), Кладоспоріальні (*Cladosporiales*) та Діапортові (*Diaporthales*).

Таблиця 6.1

**Видовий склад вітальних облігатів *Abies alba* та їхня потенційна роль у
формуванні індивідуальної біотичної стійкості**

Назва виду ізольованого вітального облігата	Метаболіт чи клас речовин-метаболітів	Тип біоактивних речовин
<i>Acremonium camptosporum</i> W. Gams 1971	Acremoxanthone A, E, C, acremonidin A, B (Uzma et al., 2018)	Протиракові
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl. 1912	Taxol (Omeje et al., 2017; Aharwal et al., 2016)	Протиракові
<i>Alternaria tenuissima</i> (Kunze) Wiltshire 1933	Tricycloalternarene, djalonensone (Kaul et al., 2017), podophyllotoxin (Uzma et al., 2018)	Антибактеріальні, протиракові
<i>Aspergillus calidoustus</i> Varga, Houbraken & Samson 2008	Ophiobolin K, 6-epiophiobolin (Kaul et al., 2017)	Антибактеріальні
<i>Aspergillus flavipes</i> (Bainier & R. Sartory) Thom & Church 1926	Meroterpenoids (Kaul et al., 2017)	Протиракові
<i>Aspergillus flavus</i> Link 1809	Fenaclone (Kaul et al., 2017)	Антибактеріальні
<i>Aspergillus fumigatiaffinis</i> S.B. Hong, Frisvad & Samson 2006	Neosartorin (Kaul et al., 2017)	Антибактеріальні
<i>Aspergillus fumigatus</i> Fresen. 1863	Fumigaclavin (Kaul et al., 2017), taxol, podophyllotoxin (Aharwal et al., 2016), fumitremorgin (Kaul et al., 2017)	Фунгіцидні, антибактеріальні, Протиракові
<i>Aspergillus nidulans</i> (Eidam) G. Winter 1884	Aniquinazolines A-D (Kaul et al., 2017)	Антибактеріальні
<i>Aspergillus niger</i> Tiegh. 1867	Nigerasterols A-B, malformins A-C, lapachol (Kaul et al., 2017), rubrofusarin B, fonsecinone A, asperpyrone B, aurasperone A, taxol (Kaul et al., 2017)	Антибактеріальні, протиракові
<i>Aspergillus terreus</i> Thom 1918	Butyrolactone I, aspernolide A (Uzma et al., 2018)	Протиракові
<i>Aspergillus versicolor</i> (Vuill.) Tirab. 1908	Versicoumarin D 28, versicolols A, B (Kaul et al., 2017)	Протиракові
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries 1952	Taxol (Kaul et al., 2017)	Протиракові
<i>Diaporthe glabrae</i> (C.Q. Chang, Z.D. Jiang & P.K. Chi) Y.H. Gao & L. Cai 2017	Depsipeptide (Aharwal et al., 2016)	Протиракові
<i>Fusarium oxysporum</i> Schltdl. 1824	Beauvericin (Kaul et al., 2017)	Антибактеріальні
<i>Penicillium simplicissimum</i> (Oudem.) Thom 1930	Ergosterol (Alurappa et al., 2018), citrinin (Aharwal et al., 2016)	Протипаразитарні, антибактеріальні
<i>Penicillium tropicum</i> Houbraken, Frisvad & Samson 2010	Cyclohexapeptide, penitropeptide, penitropone (Uzma et al., 2018)	Антибактеріальні
<i>Phomopsis archeri</i> B. Sutton 1980	Phomoarcherins A-C (Alurappa et al., 2018)	Протипаразитарні
<i>Phomopsis cassiae</i> Sousa da Câmara 1951	3,12-dihydroxycadalene (Uzma et al., 2018)	Фунгіцидні

Кожен вид володіє певним типом біоактивних речовин, які за потреби можуть проявляти антибактеріальні, фунгіцидні, протиракові чи проти паразитарні властивості, а також виступати активаторами системної стійкості рослин до абіотичних та біотичних чинників.

Дослідження ендofітних бактерій, екологічною нішею яких є живі клітини рослини-господаря, більшою мірою пов'язані з рослинами агрокультур ценозу і переважно стосуються їх корисного впливу на рослини (Izumi, 2011). Але їх екологія та вплив на види деревних рослин у лісовій екосистемі малодосліджена, проте може бути дуже різноманітною. Повідомляється, що важливі види дерев, у тому числі ті, що належать до родів *Pinus*, *Populus* і *Picea*, містять бактеріальні ендofіти, що належать до родів *Bacillus*, *Paenibacillus*, *Pseudomonas* і які, можливо, сприяють фіксації азоту та збільшенні виробництва біомаси від них (Puri et al., 2017). Підкреслюється, що роди *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Actinobacteria*, *Acinetobacter* і *Sphingomonas* складають основні групи спільноти ендofітних бактерій багатьох видів дерев (Izumi, 2011). Показано, що бактеріальні ендofіти запобігають розвитку захворювання через синтез ними структурних сполук і фунгітоксичних метаболітів. Такі індуковані захисні реакції були пов'язані з певними формами набутої системної стійкості (по відношенню до захворювання) (Sturz et al., 2000). Дослідниками з Індії перевірено параметри стимуляції росту рослин ендofітами за рахунок продукування індолоцтової кислоти (ІОК), солюбілізації мінерального фосфату, активності кислої фосфатази, наявності гену дезамінази 1-аміноциклопропан-1-карбонової кислоти (ACC), фіксації азоту, біодеструкції целюлози, розпаду хітину та пектину тощо (War Nongkhla & Joshi, 2014). Фенотипи цих взаємодій (між рослиною-господарем і ендofітом) можуть бути надзвичайно пластичними залежно від факторів довкілля, режиму живлення, генетичної схильності та стадій розвитку обох партнерів (Anand et al., 2006).

Досліджуючи ендofітні мікроорганізми, з насіння *Picea abies* дослідниками ізольовані наступні роди бактерій: *Bacillus* sp., *Erwinia* sp., *Flavobacterium* sp., *Pseudomonas* sp., *Cytophaga* sp., *Leuconostoc* sp., *Micrococcus* sp., *Xanthomonas* sp. (Cankar et al., 2005). Зі здорового насіння сосни звичайної (*Pinus sylvestris*) ізольовано

дійсні фітопатогенні бактерії (*Pseudomonas syringae*, *Pectobacterium caratovorum*, *Enterobacter* (*Lelliottia*) *nimipressurallis*), умовно патогенні (*P. fluorescens*, *Paenibacillus polymyxa*, *Pantoea agglomerans*) і сапротрофи (*Bacillus subtilis*, *B. pumillus*), а також гриби (Гвоздяк та ін., 2011).

Разом з тим, у дослідженнях (Stone et al., 2000) опосередковано вказується на ендofітні бактерії як «ендофітні» інфекції, тобто про інкубаційний період бактерій у рослині. Автор акцентує увагу, що для бактерій наземні рослини являють собою складне, просторово та часово різноманітне екологічне середовище існування. Симбіотичні асоціації між мікроорганізмами та рослинами є давніми та фундаментальними. Загалом, «ендофітні» інфекції непомітні, інфіковані тканини рослини-господаря принаймні тимчасово не мають симптомів, а мікробна колонізація може бути продемонстрована як внутрішня або за допомогою гістологічного дослідження шляхом виділення з поверхнево дезінфікованої тканини, або через пряму ампліфікацію ядерної ДНК із колонізованої рослинної тканини. Ендофітні мікроорганізми було виявлено в широкому діапазоні рядів рослин-господарів, родин і родів у всьому світі (Гвоздяк та ін., 2011).

Таким чином, ендofітні бактерії є невід'ємною компонентою лісових деревних рослин і за нормального їх росту і розвитку відіграють позитивну роль у метаболічних процесах. Разом з тим, патогенний складник ендofітної аутомікро- і мікробіоти може бути потужним вектором у епіфітотійних патологіях лісу.

6.2. Біопротекторні процеси бактерій, що здатні підвищувати біотичну стійкість лісових деревних рослин

Спільно зі співробітниками ННЛ біотехнології та клітинної інженерії НУБіП України та ІМВ ім. Д.К. Заболотного НАН України проведено дослідження деревини ялиці білої без ознак видимих патологічних змін (рис. 6.1) та з ознаками інфікування бактеріальною водянкою та «їжакуватістю» стовбура (рис. 6.2) на предмет виявлення та ідентифікації мікроорганізмів, які прямо чи опосередковано впливають на фізіологічну діяльність деревної рослини та здатні підвищувати її біотичну стійкість.

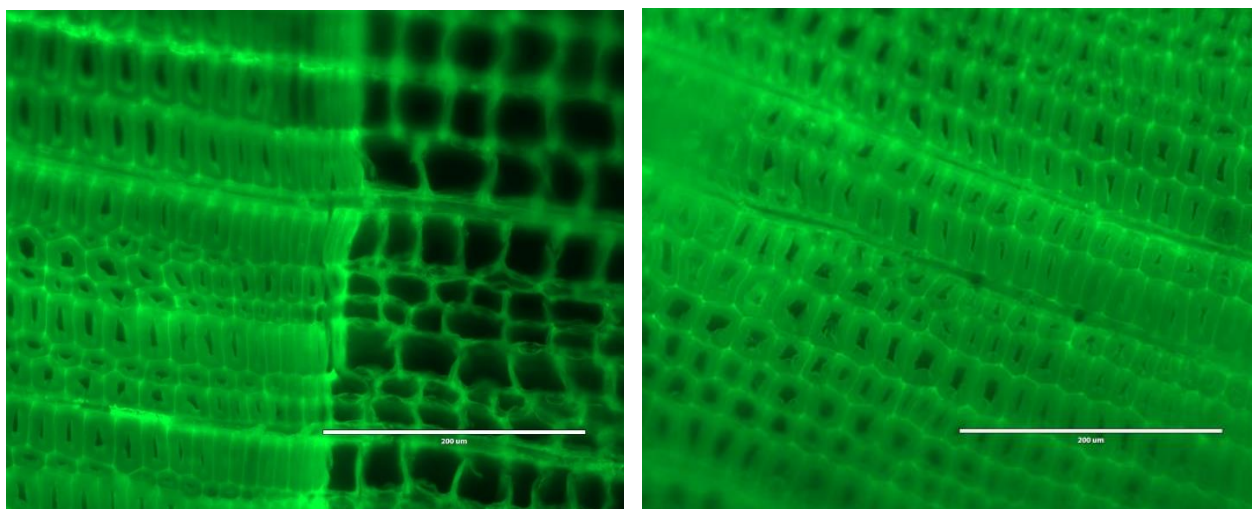


Рис. 6.1. Зрізи деревини *Abies alba* без видимих ознак патологічних змін

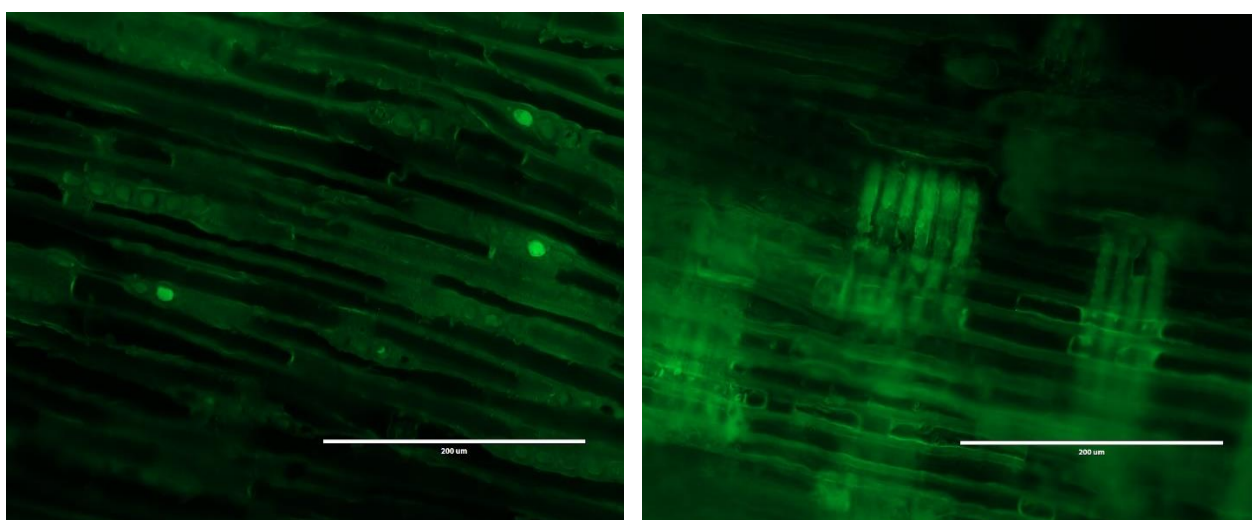


Рис. 6.2. Зрізи деревини *Abies alba* з ознаками інфікування бактеріальною водяною та «їжакуватістю» стовбура

На основі секвенування гену 16S рРНК у колекції штамів представлено 15 бактеріальних родів. Найбільш чисельними ізолюваними штамми були представники роду *Bacillus*, на які припадає 59,0 % від загальної кількості штамів, у меншій ступені представлені роди *Pseudomonas* (15,0 %) і *Paenibacillus* (7,5 %). Сумарна чисельність інших родів ізолюваних штамів бактерій склала 18,5 % (*Acetobacterium*, *Agrobacterium*, *Buttiauxella*, *Curtobacterium*, *Lelliottia*, *Lysinibacillus*, *Microbacterium*, *Micrococcus*, *Paenicibacillus*, *Pantoea*, *Serratia*, *Stenophomonas*) (рис. 6.3).

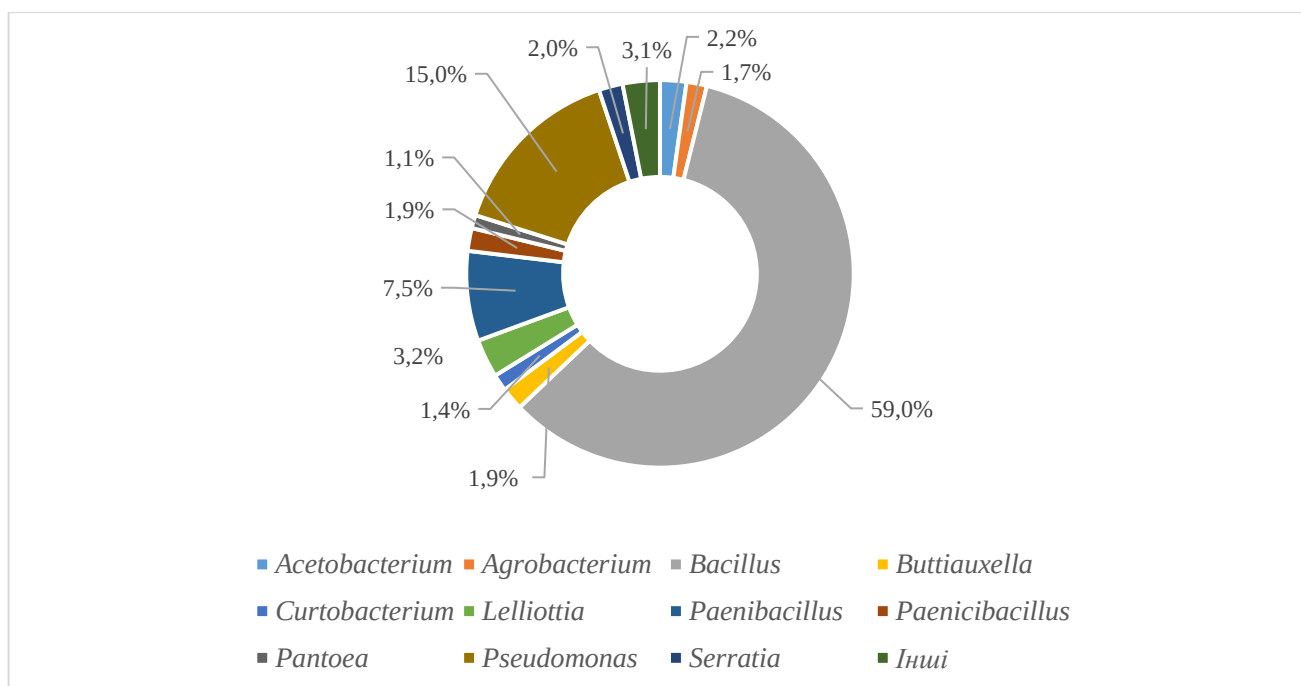


Рис. 6.3. Розподіл асоційованих з *Abies alba* штамів бактерій, виділених із вегетативних органів. Представлено відносну чисельність штамів на рівні роду

Для дослідження активності ізолятів ендоефітних бактерій щодо стимуляції росту і формування індивідуальної біотичної стійкості *Abies alba* виділено 40 видів бактерій, що безпосередньо пов'язані із життєдіяльністю рослин, з яких 12 ізолятів були ендоефітами, а 28 – епіфітами. Дослідженнями виявило значні відмінності в популяції бактерій між епіфітними та ендоефітними мікрооселищами. Найбільш чисельно представлений рід *Bacillus* sp. та *Pseudomonas* sp.

Відібрані ізоляти бактерій перевірили на потенційну здатність стимулювати ріст лісових деревних рослин, на прикладі *Abies alba*, і формувати індивідуальну біотичну стійкість. Асоційовані з рослинами ялиці бактерії показали здатність фіксувати азот, засвоювати хітин, целюлозу та пектин, що вказує на їх здатність утилізувати компоненти клітинної стінки. Також ізоляти продукували інгібуючі метаболіти, які дифундували в агаризоване середовище та пригнічували ріст патогенів, що призводило до утворення зони інгібування (табл. 6.2).

Таблиця 6.2

Порівняльна активність ізолятів ендоефітних бактерій щодо стимуляції росту і формуванні індивідуальної біотичної стійкості *Abies alba*

Видова (родова) назва ендоефітних бактерій	Вид активності ізолятів				
	Солубілізація фосфату ¹	Фіксація азоту ²	Розпад хітину ¹	Розпад целюлози ¹	Розпад пектину ¹
<i>Bacillus</i> sp. (A1-3)	–	–	+	++	++
<i>Bacillus subtilis</i> (A1-12)	+	–	–	+	+
<i>Bacillus siamensis</i> (A1-9)	+	+	–	+	–
<i>Bacillus mycoides</i> (B1-2)	–	–	+	++	+++
<i>Bacillus methylotrophicus</i> (B1-3)	–	–	–	–	–
<i>Bacillus licheniformis</i> (A1-1)	+	–	++	+	+
<i>Serratia marcescens</i> (B3-1)	++	+++	–	++	–
<i>Lysinibacillus xylanilyticus</i> (A2-1)	+	+	–	+	–
<i>Paenibacillus uliginis</i> (B1-2)	–	–	+	++	–
<i>Buttiauxella izardii</i> (A1-11)	–	–	–	–	–
<i>Pseudomonas baetica</i> (A3-3)	++	+++	+	++	–
<i>Pseudomonas argentinensis</i> (B2-5)	–	+++	–	–	–
<i>Pseudomonas palleroniana</i> (A(2-9)	+++	++	–	+	–

A – ізолят із хвої; B – ізолят із деревини стовбура; B – ізолят із кореневої частини.

1 – розмір зони; 2 – інтенсивність забарвлення.

– відсутність активності; + зона ореолу 10 мм і незначна зміна кольору після 3 дні інкубації; ++ зона ореолу >10 мм і помірна зміна кольору після 3 дні інкубації; +++ зона ореолу >20 мм і різка зміна кольору після 3 дні інкубації.

Фосфор є одним із найважливіших макроелементів для росту та розвитку рослин. Таким чином, перетворення нерозчинних фосфатних (як органічних, так і неорганічних) сполук у форму, доступну для рослин, є важливою ознакою підвищення врожайності рослин (Kidd et al., 2007). Дослідження показало, що вивільнення розчинного фосфату більшістю ізолятів супроводжувалося пониженням рівня рН культурального середовища, що свідчить про те, що секреція органічної кислоти бактеріями відіграє певну роль у активності розчинення фосфатів. Фосфат-солубілізуючі мікроорганізми (*Bacillus subtilis*, *B. siamensis*, *B. licheniformis*, *Serratia marcescens*, *Lysinibacillus xylanilyticus*, *Pseudomonas baetica* та *P. palleroniana*) продукують фітогормони (ауксин, гіберелін та цитокін), що стимулюють процеси

росту і поділу клітин, а також їх диференціації, наслідком чого є активний ріст вегетативних і генеративних органів (окремих тканин) рослини, зокрема ксилеми.

Три ізоляти *Bacillus* sp. показали позитивний результат на продукування АСС-дезамінази (фермент, за допомогою якого відбувається відновлення етилену), що сприяє ростовим процесам рослин і формує стійкість до стресових чинників.

До групи амоніфікаторів (згідно результатів наших досліджень) віднесено *Bacillus siamensis*, *Serratia marcescens*, *Pseudomonas baetica*, *P. argentinensis* та *P. palleroniana*.

Серед ендofітних ізолятів *Bacillus siamensis* і *B. subtilis* виявили високу антагоністичну активність. Виявлено варіабельність фунгіцидної та фунгістатичної дії *Bacillus* sp., що свідчить про можливість і необхідність використання цього явища для розробки засобів і методів біологічного захисту лісових деревних рослин, включаючи *Abies alba*, від збудників інфекційних хвороб.

Для дослідження фітостимулювальної активності використані ізоляти бактерії роду *Bacillus* (зокрема *B. subtilis* – Ab-1 та Ab-2) із генеративних органів *Abies alba* (рис. 6.4), які проявили найвищі показники продукування природних ауксинів, зокрема ІОК (на основі колориметричного методу).

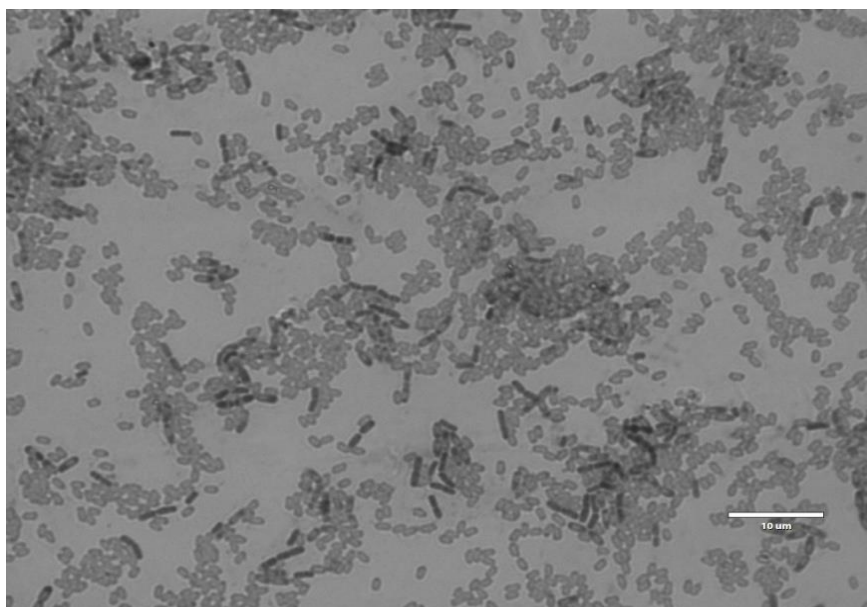


Рис. 6.4. Ізоляти бактерій роду *Bacillus* (зокрема *B. subtilis* – Ab-1 та Ab-2) із генеративних органів *Abies alba*

Отримані результати показали позитивний вплив екзометаболітів штаму *Bacillus subtilis* Ab-1 та *B. subtilis* Ab-2 на ризогенез редиски (*Raphanus sativus* var. *radicula* Pers.) сорт «Жара» (рис. 6.5).



Рис. 6.5. Результати впливу екзометаболітів штаму *Bacillus subtilis* Ab-1 на ризогенез редиски (*Raphanus sativus* var. *radicula* Pers.) сорт «Жара». Контроль – водогінна вода (10 доба пророщування)

Підтверджено, що існує взаємозв'язок між здатністю бактеріальних штамів до синтезу фітогормонів (зокрема ІОК) та збільшенням морфометричних показників рослин, які їх попередньо інокулюють. Довжина коренів (середнє значення) у експериментальних рослин, які інокулювали бактеріальною суспензією *Bacillus subtilis* Ab-1 на 5 добу експерименту збільшувалася на 37,2 %, на 7 добу – на 36,2 %, на 10 добу – 34,7 % відносно контрольної групи проростків. Довжина коренів (середнє значення) у експериментальних рослин, які інокулювали з бактеріальною суспензією *B. subtilis* Ab-2 на 5 добу експерименту збільшувалася на 35,7 %, на 7 і 10 добу – на 33,3 % відносно контрольної групи проростків. Найбільші показники максимального росту (Max) спостерігаються у варіанті Ab-2 на 10 добу (11,0 мм). На час аналізу біометричних показників рослин редиски виявили достовірну позитивну відмінність у довжині підземної частини у дослідних варіантах із бактеріальною суспензією, зокрема, спостерігали тенденцію до збільшення лінійного розміру стебла в середньому на 30,0 %, порівняно з відповідним контролем (табл. 6.3).

Таблиця 6.3

**Основні статистичні показники значень біометричних показників
насіннєвого матеріалу редиски (*Raphanus sativus* var. *radicula* Pers., сорт
«Жара») після обробки бактеріальною суспензією *Bacillus subtilis* (10⁸ КУО/мл)**

Біометрична ознака	Варіант		Показник			
			Min	Max	m ± SE	SD
Довжина коренів, мм	Ab-1	5 доба	2,0	7,6	4,3 ± 0,36**	1,83
		7 доба	2,4	7,9	4,7 ± 0,44*	2,33
		10 доба	2,6	8,3	4,9 ± 0,47*	2,47
	Ab-2	5 доба	2,4	10,5	4,2 ± 0,45**	2,40
		7 доба	2,7	10,8	4,5 ± 0,46**	2,43
		10 доба	3,0	11,0	4,8 ± 0,45**	2,41
	Контроль	5 доба	0,7	4,5	2,7 ± 0,42	2,20
		7 доба	1,0	4,7	3,0 ± 0,41	2,19
		10 доба	1,4	5,0	3,2 ± 0,44	2,35
Довжина надземної частини, мм	Ab-1	5 доба	1,5	3,1	2,3 ± 0,41*	2,12
		7 доба	1,7	3,4	2,5 ± 0,40*	2,21
		10 доба	1,9	3,8	2,8 ± 0,45*	2,44
	Ab-2	5 доба	0,8	2,4	1,6 ± 0,51**	2,57
		7 доба	1,1	2,6	1,8 ± 0,42**	2,23
		10 доба	1,3	2,8	2,1 ± 0,39**	2,09
	Контроль	5 доба	0,5	2,9	1,3 ± 0,61	3,25
		7 доба	0,7	3,1	1,5 ± 0,57	3,01
		10 доба	0,7	3,5	1,8 ± 0,48	2,43

Примітка: Min – мінімальне значення ознаки; Max – максимальне значення ознаки; m ± SE середнє значення і стандартна похибка; SD – стандартне відхилення; * – різниця з контролем достовірна за $p < 0,05$, ** – різниця з контролем достовірна за $p < 0,01$

Довжина надземної частини (середнє значення) у експериментальних рослин, які інокулювали бактеріальною суспензією *Bacillus subtilis* Ab-1 на 5 добу експерименту збільшувалася на 43,5 %, на 7 добу – на 40,0 %, на 10 добу – 35,7 % відносно контрольної групи проростків. Довжина надземної частини (середнє значення) у експериментальних рослин, які інокулювали бактеріальною суспензією *B. subtilis* Ab-2 на 5 добу експерименту збільшувалася на 18,8 %, на 7 добу – на 16,7 %, на 10 добу – 14,3 % відносно контрольної групи проростків.

Також позитивні фітостимулюючі результати отримано при впливі екзометаболітів штаму *Bacillus subtilis* Ab-1 та *B. subtilis* Ab-2 на насіннєвий матеріал *Abies alba* (табл. 6.4).

Таблиця 6.4

**Основні статистичні показники значень біометричних показників
насіннєвого матеріалу *Abies alba* після обробки бактеріальною суспензією
Bacillus subtilis (10^8 КУО/мл)**

Біометрична ознака	Варіант		Показник			
			Min	Max	$m \pm SE$	SD
Довжина коренів, мм	Ab-1	I сорт	1,7	5,3	$3,9 \pm 0,19^{**}$	0,99
		II сорт	0,5	2,5	$1,4 \pm 0,11^{**}$	0,56
	Ab-2	I сорт	1,4	4,6	$3,5 \pm 0,18^{**}$	0,89
		II сорт	0,4	2,2	$1,2 \pm 0,10^{**}$	0,51
	Контроль	I сорт	0,2	2,7	$0,8 \pm 0,12$	0,57
		II сорт	0,4	1,4	$0,8 \pm 0,06$	0,31
Довжина надземної частини, мм	Ab-1	I сорт	1,2	6,2	$3,3 \pm 0,30^{**}$	1,55
		II сорт	0,5	2,2	$1,3 \pm 0,11^{**}$	0,47
	Ab-2	I сорт	1,0	5,7	$3,1 \pm 0,27^{**}$	1,22
		II сорт	0,9	5,0	$3,0 \pm 0,27$	1,29
	Контроль	I сорт	0,6	6,3	$2,9 \pm 0,30$	1,41
		II сорт	0,3	2,0	$1,1 \pm 0,09$	0,39

Примітка: Min – мінімальне значення ознаки; Max – максимальне значення ознаки; $m \pm SE$ середнє значення і стандартна похибка; SD – стандартне відхилення; * – різниця з контролем достовірна за $p < 0,05$, ** – різниця з контролем достовірна за $p < 0,01$

Довжина коренів у експериментальних рослин ялиці (I сорт), які інокулювали бактеріальною суспензією *Bacillus subtilis* Ab-1, збільшувалася на 64,1 % у порівнянні з рослинами ялиці (II сорт) та на 79,5 % у порівнянні з контролем (як для I, так і для II сорту). Довжина надземної частини у експериментальних рослин ялиці (I сорт), які інокулювали бактеріальною суспензією *B. subtilis* Ab-1, збільшувалася на 60,6 % у порівнянні з рослинами ялиці (II сорт) та на 3,0 % у порівнянні з контролем (для I сорту) і на 66,7 % (для II сорту). Тобто оброблення інокулянтном насіннєвого матеріалу

Abies alba (як для I сорту, так і для II сорту) формує позитивний результат на біометричні показники росту відносно контрольної групи проростків.

Також обробка насіннєвого матеріалу перед пророщуванням вагомо покращила посівні якості – енергію проростання та лабораторну схожість (табл. 6.5)

Таблиця 6.5

**Посівні якості насіннєвого матеріалу *Abies alba* після обробки
бактеріальною суспензією *Bacillus subtilis* (10⁸ КУО/мл)**

Варіант		Показник	
		Енергія проростання (7 доба), %	Лабораторна схожість (14 доба), %
Ab-1	I сорт	86,6	89,9
	II сорт	86,6	84,4
Ab-2	I сорт	82,5	75,8
	II сорт	75,5	72,3
Контроль	I сорт	83,3	75,5
	II сорт	70,0	70,0

Таким чином, на підставі наших досліджень вдалося підтвердити здатність ізолюваних нами із генеративних органів *Abies alba* штамів *Bacillus subtilis* щодо продукування фітогормону, який стимулює розтягування клітин, активує ферменти, що відповідають за міцність клітинної стінки, та бере участь у регуляції різноманітних ростових процесів, внаслідок чого формується більш довге коріння з чисельними кореневими волосками, які залучені у поглинання поживних речовин.

6.3. Перспективи використання явища антагонізму для захисту рослин від фітопатогенів

Явище антагонізму мікроорганізмів – це фактично пригнічення деяких видів мікроорганізмів іншими – часто зустрічається у природі. Антагоністична активність найбільш яскраво виражена у актиноміцетів, бактерій та грибів (Kamal et al., 2015). Найчастіше антагоністи пригнічують своїх конкурентів продуктами метаболізму (алелопатія), у тому числі антибіотиками, або витісняють конкурентів за допомогою

більш інтенсивного розмноження або первинного використання елементів живлення (Sobiya et al., 2005).

Біологічний контроль фітопатогенів за допомогою антагоністичних бактерій дуже перспективний через їхню здатність протидіяти збудникам різними способами та ефективно колонізувати різні частини рослин. Найбільшу увагу в науковій літературі зосереджено на використанні грамнегативних бактерій, що належать до родів *Pseudomonas* та *Erwinia*. Так, повідомляється про виявлену антагоністичну активність проти грибів роду *Fusarium* представників видів *Pseudomonas fluorescens* (Georgakopoulos et al., 2002), *P. putida* (Scher & Baker, 1982), *Pseudomonas* spp. (Whipps & Lumsden, 2001). Така антагоністична активність виявлено і в *Agrobacterium radiobacter* (Powell & Jutsum, 1993).

Представники роду *Bacillus* мають низку переваг, які роблять їх перспективними для використання як агентів біологічного контролю (Ikotun & Adekunle, 1990). По-перше, їх антагоністичний ефект обумовлений здатністю продукувати різні типи протимікробних сполук, таких як антибіотики (наприклад, бациліхін, ітурін, мікосубтілін) та сидерофори (Shoda, 2000). По-друге, вони здатні індукувати зростання та захисну відповідь у рослині-господарі (Raupach & Kloepper, 1998). Крім того, *Bacillus* здатні продукувати сполуки, стійкі до ультрафіолетового випромінювання та висихання, що дозволяє їм протистояти несприятливим умовам (Raaijmakers et al., 2002). Найбільш перспективні антагоністи – це представники видів *Bacillus subtilis*, *B. atrophaeus* (Kim et al., 2012), *B. amyloliquefaciens* (Lee et al., 2013), *B. licheniformis* (Kong et al., 2010) та *B. pumilus* (Akhtar & Siddiqui, 2008).

Як інструменти біоконтролю пропонується використовувати і деякі гриби. Так, мікроміцет *Trichoderma harzianum* C82-93 виявився високоефективним проти захворювань, що викликаються *Fusarium* sp., *Botrytis cinerea*, *Sclerotinia*, *Cladosporium* та *Alternaria* sp. Хорошу антагоністичну активність показав інший штам *T. viride* M10. Обидва штами призначені, в першу чергу, для пригнічення збудників хвороб овочевих та декоративних культур (Khan et al., 2013). Антагоністичну активність щодо *Fusarium* sp. виявляли *Streptomyces* spp. та *Actinomycetes* spp. (Ikotun & Adekunle, 1990). *Streptomyces halstedii* K122 та *S. coelicolor* K139 інгібували ріст

грибів *Oomycetes*, *Zygomycetes*, *Deuteromycetes*, *Ascomycetes* і *Basidiomycetes* (Frandsberg & Schnurer, 1998).

Антагоністичні властивості штамів бактерій *Bacillus subtilis*, ізольованих нами із генеративних органів *Abies alba*, які мали типові ознаки інфікування бактеріальною водянюкою, та колекційним штамом *B. subtilis* IMB B-7100, наданим відділом фітопатогенних бактерій IMB ім. Д. К. Заболтного НАН України, визначали методом радіальних штрихів. Як тест-культури збудників бактеріальних хвороб *A. alba* використовували штами *Lellottia nimipressuralis*, *Xanthomonas* sp., *X. campestris*, *Pseudomonas* sp., *P. fluorescens* 8573, *P. savastanoi* 9174, *P. syringae* 8511, *Pantoea agglomerans* та *Erwinia carotovora* 8982 у концентрації 10^7 КУО/мл. Зони затримки росту враховували через 24 год інкубації, ступінь антагоністичної активності визначали за розміром зон затримки росту культур бактерій (табл. 6.6).

Таблиця 6.6

Антагоністична активність бактерій роду *Bacillus*

Тест-культури	<i>Bacillus subtilis</i> (Ab-1)		<i>Bacillus subtilis</i> (Ab-2)		<i>Bacillus subtilis</i> IMB B-7100	
	Діаметр зони інгібування росту, мм	Рівень антагоністичної активності	Діаметр зони інгібування росту, мм	Рівень антагоністичної активності	Діаметр зони інгібування росту, мм	Рівень антагоністичної активності
<i>Lellottia nimipressuralis</i>	27,5±0,8	висока	23,0±0,2	середня	34,5±0,5	висока
<i>Xanthomonas</i> sp.	9,5±0,5	низька	6,0±0,1	низька	8,0±0,2	низька
<i>X. campestris</i>	10,5±0,2	низька	5,0±0,1	низька	10,0±0,2	низька
<i>Pseudomonas</i> sp.	9,1±0,5	низька	6,5±0,2	низька	10,0±0,3	низька
<i>P. fluorescens</i> 8573	12,0±0,2	низька	10,0±0,3	низька	20,0±0,1	середня
<i>P. savastanoi</i> 9174	8,0±0,3	низька	8,5±0,3	низька	10,0±0,1	низька
<i>P. syringae</i> 8511	15,0±0,3	середня	7,1±0,2	низька	12,0±0,2	низька
<i>Pantoea agglomerans</i>	13,2±0,1	низька	6,1±0,3	низька	15,0±0,3	середня
<i>Erwinia carotovora</i> 8982	17,1±0,4	середня	15,0±0,2	середня	20,0±0,2	середня

Примітка: різниця достовірна при $p < 0,05$ для всіх варіантів

Досліджувані штами *Bacillus subtilis* виявилися активними (у більшій чи меншій ступені) по відношенню до всіх тест-культур. Зокрема, високоактивними

(зони затримки росту понад 20 мм) до збудника бактеріальної водянки – *Lelliottia nimipressuralis*. Опім того, високоактивним по відношенню до *Pseudomonas fluorescens* 8573 та *Erwinia carotovora* 8982 був колекційний штам *B. subtilis* IMB B-7100. Середню антагоністичну активність (зони затримки росту від 11 до 20 мм) ізольовані нами штамми *B. subtilis* проявили до *Xanthomonas campestris*, *P. fluorescens* 8573, *P. syringae* 8511, *Pantoea agglomerans* та *Erwinia carotovora* 8982. Низькоактивними (зони затримки росту до 10 мм) вони виявилися до *Xanthomonas* sp., *Pseudomonas* sp. та *P. savastanoi* 9174.

Таким чином, високий ступінь антагоністичної активності штамів *Bacillus subtilis* (Ab-1), *B. subtilis* (Ab-2) та *B. subtilis* IMB B-7243 щодо збудників бактеріальної водянки *Abies alba* засвідчує фітопротекторний ефект, що може стати основою розробки теоретико-прикладних аспектів біологічного захисту ялиці білої від *Lelliottia nimipressuralis*, а також використаний в основі біологічного пестициду.

6.4. Ознаки та характеристики для оцінювання біотичної стійкості лісових деревних рослин (на прикладі *Abies alba*)

У ході еволюції та власне онтогенезу рослини сформували своєрідні механізми самозахисту (стресові реакції) у відповідь на вплив стресорів, які в майбутньому можуть стати фундаментом біотичної стійкості. Ці адаптаційні реакції включають фізіологічні, біохімічні та морфологічні зміни, що дозволяють рослинам зберігати гомеостаз у несприятливих умовах, таких як посуха, надмірна вологість, підвищення або зниження температури, пошкодження шкідниками та ураження збудниками хвороб.

Одним із важливих етапів стресових реакцій рослин, у т. ч. і деревних, є активація систем захисту на молекулярному рівні, зокрема синтез «стресових» білків (наприклад, білків теплового шоку), які допомагають рослинам підтримувати нормальну структуру білків і ферментів при змінних умовах. Крім того, для рослин характерні гормональні зміни, зокрема збільшення синтезу абсцизової кислоти в умовах посухи, що активує механізми закриття продихів, знижуючи втрату води. У

відповідь на біотичні стреси (наприклад, атаки шкідників або фітопатогенів), рослини можуть активувати системи захисту, що включають синтез фітонцидів, антибіотиків або токсичних сполук, які знижують активність впливу шкідників або інгібують ріст патогенів. Ці стресові реакції є важливим елементом екологічної адаптації та забезпечують рослинам можливість виживати в умовах змін клімату та іншого впливу чинників зовнішнього середовища. Успішна інтеграція різних механізмів самозахисту дозволяє рослинам не лише долати стресові впливи, але й зберігати свою біотичну стійкість, що в свою чергу забезпечує їх збереження в екосистемах.

Виокремлено низку фундаментальних проявів активізації механізмів стійкості клітин рослин на стрес (рис. 6.6).



Рис. 6.6. Фундаментальні прояви активізації механізмів стійкості клітин рослин

Серед найважливіших проявів виокремлюємо: зростання у клітинах вмісту активних форм кисню, у тому числі радикальних форм, посилення процесів пероксидного окиснення ліпідів; підкислення цитозолу із наступною активацією протонних pomp, що повертає рН до початкового значення; підвищення у цитозолі вмісту іонів кальцію з наступною активацією кальцієвих АТФаз; вихід іонів калію із

клітин; пониження (на плазмалемі) мембранного потенціалу; посилення катаболізму ліпідів і біополімерів; накопичення низькомолекулярних поліфункціональних сполук (розчинні вуглеводи, пролін, поліаміни); загальне пониження інтенсивності синтезу біополімерів; посилення синтезу стресових білків; підвищення вмісту і посилення синтезу фітогормонів стресу та гормоноподібних сполук – етилену, абсцизової, саліцилової, жасмонової кислот; гальмування фотосинтезуючих процесів; активація альтернативної оксидази, що змінює в мітохондріях напрямок електронного транспорту; посилення інтенсивності дихання; гальмування росту.

Проаналізовано послідовність фізіологічних процесів, які виникають у рослинному організмі у відповідь на стресори, формуючи механізм самозахисту (рис. 6.7). Першим етапом самозахисту або першою реакцією на біологічного подразника є формування механічних бар'єрів, яке відбувається за рахунок відкладання речовини типу субверин і лігнін, формування у провідній системі рослини спеціальних пробок із полісахаридів та тілів, які перешкоджають просуванню фітопатогена.

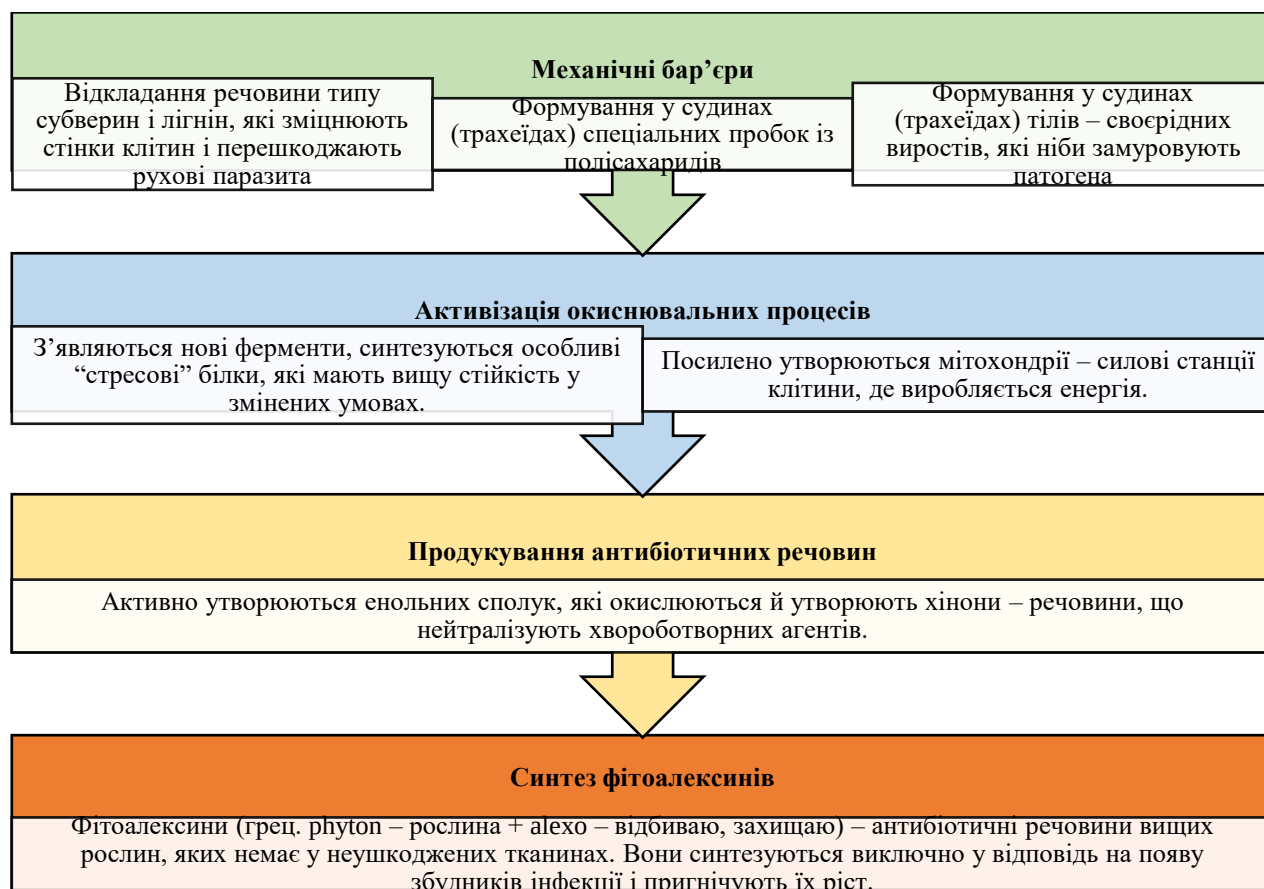


Рис. 6.7. Механізми самозахисту у рослин

Другим етапом самозахисту є активізація окислювальних процесів. Під впливом окислювальної системи рослини-господаря знижується активність гідролітичних ферментів фітопатогена, нейтралізуються його токсини. На інактивацію ферментів фітопатогена або на інгібування їх синтезу можуть впливати амінокислоти або катіони металів, фенольні сполуки, від яких залежить ступінь активності деяких ферментів. Так, активність багатьох ферментів пригнічують феноли та продукти їх окислення. Катіони барію, кальцію, магнію впливають на активність, перш за все, пектолітичних ферментів, і, саме тому, відіграють важливу роль у формуванні стійкості рослинного організму.

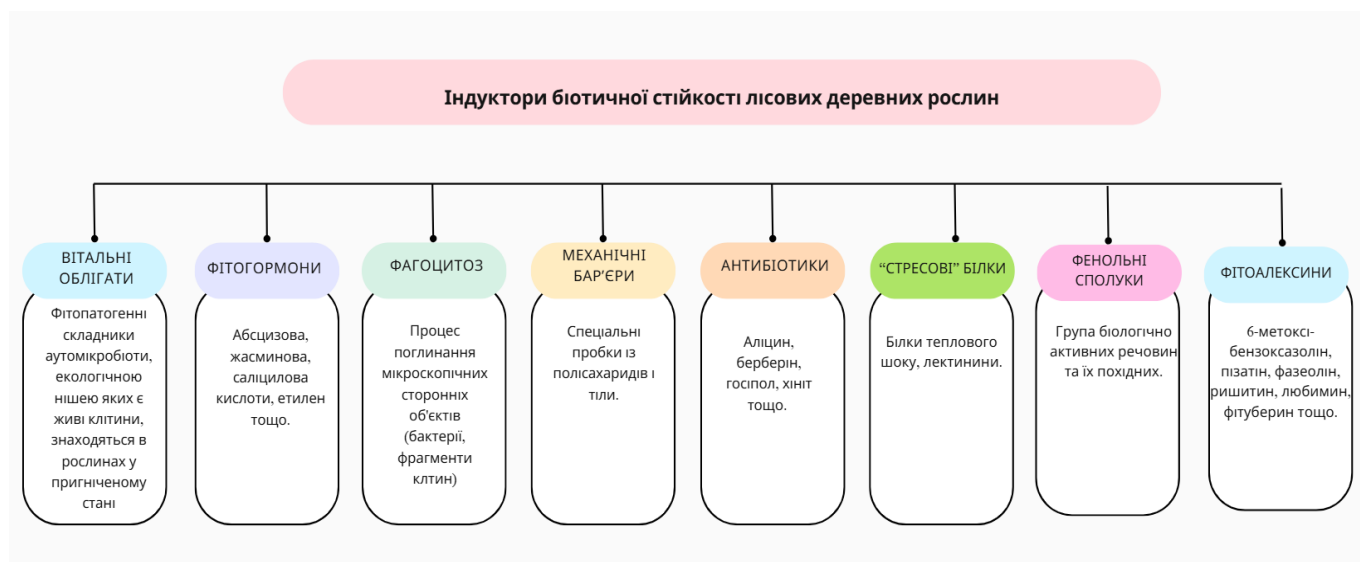
Продуктування антибіотичних речовин є третім закономірним етапом у самозахисті рослини. Антибіотики (грец. *anti* – проти + *bios* – життя) – це речовини, що є продуктами життєдіяльності живих клітин (бактеріальних, грибкових, рослинного і тваринного походження) або їхні синтетичні аналоги і гомологи, які здатні вибірково пригнічувати (обмежувати) функціонування інших клітин – фітопатогенних бактерій, грибів, протозоа, водоростей тощо аж до повного придушення розвитку. До найбільш вивчених рослинних антибіотиків належать: аліцин, берберін, госсіпол, хінін (Чумак та ін., 2020).

Четвертим етапом самозахисту є синтез фітоалексинів, які інгібують розвиток мікроорганізмів, які потрапляють у рослинний організм. Наразі з рослин виділено та ідентифіковано понад 200 видів фітоалексинів. В даний час найбільш відомими фітоалексинами є: 6-метоксі- бензоксазолін, пізатін, фазеолін, ришитин, любимин, фітуберин) (Чумак та ін., 2020).

Проявом у рослин абсолютної (повної) невразливості (нечутливості) до інфекційного захворювання при наявному прямому контакті зі збудником (за формування необхідних умов для інфікування) зумовлюється біологічною властивістю – **імунітетом рослин** або **фітоімунітетом** (Дмитрієв, 2006). За М. І. Вавіловим (1935), імунітет рослин – це система захисних реакцій, що спрямовані на протидію збудникам інфекційних захворювань та підтриманні функціональної та структурної цілісності рослинного організму (Вавілов, 1986). Провідна функція рослинного імунітету полягає у розпізнаванні й знищенні фітопатогенних міко- та

мікроорганізмів, шкідників, а також інших субстанцій – генетично змінених клітин, сторонніх білків тощо. Загалом імунітет здійснює контроль за безперервним мутаційним процесом, що лежить в основі біологічної еволюції. Виокремлюють два основних типи фітоімунітету: природжений (природний) і набутий (штучний). Природжений імунітет – це властивість рослинного організму не уражуватись (чи не пошкоджуватись) збудником тієї чи іншої хвороби (шкідником) і передаватися із покоління у покоління. В межах природного імунітету розрізняють пасивний (властивість рослин перешкоджати проникненню і розвитку фітопатогена в тканинах рослини-живителя) і активний (властивість рослин активно реагувати на проникнення фітопатогена) імунітет (Вавілов, 1986). Набутий імунітет – це здатність рослинного організму не уражуватись (інфікуватись) тим чи іншим збудником хвороби. Ця властивість у рослин виникає під впливом чинників довкілля або після перенесення захворювання. Стійкість рослин до декількох видів збудників чи шкідників називається комплексним або груповим імунітетом.

Таким чином проаналізувавши теоретичні основи біотичної стійкості рослинного організму нами виокремлено індуктори (біомаркери) стійкості рослин та представлено їх у формі схеми (рис. 6.8).



6.8. Індуктори біотичної стійкості лісових деревних рослин

За результатами досліджень механізмів біотичної стійкості едифікаторних видів дерев у лісових біоценозах, запропоновано комплексний підхід щодо оцінки їх

стійкості, яка включає три групи чинників, які виступають потенційними каталізаторами порушення біотичної стійкості та приймають безпосередню участь у процесі формування біотичної стійкості. Також виокремлено третю групу чинників, які в майбутньому можуть стати основою для саногенезу деревостану із порушеною біотичною стійкістю.

До предикторів або чинників «первинного» впливу на порушення біотичної стійкості деревостанів належать абіотичні аномалії (зокрема, гідротермічний стрес) та антропогенний тиск. Біотичні чинники є вторинними, підсилюючи роль попередніх і призводячи до незворотних змін у лісових екосистемах. До ключових чинників, які в майбутньому сприятимуть формування біотичностійких деревостанів віднесено відсутність стрес-індукторів, наближене до природи лісівництво (яке передбачає сприяння природному поновленню, змішані ліси, а також «ліси, видовий склад яких відповідає біотопу», збереження мертвих дерев, мінімізація рубок) та мікоризація субстрату. Таким чином, пропонуємо наступне трактування: **біотична стійкість деревостану** – це здатність лісової екосистеми зберігати свою структуру, функції та продуктивність у відповідь на різноманітні біотичні стресори та абіотичні чинники, підтримуючи при цьому стійкий стан гомеостазу за рахунок адаптивних змін, механізму самозахисту та саморегуляції.

Аналізуючи концептуальні засади формування біотичностійких деревостанів за участі *Abies alba* Покутсько-Буковинських Карпат виокремлено ключові ознаки стійких лісових екосистем, розглядаючи їх з лісівничо-екологічної, біотичної та фітоценотичної перспектив (табл. 6.7).

Провідне місце займає група лісівничо-екологічних чинників. Так, збалансована вікова структура та змішаний склад деревостану збільшує його стійкість до шкідників та хвороб, оскільки різні види дерев менш вразливі до одних і тих же патогенів. Надійне природне поновлення свідчить про здатність лісу до самовідновлення і гарантує його довготривале існування. Оптимальні умови для росту і розвитку рослин забезпечують їхню здорову життєдіяльність, а широка екологічна амплітуда дозволить лісу витримувати різноманітні екологічні умови та підвищувати його стійкість до змін.

Таблиця 6.7

Групи ознак біотичної стійкості деревостанів за участі *Abies alba*

Назва групи	Ознака
Лісівничо-екологічні	Тип лісорослинних умов відповідає екологічним потребам видів; Змішаний склад деревостану (із переважанням автохтонних видів); Збалансована вікова структура; Різноманітність просторових структур (виражена вертикальна і горизонтальна ярусність); Широка екологічна амплітуда відносно різних екологічних факторів; Виражена сезонна флуктуація у лісах з переважанням листяних видів; Надійне природне поновлення кількох вікових груп; Лівосторонній віковий спектр у популяціях деревних видів (з переважанням молодих особин)
Біотичні	Регульована чисельність небезпечних видів збудників хвороб, шкідників; Відсутність інвазійних видів фітопатогенів; Наявність природних ворогів для шкідників; Здатність дерев до самозахисту (формування механічних бар'єрів, активізація окиснювальних процесів, продукування антибіотичних речовин, синтез фітоалексинів тощо); Присутність вітальних облігатів як потенційних біоіндукторів стійкості рослин; Наявність облігатних мікоризоутворювачів для корінних видів дерев
Фітоценотичні	Відповідність видового складу лісового угруповання біотопу; Відповідність видового складу деревних ярусів типу рослинної асоціації; Характерне для синтаксону видове біорізноманіття з обов'язковою присутністю діагностичних видів; Невеликий відсоток (до 5%) синантропних видів у трав'яному ярусі, відсутність інвазійних видів рослин

Біотичні чинники покликані регулювати різні види взаємодії, що виникають у межах лісової екосистеми, впливаючи на структуру і функціонування. Так, регульована чисельність фітопатогенів свідчить про наявність природних механізмів регуляції їх чисельності. Відсутність інвазивних видів забезпечить збереження природного біорізноманіття. Наявність природних ворогів є важливим компонентом природної регуляції популяцій шкідників. Здатність формувати механізми самозахисту – це одна з найважливіших характеристик стійких лісових екосистем.

Вона дозволяє лісу протистояти різноманітним стресовим факторам, таким як шкідники, збудники хвороб, пожежі, посухи та інші.

Як свідчать результати фітоценотичних досліджень, відповідність видового складу лісового угруповання біотопу; відповідність видового складу деревних ярусів типу рослинної асоціації; характерне для синтаксону видове біорізноманіття з обов'язковою присутністю діагностичних видів; невеликий відсоток (до 5,0 %) є характерними ознаками біотичної стійкості деревостанів.

Методи визначення зміни стану лісових екосистем і показників їх стійкості (зокрема біотичної) та адаптаційних можливостей дозволяють спрогнозувати й розрахувати ймовірні ризики (втрати), а також розробити відповідні рекомендації. Проте наразі не існує єдиного універсального підходу, який зміг би врахувати всі зміни одночасно. Складність даного підходу полягає у неоднозначності визначення змісту поняття «стійкості» для біосистем різних ступенів ієрархії та встановлення точного діапазону ймовірних ризиків і навантаження на окремі елементи.

Так, з метою оперативного оцінювання стану та структури лісів (не залежно від їхнього породного складу, віку чи цілей вирощування) світова спільнота лісознавців розробила систему оцінки кожної деревної рослини, яка є частиною лісового біоценозу і включає шість «класів IUFRO» (<http://www.iufro.org/>):

I клас IUFRO («клас висоти») дозволяє здійснити оцінку ярусності лісового деревостану і поділяє деревні рослини на верхній (1, висота = $< 2/3 \times H_{\text{dom}}$ деревостану), середній (2, висота = від $1/3$ до $2/3 H_{\text{dom}}$ деревостану) та нижній (3, висота = $> 1/3 \times H_{\text{dom}}$) яруси. Примітка: H_{dom} – це «домінантна або верхня висота», яка розраховується як середнє значення висоти для 100 найтовстіших дерев.

II клас IUFRO («клас життєвості») дозволяє оцінити життєву здатність деревних рослин та успішність їхнього росту (тобто, приросту). Даний клас визначається за величиною приросту деревної рослини у висоту: 1 – приростні показники перевищують середні (дуже сильна життєвість); 2 – середній приріст (добра життєвість); 3 – приростні показники нижчі за середні (погана життєвість).

III клас IUFRO («динамічний») дозволяє оцінити положення деревних рослин, їхню довговічність та перспективи росту в межах кожного ярусу (1 – предомінантні

деревні рослини, тобто дерева з високими показниками для цього ярусу висоти і діаметру, а також із пишною кроною; 2 – співдомінантні, тобто дерева з середніми показниками приросту і з нормальною кроною; 3 – підлегли деревні рослини, тобто дерева з нижчими за середні показниками приросту та з пригніченою кроною.

IV клас IUFRO («лісівничий») дозволяє оцінити лісівничу доцільність вирощування деревних рослин і визначається за комплексом лісівничих показників, такий як стан, деревний вид, положення у просторі і типі лісу (для корінних деревних порід). 4 – елітні або «плюсові» деревні рослини, які формують високопродуктивні стовбури та в майбутньому сформують «скелет» деревостану, забезпечуючи його стійкість, продуктивність та здатність до поновлення; 5 – корисні вторинні деревні рослини – це стовбури, які сприяють росту елітних дерев; 6 – не корисні деревні рослини – погіршують умови корсту елітних дерев.

V клас IUFRO («клас товарності») дозволяє здійснювати оцінку товарності і визначається за якістю нижніх п'яти метрів стовбура: 4 – дерево зі стовбуром без видимих вад деревини, придатне для найцінніших сортиментів (ділове); 5 – дерево зі стовбуром без істотних вад деревини і придатна для окремих сортиментів (півділове); 6 – дерево, яке має істотні вади деревини (дров'яне).

VI клас IUFRO («клас довжини крони») дозволяє оцінити стійкість деревної рослини і встановлюється за відотною довжиною деревної крони: 4 – довга крона ($< 1/2$ висоти дерева); 5 – середня ($< 1/4$, але $> 1/2$); 6 – коротка ($> 1/4$).

Аналізуючи систему оцінки стану деревної рослини в межах лісового біоценозу виникла ідея щодо її переформатування (доповнення), оскільки зрозуміло, що деякі чинники впливу не враховані у вищезазначеній системі, зокрема це дія (вплив) антропогенного чинника на процес трансформації, глобальні кліматичні зміни, інфікування небезпечними інфекційними агентами, пошкодження шкідниками, рівень пожежної небезпеки та ін. Тому, для оцінювання біотичної стійкості лісових деревостанів нами зроблена спроба розробки інтегрованої схеми для оцінювання фактичного стану лісових деревних рослин, що зростають у межах лісового біоценозу на прикладі деревостанів за участі *Abies alba* (табл. 6.8).

Таблиця 6.8

Шкала оцінювання біотичної стійкості деревостанів за участі *Abies alba*

Ознаки		Категорія стійкості		
		I	II	III
1	Кліматичні флуктуації	–	±	++
2	Антропогенне навантаження	–	±	++
3	Вік деревостану	Різновікові	Молодняки, перестійні	Середньовікові
4	Склад і структура деревостану	Мішаний, складний	Мішаний, простий	Чистий, складний (простий)
5	Частка Яц у складі деревостану	Оптимальна (25-30 %)	Допустима (30-50 %)	Висока (понад 60 %)
6	Природне поновлення (наявність та кількість)	Добре (< 15 тис. шт.)	Задовільне або незадовільне (> 15 тис. шт.)	Відсутнє
7	Походження	Природне насіннєве	Штучне	Природне вегетативне
8	Тип лісорослинних умов	Волога смереково-букова суяличина, волога букова яличина	Волога буково-ялицева сусмеречина, волога ялицева сусмеречина, волога буково-смерекова яличина	Волога ялицева субучина
9	Екологічна амплітуда	Амплітуди > 10 % відносно шкал різних екологічних факторів	Звужена (< 10 %) амплітуда відносно шкал понад одного екологічного фактора	Вузька (< 5 %) амплітуда відносно шкал кількох екологічних факторів
10	Екологічні умови поширення	Широке поширення в оптимальних умовах	Спорадичне поширення у наближених до оптимальних умов	У специфічних або екстремальних екологічних умовах
11	Індекс санітарного стану	1,00–1,50	1,51–3,50	> 3,51
12	Вітальні облігати	++	±	–
13	Механізм самозахисту	++	±	–
14	Принадність для фітопатогенів і шкідників	–	±	++
15	Синтаксони асоціацій з участю ялиці	<i>Abieti-Piceetum (montanum)</i>	<i>Vaccinio myrtilli-Abietetum albae</i> , <i>Luzulo luzuloidis-Abietetum albae</i> , <i>Luzulo luzuloidis-Fagetum</i> var. <i>Abies alba</i> , <i>Luzulo pilosae-Fagetum</i> var. <i>Abies alba</i> , <i>Galio rotundifolii-Abietetum albae</i> , <i>Tilio cordatae-Carpinetum betuli</i> var. <i>Abies alba</i>	<i>Dentario glandulosae-Fagetum</i>

Примітка: ++ висока ступінь значення показника (ознаки); ± середнє значення показника (ознаки); – відсутність впливу показника (ознаки)

Використання інтегральних підходів, які включають низку обґрунтованих показників, надасть можливість розрахувати рівні навантаження на біоценоз загалом та на ліси зокрема, побачити чи змоделювати реакцію біоти на цей вплив та визначити біотичну стійкість лісової деревної рослини.

На основі виокремлених нами 15 основних ознак для оцінювання біотичної стійкості лісових деревостанів (на прикладі деревостанів за участі *Abies alba*) ми пропонуємо розрізняти 3 категорії стійкості:

I категорія стійкості (стійкі або інертні) – це лісові угруповання, що при розладнанні (руйнуванні), внаслідок комплексного впливу абіотичних і біотичних чинників навколишнього середовища, мають здатність до повного самовідновлення через певний проміжок час, при цьому послідовно проходячи стадії сингенезу, ендоекогенезу, філоценогенезу (на даній стадії переважають загалом процеси трансгенезу), що супроводжується поступовим відновленням еко- та біотопу;

II категорія стійкості (з порушеною стійкістю або толерантні) – це лісові угруповання, що мають потенційну здатність до відновлення, проте характеризуються відносно низьким рівнем біологічного різноманіття (багатства), сприйнятливі (чутливі) до впливу антропічного чинника і потребують певних цільових заходів щодо їх захисту та охорони;

III категорія стійкості (нестійкі) – це лісові угруповання, в яких відбулися незворотні деградаційні процеси внаслідок комплексного впливу чинників довкілля, через що вони фактично втратили свою здатність до відновлення.

Пропонована класифікація стійкості лісових деревних рослин дозволяє чітко оцінити здатність рослин до адаптації та виживання в умовах біотичних стресів. Такий підхід є важливим для планування лісової політики, відбору видів та сортів для лісовідновлення, а також для прогнозування змін в екосистемах у відповідь на кліматичні зміни та антропогенні впливи. Оцінка біотичної стійкості допомагає також у створенні більш стійких і продуктивних лісів, здатних протистояти сучасним викликам.

Висновки до розділу 6

1. Ендофітні вітальні облігати, ізольовані з зовнішньо здорових особин *Abies alba*, знаходяться у органах рослин (хвоя, насіння, деревина, коріння) у інкубаційному стані, не спричинюючи видимих ознак (симптомів) хвороби, але потенційно здатні спричинити хворобу при порушенні життєздатних (метаболічних) функцій рослин, саме з ендоінфекції. Таким чином, результати дослідження видового складу та біоактивних речовин, які продукують представники ендофітної міко- та мікробіоти дали попереднє розуміння їх ролі та місця у формуванні індивідуальної біотичної стійкості лісових деревних рослин, зокрема продукуванням стрес-адапторних метаболітів для захисту рослини-господаря, виступаючи агентами біологічного контролю та біостимуляторами для біосинтезу ефірної олії, сприяючи росту рослин, а також приймаючи безпосередню участь у активації системної стійкості рослин до негативних чинників навколишнього середовища.

2. Ендофітизм міко- і мікроорганізмів, у т.ч. і вітальних облігатів, явище загальнобіологічне. Подальші дослідження мають бути спрямовані на вивчення видового складу ендофітної аутомікро- та мікобіоти, у т.ч. і вітальних облігатів лісових деревних рослин, та їх системної взаємодії для розуміння патогенезу епіфітотійних патологій, які з певною періодичністю спостерігаються у межах їхнього ареалу. Також важливим є дослідження тригерів різного походження на активізацію ендофітних вітальних облігатів як складників інкубаційного періоду у фазах інфекційного процесу.

3. За результатами дослідження нам вперше вдалося встановити, що бактеріальний штам *Bacillus subtilis* є представником рістстимулювальних бактерій, за його властивістю до синтезу фітогормону ауксину. Окрім цього цей бактеріальний штам сприяє зростанню основних морфологічних показників експериментальних рослин, зокрема довжини кореневої системи – в середньому на 30,0 % та довжини надземної частини в середньому на 15,0 %. Саме на підставі цих властивостей штаму *B. subtilis* та з використанням техніки біоінокуляції цією бактеріальною суспензією покращуватиметься адаптація рослин до природних умов

середовища за рахунок формування більш розгалуженої та глибокої кореневої системи. Це вказує на перспективність його застосування в лісогосподарській практиці для отримання високоякісних сіянців і саджанців лісових деревних рослин, а також для підвищення агрономічної ефективності завдяки зниженню собівартості та забруднення навколишнього середовища на противагу хімічним препаратам.

4. Досліджуючи концептуальні основи формування біотично стійких деревостанів Покутсько-Буковинських Карпат, визначено основні характеристики стійких лісових екосистем, розглянуті з точки зору лісівничо-екологічного, біотичного та фітоценотичного підходів.

Розроблена шкала для оцінювання фактичної біотичної стійкості на прикладі деревостанів за участю *Abies alba* та запропоновано розрізняти 3 категорії стійкості: стійкі або інертні; з порушеною стійкістю або толерантні та нестійкі.

Основні положення розділу опубліковані в статтях: Kulbanska, & Shvets, 2021 «Myco- and microorganisms in the tuberculosis pathology of the common ash in Ukraine and interaction between them»; Goychuk, et al., 2023 «Bacterial diseases of bioenergy woody plants in Ukraine»; Kulbanska, et al., 2023 «Phytopathogenic bacteria associated with bacterioses of common oak (*Quercus robur* L.) in Ukraine»; Бойко, & Кульбанська, 2023 «Мікробні агенти активізації ростових процесів насіння та садивного матеріалу сосни звичайної: розділ у колективній монографії»; Кульбанська, 2024б «Ендofітні вітальні облігати в дифузних епіфітотійних патологіях *Abies alba* L.: розділ у колективній монографії».

Тезах і матеріалах наукових конференцій: Goychuk, et al., 2018 «Epiphytotics of bacteriosis of forest tree plants in Ukraine»; Гойчук, та ін., 2019 «Вітальні облігати в епіфітотійних патологіях лісових деревних рослин»; Кульбанська, та ін., 2021 «Вітальні облігати в патологіях лісових деревних рослин України»; Гойчук, та ін., 2021 «Ендofітні вітальні облігати в дифузних патологіях лісових деревних рослин»; Кульбанська, і Гойчук, 2024 «Ендofіти аутоміко- та мікробіоти як чинники активізації епіфітотійного всихання лісових деревних рослин».

ВИСНОВКИ

У дисертаційній роботі представлено результати різнопланових напрацювань у напрямі вирішення комплексної наукової проблеми деградації гірських лісів Покутсько-Буковинських Карпат. На основі теоретичних і аналітичних узагальнень та експериментальних досліджень сучасного стану лісів, оцінки проявів деградації і масового всихання лісотвірних видів встановлено причини і закономірності поширення патологічних процесів та особливості структурно-функціональної і ценотичної організації патогенної біоти під впливом чинників довкілля. Дослідження спрямоване на розкриття основних підходів і способів формування біотичної стійкості лісових деревних рослин в умовах Покутсько-Буковинських Карпат, встановлення діагностичних ознак та характеристик для оцінювання як індивідуальної резистентності окремих дерев, так і визначення ступеня стійкості деревостанів.

1. Наразі спостерігаються масштабні обсяги трансформації лісових екосистем Карпатського регіону, що призвели до зменшення їх площ, зміни видового складу, збіднення біорізноманіття, порушення виконуваних ними функцій, епіфітотійного всихання, що в сукупності свідчить не лише про зниження біотичної стійкої лісових деревних рослин, а й про гостру екологічну кризу в регіоні.

2. Ліси Покутсько-Буковинських Карпат відносяться до категорії ослаблених за санітарним станом і є середньопошкодженими / середньоураженими за ступенем деградації – узагальнений індекс санітарного стану склав 2,50, 2,49 і 2,50 у 2021, 2022 і 2023 роках відповідно. Разом з тим, середньозважені індекси санітарного стану варіювали за роками досліджень від $1,39 \pm 0,14$ (здорові) до $3,55 \pm 0,15$ (дуже ослаблені). Розподіл дерев *Abies alba*, *Picea abies* і *Fagus sylvatica* за індексами санітарного стану у 2021 році засвідчив, що 37,3% дерев віднесені до I категорії (без ознак ослаблення), до II категорії санітарного стану (ослаблені) віднесено 13,3 % дерев, до III категорії (дуже ослаблені) – 23,1 %, до IV категорії (відмираючі) – 18,1 %, до V (свіжий сухостій) – 5,1 %, до VI (старий сухостій) – 3,1 %. У 2022 році ці цифри склали відповідно 35,6 %, 16,0 %, 22,0 %, 19,1 %, 4,7 % і 2,6 %. У 2023 році –

відповідно 36,4 %, 16,2 %, 22,6 %, 20,0 %, 4,9 %, 1,7 %, що підтверджує погіршення санітарного стану лісів Покутсько-Буковинських Карпат.

3. Встановлена певна залежність показників санітарного стану лісів Покутсько-Буковинських Карпат із основними лісівничо-таксаційними показниками деревостанів. Ослабленими є штучні насадження, тоді як деревостани природного походження характеризуються підвищеною стійкістю. Практично здоровими є перестійні лісостани; ослабленими – стиглі деревостани та молодняки; у групі ризику знаходяться середньовікові насадження. Найбільш ослабленими є ялицеві деревостани в умовах вологої буково-смерекової суяличини. Аналіз ослаблення лісостанів в залежності від складу деревостану показує, що частка ялиці у складі у межах ценотичного оптимуму (25–30 %) впродовж усього періоду вирощування деревостанів є одним із вагомих чинників його резистентності.

4. Фітосоціологічними дослідженнями виявлено одну із безпосередніх причин захворювання *Abies alba*, яка є елементом восьми лісових асоціацій, виділених на основі методу J. Braun-Blanquet (1964) : *Abieti-Piceetum (montanum)*, *Vaccinio myrtilli-Abietetum albae*, *Tilio cordatae-Carpinetum betuli* var. *Abies alba*, *Luzulo luzuloidis-Abietetum albae*, *Luzulo luzuloidis-Fagetum* var. *Abies alba*, *Luzulo pilosae-Fagetum* var. *Abies alba*, *Dentario glandulosae-Fagetum* var. *Abies alba*, *Galio rotundifolii-Abietetum albae*. Зафіксовано виразну різницю у видовому складі ценозів нормального типу і з ознаками захворювання *A. alba*. Обстеження ялицевих лісів із найвищим ступенем пошкодження *A. alba* показало, що вони належать ялицевому варіанту асоціації *Dentario glandulosae-Fagetum* var. *Abies alba*.

5. Видовий склад потенційних фітопатогенів, що ослаблюють деревостани Покутсько-Буковинських Карпат, включає міко- та мікроорганізмів різних систематичних груп, зокрема найбільш небезпечними (спричинюють стрімке епіфітотійне всихання) є представники царства *Bacteria*, а найбільш чисельними – представники царства *Fungi*.

Встановлено та експериментально підтверджено, що головною причиною деградації деревостанів Покутсько-Буковинських Карпат за участю *A. alba* є бактеріальна водянка (збудник – *Lelliottia nimipressuralis*). Також габітуальні прояви

захворювання бактеріальної етіології зареєстровано у межах реліктової ценопопуляції *Ulmus glabra*. Також у деревостанах Покутсько-Буковинських Карпат зафіксовано та ідентифіковано типові симптоматичні ознаки ураження рослин різних вікових груп виразково-пухлиноподібною хворобою (збудник - *Melampsorella cerastii*).

Мікобіота лісів Покутсько-Буковинських Карпат сформована видами з 45 родів, 31 родини, 4 порядків, 5 класів, 2 відділів (*Ascomycota* – 18,5 % і *Basidiomycota* – 81,5 % видів). Встановлено, що консортивні зв'язки з *Abies alba* формують 6 видів, з *Picea abies* – 13, *Fagus sylvatica* – 35 видів. За трофічною спеціалізацією 49,1 % мікоорганізмів віднесені до облигатних, 45,5 % – до факультативних сапротрофів. Консорції *P. abies* представлені, головним чином, ксилотрофами-облігатними сапротрофами (57,1 %), факультативні сапротрофи складають 35,7 %. Консорція *A. alba* сформована трьома трофічними групами міцетів: ксилотроф-облігатний сапротроф (50,0 %), ксилотроф-факультативний сапротроф (33,3 %) та облигатний патоген (16,7 %). Консорція *F. sylvatica* складена факультативними (51,4 %) та облигатними (45,7 %) сапротрофами.

6. Із деревини *Abies alba* без ознак видимих патологічних змін та з ознаками інфікування бактеріальною водяною і «їжакуватістю» стовбура ізольовано та ідентифіковано 16 бактеріальних родів, які потенційно здатні підвищувати її біотичну стійкість. Найбільш чисельними ізольованими штамами були представники роду *Bacillus*, на які припадає 59,0 % від загальної кількості штамів, у меншій ступені представлені роди *Pseudomonas* (15,0 %) і *Paenibacillus* (7,5 %). Вперше з *A. alba* ізольовано штам *Lelliottia amnigena*, який внесено до бази даних GenBank за номером PP734867.

7. Виокремлено п'ять стадій деградації деревостанів з участю *Abies alba*. Тригером I (логістичної) стадії є раптові трансформації умов довкілля абіотичними (гідротермічний стрес) і антропічними (вирубка листяних дерев) чинниками, що призводить до зниження біотичної стійкості лісів. II (проміжна) стадія пов'язана з активізацією фітопатогенів різної систематичної належності та інвазіями шкочочинних комах, зокрема *Adelges piceae*. III (експоненціальна) стадія призводить

до стрімкого «клінічного» відмирання *A. alba*, тоді як IV (логарифмічну) стадію характеризують аномальні зміни в будові деревини ялиці. Посилюються деградаційні зміни за рахунок заселення дерев ксилотрофами і ксилофагами із родин *Scolytinae* і *Cerambycidae*. Під час настання V стадії (саногенез) відбувається оптимізація екологічних та фізіологічних характеристик ґрунту, що ефективно відновлює фізіологічні процеси рослин-продуцентів.

8. Запропоновано комплексний підхід щодо оцінки біотичної стійкості, яка включає три групи чинників: 1 (абіотичні, біотичні та антропогенні) – виступають потенційними каталізаторами порушення біотичної стійкості; 2 (лісівничо-екологічні, біотичні та фітоценотичні) – приймають безпосередню участь у процесі формування біотичної стійкості та 3 (чинники відновлення), які в майбутньому можуть стати основою для саногенезу деревостану із порушеною біотичною стійкістю.

9. Для оцінювання біотичної стійкості деревостанів розроблена шкала для оцінювання фактичної біотичної стійкості на прикладі деревостанів за участю *Abies alba*. На основі виокремлених нами 15 основних ознак та характеристик ми пропонуємо розрізняти 3 категорії стійкості: I категорія стійкості (стійкі або інертні), II категорія стійкості (з порушеною стійкістю або толерантні) і III категорія стійкості (нестійкі).

10. Для підвищення біотичної стійкості деревостанів за участю *Abies alba* необхідно впроваджувати принципи наближеного до природи екологічного лісівництва: перехід до системи вибіркового рубок; відновлення структури корінних деревостанів за законами природного їх формування – у місці лісів класу *VACCINIO-PICEETEA* відновлювати ялиново-ялицеві деревостани, у місці лісів класу *QUERCO-FAGETEA* – ялицево-букові; сприяти збереженню природного біорізноманіття лісів та мікоризних видів грибів; розширити мережу природно-заповідного фонду за рахунок пралісів і створити систему постійного моніторингу стану лісів для своєчасного виявлення і реагування на проблеми їх функціонування.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Азаров, В., & Козак, Я. (2019). Стійкість сортів яблуні зимового строку досягання до хвороб. Інноваційні технології в агрономії, землеустрої та садово-парковому господарстві: міжнар. наук.-практ. конф. (21 листопада 2019 р.), Білоцерківський НАУ. С. 3.
2. Андреєва, О. Ю. (2023). Біотична стійкість соснових насаджень Волинського і Житомирського Полісся. Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису. Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора сільськогосподарських наук зі спеціальності 06.03.03 «Лісознавство і лісівництво». Національний університет біоресурсів і природокористування України. Київ. 413 с.
3. Андреєва, О. Ю., Вишневський, А. В., Болюх, С. В. (2019). Динаміка популяцій короїдів у соснових лісах Житомирської області. *Науковий вісник НЛТУ України*. 29(8), 31–35. <https://doi.org/10.36930/40290803>
4. Андріанов, М. С. (1968). Клімат. У кн. *Природа Українських Карпат*. Львів, с. 87–101.
5. Антоняк Г. Л., Калинець-Мамчур, З. І., Дудка, І. О., Бабич, Н. О., Панас, Н. Є. (2013). *Екологія грибів*: монографія. Львів, ЛНУ імені Івана Франка. 628 с. Режим доступу: <https://surl.lu/sgztii>
6. Багнюк, В. М., Дідух, Я. П. (2002). Екологічні проблеми Закарпаття. *Наук. зап. Нац. ун-ту «Києво-Могилянська академія»*. Біол. та екол. Т. 20. С. 61–67.
7. Богославець, О. М. (2023). Дереворуйнівні гриби природного заповідника «Горгани». *Охорона природи в контексті енергетичної та екологічної безпеки України*: збірник праць Перших Зимових читань в Синьогорі (наук.-практ. конф.) (13-14 грудня 2022 р.), Національний природний парк «Синьогора», Інститут екології Карпат. С. 38.
8. Бойко, Г. О., & Кульбанська, І. М. (2023). Мікробні агенти активізації ростових процесів насіння та садивного матеріалу сосни звичайної: розділ у колективній монографії «Scientific and educational dimensions of natural sciences»:

Scientific monograph. Riga, Latvia : “Baltija Publishing”. <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-289-0-1>

9. Бублик, Я. Ю., & Климишин, О. С. (2023) Ксилотрофні аскомікоти заповідних екосистем Українських Карпат. *Modern problems and the latest theories of development* : Book of Abstracts of the XXXVI International Scientific and Practical Conference, 11-13 September 2023. Munich, Germany. P. 21–27. URL: <https://surli.cc/glolpa>
10. Вакуленко, Л. В. (1977). *Пам'ятки підгір'я Українських Карпат першої половини I тисячоліття н.е.* Київ : Наукова думка, 144 с.
11. Ванджурак, П., & Дебринюк, І. (2022). Покутські Карпати як природно-лісогосподарський регіон Українських Карпат. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, (24), 47-55.
12. Васишин, Р. Д. (2016). *Ліси Українських Карпат: особливості росту, біологічна та енергетична продуктивність: моногр.* К.: ТОВ «ЦП «Компринт». 418 с.
13. Воропай, Л. І., Куниця, М. О. (1965). *Українські Карпати.* К. : Рад. школа, 166 с.
14. Гвоздяк, Р. І. (2005). Перспективні напрямки дослідження фітопатогенних бактерій. Фітопатогенні бактерії. Фітонцидологія. Алелопатія: Зб. статей міжнарод. наук. конф. Житомир: ДАУ, С. 3–8.
15. Гвоздяк, Р. І., Гайчєня, П. А., Зуйкова, Н. А., Ходос, С. Ф. (1972). Бактеріальні хвороби бука в лісах Карпат. *Мікробіологічний журнал*. Вип. 1. Київ. С. 108–110.
16. Гвоздяк, Р. І., Гвоздяк, Р. І., Розенфельд, В. В., & Ващенко, Л. М. (2005). Фітопатогенні бактерії насіння сосни звичайної. *Вісник ДАУ*. № 2 (15). С. 156–162.
17. Гвоздяк, Р. І., Гойчук, А. Ф., Розенфельд, В. В. (2014). *Лісова фітопатобактеріологія*. Навчальний посібник. Житомир: Полісся, 223 с.
18. Гвоздяк, Р. І., Гойчук, А. Ф., Розенфельд, В. В., Пасічник, Л. А. (2011). *Бактеріальні хвороби сосни звичайної (Pinus sylvestris L.) та мікрофлора її насіння: Монографія*. за ред. АФ Гойчука. Житомир: Полісся, 224 с.

19. Гвоздяк, Р. І., Пасічник, Л. А., Яковлєва, Л. М., Мороз, С. М., Литвинчук, О. О., Житкевич, Н. В., Ходос, С. Ф., Буценко, Л. М., Данкевич, Л. А., Гриник, І. В., Патица, В. П. (2011). *Фітопатогенні бактерії. Бактеріальні хвороби рослин*. Том 1. Київ: ТОВ «НВП «Інтерсервіс». 444 с.
20. Генсирук, С. А., Шевченко, С. В., Бондарь, В. С. и др. (1981). *Комплексное лесохозяйственное районирование Украины и Молдавии*. К. : Наукова думка. 359 с.
21. Генсірук С. А. (2002). *Ліси України*. Наук тов. ім. Шевченка, УКРДЛТУ. Львів. 496 с.
22. Генсірук, С. А., Фурдичко, О. І., Бондар, В. С. (1995). *Історія лісівництва в Україні*. Львів: Світ, 456 с.
23. Геренчук, К. (1973). *Природа Івано-Франківської області*. Львів : Вища школа, 160 с.
24. Геренчук, К. (1978). *Природа Чернівецької області*. Львів : Вища школа, 160 с.
25. Герушинський, З. Ю. (1996). *Типологія лісів Українських Карпат: Навчальний посібник*. Львів: видавництво “Піраміда”. 208 с.
26. Гетьман, В. І. (2010). *Українські Карпати. Ландшафтно-рекреаційні ресурси*. Тернопіль: Навчальна книга. Богдан. 136 с.
27. Гілецький, Й. Р. (2012). Природно-географічне районування Українських Карпат як основа оптимізації природокористування у регіоні. *Науковий вісник Чернівецького університету: Збірник наукових праць*. Вип. 464: Географія / / Чернівці: Чернівецький нац. ун-т, С. 29–31.
28. Гойчук, А. Ф. (1998). Біоекологічні основи формування високопродуктивних дубових насаджень в рівнинній частині України: дис... д-ра с.-г. наук: 06.03.03. Національний аграрний ун-т. К. С. 395.
29. Гойчук, А. Ф., Гордієнко, М. І., Гордієнко, Н. М., Макачук, Я. І., Гойчук, Д. А. (2004). *Патологія дібров*. К.: Урожай, 469 с.
30. Гойчук, А. Ф., Дрозда, В. Ф. & Кульбанська, І. М. (2018). Туберкульоз ясени звичайного у Західному Поділлі України: етіологія, симптоматика, патогенез.

Наукові праці Лісівничої академії наук України, (16), 31–40.
<https://doi.org/https://doi.org/10.15421/411804>

31. Гойчук, А. Ф., Дрозда, В. Ф., Кульбанська, І. М., Швець М. В. (2019б). Бактеріозиди лісових деревних рослин у лісах Полісся та Лісостепу України. *Scientific Journal Ukrainian Journal of Forest & Wood Science*. 10(2), 14–25.
<http://dx.doi.org/10.31548/forest2019.02.014>

32. Гойчук, А. Ф., Дрозда, В. Ф., Швець, М. В., Кульбанська, І. М. (2019). Бактеріозиди лісових деревних рослин в лісах Полісся та Лісостепу України. Збірник тез II Міжнародної науково-практичної конференції «Кліматичні зміни та сільське господарство. Виклики для аграрної науки та освіти», 10-12 квітня 2019 року. ДУ НМЦ «Агроосвіта», Київ – Миколаїв – Херсон. С. 206–209.

33. Гойчук, А. Ф., Дрозда, В. Ф., Швець, М. В., Кульбанська, І. М. (2019а). Вітальні облігати в епіфітотійних патологіях лісових деревних рослин. *Сучасний стан і перспективи розвитку ландшафтної архітектури, садово-паркового господарства, урбоекології та фітомеліорації*: міжнар. наук.-практ. конф. (Львів, 4-5 квітня 2019 р.). Львів, НЛТУ України. С. 98.

34. Гойчук, А. Ф., Дрозда, В. Ф., Швець, М. В., Кульбанська, І. М. (2019б). Лісорослинні умови як каталізатори активізації ендоефітних вітальних облігатів аутомікробіоти деревних рослин. *Лісова типологія як основа наближеного до природи лісівництва*: міжнар. наук.-практ. конф. (Київ, 9-12 жовтня 2019 р.). Київ, НУБіП України. С. 22.

35. Гойчук, А. Ф., Дрозда, В. Ф., Швець, М. В., Кульбанська, І. М. (2019в). Вітальні облігати в епіфітотійних патологіях лісових деревних рослин. *Сучасний стан і перспективи розвитку ландшафтної архітектури, садовопаркового господарства, урбоекології та фітомеліорації*: Матеріали Міжнародної науково-практичної конференції (Львів, 4-5 квітня 2019 р.). Львів, НЛТУ України. С. 98.

36. Гойчук, А. Ф., Кульбанська, І. М. (2020). Бактеріальні хвороби біоенергетичних лісових деревних рослин в Україні. *Ліси та урбоекосистеми України в умовах війни: стан, збереження та відновлення*: міжнар. наук.-практ. конф. (18 листопада 2020 року), Київ : НУБіП України. С. 71.

37. Гойчук, А. Ф., Кульбанська, І. М. (2020). До питання про інкубаційний період вітальних облігатів. *Дослідження лісових та урбанізованих екосистем для забезпечення сталого розвитку*: матеріали міжнар. наук.-практ. конф. (22 вересня 2020 р.). Київ : НУБіП України. С. 86.
38. Гойчук, А. Ф. Кульбанська, І. М. (2021). Атлас-визначник «*Інфекційні хвороби лісових деревних і декоративних рослин*». К. : Редакційно-видавничий відділ НУБіП України, 134 с.
39. Гойчук, А. Ф., Кульбанська, І. М., Швець, М. В. (2021). Ендофітні вітальні облігати в дифузних патологіях лісових деревних рослин. *Лісівнича наука: стан, проблеми, перспективи розвитку*: матеріали міжнар. наук.-практ. конф. (23-24 червня 2021 р.). Харків: УкрНДІЛГА. С. 174.
40. Гойчук, А. Ф., Кульбанська, І. М., Швець, М. В. (2022а). Асоційовані з бактеріозами дуба звичайного фітопатогенні бактерії в Україні. *Ліси в умовах сучасних викликів*: міжнар. наук.-практ. конф. молодих учених, аспірантів і здобувачів (20 жовтня 2022 року) м. Харків, С. 38.
41. Гойчук, А. Ф., Кульбанська, І. М., Швець, М. В. (2022б). Бактеріальна водянка *Quercus robur* L.: етіологія, симптоматика, патогенез. *Мікробіологія в сучасному сільськогосподарському виробництві*: XV всеукр. наук.-практ. онлайн-конф. молодих вчених (26 жовтня 2022 року), ІСМАВ НААН, Чернігів. С. 19.
42. Голубець, М. А. (2003). Геоботанічне районування Українських Карпат – основа раціонального природокористування. Екологічний збірник: Екологічні проблеми Карпатського регіону. Наукове товариство ім. Т. Шевченка, XII, 283-292.
43. Голубець, М. А. (2016). *Основи відновлення функціональної суті карпатських лісів*. Львів: Манускрипт, 2016. 144 с.
44. Голубець, М. А., Гаврусевич, А. Н., Загайкевич, І. К. та ін. (1988). *Украинские Карпаты. Природа*. К. : Наук. думка. 208 с.
45. Голубець, М. А., Козак, І. І. (2001). Основні риси антропогенної дегресії біогеоценотичного покриву в Карпатському регіоні. В кн.: Антропогенні зміни біогеоценотичного покриву в Карпатському регіоні. За ред. М.А. Голубця. Київ: Наук. думка, 2001: 17–22.

46. Гостюк, З. В., Мельник, А. В. (2017). Покутські Карпати в системі фізико-географічного районування Українських Карпат. *Фізична географія та геоморфологія*. 4(88), 12–21. Режим доступу: <https://surl.li/qkcigx>
47. Гребенщиков, В. О., & Пахарь, У. В. (2022). Нова знахідка *Porpolotopsis calyptriformis* (Berk.) Bresinsky, занесеного до Червоної Книги України. *Природничі науки: проекти, дослідження, перспективи*: матеріали III Міжнародної науково-практичної конференції. ДЗ «Луганський національний університет імені Тараса Шевченка». К.: «Талком». С. 34.
48. Гродзинський, А. М. (1973). *Основи хімічної взаємодії рослин*. Київ : Наук. думка. 190 с.
49. Дебринюк, Ю. М., Криницький, Г. Т., & Целень, Я. П. (2016). Технологія вирощування плантаційних лісових насаджень у Західному регіоні України: монографія. Львів: Камула. 159 с.
50. Дебринюк, Ю. М., Скольський, І. М. (2012). Особливості культивування насаджень з участю видів роду *Ulmus* L. У Західному Лісостепу України. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, (10), С. 94-103.
51. Дідух, Я. П. (2016). Екологічна та соціологічна оцінка біотопів. Біотопи Гірського Криму. К.: ТОВ «НВП Інтерсервіс», 2016. С. 233–255.
52. Дідух, Я. П., Чорней, І. І., Буджак, В. В., Токарюк, А. І., Кіш, Р. Я., Протопопова, В. В., & Норенко, К. М. (2016). *Кліматогенні зміни рослинного світу Українських Карпат*. Чернівці: Друк Арт. 280 с.
53. Дмитрієв, О. (2006). Секрети рослинного імунітету. Режим доступу: <https://surl.li/silqea>
54. ДСТУ 2152-93 Вади деревини та дефекти обробки. Терміни та визначення.
55. ДСТУ ГОСТ 7.1:2006. (2008). Бібліографічний запис, бібліо-графічний опис. Загальні вимоги та правила складання: метод. рекомендації з впровадження. Уклали: О.К. Галевич, І.М. Штогрин. Львів. 20 с.
56. Дудка, І. О., Гелюта, В. П., Придюк, М. П., Тихоненко, Ю. Я., Акулов, О. Ю., Гайова, В. П., & Щербакова, Ю. В. (2019). *Гриби заповідників і національних*

природних парків Українських Карпат. Київ: Наукова думка. 215 с. Режим доступу: <https://surl.li/qbikwd>

57. Євтушенко, М. Д., Лісовий, М. П., Пантелєєв, В. К., Слісаренко, О. М. (2004). Імунітет рослин. К.: Колообіг, 304 с.

58. Жежкун, А., & Порохняч, І. (2020). Всихання соснових деревостанів Східного Полісся: поширення, наслідки, заходи подолання. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, (21), 126–134. <https://doi.org/https://doi.org/10.15421/412033>

59. Згонник, М. О. (2022). Нові знахідки рідкісного ліхенізованого гриба *Multiclavula mucida* (Pers. ex Fr.) R.H. Petersen з Українських Карпат // Матеріали VII Міжнародної наукової конференції студентів, аспірантів та молодих вчених «Актуальні питання розвитку біології та екології» (16–17 листопада 2022 р., м. Вінниця). Вінниця: ТВОРИ. С. 71–72.

60. Імунітет рослин. URL: <https://esu.com.ua/article-13288>

61. Калинович, Н. О. (2002). Зміни лісів північно-західного Передкарпаття в голоцені. Лісівнича академія наук України: *Наукові праці*. Вип. 1, С. 63–66.

62. Калуцький, І. Ф. (2008). Лісові біоценози Українських Карпат, проблеми їх збереження та сталого розвитку. *Наук. пр. Лісівн. акад. наук України*. Львів, № 6. С. 55–61.

63. Карта Покутсько-Буковинських Карпат. Режим доступу: <https://surl.li/laklhp>

64. Клапчук, В. М., Клапчук, М. В. (2006). Оптимізація природно-заповідної мережі південно-західної гірської частини Івано-Франківської області. *Збереження та відтворення біорізноманіття Горган* : Мат. н.-п. конф., присв. 10-річчю природного заповідника «Горгани». Надвірна. С. 87–92.

65. Климишин, О. (2020). Участь ксилотрофної аскомікобіоти у процесах деструкції відмерлої деревини у лісах Сколівських Бескидів. *Конструктивна географія і картографія: стан, проблеми, перспективи* : матеріали міжнародної науково-практичної онлайн-конференції (Україна, м. Львів, 1–3 жовтня 2020 р.). – Львів: Простір-М. С. 221–225.

66. Кобів, Ю. Й. (2009). Глобальні кліматичні зміни як загроза видовій біорізноманітності високогір'я Українських Карпат. *Укр. ботан. журн.* Т. 66, № 4. С. 451–465.
67. Коваль, Я. В. (2008). Катастрофічні паводки в Карпатах і напрямки запобігання їм. *Наук. пр. Лісівн. акад. наук України.* Львів. № 6. С. 47–50.
68. Ковальчук, І. П., Михнович, А. Б. (2004). Сучасні морфодинамічні процеси у гірськолісових ландшафтах Українських Карпат. *Лісова інженерія: техніка, технологія і довкілля.* Львів: УкрДЛТУ, С. 273–285.
69. Козий, Г. В. (1950). Четвертичная история Восточно-Карпатских лесов: автореф. дис. ... д-ра биолог. наук / Львовский научно-природоведческий музей АНУССР, Львов.
70. Козловський, М. П., Крамарець, В. О. (2009). Основні причини всихання смереки у похідних лісах Українських Карпат. *II-й Всеукраїнський з'їзд екологів з міжнародною участю. Секція 3. Раціональне використання природних ресурсів, збереження та відтворення екосистем і екомережі. Ресурсоенергозберігаючі екотехнології. Альтернативні (відновлювальні) джерела енергії, 2009224.* С. 224–227.
71. Козловський, М. П., Крамарець, В. О., & Целень, Я. П. (2013). Сучасні тенденції та причини всихання лісостанів ялини європейської в Бескидському регіоні й шляхи покращення їхнього санітарного стану. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*, 4(11), 167–180.
72. Койнов, М. М. (1973). Фізико-географічні райони. В кн.: *Природа Івано-Франківської області* (с. 125-140) / під ред. К. І. Геренчука. Львів: Вища школа. 160 с.
73. Кордюм, Е. Л., Сытник, К. М., & Бараненко, В. В. (2003). Концепция стресса. Клеточные механизмы адаптации растений. Киев: Наук. думка, 11–20.
74. Косаківська, І. В. (2004). Фізіолого-біохімічні основи адаптації рослин до стресів. *Український ботанічний журнал*, (61, № 1), 133–134.
75. Костенко, А., Петрова, Л., Третяк, П. (1999). Мережа заповідних об'єктів на Заході України. Праці НТШ ім. І. Шевченка. Т. III. *Екол. зб. на пошану АС Лазаренка*, С. 262–273.

76. Костюк, А. Н., & Михеев, А. Н. (1997). Проблема фенотипического стресса и адаптации у растений. *Физиология и биохимия культурных растений*, 29, 81–91.
77. Крамарець, В. О., & Криницький, Г. Т. (2009). Оцінка стану та ймовірних загроз виживанню ялинових лісів Карпат у зв'язку із змінами клімату. *Науковий вісник НЛТУ України*, 19(15), 38–50.
78. Крамарець, В. О., Мацях, І. П. (2017). Масове відмирання лісів – причини, наслідки, можливі шляхи протидії. *Наукові основи збереження біотичної різноманітності*, 8 (15), 45–62.
79. Крамарець, В. О., Мацях, І. П. (2018). Роль біотичних чинників у всиханні ялиників Українських Карпат. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*. 17, 121–132. <https://doi.org/10.15421/411827>
80. Криницький, Г., Король, М., Лавний, В., Ковальова, В., Крамарець, В., Криницька, О., & Магуран, В. (2023). Лісівничо-екологічні особливості поширення та підвищення біотичної стійкості соснових лісостанів в умовах Львівського регіону. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, (25), 87–97. <https://doi.org/https://doi.org/10.15421/412306>
81. Криницький, Г., Скольський, І., Криницька, О., Луців, Н., & Яхницький, В. (2021). Біотична стійкість *Pinus sylvestris* L. у сугрудових лісостанах Львівського Розточчя. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, (23), 50–57. <https://doi.org/https://doi.org/10.15421/412126>
82. Криницький, Г., Третяк, П. (2003). Стан лісів Українських Карпат, екологічні проблеми та перспективи. *Праці наукового товариства ім. Шевченка. Л., Т. XII: Екологічний збірник. Екологічні проблеми Карпатського регіону*. С. 54–65.
83. Круглов, С. С., Максимов, О. В. (1968). *Геологічна будова і корисні копалини. Природа Українських Карпат*. За ред. К. І. Геренчука. Вид-во Львів. ун-ту імені Івана Франка, 1968. С. 13–38.
84. Круглов, І. С., Смалійчук, А. Д., Часковський, О. Г., Біланюк, В. І., Притула, Р. В., & Смалійчук, Г. В. (2021). Перспективна еволюція Карпатського лісового ландшафту в умовах зміни клімату та природокористування: методологія

дослідження. *Науковий вісник Херсонського державного університету. Серія «Географічні науки»*, (15), 51–58. DOI: <https://doi.org/10.32999/ksu2413-7391/2021-15-5>

85. Крючкова, О. Л., Нежигай, Л. М., Чеченева, Т. М. (2010). Генетичні основи стійкості пшениці до грибних хвороб. *Физиология и биохимия культурных растений*. Т. 42, № 3. С. 202–209.

86. Кульбанська, І. М. (2017). Моніторинг комах-листогризів дуба звичайного (*Quercus robur* L.) та дуба червоного (*Quercus rubra* L.). *Науковий вісник Національного університету біоресурсів і природокористування України. Серія : Лісівництво та декоративне садівництво*. Вип. 266. С. 139–147. Режим доступу: http://nbuv.gov.ua/UJRN/nvnau_lis_2017_266_17

87. Кульбанська, І. М. (2020). Епіфітотійні патології лісу в контексті кліматичних змін. *Проблеми та перспективи розвитку сучасної науки: матеріали міжнар. наук.-практ. конф. (21-22 травня 2020 р.)*. Рівне : НУВГП. С. 407–410.

88. Кульбанська, І. М. (2022а). Бактеріальна водянка дуба звичайного в Україні: симптоматика і етіологія. *Молодіжна наука заради миру та розвитку: міжнар. наук.-практ. конф. (9–11 листопада 2022 року)*, Чернівці, Україна. С. 117–119.

89. Кульбанська, І. М. (2022б). Симптоматика та етіологія бактеріальної водянки ялиці білої (*Abies alba* Mill.) в Українських Карпатах. *Юність науки – 2022: Соціально-економічні та гуманітарні аспекти розвитку суспільства: матеріали міжнар. наук.-практ. конф. студентів, аспірантів та молодих учених (15-16 червня 2022 року)*. Чернігів: Національний університет «Чернігівська політехніка». С. 634.

90. Кульбанська, І. М. (2023а). Бактеріальна водянка *Ulmus glabra* Huds. у реліктовій ценопопуляції Покутських Карпат. *Актуальні проблеми дослідження лісових та урбоекосистем України в умовах воєнного стану: міжнар. наук.-практ. конф. (23 листопада 2023 року)*, Київ : НУБіП України. С. 116.

91. Кульбанська, І. М. (2023б). Етіологія та симптоматика виразково-пухлиноподібної хвороби *Abies alba* Mill. в деревостанах Покутських Карпат. *Наукові основи підвищення продуктивності та біологічної стійкості лісових та*

урбанізованих екосистем: 73-а наук.-техн. конф. (5 грудня 2023 року), Львів : РВВ НЛТУ України. С. 67.

92. Кульбанська, І. М. (2024а). Виразково-пухлиноподібна хвороба ялиці білої в деревостанах Покутських Карпат. *Наближене до природи лісівництво: проблеми та перспективи*: міжнар. наук.-практ. конф. (25-26 квітня 2024 року), Київ : НУБіП України. С. 83.

93. Кульбанська, І. М. (2024б). Ендofітні вітальні облігати в дифузних епіфітотійних патологіях *Abies alba* L.: розділ у колективній монографії «Біологічні науки та освіта в умовах євроінтеграції»: Scientific monograph. Riga, Latvia : “Baltija Publishing”. <https://doi.org/10.30525/978-9934-26-443-6-2>

94. Кульбанська, І. М. (2024в). Фітосанітарний стан реліктової ценопопуляції в'яза шорсткого у Покутських Карпатах. *Лісівнича освіта і наука: стан, проблеми та перспективи розвитку*: VI Міжнародна науково-практична конференція (21 березня 2024 року). Ломжа – Малин: Малинський фаховий коледж. С. 86–89.

95. Кульбанська, І. М. (2024г). Моніторинг змін площ лісового покриття Покутсько-Буковинських Карпат засобами геоінформаційних технологій. *Науковий вісник НЛТУ України*, 34(5), 23–28. <https://doi.org/10.36930/40340503>

96. Кульбанська, І. М. (2024д). Санітарний стан лісів Національного природного парку «Гуцульщина» та причини його ослаблення. *Науковий вісник НЛТУ України*, 34(3), 45–52. <https://doi.org/10.36930/40340306>

97. Кульбанська, І. М., Бойко, Г. О (2019). Фітопатологічна та ентомологічна характеристика лісових біоценозів Дзвінківського ННВЦ Боярської ЛДС. *Лісова типологія як основа наближеного до природи лісівництва* : міжнар. наук.-практ. конф. (Київ, 9-12 жовтня 2019 р.). Київ, НУБіП України. С. 42.

98. Кульбанська, І. М., Бойко, Г. О., Швець, М. В., Вишневський, А. В., Савченко, Ю. М. (2023). Роль афілофороїдних макроміцетів як індикаторів порушення лісових екосистем та редуцентів накопичення біомаси. *Продовольча та екологічна безпека в умовах війни та повоєнної відбудови: виклики для України та світу, до 125-річчя заснування НУБіП України* міжнар. наук.-практ. конф. (25 травня 2023 року), Київ : НУБіП України. С. 436.

99. Кульбанська, І. М., Гойчук, А. Ф. (2020). Бактеріальна водянка дуба звичайного в умовах Київського Полісся. II Всеукр. наук.-практ. конф. *«Проблеми ведення та експлуатації лісових і мисливських ресурсів»* присвячена пам'яті проф. А. І. Гузія (25 вересня 2020 р.). Житомир. С. 56.

100. Кульбанська, І. М., Гойчук, А. Ф. (2024). Ендофіти аутоміко- та мікробіоти як чинники активізації епіфітотійного всихання лісових деревних рослин. *Сучасний стан, проблеми, перспективи та завдання відтворення лісів в умовах антропогену*: Всеукр. наук.-практ. конф. (04 квітня 2024 року). Київ : НУБіП України. С. 49.

101. Кульбанська, І. М., Гойчук, А. Ф., Швець, М. В. (2021). Вітальні облігати в патологіях лісових деревних рослин України. *Interdisciplinary research: scientific horizons and perspectives*: матеріали міжнар. наук.-практ. конф. (12 березня 2021 р.), Вільнюс, LTU.

102. Кульбанська, І. М., Плитан, Д. П. (2019). Фітосанітарний стан лісів ДП «Верхньогірське ЛГ»: моніторинг та заходи обмеження. 73-тя Всеукраїнська науково-практична студентська конференція *«Науковий пошук молоді для сталого розвитку лісового комплексу та садово-паркового господарства»*: збірник тез (21 березня 2019 року). Київ, Україна. С. 83.

103. Кульбанська, І. М., Фріцлер, Е.-Д. В. (2019). Головні збудники хвороб та шкідники насаджень ДП «Сторожинецьке ЛГ»: видовий склад та поширення. 73-тя Всеукраїнська науково-практична студентська конференція *«Науковий пошук молоді для сталого розвитку лісового комплексу та садово-паркового господарства»*: збірник тез (21 березня 2019 року). Київ, Україна. С. 97.

104. Кульбанська, І. М., Штефюк, Г. В. (2019). Санітарно-лісопатологічний стан ялинових насаджень ДП «Берегометське ЛМГ». 73-тя Всеукраїнська науково-практична студентська конференція *«Науковий пошук молоді для сталого розвитку лісового комплексу та садово-паркового господарства»*: збірник тез. (21 березня 2019 року). Київ, Україна. С. 100.

105. Літопис природи НПП «Гуцульщина» Косів, 2020. Т.17. 412 с.

106. Ліханов, А. Ф., Білоус, С. Ю., & Бородай, В. В. (2019). Антимікробна активність вторинних метаболітів перикарпіїв деяких видів деревних рослин. *Лісове і садово-паркове господарство*, (15).
107. Лосюк, В. П., Погрібний, О. О., Томич, М. В., Часковський, О. Г., Ванджурак, П. І., Дебринюк, Ю. М. (2021). Стан і структура природних ялинових лісів Покутських Карпат. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*. № 22. DOI: <https://doi.org/10.15421/412104>
108. Максимчук, Р. Т., & Сопушинський, І. М. (2017). Макроскопічні особливості хвилясто-завилькуватої деревини ялиці білої. *Науковий вісник НЛТУ України*, 27(6), 33-37. DOI: <https://doi.org/10.15421/40270606>
109. Малиновський, А. К. (2003). Тенденції зміни рослинного покриву в українських Карпатах. *Науковий вісник НЛТУ України*, 13(1), 16–23.
110. Маринич, О. М. (1993). *Географічна енциклопедія України* : в 3-х томах. Т. 3 : 3-О. Київ : Укр. Рад. Енцикл. 480 с.
111. Марченко, Н. В., Буйських, Н. В., Марчук, С. М. (2018). Вплив вад деревини на способи її обробки та напрями використання. Київ: 192 с.
112. Мацях, І. (2021). Інвазійні чужорідні патогени як загроза глобальному біорізноманіттю. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, (22), 11–26. <https://doi.org/10.15421/412101>
113. Мельник, А. А., Ячнюк, М. О. (2022). Застосування геоінформаційних технологій для спостереження за лісовим покривом. *Науковий вісник Херсонського державного університету. Серія «Географічні науки»*. 16, 32–39. <https://doi.org/10.32999/ksu2413-7391/2022-16-3>
114. Мельник, А. В. (1999). *Українські Карпати: еколого-ландшафтознавче дослідження* : монографія. Львів : ЛНУ, 286 с.
115. Мельник, Т. В. (2019). Особливості структури та динаміки деревостанів дуба звичайного в умовах Лісостепу України. *Науковий вісник НЛТУ України*, 29(9), 22–26.
116. Метеопост. URL: <https://meteopost.com>.

117. Мешкова, В., Борисенко, О., & Пригорницький, В. (2018). Лісорослинні умови та інші характеристики насаджень сосни звичайної, сприятливі для короїдів. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, (16), 106–114.
<https://doi.org/https://doi.org/10.15421/411812>
118. Медведєва І. В., Козловський М. П. (2017). Зміни фітонематодних угрупованих ялин у вторинних екосистемах Сколівських Бескидів. *Науково-практичний журнал. «Екологічні науки»*. Вип. 42. С. 168–174
119. Миронюк В. В. (2020). *Інвентаризація рівнинних лісів України за даними супутникової зйомки*: монографія. Харків: АТ «Харківська книжкова фабрика «ГЛОБУС», 240 с.
120. Молотков, И. И. (1966). *Буковые леса Карпат и хозяйство в них*. М.: Лесная промышленность, 224 с.
121. Мусієнко, М. М. (2005). *Фізіологія рослин*. Київ: Либідь. 808 с.
122. Мусієнко, М. М. (2001). *Фізіологія рослин*: Підручник. К.: Фітосоціоцентр. 392 с.
123. Олійник, В. С., & Зейналян, А. М. (2020). Лісівничо-таксаційні особливості всихання ялинових насаджень у басейні річки Бистриця Солотвинська. *Науковий вісник НЛТУ України*, 30(3), 9–12.
<https://doi.org/10.36930/40300301>
124. Парпан, В. І., Стойко, С. М., Парпан, Т. В. (2013). Екологічна та фітоценотична характеристики *Fageta sylvaticae* України: можливості розширення їхньої площі в контексті глобального потепління. *Український ботанічний журнал*, 70(3), 361–368.
125. Парпан, В. І., Шпарик, Ю. С., & Лосюк, В. П. (2003). Моніторинг лісів Косівського району. *Еколого-медичні проблеми Гуцульщини: зб. наук. праць*.—Косів: Вид-во "Прірма, 39–42.
126. Парпан, В. І., Шпарик, Ю. С., & Парпан, Т. В. (2006). Перспективи розвитку гірського лісівництва. *Лісовий і мисливський журнал*, 4, 18–19.
127. Парпан, В. І., Шпарик, Ю. С., Слободян, П. Я., Парпан, Т. В., Коржов, В. Л., Бродович, Р. І., & Чебан, І. Д. (2014). Особливості ведення лісового господарства

в похідних ялинниках Українських Карпат. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, (12), 20–29. Режим доступу: <https://surl.li/mewnbn>

128. Пасайлюк, М. В. (2018). Гриби-деструктори мертвої деревини *Fagus sylvatica* (Fagaceae) в лісах Національного природного парку Гуцульщина. *Український ботанічний журнал*, (75, № 4), 348–355. Режим доступу: http://nbuv.gov.ua/UJRN/UBJ_2018_75_4_7

129. Пасайлюк, М. В. (2022). Історія досліджень грибів та грибоподібних організмів на території НПП Гуцульщина та роль *in situ*, *ex situ*, *re situ* методів у збереженні їх різноманіття. *Наукові записки Державного природознавчого музею*, (38), 63–72. URL: <http://jnas.nbuv.gov.ua/article/UJRN-0001387606>

130. Пастернак, Я. (1961). *Археологія України: Первісна, давня та середня історія України за археологічними джерелами*. Наук. т-во імені Шевченка. Торонто. 788 с.

131. Патики, В. П., Пасічник, Л. А., Гвоздяк, Р. І., Петриченко, В. Ф., Корнійчук, О. В., Буценко, Л. М., та інші. (2017). *Фітопатогенні бактерії. Методи досліджень*. Том. 2. За ред. В. П. Патики. Вінниця: «Віндрук». 432 с.

132. Пліхтяк, П. П. (2019). Аналіз сучасного стану та методів ведення лісового господарства в ялинях Українських Карпат. Матеріали 69 науково-технічної конференції «*Наукові основи підвищення продуктивності та біологічної стійкості лісових та міських екосистем*». Львів: РВВ НЛТУ України, С. 71.

133. Пліхтяк, П., Возняк, А., Сорока, М., & Ониськів, А. (2021). Реліктова ценопопуляція *Ulmus glabra* Huds. у Покутських Карпатах. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, (23), 29–41. <https://doi.org/https://doi.org/10.15421/412124>

134. Погребняк, П. С. (1993). *Лісова екологія і типологія лісів. Вибрані праці*. К.: Наук. думка, 496 с.

135. Погребняк, П. С., Мельник, М. Н. (1952). Кореневі системи деревних порід у дібровах. *Праці Інституту лісівництва АН УРСР*. К.: Вид-во АН УРСР, Т. 3. С. 3–20.

136. Погрібний, О. О., Юсипович, Ю. М., Заїка, В. К., Заячук, В. Я., Осташук, Р. В., Копаловець, Я. М., Шаловило, Ю. І. (2018). Дослідження причин всихання

деревостанів ялиці білої (*Abies alba* Mill.) в Українських Карпатах. *Науковий вісник НЛТУ України*, 28, 9–13. <https://doi.org/10.15421/40280801>

137. Покутсько-Буковинські Карпати. Режим доступу: <https://surl.lt/abvngm>

138. *Природні ліси Українських Карпат* (2018). Ред. А. Смалійчук та У. Гребенер. Львів: Карти і Атласи. 104 с.

139. Приседський, Ю. Г. (2017). *Стійкість рослин* (підручник для студентів спеціальності «Біологія» вищих навчальних закладів). ДонНУ імені Василя Стуса. Вінниця : ТОВ «Нілан-ЛТД». 252 с.

140. Протопопова, В. В., Шевера, М. В. (2005). Фітоінвазії. І. Аналіз основних термінів. *Пром. ботан.* Вип. 5. С. 55–60.

141. Протопопова, В. В., Шевера, М. В., Чорней, І. І., Токарюк, А. І., Буджак, В. В., Коржан, К. В. (2010). Види-трансформери у флорі Буковинського Передкарпаття. *Укр. ботан. журн.* Т. 67, № 6. С. 852–864.

142. Рум'янков, Ю. О. (2019). Прискорене відмирання дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) у парковому фітоценозі ділянки «Дубинка» Національного дендрологічного парку «Софіївка» НАН України. *Journal of Native and Alien Plant Studies*, 125–132. <https://doi.org/10.37555/15.2019.184913>

143. Русин, Б. П., Луцик, О. А., Косаревич, Р. Я., Обух, Ю. В. (2021). Розпізнавання ушкодженого лісу за допомогою згорткових моделей при дистанційному зондуванні. *Український журнал інформаційних технологій*. 3(1), 1–07. <https://doi.org/10.23939/ujit2021.03.001>

144. Санітарні правила в лісах України. Затв. Постановою Кабінету Міністрів України від 26.10.2016 р., № 756. 31 с.

145. Світ грибів України. URL: <http://gribi.net.ua/>

146. Сельє, Г. (2016). Стресс без дистресса. *Журнал неврології ім. Б. М. Маньковського*. Т. 4, № 1. С. 78-89. Режим доступу: http://nbuv.gov.ua/UJRN/jorn_2016_1_13

147. Скляр, В. Г., Злобін, Ю. А. (2015). *Екологічна фізіологія рослин* [Електронний ресурс]. Суми : Університетська книга. 271 с.

148. Слободян, П. Я. (2004). Діагностика стадій захворювання букових деревостанів збудниками ракових пухлин. *Науковий вісник Українського державного лісотехнічного університету*, вип. 14.6. 96–98.
149. Слободян, Я. М. (2005). Сучасний стан букових насаджень Прикарпаття й Опілля та проблеми лісозахисту. *Науковий вісник Українського державного лісотехнічного університету*, вип. 15.1. 65–67.
150. Солдатов, А. Г., Тюков, С. Ю., Туркевич, М. В. (1960). *Ліси України*. К., 461 с.
151. Сопушинський, І., Кополовець, Я., & Поляк, В. (2021). Особливості біологічного ураження стовбурної деревини ялиці білої трутовиком Гартіга в Українських Карпатах. *Актуальні проблеми, шляхи та перспективи розвитку ландшафтної архітектури, садово-паркового господарства, урбоєкології та фітомеліорації*: матеріали міжнародної науково-практичної конференції (Біла Церква, 16-17 вересня 2021 р.). Біла Церква: БНАУ. С. 100.
152. Сорока, М. І. (2008). *Рослинність Українського Розточчя*. Львів : Вид-во "Світ", 2008. 432 с.
153. Сорока, М. І., Возняк, А., Гойчук, А. Ф., Ониськів, А. П., Пліхтяк П. П. (2018). Фітоценотичні передумови всихання лісів за участю *Abies alba* Mill. у лісових ценозах Покутських Карпат. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*. 18., 21-34. Режим доступу: http://nbuv.gov.ua/UJRN/Nplanu_2019_18_4
154. СОУ 02.02-37-476. Площі пробні лісовпорядні. Метод закладання. (2006). Чинний від 01.05.2007. Київ: Мінагрополітики України. 32 с.
155. Стандарт України, Д. (1996). Документація. Звіти у сфері науки і техніки. Структура і правила оформлення: ДСТУ 3008-95. К.: Держспоживстандарт України.
156. Стойко, С. М. (2011). Система екологічних заходів запобігання повеней в Українських Карпатах. *Вісн. Львівськ. держ. ун-ту безп. життєдіяльн.* № 5 (1). С. 91–99.
157. Стойко, С. М., Єрмоленко, Ю. П. (1976). *Карпати очима допитливих*. Львів: Каменяр. 94 с.

158. Стойко, С., Петрова, Л. (2001). Репрезентативність природно-заповідного фонду на Львівщині та шляхи створення його оптимальної мережі. Праці наукового товариства ім. Шевченка. Л., Т. VII: *Екологічний збірник. Екологічні проблеми природокористування та біорозмаїття Львівщини*. С. 210–220.

159. Тарнопільська, О. М. (2019). *Фізіологія рослин* : конспект лекцій (для студентів денної та заочної форм навчання освітнього рівня «бакалавр» за спеціальністю 206 – Садово-паркове господарство). Харків : ХНУМГ ім. О. М. Бекетова. 159 с.

160. Титар, В. М. (2011). Аналіз ареалів видів: підхід, заснований на моделюванні екологічної ніші. *Вестн. зоологии. Отд. вып.* № 25. 96 с.

161. Трибун, П. А. (1969). Предгорные леса Ивано-Франковской области и пути повышения их продуктивности: Автореф. дисс.... канд. с.-х. наук. Харьковский сельскохозяйственный институт, Харьков.

162. Устименко, П. М., Дубина, Д. В. (2007). Вплив провідних антропогенних факторів на рослинність верхньої частини басейну р. Тиси. *Укр. ботан. журн.* Т. 64, № 5. С. 676–686.

163. Фельбаба-Клушина, Л. М. (2009). Сучасний стан, тенденції змін та шляхи збереження й відтворення біорізноманіття рослинного покриву Закарпатської низовини. *Наук. вісн. Ужгор. нац. ун-ту. Серія Біол.* Вип. 25. С. 71–88.

164. Ферков, О. (2020). Природні умови та географічна характеристика Закарпатської області. *Науковий вісник Ужгородського університету*, вип. 50, с. 15–40.

165. Фокшей, С. І. (2019). Моніторинг термічного режиму на території НПП «Гуцульщина». *Довготермінові спостереження довкілля: досвід, проблеми, перспективи*: матеріали Міжнародного наукового семінару, присвяченого 75-річчю з дня народження Б. П. Мухи і 50-річчю роботи Розтоцького ландшафтно-геофізичного стаціонару Львівського національного університету імені Івана Франка (Львів–Брюховичі, 10–12 травня 2019 р.). – Львів : ЛНУ імені Івана Франка. С. 71.

166. Фокшей, С. І. (2022). Дослідження видів Ascomycota в Національному Природному Парку «Гуцульщина». *EDITORIAL BOARD*, 45.

167. Фокшей, С. І., & Держипільський, Л. М. (2021). Нові мікологічні знахідки на території НПП «Гуцульщина». *Науковий вісник Чернівецького університету. Біологія (Біологічні системи)*, 13(2), 172–190.
168. Фурдичко, О. І. (2002). *Карпатські ліси: проблеми екологічної безпеки і сталого розвитку гірського регіону*. Львів: Бібльос, 192 с.
169. Харук, В. И. (2017). Изменение климата гонит «туманные деревья» с юга на север. Коммерсантъ" Наука, 3. С. 24.
170. Хрик В. М., Левандовська С. М., Кімейчук І. В. (2023). *Деревинознавство з основами лісового товарознавства і стандартизації лісової продукції*. Біла Церква: ФОП «Середняк Т. К.». 234 с.
171. Хрик, В. М., Хахула, В. С., Кімейчук, І. В., Левандовська, С. М., & Ребко, С. В. (2021). Оцінювання втрат біотичної стійкості природних деревостанів, що зростають на яружно-балкових та деградованих землях Правобережного Лісостепу. *Екологічна безпека держави: тези доповідей Другого всеукраїнського круглого столу* (м. Київ, 15 грудня 2021 р.). Київ: ІТТА. С. 117–120.
172. Чавчавадзе, Е. С., Брянцева, З. Е., Гончарова, Е. В. и др. (1992). *Атлас древесины и волокон для бумаги*. М.: "Ключ". 329 с.
173. Часковський, О. Г., Гриник, Г. Г. (2020). Оцінювання втрат лісового покриву Українських Карпат дистанційними методами за матеріалами відкритих джерел супутникової інформації. *Науковий вісник НЛТУ України*. 30(1), 66–73. <https://doi.org/10.36930/40300111>
174. Червона книга України. <https://redbook-ua.org/>
175. Черневий, Ю. І. (2023). *Екологія лісів карпатської частини басейну ріки Дністер: гетерогенність та динаміка формування: монографія*. Львів: Видавництво Львівської політехніки. 296 с.
176. Чернявський, М. В., Ященко, П. Т., Генник, Я. В., Шмідт, П. А., Глазер, Т. (2000). Рівнинні ліси верхньої частини долини Дністра і оцінка їх рівня трансформації: *Дослідження басейнової екосистеми Верхнього Дністра*: зб. наук. пр. Львів, С.75–94.

177. Черпаков, В. В. (2012а). Бактериальная водянка: поражаемые виды хвойных пород России. *Актуальные проблемы лесного комплекса: сб. науч. тр. Брянск : Изд-во БГИТА. Вып. 33. С. 111–115.*
178. Черпаков, В. В. (2012б). Бактериальные болезни лесных пород в патологии леса. *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. Вып. 200. С. 292–303.*
179. Черпаков, В. В. (2015). Изучение патогенных свойств бактерий «Мокрая древесина». *Актуальные проблемы лесного комплекса, 41, 158–163.*
180. Черпаков, В. В. (2017). Этиология бактериальной водянки древесных растений. *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии, 220, 125–139.*
181. Чумак, А. А., Мележик, О. В., & Цейслер, Ю. В. (2020). Антибіотики: опорний конспект лекцій. К.: Університет «Україна». 74 с.
182. Шаловило, Ю. І., Ковальова, В. А., & Гут, Р. Т. (2011). Види бактеріальних хвороб хвойних рослин. *Науковий вісник НЛТУ, 21 (13), 68–72.* Режим доступу: https://nv.nltu.edu.ua/Archive/2011/21_13/68_Sza.pdf
183. Швиденко, А. З., Букша, І. Ф., Краковська, С. В. (2018). *Уразливість лісів України до зміни клімату: монографія.* Київ : Ніка-Центр. 184 с.
184. Швиденко, А. Й., Данілова, О. М., & Бойко, І. Д. (2003). Географія типів лісу України. *Науковий вісник НЛТУ України, 13(3), 159–164.*
185. Шпарик, Ю. (2017). Економічні наслідки всихання ялиників Українських Карпат. *Наукові праці Лісівничої академії наук України, (15), 129–139.* DOI: <https://doi.org/10.15421/411717>
186. Шпарик, Ю. С., & Лосюк, В. П. (2014). Структура, стан і динаміка бучин Національного природного парку "Гуцульщина". *Науковий вісник НЛТУ України. 24.7. С. 8–14.*
187. Щербин-Парфененко, А. Л. (1963). *Бактериальные заболевания лесных пород.* М. : Гослесбумиздат, 146 с.
188. Aharwal, R., Kumar, S., Sandhu, S. (2016). Endophytic mycoflora as a source of biotherapeutic compounds for disease treatment. *Journal of Applied Pharmaceutical Science. P. 242–254.* URL: <https://doi.org/10.7324/japs.2016.601034>

189. Akhtar, M. S., & Siddiqui, Z. A. (2008). Biocontrol of a root-rot disease complex of chickpea by *Glomus intraradices*, *Rhizobium* sp. and *Pseudomonas straita*. *Crop Protection*, 27(3-5), 410-417. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2007.07.009>
190. Ali, E., Hudson, O., Waliullah, S., Ji, P., Williams-Woodward, J., & Oliver, J. 2020. First Report of Bacterial Leaf Scorch Disease of American Elm Caused by *Xylella fastidiosa* in Georgia, USA. *Plant Disease*. <https://doi.org/10.1094/PDIS-11-19-2367-PDN>
191. Alizadeh, M. (2017). Bacterial Wetwood Disease. *Journal of Plant Chemistry and Ecophysiology*, 2(1), 1015.
192. Alizadeh, M., Khakvar, R., & Babai-Ahari, A. (2017b). Isolation and characterization of bacterial agents associated of wetwood disease on Elm trees in Iran. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 52, 1–11. <https://doi.org/10.1556/038.52.2017.028>
193. Alizadeh, M., Moharrami, M., & Rasuly Pirouzian, A. (2017a). Geographic Information System (GIS) as a Tool in the Epidemiological Assessment of Wetwood Disease on Elm Trees in Tabriz City, Iran. *Cercetari Agronomice in Moldova*, 50. <https://doi.org/10.1515/cerce-2017-0018>
194. Alurappa, R., Chowdappa, S., Narayanaswamy, R., Sinniah, U. R., Mohanty, S. K., & Swamy, M. K. (2018). Endophytic fungi and bioactive metabolites production: an update. *Microbial Biotechnology: Volume 2. Application in Food and Pharmacology*, 455-482. https://doi.org/10.1007/978-981-10-7140-9_21
195. Anand, P., Isar, J., Saran, S., & Saxena, R. K. (2006). Bioaccumulation of copper by *Trichoderma viride*. *Bioresource Technology*, 97(8), 1018-1025. DOI: [10.1016/j.biortech.2005.04.046](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2005.04.046)
196. Anand, R., Paul, L., Chanway, C. (2006). Research on endophytic bacteria: recent advances with forest trees. In: Schulz B, Boyle C, Sieber TN (eds) *Microbial root endophytes*, Part 1. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp 89–106. doi: 10.1007/3-540-33526-9_6
197. Aravanopoulos, F. A., Tollefsrud, M. M., Graudal, L., Koskela, J., Kätzel, R., Soto, A., Nagy, L., Pilipović, A., Stoyanov, P., Božič, G., Bozzano, M. (2015). *Development of genetic monitoring methods for genetic conservation units of forest*

trees in Europe. European Forest Genetic Resources Programme (EUFORGEN), Bioversity International, Rome, Italy.

198. Arnold, F. H. (1998). Design by directed evolution. *Accounts of chemical research*, 31(3), 125-131.

199. Ashton, P. S., Walter, H., Harnickell, E., & Mueller-Dombois, D. (1975). Climate-Diagram Maps of the Individual Continents and the Ecological Climatic Regions of the Earth: Supplement to the Vegetation Monographs. *Journal of Ecology*, 64(1), 391.

200. Atkinson, N. J., & Urwin, P. E. (2012). The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *Journal of experimental botany*, 63(10), 3523-3543. DOI: [10.1093/jxb/ers100](https://doi.org/10.1093/jxb/ers100)

201. Balci, Y., & Halmschlager, E. (2003). *Phytophthora* species in oak ecosystems in Turkey and their association with declining oak trees. *Plant Pathology*, 52(6), 694-702. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2003.00919.x>

202. Baldi, P., & La Porta, N. (2017). *Xylella fastidiosa*: Host Range and Advance in Molecular Identification Techniques. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00944>

203. Barry, R. G., & Chorley, R. J. (2009). *Atmosphere, weather and climate*. Routledge.

204. Beer, Z. W. de, Marincowitz, S., Duong, T. A., & Wingfield, M. J. (2017). Bretziella, a new genus to accommodate the oak wilt fungus, *Ceratocystis fagacearum* (Microascales, Ascomycota). *MycoKeys*, 27, 1–19. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.27.20657>

205. Beiler, K. J., Simard, S. W., & Durall, D. M. (2015). Topology of tree–mycorrhizal fungus interaction networks in xeric and mesic Douglas-fir forests. *Journal of Ecology*, 103(3), 616-628. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12387>

206. Belisario, A., Maccaroni, M., & Vettorazzo, M. (2006). First report of *Phytophthora cambivora* causing bleeding cankers and dieback on beech (*Fagus sylvatica*) in Italy. *Plant Disease*, 90(10), 1362-1362. <https://doi.org/10.1094/PD-90-1362C>

207. Bennett, J. W., & Bentley, R. (1989). What's in a name?—microbial secondary metabolism. In *Advances in applied microbiology* (Vol. 34, pp. 1-28).

208. Bergey, D. H. (1994). *Bergey's manual of determinative bacteriology*. Lippincott Williams & Wilkins.
209. Bergman, K.-O., Jansson, N., Claesson, K., Palmer, M. W., & Milberg, P. (2012). How much and at what scale? Multiscale analyses as decision support for conservation of saproxylic oak beetles. *Forest Ecology and Management*. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.10.030>
210. Bernier, L. 2022. Dutch elm disease. In book: *Forest Microbiology* (pp.291-309). <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-85042-1.00010-0>
211. Bilous, S., Likhanov, A., Boroday, V., Marchuk, Y., Zelena, L., Subin, O., & Bilous, A. (2023). Antifungal Activity and Effect of Plant-Associated Bacteria on Phenolic Synthesis of *Quercus robur* L. *Plants*, 12(6), 1352. <https://doi.org/10.3390/plants12061352>
212. Biosca, E. G., González, R., López-López, M. J., Soria, S., Montón, C., Pérez-Laorga, E., & López, M. M. (2003). Isolation and Characterization of *Brenneria quercina*, Causal Agent for Bark Canker and Drippy Nut of *Quercus* spp. in Spain. *Phytopathology*, 93(4), 485–492. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2003.93.4.485>
213. Bohoslavets, O. M., & Prydiuk, M. P. (2023). New records of rare wood-inhabiting fungi from the Ukrainian Carpathians. *Czech Mycology*, 75(1). Retrieved from: http://www.czechmycology.org/_cmo/CM75105.pdf
214. Brady, C., Arnold, D., McDonald, J., & Denman, S. (2017). Taxonomy and identification of bacteria associated with acute oak decline. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 33(7), 143. <https://doi.org/10.1007/s11274-017-2296-4>
215. Brakhage, A. A. (2013). Regulation of fungal secondary metabolism. *Nature Reviews Microbiology*, 11(1), 21-32. DOI: [10.1038/nrmicro2916](https://doi.org/10.1038/nrmicro2916)
216. Brasier, C., Denman, S., Brown, A., & Webber, J. (2004). Sudden oak death (*Phytophthora ramorum*) discovered on trees in Europe. *Mycological Research*, 108, 1108–1110. <https://doi.org/10.1017/S0953756204221244>
217. Braun-Blanquet, J. (1964). *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. Wien-New York: Springer, 3 Aufl. 865 s.

218. Brzeziecki, B. (2008). Wieloletnia dynamika drzewostanów naturalnych na przykładzie dwóch zbiorowisk leśnych Białowieskiego Parku Narodowego: Pino-Quercetum i Tilio-Carpinetum. *Studia Naturae*, 54(2), 9-22.
219. Büchel, K., Fenning, T., Gershenzon, J., Hilker, M., & Meiners, T. 2016. Elm defence against herbivores and pathogens: Morphological, chemical and molecular regulation aspects. *Phytochemistry Reviews*, 15. <https://doi.org/10.1007/s11101-015-9442-0>
220. Buotte, P. C., Peterson, D. L., McKelvey, K. S., & Hicke, J. A. (2016). Capturing subregional variability in regional-scale climate change vulnerability assessments of natural resources. *Journal of environmental management*, 169, 313-318. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2015.12.017>
221. Cankar, K., Kraigher, H., Ravnikar, M., & Rupnik, M. (2005). Bacterial endophytes from seeds of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst). *FEMS microbiology letters*, 244(2), 341-345. <https://doi.org/10.1016/j.femsle.2005.02.008>
222. Carta, L. K., Handoo, Z. A., Li, S., Kantor, M., Bauchan, G., McCann, D., Gabriel, C. K., Yu, Q., Reed, S., Koch, J., Martin, D., & Burke, D. J. (2020). Beech leaf disease symptoms caused by newly recognized nematode subspecies *Litylenchus crenatae mccannii* (Anguinata) described from *Fagus grandifolia* in North America. *Forest Pathology*, 50(2), e12580. <https://doi.org/10.1111/efp.12580>
223. Carter, J. C. (1945). Wetwood of elms. *Bull Illinois Nat Hist Surv* 23: 401–448. DOI: <https://doi.org/10.21900/j.inhs.v23.202>
224. Castlebury, L. A., Rossman, A. Y., & Hyten, A. S. (2006). Phylogenetic relationships of *Neonectria/Cylindrocarpon* on *Fagus* in North AmericaMention of trade names or commercial products in this article is solely for the purpose of providing specific information and does not imply recommendation or endorsement by the US Department of Agriculture. *Canadian Journal of Botany*, 84(9), 1417–1433. <https://doi.org/10.1139/b06-105>
225. Caudullo, G., & De Rigo, D. (2016). Ulmus-elms in Europe: distribution, habitat, usage and threats. *European atlas of forest tree species*, 186-188.

226. Cech, T. L., & Jung, T. (2005). Phytophthora-Wurzelhalsfäulen an Buchen nehmen auch in Österreich zu (Phytophthora root rot of beech is also increasing in Austria). *Forstschutz Aktuell*, 34, 2005.
227. Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science*, 333(6045), 1024–1026. <https://doi.org/10.1126/science.1206432>
228. Chen, Y., Fay, S., & Wang, Q. (2011). The role of marketing in social media: How online consumer reviews evolve. *Journal of interactive marketing*, 25(2), 85-94. <https://doi.org/10.1016/j.intmar.2011.01.003>
229. Chernevyy, Y., Tretyak, P., Krynyts'kyi, H., & Savchyn, A. (2024). Environmental and economic significance of big, old-growth trees. *International Journal of Environmental Studies*, 1-14. <https://doi.org/10.1080/00207233.2024.2314848>
230. Christopoulou, A., Sazeides, C. I., & Fyllas, N. M. (2022). Size-mediated effects of climate on tree growth and mortality in Mediterranean Brutia pine forests. *Science of The Total Environment*, 812, 151463. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151463>
231. Cobb, R. C., & Metz, M. R. (2017). Tree diseases as a cause and consequence of interacting forest disturbances. *Forests*, 8(5), 147. <https://doi.org/10.3390/f8050147>
232. Cohen, A. C., Bottini, R., Pontin, M., Berli, F. J., Moreno, D., Boccanlandro, H., & Piccoli, P. N. (2015). Azospirillum brasilense ameliorates the response of *Arabidopsis thaliana* to drought mainly via enhancement of ABA levels. *Physiologia plantarum*, 153(1), 79-90. DOI: [10.1111/ppl.12221](https://doi.org/10.1111/ppl.12221)
233. Collemare, J., Pianfetti, M., Houle, A. E., Morin, D., Camborde, L., Gagey, M. J., ... & Böhnert, H. U. (2008). Magnaporthe grisea avirulence gene ACE1 belongs to an infection-specific gene cluster involved in secondary metabolism. *New Phytologist*, 179(1), 196-208. DOI: [10.1111/j.1469-8137.2008.02459.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02459.x)
234. Collins, M., Knutti, R., Arblaster, J., Dufresne, J.-L., Fichet, T., Friedlingstein, P., Gao, X., Gutowski, W. J., Johns, T., Krinner, G., Shongwe, M., Tebaldi, C., Weaver, A. J., Wehner, M. F., Allen, M. R., Andrews, T., Beyerle, U., Bitz, C. M., Bony, S., & Booth, B. B. B. (2013). Long-term Climate Change: Projections, Commitments and Irreversibility. *Climate Change 2013 - The Physical Science Basis: Contribution of Working*

Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 1029–1136.

235. Compant, S., Clément, C., & Sessitsch, A. (2010). Plant growth-promoting bacteria in the rhizo-and endosphere of plants: their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(5), 669–678. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2009.11.024>

236. Contreras-Hermosilla, A. (2000). The underlying causes of forest decline. Retrieved from: <https://surl.li/xuffja>

237. Convention on Biological Diversity (1992). Retrieved from: <https://www.cbd.int/convention/>

238. Convention on the Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora. (1973). <https://cites.org/eng/disc/text.php>

239. Cui, R., Lu, X., Chen, X., Malik, W. A., Wang, D., Wang, J., et al. (2021). A novel raffinose biological pathway is observed by symbionts of cotton=*Verticillium dahliae* to improve salt tolerance genetically on cotton. *J. Agron. Crop Sci.* 207, 956–969. <https://doi.org/10.1111/jac.12556>

240. Dale, V. H., Joyce, L. A., McNulty, S., Neilson, R. P., Ayres, M. P., Flannigan, M. D., Hanson, P. J., Irland, L. C., Lugo, A. E., Peterson, C. J., Simberloff, D., Swanson, F. J., Stocks, B. J., & Wotton, B. M. (2001). Climate Change and Forest Disturbances: Climate change can affect forests by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought, introduced species, insect and pathogen outbreaks, hurricanes, windstorms, ice storms, or landslides. *BioScience*, 51(9), 723–734. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0723:CCAFD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0723:CCAFD]2.0.CO;2)

241. Devetakovic, J., Čortan, D., & Maksimović, Z. 2019. Conservation of European White Elm and Black Poplar Forest Genetic Resource: Case Study in Serbia: Conservation of Genetic Resources. B *Advances in Global Change Research* (c. 165–186). https://doi.org/10.1007/978-3-319-95267-3_14

242. Díaz-Yáñez, O., Pukkala, T., Packalen, P., & Peltola, H. (2019). Optimal forest management in multi-purpose forestry under changing climate. In *Geophysical Research Abstracts* (Vol. 21). Retrieved from: <https://surl.lt/wxqceh>

243. Dincă, L., Murariu, G., Iticescu, C., Budeanu, M., & Murariu, A. (2019). Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) smart forests from the southern Carpathians. *International Journal of Conservation Science*, 10(4), 781-790. Retrieved from: <https://surli.cc/tjhqxb>
244. Dobrowolska, D., Bončina, A., & Klumpp, R. (2017). Ecology and silviculture of silver fir (*Abies alba* Mill.): A review. *Journal of Forest Research*, 22(6), 326-335. <https://doi.org/10.1080/13416979.2017.1386021>
245. Domínguez, J., Macaya-Sanz, D., Gil, L., & Martín, J. A. 2022. Excelling the progenitors: Breeding for resistance to Dutch elm disease from moderately resistant and susceptible native stock. *Forest Ecology and Management*, 511, 120113. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120113>
246. Doonan, J., Denman, S., Pachebat, J. A., & McDonald, J. E. (2019). Genomic analysis of bacteria in the Acute Oak Decline pathobiome. *Microbial Genomics*, 5(1). <https://doi.org/10.1099/mgen.0.000240>
247. El Enshasy, H. A., Hanapi, S. Z., Malek, R. A., Abdelgalil, S. A., & Leng, O. M. (2019). “Endophytic fungi: the desired biostimulants for essential oil production” in *Advances in Endophytic Fungal Research: Present Status and Future Challenges*, ed. B. P. Singh (Cham: Springer International Publishing), 211–232.
248. Elith, J., & Leathwick, J. R. (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
249. Ellenberg, H., & Klotzli, F. (1972). Forest companies and forest sites of Switzerland. *Messages from the Swiss Anstalt for forestry research*, 48 (4), 587-930 (in German).
250. Elling, W., Dittmar, C., Pfaffelmoser, K., & Rötzer, T. (2009). Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. *Forest Ecology and Management*, 257, 1175–1187. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.10.014>
251. Elvira-Recueno, M., Cacciola, S. O., Sanz-Ros, A., Garbelotto, M., Aguayo, J., Solla, A., Mullett, M., Drenkhan, T., Oskay, F., Aday, G., Iturritxa, E., Cleary, M.,

Witzell, J., Georgieva, M., Papazova, I., Chira, D., Paraschiv, M., Musolin, D., Selikhovkin, A., & Diez, J. (2020). Potential Interactions Between Invasive *Fusarium circinatum* and Other Pine Pathogens in Europe. *Forests*, 11, 7. <https://doi.org/10.3390/f11010007>

252. Evans, H. F., Evans, S., & Ikegami, M. (2007). Development of a new risk assessment procedure for pinewood nematode in Europe. In: *Gottschalk, Kurt W., Ed. Proceedings, 17th U.S. Department of Agriculture Interagency Research Forum on Gypsy Moth and Other Invasive Species 2006*; Gen. Tech. Rep. NRS-P-10. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station: 35-38., 10. Retrieved from: <http://www.fs.usda.gov/treearch/pubs/12463>

253. Ewing, C. J., Hausman, C. E., Pogacnik, J., Slot, J., & Bonello, P. (2019). Beech leaf disease: An emerging forest epidemic. *Forest Pathology*, 49(2), e12488. <https://doi.org/10.1111/efp.12488>

254. Fahse, L., & Heurich, M. (2011). Simulation and analysis of outbreaks of bark beetle infestations and their management at the stand level. *Ecological Modelling*, 222(11), 1833-1846. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.03.014>

255. Fearer, C. J., Volk, D., Hausman, C. E., & Bonello, P. (2022). Monitoring foliar symptom expression in beech leaf disease through time. *Forest Pathology*, 52(1), e12725. <https://doi.org/10.1111/efp.12725>

256. Feng, Z., De Marco, A., Anav, A., Gualtieri, M., Sicard, P., Tian, H., ... & Paoletti, E. (2019). Economic losses due to ozone impacts on human health, forest productivity and crop yield across China. *Environment international*, 131, 104966. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2019.104966>

257. Firbas, F. (1949). *Spät- und nachtszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nordlich der Alpen*. Bd. I. Jena: Gustav Fischer, 480.

258. Flor, H. H. (1947). Inheritance of reaction to rust in flax.

259. Flower, C., Hayes-Plazolles, N., Rosa, C., & Slavicek, J. (2017). First report of 'Candidatus Phytoplasma trifolii'-related strain of 16SrVI-A phytoplasma subgroup, associated with elm yellows disease in American elm (*Ulmus americana* L.) in Ohio, USA. *Plant Disease*, 102. <https://doi.org/10.1094/PDIS-08-17-1154-PDN>

260. Frändberg, E., & Schnürer, J. (1998). Antifungal activity of chitinolytic bacteria isolated from airtight stored cereal grain. *Canadian journal of microbiology*, 44(2), 121-127. <https://doi.org/10.1139/w97-141>
261. Franić, I., Allan, E., Prospero, S., Adamson, K., Attorre, F., Auger-Rozenberg, M. A., Matsiakh, I. & Eschen, R. (2023). Climate, host and geography shape insect and fungal communities of trees. *Scientific reports*, 13(1), 11570. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-36795-w>
262. Freude, H., Harde, K. W., & Lohse, G. A. (1999). *Die Käfer Mitteleuropas* 10: Bruchidae, Anthribidae, Scolytidae, Platypodidae, Curculionidae I. 310 p.
263. Fukarek, F. (1967). *Phytosociology*. PWRiL, Warszawa, 130.
264. GenBank <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>
265. Georgakopoulos, D.G., Fiddaman, P., Leifert, C and Malathrakis, N.E. (2002). Biological control of cucumber and sugar beet damping-off caused by *Pythium ultimum* with bacterial and fungal antagonists. *Journal of Applied Microbiology* 92:1078-1084. DOI: [10.1046/j.1365-2672.2002.01658.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2672.2002.01658.x)
266. Glick B. R. (2012). Plant growth-promoting bacteria: mechanisms and applications. *Scientifica*, 2012, 963401. <https://doi.org/10.6064/2012/963401>
267. Global Forest Watch. URL: <https://www.globalforestwatch.org/>
268. GoogleEarth. URL: <https://earth.google.com>
269. Gouda, S., Das, G., Sen, S. K., Shin, H. S., & Patra, J. K. (2016). Endophytes: A Treasure House of Bioactive Compounds of Medicinal Importance. *Frontiers in microbiology*, 7, 1538. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01538>
270. Goychuk, A., Shvets, M., Kulbanska, I., Markov, F., Muljukina, N., Patyka, V. (2020a). Bacterial diseases of silver birch (*Betula pendula* Roth.). *Mikrobiol. Z.*, 82 (3): 22-34. doi: <https://doi.org/10.15407/mikrobiolj82.06.023>
271. Goychuk, A. F., Drozda, V. F., Rozenfeld, V. V., Shvets, M. V., Kulbanska, I. M. (2018). Epiphytotics of bacteriosis of forest tree plants in Ukraine. *Актуальні проблеми лісового і садово-паркового господарства : міжнар. наук-практ. конф. (23-24 травня 2018 р.)*, Умань : Видавець «Сочінський М.М.». С. 36-39.

272. Goychuk, A., Kulbanska, I., Shvets, M. (2020b). Bacteria associated with *Pseudomonas syringae* pv. *savastanoi* in the pathology of *Fraxinus excelsior* L. *Mikrobiol. Z.*; 82(3): 22-34. doi: <https://doi.org/10.15407/mikrobiolj82.03.022>.
273. Goychuk, A., Drozda, V., Shvets, M. & Kulbanska, I. (2020c). 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>
274. Goychuk, A., Kulbanska, I., & Shvets, M. (2021). Tuberculosis pathology of *Fraxinus Excelsior* L. in Ukraine: Symptomatology, etiology, pathogenesis. *Scientific Horizons*, 24(5), 69-80. [https://doi.org/10.48077/scihor.24\(5\).2021.69-80](https://doi.org/10.48077/scihor.24(5).2021.69-80)
275. Goychuk, A., Kulbanska, I., Shvets, M., Pasichnyk, L., Patyka, V., Kalinichenko, A., Degtyareva, L. (2023). Bacterial Diseases of Bioenergy Woody Plants in Ukraine. *Sustainability*, 15, 4189. <https://doi.org/10.3390/su15054189>
276. Goychuk, A., Kulbanska, I., Vyshnevsky, A., Shvets, M., & Andreieva, O. (2022). Spread and harmfulness of infectious diseases of the main forest-forming species in Zhytomyr Polissia of Ukraine. *Scientific Horizons*, 25(9), 64-74. [https://doi.org/10.48077/scihor.25\(9\).2022.64-74](https://doi.org/10.48077/scihor.25(9).2022.64-74)
277. Gravendeel, B., Eurlings, M., & Heijerman, T. (2009). Use of DNA barcoding for host plant identification. *Entomologische Berichten*, 69 (2), 30-35.
278. Grodzki, W. (2007). Spatio-temporal patterns of the Norway spruce decline in the Beskid Śląski and Żywiecki (Western Carpathians) in southern Poland. *Journal of Forest Science*, 53(Special Issue), 38-44.
279. Grünwald, N. J., Goss, E. M., & Press, C. M. (2008). Phytophthora ramorum: A pathogen with a remarkably wide host range causing sudden oak death on oaks and ramorum blight on woody ornamentals. *Molecular Plant Pathology*, 9(6), 729–740. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2008.00500.x>
280. Gull, A., Lone, A. A., & Wani, N. U. I. (2019). Biotic and abiotic stresses in plants. *Abiotic and biotic stress in plants*, 1-19. DOI: 10.5772/intechopen.85832
281. Gunderson, L. H., Holling, C. S. (2001). *Panarchy: Understanding Transformations in Human and Natural Systems*. Island Press; Washington, Covelo, London. 533 p.

282. Hanewinkel, M., Cullmann, D. A., Schelhaas, M. J., Nabuurs, G. J., & Zimmermann, N. E. (2013). Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change*, 3(3), 203-207. <https://doi.org/10.1038/nclimate1687>
283. Hartmane, I., Biyashev, B., Getman, A. P., Yaroshenko, O. M., & Anisimova, H. V. (2024). Impacts of war on Ukrainian nature. *International Journal of Environmental Studies*, 81(1), 455–462. <https://doi.org/10.1080/00207233.2024.2314856>
284. Hlasny, T., & Sitkova, Z. (Eds.). (2010). *Spruce forests decline in the Beskids*. National Forest Centre.
285. Holeksa, J., Jaloviar, P., Kucbel, S., Saniga, M., Svoboda, M., Szewczyk, J., ... & Żywiec, M. (2017). Models of disturbance driven dynamics in the West Carpathian spruce forests. *Forest Ecology and Management*, 388, 79-89. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.026>
286. Houston, D. R. (1994). Major new tree disease epidemics: beech bark disease. *Annual Review of Phytopathology*, 32(1), 75-87.
287. Hůnová, I., Brabec, M., & Malý, M. (2019). What are the principal factors affecting ambient ozone concentrations in Czech mountain forests?. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2, 31. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00031>
288. Igiehon, N. O., Babalola, O. O., Cheseto, X., Torto, B. Effects of rhizobia and arbuscular mycorrhizal fungi on yield, size distribution and fatty acid of soybean seeds grown under drought stress. *Microbiol. Res.* 2021;242:126640. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126640>
289. Ikotun, T., & Adekunle, F. (1990). Inhibition of growth of some plant pathogenic fungi by some antagonistic microorganisms isolated from soil. *Journal of basic microbiology*, 30(2), 95-98. <https://doi.org/10.1002/jobm.3620300208>
290. Index Fungorum <https://www.indexfungorum.org/names/names.asp>
291. International Code of Botanical Nomenclature <https://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php>
292. INTERNATIONAL UNION OF FOREST RESEARCH ORGANIZATIONS <http://www.iufro.org/>

293. Izumi, H. (2011). Diversity of Endophytic Bacteria in Forest Trees. In: Pirttilä, A., Frank, A. (eds) Endophytes of Forest Trees. *Forestry Sciences*, vol 80. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-1599-8_6
294. Jacobi, W. R. (2009) *Bacterial wetwood*. Colorado state university. 2: 81–83.
295. Jahn, H., Nespiak, A., & Tüxen, R. (1967). Pilz soziologische Untersuchungen in Buchenwäldern des Wesergebirges. *Mitteilungen der FloristischSoziologischen Arbeitsgemeinschaft*, 11-12, 159-197.
296. Jankowiak, R., & Kolařík, M. (2010). Fungi associated with the fir bark beetle *Cryphalus piceae* in Poland. *Forest Pathology*, 40(2), 133-144. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2009.00620.x>
297. Jernelöv, A. (2017). Dutch Elm Disease in Europe and North America. P. 161–176. https://doi.org/10.1007/978-3-319-55396-2_12
298. Jiang, N., Fan, X.-L., Crous, P. W., & Tian, C.-M. (2019). Species of *Dendrostoma* (Erythrogloeaceae, Diaporthales) associated with chestnut and oak canker diseases in China. *MycoKeys*, 48, 67–96. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.48.31715>
299. Johnstone, J. F., Allen, C. D., Franklin, J. F., Frelich, L. E., Harvey, B. J., Higuera, P. E., Mack, M. C., Meentemeyer, R. K., Metz, M. R., Perry, G. L. W., Schoennagel, T., & Turner, M. G. (2016). Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 14(7), 369–378. <https://doi.org/10.1002/fee.1311>
300. Jonášová, M., & Prach, K. (2004). Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23(1), 15-27. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2004.06.010>
301. Jousset, A., Rochat, L., Lanoue, A., Bonkowski, M., Keel, C., & Scheu, S. (2011). Plants respond to pathogen infection by enhancing the antifungal gene expression of root-associated bacteria. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 24(3), 352-358. <https://doi.org/10.1094/MPMI-09-10-0208>

302. Jung, T. (2009). Beech decline in Central Europe driven by the interaction between *Phytophthora* infections and climatic extremes. *Forest Pathology*, 39(2), 73–94. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2008.00566.x>
303. Jung, T., Colquhoun, I. J., & Hardy, G. E. St. J. (2013). New insights into the survival strategy of the invasive soilborne pathogen *Phytophthora cinnamomi* in different natural ecosystems in Western Australia. *Forest Pathology*, 43(4), 266–288. <https://doi.org/10.1111/efp.12025>
304. Jürisoo, L., Adamson, K., Padari, A., & Drenkhan, R. (2019). Health of elms and Dutch elm disease in Estonia. *European Journal of Plant Pathology*, 154, 823–841. <https://doi.org/10.1007/s10658-019-01707-0>
305. Juzwik, J., Harrington, T. C., MacDonald, W. L., & Appel, D. N. (2008). The Origin of *Ceratocystis fagacearum*, the Oak Wilt Fungus. *Annual Review of Phytopathology*, 46(1), 13–26. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.45.062806.094406>
306. Kamal, M. M., Lindbeck, K. D., Savocchia, S., & Ash, G. J. (2015). Biological control of sclerotinia stem rot of canola using antagonistic bacteria. *Plant Pathology*, 64(6), 1375–1384. <https://doi.org/10.1111/ppa.12369>
307. Kaul, S., Gupta, S., Sharma, S., & Dhar, M. K. (2017). The fungal endobiome of medicinal plants: a prospective source of bioactive metabolites. *Medicinal plants and fungi: recent advances in research and development*, 167–228. https://doi.org/10.1007/978-981-10-5978-0_7
308. Keča, N., & Solheim, H. (2011). Ecology and distribution of *Armillaria* species in Norway. *Forest Pathology*, 41(2), 120–132. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2010.00644.x>
309. Khan, H. A. A., Shad, S. A., & Akram, W. (2013). Resistance to new chemical insecticides in the house fly, *Musca domestica* L., from dairies in Punjab, Pakistan. *Parasitology research*, 112, 2049–2054. DOI: [10.1007/s00436-013-3365-8](https://doi.org/10.1007/s00436-013-3365-8)
310. Kharuk, V. I., Im, S. T., Petrov, I. A., Dvinskaya, M. L., Fedotova, E. V., & Ranson, K. J. (2017). Fir Decline and Mortality in the Southern Siberian Mountains. *Regional Environmental Change*, 17(3), 803–812. DOI:10.1007/s10113-016-1073-5

311. Kharuk, V. I., Im, S. T., Petrov, I. A., Golyukov, A. S., Ranson, K. J., & Yagunov, M. N. (2017). Climate-induced mortality of Siberian pine and fir in the Lake Baikal Watershed, Siberia. *Forest ecology and management*, 384, 191-199. doi: [10.1016/j.foreco.2016.10.050](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.050)
312. Kharuk, V. I., Shushpanov, A. S., Petrov, I. A., Demidko, D. A., Im, S. T., & Knorre, A. A. (2019). Fir (*Abies sibirica* Ledeb.) mortality in mountain forests of the Eastern Sayan Ridge, Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*, 12, 299-309. <https://doi.org/10.1134/S199542551904005X>
313. Khodaygan P, Sedaghati E, Sherafati F. (2011). Isolation of *Enterobacter nimipressuralis* associated with bacterial wet wood from elm (*Ulmus* spp.) in Rafsanjan. *Iranian Journal of Plant Pathology*.; 4(188): 481-482. <https://doi.org/10.1556/038.52.2017.028>
314. Kidd, P. S., Domínguez-Rodríguez, M. J., Díez, J., & Monterroso, C. (2007). Bioavailability and plant accumulation of heavy metals and phosphorus in agricultural soils amended by long-term application of sewage sludge. *Chemosphere*, 66(8), 1458-1467. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2006.09.007>
315. Kim, S. M., Kang, S. W., Kwon, O. N., Chung, D., & Pan, C. H. (2012). Fucoxanthin as a major carotenoid in *Isochrysis* aff. *galbana*: Characterization of extraction for commercial application. *Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry*, 55, 477-483. <https://doi.org/10.1007/s13765-012-2108-3>
316. Kirichenko, N. I., Rudoi, V. V., Efremenko, A. A., Petrov, A. V., Baranchikov, Y. N. (2023) First record of the invasive bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) in the Republic of Kazakhstan. *Acta Biologica Sibirica*. 9, 1003-1022. <https://doi.org/10.5281/zenodo.10199570>
317. Kitzes, J., & Harte, J. (2015). Predicting extinction debt from community patterns. *Ecology*, 96(8), 2127–2136. <https://doi.org/10.1890/14-1594.1>
318. Klavina, D., Bruna, L., Zaluma, A., Burnevica, N., Polmanis, K., Gaitnieks, T., & Piri, T. (2021). Infection and spread of root rot caused by *Heterobasidion parviporum* in *Picea abies* stands after thinning: case studies on former pasture and meadow lands. *Forests*, 12(1), 70. <https://doi.org/10.3390/f12010070>

319. Klement, Z., Rudolph, K., & Sands, D. C. (Eds.). (1990). *Methods in phytobacteriology*. Plant Protection Institute of the Hungarian Academy of Sciences, Budapest, Hungary. 568 p.
320. Klopfenstein, N. B., Kim, M.-S., Hanna, J. W., Richardson, B. A., & Lundquist, J. E. (2009). Approaches to predicting potential impacts of climate change on forest disease: An example with Armillaria root disease. *Res. Pap. RMRS-RP-76*. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station. 10 p., 076. <https://doi.org/10.2737/RMRS-RP-76>
321. Kobal, M., Grcman, H., Zupan, M., Levanic, T., Simoncic, P., Kadunc, A., & Hladnik, D. (2015). Influence of soil properties on silver fir (*Abies alba* Mill.) growth in the Dinaric Mountains. *Forest Ecology and Management*, 337, 77–87. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.10.017>
322. Kölling, S., Epelbaum, E., Krebs, H., & Meißner, U. G. (2009). Two-pion exchange electromagnetic current in chiral effective field theory using the method of unitary transformation. *Physical Review C*, 80(4), 045502. <https://doi.org/10.1103/PhysRevC.80.045502>
323. Kong, M., Chen, X. G., Xing, K., & Park, H. J. (2010). Antimicrobial properties of chitosan and mode of action: a state of the art review. *International journal of food microbiology*, 144(1), 51-63. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2010.09.012>
324. Krisans, O., Matisons, R., Rust, S., Burnevica, N., Bruna, L., Elferts, D., ... & Jansons, A. (2020). Presence of root rot reduces stability of Norway spruce (*Picea abies*): Results of static pulling tests in Latvia. *Forests*, 11(4), 416. <https://doi.org/10.3390/f11040416>
325. Kruhlov, I., Thom, D., Chaskovskyy, O., Keeton, W. S., & Scheller, R. M. (2018). Future forest landscapes of the Carpathians: vegetation and carbon dynamics under climate change. *Regional Environmental Change*, 18, 1555-1567. DOI:10.1007/s10113-018-1296-8
326. Kučera, P. (2008). Remarks on higher-ranked syntaxa with *Abies alba* in Central Europe: their concepts and nomenclature. *Hacquetia*, 7 (2), 161-172. <https://doi.org/10.2478/v10028-008-0009-0>

327. Kulbanska, I. (2023). Bacterial wetwood of *Ulmus glabra* Huds. in the relict cenopopulation of the Pokutsky Carpathians. *Modern aspects of microbiology, virology, and biotechnology in wartime and post-war period: The International Scientific and Practical Conference* (November 15-16, 2023) Kyiv, Ukraine: Institute of Microbiology and Virology named after D.K. Zabolotny. P. 115.

328. Kulbanska, I., Goychuk A., Soroka M., Shvets M. & Vyshnevskyi A. (2024a). Ulcerative tumor-like disease of white fir in the forest stands of the Pokuttia Carpathians. *Ukrainian Journal of Forest and Wood Science*, 15(1), 57-71. <https://doi.org/10.31548/forest/1.2024.57>

329. Kulbanska, I. M., Goychuk, A. F., Shvets, M. V. (2021a). Ecological and forestry essence of bacteriosis of forest woody plants in the forests of the Forest-Steppe and Polissya of Ukraine. «*Ideas and innovations in natural sciences*»: матеріали міжнар. наук.-практ. конф (12–13 березня 2021 р.), Люблін, Польща, 2021. С. 95-99.

330. Kulbanska, I., Goychuk, A., Shvets, M., Biliavska, L., Patyka, V. (2021b). *Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945) Brady et al. 2013 – pathogen of bacterial hydrogen oak (*Quercus robur* L.) in Ukraine. *Mikrobiol. Z.*, 83 (5): 30-41. doi: <https://doi.org/10.15407/mikrobiolj83.05.030>

331. Kulbanska, I. (2022). Etiology of Bacterial Wetwood of *Quercus robur* L. *Scientific Journal Ukrainian Journal of Forest & Wood Science*, 13(2). [https://doi.org/10.31548/forest.13\(2\).2022.16-23](https://doi.org/10.31548/forest.13(2).2022.16-23)

332. Kulbanska, I. (2024). Systematic and structural analysis of forest mycobiota with the participation of *Abies alba* Mill. in the Pokutsko-Bukovyna Carpathians. *Ukrainian Journal of Forest and Wood Science*, 15(2), 41-58. <https://doi.org/10.31548/forest/2.2024.41>

333. Kulbanska, I. M., Plikhtyak, P. P., Shvets, M. V., Soroka, M. I., & Goychuk, A. F. (2022). *Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945) Brady et al. 2013 as the causative agent of bacterial wetwood disease of common silver fir (*Abies alba* Mill.). *Folia Forestalia Polonica*, 64(3), 173–183. <https://doi.org/10.2478/ffp-2022-0017>

334. Kulbanska, I. M., Shvets, M. V., Plikhtyak, P. P., Soroka, M. I., Goychuk, A. F. (2021d). Bacterial and fungal interactions in the tuberculosis pathology of common ash

in Ukraine. *Zarządzanie ochroną przyrody w lasach*. Tuchola: Wydawnictwo Wyższej Szkoły Zarządzania Środowiskiem w Tucholi, XIV, 45-62; <https://doi.org/10.5604/01.3001.0016.2219>

335. Kulbanska, I., & Shvets, M. (2021). Myco- and microorganisms in the tuberculosis pathology of the common ash in Ukraine and interaction between them. *Ukrainian Journal of Forest and Wood Science*, 12(2), 81-92. <https://doi.org/10.31548/forest2021.02.008>

336. Kulbanska, I., Boiko, H., Shvets, M., Vyshnevskyi, A., & Savchenko, Y. (2023). The role of aphyllorphoroid macromycetes as indicators of forest ecosystem disruption and reducers of biomass accumulation. *Scientific Horizons*, 26 (3), pp. 70-80. <https://doi.org/10.48077/scihor3.2023.70>

337. Kulbanska, I., Shvets, M. & Markov F. (2019). Etiology and symptomatology of bacterioses of wood plants in the stands of the green zone of the city of Kiev. *Scientific Horizons*, 12(85). 84-95. <https://doi.org/10.33249/2663-2144-2019-85-12-84-95>

338. Kulbanska, I., Shvets, M., Goychuk, A., Sporek, M., Pasichnyk, L., Patyka, V., Bąk, M. (2023). Phytopathogenic bacteria associated with bacterioses of common oak (*Quercus robur* L.) in Ukraine. *Forests*. 14(1), 14–29. <https://doi.org/10.3390/f14010014>

339. Kulbanska, I., Shvets, M., Rusnak. O. & Vyshnevskyi, A. (2024b). Beech forests of the "Vyzhnytskyi National Natural Park": current sanitary condition and problems of preservation. *Bulletin of Sumy National Agrarian University. The Series: Agronomy and Biology*, 55(1), 18-25. <https://doi.org/10.32782/agrobio.2024.1.3>

340. Lagerberg, T. (1934). Barrtgradens Vattved. [Wetwood in conifers] Sven. *Skogsvards Foreningens Tidskr.* 33(3):177-264.

341. Łańcucka-Środoniowa, M. (1963). The state of paleobotanical research on the Miocene of southern Poland (in Polish). In *Annales Societatis Geologorum Poloniae*. Vol. 33, No. 2, pp. 129-158.

342. Langer, G. (2017). Collar rots in forests of Northwest Germany affected by ash dieback. *Baltic Forestry* 23(1): 4–19. URL: https://www.nw-fva.de/fileadmin/nwfv/publicationen/pdf/langer_collar_rots_in_forests.pdf

343. Lavorel, S., Colloff, M. J., McIntyre, S., Doherty, M. D., Murphy, H. T., Metcalfe, D. J., Dunlop, M., Williams, R. J., Wise, R. M., & Williams, K. J. (2015). Ecological mechanisms underpinning climate adaptation services. *Global Change Biology*, 21(1), 12–31. <https://doi.org/10.1111/gcb.12689>
344. Lech, P., Żółciak, A., & Hildebrand, R. (2020). Occurrence of European mistletoe (*Viscum album* L.) on forest trees in Poland and its dynamics of spread in the period 2008–2018. *Forests*, 11(1), 83. <https://doi.org/10.3390/f11010083>
345. Lee, Y., Park, J., Ryu, C., Gang, K. S., Yang, W., Park, Y. K., ... & Hyun, S. (2013). Comparison of biochar properties from biomass residues produced by slow pyrolysis at 500 °C. *Bioresource technology*, 148, 196–201. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2013.08.135>
346. Lenoir, J., Jean-Claude, Marquet, P., Ruffray, P., & Brisse, H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science (New York, N.Y.)*, 320, 1768–1771. <https://doi.org/10.1126/science.1156831>
347. Leontovyč, R., & Kunca, A. (2006). The role of fungal pathogens in the premature decay of Norway spruce stands in Slovakia. In *Current problems of forest protection in spruce stands under conversion. Papers from a scientific workshop held at Ustroń-Jaszowiec, Poland, 13-14 October, 2003* (pp. 79–84).
348. Levin, S. A. (2005). Self-organization and the emergence of complexity in ecological systems. *Bioscience*, 55(12), 1075–1079. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[1075:SATEOC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[1075:SATEOC]2.0.CO;2)
349. Li, D. W., Schultes, N. P., LaMondia, J. A., & Cowles, R. S. (2019). *Phytophthora abietivora*, a new species isolated from diseased Christmas trees in Connecticut, USA. *Plant disease*, 103(12), 3057–3064. DOI: [10.1094/PDIS-03-19-0583-RE](https://doi.org/10.1094/PDIS-03-19-0583-RE)
350. Li, Y., He, W., Ren, F., Guo, L., Chang, J., Cleenwerck, I., Ma, Y., & Wang, H. (2014). A Canker Disease of *Populus × euramericana* in China Caused by *Lonsdalea quercina* subsp. *Populi*. *Plant Disease*, 98(3), 368–378. <https://doi.org/10.1094/PDIS-01-13-0115-RE>

351. Likhanov, A. F., Vasylyshyn, R. D., Marchuk, Y. M., Kurdyuk, O. M., Honchar, H. Y., Borysov, O. V., & Naggar, Y. A. (2023). Consistency of phenolic profiles with taxonomic distribution and adaptation of birch species (*Betula* L.) to environmental conditions. *Botany*, 101(10), 400-413. <https://doi.org/10.1139/cjb-2021-0221>

352. Likhanov, A., Klyuvadenko, A., Subin, O., Shevchuk, M., & Dubchak, M. (2022). Gallic Acid as a Non-Specific Regulator of Phenol Synthesis and Growth of Regenerate Plants of *Corylus avellana* (L.) H. Karst. and *Salix alba* L. in vitro. *Scientific Journal Ukrainian Journal of Forest & Wood Science*, 13(4). DOI:10.31548/forest.13(4).2022.52-63

353. List of Prokaryotic names with Standing in Nomenclature (<http://www.bacterio.cict.fr/e/erwinia.html>)

354. Luptáková, E., & Mihál, I. (2020). Dynamics of ectomycorrhizal mycobiota (Basidiomycota) communities on a former agricultural land (West Carpathians). *Mycological Progress*, 19(9), 845-857. <https://doi.org/10.1007/s11557-020-01597-1>

355. Madmony, A., Tognetti, R., Zamponi, L., Capretti, P., & Michelozzi, M. (2018). Monoterpene responses to interacting effects of drought stress and infection by the fungus *Heterobasidion parviporum* in two clones of Norway spruce (*Picea abies*). *Environmental and experimental botany*, 152, 137-148. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.03.007>

356. Maron, J. L., & Vila, M. (2001). When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos*, 95(3), 361–373. doi:10.1034/j.1600-0706.2001.950301.x

357. Marra, R. E., & LaMondia, J. A. (2020). First Report of Beech Leaf Disease, Caused by the Foliar Nematode, *Litylenchus crenatae mccannii*, on American Beech (*Fagus grandifolia*) in Connecticut. *Plant Disease*, 104(9), 2527. <https://doi.org/10.1094/PDIS-02-20-0442-PDN>

358. Martín, J. A., Sobrino-Plata, J., Rodríguez-Calcerrada, J., Collada, C., & Gil, L. (2019). Breeding and scientific advances in the fight against Dutch elm disease: Will they

allow the use of elms in forest restoration? *New Forests*, 50(2), 183–215.
<https://doi.org/10.1007/s11056-018-9640-x>

359. Matsiakh, I., Kramarets, V., & Cleary, M. (2021). *Occurrence and diversity of Phytophthora species in declining broadleaf forests in western Ukraine* [Research article].
<https://pub.epsilon.slu.se/22694/>

360. Matsiakh, I., López-García, N., Kacprzyk, M., & Cleary, M. (2023). Susceptibility of silver birch and black alder to several *Phytophthora* species isolated from soils in declining broadleaf forests in western Ukraine. *Forest Pathology*, 53(4), e12817.
<https://doi.org/10.1111/efp.12817>

361. Matuszkiewicz, W. (2013). *Guide to marking plant communities in Poland*. Warsaw: PWN (in Polish).

362. Matuszkiewicz, W., & Polakowska, M. (1995). Materials for phytosociological systematics of mixed coniferous forests in Poland. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 24 (2), 65–74 (in Polish).

363. Maurer, V. M., Pinchuk, A. P. (2019). Ukrainian forests degradation: current state, mass drying reasons and ways of its prevention. *Ukrainian Journal of Forest and Wood Science*. 10(3), 41–52. <http://dx.doi.org/10.31548/forest2019.03.041>

364. Maxime, C., & Hendrik, D. (2011). Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees*, 25(2), 265–276. <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0503-0>

365. Mayer, H., & Onno, M. (1970). For the systematic evaluation of Abieti-Fagetum and Abietetum in the Western and Eastern Alpine fagion. *Vegetatio*, 20 (5/6), 381–393. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/20035521>

366. McTavish, C. K., Catal, M. Ü. R. S. E. L., Fulbright, D. W., & Jarosz, A. M. (2018). Spruce decline and Diaporthe: incidence, taxonomy, virulence, and tree susceptibility in Michigan. *Plant disease*, 102(11), 2330–2340.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-06-17-0926-RE>

367. Meier, E. S., Edwards Jr, T. C., Kienast, F., Dobbertin, M., & Zimmermann, N. E. (2011). Co-occurrence patterns of trees along macro-climatic gradients and their potential

influence on the present and future distribution of *Fagus sylvatica* L. *Journal of Biogeography*, 38(2), 371-382. DOI:[10.1111/j.1365-2699.2010.02405.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02405.x)

368. Meshkova, V. (2021). The lessons of Scots pine forest decline in Ukraine. *Environmental Sciences Proceedings*, 3, 28. <https://doi.org/10.3390/IECF2020-07990>

369. Millar, C., Stephenson, N., & Stephens, S. (2008). Millar CI, Stephenson NL, Stephens SL.. Climate change and forests of the future: Managing in the face of uncertainty. *Ecol Appl* 17: 2145-2151. *Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America*, 17, 2145–2151. <https://doi.org/10.1890/06-1715.1>

370. Monteiro-Henriques, T., Costa, J. C., Bellu, A., & Aguiar, C. (2010). Fraxino Angustifoliae-Ulmetum Glabrae: An original endemic and extremely localized forest from mainland Portugal. *Braun-Blanquetia*, 46, 323-327.

371. Moradi-Amirabad, Y., Rahimian, H., Babaeizad, V., & Denman, S. (2019). *Brenneria* spp. And *Rahnella victoriana* associated with acute oak decline symptoms on oak and hornbeam in Iran. *Forest Pathology*, 49(4), e12535. <https://doi.org/10.1111/efp.12535>

372. Morris, J. L., Cottrell, S., Fettig, C. J., DeRose, R. J., Mattor, K. M., Carter, V. A., ... & Seybold, S. J. (2018). Bark beetles as agents of change in social–ecological systems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 16(S1), S34-S43. <https://doi.org/10.1002/fee.1754>

373. Morrison, E. W., Kasson, M. T., Heath, J. J., & Garnas, J. R. (2021). Pathogen and endophyte assemblages co-vary with beech bark disease progression, tree decline, and regional climate (c. 2021.02.24.432696). bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2021.02.24.432696>

374. Motta, E., Annesi, T., Pane, A., Cooke, D. E. L., & Cacciola, S. O. (2003). A new *Phytophthora* sp. causing a basal canker on beech in Italy. *Plant Disease*, 87(8), 1005-1005. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2003.87.8.1005A>

375. Moussa, Z., Choueiri E., Hanna A. (2021). New Invasive Insects Associated with Oak Forests in Lebanon. *Arab Journal of Plant Protection*, 39(2), 164-172. DOI:10.22268/AJPP-039.2.164172 DOI: [10.22268/AJPP-039.2.164172](https://doi.org/10.22268/AJPP-039.2.164172)

376. Mukhamadiyev, N.S., Mengdibayeva, G.Z., Nizamdinova, G.K., & Shakerov, A. (2021). Harmfulness invasive pest-oak mining sawfly (*Profenusa pygmaea*, Klug, 1814).

Reports of the Academy of Sciences of the Republic of Kazakhstan. №6, 44–49.
<https://doi.org/10.32014/2021.2518-1483.109>

377. Müller, M. M., Henttonen, H. M., Penttilä, R., Kulju, M., Helo, T., & Kaitera, J. (2018). Distribution of *Heterobasidion* butt rot in northern Finland. *Forest Ecology and Management*, 425, 85-91. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.05.047>

378. Müller, Th., Oberdorfer, E., & Seibert, P. (1992). *Southern German Plant Societies*. Part IV. Forests and shrubs. Jena: Gustav Fischer (in German).

379. Munda, A., Žerjav, M., & Schroers, H. J. (2007). First report of *Phytophthora citricola* occurring on *Fagus sylvatica* in Slovenia. *Plant Disease*, 91(7), 907-907. DOI: [10.1094/PDIS-91-7-0907C](https://doi.org/10.1094/PDIS-91-7-0907C)

380. MycoBank <https://www.mycobank.org/>

381. Nadeau, M. B., Laur, J., & Khasa, D. P. (2018). Mycorrhizae and rhizobacteria on precambrian rocky gold mine tailings: I. Mine-adapted symbionts promote white spruce health and growth. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1267. doi: [10.3389/fpls.2018.01267](https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01267)

382. Nagel, T. A., Diaci, J., Jerina, K., Kobal, M., & Rozenbergar, D. (2015). Simultaneous influence of canopy decline and deer herbivory on regeneration in a conifer–broadleaf forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(3), 266–275. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0249>

383. NCBI Blastn <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/blast>

384. Nones, S., Fernandes, C., Duarte, L., Cruz, L., & Sousa, E. (2022). Bacterial community associated with the ambrosia beetle *Platypus cylindrus* on declining *Quercus suber* trees in the Alentejo region of Portugal. *Plant Pathology*. <https://doi.org/10.1111/ppa.13536>

385. Nützmann, H. W., Reyes-Dominguez, Y., Scherlach, K., Schroeckh, V., Horn, F., Gacek, A., ... & Brakhage, A. A. (2011). Bacteria-induced natural product formation in the fungus *Aspergillus nidulans* requires Saga/Ada-mediated histone acetylation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(34), 14282-14287. DOI: [10.1073/pnas.1103523108](https://doi.org/10.1073/pnas.1103523108)

386. Obladen, N., Dechering, P., Skiadaresis, G., Tegel, W., Keßler, J., Höllerl, S., ... & Seim, A. (2021). Tree mortality of European beech and Norway spruce induced by

2018-2019 hot droughts in central Germany. *Agricultural and Forest Meteorology*, 307, 108482. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2021.108482>

387. Odelade, K. A., & Babalola, O. O. (2019). Bacteria, Fungi and Archaea domains in rhizospheric soil and their effects in enhancing agricultural productivity. *International journal of environmental research and public health*, 16(20), 3873. <https://doi.org/10.3390/ijerph16203873>

388. Oide, S., Moeder, W., Krasnoff, S., Gibson, D., Haas, H., Yoshioka, K., & Turgeon, B. G. (2006). NPS6, encoding a nonribosomal peptide synthetase involved in siderophore-mediated iron metabolism, is a conserved virulence determinant of plant pathogenic ascomycetes. *The plant cell*, 18(10), 2836-2853. doi: [10.1105/tpc.106.045633](https://doi.org/10.1105/tpc.106.045633)

389. Oliva, J., & Colinas, C. (2010). Epidemiology of *Heterobasidion abietinum* and *Viscum album* on silver fir (*Abies alba*) stands of the Pyrenees. *Forest Pathology*, 40(1), 19–32. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2009.00603.x>

390. Omeje, E. O., Ahomafor, J. E., Onyekaba, T. U., Monioro, P. O., Nneka, I., Onyeloni, S., ... & Eboka, J. C. (2017). Endophytic fungi as alternative and reliable sources for potent anticancer agents. *Natural products and cancer drug discovery*, 7, 141-157. DOI: [10.5772/67797](https://doi.org/10.5772/67797)

391. Orlikowski, L. B., Duda, B., & Szkuta, G. (2004). *Phytophthora citricola* on European beech and Silver fir in Polish forest nurseries. *Journal of Plant Protection Research*, 44(1), 57–64.

392. Özden Keleş, S., Ünal, S., & Karadeniz, M. (2021). The effect of *Melampsorella caryophyllacearum* (fir broom rust) on the morphological and anatomical traits of *Abies nordmanniana* subsp. *equi-trojani*. *Forest Pathology*, 51(6), e12721. <https://doi.org/10.1111/efp.12721>

393. Patyka, M. V., Patyka, V. P. (2023). Symbiotrophic microbial biome as a key factor of plant nutrition and protection, supporting the ecological homeostasis of agroecosystems. *Modern aspects of microbiology, virology, and biotechnology in wartime and post-war period* : The International Scientific and Practical Conference, Kyiv, 15–16 November 2023. P. 182.

394. Patyka, V. P., & Pasichnyk, L. A. (2014). Phytopathogenic bacteria in the system of modern agriculture. *Мікробіологічний журнал*, (76, № 1), 21.
395. Patyka, V. P., Pasichnyk, L. A., Butsenko, L. M., Petrychenko, V. F., Zubachov, S. R., Dankevych, L. A., et al. (2019). *Express diagnostics of phytopathogenic bacteria and phytoplasmas in agrophytocenosis*. Opole (Poland): Publisher Wydawnictwo I Drukarnia Świętego Krzyża. 86 p. Sabatini, F. M., Burrascano,
396. Pearce, D. W., & Pearce, C. G. (2001). The value of forest ecosystems. A Report to the secretariat. Retrieved from: <https://surl.li/hftsit>
397. Polyanina, K., Mandelshtam, M., & Ryss, A. (2019). Brief Review of the Associations of Xylobiont Nematodes with Bark Beetles (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae). *Entomological Review*, 99, 598–614. <https://doi.org/10.1134/S0013873819050038>
398. Poveda, J. (2021). Beneficial effects of microbial volatile organic compounds (MVOCs) in plants. *Appl. Soil Ecol.* 168:104118. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104118>
399. Poveda, J., & Baptista, P. (2021). Filamentous fungi as biocontrol agents in olive (*Olea europaea* L.) diseases: Mycorrhizal and endophytic fungi. *Crop Prot.* 146:105672. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2021.105672>
400. Poveda, J., Abril-Urias, P., & Escobar, C. (2020). Biological Control of Plant-Parasitic Nematodes by Filamentous Fungi Inducers of Resistance: Trichoderma, Mycorrhizal and Endophytic Fungi. *Frontiers in microbiology*, 11, 992. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00992>
401. Powell, K. A., & Jutsum, A. R. (1993). Technical and commercial aspects of biocontrol products. *Pesticide Science*, 37(4), 315-321. <https://doi.org/10.1002/ps.2780370403>
402. Pretzsch, H., Grams, T., Häberle, K. H., Pritsch, K., Bauerle, T., & Rötzer, T. (2020). Growth and mortality of Norway spruce and European beech in monospecific and mixed-species stands under natural episodic and experimentally extended drought. Results of the KROOF throughfall exclusion experiment. *Trees*, 34, 957-970. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-01973-0>

403. Pulsford, S. A., Lindenmayer, D. B., & Driscoll, D. A. (2016). A succession of theories: Purging redundancy from disturbance theory. *Biological Reviews*, 91(1), 148–167. <https://doi.org/10.1111/brv.12163>
404. Puri, A., Padma, K. P., & Chanway, C. P. (2017). Beneficial effects of bacterial endophytes on forest tree species. *Endophytes: Crop Productivity and Protection: Volume 2*, 111-132. doi: [10.3389/fpls.2021.646146](https://doi.org/10.3389/fpls.2021.646146)
405. Raaijmakers, J. M., & Mazzola, M. (2012). Diversity and natural functions of antibiotics produced by beneficial and plant pathogenic bacteria. *Annual review of phytopathology*, 50, 403-424. DOI: [10.1146/annurev-phyto-081211-172908](https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-081211-172908)
406. Raaijmakers, J. M., Vlami, M., & De Souza, J. T. (2002). Antibiotic production by bacterial biocontrol agents. *Antonie van leeuwenhoek*, 81, 537-547. DOI: [10.1023/a:1020501420831](https://doi.org/10.1023/a:1020501420831)
407. Radeloff, V., Williams, J., Bateman, B., Burke, K., Carter, S., Childress, E., Cromwell, K., Gratton, C., Hasley, A., Kraemer, B., Latzka, A., Marin-Spiotta, E., Meine, C., Munoz, S., Neeson, T., Pidgeon, A., Rissman, A., Rivera, R., Szymanski, L., & Usinowicz, J. (2015). The rise of novelty in ecosystems. *Ecological Applications*, 25, 2051–2068. <https://doi.org/10.1890/14-1781.1>
408. Radić, N., & Strukelj, B. (2012). Endophytic fungi: the treasure chest of antibacterial substances. *Phytomedicine*, 19(14), 1270–1284. <https://doi.org/10.1016/j.phymed.2012.09.007>
409. Raffa, K. F., Aukema, B. H., Bentz, B. J., Carroll, A. L., Hicke, J. A., Turner, M. G., & Romme, W. H. (2008). Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. *Bioscience*, 58(6), 501-517. <https://doi.org/10.1641/B580607>
410. Raupach, G. S., & Kloepper, J. W. (1998). Mixtures of plant growth-promoting rhizobacteria enhance biological control of multiple cucumber pathogens. *Phytopathology*, 88(11), 1158-1164. DOI: [10.1094/PHYTO.1998.88.11.1158](https://doi.org/10.1094/PHYTO.1998.88.11.1158)
411. Reed, S. E., Volk, D., Martin, D. K. H., Hausman, C. E., Macy, T., Tomon, T., & Cousins, S. (2022). The distribution of beech leaf disease and the causal agents of beech bark disease (*Cryptococcus fagisuga*, *Neonectria faginata*, *N. ditissima*) in forests

surrounding Lake Erie and future implications. *Forest Ecology and Management*, 503, 119753. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119753>

412. Rehfuess, K. E. (1991). Review of forest decline research activities and results in the Federal Republic of Germany. *Journal of Environmental Science & Health Part A*, 26(3), 415-445. <https://doi.org/10.1080/10934529109375643>

413. Rosnev, B., & Petkov, P. (1994). Phytopathological assessment of the state of silver fir (*Abies alba*) in Bulgaria. *Nauka Za Gorata*, 31(3), 34–45.

414. Ruiz-Gómez, F. J., Pérez-de-Luque, A., & Navarro-Cerrillo, R. M. (2019). The Involvement of Phytophthora Root Rot and Drought Stress in Holm Oak Decline: From Ecophysiology to Microbiome Influence. *Current Forestry Reports*, 5(4), 251–266. <https://doi.org/10.1007/s40725-019-00105-3>

415. Sabatini, F. M., Burrascano, S., Keeton, W. S., Levers, C., Lindner, M., Pötzschner, F., ... & Kuemmerle, T. (2018). Where are Europe's last primary forests?. *Diversity and distributions*, 24(10), 1426-1439. <https://doi.org/10.1111/ddi.12778>

416. Salam, U., Ullah, S., Tang, Z. H., Elateeq, A. A., Khan, Y., Khan, J., ... & Ali, S. (2023). Plant metabolomics: an overview of the role of primary and secondary metabolites against different environmental stress factors. *Life*, 13(3), 706. DOI: [10.3390/life13030706](https://doi.org/10.3390/life13030706)

417. Sano Y., Fujikawa S., Fukazawa K. (1995). Detection and features of wetwood in *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*. *Trees*. July, Vol. 9, Issue 5, pp 261-268. <https://doi.org/10.1007/BF00202016>

418. Santini, A., & Faccoli, M. 2014. Dutch elm disease and elm bark beetles: A century of association. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 8. <https://doi.org/10.3832/ifor1231-008>

419. Scamoni, A. (1967). *Wprowadzenie do praktyki fitosocjologia*. Warszaw: PWR. Tamura, K., Stecher, G., & Kumar, S. (2021). MEGA11: molecular evolutionary

420. Scheel, D. (1998). Resistance response physiology and signal transduction. *Current opinion in plant biology*, 1(4), 305-310. DOI: [10.1016/1369-5266\(88\)80051-7](https://doi.org/10.1016/1369-5266(88)80051-7)

421. Scheffer, R. J., & Strobel, G. A. (2020). Dutch elm disease, a model tree disease for biological control. *In Biocontrol of plant diseases* (pp. 103-119). CRC Press.
422. Scher, F. M., & Baker, R. (1982). Effect of *Pseudomonas putida* and a synthetic iron chelator on induction of soil suppressiveness to *Fusarium* wilt pathogens. *Phytopathology*, 72(12), 1567-1573.
423. Schmitz, S., Zini, J., & Chandelier, A. (2009). Involvement of *Phytophthora* species in the decline of beech (*Fagus sylvatica*) in the southern part of Belgium. *Phytophthoras in Forests and Natural Ecosystems*, 320.
424. Schoener, T. W. (2010). The MacArthur-Wilson Equilibrium Model. *The theory of island biogeography revisited*, 52-87. <https://doi.org/10.1515/9781400831920.52>
425. Scholler, M., Braun, U., Buchheit, R., Schulte, T., & Bubner, B. (2022). Studies on European rust fungi, Pucciniales: molecular phylogeny, taxonomy, and nomenclature of miscellaneous genera and species in Pucciniaceae and Coleosporiaceae. *Mycological Progress*, 21(8), 64. DOI: [10.1007/s11557-022-01810-3](https://doi.org/10.1007/s11557-022-01810-3)
426. Schouten, A. (2019). Endophytic fungi: definitions, diversity, distribution and their significance in plant life. In A. Schouten (Ed.), *Endophyte biotechnology: potential for agriculture and pharmacology* (pp. 6-31). (CABI Biotechnology Series). CABI. <https://doi.org/10.1079/9781786399427.0006>
427. Seidl, R., & Lexer, M. J. (2013). Forest management under climatic and social uncertainty: Trade-offs between reducing climate change impacts and fostering adaptive capacity. *Journal of Environmental Management*, 114, 461–469. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2012.09.028>
428. Seidl, R., & Rammer, W. (2017). Climate change amplifies the interactions between wind and bark beetle disturbances in forest landscapes. *Landscape Ecology*, 32(7), 1485–1498. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0396-4>
429. Seidl, R., Rammer, W., & Spies, T. A. (2014). Disturbance legacies increase the resilience of forest ecosystem structure, composition, and functioning. *Ecological Applications*, 24(8), 2063-2077. <https://doi.org/10.1890/14-0255.1>

430. Seidl, R., Schelhaas, M.-J., Rammer, W., & Verkerk, P. J. (2014). Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature Climate Change*, 4(9), 806–810. <https://doi.org/10.1038/nclimate2318>
431. Seletković, Z., Ugarković, D., Stjepan, P., & Španjol, Ž. (2008). Dieback of Silver Fir (*Abies alba* Mill.) on Northern Velebit (Croatia). *Periodicum biologorum*; Vol.110 No.2, 110. <https://hrcak.srce.hr/file/46398>
432. Senila, M., Resz, M. A., Torok, I., & Senila, L. (2024). Nutritional composition and health risk of toxic metals of some edible wild mushrooms growing in a mining area of Apuseni Mountains, Western Carpathians. *Journal of Food Composition and Analysis*, 106061. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2024.106061>
433. Serra-Diaz, J. M., Scheller, R. M., Syphard, A. D., & Franklin, J. (2015). Disturbance and climate microrefugia mediate tree range shifts during climate change. *Landscape Ecology*, 30(6), 1039–1053. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0173-9>
434. Shink, B., Ward, J.C., & Zeikus, G. (1981). Microbiology of wetwood role of anaerobic bacterial populations in living trees. *Journal of General Microbiology*, 123, 313–322. <https://doi.org/10.1099/00221287-123-2-313>
435. Shoda, M. (2000). Bacterial control of plant diseases. *Journal of bioscience and bioengineering*, 89(6), 515–521. [https://doi.org/10.1016/S1389-1723\(00\)80049-3](https://doi.org/10.1016/S1389-1723(00)80049-3)
436. Shvidenko, A., Barber, C.V., & Persson, R. (2005). Forest and woodland systems. In: Hassan R, Scholes R, Ash N, eds. *Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends*, Vol 1. Washington, DC, USA: Island Press, 587–621.
437. Sierpinski, Z. (1981). Decline of silver fir *Abies alba* in Poland. *European Journal of Forest Pathology*, 11(3), 153–162.
438. Simard, S. W. (2009). The foundational role of mycorrhizal networks in self-organization of interior Douglas-fir forests. *Forest Ecology and Management*, 258, S95–S107. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.05.001>
439. Sitz, R. A., Zerillo, M. M., Snelling, J., Caballero, J. I., Alexander, K., Nash, K., Tisserat, N. A., Cranshaw, W. S., & Stewart, J. E. (2018). Drippy blight, a disease of red oaks in Colorado, U.S., produced from the combined effect of the scale insect *Allokermes*

galliformis and the bacterium *Lonsdalea quercina* subsp. *quercina*. *Arboriculture & Urban Forestry*. №44(3). 146–153.

440. Sobiya, S., Rukhsana, B., Arshad, J., & Shazia, S. (2005). Biological control of *Parthenium* IV: suppressive ability of aqueous leaf extracts of some allelopathic trees against germination and early seedling growth of *Parthenium hysterophorus* L. *Pakistan Journal of Weed Science Research*, 11(1/2), 75-79.

441. Song, Z., Kennedy, P. G., Liew, F. J., & Schilling, J. S. (2017). Fungal endophytes as priority colonizers initiating wood decomposition. *Functional Ecology*, 31(2), 407-418. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12735>

442. Soroka, M., Woźniak, A., Plikhtyak, P., Goychuk, A., & Kulbanska, I. (2024). Системно-структурні особливості фітобіоти ялицево-букових лісів Покутських Карпат. *Наукові праці Лісівничої академії наук України*, (26), 20-34. <https://doi.org/10.15421/412401>

443. Stamp, N. (2003). Out of the quagmire of plant defense hypotheses. *The Quarterly review of biology*, 78(1), 23-55. DOI: [10.1086/367580](https://doi.org/10.1086/367580)

444. Stauder, C. M., Garnas, J. R., Morrison, E. W., Salgado-Salazar, C., & Kasson, M. T. (2020). Characterization of mating type genes in heterothallic *Neonectria* species, with emphasis on *N. coccinea*, *N. ditissima*, and *N. faginata*. *Mycologia*, 112(5), 880–894. <https://doi.org/10.1080/00275514.2020.1797371>

445. Stone, J. K., Bacon, C. W., & White Jr, J. F. (2000). An overview of endophytic microbes: endophytism defined. *Microbial endophytes*, 17-44. DOI: [10.1201/9781482277302-1](https://doi.org/10.1201/9781482277302-1)

446. Sturz, A. V., & Nowak, J. (2000). Endophytic communities of rhizobacteria and the strategies required to create yield enhancing associations with crops. *Applied soil ecology*, 15(2), 183-190. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(00\)00094-9](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00094-9)

447. Sturz, A. V., Christie, B. R., & Nowak, J. (2000). Bacterial endophytes: potential role in developing sustainable systems of crop production. *Critical reviews in plant sciences*, 19(1), 1-30. <https://doi.org/10.1080/07352680091139169>

448. Świerkosz, K., Reczyńska, K., & Boublík, K. (2014). Variability of *Abies alba*-dominated forests in Central Europe. *Central European journal of biology*, 9, 495-518. <https://doi.org/10.2478/s11535-013-0281-y>
449. Szczepkowski, A., Kowalczyk, W., Sikora, K., Damszel, M., & Sierota, Z. (2022). Fungi Occurring in Norway Spruce Wood Decayed by *Heterobasidion parviporum* in Puszcza Borecka Stands (Northeastern Poland). *Forests*, 13(2), 229. <https://doi.org/10.3390/f13020229>
450. Taerum, S. J., De Beer, Z. W., Marincowitz, S., Jankowiak, R., & Wingfield, M. J. (2018). *Ophiostoma quercus*: an unusually diverse and globally widespread tree-infecting fungus. *Fungal biology*, 122(9), 900-910. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2018.05.005>
451. Tamura, K., Stecher, G., & Kumar, S. (2021). MEGA11: molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Molecular biology and evolution*, 38(7), 3022-3027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
452. Temperli, C., Bugmann, H., & Elkin, C. (2012). Adaptive management for competing forest goods and services under climate change. *Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America*, 22, 2065–2077. <https://doi.org/10.2307/41723002>
453. Terhonen, E., Blumenstein, K., Kovalchuk, A., & Asiegbu, F. O. (2019). Forest tree microbiomes and associated fungal endophytes: functional roles and impact on forest health. *Forests*, 10(1), 42. <https://doi.org/10.3390/f10010042>
454. Terhonen, E., Langer, G. J., Bußkamp, J., Răscuțoi, D. R., & Blumenstein, K. (2019). Low water availability increases necrosis in *Picea abies* after artificial inoculation with fungal root rot pathogens *Heterobasidion parviporum* and *Heterobasidion annosum*. *Forests*, 10(1), 55. <https://doi.org/10.3390/f10010055>
455. The Plant List (<http://www.theplantlist.org>)
456. Thom, D., Rammer, W., & Seidl, R. (2017). Disturbances catalyze the adaptation of forest ecosystems to changing climate conditions. *Global change biology*, 23(1), 269–282. <https://doi.org/10.1111/gcb.13506>

457. Thom, D., Rammer, W., Dirnböck, T., Müller, J., Kobler, J., Katzensteiner, K., Helm, N., & Seidl, R. (2016). The impacts of climate change and disturbance on spatio-temporal trajectories of biodiversity in a temperate forest landscape. *Journal of Applied Ecology*, 54, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12644>
458. Thomas, F. M., Blank, R., & Hartmann, G. (2002). Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *Forest Pathology*, 32(4–5), 277–307. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0329.2002.00291.x>
459. Thomas, P. A., Stone, D., & La Porta, N. (2018). Biological flora of the British Isles: *Ulmus glabra*. *Journal of Ecology*, 106 (4), 1724–1766. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12994>
460. Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(23), 8245–8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>
461. Thuiller, W., Pollock, L. J., Gueguen, M., & Münkemüller, T. (2015). From species distributions to meta-communities. *Ecology Letters*, 18(12), 1321–1328. <https://doi.org/10.1111/ele.12526>
462. Tikvić, I., Seletković, Z., Ugarković, D., Posavec, S., & Španjol, Ž. (2008). Dieback of Silver Fir (*Abies alba* Mill.) on Northern Velebit (Croatia). *Periodicum Biologorum*, 110(2), 137–143.
463. Tovkach, F. I., Zlatohurska, M. A. (2017). The Phenomenon of Phage Mediated Phage Induction in *Erwinia* “horticola” and the Origin of Bacteriophages 49 and 59. *Mikrobiol. Z.* 79(1):114-126. doi: <https://doi.org/10.15407/microbiolj79.01.114>
464. Trestik, M., Kupka, I. & Demel O. (2004). Dying Spruce in North Moravia and Silesia. *Forestry Work*, 7, 12-15 (in Czech).
465. Tretyak, P., & Chernevyy, Y. (2022). The influence of forest biomass growth on evaporation intensity and possible regional climate changes. *Sylwan*, 166(01). DOI 10.26202/sylwan.2021086
466. Ugarković, D., Tikvić, I., Seletković, Z., Oršanić, M., Seletković, I. i Potočić, N. (2009). Dieback of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Gorski kotar in correlation with

precipitation and temperature. Glasnik za šumske pokuse: *Annales Experimentis Silvarum Culturae Provehendis*, 43., 19-36. Preuzeto s <https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:108:105371>

467. Umar, O. B., Ranti, L. A., Abdulbaki, A. S., Bola, A. L., Abdulhamid, A. K., Biola, M. R., & Victor, K. O. (2021). Stresses in plants: Biotic and abiotic. *Current Trends in Wheat Research*, 1-8. doi: 10.5772/intechopen.100501

468. Upadhyay, R. K. (2020). Markers for global climate change and its impact on social, biological and ecological systems: A review. *American Journal of Climate Change*, 9(03), 159. [10.4236/ajcc.2020.93012](https://doi.org/10.4236/ajcc.2020.93012)

469. Uzma, F., Mohan, C. D., Hashem, A., Konappa, N. M., Rangappa, S., Kamath, P. V., Singh, B. P., Mudili, V., Gupta, V. K., Siddaiah, C. N., Chowdappa, S., Alqarawi, A. A., & Abd Allah, E. F. (2018). Endophytic Fungi-Alternative Sources of Cytotoxic Compounds: A Review. *Frontiers in pharmacology*, 9, 309. <https://doi.org/10.3389/fphar.2018.00309>

470. Verma, S., Nizam, S., & Verma, P. K. (2013). Biotic and abiotic stress signaling in plants. *Stress Signaling in Plants: Genomics and Proteomics Perspective, Volume 1*, 25-49. https://doi.org/10.1007/978-1-4614-6372-6_2

471. War Nongkhla, F.M. & Joshi, S.R. (2014). Epiphytic and endophytic bacteria that promote growth of ethnomedicinal plants in the subtropical forests of Meghalaya, India. *Revista de Biología Tropical*. 62 (4), 1295. doi:10.15517/rbt.v62i4.12138.

472. Ward, J. C., Pong, W. Y. (1980). *Wetwood in trees: a timber resource problem* (Vol. 112). US Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station. General Technical. August. 57 p.

473. Wells, J. M., Raju, B. C., Hung, H. Y., Weisburg, W. G., Mandelco-Paul, L., & Brenner, D. J. (1987). *Xylella fastidiosa* gen. nov., sp. nov: gram-negative, xylem-limited, fastidious plant bacteria related to *Xanthomonas* spp. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*, 37(2), 136-143.

474. Wen, J., Okyere, S. K., Wang, S., Wang, J., Xie, L., Ran, Y., & Hu, Y. (2022). Endophytic fungi: an effective alternative source of plant-derived bioactive compounds for pharmacological studies. *Journal of fungi* (Basel, Switzerland), 8(2), 205. <https://doi.org/10.3390/jof8020205>

475. Whipps, J. M., & Lumsden, R. D. (2001). Commercial use of fungi as plant disease biological control agents: status and prospects. *Fungi as biocontrol agents: progress, problems and potential*, 9-22. <https://doi.org/10.1079/9780851993560.0009>
476. Williams, J. W., & Jackson, S. T. (2007). Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(9), 475–482. <https://doi.org/10.1890/070037>
477. World Flora Online <https://www.worldfloraonline.org/>
478. Wysocki, C., & Sikorski, P. (2002). *Fitosocjologia stosowana*. Wydawnictwo SGGW, Warszawa.
479. Yavorovskiy, P., Hurzhii, R., Kulbanska, I., Boyko, H., & Andrusiak, Yu. (2023). Influence of winter storage methods of acorns on the development and growth processes of common oak. *Ukrainian Journal of Forest and Wood Science*, 14(2), 96-108. <https://doi.org/10.31548/forest/2.2023.96>
480. Yusuf, A., Acay, B., Mustapha, U.T., Inc, M. and Baleanu, D. (2021) Mathematical Modeling of Pine Wilt Disease with Caputo Fractional Operator. *Chaos, Solitons and Fractals*, 143, Article ID: 110569. <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2020.110569>
481. Zaghloul, A., Saber, M., Gadow, S., & Awad, F. (2020). Biological indicators for pollution detection in terrestrial and aquatic ecosystems. *Bulletin of the National Research Centre*, 44(1), 1-11. DOI: [10.1186/s42269-020-00385-x](https://doi.org/10.1186/s42269-020-00385-x)
482. Zhang, L., Jiang, Yu., Zhao, Sh., Jiao, L. & Wen, Ya. (2018). Relationships between tree age and climate sensitivity of radial growth in different drought conditions of Qilian Mountains. Northwestern China. *Forests*, 9, 135-138. <https://doi.org/10.3390/f9030135>
483. Zhao, B. G. (2008). Pine Wilt Disease in China. B B. G. Zhao, K. Futai, J. R. Sutherland, & Y. Takeuchi (eds), *Pine Wilt Disease* (pp. 18–25). Springer Japan. https://doi.org/10.1007/978-4-431-75655-2_4
484. Zimmermann, J., Hauck, M., Dulamsuren, C., & Leuschner, C. (2015). Climate warming-related growth decline affects *Fagus sylvatica*, but not other broad-leaved tree

species in Central European mixed forests. *Ecosystems*, 18, 560-572.
<https://doi.org/10.1007/s10021-015-9849-x>

485. Zimmermann, N. E. , Jandl, R., Hanewinkel, M., Georges Kunstler, G., Kölling, C., Gasparini, P., Breznikar, A., Meier, E. S. , Normand, S., Ulmer, U., Thomas Gschwandtner, T., Veit, H., Naumann, M., Falk, W., Karl Mellert, K., Rizzo, M., Skudnik, M., & Psomas, A. (2013). Potential Future Ranges of Tree Species in the Alps. In G. A. Cerbu, M. Hanewinkel, G. Gerosa, & R. Jandl (Eds.), *Management Strategies to Adapt Alpine Space Forests to Climate Change Risks*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/56279>

Додаток А

Лісівничо-таксаційна характеристика дослідних ділянок (за участі *Abies alba*) Покутсько-Буковинських Карпат

№п/ п	Назва лісництва	Квартал	Виділ	Площа, га	Походження	Склад деревостану	Вік, років	Висота, м	Діаметр, см	Бонітет	ТЛУ	Повнога	Запас, м³·га⁻¹
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Філія «Верховинське лісове господарство»													
1	Верховинське лісництво	7	10	2,1	Насадження природного походження	3ЯЦБ3ЯЦБ2БП1ЯВ1БКЛ	24	6,7	7,5	3	СЗБЯ П	0,8	54
2	Верховинське лісництво	7	18	1,5	Насадження природного походження	4ЯЦБ4БКЛ2ЯЛЕ	10	1,3	2	1	СЗБП Я	0,9	10
3	Верховинське лісництво	7	23	1,4	Насадження природного походження	5ЯЦБ3БКЛ1БП1ЯЛЕ	24	4,8	7,5	4	СЗБЯ П	0,8	26
4	Верховинське лісництво	7	20	1,9	Насадження природного походження	5ЯЦБ4БКЛ1ЯЛЕ	11	2,2	2,2	2	СЗБЯ П	0,8 5	10
5	Верховинське лісництво	7	24	2,5	Насадження природного походження	7ЯЦБ3ЯЛЕ	10	1,1	2	1	СЗБЯ П	0,7	10
Філія «Гринявське лісове господарство»													
6	Устеріцьке лісництво	1	3	0,6	Насадження природного походження	8ЯЦБ2ЯЛЕ	94	25, 4	28, 4	2	СЗБП Я	0,4 1	34 6
7	Устеріцьке лісництво	1	5	2,2	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БП	15	2,6	2,6	1	СЗБП Я	0,7 7	15
8	Устеріцьке лісництво	1	7	0,5	Насадження природного походження	10ЯЦБ0ЯЛЕ	94	24, 9	28, 9	2	СЗБП Я	0,3 1	24 7
9	Устеріцьке лісництво	1	11	3,4	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ	94	24, 9	33, 7	2	СЗБП Я	0,4	30 7
10	Устеріцьке лісництво	1	13	1,7	Насадження природного походження	5ЯЦБ5ЯЛЕ0БП0БКЛ	99	24, 8	32, 8	2	СЗБЯ П	0,4	30 4
11	Устеріцьке лісництво	1	15	1,9	Лісові культури	4ЯЦБ4ЯЛЕ2БКЛ	22	10, 6	10, 6	1 А	СЗБЯ П	0,7 2	13 5
12	Устеріцьке лісництво	1	16	1,4	Насадження природного походження	9ЯЦБ1ЯЛЕ0БП	94	24, 9	28, 9	2	СЗБЯ П	0,4	31 7
13	Устеріцьке лісництво	1	17	2,1	Насадження природного походження	10ЯЦБ0ЯЛЕ0БКЛ	94	24, 9	28, 9	2	СЗБЯ П	0,4	31 7
14	Устеріцьке лісництво	1	19	1,4	Насадження природного походження	7ЯЦБ3ЯЛЕ	11	3,4	4,5	2	СЗБП Я	0,7 1	15

15	Устеріцьке лісництво	2	1	4,9	Насадження природного походження	5ЯЦБ3ЯЛЕ2БКЛ0БП	12 4	26, 9	40, 9	2	СзБП Я	0,3 2	23 8
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
16	Устеріцьке лісництво	2	5	9,3	Насадження природного походження	5ЯЦБ4ЯЛЕ1БКЛ	11 4	26, 9	32, 9	2	СзБЯ П	0,4	33 7
17	Устеріцьке лісництво	2	10	0,6	Лісові культури	4ЯЦБ2ЯЛЕ2БП1ЯВ1БКЛ	31	10	11, 9	2	СзБЯ П	0,8 6	15 4
18	Устеріцьке лісництво	2	11	2,3	Насадження природного походження	5ЯЦБ4ЯЛЕ1БКЛ	95	23, 9	24, 9	2	СзБЯ П	0,4 4	29 7
19	Устеріцьке лісництво	2	13	2,5	Насадження природного походження	8ЯЦБ2ЯЛЕ	99	26, 9	33	1	СзБП Я	0,4	37 6
20	Устеріцьке лісництво	2	20	0,8	Насадження природного походження	5ЯЦБ3ЯЛЕ1БКЛ1БП	11 4	26, 9	32, 9	2	СзБЯ П	0,4 3	34 2
21	Устеріцьке лісництво	2	23	0,5	Насадження природного походження	7ЯЦБ3ЯЛЕ	11 4	25, 9	32, 9	2	СзБЯ П	0,3 1	25 8
22	Устеріцьке лісництво	2	24	7,7	Насадження природного походження	5ЯЦБ4ЯЛЕ1БКЛ	12 9	25, 4	36, 7	3	СзБЯ П	0,4 1	29 1
23	Устеріцьке лісництво	2	26	1,8	Насадження природного походження	5ЯЦБ5ЯЛЕ	12 9	27, 9	40, 9	2	СзБП Я	0,4 3	35 8
24	Устеріцьке лісництво	2	31	3,9	Насадження природного походження	5ЯЦБ3ЯЛЕ2БКЛ	74	23, 5	25, 8	1	СзБЯ П	0,8 2	50 8
25	Устеріцьке лісництво	2	34	1,5	Насадження природного походження	5ЯЦБ3ЯЛЕ2БКЛ	12 9	28, 9	44, 9	2	СзБЯ П	0,3	23 8
26	Устеріцьке лісництво	2	39	1,5	Насадження природного походження	6ЯЦБ4ЯЛЕ0БКЛ	12 9	27, 9	36, 9	2	СзБП Я	0,3 2	26 3
27	Устеріцьке лісництво	2	41	0,9	Насадження природного походження	5ЯЦБ3БКЛ2ЯЛЕ	12 9	29, 9	44, 9	1	СзБП Я	0,3 1	24 8
28	Устеріцьке лісництво	2	42	2,4	Насадження природного походження	6ЯЦБ4ЯЛЕ	99	25, 9	33	2	СзБЯ П	0,5 2	39 6
29	Устеріцьке лісництво	2	44	3,7	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ	12 9	27, 9	36, 9	2	СзБЯ П	0,4 3	33 8
30	Устеріцьке лісництво	3	1	13	Насадження природного походження	5ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ1БП	10 4	24, 9	28, 9	2	СзБЯ П	0,3 2	23 8
31	Устеріцьке лісництво	3	2	2,1	Насадження природного походження	8ЯЦБ2ЯЛЕ0БКЛ	11 4	25, 9	32, 9	2	СзБЯ П	0,4	32 7
32	Устеріцьке лісництво	3	5	1	Насадження природного походження	3ЯЦБ3ЯЛЕ3БП1БКЛ	94	23, 9	24, 9	2	СзБЯ П	0,6 3	34 6
33	Устеріцьке лісництво	3	6	0,7	Насадження природного походження	8ЯЦБ2БКЛ0ЯЛЕ	12 4	26, 9	36, 9	2	СзБЯ П	0,4 5	32 7
34	Устеріцьке лісництво	3	16	0,7	Насадження природного походження	5ЯЦБ4ЯЛЕ1БП	13 9	26	40, 3	3	СзБЯ П	0,3 5	25 3

35	Устеріцьке лісництво	3	17	2,5	Насадження природного походження	5ЯЦБЗЯЛЕ2БКЛ	14 9	29	44, 9	2	СЗБЯ П	0,3 1	26 9
36	Устеріцьке лісництво	3	21	1,5	Насадження природного походження	6ЯЦБ4ЯЛЕ0БКЛ	14 4	28	36, 9	2	СЗБЯ П	0,4	34 4
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
37	Устеріцьке лісництво	4	4	2,1	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ	11 4	26, 9	36, 9	2	СЗБЯ П	0,3	21 8
38	Устеріцьке лісництво	4	5	1,1	Насадження природного походження	5ЯЦБЗЯЛЕ2БКЛ	13 9	27	36, 9	2	СЗБЯ П	0,3	20 9
39	Устеріцьке лісництво	11	5	0,4	Насадження природного походження	7ЯЦБЗЯЛЕ0БКЛ	59	24, 2	26, 7	1 А	СЗБП Я	0,5 1	36 8
40	Устеріцьке лісництво	11	9	4,4	Насадження природного походження	ЗЯЦБ2БКЛ2ЯЛЕ2ЯЛЕ1ЯЦБ	13 9	28, 2	36, 9	2	СЗБП Я	0,4 6	32 4
41	Устеріцьке лісництво	11	44	2,6	Лісові культури	ЗЯЦБ2ЯВ2ЯЛЕ2БП1БКЛ	38	12, 7	10, 1	2	СЗБП Я	0,9 1	20 3
42	Устеріцьке лісництво	16	21	4,4	Насадження природного походження	8ЯЦБ1ЯЛЕ1БКЛ	11	2,6	2,6	2	СЗБП Я	0,9	15
43	Устеріцьке лісництво	16	27	1,3	Насадження природного походження	8ЯЦБ2ЯЛЕ	14	2,4	2,4	1	СЗБП Я	0,6 7	11
44	Устеріцьке лісництво	21	18	5,8	Насадження природного походження	4ЯЦБ4ЯЛЕ2БКЛ	12 9	26, 9	36, 9	2	СЗБЯ П	0,5 1	36 8
45	Устеріцьке лісництво	21	30	0,4	Насадження природного походження	4ЯЦБ1ЯЛЕ4БКЛ1БП	13	4,2	5,5	1	СЗБП Я	0,8 2	27
46	Устеріцьке лісництво	24	22	0,5	Насадження природного походження	5ЯЦБЗЯЛЕ2БКЛ	13	4,2	5,5	1	СЗБП Я	0,8 2	27
Верховинський районний лісгосп													
47	Верховинське лісництво	21	28	5,4	Лісові культури	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ	17	6	6,2	2	С4ВЛ С	0,2	10 5
48	Верховинське лісництво	21	13	1,5	Насадження природного походження	7ЯЦБЗЯЛЕ	10 5	31, 5	38, 5	1 А	СЗПЯ		
49	Верховинське лісництво	21	29	3,2	Насадження природного походження	7ЯЦБЗЯЛЕ	11 5	31, 5	40, 5	1	СЗЯ	0,5 3	30 7
50	Верховинське лісництво	22	54	2	Насадження природного походження	5ЯЦБ2ЯЛЕ3БКЛ	75	24, 8	33	1	СЗБП Я	0,7	54 4
51	Верхньоасенівське лісництво	1	22	1,2	Насадження природного походження	5ЯЦБ5ЯЛЕ	85	27, 5	33	1	СЗБП Я	0,6 1	49 5
52	Верхньоасенівське лісництво	1	28	3,9	Насадження природного походження	4ЯЦБЗЯЛЕ3БП	75	28	35, 2	1 А	СЗПЯ	0,7	44 4
53	Верхньоасенівське лісництво	1	46	5	Насадження природного походження	5ЯЦБ4ЯЛЕ1БКЛ	12 5	29, 5	36, 5	1	СЗБП Я	0,5 5	45 4
54	Верхньоасенівське лісництво	1	48	0,9	Насадження природного походження	6ЯЦБ4ЯЛЕ	65	22	25	1	СЗПЯ	0,6 1	35 7

55	Верхньоясенівське лісництво	1	51	3,3	Насадження природного походження	5ЯЦБ5ЯЛЕ	80	25,5	29	1	СЗПЯ	0,7	556
56	Верхньоясенівське лісництво	2	1	1,2	Насадження природного походження	5ЯЦБ1ВЛС2БКЛ1ОС1ЯВ	70	24	25	1	СЗПЯ	0,51	255
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
57	Верхньоясенівське лісництво	2	7	2,3	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ	75	26	33	1	СЗПЯ	0,56	380
58	Верхньоясенівське лісництво	2	23	1,5	Насадження природного походження	7ЯЦБ3ЯЛЕ	85	25,5	41	1	СЗПЯ	0,65	485
59	Верхньоясенівське лісництво	2	25	1,7	Насадження природного походження	4ЯЦБ3БКЛ3ЯЛЕ	95	25,5	30,5	2	СЗПЯ	0,62	370
60	Верхньоясенівське лісництво	2	42	0,6	Насадження природного походження	5ЯЦБ5ЯЛЕ	70	21,8	29	1	СЗБЯ П	0,42	256
61	Верхньоясенівське лісництво	2	43	1,8	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ	65	24	29,5	1	СЗПЯ	0,54	345
62	Верхньоясенівське лісництво	2	47	2,8	Насадження природного походження	5ЯЦБ5ЯЛЕ0БКЛ	100	28,5	36,7	1	СЗБЯ П	0,62	515
63	Верхньоясенівське лісництво	2	48	1,4	Насадження природного походження	4ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ1ЯВ1БП	65	24	27,2	1	СЗБП Я	0,37	185
64	Верхньоясенівське лісництво	2	49	9,1	Насадження природного походження	5ЯЦБ1БКЛ4ЯЛЕ	100	28,5	32,5	1	СЗБЯ П	0,62	515
65	Верхньоясенівське лісництво	3	46	1,1	Насадження природного походження	4ЯЦБ2БКЛ4ЯЛЕ	75	24,8	29	1	СЗБЯ П	0,55	343
66	Верхньоясенівське лісництво	4	59	9,7	Насадження природного походження	4ЯЦБ4ЯЛЕ1ЯВ1БКЛ	50	20,5	21,5	1А	СЗБП Я	0,55	322
67	Верхньоясенівське лісництво	9	15	0,5	Лісові культури	6ЯЦБ4ЯЛЕ	30	11,9	12	1	СЗБЯ П	0,87	216
68	Верхньоясенівське лісництво	19	15	4,3	Насадження природного походження	5ЯЦБ3ЯЛЕ2ЯЛЕ	105	30,5	36,5	1А	СЗПЯ	0,67	611
69	Довгопільське лісництво	14	18	0,7	Лісові культури	5ЯЦБ5ЯЛЕ	15	9,6	6,6	2	СЗБЯ П	0,83	449
70	Довгопільське лісництво	14	9	3,3	Насадження природного походження	5ЯЦБ2ЯЛЕ3БКЛ	115	27,5	36,5	2	СЗБП Я	0,45	230
71	Довгопільське лісництво	14	19	1,8	Насадження природного походження	5ЯЦБ2ЯЛЕ3БКЛ	125	26,5	32,5	2	СЗБП Я	0,52	100
72	Довгопільське лісництво	14	20	7	Насадження природного походження	5ЯЦБ2ЯЛЕ3БКЛ	125	26,5	32,5	2	СЗБП Я	0,53	170
НПП «Гуцульщина»													
73	Шешорське ПНДВ	1	9	1,7	Лісові культури	5ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ1ЯВ+МДЕ	40	17	20	1	ДЗБП	0,7	220

74	Шешорське ПНДВ	2	7	1,1	Лісові культури	4ЯЛЕЗЯЦБЗБКЛ	53	22	20	1a	ДзБП	0,2 5	13 0
75	Шешорське ПНДВ	3	7	2	Насадження природного походження	4ЯЦБ1ЯЛЕ2БКЛЗБП	28	12	10	1	ДзБП	0,9	15 0
76	Шешорське ПНДВ	4	2	2,6	Лісові культури	4ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ2БП	38	15	16	1	ДзБП	0,7	18 0
77	Шешорське ПНДВ	4	10	0,9	Лісові культури	6ЯЦБ2ЯЛЕ1БКЛ1БП+СЗ+ДЗ	43	17	18	1	С ₂ ПБ	0,7	25 0
78	Шешорське ПНДВ	4	17	6,2	Насадження природного походження	7ЯЦБ2ЯЛЕ1БКЛ+МДЕ	20	11	12	1	ДзБП	0,8	13 0
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
79	Шешорське ПНДВ	5	14	2,5	Насадження природного походження	8ЯЦБ2БКЛ	15 0	38	80	1 А	ДзБП	0,4	42 0
80	Шешорське ПНДВ	5	3	3,8	Насадження природного походження	6ЯЦБ3ЯЛЕ1БКЛ	75	24	28	4	С ₂ ПБ	0,7	55 0
81	Шешорське ПНДВ	5	11	4	Насадження природного походження	6ЯЦБ2БКЛ1ЯЛЕ1БП	75	25	28	1	ДзБП	0,7	42 0
82	Шешорське ПНДВ	9	17	1,3	Насадження природного походження	5ЯЦБ3ЯЛЕ2БКЛ+ВЛС	60	24	28	1 А	С ₃ ЯП Б	0,6	35 0
83	Шешорське ПНДВ	11	10	1,2	Лісові культури	3ЯЦБ2ЯЛЕ5БКЛ+ГЗ	48	18	18	1	С ₃ ЯП Б	0,3	85
84	Шешорське ПНДВ	11	16	2	Насадження природного походження	9ЯЦБ1ЯЛЕ	85	27	44	1	С ₃ Б	0,5	39 0
85	Шешорське ПНДВ	30	33	7,9	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ	80	25	30	1	ДзБЯ П	0,6	42 0
86	Шешорське ПНДВ	30	8	1,8	Насадження природного походження	7ЯЦБ2ЯЛЕ1БКЛ	25	6	8	3	С ₃ БП	0,7	50
87	Шешорське ПНДВ	30	20	0,8	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ	15	3	2	1	С ₃ ЯП Б	0,6	10
88	Шешорське ПНДВ	31	4	0,5	Насадження природного походження	7ЯЦБ2ЯЛЕ1БКЛ	55	23	26	1 А	С ₃ ЯП Б	0,7	39 0
89	Косівське ПНДВ	1	7	10, 5	Насадження природного походження	9ЯЦБ1БКЛ+ЯЛЕ	80	26	36	1	ДзБП	0,6 5	45 0
90	Косівське ПНДВ	2	11	0,8	Насадження природного походження	7ЯЦБ3БКЛ	10 0	30	36	1	ДзБП	0,5	37 0
91	Косівське ПНДВ	2	16	1,2	Насадження природного походження	9ЯЦБ1БКЛ+ЯЛЕ	11 0	31	44	1	ДзБП	0,6	52 0
92	Косівське ПНДВ	3	8	4	Насадження природного походження	4ЯЦБ1ЯЛЕ5БК	90	27	32	1	ДзБП	0,5	30 0
93	Косівське ПНДВ	3	15	0,5	Насадження природного походження	9ЯЦБ1ЯЛЕ	25	8	10	2	ДзБП	0,9	80

94	Косівське ПНДВ	4	7	10,5	Лісові культури	10ЯЦБ+ЯЛЕ	99	29	40	1	ДзБП	0,65	550
95	Косівське ПНДВ	4	8	6,3	Насадження природного походження	8ЯЦБ2ЯЛЕ+ДЗ+БКЛ+ГЗ	105	30	36	1	ДзБП	0,6	530
96	Косівське ПНДВ	9	40	2,3	Насадження природного походження	4ЯЦБ4БКЛ1ЯЛЕ1ГЗ+ВЛС	55	19	22	1	ДзБП	0,7	250
97	Косівське ПНДВ	9	42	1,8	Насадження природного походження	10ЯЦБ+ЯЛЕ+БКЛ	100	30	40	1	ДзБП	0,6	540
98	Косівське ПНДВ	10	29	8,3	Насадження природного походження	8ЯЦБ1ЯЛЕ1БКЛ	100	29	44	1	ДзПБ	0,65	490
99	Косівське ПНДВ	11	24	5	Насадження природного походження	4ЯЦБ2ЯЛЕ4БКЛ+ГЗ	80	30	40	1А	ДзБП	0,55	400
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
100	Косівське ПНДВ	13	9	1,3	Насадження природного походження	5ЯЦБ2ЯЛЕ2ЯВ1БКЛ+ОС	30	10	10	2	ДзБЯП	0,6	90
	Косівське ПНДВ	19	1	6,4	Насадження природного походження	5ЯЦБ1ЯЛЕ3БКЛ1ГЗ	100	30	40	1	СзБЯП	0,7	440
Філія «Кутське лісове господарство»													
101	Кутське лісництво	1	3	1,2	Насадження природного походження	7ЯЦБ2ЯЛЕ1БП+ОС	10	1,5	2	2	СзЯПБ	0,75	10
102	Кутське лісництво	15	23	0,7	Лісові культури	3ЯЦБ3БП3ЯЛЕ1БКЛ	33	13	12	1	СзПБ	0,7	140
103	Кутське лісництво	23	13	0,3	Лісові культури	9ЯЦБ1ЯЛЕ+БКЛ	93	28	40	1	С2ПБ	0,5	460
104	Кутське лісництво	23	15	0,8	Лісові культури	5ЯЦБ3ЯЛЕ2БКЛ	83	26	36	1	СзПБ	0,6	450
105	Кутське лісництво	30	2	6,4	Насадження природного походження	6ЯЦБ2БКЛ2ЯЛЕ	73	25	36	1	СзЯПБ	0,6	380
106	Кутське лісництво	30	3	4,5	Насадження природного походження	6ЯЦБ3ЯЛЕ1БКЛ	90	24	28	2	СзБЯП	0,6	390
107	Кутське лісництво	30	8	4,8	Насадження природного походження	8ЯЦБ2ЯЛЕ	108	24	32	3	СзБПЯ	0,3	200
108	Кутське лісництво	30	22	2,9	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ	130	28	40	2	СзБПЯ	0,4	340
109	Кутське лісництво	30	23	12	Насадження природного походження	7ЯЦБ3БКЛ	118	27	50	2	СзБЯ	0,3	190
110	Кутське лісництво	34	3	2,5	Насадження природного походження	4ЯЦБ4ЯЛЕ2БКЛ	89	27	32	1	СзЯБП	0,5	350
111	Кутське лісництво	34	5	1,5	Насадження природного походження	7ЯЦБ2ЯЛЕ1БКЛ	120	29	40	2	СзПБ	0,5	490
112	Кутське лісництво	36	13	3,5	Лісові культури	6ЯЦБ4ЯЛЕ+БКЛ+БП+СЗ	41	16	16	1	СзБЯП	0,9	300

113	Кутське лісництво	36	15	4,9	Насадження природного походження	7ЯЦБЗЯЛЕ	76	23	30	1	СЗБЯ П	0,6	51 0
114	Кутське лісництво	36	18	2,1	Насадження природного походження	6ЯЦБ2БП1ЯЛЕ1БКЛ	28	10	10	2	СЗБЯ П	0,9	10 0
115	Кутське лісництво	38	2	1	Насадження природного походження	6ЯЦБ4ЯЛЕ+БКЛ	83	24	28	2	СЗБЯ П	0,5	36 0
116	Кутське лісництво	38	16	1,6	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ	11 3	27	40	2	СЗБЯ П	0,4	28 0
117	Косівське лісництво	26	17	5,4	Лісові культури	6ЯЦБ2ЯЛЕ1БКЛ1БП+ГЗ	53	19	20	1	СЗЯБ П	0,8	35 0
118	Яблунівське лісництво	11	11	1,8	Лісові культури	4ДЗ2ЯЦБ4ГЗ+ДЧР+МДЕ+ЯВ+Я ЛЕ	19	7	8	2	СЗГПБ	0,7	40
119	Яблунівське лісництво	11	19	1,3	Насадження природного походження	4ЯЦБ6ГЗ+ЯЛЕ+ДЗ	8	2	4	2	СЗБЯ П	0,6 5	5
120	Яблунівське лісництво	11	20	1	Насадження природного походження	10ЯЦБ+ЯЛЕ	75	24	32	1	СЗГПБ	0,6	37 0
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
121	Яблунівське лісництво	11	21	0,7	Насадження природного походження	10ЯЦБ+ЯЛЕ	70	23	32	1	СЗГПБ	0,7	40 0
122	Яблунівське лісництво	11	28	1,9	Насадження природного походження	5ЯЦБ2ГЗ1ЯВ1ДЗ1БП+ЯЛЕ	7	1,3	2	2	СЗБЯ П	0,7	10
123	Яблунівське лісництво	11	36	4,7	Лісові культури	9ЯЦБ1ЯЛЕ+БКЛ	67	27	32	1 А	СЗБП	0,7 5	55 0
124	Яблунівське лісництво	11	40	1,1	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ+БП	60	23	32	1 А	СЗБП	0,7	35 0
125	Яблунівське лісництво	11	41	2,6	Лісові культури	5ЯЦБ4ЯЛЕ1БКЛ+ГЗ	58	23	30	1 А	СЗБЯ П	0,6 5	34 0
126	Яблунівське лісництво	11	53	1,2	Лісові культури	6ЯЦБ4ЯЛЕ	68	24	28	1	СЗБП	0,4 5	26 0
127	Яблунівське лісництво	13	2	0,8	Лісові культури	4ЯЦБ2ЯЛЕ4ГЗ+ЯВ+БКЛ	65	24	32	1	СЗБЯ П	0,7	26 0
128	Яблунівське лісництво	13	15	0,8	Лісові культури	8ЯЦБ2ДЗ+ЯВ+ГЗ	48	21	26	1 А	СЗБЯ П	0,7	31 0
129	Яблунівське лісництво	13	17	3,9	Насадження природного походження	5ЯЦБ3ГЗ2БКЛ+ДЗ	80	25	48	1	СЗДП	0,5 5	25 0
130	Яблунівське лісництво	13	27	0,6	Насадження природного походження	10ЯЦБ	30	16	18	1Б	СЗБЯ П	0,6	18 0
131	Яблунівське лісництво	16	23	1,2	Лісові культури	7ЯЦБ3ДЗ+СЗ+ЯЛЕ	48	22	28	1 А	СЗБЯ П	0,6	27 0
132	Яблунівське лісництво	19	45	3	Насадження природного походження	7ЯЦБ3БКЛ+ДЧР	60	20	24	1	СЗБЯ П	0,8 5	36 0

133	Яблунівське лісництво	24	18	1,1	Насадження природного походження	6ЯЦБ4БКЛ+ЯЛЕ	85	25	44	1	СЗБЯ П	0,6	34 0
134	Березівське лісництво	1	10	5,7	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ+СЗ	70	23	28	1	СЗБЯ П	0,7	38 0
135	Березівське лісництво	1	62	1	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ	10 0	23	36	2	ДЗБЯ П	0,5	36 0
136	Березівське лісництво	1	5	0,5	Насадження природного походження	4ЯЦБ6ЯЛЕ	60	20	34	1	СЗБЯ П	0,3	13 5
137	Березівське лісництво	1	29	1,3	Насадження природного походження	7ЯЦБ3ЯЛЕ	70	23	28	1	СЗБЯ П	0,6 5	40 0
138	Березівське лісництво	2	2	0,7	Насадження природного походження	4ЯЦБ6ЯЛЕ	50	18	18	1	СЗБЯ П	0,6	26 0
139	Березівське лісництво	2	5	2,5	Насадження природного походження	4ЯЦБ4ЯЛЕ2БКЛ+МДЕ	37	16	16	1	СЗБЯ П	0,7	25 0
140	Березівське лісництво	2	13	3,4	Насадження природного походження	7ЯЦБ2ЯЛЕ1БКЛ	90	27	32	1	СЗБЯ П	0,7	47 0
141	Березівське лісництво	11	28	4,6	Насадження природного походження	4ЯЦБ3ЯЛЕ3БКЛ	65	24	36	1	ДЗБЯ П	0,7	40 0
142	Березівське лісництво	14	13	2,9	Насадження природного походження	4ЯЦБ3ЯЛЕ3БКЛ	70	23	28	1	СЗБЯ П	0,6 5	35 0
143	Космацьке лісництво	8	35	1,7	Насадження природного походження	6ЯЦБ3ЯЛЕ1БКЛ	70	26	30	1 А	СЗБЯ П	0,5 5	38 0
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
144	Космацьке лісництво	8	2	0,8	Насадження природного походження	6ЯЦБ3ЯЛЕ1БКЛ	60	23	24	1 А	СЗБЯ П	0,7	40 0
145	Космацьке лісництво	9	17	5	Насадження природного походження	9ЯЦБ1БКЛ	90	27	40	1	ДЗБЯ П	0,5	35 0
146	Космацьке лісництво	9	3	1	Лісові культури	5ЯЦБ3ЯЛЕ1БКЛ1БП	30	12	16	1	СЗБП Я	0,8 5	17 0
147	Космацьке лісництво	10	18	6	Насадження природного походження	6ЯЦБ3БКЛ1ЯЛЕ	80	21	26	2	ДЗБП Я	0,5	23 5
148	Космацьке лісництво	10	19	7,1	Насадження природного походження	7ЯЦБ3ЯЛЕ+БКЛ	90	20	24	3	СЗБЯ П	0,6	29 5
149	Космацьке лісництво	16	40	1,8	Насадження природного походження	6ЯЦБ4ЯЛЕ+БКЛ	80	22	26	2	СЗБЯ П	0,7	41 0
150	Космацьке лісництво	18	36	4,1	Насадження природного походження	8ЯЦБ2ЯЛЕ+БКЛ	12 0	30	46	1	СЗБП Я	0,6	53 5
151	Космацьке лісництво	18	45	0,6	Насадження природного походження	8ЯЦБ2ЯЛЕ+БКЛ	90	25	36	2	СЗБП Я	0,4 5	30 5
152	Космацьке лісництво	22	10	6,4	Насадження природного походження	7БКЛ2ЯЦБ1ЯЛЕ	65	22	26	1	ДЗБЯ П	0,7 5	32 5

153	Космацьке лісництво	23	21	1,2	Насадження природного походження	4ЯЦБ4ЯЛЕ2БКЛ	90	25	40	2	ДзБЯ П	0,5	31 0
РП «Косівський райагролісгосп»													
154	Нижньоберезівське лісництво	30	22	2,6	Насадження природного походження	5ЯЦБ4ЯЛЕ1БКЛ	60	21	24	1	СзБЯ	0,4	20 0
155	Нижньоберезівське лісництво	31	7	1,2	Насадження природного походження	10ЯЦБ+ЯЛЕ	65	21	24	1	СзПЯ	0,6	32 5
156	Пістинське лісництво	3	34	1,2	Лісові культури	5ЯЦБ3БКЛ2ГЗ	9	2	2	1	СзБЯ П	0,7	10
157	Пістинське лісництво	3	14	1,7	Насадження природного походження	4ЯЦБ4ГЗ2БКЛ	15	6	6	1	СзБ	0,7	20
158	Пістинське лісництво	3	27	1,1	Лісові культури	4ЯЦБ3ДЗ3ГЗ+ЯЛЕ+БКЛ	35	13	14	2	СзГПБ	0,7	10 0
159	Пістинське лісництво	3	32	4	Лісові культури	6ЯЦБ3БП1ЯЛЕ+ДЗ	41	17	18	1	СзПЯ	0,9	27 0
160	Пістинське лісництво	5	44	5,2	Насадження природного походження	5ЯЦБ5ЯЛЕ+БП	8	2	2	1	СзБЯ П	0,7	10
161	Пістинське лісництво	5	55	1,3	Лісові культури	6ЯЦБ2БКЛ2ГЗ+ОС	10	4	4	1	СзБ	0,7	25
162	Пістинське лісництво	5	66	1,6	Лісові культури	7ЯЦБ3ГЗ+ОС	19	7	8	1	СзБ	0,7	40
163	Пістинське лісництво	6	25	2	Насадження природного походження	10ЯЦБ	80	24	32	1	СзБП Я	0,4	26 0
164	Яворівське лісництво	7	8	0,2	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ	7	1,5	2	1	СзБЯ П	0,7	10
165	Яворівське лісництво	8	5	1	Насадження природного походження	6ЯЦБ3ЯЛЕ1БКЛ	75	25	32	1	СзБЯ П	0,4 5	30 0
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
166	Яворівське лісництво	8	7	0,2	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БП	30	13	14	1	СзБЯ П	0,6 5	13 5
167	Яворівське лісництво	13	43	2,2	Насадження природного походження	7ЯЦБ3ЯЛЕ	60	24	28	1 А	СзБЯ П	0,7 5	47 5
168	Яворівське лісництво	16	56	1,5	Насадження природного походження	5ЯЦБ2ЯЛЕ3БКЛ+БП	95	28	42	1	СзБЯ П	0,5 5	39 0
169	Яворівське лісництво	17	27	1,2	Насадження природного походження	6ЯЦБ4ЯЛЕ	10 0	28	40	1	СзБЯ П	0,3 5	29 0
170	Яворівське лісництво	17	52	0,8	Насадження природного походження	6ЯЦБ3ЯЛЕ1БКЛ	95	29	44	1	СзБЯ П	0,5 5	43 0
171	Яворівське лісництво	20	10	1,7	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ	85	27	44	1	СзБЯ П	0,4	29 5
172	Яворівське лісництво	22	6	0,2	Насадження природного походження	7ЯЦБ3ЯЛЕ+БКЛ	10 0	29	44	1	СзБЯ П	0,4 5	38 0

173	Яворівське лісництво	22	30	0,3	Насадження природного походження	5ЯЦБ3ЯЛЕ2БП	70	24	30	1	СЗБЯ П	0,6	34 0
174	Яворівське лісництво	23	5	0,4	Насадження природного походження	8ЯЦБ2ЯЛЕ+БКЛ	60	21	26	1	СЗБЯ П	0,6 5	36 5
175	Яворівське лісництво	23	99	1,2	Насадження природного походження	5ЯЦБ4ЯЛЕ1БП	30	12	14	1	СЗБЯ П	0,6 5	13 5
176	Яворівське лісництво	26	21	0,7	Насадження природного походження	5ЯЦБ5ЯЛЕ	70	23	28	1	СЗБЯ П	0,7	42 0
177	Яворівське лісництво	25	55	0,2	Насадження природного походження	10ЯЦБ+БКЛ	65	23	28	1	СЗБЯ П	0,7	45 5
178	Роженське лісництво	15	3	3,5	Лісові культури	4ЯЛЕ2ЯЦБ2БКЛ2БП	24	9	10	2	СЗЯП Б	0,7	80
179	Роженське лісництво	15	13	4	Лісові культури	8ЯЦБ2БКЛ	11 9	25	44	3	СЗБЯ П	0,4	27 0
180	Роженське лісництво	15	4	1,1	Лісові культури	8ЯЦБ2ЯЛЕ	37	12	14	2	СЗЯП Б	0,7	14 0
181	Роженське лісництво	15	19	2,8	Насадження природного походження	5ЯЦБ3ЯЛЕ2БКЛ	70	25	36	1	СЗБЯ П	0,3	18 0
182	Роженське лісництво	15	23	1,4	Насадження природного походження	8ЯЦБ2ЯЛЕ	11 0	24	36	3	СЗЯП Б	0,3	20 0
183	Роженське лісництво	15	24	2,8	Насадження природного походження	6ЯЦБ3БКЛ1БП	85	24	36	2	СЗБЯ П	0,5	27 0
184	Роженське лісництво	15	30	1,1	Насадження природного походження	5ЯЦБ5БКЛ	65	24	36	1	СЗБП	0,4	20 0
185	Роженське лісництво	17	1	3,4	Насадження природного походження	7ЯЦБ2БКЛ1ЯЛЕ	65	24	32	1	СЗБЯ П	0,4	22 0
186	Роженське лісництво	17	11	2,3	Насадження природного походження	5ЯЦБ3БКЛ2ЯЛЕ	85	24	32	2	СЗБЯ П	0,4	20 0
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
187	Роженське лісництво	17	13	2,1	Насадження природного походження	7ЯЦБ2БКЛ1ЯЛЕ	60	22	28	1	СЗБЯ П	0,5	25 0
188	Роженське лісництво	17	14	8,3	Насадження природного походження	5ЯЦБ3ЯЛЕ2БКЛ	75	22	32	2	СЗБЯ П	0,4	23 0
189	Роженське лісництво	17	25	3,3	Насадження природного походження	7ЯЦБ3ЯЛЕ	65	24	40	1	СЗБЯ П	0,4	25 0
190	Роженське лісництво	17	29	2,1	Насадження природного походження	7ЯЦБ2БКЛ1ЯЛЕ	60	22	28	1	СЗБЯ П	0,3	16 0
191	Роженське лісництво	17	32	3,2	Насадження природного походження	6ЯЦБ3БКЛ1ЯЛЕ	65	24	36	1	СЗБЯ П	0,3	16 0
192	Роженське лісництво	17	61	3,2	Насадження природного походження	4ЯЦБ3ЯЛЕ3БКЛ	80	23	36	2	СЗБЯ П	0,3	18 0

193	Роженське лісництво	18	20	3,5	Насадження природного походження	8ЯЦБ1ЯЛЕ1БКЛ	90	25	36	2	СЗБЯ П	0,4	28 0
194	Роженське лісництво	18	6	0,8	Насадження природного походження	9ЯЛЕ1ЯЦБ	49	19	22	1	СЗБЯ П	0,6	25 0
195	Роженське лісництво	20	2	1,7	Насадження природного походження	8ЯЦБ2БКЛ	45	16	20	2	СЗБЯ П	0,3	11 0
196	Роженське лісництво	20	25	2,4	Насадження природного походження	4ЯЦБ4БКЛ2ЯЛЕ	80	23	28	2	С2ЯП Б	0,5	28 0
197	Роженське лісництво	20	29	1,9	Насадження природного походження	3ЯЦБ3БКЛ2ЯЛЕ2БП	75	22	36	2	СЗБЯ П	0,5	22 0
198	Роженське лісництво	23	6	6,5	Насадження природного походження	9ЯЦБ1ЯЛЕ	85	24	36	2	СЗБЯ П	0,4	25 0
199	Роженське лісництво	28	9	2,2	Насадження природного походження	7ЯЦБ3БКЛ	65	23	28	1	С2ЯП Б	0,6	30 0
200	Роженське лісництво	34	19	2,5	Насадження природного походження	10ЯЦБ+БКЛ	10 4	25	40	2	СЗБЯ П	0,4	34 0
Філія «Чернівецьке лісове господарство»													
201	Сторожинецьке лісництво	39	10	0,3	Насадження природного походження	8ЯЦБ2ДЗ	42	20	24	1 А	Д2ГД	0,8 0	30 5
202	Сторожинецьке лісництво	16	21	3,2	Насадження природного походження	9ЯЦБ1ЯЛЕ+БП	70	27	32	1	С3ПД	0,7 0	53 5
203	Сторожинецьке лісництво	36	2	1,4	Насадження природного походження	9ЯЦБ1ЯЛЕ	85	24	36	2	С3ДП	0,3 0	20 0
204	Сторожинецьке лісництво	7	7	1,8	Насадження природного походження	8ЯЦБ2ДЗ	95	27	40	1	С3ДП	0,6 0	40 0
205	Сторожинецьке лісництво	13	17	2,1	Насадження природного походження	8ЯЦБ1ЯЛЕ1БКЛ+ГЗ	95	27	36	1	Д3БП	0,5 0	35 0
206	Сторожинецьке лісництво	43	5	4,4	Насадження природного походження	8ЯЦБ2ЯЛЕ	10 0	27	44	1	С3ДП	0,5 0	36 0
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
207	Сторожинецьке лісництво	46	6	3,2	Насадження природного походження	5ЯЦБ1ДЗ3Г31ВЛЧ+ЧШ+БП+ОС	70	23	24	1	С3ДП	0,7 0	20 0
208	Сторожинецьке лісництво	10	22	1,7	Насадження природного походження	5ЯЦБ5ЯЛЕ	65	21	34	1	С3ДП	0,5 0	25 0
209	Буденєцьке лісництво	36	43	3,0	Насадження природного походження	6ЯЦБ2ЯЛЕ2БКЛ	4	2	4	2	С3ЯП Б	0,7 1	12
210	Буденєцьке лісництво	22	7	4,9	Насадження природного походження	5ЯЛЕ5ЯЦБ	10 3	27	36	1	Д3БП Я	0,6 8	58 5
211	Жадівське лісництво	22	15	10, 0	Насадження природного походження	5ЯЛЕ5ЯЦБ	93	28	32	1	С3БП Я	0,8 0	70 5
212	Жадівське лісництво	18	17	2,5	Насадження природного походження	10ЯЦБ+ГЗ+ЯВ+ЯЛЕ	90	26	32	1	Д3ГД	0,7 7	22 0

213	Жадівське лісництво	18	11	1,8	Насадження природного походження	5ЯЦБ1ЯЛЕ2БКЛ1ВЛС1ГЗ+ДЗ	75	24	36	1	ДзГД	0,4 5	20 0
214	Жадівське лісництво	18	19	4,0	Насадження природного походження	8ЯЦБ2ЯЛЕ	10 0	27	44	1	СзДП	0,5 0	36 0
Філія «Берегометське лісомисливське господарство»													
215	Вашківецьке лісництво	2	11	1,2	Насадження природного походження	8ЯЦБ2БКЛ+ЯЛЕ	75	28	30	1 А	СзПБ	0,4 0	30 0
216	Вашківецьке лісництво	6	3	0,5	Насадження природного походження	8ЯЦБ2БКЛ+ГЗ	11 0	29	36	1	СзДП	0,4 0	31 0
217	Вашківецьке лісництво	3	18	1,4	Насадження природного походження	7ЯЦБ2БКЛ1ГЗ	10 0	28	40	1	СзПБ	0,5 0	33 0
218	Вашківецьке лісництво	1	19	3,4	Насадження природного походження	6ЯЦБ3БКЛ1ГЗ	80	27	32	1	СзПБ	0,4 0	23 0
219	Славецьке лісництво	8	15	0,7	Насадження природного походження	10ЯЦБ+ДЗ+ДЧР	60	24	28	1 А	СзПБ	0,5 0	30 0
220	Славецьке лісництво	9	21	10, 2	Насадження природного походження	9ЯЦБ1ГЗ+ЯЛЕ	55	23	28	1	ДзДП	0,8 0	40 0
221	Славецьке лісництво	8	17	0,7	Насадження природного походження	8ЯЦБ2БП	20	8	14	1	СзПД	0,7 0	60
222	Берегометське лісництво	15	4	6,5	Насадження природного походження	10ЯЦБ+БКЛ	11 0	31	36	1	СзБЯ П	0,4 0	40 0
223	Берегометське лісництво	15	26	2,0	Насадження природного походження	10ЯЦБ+БКЛ	12 5	30	40	1	СзБЯ П	0,3 0	28 0
224	Берегометське лісництво	14	15	2,7	Насадження природного походження	9ЯЦБ1БКЛ	90	29	36	1	СзБЯ П	0,3 0	25 0
225	Берегометське лісництво	18	30	1,6	Насадження природного походження	6ЯЛЕ3ЯЦБ1БКЛ	90	26	28	1	СзБЯ П	0,4 0	28 0
226	Берегометське лісництво	21	5	9,5	Насадження природного походження	9ЯЦБ1ЯЛЕ	10 0	29	36	1	СзБЯ П	0,5 0	42 0
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
227	Берегометське лісництво	28	11	6,2	Насадження природного походження	5ЯЦБ1ЯЛЕ4БКЛ	11 0	30	40	1	СзБЯ П	0,6 0	49 0
228	Берегометське лісництво	30	19	6,0	Насадження природного походження	5ЯЦБ1БКЛ1ЯЛЕ1БП1ОС1ВРБ	17	5	6	1	ДзБЯ П	0,8 0	30
229	Мигівське лісництво	8	17	1,0	Насадження природного походження	9ЯЦБ1ЯВ+БКЛ	20	8	12	1	ДзГПБ	0,7 0	60
230	Мигівське лісництво	10	27	2,0	Насадження природного походження	8ЯЦБ2ЯЛЕ	65	25	30	1 А	ДзБЯ П	0,4 0	25 0

Додаток Б

Мікробіологічна ідентифікація асоційованих із бактеріальною водянкою *Abies alba* мікроорганізмів

Рис. 1. Відібрані для аналізу зразки деревини *Abies alba* з типовим побурінням інфікованих тканин: зразок №1 (ураження типу А – мокнуча виразка на стовбурі, під корою якої виявлені темно-коричневі уражені ділянки деревини на фоні здорової деревини світлого кольору) (зліва) та зразок №2 (ураження типу Б – уражені (наче обвуглені) трахеїди заболоневої частини сучка) (справа)



Рис. 2. Колонії бактерій на пластинках КА, ізольовані з *Abies alba*



Рис. 3. Ріст ізолятів бактерій з *Abies alba* на середовищі Омелянського з глюкозою (анаеробно) (зліва) та тест на пектолітичну активність (справа)

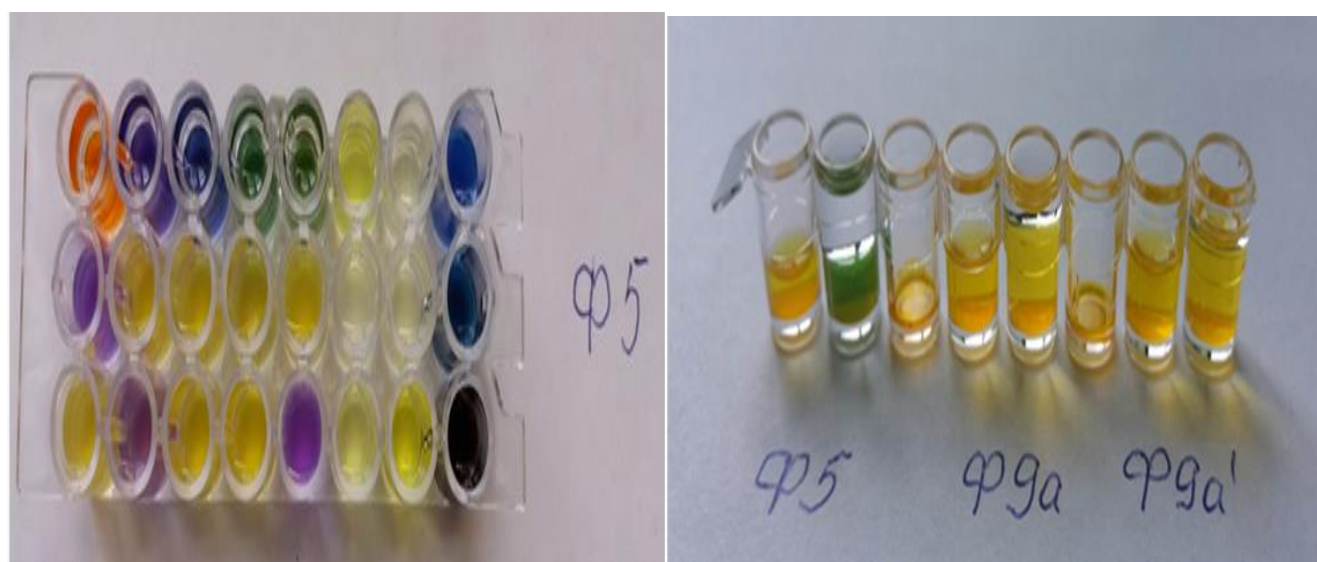


Рис. 4. Характеристика ізоляту Ф5 (ізольованого з *Abies alba*) за використання тест-системи NEFERMtest24 MikroLaTE (зліва). Ріст ізолятів бактерій (ізольованих з *Abies alba*) на середовищі з глюкозою (анаеробно) за використання тест системи NEFERMtest24 MikroLaTEST®, ErbaLachema. Ємності 1, 4, 7 – контроль, ріст бактерій в аеробних умовах; ємності 2, 5, 8 – ріст бактерій під шаром масла (анаеробні умови) (справа)



Рис. 5. Приклад використання тест-системи API 20E для біохімічної ідентифікації бактерій (Ф9а – ізолят *Lelliottia nimipressuralis*, отриманий із пагона *Abies alba* філії «Кутське ЛГ» та Ф9а1 – ізолят *Lelliottia nimipressuralis*, отриманий із деревини *Abies alba* філії «Івано-Франківське ЛГ»)



Рис. 6. Порівняльна характеристики ізоляту ЛГК-11 (ізольованого з *Abies alba*) та колекційного штаму *Lelliottia nimipressuralis* 8791 за використання API 20E тест-системи

Додаток В

Морфологічні та біохімічні властивості *Lelliottia nimipressuralis*

Тест	За Carter [33]	Колекційний штам (<i>L. nimipressuralis</i> 8791)	Ізольовані нами (2023)
Рухомість, перетрих	+	+	+
Забарвлення за Грамом	–	–	–
Жовтий пігмент	–	–	–
Розрідження желатину	–	–	–
Відношення до молока: згортання (зсідання)	+	+	+
пептонізація	–	–	–
Лакмусова сироватка		+	+
Редукція нітратів	+	+	+
Утворення: індолу, аміаку	–	–	–
сірководню	+	+, –	+, –
Ріст на середовищах:			
КА, МПА, МПБ, МПА+5% сахарози, Ейкмана, Ушинського, з еспаргіном, Фермі, Ліске		+	+
Кона, Чапека		–	–
Засвоєння вуглеводів і спиртів:			
арабіноза, глюкоза, мальтоза, лактоза, маніт	кГ	кГ	кГ
маноза, рафіноза, фруктоза		кГ	кГ
саліцин	+, –	кГ	кГ
гліцерин	+, –	к	к
рамноза		к*	к
дульцит, інозит		–	–
ксилоза, сорбіт	кГ	кГ*	кГ*
Засвоєння органічних кислот:			
кетоглутарова, лимонна, мурашина, оцтова, яблучна, бурштинова, фумарова, молочна		л	л
винна, щавелева	–	–	–
Засвоєння амінокислот та амідів:			
аргінін, аспаргін, глутамін		л	л
цистеїн, цистин, лейцин, тирозин, триптофан		–	–
γ-аміномасляна кислота		–	–
Ферментативна активність:			
протопектиназа, оксидаза	–	–	–
каталаза, уреаза		+	+, –
Реакція Фогес-Проскауера		+	+
Утворення:			
індолу	–	–	–
аміаку		–	–
сірководню	+	–*	–

Примітка: (+) – наявність властивостей; (–) – відсутність властивостей; (+,–) – варіабельні властивості; () – дані відсутні або дослідження не проводилися; (к) – утворення кислоти; (л) – утворення лугу; (г) – утворення газу; (р) – редукція; (*) – окремі штами мають інші властивості

Морфологічні та біохімічні властивості *Bacillus subtilis*

Тест	<i>B. subtilis</i> (колекційний штам)	Штами, ізольовані з ялиці білої
Розмір клітин, мкм:		
ширина	0,7–0,8	0,6–0,8
довжина	2–3	2–3
Забарвлення за Грамом	+	+
Спороутворення	+	+
Набухання клітини	–	–
Рухомість	+	+
Наявність каталази	+	+
Ріст в анаеробних умовах	–	–
Реакція Фогес-Проскауера	+	+
Ріст при температурі: максимум	45–50	45
мінімум	5–20	5
Ріст на середовищі з 7 % NaCl	+	+
Утворення кислоти з: глюкози, арабінози, ксилози, маніту	+	+
мальтози, сахарози, сорбіту, саліцину, інозиту, манози, лактози, дульциту		–
Утворення газу із глюкози	–	–
Редукція нітратів	+	сл.
Гідроліз крохмалю	+	+
Розрідження желатину		+
Утворення сірководню		–
Пептонізація молока		–
Лакмусова сироватка		+
Наявність ферментів: лецитинази	–	–
левансахарази, оксидази		–

Примітка: „+” - позитивна реакція, „–” - негативна реакція, сл. – слабо позитивна реакція;
незаповнені місця – дані відсутні

Додаток Г

**Мікробіологічна ідентифікація асоційованих із бактеріальною водянкою
Ulmus glabra мікроорганізмів**



Рис. 7. Відібрані для аналізу зразки деревини *Ulmus glabra* з типовим побурінням інфікованих тканин: зразок №1 (зліва) та зразок №2 (справа)

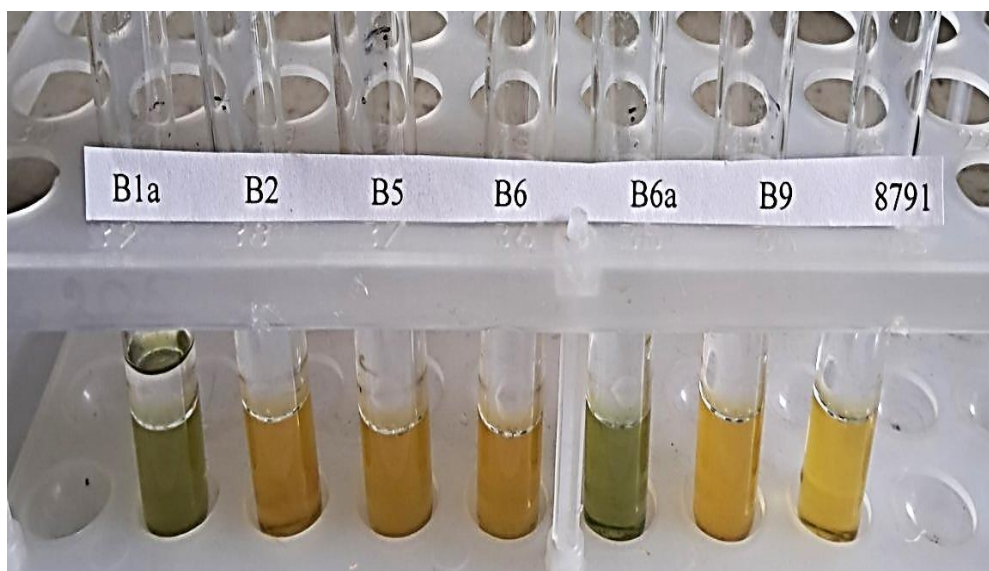


Рис. 8. Анаеробний ріст ізолятів бактерій із зразків інфікованої деревини *Ulmus glabra* на середовищі Омелянського з глюкозою



Рис. 9. Порівняльна характеристики колекційного штаму *Lelliottia nimipressuralis* 8791 та ізоляту B5 (ізольованого з *Ulmus glabra*) та за використання API 20E тест-системи

Додаток Д

**Біопротекторні процеси бактерій, що здатні підвищувати біотичну стійкість
лісових деревних рослин**

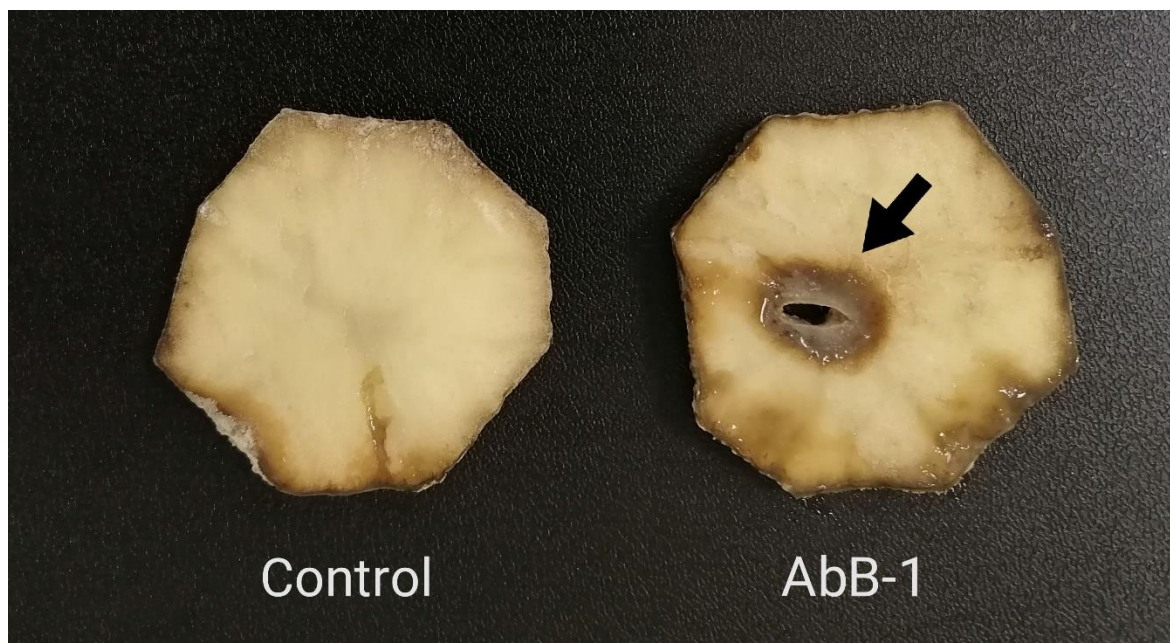


Рис. 10. Мацеруюча здатність ізолята AbB-1

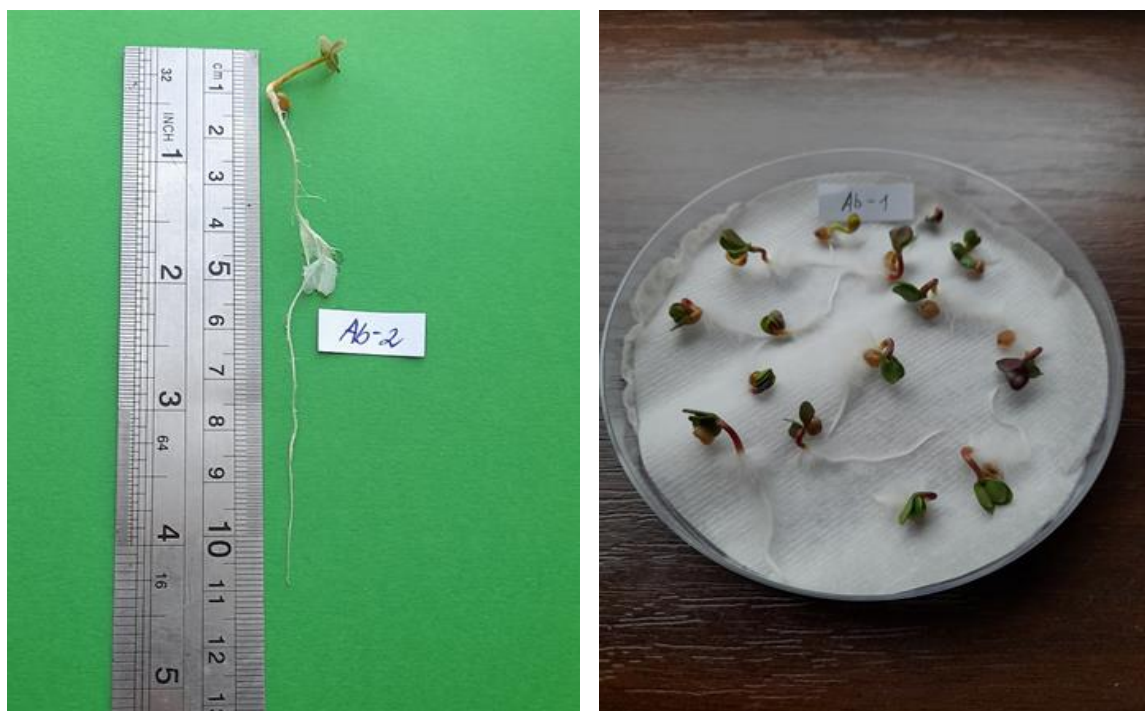


Рис. 11. Облік насіння редиски (*Raphanus sativus* var. *radicola* Pers.), сорт “Жара” після обробки бактеріальною суспензією *B. subtilis*

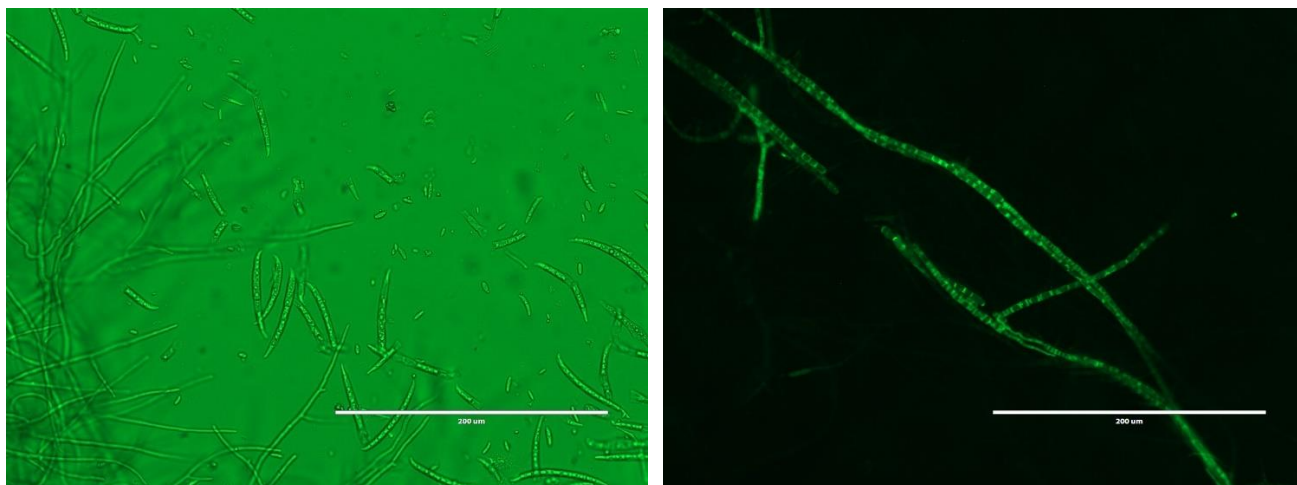
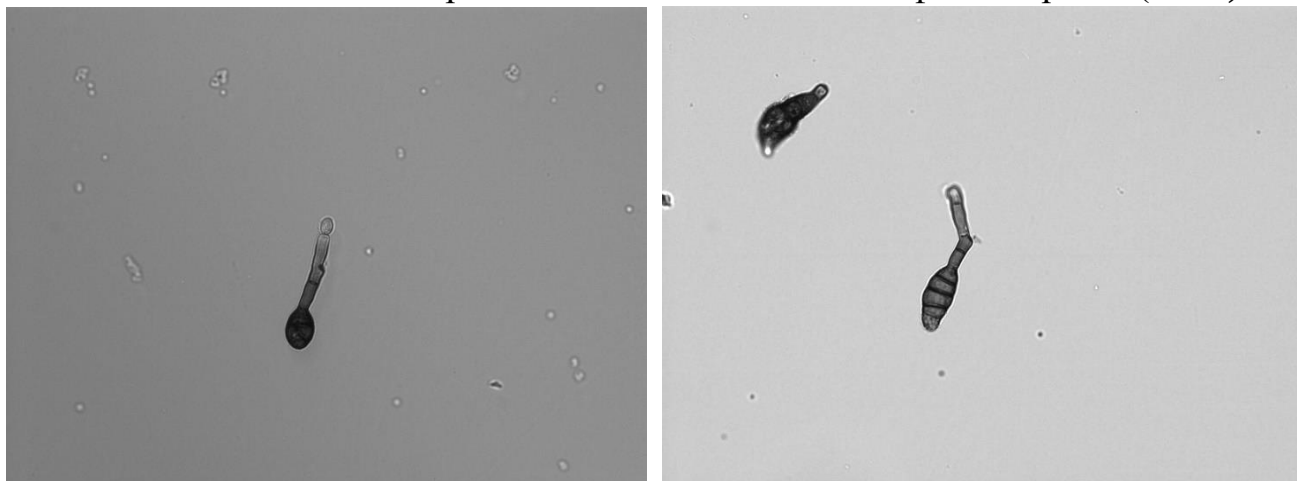
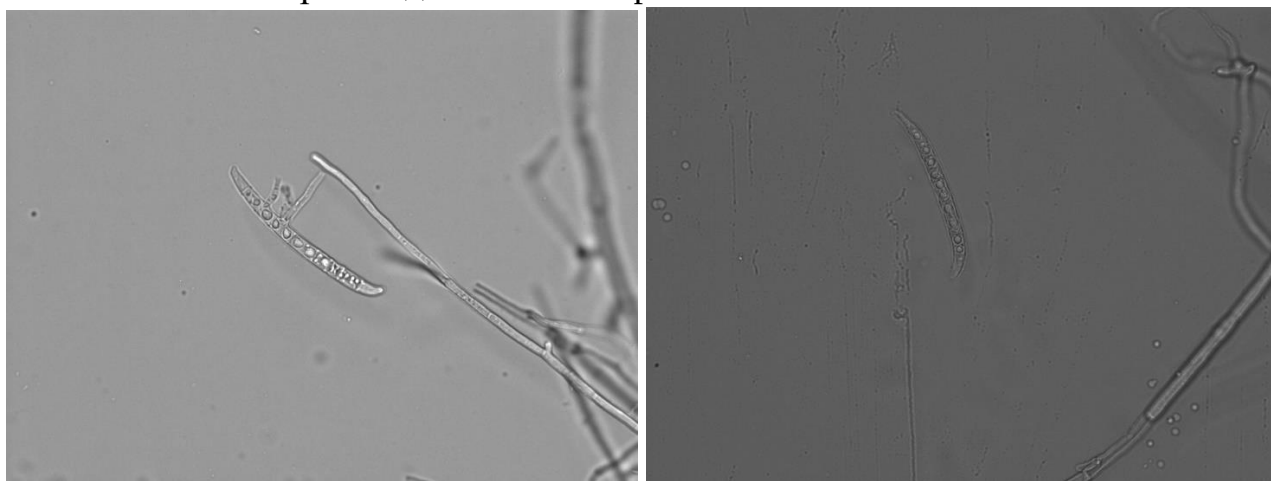
Облік насіння редиски (*Raphanus sativus* var. *radicula* Pers.), сорт “Жара” після обробки бактеріальною суспензією *B. subtilis*. Дата закладання -1.09.2023. Облік - на 5, 7 і 10 добу

	Ab-1						Ab-2						К-контроль					
	5 доба		7 доба		10 доба		5 доба		7 доба		10 доба		5 доба		7 доба		10 доба	
	Кс	Нч	Кс	Нч	Кс	Нч	Кс	Нч	Кс	Нч	Кс	Нч	Кс	Нч	Кс	Нч	Кс	Нч
1	6,7	2,2	6,9	2,3	7,1	2,7	4,1	2,4	4,4	2,6	4,6	2,8	3,5	1,2	3,9	1,4	4,0	1,8
2	4,3	3,1	4,6	3,4	4,7	3,8	3,2	2,0	3,5	2,3	3,9	2,7	4,0	1,5	4,2	1,7	4,4	2,0
3	2,3	3,0	2,4	3,2	2,7	3,4	2,4	2,0	2,7	2,2	3,0	2,4	2,7	2,5	3,0	2,6	3,3	2,8
4	7,4	1,8	7,8	2,1	8,1	2,6	3,5	2,0	3,9	2,3	4,5	2,5	2,3	1,7	2,5	1,9	2,6	2,1
5	5,7	2,2	6,0	2,4	6,1	2,8	3,2	1,0	3,8	1,1	4,1	1,6	4,0	2,3	4,2	2,4	4,4	2,6
6	2,2	1,5	2,7	1,7	2,9	2,1	2,5	1,8	3,0	2,0	3,1	2,4	3,1	1,9	3,6	2,0	3,9	2,1
7	2,5	2,3	2,9	2,5	3,0	2,6	5,6	0,8	6,1	1,1	6,5	1,3	3,9	2,9	4,1	3,1	4,3	3,5
8	7,6	2,5	7,9	2,8	8,3	3,2	8,0	1,5	8,3	1,8	8,7	2,2	0,7	0,6	1,0	0,9	1,4	1,0
9	2,5	3,0	3,0	3,2	3,5	3,4	2,9	2,0	3,3	2,2	3,5	2,5	4,2	1,0	4,4	1,1	4,6	1,6
10	3,7	2,7	4,1	2,9	4,2	3,0	3,8	1,6	4,0	1,8	4,4	2,0	1,5	1,0	1,6	1,2	1,8	1,4
11	5,0	2,0	5,5	2,3	5,7	2,5	3,0	1,9	3,2	2,2	3,4	2,6	4,5	0,9	4,7	1,1	5,0	1,5
12	3,0	1,5	3,4	1,8	3,7	1,9	3,8	1,5	4,3	1,7	4,5	2,3	2,5	0,7	2,6	0,8	2,9	1,2
13	4,5	1,8	4,8	2,2	5,0	2,6	2,5	1,3	2,7	1,4	3,1	1,6	1,1	0,6	1,3	0,8	1,6	1,0
14	2,0	2,5	2,5	2,6	2,6	2,8	10,5	1,4	10,8	1,7			1,4	0,5	1,6	0,7		
15	5,0	2,0	5,4	2,2	5,8	2,7	3,4	1,1	3,6	1,3			1,6	0,9	1,7	1,0		

Примітка: Кс - коренева частина, Нч - надземна частина

Додаток Ж

Представники ендофітних грибів, ізольованих із візуально здорових особин

Abies albaРис. 12. Міцелій і спороношення ізольованих ендофітних грибів ($\times 100$)Рис. 13. Макроконідії *Alternaria* sp.Рис. 14. Міцелій та конідії *Fusarium* sp.

Додаток 3

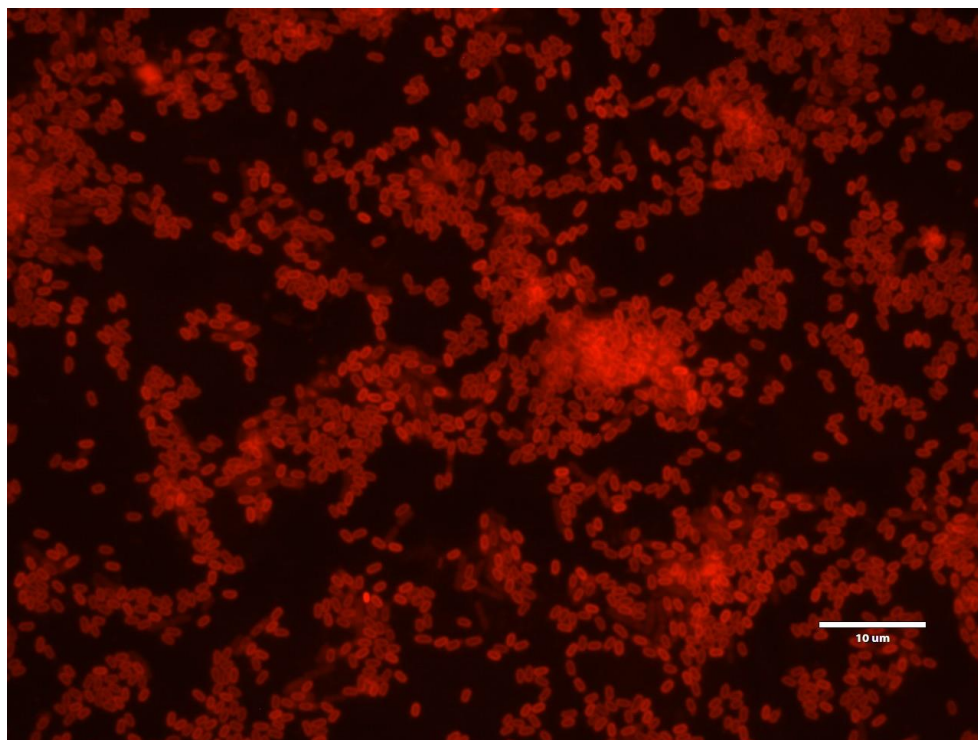
Ендофітні бактерії, ізольовані з візуально здорових особин *Abies alba*

Рис. 15. Клітини ендофітних бактерій

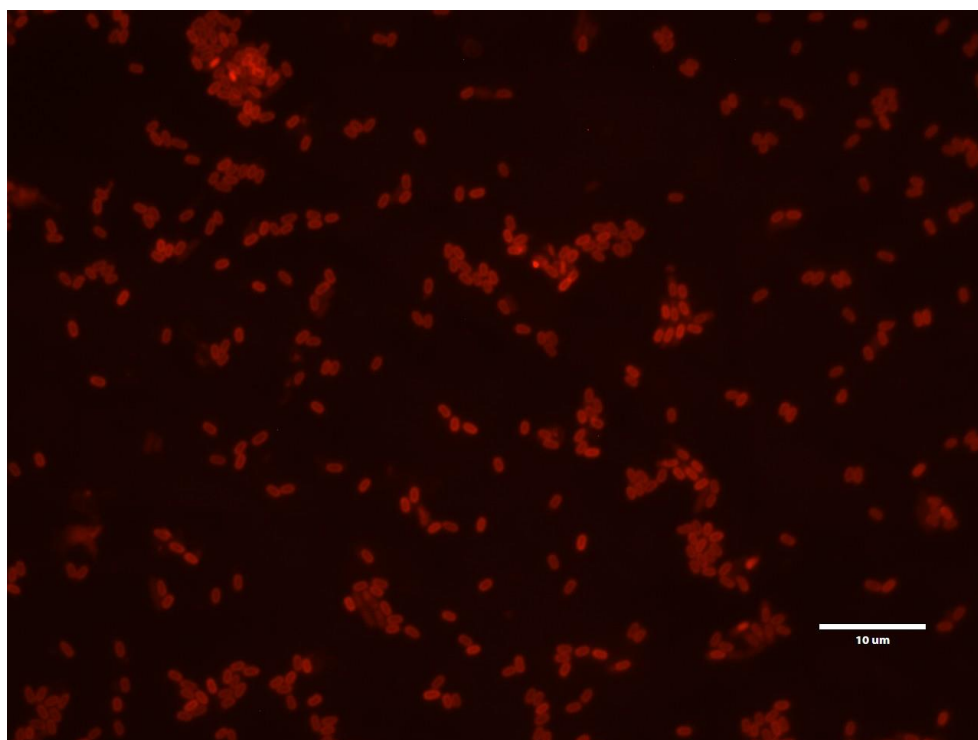


Рис. 16. Клітини ендофітних бактерій

Додаток К

Структурні аномалії деревини *Abies alba*

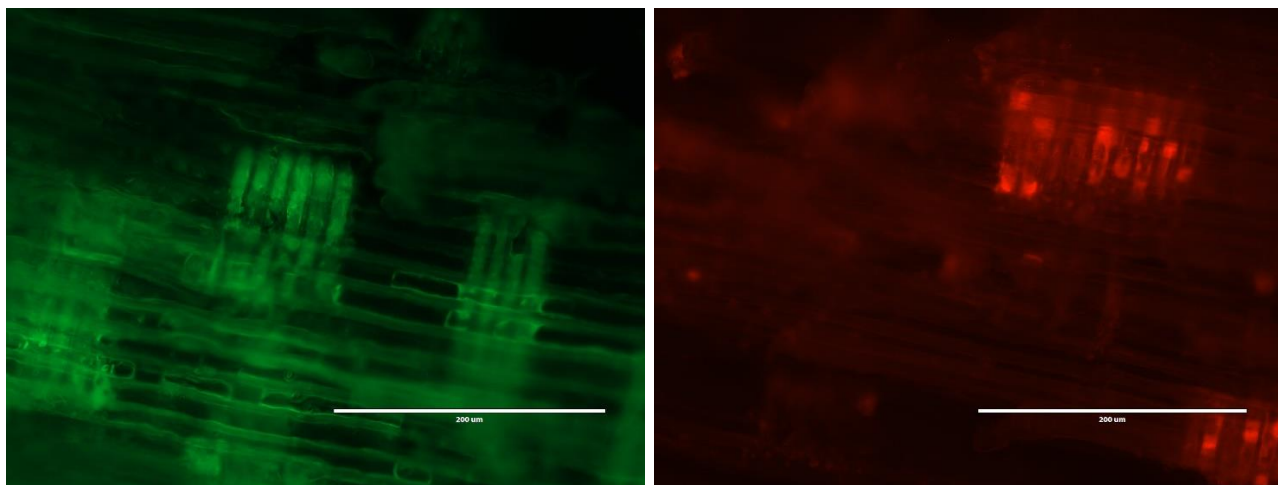


Рис. 17. «Їжакуватість» стовбурів

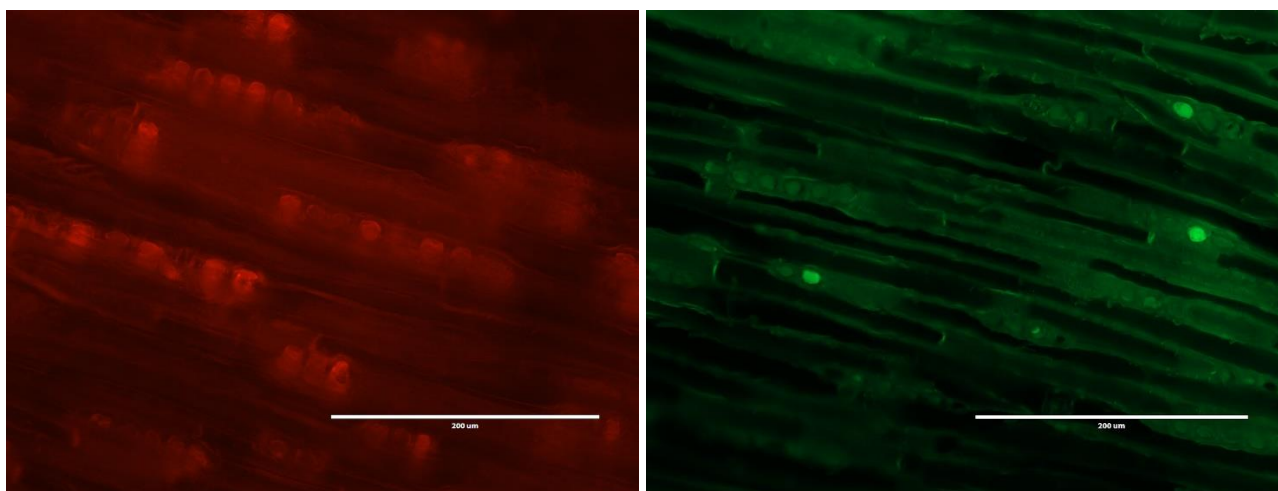


Рис. 18. «Їжакуватість» стовбурів

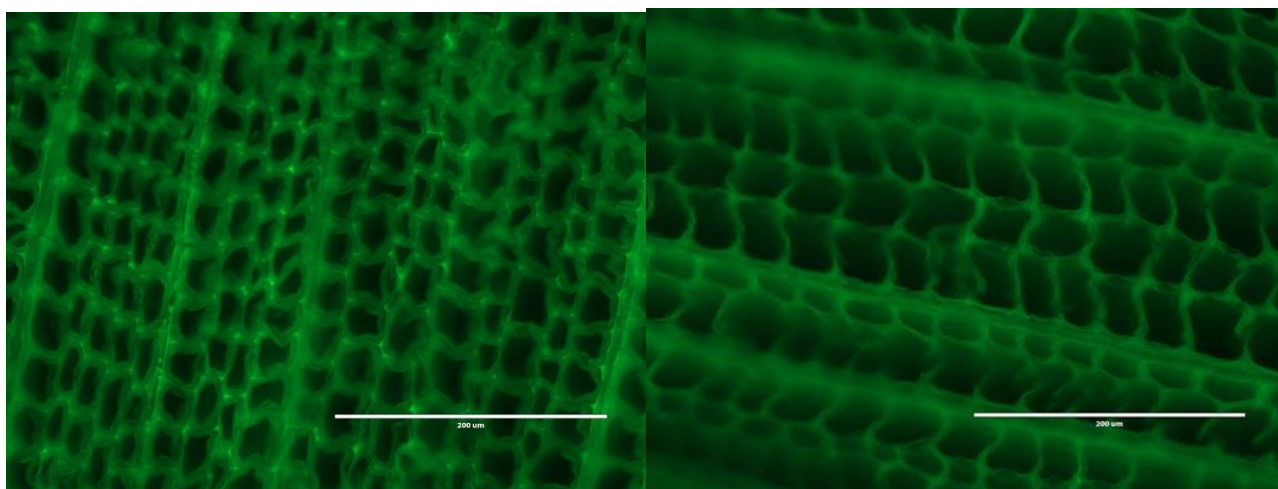


Рис. 19. Здорова деревина і уражена деревина

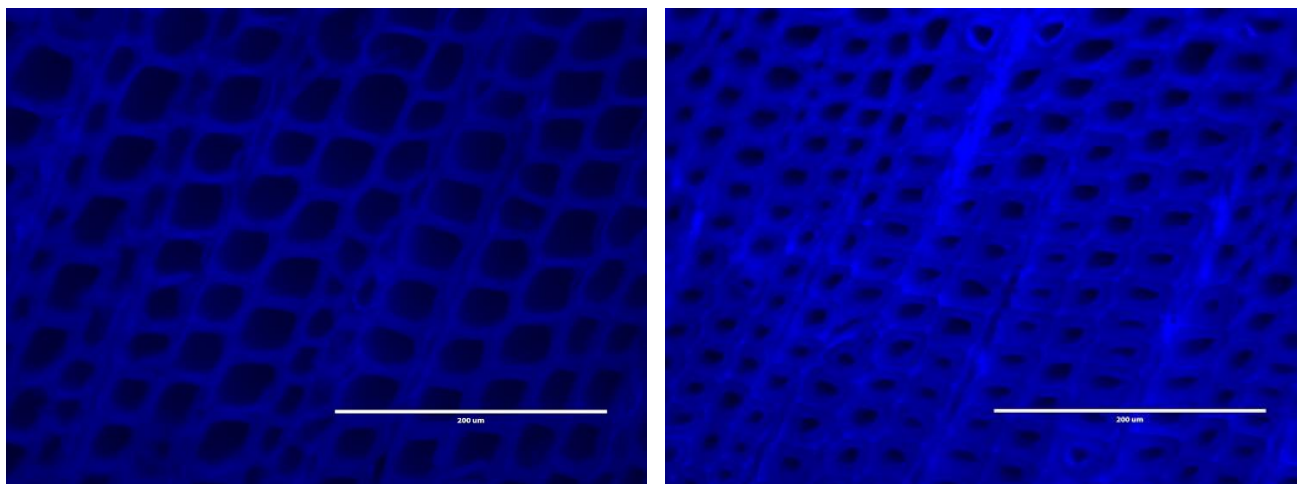


Рис. 20. Здорова і уражена деревина. Анатомо-морфологічні відмінності трахеїд *Abies alba*, інфікованих бактеріями

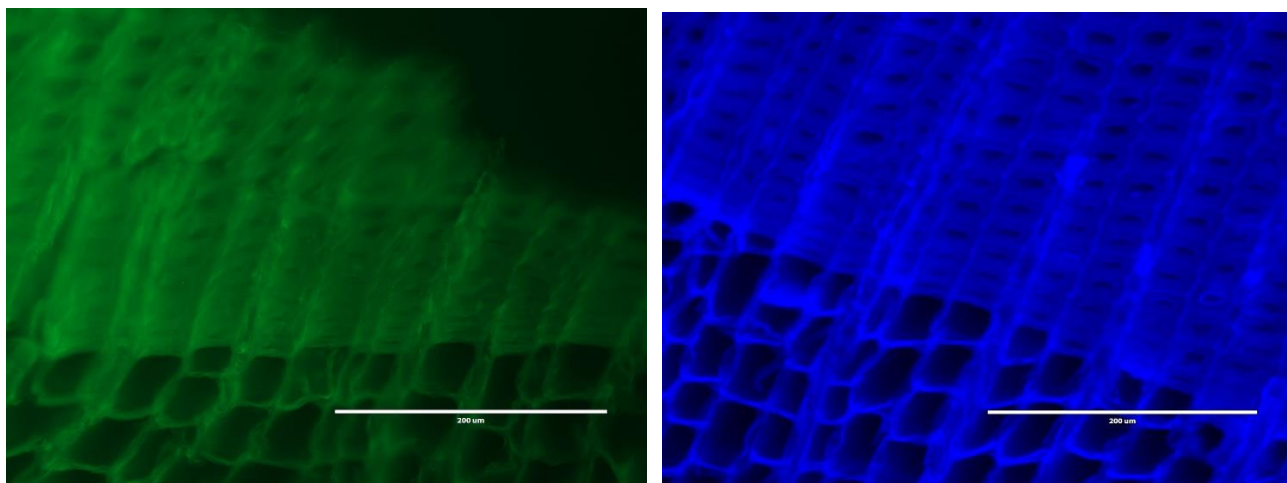


Рис. 21. Порушення клітинної будови трахеїд *Abies alba*, інфікованих бактеріями

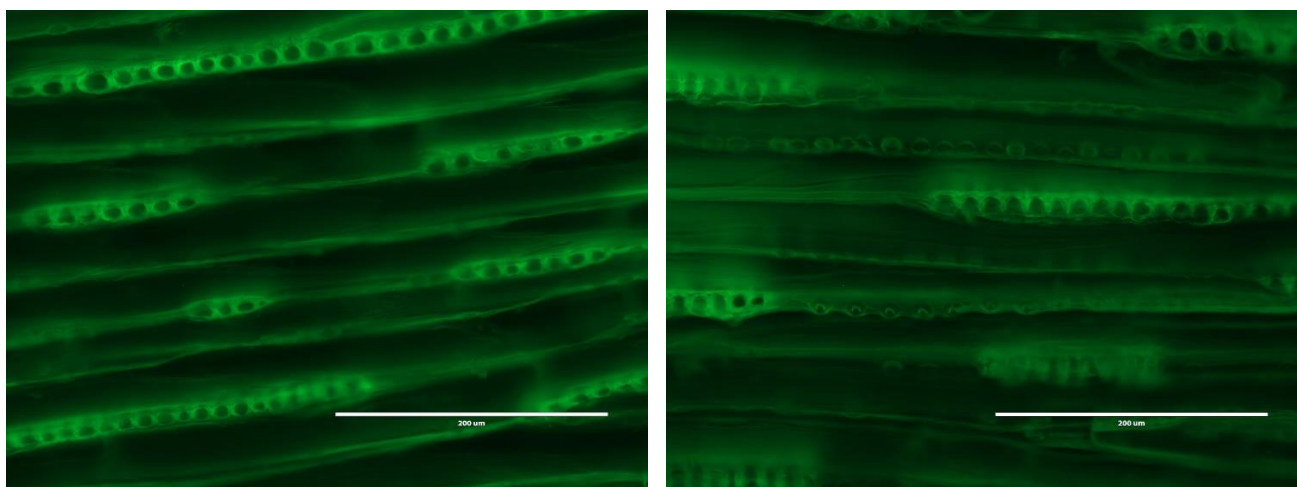


Рис. 22. Трахеїди здорової деревини *Abies alba*

Додаток Л

Макро- і мікроміцети – індикатори стану лісу

Рис. 23. Базидіюми *Fomes fomentarius* на стовбурі *Betula pendula*

Рис. 24. Біодеструкція деревини – базидіюми облігатних сапротрофів на детриті



Рис. 25. Грунтові сапротрофи – гастероміцет *Lycoperdon echinatum*

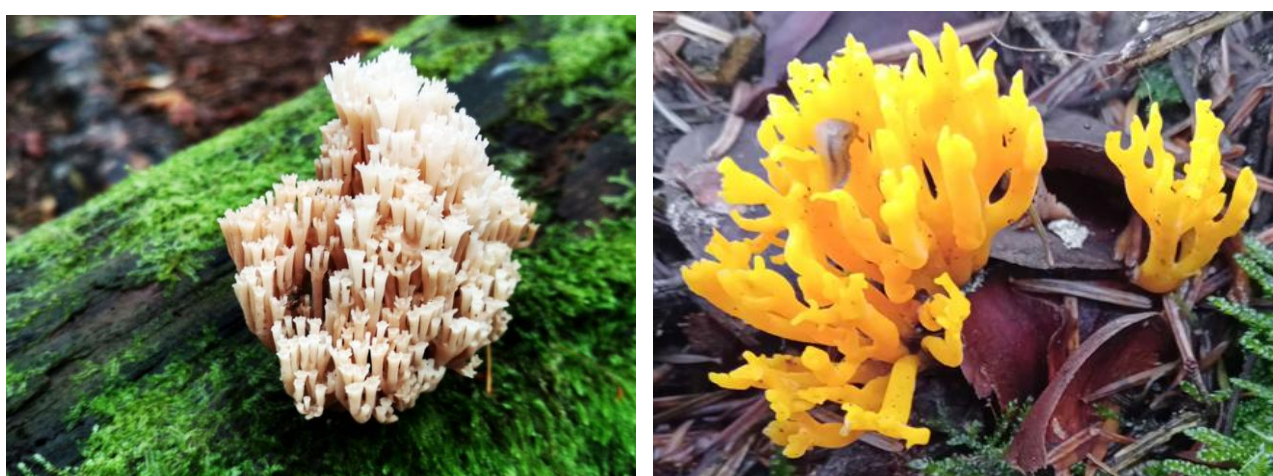


Рис. 26. Облігатний сапротроф роду *Ramaria* (зліва) та *Calocera viscosa* (справа) на детриті



Рис. 27. *Fomitopsis pinicola* – факультативний сапротроф-ксилотроф, збудник ядрово-заболоневої гнилі *Abies alba* та інших деревних рослин



Рис. 28. Базидіюми *Heterobasidion annosum* (зліва) і ризоморфи *Armillaria mellea* (справа)



Рис. 29. *Chondrostereum purpureum* (зліва) та *Trametes versicolor* (справа)



Рис. 30. Базидіюми *Cerioporos squamosus* (зліва) та *Ganoderma applanatum* на відмерлому стовбурі *Fagus sylvatica* (справа)



Рис. 31. *Lycogala epidendrum* (зліва) та *Phellinus hartigii* (справа)



Рис. 32. *Schizophyllum commune* і *Phellinus igniarius* на поваленому стовбурі *Fagus sylvatica* (зліва) та група плодових тіл *Fomes fomentarius* на стовбурі вікового дерева *Fagus sylvatica* (справа)



Рис. 33. *Irpex lacteus* (зліва) та *Hyphodontia quercina* (справа)



Рис. 34. *Melogramma spiniferum* на відмерлих гілках *Fagus sylvatica* (зліва) та плодові тіла грибів роду *Trametes* на пні (справа)



Рис. 35. *Enteridium lycoperdon* (зліва) та *Daedalea quercina* (справа)



Рис. 36. *Stereum hirsutum* (зліва) та міксоміцет *Stemonitis splendens* (справа) на відмерлій деревині



Рис. 37. *Sphaerobolus stellatus* (зліва) та *Hericium coralloides* (справа)



Рис. 38. Базидіюми афілофорових грибів – факультативних сапротрофів-ксилотрофів на різних стадіях онотогенезу



Рис. 39. Ракова рана на стовбурі *Fagus sylvatica* (зліва) та плодові тіла *Fomes fomentarius* (справа)



Рис. 40. Рак ялиці (*Melampsorella cerastii*) (зліва) та плодові тіла *Fomitopsis pinicola* (справа)



Рис. 41. *Inonotus obliquus* на стовбурі *Fagus sylvatica* (зліва) та *Neonectria ditissima* (справа)



Рис. 42. *Macrolepiota procera* – мікоризоутворювач (зліва) та *Amanita pantherina* (справа)



Рис. 43. *Boletus erythroporus* (зліва) та *Boletus pruinaeus* (справа)



Рис. 44. *Boletus edulis* (зліва) та ґрунтовий сапротроф – *Coprinospora atramentaria* (справа)

Додаток М

Представники ліхенобіоти лісів Покутсько-Буковинських Карпат

Рис. 45. *Flavoparmelia caperata* (зліва) та *Hurogymnia physodes* (справа)Рис. 46. *Parmelia sulcata* (зліва) та *Lecanora carpinea* (справа)

Додаток Н
Патологія лісових деревних рослин біотичної та абіотичної етіології



Рис. 47. Симптоми інфікування *Tarphrina ulmi* (зліва) та *Septoria ulmi* (справа)



Рис. 48. Ракова виразка і морозобоїна на стовбурі вікового дерева *Fagus sylvatica* (зліва) та сувельвал на стовбурі (справа)



Рис. 49. Механічні пошкодження стовбура вікового дерева *Fagus sylvatica* (зліва) та гали на листка (справа)



Рис. 50. Наслідки бурелому у букових лісостанах



Рис. 51. Типова симптоматика бактеріальної водянки *Picea abies* (*Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945)



Рис. 52. Поперечний зріз стовбура *Picea abies*, інфікованої бактеріальною водянкою



Рис. 53. Типова симптоматика бактеріальної водянки *Abies alba* (*Lelliottia nimipressuralis* (Carter 1945): початкова стадія (зліва) та інтенсивне виділення ексудату (справа)



Рис. 54. Щільний ватоподібний наліт на стовбурах *Abies alba* – наслідки життєдіяльності *Adelges piceae*

Додаток П

**Акти та довідки про впровадження результатів
докторської дисертаційної роботи**

ЗАТВЕРДЖУЮ

Директор філії «Чернівецьке лісове
господарство» ДСТП «Ліси України»
Б.І. Токарюк
_____ 2024 р.



**АКТ
про впровадження/використання
результатів докторської дисертаційної роботи**

Даним актом стверджується, що результати дисертаційної роботи виконаної **Кульбанською Іванною Миколаївною**, що представлена на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 06.03.03 – лісівництво і лісознавство, впроваджено у виробничу діяльність філії «Чернівецьке лісове господарство» державного спеціалізованого господарського підприємства «Ліси України»

Даний акт засвідчує, що результати наукових досліджень Кульбанської Івanni Миколаївни використовуються у професійній діяльності співробітників філії «Чернівецьке лісове господарство». А саме:

- Застосування методик комплексної оцінки та ранньої діагностики зниження (втрати) біотичної стійкості деревостанів за участі *Abies alba* L.;
- Результати дослідження видового складу міко- та мікробіоти, а також їх потенційної ролі у ослабленні деревостанів на території філії «Чернівецьке лісове господарство»;
- Оптимізовані схеми формування видового складу та просторової структури деревостанів за участі *Abies alba* L. для підвищення їх біотичної стійкості;
- Впровадження запропонованих лісогосподарських і лісозахисних заходів з урахуванням мінімізації негативного впливу чинників ослаблення лісу, спрямованих на посилення біотичної стійкості лісів.

Отримані результати мають значення для ранньої діагностики санітарного стану лісів, вчасного призначення ефективних заходів щодо підвищення біотичної стійкості дерев *Abies alba* L. до комплексного впливу чинників навколишнього середовища, зокрема біотичного походження.

Інженер з охорони та захисту лісу

С.М. Стасюк



АКТ
про впровадження/використання
результатів докторської дисертаційної роботи

Даним актом стверджується, що результати дисертаційної роботи виконаної **Кульбанською Іванною Миколаївною**, що представлена на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 06.03.03 – лісівництво і лісознавство, впроваджено у виробничу діяльність ВО «Укрдержліспроект».

Вид впровадження результатів. Алгоритм прогнозування змін санітарного стану деревостанів за участю *Abies alba* на основі виявлених закономірностей поширення, розвитку та шкодочинності біотичних (у т.ч. паразитарних) чинників довкілля.

Новизна отриманих результатів. Визначено видовий склад патогенної мікро- і мікобіоти, пов'язаної із деградацією деревостанів за участі *Abies alba*, в їх системній взаємодії з лісовими деревними рослинами в залежності від лісівничо-екологічних, біотичних та фітоценотичних чинників як передумов розвитку патологічних процесів у лісах дослідного регіону

Практичне впровадження результатів. Запропоновані до впровадження у виробництво розроблені алгоритми прогнозування фізіологічної та технічної шкоди біотичних чинників у деревостанах за участю *Abies alba* та заходи підвищення біотичної стійкості до несприятливої комплексної дії чинників навколишнього середовища.

Значущість отриманих результатів. Отримані дані мають значення для прогнозування поширення, розвитку та шкодочинності збудників хвороб лісу у регіоні, вчасного призначення ефективних заходів щодо формування та підвищення біотичної стійкості деревостанів за участю *Abies alba* до несприятливої дії біотичних (у т.ч. паразитарних) чинників довкілля на основі біоекологічних особливостей основних лісових порід.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Наукові дослідження у лісових насадженнях дослідного регіону проведено відповідно до тематичного плану науково-дослідної роботи «Дослідити стан і структуру гірських захисних лісів і розробити заходи з їх раціонального використання» 0120U105144.

Начальник виробничо-технологічного
відділу

Рековець М.М.

ЗАТВЕРДЖУЮ
Т.в.о. директора УкрНДГірліс
ім. П.С. Пастернака
М.М. СПІВУК
« 2024 р.



АКТ про впровадження/використання результатів докторської дисертаційної роботи

Даним актом стверджується, що результати дисертаційної роботи виконаної **Кульбанською Іванною Миколаївною**, що представлена на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 06.03.03 – лісівництво і лісознавство, впроваджено у науково-дослідну діяльність Українського науково-дослідного інституту гірського лісівництва імені П. С. Пастернака

Вид впровадження результатів. Методи підвищення біотичної стійкості лісових екосистем (на прикладі деревостанів за участю *Abies alba*) до біотичних і абіотичних стресів, спрямованих на збереження та відновлення лісів Карпат.

Новизна отриманих результатів. Встановлено поширення патологічних процесів та особливостей структурно-функціональної і ценотичної організації патогенної біоти у різних типах лісорослинних умов і в лісах різного видового складу, а також генезису лісостану як чинника його біологічної резистентності.

Практичне впровадження результатів. Запропоновані до впровадження у виробництво науково обґрунтовані підходи до формування біотичної стійкості деревостанів на основі біоекологічних особливостей основних лісових порід; виявлено ключові чинники, що впливають на біотичну стійкість лісів Карпатського регіону; розроблено рекомендації щодо оптимізації лісогосподарських заходів, спрямованих на підвищення біотичної стійкості деревостанів; впроваджено інтегровані методи управління лісами, що включають використання біологічних агентів та екологічно безпечних технологій.

Значущість отриманих результатів. Отримані дані мають значення для прогнозування поширення, розвитку та шкодочинності збудників хвороб лісу у регіоні, вчасного призначення ефективних заходів щодо підвищення біотичної стійкості деревостанів за участю *Abies alba* до несприятливої дії біотичних (у т.ч. паразитарних) чинників довкілля.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Наукові дослідження у лісових насадженнях Покутсько-Буковинських Карпат проведено відповідно до тематичного плану науково-дослідної роботи «Дослідити стан і структуру гірських захисних лісів і розробити заходи з їх раціонального використання» 0120U105144.

Провідний науковий співробітник
лабораторії лісівництва і лісознавства

Олексій ГОЛУБЧАК



АКТ
про впровадження/використання
результатів докторської дисертаційної роботи

Даним актом стверджується, що результати дисертаційної роботи виконаної **Кульбанською Іванною Миколаївною**, що представлена на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 06.03.03 – лісівництво і лісознавство, впроваджено у виробничу діяльність Косівського лісництва філії «Кутське лісове господарство» державного спеціалізованого господарського підприємства «Ліси України»

Даний акт засвідчує, що результати наукових досліджень Кульбанської Івони Миколаївни використовуються у професійній діяльності співробітників Косівського лісництва. А саме:

- Застосування алгоритмів оцінювання та раннього діагностування зниження біотичної стійкості деревостанів за участі *Abies alba* L.;
- Результати дослідження видового складу фітопатогенів, а також їх потенційної ролі у ослабленні деревостанів на території філії «Кутське лісове господарство»;
- Обґрунтовано лісівничо-екологічні заходи з відновлення порушених лісових екосистем та підвищення їх біотичної стійкості до негативних чинників довкілля;
- Оптимізовані схеми формування видового складу та просторової структури деревостанів за участі *Abies alba* L. у лісах Косівського лісництва філії «Кутське лісове господарство»;
- Рекомендації щодо ведення лісового господарства з урахуванням принципів підтримання та підвищення біотичної стійкості деревостанів за участі *Abies alba* L.

Отримані результати мають значення для комплексної оцінки біотичної стійкості лісових екосистем Карпатського регіону, а також встановлення ключових факторів, що впливають на біотичну стійкість деревостанів за участі *Abies alba* L., що дозволяє більш ефективно планувати лісгосподарські та лісозахисні заходи і сприятиме формуванню стійких та продуктивних деревостанів.

Лісничий Косівського лісництва

Петро ПЛІХТЯК

Погоджено
Проректор з науково-педагогічної
роботи та цифрової трансформації
Глазунова О.Г.
(Підпис, підпис)

Затверджую
Проректор з наукової роботи та
інноваційної діяльності
Л.
(Підпис, підпис)



А К Т
про впровадженні/використання результатів
докторської дисертаційної роботи
у навчальний процес

Даним актом стверджується, що результати дисертаційної роботи на тему: «Лісівничо-екологічні засади формування біотичної стійкості деревостанів Карпатського регіону (на прикладі Покутсько-Буковинських Карпат)», що представлена на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 06.03.03 «Лісівництво і лісівництво» виконаної Кульбанською Іванною Миколаївною впроваджено у навчальну програму при викладанні дисциплін «Лісова фітонатологія», «Гриби лісів України», «Інтегрований захист лісу», «Захист декоративних рослин» при розкритті питань, що стосуються: визначення видового складу патогенної мікро- і мікобіоти, пов'язаної із деградацією деревостанів за участі ялиці білої; впровадження нових підходів щодо діагностування патологій лісу; вдосконалення заходів щодо підвищення біотичної стійкості лісових насаджень до несприятливої комплексної дії чинників навколишнього середовища збо пом'якшення наслідків такої дії; розробки заходів для запобігання погіршенню санітарного стану лісових насаджень, прогнозування розвитку, поширення та шкодочинності збудників хвороб, на кафедрі лісівництва у підготовці фахівців ОС «Бакалавр» та ОС «Магістр» із спеціальності 205 «Лісове господарство» та 206 «Садово-паркове господарство» у Національному університеті біоресурсів і природокористування України.

Директор ННІ лісового і садово-паркового
господарства, д. с.-г. н., професор

Роман ВАСИЛИШИН

Директор ННІ лісівництва та декоративного
садівництва, к. с.-г. н., доцент

Олександр БАЛА

Завідувач кафедри лісівництва,
к. с.-г. н., доцент

Наталія ПУЗРІНА