

## МАССОВОЕ УСУХАНИЕ ЯСЕНЕВЫХ ЛЕСОВ: ВРЕДОНОСНОСТЬ И ЗАЩИТНЫЕ МЕРОПРИЯТИЯ

Некроз ветвей ясеня – болезнь, которая привела к массовому усыханию ясеневых насаждений на территории Европы. Болезнь поражает главным образом ясеня обыкновенный и ясеня узколистый. Впервые патология была идентифицирована на северо-востоке Польши в 1992 году, но о симптомах сообщалась еще до этого предположительно с 1960-х. Возбудитель был впервые выделен в 2006 году [1]. Ему было присвоено название *Chalara fraxinea* (анаморфа гриба), современное название *Hymenoscyphus fraxineus* (телеоморфа). Болезнь распространяется концентрически со скоростью примерно 30–70 км/год [2].

*H. fraxineus* – инвазивный аскомицет естественный ареал которого расположен в Восточной Азии. Там он является безвредным сапротрофом на листовом опаде *F. mandchurica*. В Европу он попал скорее всего вместе с посадочным материалом маньчжурского ясеня. Только 1% популяции европейского ясеня имеет естественную устойчивость. В Беларуси первые симптомы болезни были замечены в 2003, а возбудитель был идентифицирован в 2010 году методом ПЦР [3]. Из-за усыхания площадь ясеневых насаждений сократилась на более чем 40% и намного больше находятся в плохом фитосанитарном состоянии. С развитием в усыхания в стране увеличилось количество ветровальных деревьев. Болезнь развита во всех ясеневых насаждениях республики, но в южной части меньше из-за более теплого и сухого климата [3]. С ясенем связано обширное сообщество организмов: насекомые, грибы, бактерии. Исчезновение популяции ясеня приведет к вымиранию этих организмов если они не смогут занять новую экологическую нишу. Ясень имеет так же экономическое значение. Древесина ясеня обладает ценными эстетическими свойствами и используется в мебельной промышленности [4].

Размножение гриба происходит преимущественно аскоспорами, которые летом выбрасываются в воздух из апотеций аскоспоры и разносятся с ветром [5]. Попадая на листья споры закрепляются с помощью слизистой матрицы. Из споры прорастает зародышевая трубка с диском на конце, который прикрепляется к листовой поверхности [5]. Затем образуются апрессории они вызывают ферментативную деградацию листовой поверхности и прорастают в эпидермис листа. Первые симптомы проявляются через 2 недели. На листьях образуются некрозы, ко-

торые переходят в центральные жилки, а затем в черешки. Через черешки гриб попадает в побеги и вызывает их отмирание. Прорастание гиф гриба в одревесневшие побеги является тупиковой стадией развития патогена. Она не несет пользы для размножения патогена, потому что плодовые тела на побегах не образуются, однако смертельно опасна для растения т.к. приводит к отмиранию кроны. На азиатском *F. mandchurica* гифы гриба не распространяются дальше черешка листа [6].

Осенью листья опадают, на их черешках формируются черные псевдосклеротические пластинки. [5] С их помощью патоген переживает негативное воздействие внешних факторов во время зимы. Развитие грибных сообществ на опаде здоровых ясеней отличается от такового на зараженных. В здоровых листьях после опадания некоторое время преобладают аскомицеты рода *Dothideomycetes* к апрелю аскомицеты замещаются базидиомицетами рода *Mycena*. [7] В зараженных листьях среди аскомицетов доминировал *H. fraxineus* а рост биомассы *Mycena* spp. наблюдался в июне. Грибные сообщества с участием *H. fraxineus* в целом характеризуются низким видовым разнообразием в сравнении со здоровыми. *H. fraxineus* имеет также ряд преимуществ над сапротрофами в листовом опаде: патоген находился в черешках и листовых пластинках до опадания и успевает накопить биомассу; псевдосклеротическая пластинка защищает гифы патогена от угнетающего воздействия микробов и других грибов; патоген выделяет фенольные соединения, которые подавляют возможность базидиомицетов разлагать опад, тем самым уменьшая конкуренцию за питательные вещества [7]. В листовом опаде смешанных насаждений биомасса патогена ниже по сравнению с чистыми из-за большего видового состава и биомассы сапротрофов на листьях других пород. Сапротрофы других листовых пород оказывают антибиотическое воздействие на гриб угнетая его рост [8]. В следующий вегетационный период, апотеции снова выбрасывают аскоспоры [9]. Считается, что конидии играют роль в образовании аскоспор т.к. на одной апотеции обнаруживаются следы различных родительских особей. Ослабление дерева приводит к заражению корней гнилями рода *Armillaria* [10]. Из-за деградации корневой системы деревья подвержены ветровалу.

На ветвях ясеня и на черешках листового опада помимо возбудителя усыхания находится огромное количество эндофитов сапротрофов и микробов. Они могут подавлять рост мицелия *H. fraxineus* выделением токсичных веществ, некоторые виды *in vitro* даже показали лизис мицелия патогена. Например, в исследовании бактериальных сообществ на антагонизм к *H. fraxineus* эффективность продемонстрировали бактерии родов *Sphingomonas*, *Pontaea*, *Bacillus*, *Pseudomonas* [11].

Сапротрофы оказывающие ингибирующее действие за счет выделения вторичных метаболитов также потенциально являются эффективными антагонистами. Это, например аскомицеты *Aureobasidium pullulans*, *Coniocheta* spp., *Epicoccum nigrum*, *Fusarium lateritium*, *Malbranchea* sp. и *Pseudoeleophoma polygoncola* [12]. Эндифитные грибы, выделанные из черешков листьев ясеня *in vitro* оказывают антибиотическое влияние на мицелий *H. fraxineus*. Это такие виды как *Cytosporum pruinose*, *Fusarium lateritium*, *Boeremia exigula*, *Phlyctema vagabunda* [13]. Данные об антагонизме всех этих видов были получены *in vitro*, но их поведение *in planta* будет отличаться из-за воздействия различных абиотических и биотических факторов. Оценка возможности использования видов-антагонистов для биоконтроля должна основываться на полевых испытаниях. Сравнительно не изученным является влияние миковирусов на *H. fraxineus* и возможности их использования как агентов биоконтроля: HfMV-1 найденный в Европе, и HfMV-2 найденный в Японии [14]. В Европе для борьбы с усыханием каштана вызываемым *Cryphonectria parasitica* широко используется миковирус *Cryphonectria hipovirus 1* из семейства *hyoviridae* [15]. Миковирусы передают так называемую гиповирулентность – снижается скорость роста и способность к споруляции [14]. Гиповирулентность передается двумя путями горизонтально (мицелием) и вертикально (спорами) [14]. Митовирус 1 обладает хорошей заражаемостью его РНК выделяется в 80% инокуированных образцов, но плохо снижает вирулентность штаммов, поэтому сейчас считается, что он имеет низкий потенциал биоконтроля. Митовирус 2 потенциально может использоваться для биоконтроля т.к. значительно снижает скорость роста и потенциально вирулентность (для оценки вирулентности нужно больше экспериментальных данных), но его РНК выделяется в 16% инокуированных образцов. Таким образом для раскрытия потенциала митовируса 2 стоит исследовать размножение инокуированных штаммов аскоспорами и инокуировать зараженными штаммами саженцы ясеня для оценки вирулентности.

На основании высокой генетической изменчивости в популяции и различии в агрессивности патогенности и вирулентности штаммов возможна селекция патогена, на признаки нужные для инженеров-лесопатологов. Штамм с селекционно выведенной малой агрессивностью инокуированный митовирусом 2 был бы эффективным агентом биоконтроля.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. T. Kawalski. *Chalara fraxinea* sp. nov. associated with dieback of ash (*Fraxinus excelsior*) in Poland. *Forest. Pathology*, volume 36 issue 4, August 2006 – p. 264–270.
2. R. Enderle, J. Stenlid, R. Vasaitis. An overview of ash (*Fraxinus*

spp.) and the ash dieback disease in Europe. CABI Reviews 2019.

3. Ярук А.В. Звягинцев В.Б. Распространенность халарового...// Труды БГТУ. №1. Лесное хозяйство, 2015. – С. 207–210.

4. Pacia A., Borowik P., Hsiang T, Marozau A., Matić S., Oszako T. Ash Dieback in Forests and Rural Areas.... Forests 2023 14(11).

5. Cleary M.R., Daniel G., Stenlid J. Light and scanning... //Forest Pathology volume 62 issue, 6, December 2013. – P. 1294–1301.

6. Nielsen L., McKinney L., Hietala A., Kjær E. The susceptibility...// European Journal of Forest Research. V. 136, 2017 – P. 59–73.

7. Kosawang C., Børja I., Herrero M., Nagy N., Lene R. Nielsen, Solheim H., Timmermann V., Hietala M. Fungal succession in decomposing ash leaves colonized... // Front. Microbiol., V. 14, 2023.

8. Bartha B., Mayer A., Lenz H.D. Acceleration of ash petiole decomposition to reduce *Hymenoscyphus fraxineus*... // Baltic Forestry, 2017, Vol. 23, No. 1, 82–88.

9. Fones H.N., Mardon C. Gurr S. A role for the asexual spores in infection of *Fraxinus excelsior*... // Scientific Reports. V. 6. 2016.

10. Звягинцев В.Б., Сазонов А.А. Массовое усыхание ясеня обыкновенного в Беларуси // Грибные сообщества лесных экосистем: материалы координационных исследований. 2012. – Т. 3. – С. 159–178.

11. Bilański P., Kowalski T. Fungal endophytes in *Fraxinus excelsior* petioles ... // Microbiological Research V. 257, 2022.

12. Kowalski T, Bilański P. Fungi Detected in the Previous Year's Leaf Petioles of *Fraxinus excelsior*...// Forests 2021, 12(10).

13. Kristina Ulrich, Regina Becker, Undine Behrendt, Michael Kube, Andreas Ulrich. A Comparative Analysis of Ash Leaf-Colonizing Bacterial Communities Identifies Putative Antagonists of *Hymenoscyphus fraxineus*, Front. Microbiol., Sec. Plant Pathogen Interactions Volume 11. 2020.

14. Wajeaha Shamsi, Jana Mittelstrass, Sven Ulrich, Hideki Kondo, Daniel Rigling, Simone Prospero. Possible Biological Control of Ash Dieback Using the Mycoparasite *Hymenoscyphus fraxineus* Mitovirus 2, Key Challenges Vol. 114, No. 5, 2024.

15. Daniel Rigling, Simone Prospero. *Cryphonectria parasitica*, the causal agent of chestnut blight... // Molecular Plant Pathology volume 19, issue 1, 2018. P. 7–20.