

зультате кондиционные семена, попадая в центральную зону канала, уносятся в отходы.

В целях устранения указанного недостатка нами предложено устройство [1], в основе которого лежит принцип принудительного изменения скорости во взаимно перпендикулярных направлениях восходящего пневмопотока, обеспечивающий равномерное распределение воздушного потока по сечению пневмоканала. Формирование такой структуры пневмопотока, как показали результаты лабораторных и производственных испытаний, позволяет до минимума сократить попадание кондиционных семян в отходы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1]. А. с. 1351700 СССР, МКИ⁴ В 07 В 4/00. Пневмосепарирующее устройство для разделения сыпучих материалов / Б. М. Скрынников, А. И. Землянухин, Б. А. Фрыкин, А. А. Харченко (СССР).— № 4080716/23—03; Заявлено 24.06.86 // Открытия. Изобретения.— 1987.— № 42.— С. 36. [2]. Баранов А. И., Землянухин А. И. Повышение эффективности работы машины для механической обработки семян // Лесн. журн.— 1980.— № 3.— С. 24—26.— (Изв. высш. учеб. заведений). [3]. Землянухин А. И. Машина для механической обработки семян // Лесн. журн.— 1983.— № 1.— С. 124—126.— (Изв. высш. учеб. заведений).

Поступила 17 марта 1992 г.

УДК 630*433.3 + 630*453

КЛАССИФИКАЦИЯ ФАКТОРОВ УСТОЙЧИВОСТИ ЕЛИ К НЕОДНОТИПНЫМ ПАТОЛОГИЧЕСКИМ ВОЗДЕЙСТВИЯМ

А. В. ЛЕБЕДЕВ

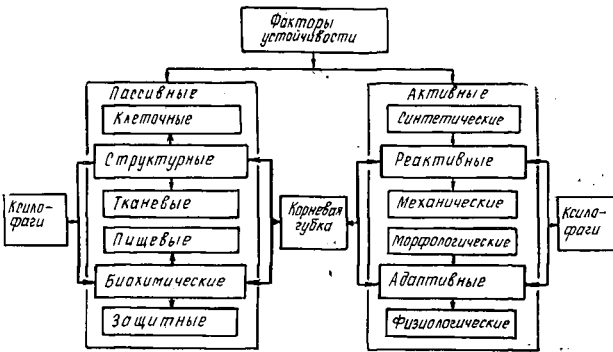
Архангельский лесотехнический институт

Изучение устойчивости деревьев к различным вредным организмам имеет важное значение для разработки системы мероприятий по оздоровлению древостоев [4, 5, 24, 37]. В имеющихся сведениях об естественной сопротивляемости ели по отношению к корневой губке есть заметные пробелы [31, 34], а ряд аспектов взаимоотношений дерева и стволовых насекомых изучен явно недостаточно [13, 33].

Известно, что в процессе коэволюции между корневой губкой и насекомыми-ксилофагами возникли и сформировались взаимовыгодные отношения, которые можно трактовать как приспособления к расширению трофической базы на популяционном уровне [21, 22]. Отдельные аспекты сопряженного воздействия корневой губки и насекомых-ксилофагов на древесные растения изучены также недостаточно. Тем не менее уже сегодня, опираясь на теоретические положения известных ученых [1, 3, 6, 9, 10, 25, 29, 31, 34], суммируя и систематизируя результаты частных исследований, можно составить обобщенную условную классификацию факторов устойчивости ели к корневой губке и насекомым-ксилофагам (см. схему). Подобный подход к значительной степени обусловлен спорностью вопроса о роли стволовых насекомых в очагах корневой губки, решение которого невозможно без четкого представления об общности факторов устойчивости дерева к неоднотипным патологическим воздействиям [15].

В основу нашей классификации положено традиционное деление факторов (механизмов) устойчивости на две большие группы: пассивные и активные.

Пассивные—это факторы устойчивости растений, выражающиеся в особенностях их анатомического строения (структурные) и наличии в клеточном соке определенных химических веществ (биохимиче-



ские), существующие независимо от угрозы нападения патогена или вредителя. В свою очередь, структурные факторы устойчивости дерева можно разделить на клеточные и тканевые, а биохимические — на пищевые и защитные.

1. Структурные.

1. Клеточные.

а) Корневая губка. Гифы гриба проникают в полости клеток двумя путями: через окаймленные поры, разрушая их, или через отверстия в клеточных стенках древесины. В последнем случае стенки клеток, тесно прижатые друг к другу, по-видимому, представляют существенное препятствие для мицелия корневой губки [25]. От их толщины зависит плотность древесины. В экземплярах ели с относительно плотной древесиной мицелий гриба распространяется меньше.

б) Насекомые-ксилофаги. У ели, в отличие от сосны обыкновенной, оболочки выстилающих клеток паренхимы, окружающей смоляные каналы, утолщаются и древеснеют [7]. Для нормального же действия смоловыделительного аппарата необходимы тонкие эластичные оболочки. Наблюдаются три вида структурных изменений смоляных ходов ели: утолщение и одревеснение оболочек эпителиальных клеток, отмирание одревесневших клеток эпителия и окружающей паренхимы, образование тиллоидов неодревесневшими клетками. В свою очередь, скорость процессов старения смоляных ходов у разных экземпляров ели неодинакова, а в выделении живицы участвуют смоляные ходы заболони всего ствола [12]. Это свидетельствует о важном косвенном значении быстроты анатомических изменений на клеточном уровне для энтомоустойчивости ели. Роль клеточных факторов пока выяснена не полностью и требует дополнительного изучения.

2. Тканевые.

а) Корневая губка. Гриб разрушает в основном внутреннюю древесину, а наружные слои заболони более устойчивы и продолжают функционировать. Древесина ложного ядра разрушается очень медленно вследствие ее разбухания и уплотнения по мере созревания, что приводит к значительному сокращению поверхности тканей, доступных действию ферментов гриба. Неоднородность строения центральной и заболонной частей ствола ели обуславливает их различную сопротивляемость гниению, которая возрастает от основания ствола к вершине и от центра к периферии [36, 40].

б) Насекомые-ксилофаги. Толщина и характер строения коры имеют определенное значение для энтомоустойчивости ели, хотя ослабленное дерево заселяется ксилофагами независимо от данных признаков. Экземпляры ели с толстой корой надежнее защищены от механических повреждений, а пластинчато- и чешуйчатокорые особи меньше подвер-

жены перегреву. Подчеркивая важное косвенное значение структурных особенностей мертвой коры в энтомоустойчивости ели, нельзя упускать из виду, что судьба потомства ряда ксилофагов во многом зависит от толщины луба. Так, жизнедеятельность большого елового лубоеда всегда связана с толстой корой, а заселение дендроктоном части ствола с более тонкой корой приводит к быстрому отмиранию и высыханию тканей луба, а следовательно, и гибели личинок.

II. Биохимические.

1. Пищевые.

а) Корневая губка. Ингибирующее влияние на рост мицелия оказывает недостаток ряда углеводов, солей органических кислот некоторых азотистых оснований и элементов минерального питания [25]. Из числа углеводов наибольшее трофическое значение имеют моносахариды: D-глюкоза, D-рибоза, D-рибулеза, D-фруктоза и D-ксилоза, а из солей органических кислот — соединения, входящие в циклы Кребса и глиоксиловой кислоты. Из источников азотного питания для корневой губки наиболее доступны аминокислоты, а из элементов минерального питания самое важное значение имеет фосфор, затем калий, кальций и ряд микроэлементов.

б) Насекомые-ксилофаги. Качество питательного субстрата оказывает исключительное влияние на жизнеспособность насекомых и их потомство [9, 21]. Для развития всех насекомых-ксилофагов необходим набор из 10 незаменимых и 8 заменимых аминокислот, а также ряд углеводов и витаминов. При недостатке каких-либо из этих компонентов увеличивается длительность фаз развития короедов, замедляется рост личинок и в ряде случаев не происходит окукливания. Для короеда-типографа наиболее важными элементами питания являются сахара: трегалоза, арабиноза, фруктоза, сахароза и стахиоза [30], содержание которых в кормовом субстрате может влиять не только на выживаемость потомства, но и на аттрактивный эффект.

2. Защитные.

а) Корневая губка. В стволовой древесине ели существуют химические защитные механизмы, которые предотвращают или задерживают проникновение корневой губки в заболонь. Наибольшее угнетающее воздействие на рост мицелия оказывают фенольные соединения и компоненты живицы [25, 31, 32, 39]. К первым относятся резорцин и таннин, степень подавления роста гриба которыми определяется специфическими особенностями этих веществ и их концентрацией; ко вторым — Δ^3 -карен, а также лимонен, α -пинен, β -пинен и др.

б) Насекомые-ксилофаги. Защищенность деревьев ели от нападения ксилофагов во многом определяется содержанием в смолах монотерпенов [2, 11, 28, 30], из которых α -пинен и β -пинен являются репеллентными для короеда-типографа. Большинство других терпеноидов выполняет подобную функцию лишь в больших количествах. Наиболее токсичны для стволовых вредителей ели Δ^3 -карен, α -терпинеол, терпинил-ацетат и терпинилдиацетат. Однако степень токсичности живицы для насекомых-ксилофагов обуславливается не общим содержанием какого-либо одного компонента, а их сочетанием. В связи с этим эффект терпентина может быть не только летальным, но и сублетальным. Снижается жизнедеятельность жуков, они становятся неустойчивыми к физическому действию смолы, уменьшается яйцекладка.

Активные — это факторы устойчивости растений, проявляющиеся в возникновении специфических защитных реакций (реактивные) и адаптивных преобразований (адаптивные) в ответ на внедрение патогена или вредителя. В свою очередь, реактивные факторы устойчивости можно разделить на синтетические и механические, адаптивные — на морфологические и физиологические.

I. Реактивные.

1. Синтетические.

а) Корневая губка. Торможение роста и развития мицелия вызывается возникновением особой зоны реакции противодействия между тканями здоровой и пораженной древесины. Эта зона имеет серый вплоть до коричневого цвет и отличается высоким содержанием калия, кальция, магния и некоторых других элементов, а также большой концентрацией лигнина [32]. Она характеризуется повышенным биосинтезом биологически активных соединений, главным образом фенольных, а также накоплением токсинов [38]. У деревьев ели, которые после заражения образуют указанную зону, глубина распространения мицелия в естественных условиях оказывается значительно меньшей.

б) Насекомые-ксилофаги. Устойчивость ели к насекомым-ксилофагам в значительной мере зависит от активизации защитных реакций, главным образом за счет повышения биосинтеза биологически активных соединений. Этот процесс тесно взаимосвязан с образованием патологических смоляных каналов, что способствует поддержанию относительно высокого давления в смолопроводящей системе [29]. У деревьев может возникать также раневая паренхима, из которой смола вытекает наружу или внутрь паренхимной тонкостенной ткани [7]. Токсичность живицы ослабленных и заселяемых короедами экземпляров бывает даже несколько выше, чем у здоровых [2, 30], что объясняется перестройкой состава монотерпенов, обеспечивающей сохранение антибиоза.

2. Механические.

а) Корневая губка. Смоляное давление у ели довольно слабое, поэтому гниль в большинстве случаев успевает проникнуть в ствол и водоснабжение кроны нарушается меньше, чем у сосны. Между тем в тканях корневой ели мицелий нередко растет сравнительно медленно в результате сильного засмоления древесины. В ряде случаев на фазе проникновения гнили в ствол заболонь ели реагирует на воздействие грибного патогена усиленным смолообразованием. Вопрос о механическом влиянии живицы ели на рост мицелия корневой губки требует дополнительного экспериментального изучения.

б) Насекомые-ксилофаги. Основным фактором, влияющим на начальный успех атаки короедов, является выделение живицы; что для ели отмечалось многократно [2, 8, 10, 15, 17, 23, 27]. Наиболее резистентные ели оказывают механическое воздействие на короедов, заливая их при попытках внедрения или заполняя живицей маточные ходы жуков. Реже поселения подкорových насекомых гибнут в начальный период прокладки ходов личинками, что является запоздалой реакцией деревьев ели.

II. Адаптивные.

1. Морфологические.

а) Корневая губка. Ель, реагируя на внедрение грибного патогена, способна увеличивать объем корневой системы за счет покоящихся точек роста боковых ответвлений [26]. Это, очевидно, в определенной степени обуславливает отсутствие каких-либо специфических изменений в состоянии кроны в течение весьма продолжительного времени. Однако в ряде случаев ель, пораженная корневой губкой, имеет частично изреженную или равномерно-ажурную крону, но при этом остается достаточно жизнеспособной. Данное явление, по-видимому, можно объяснить адаптивной возможностью дерева регулировать площадь поверхности хвои путем опада при уменьшении объемов ризосферы в результате гниения и отмирания отдельных корней.

б) Насекомые-ксилофаги. Небольшие сухобочины на стволах деревьев ели, иногда образуемые в результате местного поселения подкорových вредителей, в благоприятных условиях зарастают. При более

крупных локальных повреждениях деревьев ели насекомыми-ксилофагами в отдельных случаях наблюдается пограничное зарубцовывание тканей. Обнаженная рана обладает способностью восстанавливать кору и древесину только при защищенности камбия или молодой древесины от высыхания. В противоположной ситуации возможно только обеззараживание раны за счет выделения живицы и пропитывание омертвевших тканей терпенами. Поражение ели во вновь образующейся древесине, а также на краях раны и наплывах из каллюса вызывает появление сначала паренхимной ткани, затем переходной к трахеидной и, наконец, нормальной трахеидной [7, 29].

2. Физиологические.

а) Корневая губка. В ряде случаев даже при поражении всех горизонтальных корней ели дерево остается жизнеспособным, так как питающая и водопроводящая функции осуществляются мелкими корневыми окончаниями, расположенными в гумусовом горизонте почвы, или вертикальными неповрежденными корнями [31]. Кроме того, гибель части корней у деревьев с достаточно высоким потенциалом жизнеспособности нередко приводит к резкому увеличению интенсивности поглощения воды и питательных веществ работоспособной частью корневой системы [12]. Водный ток в стволах деревьев, в том числе ели, передвигается по спирали, что обеспечивает лучшую связь кроны с возможно большей частью корневой системы. Под воздействием корневой губки интенсивность транспирации уменьшается [25], однако на ранних этапах ослабления ели приведенный факт следует, очевидно, расценивать как адаптивную реакцию дерева, обеспечивающую поддержание его водного режима.

б) Насекомые-ксилофаги. Физиологические защитные реакции у деревьев, подвергающихся нападению стволовых насекомых, выражаются в изменении водного режима, активизации углеводного и фосфорного обмена, усилении дыхания луба и повышении давления газа в межклеточных полостях и каналах [6, 29]. У деревьев ели, заселяемых ксилофагами, изменяется осмотическое давление клеточного сока луба [2], которое само по себе не препятствует развитию насекомых и может рассматриваться лишь как один из индикаторов жизнеспособности последних.

Диагностические показатели степени сопротивляемости деревьев ели к поражению корневой губкой и повреждению стволовыми насекомыми достаточно подробно рассмотрены в наших предыдущих работах [14—20].

Предлагаемый системный подход к изучению факторов устойчивости ели раскрывает перспективы для дальнейших комплексных научных исследований в этом направлении. Составленная нами классификация может быть использована при разработке новой системы мероприятий по повышению устойчивости ельников к корневой губке и стволовым вредителям.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [1]. Вавилов Н. И. Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям.— М.: Наука, 1986.— 504 с. [2]. Васечко Г. И. Взаимодействие короедов с кормовыми деревьями // Энтомология.— М.: ВИНТИ, 1981.— Т. 5.— С. 3—139. [3]. Васильев А. П. Корневая губка и устойчивость экосистем хвойных лесов.— Вильнюс: Мокслас, 1989.— 175 с. [4]. Воронцов А. И. Патология леса.— М.: Лесн. пром-сть, 1978.— 170 с. [5]. Воронцов А. И., Мозолевская Е. Г., Соколова Э. С. Технология защиты леса.— М.: Экология, 1991.— 304 с. [6]. Гирс Г. И. Физиология ослабленного дерева.— Новосибирск: Наука, 1982.— 246 с. [7]. Иванов Л. А. Биологические основы добывания терпентина в СССР.— М.; Л.: Гослесбумиздат, 1961.— 290 с. [8]. Ильинский А. И. Вторичные вредители сосны и ели и меры борьбы с ними // Сб. работ по лесному хозяйству ВНИИЛМ.— М.; Л., 1958.— Вып. 36.— С. 178—228. [9]. Исаев А. С., Гирс Г. И. Взаимодействие дерева и насекомых-

ксилофагов.— Новосибирск: Наука, 1975.— 346 с. [10]. Катаев О. А. Короеды и усыхание еловых лесов // Сб. докл. на 29-м чтении памяти Н. А. Холодковского.— Л.: Наука, 1977.— С. 22—43. [11]. Катаев О. А., Аникин А. С. Изучение живицы ели обыкновенной в связи с энтомоустойчивостью // Экология и защита леса.— Л.: ЛТА, 1988.— С. 59—63. [12]. Крамер П., Козловский Т. Физиология древесных растений / Пер. с англ.— М.: Лесн. пром-сть, 1983.— 462 с. [13]. Кривошеина Н. П., Поточкая В. А. Современное состояние исследований насекомых-ксилофагов в таежной зоне европейской части СССР // Животный мир южной тайги.— М.: Наука, 1984.— С. 132—164. [14]. Лебедев А. В. Новый подход к диагностике резистентности ели европейской // Повышение продуктивности лесов и улучшение ведения лесного хозяйства.— М.: МЛТИ, 1980.— С. 110—113. [15]. Лебедев А. В. Энтомоустойчивость ели европейской в рекреационных лесах Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Воронеж, 1983.— 22 с. [16]. Лебедев А. В. Стволовые вредители в рекреационных ельниках и диагностика устойчивости деревьев // Современные проблемы рекреационного лесопользования.— М.: Наука, 1985.— С. 105—106. [17]. Лебедев А. В. Пороги устойчивости деревьев ели к насекомым-ксилофагам // Достижения науки и передового опыта защиты леса от вредителей и болезней.— М.: ВНИИЛМ, 1987.— С. 90—91. [18]. Лебедев А. В. Электроиндикация состояния деревьев ели в очагах корневой губки // Лесн. журн.— 1987.— № 6.— С. 29—33.— (Изв. высш. учеб. заведений). [19]. Лебедев А. В. Патогенные грибы в рекреационных ельниках и диагностика устойчивости деревьев // Проблемы лесоведения и лесной экологии.— М.: Наука, 1990.— Ч. 2.— С. 526—528. [20]. Лебедев А. В. Живичная индикация устойчивости деревьев ели к короеду-типографу // Лесн. журн.— 1991.— № 1.— С. 18—22.— (Изв. высш. учеб. заведений). [21]. Мамаев Б. М. Биология насекомых-разрушителей древесины // Энтомология.— М.: ВНИИТИ, 1977.— Т. 3.— 213 с. [22]. Мамаев Б. М. Симбиоз насекомых-ксилофагов с грибами как фактор повышения их агрессивности // Достижения науки и передового опыта защиты леса от вредителей и болезней.— М.: ВНИИЛМ, 1987.— С. 101—103. [23]. Маслов А. Д., Кутеев Ф. С., Прибылова М. В. Стволовые вредители леса.— М.: Лесн. пром-сть, 1973.— 143 с. [24]. Мозолевская Е. Г., Катаев О. А., Соколова Э. С. Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса.— М.: Лесн. пром-сть, 1984.— 152 с. [25]. Негруцкий С. Ф. Корневая губка.— М.: Агропромиздат, 1986.— 196 с. [26]. Новиков Н. А. Развитие корневой системы у здоровых и пораженных корневой губкой деревьев ели обыкновенной // Лесоведение и лесное хозяйство.— Минск: Высш. шк., 1972.— Вып. 6.— С. 138—140. [27]. Положенцев П. А. Об условиях заселения деревьев вторичными вредителями // Науч. зап. ВЛХИ.— Воронеж, 1950.— Т. 11.— С. 155—168. [28]. Положенцев П. А., Золотов Л. А. Некоторые биологически активные вещества и их значение в энтомо-резистентности древесных растений к стволовым вредителям // Тр ВИЗР.— Л., 1973.— Т. 2.— С. 10—27. [29]. Рожков А. С. Дерево и насекомое.— Новосибирск: Наука, 1981.— 176 с. [30]. Рожков А. С., Массель Г. И. Смолыстые вещества хвойных и насекомые-ксилофаги.— Новосибирск: Наука, 1982.— 148 с. [31]. Федоров Н. И. Корневые гнили хвойных пород.— М.: Лесн. пром-сть, 1984.— 160 с. [32]. Atkubilla M., Aufsess H. V. Untersuchungen über die Pilzbenutzung des Fichtenholzes (*Picea abies* Karst.) // Proceed. Fourth. Intern. Conf. *Fomes annosus* USA.— 1973.— P. 139—162. [33]. Berryman A. A., Raffa K. F., Millstein J. A. Interaction dynamics of bark beetle aggregation and conifer defence rates // *Oikos*—1989.— Vol. 56, N 2.— P. 256—263. [34]. Dimitri L. Persistenzforschung bei der Fichte gegenüber des *Fomes annosus*.— Proceed. Fourth. Intern. Conf. *Fomes annosus*. USA.— 1973.— P. 76—80. [35]. Holdentröder O. *Heterobasidion annosum* und *Armillaria mellea*: Aktuelle Forschungsansätze zu zwei alten forstpathologischen Problemen // Schweiz. Z. Forstwesen.— 1989.— Bd. 140, N 12.— S. 1055—1067. [36]. Kliefoth R. Sporenkeimung und Mizelwachstum in Holzaustrüngen verschiedener Fichten // Proceed. Fourth. Intern. Conf. *Fomes annosus* USA.— 1973.— P. 81—85. [37]. Schwerdtfeger F. Die Waldkrankheiten.— 4. Aufl.— Hamburg und Berlin: Verl. Paul. Parey, 1981.— 486 S. [38]. Stenlid J., Johanson M. Infection of roots of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) by *Heterobasidion annosum* // Eur. J. Forest. Pathol.— 1987.— Vol. 17, N 4.— P. 217—226. [39]. Weissenberg K. Resistance of *Picea abies* to *Heterobasidion annosum* // Proceed. Intern. Conf. on Problems of Root and Butt Rot in Conifers.— Münden, 1980.— P. 67—74. [40]. Zycha H., Ahrberg H., Courtois H. Der Wurselschwamm (*Fomes annosus*) und die Rotfäule der Fichte (*Picea abies*).— Hamburg und Berlin: Verl. Paul. Parey, 1976.— 83 S.