

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПОВРЕЖДЕНИЙ ЗЕЛЕННОГО ЯСЕНЯ ГУСЕНИЦАМИ ВЪЕДЛИВОЙ ДРЕВЕСНИЦЫ

Р. П. Барыкина, О. В. Вальцова

В полезащитной лесной полосе, заложенной под Волгоградом в 1949—1950 гг. и постоянно наблюдаемой комплексной экспедицией Московского университета, деревья зеленого ясеня (*Fraxinus viridis* Michx.) в последние годы оказались сильно поражены въедливой древесницей (*Zeuzera pyrina* L.). Внешне поврежденные деревья выглядят здоровыми, нормально растут, плодоносят, и лишь отдельные сильно подточенные гусеницами ветки надламываются и засыхают. Цикл развития гусеницы протекает в течение 3 лет. Гусеницы I и II года продельвают ходы в черешках листьев и в молодых побегах, окукливание же происходит в более толстых многолетних ветвях (диаметром не менее 3—4 см).

Для оценки степени повреждений важно не только учитывать биологию вредителя, которая достаточно уже хорошо изучена энтомологами (Анфинников, 1961, 1962, 1963; Маслов, 1970; Махмадзиев, 1971 и др.), но также выяснить характер повреждений и ответную реакцию на них дерева. Такого рода исследования были выполнены с помощью сравнительноанатомического изучения здоровых и поврежденных деревьев зеленого ясеня.

Согласно литературным данным, бабочка въедливой древесницы откладывает яйца по одиночке в пазухи листьев и на листовые почки или кучками в трещины коры и в старые ходы. По указаниям А. Р. Махмадзиева (1971), въедливая древесница откладывает яйца без выбора определенного места. Наши исследования показали, что развитие гусеницы начинается на черешках листьев или на однолетних побегах. Входное отверстие, продельваемое гусеницами в однолетнем побеге, находится на пазушной почке (рис. 1, а) или, реже, непосредственно на стебле около нее. Именно в этих участках гусеница легко прогрызает первичную покровную ткань и попадает непосредственно в зону живых паренхимных клеток веточной брешы (лакуны), по которой легко проникает в сердцевину, где прокладывает в восходящем направлении ход диаметром от 0,7 до 1,5 мм, извилистый или слегка спирально закрученный, с диаметром входного отверстия около 1 мм. На черешке нередко можно обнаружить 2, реже, 3 хода. Диаметр хода в черешке — 0,8—1 мм.

Поскольку клетки веточной брешы и широкая перимедуллярная зона сердцевины служат местом накопления большого количества зерен запасного крахмала, гусеницы в них быстро развиваются.

Наблюдения показывают, что начало массового развития гусениц совпадает во времени с накоплением в растении крахмала. Углеводы,

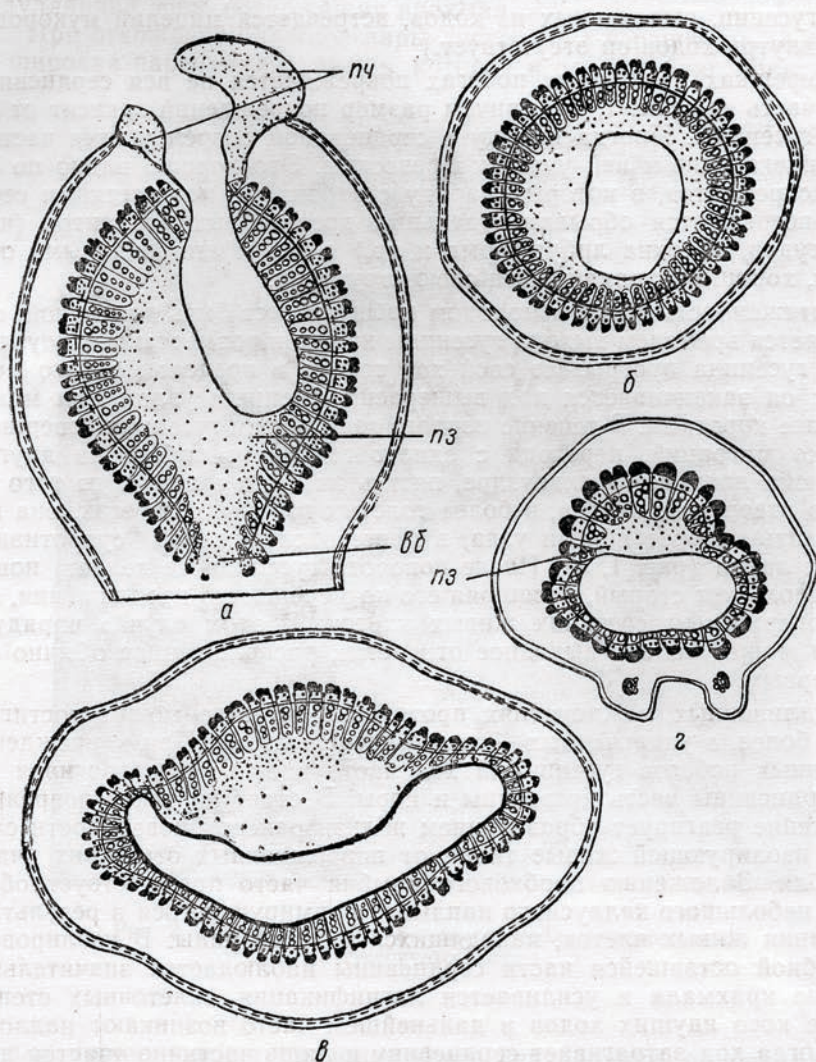


Рис. 1. Схема (а) однолетнего побега зеленого ясеня с гусеничным ходом (пч — пазушная почка, вб — веточная брешь, пз — перимедуллярная зона); б — однолетний побег с гусеничным ходом в центре органа; в — поворот гусеничного хода вблизи узла; г — схема поперечного среза черешка листа с гусеничным ходом в сердцевине

очевидно, являются основным продуктом питания гусениц. Гусеницы, видимо, выделяют ферменты, способствующие по мере их продвижения перераспределению запасных веществ в побеге и черешке. Наблюдается как бы отток питательных веществ из коры, сердцевинных лучей и дре-

весинной паренхимы в участки, непосредственно граничащие с ходом. Йодная реакция обнаруживает здесь огромное количество крахмальных зерен. Гусенице доступно лишь содержимое разрушенных ею клеток, она не может растворять клеточные оболочки, а лишь прогрызает их, в связи с этим в ее экскрементах можно видеть отдельные группы неповрежденных паренхимных клеток, содержащих крахмал. (Нередко в экскрементах гусениц, выделенных из ходов, встречается мицелий муконовых грибов; внутри ходов он отсутствует.)

В черешках и молодых побегах повреждается не вся сердцевина, а лишь часть ее (рис. 1, б), причем размер повреждений зависит от величины гусеницы. Иногда наряду с сердцевиной повреждаются частично и прилегающие к ней участки древесины. Это хорошо видно по составу экскрементов, в которых наряду с паренхимными клетками сердцевины встречаются обрывки отдельных древесинных элементов (членики сосудов, волокна либриформа и др.) с лигнифицированными оболочками, хорошо сохраняющими свою структуру.

Протяженность ходов в молодом побеге может быть различной; она определяется временем выхода гусеницы из яиц и размером междоузлий. Обычно гусеница прогрызает свой ход только в пределах одного междоузлия; он заканчивается под вышерасположенным узлом или может быть более коротким. В течение первого года жизни гусеница совершает несколько миграций, переходя с одного годичного побега на другой. Обычно она покидает междоузлие, пятясь назад, и выходит из того же входного отверстия; иногда, в более толстых годичных побегах, она может сделать поворот вблизи узла, в месте расположения супротивных веточных лакун (рис. 1, в). После поворота гусеница не делает новый ход, а использует старый, расширяя его по мере своего продвижения, питаясь содержимым соседних живых клеток. В этом случае наряду с входным может быть и выходное отверстие, расположенное обычно рядом с первым.

В удлинённых междоузлиях протяженность хода может достигать 12 см и более, в укороченных — всего несколько мм. При повреждении укороченных побегов гусеничный ход часто идет косо, затрагивая помимо сердцевины часть древесины и коры. В ответ на такое повреждение растение реагирует образованием вблизи раневой поверхности слоя пробки, изолирующей живые ткани от поврежденных отмерших участков стебля. Заложению пробкового камбия часто предшествует образование небольшого каллусного наплыва, формирующегося в результате разрастания живых клеток, находящихся у краев раны. В изолированной пробкой оставшейся части сердцевины наблюдается значительное сполнение крахмала и усиливается лигнификация клеточных стенок. В случае косо идущих ходов в дальнейшем часто возникают надломы веток. Когда ход затрагивает сердцевину и лишь частично участок древесины, прилегающей к нему, никакой заметной реакции со стороны растения в ответ на повреждения гусеницей, помимо лигнификации, не наблюдается.

На первый взгляд не совсем понятен выбор гусеницей для своего развития черешка листа. Но он оказывается не случайным. Черешок листа зеленого ясеня повторяет строение годичного побега: под эпидермисом располагается слой колленхимы, сменяющийся глубже тонкой паренхимой; на границе с проводящими пучками имеется эндодерма в виде крахмалоносного влагалища. Таким образом, периферическая часть черешка сходна с первичной корой стебля. Проводящие пучки коллатеральные, расположены замкнутым кольцом, слегка прерываю-

щимся с адаксиальной стороны черешка участками склеренхимы; ксилема обращена внутрь органа. Помимо кольца центральных пучков наблюдаются два дополнительных пучка снаружи от него (рис. 1, з). В этой части черешок имеет два небольших тонких крыла, в которых с внешней стороны пучков, сразу же под эпидермисом, хорошо выражена хлоренхима (столбчатая и губчатая). В сердцевине черешка выделяется перимедуллярная зона, содержащая крахмал.

При отхождении каждой пары листочков в черешке листа образуется широкая паренхимная брешь, которая и служит благоприятным мес-

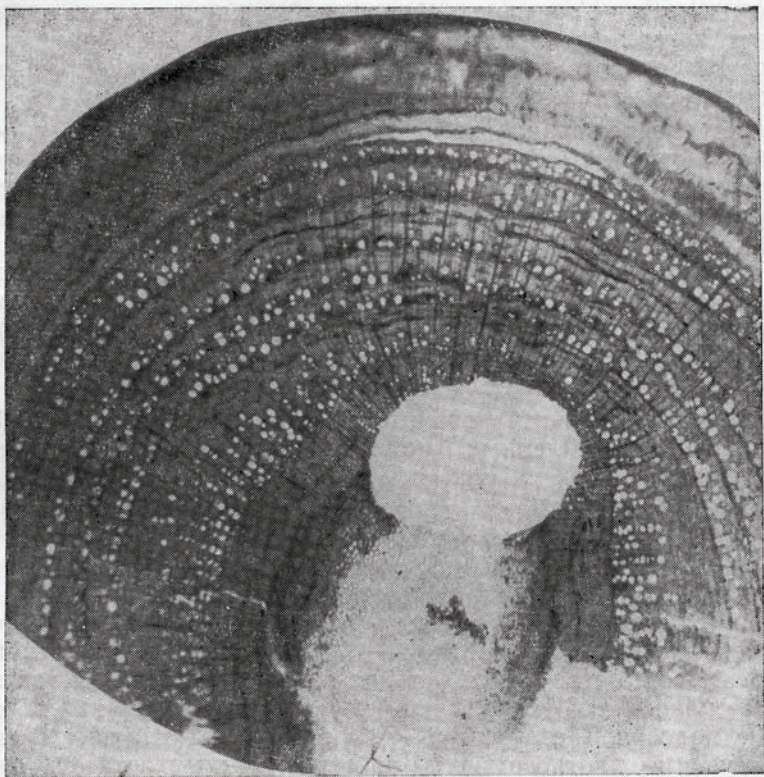


Рис. 2. Поперечный срез 8-летнего стебля зеленого ясеня с гусеничным ходом

том для проникновения гусеницы в его центральную паренхимную зону — сердцевину. Гусеничный ход и здесь протягивается от входного отверстия лишь до следующей развилки черешка, не доходя несколько миллиметров до вышерасположенной пары листочков. Остается неясной причина ограниченности гусеничного хода, так как размер сердцевины и перимедуллярной зоны в этих местах черешка и в узлах годовичного побега остается почти таким же, как и в междоузлиях, а питательных веществ достаточно. Очевидно, причины нужно искать не в особенностях структуры, а скорее в физиологической или биохимической специфике этих участков. На черешке обычно развиваются самые молодые гусеницы, позже гусеницы переходят на одногодичные побеги, а затем и многолетние ветви.

Перезимовавшие гусеницы питаются, проделывая ходы в 2-летних и более старых ветвях дерева, проникая внутрь через листовую рубец, спящую почку, а возможно, и через трещины коры (диаметр входных отверстий 1—1,5 мм и более). Нередко на 2-летних побегах встречались и молодые гусеницы (до 3 мм длины), диаметр таких ходов не превышал 0,7 мм, но, как правило, многолетние ветви являются местом поражения более взрослых гусениц II года генерации.

Перед окукливанием гусеница проникает в более толстые ветви или даже в ствол дерева. Как отмечает М. А. Анфинников (1962), вылет бабочек происходит на третий календарный год. В толстых ветвях гусеницами повреждается преимущественно сердцевина и прилегающие к ней 2—5 слоев древесины (рис. 2), которые к этому времени утрачивают способность проводить водные растворы, так как эта часть древесины уже включилась в естественный процесс ядрообразования.

Обычно повреждения ясеня древесницей связывают с неблагоприятными засушливыми условиями его произрастания. При этом отмечают, что очаги массового заражения в степи совпадают с наступлением наиболее засушливого периода, когда заметно снижаются жизненные процессы, в связи с чем уменьшается сопротивляемость деревьев (Кгаепег, 1953; Анфинников, 1962, 1963; Хватова, 1965). Как раз этот период, как указывает М. А. Анфинников (1962), совпадает с периодом кульминации лета бабочек въедливой древесницы (июнь — август). Несмотря на сильную зараженность гусеницами, деревья продолжают в течение многих лет развиваться и плодоносить.

Мы провели сравнительноанатомическое исследование побегов и листьев сильно поврежденных и контрольных деревьев, взятых с одних и тех же участков.

Листовая пластинка ясеня дорзивентральная с чертами ксероморфной структуры. Хорошо выражена складчатая кутикула, особенно на нижней стороне листа. Эпидермис толстостенный, в некоторых его клетках содержатся многочисленные мелкие кристаллы оксалата кальция. Устьица приурочены к нижней стороне листа, слегка погруженные, обычно собранные группами (по 4—7), аномоцитные и циклоцитные, разных размеров; встречаются устьица-близнецы. Среди клеток эпидермиса, преимущественно нижнего, имеются многочисленные железистые и простые волоски. Мезофилл 6—7-слойный: 2—3 верхних слоя представлены узкими плотносомкнутыми палисадными клетками, губчатый мезофилл из мелких округло-лопастных клеток. Проводящие пучки коллатеральные, закрытые, со склеренхимной и паренхимной обкладками на периферии.

В пределах каждого листа наблюдается изменчивость анатомической структуры отдельных листочков, подобная таковой у листьев годовичного побега в зависимости от их ярусности. С переходом от первой пары листочков к последующим увеличивается длина жилок и число устьиц на единицу поверхности листа (таблица), возрастает число слоев мезофилла и его плотность.

Отмеченная возрастная изменчивость листочков в пределах пластинки листа обусловлена особенностями его онтогенеза. Зачатки листочков перистого листа ясеня возникают в акропетальном порядке благодаря неравномерному плоскостному росту верхней части примордиального листа (Дейнега, 1902; Ефимова, 1968). Верхний листочек возникает на апексе оси листа. Каждый листочек по характеру своего развития напоминает простой лист. Заложившиеся листочки далее развиваются неодновременно. Апикальный, как отмечает В. А. Дейнега,

**Изменение числа устьиц и протяженности жилок в пределах
одного листа у контрольного и поврежденного экземпляров зеленого
ясеня (среднее арифметическое из 50 измерений)**

Листочки	Число устьиц на 1 мм ²		Протяженность жилок (в мм на 1 см ²)	
	контроль	поврежденные	контроль	поврежденные
Конечный	320	360	1150	1060
III пара	335	390	1160	1094
II пара	312	316	1156	1094
I пара	273	250	922	863

и средние боковые сегменты растут более энергично, чем сегменты, расположенные выше и ниже этих средних. Этим, в частности, определяется изменение числа устьиц и протяженность жилок на единицу поверхности в пределах пластинки одного листа.

Изучение анатомического строения листьев деревьев, поврежденных древесницей, и контрольных не обнаружило существенных различий между ними. У поврежденных экземпляров немного увеличено число устьиц: с 335 (III пара листочков) в контроле до 390 у листьев поврежденного экземпляра. Протяженность жилок остается такой же или несколько уменьшается (таблица).

Нет различий и в анатомическом строении побега. Однолетний побег на поверхности имеет слой мелкоклеточного толстостенного эпидермиса с мощной кутикулой. Пробка возникает субэпидермально в результате переклиналильных делений клеток пластинчатой колленхимы. Число слоев пробки в сентябре достигает шести. Колленхима и паренхима коры является местом накопления в конце лета значительного количества запасного крахмала. Луб развит сравнительно слабо. В однолетнем стебле бросаются в глаза крупные группы первичных лубяных волокон. Начиная со второго года камбий почти ежегодно откладывает обычно по слою толстостенных вторичных лубяных волокон, которые образуют группы, собранные в тангентальные полосы.

Вследствие характерного расположения лубяных волокон во флоэме довольно хорошо выражена годичная слоистость. Мягкий луб представлен ситовидными трубками с сопровождающими клетками, тяжами лубяной паренхимы и 1—3-рядными сердцевинными лучами. Членики ситовидных трубок с горизонтальными или слегка наклоненными конечными стенками; в последнем случае часто развивается сложная ситовидная пластинка из 2—4 участков с ситовидными прободениями. Имеются и боковые ситовидные поля. Число сопровождающих клеток, связанных с одним члеником ситовидной трубки, варьирует от 1 до 3, иногда они короче членика и располагаются с разных его сторон. От лубяных волокон ситовидные трубки отделены тангентальными полосками клеток тяжелой паренхимы (в тяже 2—4 клетки). Помимо крахмала в клетках паренхимы нередко присутствуют многочисленные мелкие кристаллы оксалата кальция. Ширина проводящей флоэмы невелика (около 0,2 мм). В непроводящей флоэме отмечаются возрастные структурные изменения тканей, непосредственно связанных с процессом утолщения побега. Наряду с облитерацией ситовидных трубок происходит де-

латация сердцевинных лучей, их агрегация, а также деление и увеличение размеров клеток лубяной паренхимы. Рядом с лубом отдельные элементы лучей и осевой паренхимы склерифицируются, превращаясь в склерейды.

Древесина кольцесосудистая; членики сосудов с простой перфорацией, пористые. Либриформ простой и перегородчатый, поры с окаймлением. Древесинная паренхима обильная, паратрахеальная; в весенней части годовичного кольца вазикентрическая-крыловидная, в средней — замкнутокрыловидная, в поздней — крыловидная, замкнутокрыловидная, метатрахеальная и терминальная; в тяже 3—5 клеток. Обилие паренхимы определяет ранее затилловывание сосудов спелой древесины. Сердцевинные лучи 1—3-рядные, гомогенные, слегка гетерогенные и гетерогенные. В более старых побегах хорошо дифференцирована ядровая древесина. Широкая сердцевина на периферии имеет 6—7-слойную мелкоклеточную перимедулярную зону, богатую запасным крахмалом. В центральной части сердцевины крахмал отсутствует. С возрастом клеточные оболочки сердцевинной паренхимы сильно утолщаются и одревесневают. В целом побег зеленого ясеня обнаруживает черты ксероморфной структуры.

Существенных изменений в анатомической структуре ветвей у поврежденных экземпляров по сравнению с контролем обнаружено не было. Отмечается лишь несколько более повышенная лигнификация отдельных элементов и немного сниженная камбиальная активность, что проявляется в образовании более узких годовичных колец древесины.

Сравнительноанатомические исследования здоровых и поврежденных деревьев выявили, что въедливая гусеница повреждает преимущественно сердцевину и частично прилежащие к ней слои уже непроводящей древесины, не затрагивая активных проводящих участков коры, камбия и древесины и тем самым заметно не влияя на физиологические процессы и анатомическую структуру. Поэтому вредоносное воздействие гусениц на дерево в целом невелико.

Сильно поврежденные въедливой древесницей деревья зеленого ясеня в условиях степи могут дальше развиваться и плодоносить. Происходит лишь частичный выпад из кроны веток (сильно подточенных в молодом возрасте гусеницами), которые не могут удержать развивающихся на них побегов, надламываются и опадают.

ЛИТЕРАТУРА

- Анфинников М. А. 1961. Древесница въедливая и борьба с ней. Киев.
Анфинников М. А. 1962. О географическом распространении древесницы въедливой (*Zeuzera pyrina* L.) и зонах ее вреда. «Зоол. журн.», т. 12, вып. 12.
Анфинников М. А. 1963. Древесница въедливая. «Защита растений», № 10.
Дейнега В. А. 1902. Материалы по истории развития листа и заложению в нем сосудистых пучков. М.
Ефимова М. А. 1968. Заложение и развитие листа ясеня обыкновенного. «Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та», т. 333.
Маслов А. Д. 1970. Вредители ильмовых пород и меры борьбы с ними. М., «Лесная промышленность».
Махмадзиев А. Р. 1971. Наблюдения за биологией древесницы въедливой (*Zeuzera pyrina* L.) в лесных полосах на светлокаштановых почвах. «Межфакультет. научн. конф. МГУ по сельск. хоз-ву. Тез. докл.» Изд-во МГУ.
Хватова Л. П. 1965. Краткие физиологические исследования здорового и больного дерева ясеня обыкновенного. «Сб. асп. работ Воронежск. лесотехн. ин-та», вып. 1.
Краемер G. D. 1953. Die Kritischen Grenzen der Brutbaumdisposition für Borkenkäferbefall an Fichte. «Z. angew. Entomol.», Bd. 34, H. 4.

**A MORPHOLOGICAL-ANATOMICAL INVESTIGATION OF DAMAGE
CAUSED TO *FRAXINUS VIRIDIS* MICHX. BY *ZEUZERA
PYRINA* L.**

R. P. Barykina, O. V. Valtsova

Summary

The burrows are confined to the central parts of the peduncle and stalk, passing mainly along the core without shutting out the conductive sections of bark and wood. The extent of the burrow is restricted to one internode. In response to the damage the lignification of near-by elements is intensified and, in the case of oblique burrows, calluses and cork are formed. No substantial alterations were observed in the anatomical structure of the branches and leaves of damaged trees.
