

Г. И. Гирс, А. С. Исаев

Особенности физиологии лиственницы сибирской в связи с нарушением устойчивости к стволовым вредителям

(Институт леса и древесины СО АН СССР)

Формирование очагов стволовых вредителей тесно связано с физиологическим состоянием дерева. Известно, что трофические связи хвое- и листогрызущих насекомых, в частности качественный состав пищи, один из важнейших факторов увеличения численности популяции на начальных этапах массового размножения [9, 12]. На конечных этапах градации, наряду с факторами биотического и абиотического порядка, состав пищи оказывает существенное влияние на снижение численности насекомых до норм межвспышечного периода.

Развитие под корой насекомых-ксилофагов сопряжено с активным противодействием дерева. Успешное нападение этих вредителей возможно лишь при условии ослабления дерева и падения активности его защитных реакций.

Изучение устойчивости древесных пород к насекомым-ксилофагам показало, что деревья, подверженные нападению этих насекомых, отличаются от здоровых по ряду физиологических показателей [6, 7, 11]. Однако, использование этих показателей без учета типов отмирания деревьев [2, 3] значительно затрудняет прижизненную диагностику состояния, а в ряде случаев делает ее невозможной. Кроме того, поиски показателей физиологического состояния нельзя проводить без учета их взаимосвязи в общем цикле жизнедеятельности дерева. При большой лабильности жизненных процессов и активизации защитной системы значение отдельных показателей может существенно изменяться. Поэтому установление элементов диагностики следует осуществлять лишь на базе детального изучения основных физиоло-

гических процессов у ослабленных деревьев. Такие исследования проводились нами в горных лесах Тувинской АССР в 1963—1966 гг. В настоящем сообщении излагаются результаты изучения физиологии лиственницы сибирской в очагах массового размножения стволовых вредителей.

Методика работ

Особенности физиологии ослабленных лиственниц изучались на деревьях различных категорий состояния, поврежденных пожаром или гусеницами сибирского шелкопряда. При отборе деревьев на гарях учитывались степень и характер огневого повреждения. Деревья, обесхвоенные гусеницами сибирского шелкопряда, выбирались с учетом времени повреждения (весеннее, летнее, осеннее). В качестве контроля использовались неповрежденные деревья в подобных насаждениях.

В течение вегетационного периода у опытных деревьев изучались водный режим, активность дыхания и окислительных ферментов, углеводный и белковый обмен. С трех-пяти однотипных деревьев каждого варианта на различных участках ствола (1,3 м, $\frac{1}{2}$, $\frac{3}{4}$ высоты) периодически отбирались средние пробы луба для последующих анализов. На тех же объектах одновременно проводились энтомологические исследования, включающие изучение экологических группировок вредителей, эффективность их поселения, пораженность энтомофагами и др.

Водный режим

Ослабление деревьев из-за потери хвои или обжига ствола вызывает изменение водного режима луба. На начальных этапах ослабления возникающие нарушения проявляются, как правило, в повышении влажности лубяных тканей и колебании содержания связанной воды.

Значение переизбытка влаги следует рассматривать в двух аспектах. У обесхвоенных лиственниц с нормально функционирующей корневой системой повышенная оводненность луба обусловлена отсутствием транспирации. При длительном состоянии клеток, близком к тургоресцентному, градиент осмотического давления уменьшается, что приводит к замедлению тока пластических веществ [10]. Такого рода нарушения обычно наблюдаются у лиственниц, обесхвоенных сибирским шелкопрядом в начале вегетационного периода. Несмотря на временную потерю хвои, деревья не

снижают устойчивости к нападению стволовых вредителей и к концу лета восстанавливают нормальную жизнедеятельность.

Характер изменения водного режима хорошо иллюстрируется динамикой содержания воды, связанной коллоидами клеток. В начале ослабления, когда дерево еще не подвержено нападению насекомых, количество связанной воды не обнаруживает существенных отклонений, а иногда даже выше, чем у здоровых деревьев. Падение гидрофильности протоплазмы, свойственное более поздним этапам ослабления, вызывает уменьшение связанной воды. Наблюдаемое при этом снижение осмотического давления [13, 14, 15, 16,] вызывает уменьшение концентрации клеточного сока из-за насыщения клеток водой и повышения экзоосмоса. В подобных условиях избыток влаги в тканях флоэмы уже свидетельствует о патологическом нарушении водного режима и физико-химической структуры протоплазмы.

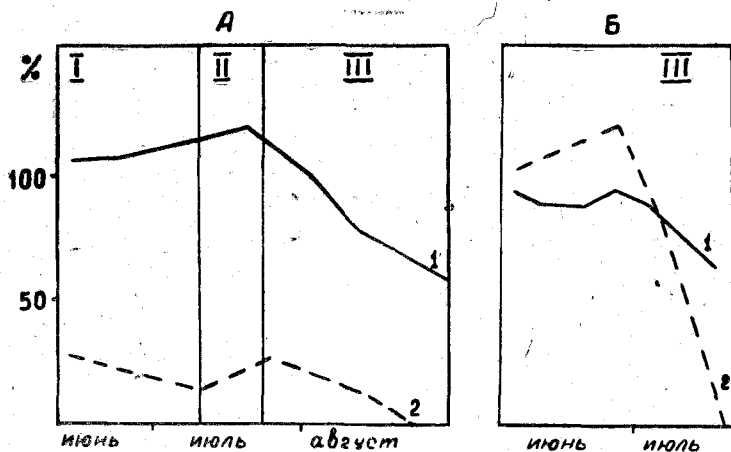


Рис. 1. Динамика водного режима луба ослабленных пожаром лиственниц: А — одновременный тип ослабления, $\frac{1}{2}$ Н; Б — комлевой тип $\frac{3}{4}$ Н. 1 — влажность луба, 2 — количество связанной воды (в % к контролю). I — период, предшествующий заселению; II — период массового нападения продолговатого короеда; III — период разрушения луба личинками вредителей.

Нарушение водного режима луба по высоте ствола сопряжено с характером ослабления и отмирания дерева. У здоровых деревьев луб наиболее насыщен влагой в нижней части ствола. Выше по стволу влажность луба равномерно уменьшается. Различная оводненность тканей луба в отдельных участках ствола при близких по значению показателям

телях сосущей силы, а следовательно, и дефицита тургорного давления клеток, указывает на специфичность водного режима луба на различных высотах [1]. В то же время между оводненностью луба, содержанием в нем связанной воды и экзоосмосом растворимых веществ достоверной коррелятивной связи не обнаруживается. Очевидно, у здоровых деревьев на увеличение связанной воды сказывается в основном не ухудшение оводненности, а приток и отток ассимилятов из хвои.

У деревьев, поврежденных пожаром и ослабленных по одновременному типу, максимальная влажность луба наблюдается в период нападения стволовых вредителей (первая декада июля). Заселение деревьев насекомыми идет очень динамично и заканчивается спустя месяц после появления первых поселенцев. Даже на ранних стадиях ослабления нарушение водного режима по всей высоте ствола носит необратимый характер. Последнее подтверждается быстрым уменьшением количества связанной воды (рис. 1А). После заселения деревьев вредителями и разрушения луба их личинками влажность по всей поверхности ствола снижается почти в два раза, а количество связанной воды падает до минимума.

При огневом повреждении нижней части ствола и лишь частичном опале кроны заселение вредителей идет по комлевому типу. Нарушение водного режима первоначально имеет локальный характер и наиболее отчетливо проявляется в нижней и средней частях ствола, тогда как в кроне с жизнедеятельной хвоей определенное время сохраняется относительная стабильность водного режима. Отмирание деревьев по комлевому типу и формирование экологических группировок насекомых может заканчиваться в один год или растягиваться на два сезона. Однако, изменения водного режима в заселенной части ствола не имеют существенных отличий и в основном сходны с одновременным типом отмирания. Большой интерес представляет изменение водного режима в верхней части ствола, где поселение вредителей смещается во времени на второй год после пожара. Нарушение водного режима здесь наступает лишь после отмирания нижней части дерева. По мере разрушения проводящих тканей личинками вредителей в клетках луба верхней части ствола скапливаются осмотически деятельные вещества, синтез которых продолжается жизнедеятельной хвоей, а отток нарушен. Здесь увеличивается количество связанной воды до момента гибели хвои, когда возникает не компенсируемый ассимиляцией расход углеводов на дыхание, что

снижает водоудерживающую способность тканей и вызывает их ускороенное иссушение (рис. 1б).

Максимальное ослабление лиственниц после осеннего повреждения сибирским шелкопрядом возникает в июле следующего года. Этап, предшествующий нападению стволовых вредителей в условиях Тувы, сопряжен с весенней засухой и характеризуется падением гидрофильности протоплазмы и уменьшением количества связанной воды. Период активного заселения насекомых совпадает с резким увеличением влажности луба.

Активность дыхания и окислительных ферментов

Нарушение нормального течения физиологических процессов лиственницы сопровождается изменением активности дыхательного газообмена. На ранних этапах ослабления наряду с активизацией процесса дыхания возможно и его торможение. Увеличение интенсивности дыхания может быть связано как с усилением процессов синтеза и повышением жизнеспособности дерева, так и с потерей устойчивости и отмиранием. Так, повышение дыхания может сопровождаться накоплением в тканях луба свободных аминокислот. Последнее наблюдается при активном сопротивлении дерева нападению продолговатого короеда, в тех участках ствола, где маточные ходы вредителя интенсивно заливаются живицей (табл. 1).

У резко ослабленных деревьев, подверженных нападению насекомых и отмирающих по одновременному типу, усиление дыхания связано с необходимостью освобождения большого количества энергии для поддержания жизнеспособности клеток. Подобные деревья уже не способны возобновить хвою, поэтому интенсивное дыхание вызывает у них истощение луба пластическими веществами. Временное повышение дыхания на первоначальных этапах гибели дерева сопровождается обеднением растворимыми сахарами и крахмалом (рис. 2).

Снижение дыхания клеток, сопряженное с общим замедлением обмена веществ, характерно для лиственниц, обесхвоенных сибирским шелкопрядом. В подобных условиях торможение дыхания, очевидно, связано с необходимостью стабилизации жизненных процессов на уровне, близком к состоянию покоя. Более жизнеспособные деревья, спустя 30—40 дней после повреждения, прерывают вынужденный покой, активизируют дыхание в лубе и восстанавливают хвою из спящих почек. Это характерно для деревьев, потерявших хвою в начале вегетации. Даже в условиях засух-

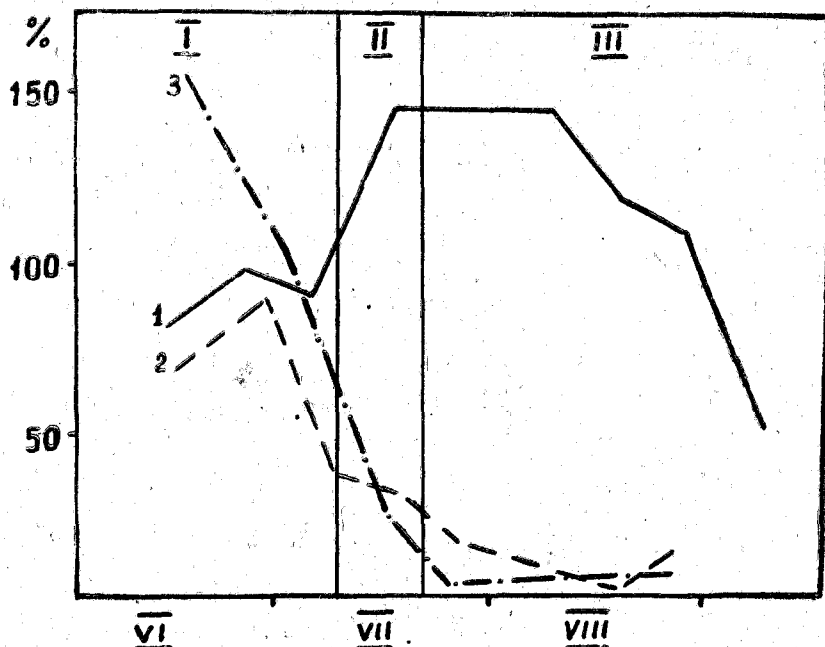


Рис. 2. Изменение интенсивности дыхания и содержания углеводов в лубе лиственниц, отмирающих по комлевому типу (в % к контролю). 1 — интенсивность дыхания, 2 — сумма моно- и дисахаров, 3 — количество крахмала. I, II, III — периоды ослабления.

ливой весны такие деревья не подвергаются нападению вредителей и успешно преодолевают последствия повреждения. Деревья, теряющие устойчивость к стволовым вредителям, почти не возобновляют хвою и в течение лета не активизируют обмен веществ. Такое ослабление обычно возникает у лиственниц, поврежденных сибирским шелкопрядом осенью предыдущего года. Начиная с середины лета эти деревья подвергаются нападению лиственничной златки и усыхают спустя год.

У здоровых деревьев изменение интенсивности дыхания по высоте ствола и в сезонном цикле связано с активностью ростовых процессов в тканях луба и термическим режимом. В первую половину лета наиболее активно процесс дыхания происходит в верхней части дерева, что обусловлено повышенным обменом веществ, и большей прогреваемостью тонкокорых участков ствола. В конце вегетации интенсивное дыхание луба в нижней и средней частях дерева сопряжено

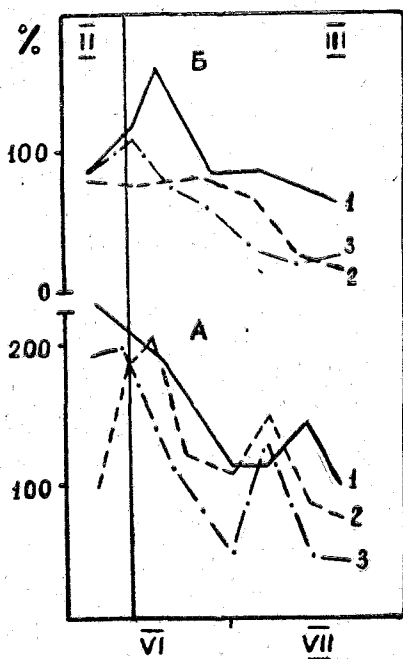


Рис. 3. Изменение окислительно-восстановительных процессов в лубе лиственниц, отмирающих по комлевому типу: А—интенсивность дыхания, Б—редуцирующая способность. 1 — 1,3 м, 2 — $\frac{1}{2}$ Н, 3 — $\frac{3}{4}$ Н. I, II, III — периоды оебления.

с более стабильным термическим режимом под толстой корой, нивелирующим влияние пониженных температур воздуха [1].

Активность окислительно-восстановительных ферментов значительно колеблется в различных частях ствола. Терминальные оксидазы у здоровых лиственниц наиболее деятельны в комле; по высоте ствола их активность уменьшается, причем наименьшую устойчивость обнаруживает пероксидаза.

При комлевом типе отмирания интенсивное дыхание луба, более чем в два раза превышающее контроль, наблюдается в период заселения лиственниц продолговатым короедом (рис. 3а). Редуцирующая способность тканей луба менее изменчива по высоте ствола. Некоторое повышение ее в комле (рис. 3б) при минимальном количестве редуцирующих сахаров, повышенном дыхании и высокой активности полифенолоксидазы, связано, вероятно, с усилением действия дегидраз. При высокой активности полифенолоксидазы, в

два раза превышающей контроль, усиление восстановительной фазы дыхания также подтверждается отсутствием в этот период побурения луба. В свою очередь, повышенная редуцирующая способность на вершине дерева при небольшом дыхании связана с высокой концентрацией моносахаров. На последних этапах отмирания временная активация дыхания в верхней части ствола определяется спецификой отмирания дерева по комлевому типу, о которой говорилось выше.

Углеводный обмен

Известно, что углеводы обязательные компоненты в синтезе важнейших биополимеров растений. Поэтому характер изменения углеводного обмена отражается на общем состоянии растений и может служить одной из основных причин их ослабления [8]. Изучение углеводного обмена у здоровых деревьев показало, что в летнее время из растворимых углеводов в лубе присутствуют фруктоза, глюкоза и сахароза. В конце лета появляется рафиноза, что свидетельствует о подготовке дерева к зимнему покою. В течение всего периода вегетации преобладает сахароза. В период подготовки дерева к зимнему покою максимум углеводов отмечается в верхней части ствола. Распределение крахмала характеризуется равномерным накоплением его к осени.

При одновременном типе отмирания лиственниц быстрое обеднение луба углеводами связано с повышением дыхания. Если в момент, предшествующий нападению вредителей, количество моно- и дисахаров лишь на 17—20% ниже контроля и примерно одинаково по всей высоте ствола, то в период нападения продолговатого короеда количество сахаров быстро уменьшается, а после разрушения луба личинками составляет лишь 10—12% от контроля (рис. 2). Усиление редуцирующей способности сдвигает рН клеточного сока в щелочную сторону и создает благоприятные условия для быстрого гидролиза крахмала, продукты распада которого вовлекаются в дыхательный цикл. Состояние углеводного обмена у лиственниц, отмирающих по одновременному типу, указывает на динамичность нарушения метаболизма. Отсутствие притока ассимилятов и ускоренное их потребление придает процессам ослабления необратимый характер. Резкое снижение защитных реакций создает наиболее благоприятные условия для поселения вредителей. На деревьях, отмирающих по одновременному типу, отмечается максимальная плотность поселения, высокий коэффициент использова-

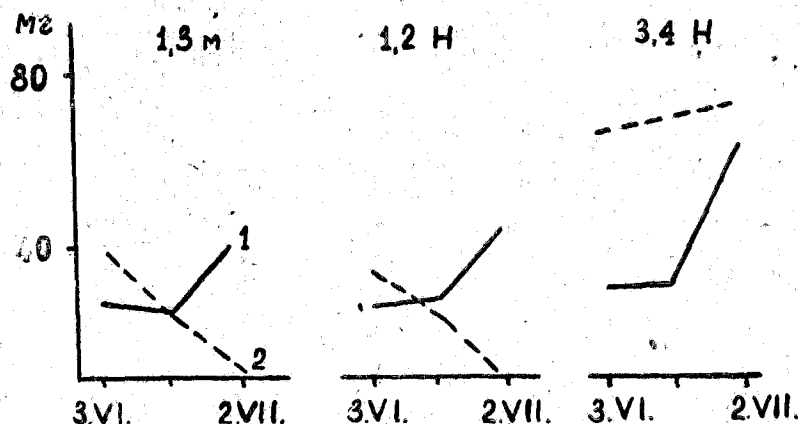


Рис. 4. Динамика растворимых углеводов и крахмала (мг/г абс.-сухой навески) в лубе лиственниц, ослабленных по колевому типу; 1 — сумма моно- и дисахаров, 2 — крахмал.

ния площади питания и успешное развитие преимагинальных фаз продолговатого короеда и других вредителей. Преобладание одновременного типа отмирания лиственниц на гарях в первый год после пожара оказывает решающее влияние на рост численности стволовых вредителей в начальной фазе вспышки их массового размножения [4.]

При колевом типе отмирания последовательность расселения вредителей по высоте ствола четко сопряжена с динамикой углеводного обмена. При двухлетнем цикле заселения дерева первоначальные этапы ослабления характеризуются нарушением синтеза крахмала. В нижней и средней частях дерева, подверженных с весны следующего года нападению продолговатого короеда, синтез крахмала понижен до конца вегетации. Распределение углеводов по высоте ствола в период нападения продолговатого короеда весьма характерен. Первые поселения этого вредителя приурочены к нижним и средним участкам ствола, наиболее обедненным растворимыми углеводами (рис. 4). В то же время на вершине дерева, где еще имеется жизнедеятельная хвоя, количество моно- и дисахаров выше контроля. Повышенное содержание углеводов в верхней части ствола отмечается до момента гибели хвой. На конечных этапах отмирания здесь абсолютно преобладает сахароза.

Предпочтительное заселение продолговатым короедом участков ствола, обедненных сахарами, очевидно в большей степени связано не с концентрацией их в лубе, а с более вы-

сокой устойчивостью тканей дерева, обогащенных энергетическим материалом. Активизация защитных реакций растущего дерева, главным образом смолыделительной системы, поддерживается на достаточно высоком уровне только при наличии определенного количества углеводов и способности клеток к синтезу белков и смолообразованию. Это подтверждается характером метаболизма тканей луба в зоне активного сопротивления нападению насекомых. При комлевом типе заселения лиственницы продолговатым короедом максимальное засмоление маточных ходов происходит на верхнем пределе района поселения, где вредитель сталкивается с сопротивлением дерева (табл. 1).

Таблица 1
Связь дыхания луба (мг CO_2 /г сырого веса в час) с количеством углеводов (оценка хроматограмм по пятибалльной системе) и свободных аминокислот (мг/г абс.-сухой навески) у деревьев, заселяемых по комлевому типу

В а р и а н т	Интенсивность дыхания	Количество свободных аминокислот	Углеводы		
			сахароза	глюкоза	фруктоза
а) Участок с ропытками поселения продолговатого короеда	0,56	5,65	3	2	1
б) Участок, примыкающий к району поселения продолговатого короеда (вредители отсутствуют)	0,29	2,60	5	2	3
в) Верхняя часть ствола, дерева, заселенного по комлевому типу	0,29	2,00	4	1	2
г) Здоровое дерево (1/2 высоты ствола)	0,26	1,80	4	сл.	сл.

Максимальная интенсивность дыхания и концентрация аминокислот наблюдается на участках, где ходы короеда полностью заливаются живицей, и развитие гнезда прекращается (табл. 1а). Некоторое понижение количества сахаров в зоне активного сопротивления очевидно объясняется их расходом на дыхание и синтез аминокислот. Каллюсование раневых участков в свою очередь указывает на способность клеток к новообразованию белков. Таким образом, активация жизненных процессов и достаточный синтез углеводов зеленой кроной ограничивает распространение вредителей по высоте ствола. Формирование окончательных группировок насекомых в верхней половине ствола смещается во времени.

Выше района засмоления ходов вредителей наблюдается накопление сахарозы (табл. 1б), что характерно для деревьев, заселяемых по комлевому типу.

Иной характер нарушения углеводного обмена наблюдается у лиственниц, обесхвоенных сибирским шелкопрядом. Общее ослабление деревьев в период подготовки к зимнему покою проявляется с весны следующего года в накоплении простых форм углеводов по всей поверхности ствола. Характерно, что при большом количестве сахаров деревья неспособны к нормальному охвоению, очевидно из-за нарушения процессов их утилизации. Повышенное содержание углеводов оказывает влияние на формирование экологических группировок стволовых вредителей. Такие деревья подвергаются нападению лиственничной златки, способной очень тонко реагировать даже на незначительное нарушение жизнеспособности. Кроме того, личинки этого вредителя могут длительное время питаться в корковом слое, не затрагивая живые ткани луба. Подобная экологическая лабильность лиственничной златки обеспечивает ей возможность заселять деревья с повышенным содержанием углеводов и активным смоловыделением, тогда как для других вредителей, в том числе продолговатого короеда, эти деревья длительное время остаются недоступными.

Выводы

Прижизненная диагностика состояния древостоев представляется возможной лишь на основе анализа основных жизненных процессов в их взаимосвязи. Дальнейшие поиски элементов диагностики должны быть направлены на установление интегральных показателей состояния, отражающих основной характер нарушения обмена веществ.

Колебания водного режима представляют опасность для дерева, если они связаны с резким увеличением проницаемости протоплазмы и снижением в тканях количества пластических веществ. Подобные нарушения возникают в частях дерева, заселяемых стволовыми вредителями.

Увеличение интенсивности дыхания может вызываться активизацией процессов синтеза и повышением жизнеспособности или, наоборот, потерей устойчивости к насекомым и отмиранием дерева. Торможение дыхания наблюдается при стабилизации жизненных процессов до уровня, обеспечивающего рациональное использование пластических веществ при недостаточной ассимиляции.

Нарушение углеводного обмена может служить одной из основных причин ослабления дерева. При одновременном

типе отмирания изменение углеводного обмена носит необратимый характер. Смещение pH клеточного сока в щелочную сторону из-за повышения редуцирующей способности активизирует гидролиз крахмала и ускоряет его вовлечение в дыхательный цикл. Это вызывает ускоренное истощение запаса углеводов и при ослаблении смолывыделительных реакций создает предпосылки для успешного поселения вредителей. При комлевом типе отмирания продуцирование углеводов жизнедеятельной хвоей и повышенное смолывыделение в верхней части ствола ограничивает поселение насекомых и смещает во времени формирование их экологических группировок. В связи с этим процесс отмирания дерева может растягиваться на два сезона.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гирс Г. И. Физиология и биохимия обмена веществ в тканях луба лиственницы сибирской. Мат. науч. конф. по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1965.
2. Ильинский А. И. К вопросу о типах отмирания и заселения вредителями сосновых стволов в лесах Украины. «Сер. научн. изд. Укр. зон. н-и ин-та лес. хоз. и лес. пром.», 1931.
3. Ильинский А. И. Вторичные вредители сосны и меры борьбы с ними. Сб. работ по лесному хозяйству, ВНИИЛМ, вып. 36, Гослесбумиздат, 1958.
4. Исаев А. С. Стволовые вредители лиственницы даурской. «Наука», 1966.
5. Исаев А. С., Гирс Г. И. Физиологические показатели устойчивости лиственницы к нападению стволовых вредителей. Мат. науч. конф. по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1965.
6. Негруцкий С. Ф. О физиологических исследованиях здоровых и больных растений. Тр. научн. конф. по вопросам периодичности роста и зимостойкости древесных пород, Уфа, 1959.
7. Положенцев П. А. Об условиях заселения деревьев вторичными вредителями. Научн. записки Воронежск. лесохоз. ин-та. Воронеж, 1950.
8. Рубин Б. А., Арциховская Е. В. Биохимия и физиология иммунитета растений, Изд. АН СССР, М., 1960.
9. Руднев Д. Ф. Влияние физиологического состояния растений на массовое развитие вредных насекомых. Зоол. ж., XLI, вып. 3, 1962.
10. Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. Изд. АН СССР, М., 1955.
11. Ханисламов М. Г. Физиологические особенности деревьев дуба, поражающихся вторичными вредителями. Сб. «Исследования очагов вредителей леса Башкирии», Уфа, 1958.
12. Ханисламов М. Г. Массовое размножение энтомовредителей леса и физиологическое состояние деревьев. Тр. науч. конф. по вопросам

морфо-физиол. периодичности и зимостойчивости древесных растений, Уфа, 1959.

13. Chararas C. Faculté d'adaptation et possibilité de comportement primaire d'une espèce xylophage secondaire, *Orthotomicus erosus* Wollaston (Coléoptère Scolytidae). C. r. Acad. sci, 256, № 21, 1963.

14. Merker E. Der Widerstand von Fichten gegen Berkenkäferfrass. Allgem. Forst — und jagdzeitung, 1956.

15. Merker E. Die Abhängigkeit der Waldverderber von ihrer Fraspflanze. Papers of the 12-th Kongress Intern. Union of forest reseach organisations London, Vol. 2, Bibl, 1958.

16. Schimitschek E., Wienke E. Untersuchungen über die Befallsbereitschaft von Baunarten für Sekundärschadlinge. I Teil. «Z. angew. Entomol» 51, № 3, 1963