

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 630*164.4+630*416.4+630*453+581.823+582.475.2+595.768.24

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КОРЫ КАК ФАКТОР УСТОЙЧИВОСТИ ВИДОВ ПИХТ К ЗАСЕЛЕНИЮ УССУРИЙСКИМ ПОЛИГРАФОМ

Н. В. Астраханцева¹, Л. Г. Серая², Н. В. Пашенова¹,
А. А. Коженкова³, Ю. Н. Баранчиков¹

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

² Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии
143050, Московская область, Одинцовский район, р.п. Большие Вяземы, ул. Институт, владение 5

³ Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
127276, Москва, ул. Ботаническая, 4

E-mail: astr_nat@mail.ru, lgseraya@gmail.com, pasnat@ksc.krasn.ru, info@gbsad.ru,
baranчиков_yuri@yahoo.com

Поступила в редакцию 28.06.2023 г.

Для выяснения причин различной видовой повреждаемости пихт (*Abies* Mill.) уссурийским полиграфом (*Polygraphus proximus* Blandford) изучали строение коры представителей секций *Balsamea*, *Momi*, *Abies*, *Grandis* в коллекциях Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН. Исследовали особенности структуры покровных тканей (перидермы и ритидома) и внутренней (живой) коры, состоявшей из первичной коры (кортекса) и вторичной флоэмы. Виды пихт, покровные ткани ствола которых образованы перидермами, включающими слои губчатой и каменистой (лигнифицированной) феллемы, – пихта цельнолистная (*Abies holophylla* Maxim.), п. равночешуйчатая (*A. homolepis* Siebold & Zucc.), п. Нордмана (*A. nordmanniana* (Steven) Spach), а также виды, рано формирующие корку, – п. Нордмана, полиграфом практически не заселялись. Виды пихт, покровные ткани которых имели малую толщину и были представлены однотипными суберинизированными клетками феллемы, оказались наиболее привлекательны для втачивания полиграфа (виды из секции *Balsamea*). Отмечена связь повреждаемости уссурийским полиграфом с особенностями строения и соотношения компонентов первичной коры и вторичной флоэмы, где основным фактором служила степень склерификации. Наименее привлекательными для уссурийского полиграфа были виды, имеющие высокую степень склерификации внешнего и среднего слоя внутренней коры. Степень конституционной устойчивости к уссурийскому полиграфу повышалась с увеличением степени срастания и размеров склереидных групп, равномерности и плотности их распределения. Наиболее уязвимыми были пихты с низкой степенью склерификации внешнего и среднего слоя и/или неравномерным и неплотным распределением групп склереид, и пихты, имеющие повышенное и высокое содержание слизевых клеток (п. сибирская (*A. sibirica* Ledeb.)). Отмечена обратная связь между степенью склерификации и содержанием слизевых клеток. Четкой зависимости между повреждаемостью полиграфом и содержанием кристаллов оксалата кальция, а также особенностями смолоносной системы не установлено.

Ключевые слова: *Polygraphus proximus* Blandford, *Abies*, корка (ритидом), перидерма, феллема, первичная кора, вторичная флоэма, склереидные группы, слизевые клетки.

DOI: 10.15372/SJFS20230507

ВВЕДЕНИЕ

Транспортировка продуктов и товаров биологического происхождения не раз была причиной появления на новых территориях организмов-пришельцев – вирусов, микроорганизмов, растений и животных, часть которых может нанести значительный вред существующим биотам. Для лесных массивов наиболее опасны насекомые-фитофаги (Wood, 1982). Многолетняя засуха способствовала эпидемическому распространению на новые территории американского континента горного соснового лубоеда (*Dendroctonus ponderosae* Hopkins) (Erbilgin et al., 2014). В США и Канаде от завезенного в 1900-х годах из Европы хермеса корового пихтового (*Adelges piceae* Ratzeburg) до сих пор страдает ряд североамериканских пихт из секции *Balsamea* – п. бальзамическая (*Abies balsamea* (L.) Mill.), п. Фразера (*A. fraseri* (Pursh) Poir.), п. субальпийская (*A. lasiocarpa* (Hook.) Nutt.), п. арizonская (*A. lasiocarpa* var *arizonica* (Merriam) Lemmon). Повреждаются пихты и из других секций – п. великая (*A. grandis* (Douglas ex D. Don) Lindl., syn. *A. excelsior* Franko), п. благородная (*A. procera* Rehder), п. белая (*A. alba* Mill.), п. миловидная (*A. amabilis* J. Forbes). Отпад деревьев от повреждения этим микроскопическим насекомым и сопутствующими патогенами доходит до 95 % (Fowells, 1965; Hay, Eagar, 1981; Adam, Ostaff, 2006; Hrinkevich et al., 2016; Abies..., 2023).

Для пихтарников России одним из наиболее опасных насекомых-инвайдеров стал полиграф уссурийский (белопихтовый) (*Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculioniae: Scolytinae)), проникший на территорию Сибири и далее на западные территории России предположительно при транспортировке по Транссибирской магистрали заселенных им неокоренных лесоматериалов (Чилахсаева, 2008; Керчев, 2014; Kerchev, 2014; Серая и др., 2014). Этот короед, завезенный с Дальнего Востока, был идентифицирован в Сибирском регионе в 2008 г., когда уже начал повреждать массивы пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) (Баранчиков и др., 2011; Керчев, 2014; Kerchev, 2014) – единственного коренного представителя рода пихты (*Abies* Mill.) на данной территории (Крылов и др., 1986). Вспышки массового размножения уссурийского полиграфа в ряде районов Сибири привели к деградации значительных площадей пихтовых древостоев, с количеством отпада до 99.8 % (Керчев, 2014; Kerchev, 2014).

В первичном ареале уссурийского полиграфа (ареал занимает часть российского Даль-

него Востока, Японии, заходит в Китай и Корею) основным кормовым хозяином полиграфа выступает пихта белокорая (*A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim.), а на Сахалине – п. сахалинская (*A. sachalinensis* (F. Schmidt) Mast.) (Куренцов, 1941; Nobuchi, 1971, 1979; Криволицкая, 1973; Wood, Bright, 1992; Чилихсаева, 2008). Реже полиграф (вкуче с переносимыми им патогенными грибами) повреждает п. цельнолистную (*A. holophylla* Maxim.), п. равночешуйчатую (*A. homolepis* Siebold & Zucc.), п. сильную (*A. firma* Siebold & Zucc.), п. Мариса (*A. mariesii* Mast.), п. Вичи (*A. veitchii* Lindl.). В своем первичном ареале данный короед заселяет в основном поврежденные и усыхающие деревья, зачастую уже заселенные другими ксилофагами (Куренцов, 1941; Криволицкая, 1973; Hara et al., 2008; Tokuda et al., 2008).

Попав на новые территории уссурийский полиграф вначале осваивает ослабленные и поврежденные деревья пихты сибирской, затем, успешно конкурируя с аборигенными ксилофагами, занимающими сходную экологическую нишу (Кривец и др., 2015a; Krivets et al., 2015), образует очаги во вполне здоровых древостоях (Баранчиков и др., 2011; Кривец, 2012; Кривец и др., 2014, 2015a, б; Krivets et al., 2015).

В Томской области кроме пихты сибирской отмечали единичные поселения уссурийского полиграфа на ветровальных и погибающих деревьях ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), кедра сибирского (*Pinus sibirica* Du Tour), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (Керчев, 2014; Kerchev, 2014), а в лабораторных условиях уссурийский полиграф успешно развивался еще и на лиственнице сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), однако в целом пихта сибирская остается основной кормовой породой полиграфа в Сибири (Керчев, 2012, 2014; Kerchev, 2014) и на Западном Предуралье (Баранчиков и др., 2020; Гниненко и др., 2023).

Продвижение полиграфа на запад не ограничилось упомянутыми выше регионами. В Подмосковье в 2006 г. данный вид короеда обнаружен в посадках пихты в Химкинском районе, в которых жук заселял стволы п. сибирской и п. бальзамической, пораженные гнилью. В этом же году в Пушкинском районе полиграф был найден на ели европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.), пораженной корневой губкой (*Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.) (Чилахсаева, 2008).

Чуть позже уссурийский полиграф был обнаружен в Москве, в Главном ботаническом саду им. Н. В. Цицина РАН (ГБС РАН). К весне 2014 г. уже погибли и были вырублены более 100 де-

ревьев из коллекции видов пихт. Заложенные в 50-х годах и дополненные в 80-х годах посадки пихты на экспозиции «Сибирь» ко времени ввода полиграфа оказались сильно загущенными и ослабленными корневыми гнилями, что стало благоприятным фактором для начального заселения полиграфом (Серая и др., 2014). Расположение экспозиции пихт в 400–500 м от железной дороги с высокой вероятностью указало на источник распространения жуков. Весной 2014 г. в ГБС РАН произведен учет освоения жуками уссурийского полиграфа разных видов пихт. Попыток поселения жуков полиграфа не удалось обнаружить на п. белой, п. великой Franco, п. цельнолистной, п. равночешуйчатой, п. корейской (*A. koreana* E. H. Wilson), п. Нордмана (*A. nordmanniana* (Steven) Spach.) и п. Семенова (*A. semenovii* B. Fedtsch). Больше всего следов нападения жуков зафиксировано на п. аризонской, п. бальзамической, п. сибирской, п. Вичи. На последних отмечали от 1 до 9 попыток заселения на 1 дм² поверхности ствола (Серая и др., 2014). Таким образом, уссурийский полиграф при выборе растения-хозяина предпочитал одни и игнорировал другие виды пихт.

Для пихт характерно отсутствие в норме смоляных ходов в ксилеме, они формируются только в ответ на поранение, однако в первичной коре, как правило, сохраняющейся на протяжении десятилетий, смолоносная система хорошо развита, особенно у гладкокорых пихт (Деревья..., 1949; Лотова, 1987). Особенности анатомического строения коры являются важнейшим компонентом конституционной устойчивости к внедрению патогенов (Franceschi et al., 2005; Krokene, 2015). С одной стороны, строение коры обусловлено видовой принадлежностью дерева, с другой – соотношение основных компонентов может варьировать в зависимости от возраста, положения в древостое, экологических условий (Еремин, Копанина, 2012). Индуцированная устойчивость, как и конституционная, также имеет межвидовые и внутривидовые особенности. Состав и содержание ряда защитных веществ (монотерпены, фенольные соединения и др.) и скорость их синтеза могут меняться в зависимости от вида хвойного растения, этапа вегетационного сезона, физиологического состояния дерева (Krekling et al., 2000; Martin et al., 2002; Franceschi et al., 2005; Krokene, 2015).

Первое, с чем сталкивается любой короед, атакующий ствол дерева, это конституционная устойчивость дерева, обусловленная строением коры (Еремин, Нитченко, 1980). При изучении анатомических характеристик коры пихты

сибирской, п. белокорой и п. Нордмана из природных мест обитания было выдвинуто предположение о связи склерификации и содержания слизевых клеток с повреждаемостью уссурийским полиграфом (Астраханцева и др., 2014; Баранчиков и др., 2014).

Благодаря разнообразию видов растений, ботанические сады и дендрарии представляют собой своеобразный полигон для изучения возможного распространения инвайдера и вероятности смены растения-хозяина. Цель данной работы – изучение анатомических особенностей строения коры видов пихт, отличавшихся в ГБС РАН по степени повреждаемости уссурийским полиграфом.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Для выявления причин разной видовой повреждаемости пихт уссурийским полиграфом отобраны виды пихт, которые в коллекции ГБС РАН отличались по количеству заселенных полиграфом особей пихты (Серая и др., 2014):

- п. Нордмана (0 % от имеющихся в коллекции особей пихты заселены полиграфом);
- п. белая (0 %);
- п. цельнолистная (0 %);
- п. равночешуйчатая (0 %);
- п. белокорая (10 %);
- п. одноцветная (*Abies concolor* (Gordon & Glend.) Lindl. ex Hildebr.) (20 %);
- п. сахалинская (40 %);
- п. сибирская (вариант 1 – в экспозиции 50 % деревьев заселены полиграфом, вариант 2 – 100 % особей пихты заселены полиграфом, эта группа деревьев вскоре погибла, в вышеуказанной статье ошибочно указана как п. Фразера);
- п. бальзамическая (70 %).

Образцы коры отобраны в 2013–2014 гг. в ГБС РАН; также получены высежки со здоровых деревьев 3 видов пихт в их естественных районах произрастания: п. сибирской в естественном насаждении пихты в Емельяновском районе Красноярского края, п. Нордмана – в Апшеронском районе Краснодарского края; п. белокорой – в темохвойном массиве Хехцир близ г. Хабаровска, Хабаровский край.

Образцы коры, включавшие покровные ткани и внутреннюю живую кору (первичную кору и вторичную флоэму), взяты на высоте ствола 1.3 м с 2 и более деревьев (в зависимости от представленности вида в коллекции) и фиксировали смесью равных частей спирта, воды и глицерина (Барыкина и др., 2004). С зафиксированных вы-

сечек на санном микротоме МС-2 (СССР) делали серии радиальных и поперечных срезов.

Толщину срезов варьировали от 20 до 40 мкм в зависимости от вида пихты и типа среза (радиальные срезы делали толще поперечных). Срезы окрашивали флороглюцином или метиловым зеленым, реже рутением красным и метиленовым синим (Барыкина и др., 2004). Срезы просматривали на микроскопе Биолам Л-211 (СССР). Микрофотографии делали с помощью камеры DСМ-800 (Китай).

Для детализации видовой характеристики внутреннюю кору условно делили на три равных слоя – внешний (наружный), средний и внутренний, примыкающий к камбию, слой. Внешний слой включал первичную кору (кортекс) и иногда часть самых старых слоев вторичной флоэмы, средний и внутренний – только вторичную флоэму. Такое условное деление выбрано потому, что из-за сильной дилатации граница между кортексом и вторичной флоэмой часто не выражена.

Для каждого вида составляли описание и рассчитывали баллы в соответствии с приведенной ниже расшифровкой.

А – строение и толщина покровных тканей (феллема; слои перидерм; перидермы вместе с заключенной между ними первичной корой = корка = ритидом): 1 балл – феллема толщиной до 0.1 мм преимущественно из одного типа клеток (слоистость не выражена), встречаемость многослойных участков низка; 2 балла – феллема до 0.1–0.2 мм толщиной перемежается с многослойными участками; 3 – покровные ткани из нескольких слоев 0.3–0.5 мм толщиной, феллема преимущественно из разных типов клеток; 4 – покровные ткани из нескольких слоев толщиной более 1 мм, могут включать отсекаемые перидермами участки первичной коры.

Б – содержание склереид: 1 балл – отсутствуют или крайне редки; 2 – низкое; 3 – умеренное; 4 – высокое; 5 баллов – обильное.

В – размеры склереидных групп в радиальном направлении: 1 балл – тонкие; 2 – средние и тонкие; 3 – средние и толстые; 4 – толстые; 5 баллов – очень толстые.

Г – размеры склереидных групп в осевом направлении: 1 балл – длина равна толщине; 2 – длина превышает толщину менее чем в 4 раза; 3 – длина заметно больше толщины; 4 – длина отдельных групп более 2 мм; 5 – много групп 1–2 мм длиной и более; 6 баллов – средняя длина 2 мм и более.

Д – срастание склереид в тангентальном (тангенциальном) направлении: 1 балл – не

срастаются или срастаются крайне редко; 2 – срастание встречается; 3 – обычно срастаются по 2–3 крупных группы; 4 – встречаются единичные срастания нескольких групп, но в основном как в предыдущем пункте; 5 баллов – сильное (склереидные группы на поперечных срезах в первичной коре срастаются в тангентальном направлении до 0.5 мм, во вторичной флоэме – полосами до 1 мм и более).

Е – срастание склереид в радиальном направлении: 1 балл – не встречается; 2 – редкое; 3 – умеренное; 4 балла – сильное.

Степень склерификации определяли для каждого вида как сумму баллов Б–Е.

Ж – содержание слизевых клеток: 1 балл – отсутствуют или крайне редки; 2 – встречаются; 3 – умеренное (или местами высокое, местами низкое); 4 – высокое; 5 баллов – обильное (суммарная площадь сечения слизевых клеток заметно больше, чем сумма сечений склереид и кристаллоносных клеток).

З – содержание кристаллов оксалата кальция: 1 балл – низкое; 2 – умеренное; 3 – высокое; 4 балла – обильное.

Полученные данные по числу баллов обрабатывали в программах Excel и Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Различия коры пихт из исследованных природных популяций и пихт из ботанического сада преимущественно обусловлены их возрастом (в природных он больше на 30–50 лет). В основном они заключались в удлинении в осевом направлении склереидных групп в средней части коры, усилении степени склерификации в целом и в более глубокой закладке перидерм (последнее верно для п. Нордмана).

В целом у пихт степень склерификации первичной коры была меньше, чем вторичной коры (вторичной флоэмы), склереидные группы – мельче и обычно не вытянуты в осевом направлении. При переходе к вторичной флоэме склереидные группы становились крупнее и вытягивались в осевом направлении, их размеры были меньше в самых старых слоях (расположены кнаружи), чем в более молодых средних слоях. У одних исследованных образцов склерификация начиналась во 2–3-м годичном слое от камбия, у других гораздо позже, что отразилось на уровне склерификации внутреннего слоя коры. Ниже представлено общее описание изученных высечек пихт из коллекции ГБС РАН (табл. 1).

Таблица 1. Строение коры пихт из коллекции Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (виды расположены в соответствии с увеличением количества деревьев, заселенных уссурийским полиграфом)

Строение и толщина покровных тканей, толщина первичной и вторичной коры		Первичная и вторичная кора (inner bark), слой	
1	2	3	4
внешний		средний	
Пихта Нордмана. Секция <i>Abies</i> (0 %)			
Покровные ткани 0.2–0.4 мм, многослойные, из нескольких перидерм, состоящих из губчатой феллемы (1–10 клеток), клеток, похожих на каменистую феллему с толстой лигнифицированной наружной стенкой (обычно 1 клетка) и клеток обычной феллемы с красноватым содержанием; отсекаемые перидермами участки коры сильно лигнифицируются Толщина коры 5 мм	Склерейд очень много – от мелких до относительно крупных, их длина равна или выше толщины в 2–3 раза, срастание идет во всех направлениях – в тангентальном до нескольких миллиметров, в радиальном – до 1 мм Слизевые клеточки отсутствуют Смоляные полости отсутствуют Содержание кристаллов увеличивается к внутренней части слоя от низкого до высокого	Склерейд очень много, их длина от коротких до нескольких миллиметров, в тангентальном на больше коротких, в тангентальном направлении степень срастания высокая, но в радиальном направлении чуть ниже, чем во внешнем слое Слизевых клеток мало Содержание кристаллов высокое	Склерейд умеренно, длина не выше толщины в 3–4 раза, толщкое, кристаллы заметны от проводящей флоэмы
Пихта белая. Секция <i>Abies</i> (0 %)			
Покровные ткани около 0.1 мм толщинной, феллема обычная, однослойная однородная, но встречаются участки с заложением нескольких перидерм, в которых краевые клетки феллемы с утолщенными клеточными стенками Толщина коры 3.5–4.0 мм	Много склерейд от одиночных до относительно крупных сросшихся групп неправильной формы (до 0.5 мм в осевом и / или в тангентальном направлении); степень склерификации близка к таковой в среднем слое коры и возрастает по направлению к перидерме Содержание слизевых клеток умеренное, их больше у перидермы Встречаются сплюснутые смолоносные полости шириной от долей миллиметра до нескольких миллиметров Кристаллы оксалата кальция встречаются	Склерейдные группы в осевом направлении 0.3–0.8 мм, изредка до 1.5 мм, в радиальном направлении – разной величины, иногда срастаются со склерейдными группами соседнего тангентального слоя, плотность расположения увеличивается к внешней части, где часть групп срастается в тангентальном направлении на протяжении до 1.5 мм Слизевые клеточки редки Кристаллы оксалата кальция встречаются	Массовая склерификация начинается через 8–10 годичных слоев от камбия, в целом слой малосклерифицирован, отдельные склерейдные группы достигают 2 мм в осевом направлении, основная масса склерейд короче и мельче и удалена друг от друга Слизевых клеток нет Кристаллы оксалата кальция массово появляются через 2 годичных слоя от камбия
Пихта цельнолистная. Секция <i>Momi</i> (0 %)			
Покровные ткани 1.5 мм, многослойные, перидермы располагаются правильными рядами, феллема состоит из клеток губчатой и каменистой феллемы; феллоген функционирует на протяжении ряда лет Толщина коры 4.0–4.5 мм, у этого вида самые крупные и протяженные группы склерейд	Склерейды одиночные и группами (обычно около 0.2 мм во всех направлениях), некоторые срастаются в тангентальном направлении (до 0.5–1.0 мм), в осевом и радиально направлении расположены относительно рыхло, суммарный объем склерейд ориентировочно 1/3–1/2 от такового в среднем слое коры; степень склерификации возрастает от перидермы в глубину Слизевые клеточки встречаются Мелких смолоносных полостей нет, встречаются уплощенные полости 1.5–2.0 мм шириной Содержание кристаллов умеренное	Много крупных склерейдных групп (более 2 мм в осевом направлении), сильно разрастающихся в радиальном направлении (до 0.3–0.4 мм) и срастающихся с другими группами в тангентальном направлении (до 1.5 мм), также есть и мелкие группы Слизевых клеток нет Содержание кристаллов умеренное	Склерификация начинается через 2–3 годичных слоя от камбия, крупные группы встречаются уже через 4–5 слоев; степень склерификации сопоставима со средним слоем коры, но размеры групп больше Слизевых клеток нет Содержание кристаллов умеренное

Окончание табл. 1

1	2	3	4
Пихта равночешуйчатая. Секция <i>Momi</i> (0 %)			
<p>Покровные ткани 0.5 мм, многослойные, строение как у пихты цельнолистной, часть слоев слущена</p> <p>Толщина коры 4.0–4.5 мм</p>	<p>Склерейды одиночные и группами, которые редко достигают 0.2 мм, распределены неравномерно – есть «пустые» места; склерификация в слое выше со стороны перидермы</p> <p>Содержание слизевых клеток умеренное, распределены неравномерно</p> <p>Смоляные полости сплюснуты в радиальном направлении, до 0.4 мм шириной встречаются периодически, крупные (до 2 мм) редки</p> <p>Содержание кристаллов низкое</p>	<p>Группы склерейд длиной 0.8–3.0 мм расположены с внутренней стороны слоя, наружу группы заметны короточе, но они нередко срastaются с соседними тангентальными группами</p> <p>Слизевых клеток меньше, чем во внешнем слое коры</p> <p>Кристаллы встречаются</p>	<p>Слой практически не склерифицирован – склерейды появляются через 10 годичных слоев от камбия</p> <p>Содержание слизевых клеток умеренное, но несколько большее, чем во внешнем слое, появляются не ранее, чем через 5 годичных слоев от камбия</p> <p>Содержание кристаллов умеренное, они становятся заметными через 2 годичных слоя от камбия</p>
Пихта белокожая. Секция <i>Balsamea</i> (10 %)			
<p>Покровные ткани 0.1 (0.3) мм толщиной, слоистость не выражена или выражена слабо, феллема из одного типа клеток</p> <p>Толщина коры 3.5 мм</p>	<p>Склерейды одиночные и группами (размеры групп 0.1–0.3 мм, иногда до 0.7 мм), группы расположены неравномерно, но больше всего у перидермы, у хабаровских образцов крупных групп меньше, чем у московских</p> <p>Слизевые клетки умеренно</p> <p>Есть смоляные полости округлой и сплюснутой (реже) формы, 0.3–0.8 мм в тангентальном направлении</p> <p>Содержание кристаллов умеренное</p>	<p>Склерейдные группы 0.4–3.0 мм длиной (но у московских в среднем короче, чем у хабаровских особей), наружу слоя короткие; группы сильнее сближены в тангентальном направлении, в радиальном направлении почти не срastaются</p> <p>Слизевые клетки редки</p> <p>Кристаллы имеются</p>	<p>В отличие от хабаровских особей, у московских этот слой склерифицирован мало, склерейды появляются через несколько лет</p> <p>Слизевых клеток почти нет, тогда как у хабаровских особей в этом слое их больше всего</p> <p>Содержание кристаллов умеренное, они становятся заметными через 2 годичных слоя от камбия</p>
Пихта одноцветная. Секция <i>Grandis</i> (20 %)			
<p>Покровные ткани от долей миллиметра до 3 мм (локально), преимущественно однослойные, феллема из одного типа клеток (обычная феллема), перидермы местами закладываются повторно, отсекая часть первичной флоэмы</p> <p>Толщина коры 7.0 мм</p>	<p>Склерейд одиночных и групп много, содержание несколько увеличивается от перидермы и близко к п. белой и п. цельнолистной, однако группы срastaются редко; отдельные группы до 0.4 мм, но в целом мелкие</p> <p>Слизевые клетки умеренно</p> <p>Смоляных полостей в образце нет</p> <p>Содержание кристаллов высокое</p>	<p>Распределение групп по длине и размерам неравномерное, есть участки, где только короткие мелкие группы; группы имеют тенденцию к увеличению к внутренней части слоя; почти не срastaются, содержание выское, отдельные до 2 мм в длину</p> <p>Слизевые клетки единичны</p> <p>Содержание кристаллов высокое</p>	<p>Крупные склерейдные группы встречаются уже через 3–4 годичных слоя от камбия, их размеры 0.8–2.0 мм в осевом и 0.3–0.5 мм в тангентальном направлении; между крупными группами расположены мелкие; в целом размеры уменьшаются к внешней части слоя</p> <p>Слизевых клеток нет</p> <p>Содержание кристаллов высокое, они полностью формируются уже в проводящей флоэме</p>

Пихта сахалинская. Секция <i>Balsamea</i> (40 %)		
Покровная ткань около 0.1 мм толщиной, однослойная, феллема однородная Кора толщиной 4.0–5.0 мм	Склереиды разной формы локализованы почти исключительно во внешней части этого слоя, где их содержание от умеренного до высокого, склереидные группы небольшие Встречаются смоляные полости овальной и сферической формы 0.3–0.5 мм, также имеются остатки вертикальных смоляных ходов до 3 мм длиной, на поперечных срезах уплощенные в радиальном направлении (это основное отличие от <i>Abies sibirica</i>) Содержание слизевых клеток от умеренного до высокого Имеются кристаллы в паренхимных клетках около феллодермы	Склереидные группы средние и толстые, до нескольких миллиметров в длину, в тангентальном направлении до 0.8 мм, в 3–4 тангентальных ряда (последний ряд обычно заходит в соседний внутренний слой) Содержание слизевых клеток низкое или умеренное Кристаллы встречаются
Пихта сибирская (вариант 1). Секция <i>Balsamea</i> (50 %)		
Покровная ткань преимущественно однослойная, толщиной менее 0.1 мм, феллема однородная, обычная Толщина коры 6.0–7.0 мм	Склереид мало, в основном одиночные, округлой формы, группы встречаются преимущественно во внутренней части слоя – их длина немногим больше толщины, срастания групп нет Содержание слизевых клеток высокое Смоляных полостей много, от 0.2 до 1.0 мм, округлой формы Кристаллов почти нет	Содержание склереид умеренное, есть длинные, по толщине средние и толстые, срастания нет или редкое в тангентальном направлении, есть «пустые» места Слизевых клеток умеренно Кристаллы встречаются
Пихта сибирская (вариант 2). Секция <i>Balsamea</i> (100 %)		
Покровная ткань однослойная, около 0.1 мм, феллема из одного типа клеток Толщина коры 4.5–5.0 мм	Склереиды одиночные, их мало Содержание слизевых клеток обильное Смоляные полости округлые, 0.3–0.6 мкм Кристаллов почти нет	Склереидные группы редки, 0.4–1.5 мм в длину, отдельные до 4 мм; группы сильно удалены друг от друга Содержание слизевых клеток высокое Кристаллов почти нет
Пихта балзахамическая. Секция <i>Balsamea</i> (70 %)		
Покровная ткань до 0.2 мм, слоистость не выражена, феллема из одного типа клеток Толщина коры 4.0 мм	Склереиды от одиночных до больших сросшихся группировок (до 1.0 мм в осевом, 1.2 мм в тангентальном и 0.3 мм в радиальном направлении); степень склерификации слоя высокая, с минимумом в середине слоя; склереиды расположены неравномерно – рядом с крупными группами могут быть «пустые» места Содержание слизевых клеток умеренное, вокруг них часто располагаются склереиды Встречаются сильно уплощенные смоляные полости 0.3–0.5 мм, но могут быть и в несколько миллиметров Содержание кристаллов от низкого до умеренного	Склерификация начинается через 3–4 слоя от камбия, сопоставима со средним слоем из-за больших радиальных размеров групп (максимум 0.8 × 1.5 × 0.3 мм), хотя общее число групп снижается Слизевых клеток достаточно много Содержание кристаллов умеренное, становятся заметными вблизи проводящей флоэмы

Таблица 2. Количественные характеристики основных компонентов коры пихт, балл*

Компоненты коры	Строение и толщина покровных тканей	Содержание склерейд	Размеры склерейдных групп в направлении		Срастание склерейд в направлении		Содержание	
			радиальном	осевом	тангентальном	радиальном	слизевых клеток	кристаллов оксалата кальция
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Пихта Нордмана								
Корка	3							
Слой коры:								
внешний		5	3	2	5	4	1	2
средний		5	3	4	4	5	2	4
внутренний		3	4	2	1	1	4	4
Пихта белая								
Корка	2							
Слой коры:								
внешний		5	2	1	3	3	3	1
средний		4	2	2	4	4	2	1
внутренний		2	2	4	1	1	1	4
Пихта цельнолистная								
Корка	4							
Слой коры:								
внешний		4	3	1	4	1	2	2
средний		4	4	4	4	1	1	2
внутренний		4	5	6	5	1	1	2
Пихта равночешуйчатая								
Корка	3							
Слой коры:								
внешний		4	1	1	1	1	3	1
средний		4	3	5	3	3	2	2
внутренний		1	1	2	1	1	3	2
Пихта белокожая								
Корка	1							
Слой коры:								
внешний		3	3	1	4	2	3	2
средний		5	3	5	5	2	2	1
внутренний		2	4	4	1	1	1	2
Пихта одноцветная								
Корка	2							
Слой коры:								
внешний		5	3	1	1	1	3	3
средний		5	3	3	1	1	2	3
внутренний		4	5	2	1	1	1	3
Пихта сахалинская								
Корка	1							
Слой коры:								
внешний		2	2	1	2	2	4	1
средний		3	3	4	3	3	2	1
внутренний		2	3	4	2	2	3	2
Пихта сибирская (вариант 1)								
Корка	1							
Слой коры:								
внешний		2	2	2	1	1	4	1
средний		3	3	4	1	1	3	2
внутренний		2	3	3	1	1	3	2

Окончание табл. 2

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Пихта сибирская (вариант 2)									
Корка	1								
Слой коры:									
внешний			1	1	1	1	1	5	1
средний			2	2	3	1	1	4	1
внутренний			1	2	2	1	1	5	1
Пихта бальзамическая									
Корка	1								
Слой коры:									
внешний			4	3	1	4	3	3	2
средний			4	2	2	4	1	2	2
внутренний			3	3	3	3	1	4	2

* Расшифровку баллов см. раздел «Методика».

Для оценки связи анатомического строения коры пихт с повреждаемостью уссурийским полиграфом полученные выше данные перевели в баллы (табл. 2).

Балльная система оценки позволила наглядно рассмотреть характеристики, влияющие на повреждаемость полиграфом. Анализ наших данных показал, что для исследуемых видов пихт повреждаемость уссурийским полиграфом отрицательно коррелировала со степенью склерификации живой коры (рис. 1, а).

Самая высокая отрицательная зависимость отмечена со степенью склерификации средне-

го слоя коры (коэффициент корреляции -0.85), чуть ниже – с внешним слоем коры (-0.75), степень склерификации внутреннего слоя почти не влияет на повреждаемость полиграфом (-0.37). С увеличением толщины покровных тканей, их слоистости и с началом формирования корки повреждаемость резко падает (рис. 1, б).

С увеличением содержания слизевых клеток степень склерификации снижается (рис. 1, в), повреждаемость полиграфом, наоборот, растет (рис. 1, г).

Содержание оксалата кальция в первичной коре и средней части живой коры не влияет

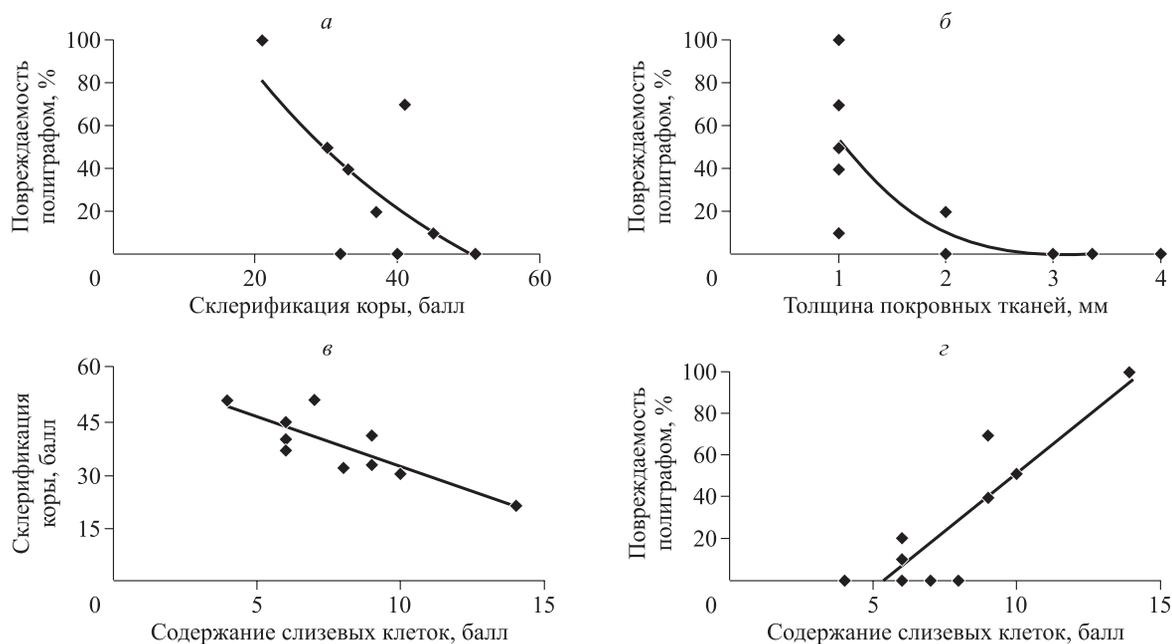


Рис. 1. Строение первичной и вторичной коры пихт и зависимость повреждаемости (% поврежденных деревьев в 2014 г.) уссурийским полиграфом деревьев в коллекции Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН от склерификации всех слоев коры (а), толщины и строения покровных тканей (б), содержания слизевых клеток (в) и связи между содержанием слизевых клеток (сумма баллов во всех слоях коры) и степенью склерификации (г).

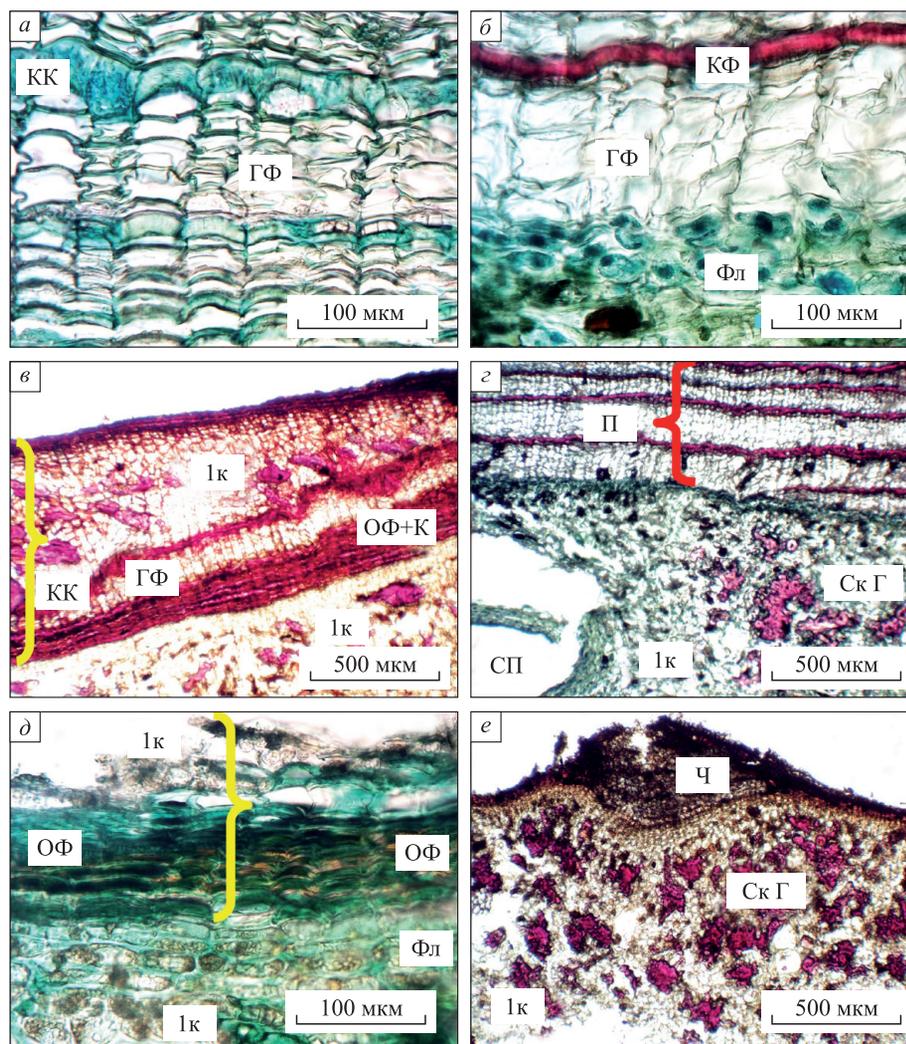


Рис. 2. Строение покровных тканей пихт и первичной коры.

a, в – п. Нордмана; *б, з* – п. цельнолиственная; *д* – п. одноцветная; *е* – п. белая. Поперечные срезы. Окрашивание: *a, д* – метиловым зеленым; *б, в, з, е* – флороглюцином. 1к – первичная кора; ГФ – губчатая феллема; КК – каменные клетки; КФ – каменная феллема; ОФ – обычная феллема; ОФ + К – обычная феллема с единичными слоями каменных клеток; П – слои перидерм с губчатой и каменной феллемой; Ск Г – склерейдные группы; СП – смоляная полость в первичной коре; Фл – феллодерма и феллоген; Ч – чечевичка. Желтой скобкой отмечена корка (ритидом).

на повреждаемость, небольшое отрицательное влияние отмечено только для внутренней части.

Ввиду большой вариабельности развития смолоносной системы не только между видами, но и внутри ствола одного дерева, и ограничением по отбору высечек в коллекциях пихт, связи между размером, содержанием смолоносных полостей в первичной коре и повреждаемостью не установлено.

Коллекции в ГБС РАН создавались в 50-е годы и были дополнены в 80-е (Серая и др., 2014), соответственно возраст изучаемых деревьев на момент отбора не превышал 60–70 лет. Среди исследованных видов только у пихты

Нордмана и п. одноцветной отмечено заложение перидерм, отсекающих часть первичной коры, что согласуется с возрастной биологией видов. По литературным данным, в природном ареале у п. одноцветной корка формируется уже в 35–40 лет, в то время как у пихт из секции *Balsamea* ритидом – после 80–100 лет (Bark and wood..., 1975; Еремин, 1983). У п. одноцветной на момент взятия образцов отсекаемые перидермами участки преимущественно слущивались (рис. 2, *д*), у п. Нордмана сохранялись на стволе, формируя корку (рис. 2, *в*). У п. одноцветной перидермы состояли из обычной феллемы, у п. Нордмана – из губчатой и обычной феллемы,

периодически в слое обычной или губчатой феллемы закладывались однорядные слои каменистых клеток с сильным утолщением и лигнификацией клеточной стенки с наружной стороны (рис. 2, а, в). У остальных исследованных видов феллоген заново не закладывался, а у первично заложённой перидермы он оставался живым, продуцируя периодически новые слои феллемы, первичная кора сохранилась полностью.

У пихт цельнолистной и равночешуйчатой слоистость покровных тканей хорошо выражена, так как перидермы состоят из двух типов клеток – губчатой и каменистой феллемы (Еремин, 1973), слои перидерм не слущиваются или слабо слущиваются, поэтому формируемый слой покровных тканей заметно превышает таковой у наиболее повреждаемых видов пихт (рис. 2, б, г).

Непривлекательность для жуков полиграфа пихт с повышенной толщиной покровных тканей в коллекции ГБС РАН согласуется с результатами исследования колонизации большим еловым лубоедом (*Dendroctonus micans* (Kugelann)) ели ситхинской (*Picea sitchensis* (Bong.) Carrière) и е. европейской.

У е. ситхинской рано формируется толстая корка, при этом толщина доступной для питания коры снижается, что снижает интенсивность ее колонизации по сравнению с е. европейской (Wainhouse et al., 1990).

У пихт из секции *Balsamea* и у п. белой (рис. 2, е) перидермы состоят из клеток обычной феллемы, иногда формируется одиночный слой клеток с большим просветом (аналогично губчатой феллеме), тогда появляется слабо выраженная слоистость. Старые слои слущиваются, из-за чего толщина покровных тканей обычно не превышает 0.1 мм. Вероятно, это одна из причин, по которой виды из секции *Balsamea*, характеризующиеся небольшой толщиной покровных тканей ствола на протяжении большей части жизни, оказались более подвержены втачиванию короедов, чем виды, рано формирующие корку или имеющие слои перидерм с каменистой феллемой. Другой нюанс может заключаться в том, что клетки обычной феллемы заполнены фенольными соединениями, смолами и соединениями, которые могут привлекать полиграфа, в отличие от относительно «пустых» перидерм с каменистой и губчатой феллемой. Пихты с каменистой феллемой могут быть атакованы только в случае сильного ослабления или при повреждении поверхности ствола, либо при очень

высокой численности полиграфа, когда более доступные виды деревьев уже отработаны.

Преодолев покровные ткани, втачивающийся жук полиграфа попадает в ткани первичной коры (в более позднем возрасте при формировании корки перидермы отсекают сначала первичную, затем часть вторичной коры). В первичной коре склереидные группы обычно не крупные, с невысокой степенью срастания, и теоретически первичная кора не представляет сложности для полиграфа в прогрызании слоя. Исключение составили п. белая (рис. 2, е) и п. бальзамическая, у которых размеры ряда склереидных групп в первичной коре сопоставимы с размерами во вторичной флоэме, однако у п. бальзамической имелись большие участки без склереидных групп. Анализ показывает, что если в первичной коре много склереидных групп, то и во вторичной флоэме (в средней части коры) степень склерификации будет не ниже, а как правило, выше. По мнению некоторых авторов, лигнификация корки и обилие склереидных групп могут отпугнуть некоторых насекомых. И хотя склереидные группы – это элемент пассивной защиты, их содержание влияет на запуск индуцированной защиты (Wainhouse et al., 1990; Lieutier, 2002).

В используемый нами термин «степень склерификации» мы включили не только содержание и размеры склереидных групп, но и степень их срастания (рис. 3, а–в), поскольку при срастании групп между собой затрудняется продвижение жука через ткани коры, а увеличение времени его продвижения дает больше времени для запуска защитных реакций тканям ствола. Поэтому у п. Нордмана при меньших размерах склереидных групп и их высокой степени срастания во всех направлениях (рис. 3, а), степень склерификации выше (повреждаемость ниже), чем у п. одноцветной (рис. 3, б), у которой при высоком содержании и большой площади поперечного сечения склереидные группы почти не срастаются между собой и большинство из них относительно короткие в осевом направлении. Одиночную, даже крупную склереидную группу жук может обойти, а сросшиеся группы, пусть и небольшие, надо перегрызть. Видимо, по этой причине отмечено втачивание полиграфа на п. одноцветной, где, как уже говорилось, часть корки слущивается, делая тонкие участки более неустойчивыми к атакам полиграфа.

Согласно D. Wainhouse с соавт. (1990), чем выше степень склерификации коры ели, тем

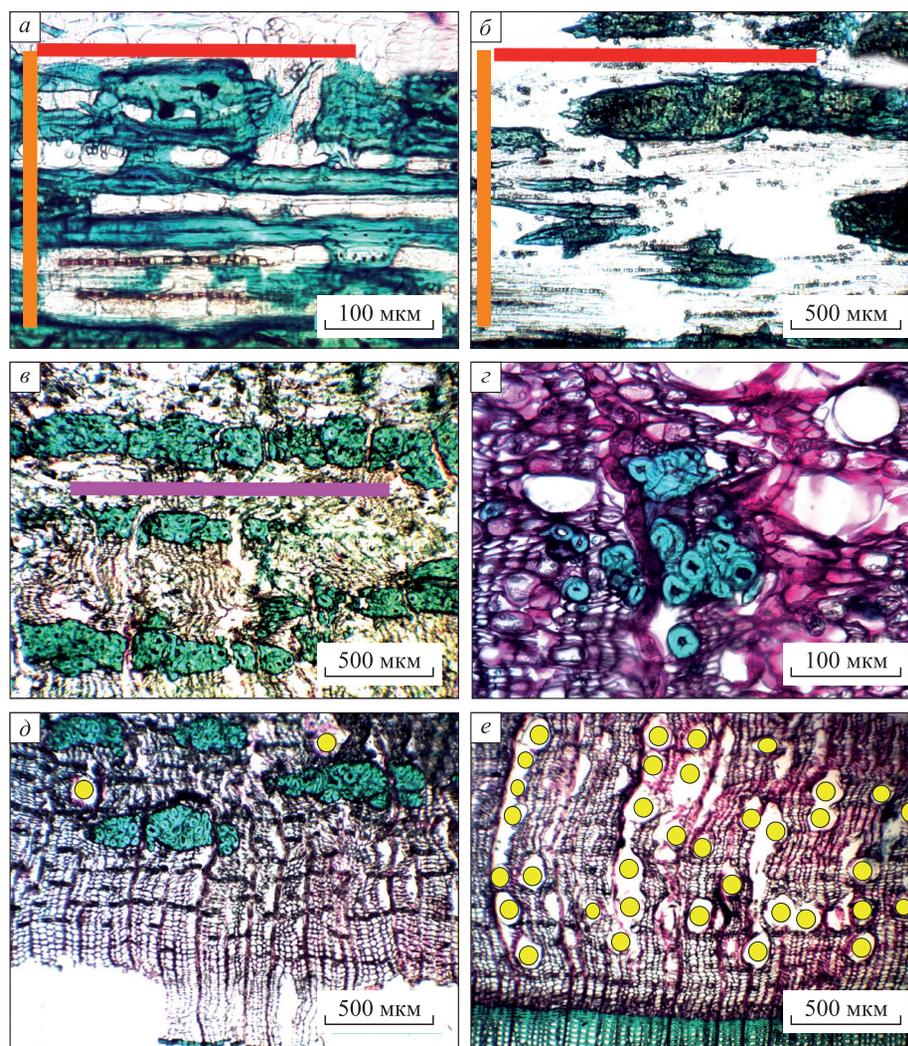


Рис. 3. Строение вторичной флоэмы пихт.

a – п. Нордмана; *б* – п. одноцветная; *в* – п. белокорая; *г, д, е* – п. сибирская (*г, е* – вариант 2, *д* – вариант 1). Срезы: *a, б* – радиальные; *в–е* – поперечные. Окрашивание метиловым зеленым, склереиды окрашены в зеленый цвет, *д, е* – в зеленый также окрашена ксилема в нижней части снимков. *a–е* – средняя часть коры (наружная половина вторичной флоэмы); *д, е* – внутренняя и частично средняя часть коры. Оранжевая полоса указывает на особенности срастания в радиальном направлении, красная – в осевом, лиловая – тангентальном. Желтыми кружками помечены слизевые клетки.

длиннее и извилистее маточные ходы самки большого елового лубоеда (так как она обходит склереидные группы) и тем меньше яиц она откладывает. Личинки также обходят склереидные группы, дольше питаются, позже окукливаются, а жуки нового поколения оказываются мельче. В этом же исследовании показана сильная внутривидовая вариабельность степени склерификации коры у ели, что соответствует вариантам 1 и 2 для п. сибирской в нашем исследовании (рис. 3, *г–е*). В варианте 2 очень мало склереидных групп и они существенно мельче (рис. 3, *г*), чем в варианте 1 (рис. 3, *д*), возможно отчасти из-за этого вариант 2 сильнее повреждался полиграфом, и эти деревья вскоре погибли.

Варианты 1 и 2 различались также по количеству слизевых клеток – у последнего их было на порядок больше (рис. 3, *д, е*). S. Fink (1986) показал, что у погибающих особей пихты белой слизевые клетки образуются сразу у проводящей флоэмы, хотя в норме для п. белой слизевые клетки обычны для первичной, но не вторичной коры. При этом каких-либо внешних повреждений коры не наблюдалось. Аналогичную картину мы наблюдали в варианте 2 – обилие слизевых клеток почти от самого камбия. Полагаем, что такое обилие, с одной стороны, могло быть вызвано втачиванием полиграфа и запуском системной (индуцированной) устойчивости, а с другой – было изначально высоким. Слабая

склерификация и обилие слизевых клеток встречаются и у особей п. сибирской в природном ареале, особенно у молодых деревьев и является вариантом нормы.

Слизевые клетки характерны для первичной коры всех пихт, во вторичной флоэме их содержание ниже. В. М. Еремин (1973) не нашел слизевые клетки во вторичной флоэме п. цельнолистной, однако в наших образцах они иногда встречаются.

Предполагаем, что процессы образования склерид и слизевых клеток конкурентны друг к другу. Основное вещество, заполняющее слизевые клетки хвойных, это полисахарид пектин, главным компонентом которого являются остатки галактуроновой кислоты – окисленной формы моносахарида галактозы. Также слизевые клетки пихт содержат низкомолекулярные углеводы, преимущественно сахарозу, глюкозу и фруктозу (Ушанова и др., 2008; Fengping et al., 2015). Слизевые клетки образуются из паренхимных клеток, в ходе дифференциации живое содержимое разрушается, и вся полость клетки заполняется слизью. Основное свойство пектиновых слизей – высокая водоудерживающая способность, вероятно помогающая выживать влаголюбивым пихтам на ранних этапах онтогенеза, что согласуется с высоким содержанием слизевых клеток в первичной коре. При повреждениях ствола пектины в соединении с водой и сахарами из разрушенных тканей коры образуют гели и вместе с вытекающей смолой закрывают рану, препятствуя окислению тканей и заливая (изолируя) вредителей и патогенов.

Склериды – это трансформированные паренхимные клетки с очень толстой сильно лигнифицированной клеточной стенкой. По окончании дифференциации живое содержимое отмирает, часто аккумулируя смолу или образуя кристаллы оксалата кальция. Этапу склеридообразования (особенно во вторичной флоэме) обычно предшествует деление клеток – так образуются склеридные группы. Образование лигнина в стенках склерид происходит из монолигнолов, синтезируемых по фенилпропановидному пути. Этим же путем синтезируются флавоноиды, а из шикимовой кислоты – начальной точки фенилпропановидного пути – синтезируются фенольные соединения, участвующие в защитных реакциях (Лебедев, Шестибратов, 2021; Lebedev, Shestibratov, 2021).

Таким образом, дифференциация паренхимной клетки как в слизевую, так и в склеридную клетку заканчивается ее гибелью без возмож-

ности новых делений или дедифференциации. Но помимо морфологической вилки существует вилка метаболическая – преимущественная ориентация либо на углеводный путь синтеза (пектиновые слизи), либо на путь синтеза ароматических соединений. Оба пути затратны по ресурсам и требуют трансформации одних и тех же клеток. Ориентация на синтез лигнина (при дифференциации склерид) позволяет повысить не только конституционную, но и индукционную устойчивость за счет возможности образования по фенилпропановидному и шикиматному путям широкого ряда соединений, обладающих защитными функциями. По данным литературы, известно, что при искусственном торможении синтеза лигнина в растениях снижается их устойчивость к действию стрессов (Лебедев, Шестибратов, 2021; Lebedev, Shestibratov, 2021). Слизевые клетки также являются элементом защиты, однако содержимое клеток (пектин и низкомолекулярные углеводы) не токсично ни для полиграфа, ни для патогенных микроорганизмов, переносимых жуком, а образование клеток требует отвлечения значительных ресурсов.

Считается, что кристаллы оксалата кальция могут отпугивать листогрызущих и ксилофильных насекомых (Lieutier, 2004; Franceschi et al., 2005), но в нашем исследовании четкой зависимости между содержанием кристаллов во всей коре и повреждаемостью полиграфом не установлено, при послойном рассмотрении небольшое негативное влияние отмечено для внутреннего слоя коры – зоны питания личинок полиграфа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование анатомии коры пихт, различающихся по степени повреждения уссурийским полиграфом, показало важную роль конституционной устойчивости, а именно состава и соотношения компонентов коры в выборе насекомым-инвайдером растения-хозяина.

Данный короед предпочитает гладкокорые пихты с тонким слоем покровных тканей, сложенных из клеток обыкновенной феллемы (тонкостенных суберинизированных клеток), с низким содержанием склерид в первичной и вторичной коре и слабой степенью срастания склеридных групп. Такое сочетание наиболее присуще представителям секции *Balsamea* – пихты сибирской, п. сахалинской. Для п. бальзамической и п. белокорой зафиксирована более

высокая степень склерификации (и несколько большая толщина покровных тканей), что согласовывалось с повреждаемостью полиграфом. Отмечено, что низкая степень склерификации сопровождается повышенным содержанием слизевых клеток (как у п. сибирской), которые хотя и служат элементом конституционной устойчивости, слабо эффективны при втачивании жуков данного вредителя. Остальные изученные пихты принадлежали к другим секциям и полиграфом не повреждались или повреждались слабо. Их отличали большая толщина покровных тканей (п. белая, п. Нордмана, п. равночешуйчатая, п. цельнолистная, п. одноцветная), большая степень склерификации (п. белая, п. цельнолистная, п. Нордмана), наличие каменистой феллемы (п. цельнолистная, п. равночешуйчатая, п. Нордмана), более раннее формирование корки (п. Нордмана).

Полученные данные по видам пихт, избегаемых жуками полиграфа, позволяют предположить, что при расширении вторичного ареала уссурийского полиграфа виды пихт секции *Abies*, доминирующие в Южной и Центральной Европе (п. белая) и в горах Кавказа и Восточного Причерноморья (п. Нордмана) будут относительно устойчивы к жукам этого инвайдера. Возможно, с анатомическими особенностями коры этих видов связаны и другие факторы конституционной устойчивости. По крайней мере, взрослые деревья п. Нордмана в природе почти не образуют некрозов при искусственной инокуляции офиостомовым грибом *Grosmannia aoshimae* (Ohtaka et Masuya) Mas. et Yamaoka – фитопатогенным ассоциантом уссурийского полиграфа (Баранчиков и др., 2018).

Авторы признательны А. В. Дымовичу, М. С. Александровой и О. Б. Ткаченко (ГБС РАН, Москва), В. И. Щурову (Управление особо охраняемыми природными территориями Краснодарского края, Краснодар) и Г. И. Юрченко (Дальневосточный НИИ лесного хозяйства, Хабаровск) за помощь и консультации в период взятия образцов коры пихт в Москве, Краснодарском и Хабаровском краях, соответственно.

Работа выполнена в рамках базового проекта фундаментальных исследований Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН «Снижение рисков возрастающего воздействия болезней и вредителей на лесные экосистемы в условиях глобальных изменений окружающей среды», № 0287-2021-0011.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Астраханцева Н. В., Пашенова Н. В., Петько В. А., Баранчиков Ю. Н. Реакция тканей ствола пихты сибирской и пихты белокорой на инокуляцию фитопатогенным грибом *Grosmannia aoshimae* (Ohtaka, Masuya et Yamaoka) Masuya et Yamaoka – ассоциантом уссурийского полиграфа // Изв. СПбЛТА. 2014. Вып. 207. С. 142–153.
- Баранчиков Ю. Н., Астраханцева Н. В., Щуров В. И., Александрова М. С., Мухина Л. Н., Серая Л. Г., Пашенова Н. В. Склериды флэзмы как возможный фактор устойчивости пихт к атакам инвазийного кородеа // Интерэкспо Гео-Сибирь. 2014. Т. 3. № 2. С. 277–282.
- Баранчиков Ю. Н., Бибин А. Р., Демидко Д. А., Ефременко А. А., Пашенова Н. В., Перцова А. А., Серая Л. Г. Предварительная оценка устойчивости видов пихт к компонентам инвазийного энтомо-микологического комплекса // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах: X чтения памяти О. А. Катаева. СПб.: СПбГЛТУ, 2018. Т. 2: Фитопатогенные грибы: вопросы патологии и защиты леса. С. 4.
- Баранчиков Ю. Н., Ефременко А. А., Демидко Д. А., Тутова В. В. Уссурийский полиграф *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Предуралье: где, откуда и когда? // Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах: XI чтения памяти О. А. Катаева. СПб.: СПбГЛТУ, 2020. С. 74–75.
- Баранчиков Ю. Н., Петько В. М., Астапенко С. А., Акулов Е. Н., Кривец С. А. Уссурийский полиграф – новый агрессивный вредитель пихты в Сибири // Лесн. вестн. 2011. № 4 (80). С. 78–81.
- Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятков А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
- Гниненко Ю. И., Чилахсаева Е. А., Клюкин М. С. Пихтовые леса европейской части России под угрозой // Защита и карантин растений. 2023. Вып. 2. С. 31–32.
- Деревья и кустарники СССР: дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 1: Голосеменные / ред. С. Я. Соколов. 463 с.
- Еремин В. М. Анатомическое строение пихты белокорой и пихты цельнолистной // ИВУЗ. Лесн. журн. 1973. № 3. С. 34–38.
- Еремин В. М. Сравнительная анатомия коры сосновых: дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05. Воронеж, 1983. 547 с.
- Еремин В. М., Копанина А. В. Атлас анатомии коры деревьев, кустарников и лиан Сахалина и Курильских островов. Брест: Полиграфика, 2012. 896 с.
- Еремин В. М., Нитченко Н. Д. Структурные основы устойчивости интродуцированных видов *Abies* // ИВУЗ. Лесн. журн. 1980. № 1. С. 12–15.
- Керчев И. А. Экспериментальное исследование возможности возникновения новых трофических связей полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири // Вестн. Том. гос. ун-та. Биол. 2012. № 3 (19). С. 169–177.

- Керчев И. А. Экология полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera; Curculionidae, Scolytinae) в Западно-Сибирском регионе инвазии // Рос. журн. биол. инваз. 2014. Т. 7. № 2. С. 80–95.
- Кривец С. А. Заметки по экологии уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera, Scolytidae) в Западной Сибири // Изв. СПбЛТА. 2012. Вып. 200. С. 94–105.
- Кривец С. А., Бисирова Э. М., Керчев И. А., Пац Е. Н., Чернова Н. А. Популяционные характеристики и влияние уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. на состояние пихтовых лесов Северо-Восточного Алтая // Изв. СПбЛТА. 2014. Вып. 207. С. 37–48.
- Кривец С. А., Бисирова Э. М., Керчев И. А., Пац Е. Н., Чернова Н. А. Трансформация таежных экосистем в очаге инвазии полиграфа уссурийского – *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западной Сибири // Рос. журн. биол. инваз. 2015а. № 1. С. 41–63.
- Кривец С. А., Керчев И. А., Бисирова Э. М., Демидко Д. А., Петько В. М., Баранчиков Ю. Н. Распространение уссурийского полиграфа *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Сибири // Изв. СПбЛТА. 2015б. Вып. 211. С. 33–45.
- Криволицкая Г. О. Энтомофауна Курильских островов. Основные черты и происхождение. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1973. 315 с.
- Крылов Г. В., Марадудин И. И., Михеев Н. И., Козакова Н. Ф. Пихта. М.: Агропромиздат. 1986. 239 с.
- Куренцов А. И. Короеды Дальнего Востока СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 234 с.
- Лебедев В. Г., Шестибратов К. А. Генная инженерия биосинтеза лигнина в деревьях: компромисс между свойствами древесины и жизнеспособностью растений // Физиол. раст. 2021. Т. 68. № 4. С. 339–355.
- Лотова Л. И. Анатомия коры хвойных. М.: Наука. 1987. 153 с.
- Серая Л. Г., Пашенова Н. В., Мухина Л. Н., Дымович А. В., Александрова М. С., Баранчиков Ю. Н. Повреждаемость видов рода *Abies* Mill. в коллекции Главного ботанического сада РАН уссурийским полиграфом *Polygraphus proximus* Bland. и его грибными ассоциантами // Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участ., посв. 70-летию созд. Ин-та леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск, 16–19 сент. 2014 г. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. С. 652–655.
- Ушанова В. М., Батура Н. Г., Воробьева З. К. Изучение влияния функциональных групп пектинов из коры хвойных пород деревьев на их студнеобразующие свойства // Хвойные бореал. зоны. 2008. Т. 25. № 3–4. С. 262–264.
- Чилахсаева Е. А. Первая находка *Polygraphus proximus* в Московской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113. Вып. 6. С. 39–41.
- Abies*, *Abies balsamea* (L.) Mill., *Abies fraseri* (Pursh) Poir., *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt. Encyclopedia of Life. The Smithsonian Inst. Nat. Museum Nat. History, 2023. <https://eol.org/pages/13998>, <https://eol.org/pages/1061732/articles>, <https://eol.org/pages/1034953/articles>, <https://eol.org/pages/1061728/articles>
- Adam C. I., Ostaff D. P. Balsam woolly adelgid // Nat. Res. Canada, Can. For. Serv., Atlantic For. Centre, Fredericton, N. B. 2006. Pest Note 3. 2 p.
- Bark and wood properties of pulpwood species as related to separation and segregation of chip/bark mixtures. Project 3212 report three. A progress report to members of group project 3212, June 15, 1975. The Inst. Paper Chem., Appleton, Wisconsin. 124 p.
- Erbilgin N., Ma C., Whitehouse C., Shan B., Najjar A. Ю., Evenden M. Chemical similarity between historical and novel host plants promotes range and host expansion of the mountain pine beetle in a naïve host ecosystem // New Phytol. 2014. V. 201. Iss. 3. P. 940–950.
- Fengping J., Jiayan L., Ryosuke T., Chie U., Shinichi K., Satoshi K., Ung-Jin K., Takao I. Structure and chemical contents of mucilage cells in *Pseudolarix* and *Abies* bark // IAWA J. 2015. V. 36. Iss. 3. P. 300–310.
- Fink S. Microscopical investigations on wood formation and function in diseased trees // IAWA Bull. 1986. V. 7. N. 4. P. 351–355.
- Fowells H. A. Silvics of forest trees of the United States // Agr. handbook. For. Serv., Timber manag. res., 1965. N. 271. 762 p.
- Franceschi V. R., Krokene P., Christiansen E., Krekling T. Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests // New Phytol. 2005. V. 167. Iss. 2. P. 353–376.
- Hara H., Miyoshi H., Tokuda S. Forest decline at the damage by a typhoon in the Kubothinning experiment forest [Japan] of Todo-fir, *Abies sachalinensis*, and the occurrence of a fir bark beetles, *Polygraphus proximus* // Bull. Hokkaido For. Res. Inst. 2008. N. 45. P. 21–27.
- Hay R. L., Eagar C. Stem morphology and physiology of Fraser fir in relation to balsam woolly aphid attack preference. Final contract report for regional chief scientist, Southeast reg. office, Nat. Park Serv., 1981. 60 p.
- Hrinkevich K. H., Progar R. A., Shaw D. C. A severity rating system for evaluating stand-level balsam woolly adelgid (Hemiptera: Adelgidae) damage in two *Abies* species in Western North America // For. Sci. 2016. V. 62. Iss. 2. P. 181–189.
- Kerchев I. A. Ecology of four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera; Curculionidae, Scolytinae) in the west Siberian region of invasion // Rus. J. Biol. Invas. 2014. V. 5. Iss. 3. P. 176–185 (Original Rus. text © I. A. Kerchев, 2014, publ. in Ros. zhurn. biol. invaz. 2014. N. 2. P. 80–95).
- Krekling T., Franceschi V. R., Berryman A. A., Christiansen E. The structure and development of polyphenolic parenchyma cells in Norway spruce (*Picea abies*) bark // Flora. 2000. V. 195. Iss. 4. P. 354–369.
- Krivets S. A., Bisirova E. M., Kerchев I. A., Pats E. N., Chernova N. A. Transformation of taiga ecosystems in Western Siberia in invasion focus of four eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* blandford (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) // Rus. J. Biol. Invas. 2015. V. 6. Iss. 2. P. 94–108 (Original Rus. text © S. A. Krivets, E. M. Bisirova, I. A. Kerchев, E. N. Pats, N. A. Chernova, 2015, publ. in Ros. zhurn. biol. invaz. 2015. N. 1. P. 41–63).
- Krokene P. Conifer defense and resistance to bark beetles In: Bark beetles: Biology and ecology of native and invasive

- species // Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species / F. E. Vega, R. W. Hofstetter (Eds.). Acad. Press, 2015. P. 177–207.
- Lebedev V. G., Shestibratov K. A. Genetic engineering of lignin biosynthesis in trees: compromise between wood properties and plant viability // Rus. J. Plant Physiol. 2021. V. 68. Iss. 4. P. 596–612 (Original Rus. text © V. G. Lebedev, K. A. Shestibratov, 2021, publ. in Fiziologiya rasstieniy. 2021. V. 68. N. 4. C. 339–355).
- Lieutier F. Mechanisms of resistance in conifers and bark beetle attack strategies // Mechanisms and deployment of resistance in trees to insects / M. R. Wagner (Ed.). N. Y.: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 31–77.
- Lieutier F. Host resistance to bark beetles and its variations // Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis / F. Lieutier, K. R. Day, A. Battisti, J.-C. Gregoire, H. F. Evans (eds.) Dordrecht, Netherlands: Kluwer Acad. Publ., 2004. P. 135–180.
- Martin D., Tholl D., Gershenzon J., Bohlmann J. Methyl jasmonate induces traumatic resin ducts, terpenoid resin biosynthesis, and terpenoid accumulation in developing xylem of Norway spruce stems // Plant Physiol. 2002. V. 129. Iss. 3. P. 1003–1018.
- Nobuchi A. Studies on Scolytidae IX (Coleoptera). Key to the subfamilies, tribes and genera of Japan // Bull. Gov. For. Exp. Sta. 1971. N. 238. P. 149–164.
- Nobuchi A. Studies on Scolytidae XVIII. Bark beetles of tribe *Polygraphini* in Japan (Coleoptera, Scolytidae) // Bull. For. & For. Prod. Res. Inst. 1979. N. 308. P. 1–16.
- Tokuda M., Shoubu M., Yamaguchi D., Yukawa J. Defoliation and dieback of *Abies firma* (Pinaceae) trees caused by *Parendaes abietinus* (Coleoptera: Curculionidae) and *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Scolytidae) on Mount Unzen, Japan // Appl. Entomol. Zool. 2008. V. 43. N. 1. P. 1–10.
- Wainhouse D., Cross D. J., Howell R. S. The role of lignin as a defense against the spruce bark beetle *Dendroctonus micans*: effect on larvae and adults // Oecologia. 1990. V. 85. Iss. 2. P. 257–265.
- Wood S. L. The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a taxonomic monograph // Great Basin Naturalist Memoirs. 1982. N. 6. P. 1–1359.
- Wood S. L., Bright D. E. Hosts of Scolytidae and Platypodidae // Great Basin Naturalist Memoirs. 1992. V. 13. Article 12. P. 1241–1348.

ANATOMICAL FEATURES OF THE BARK AS A FACTOR OF RESISTANCE OF FIR SPECIES TO INFESTATION BY THE FOUR-EYED FIR BARK BEETLE

N. V. Astrakhantseva¹, L. G. Seraya², N. V. Pashenova¹, A. A. Kozhenkova³, Yu. N. Baranchikov¹

¹ V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Federal Research Center Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

² All-Russian Scientific Research Institute of Phytopathology Property 5, Institute str., Bol'shie Vyazemy, Odintsovskiy District, Moscow Oblast, 143050 Russian Federation

³ Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences st. Botanicheskaya, 4, Moscow, 127276 Russian Federation

E-mail: astr_nat@mail.ru, lgseraya@gmail.com, pasnat@ksc.krasn.ru, info@gbsad.ru, baranchikov_yuri@yahoo.com

To elucidate the reasons for the differences Fir species (*Abies*. Mill.) damage by four-eyed fir bark beetle (*Polygraphus proximus* Blandford), we studied the structure of fir bark in sections *Balsamea*, *Momi*, *Abies*, *Grandis* from the collections of the Tsitsin Main botanical garden of the Russian Academy of Sciences. In the bark, the features of the structure of the outer bark tissues (periderm and rhytidome) and the inner bark, which consisted of the cortex and secondary phloem, were studied. Species of fir, the outer bark of which are formed by periderms including layers of spongy and stony (lignified) phellem (phellem of Manchurian fir (*Abies holophylla* Maxim.), Nikko fir (*A. homolepis* Siebold & Zucc.), Nordmann fir (*A. nordmanniana* (Steven) Spach)), as well as species that early formed a rhytidome (Nordmann fir), are practically not colonized by the *P. proximus*. The cork of fir species, the phellem of which is represented by the same type of suberized cells, and having a small thickness (species from section *Balsamea*), is more attractive for invasion by the *P. proximus*. The relationship between damage by the *P. proximus* and the structural features and the ratio of the components of the outer and middle layers of the inner bark, where the degree of sclerification is the main factor, is noted. The least attractive for *P. proximus* are the fir species that have a high degree of sclerification of the outer and middle layers of the inner bark. The degree of constitutional resistance to *P. proximus* increases with an increase in the degree of accretion and size of sclereid groups, the uniformity and density of their distribution. The most vulnerable are firs with a low degree of sclerification of the outer and middle layers and/or an uneven and loose distribution of sclereid groups, and firs with an increased and high content of mucilage cells (Siberian fir (*A. sibirica* Ledeb.)). An inverse relationship was noted between the degree of sclerification and the content of mucilage cells. A clear relationship between *P. proximus* and the content of calcium oxalate crystals, as well as the characteristics of the resinous system, has not been established.

Keywords: *Polygraphus proximus* Blandford, *Abies*, rhytidome, periderm, phellem, cortex, secondary phloem, sclereid groups, mucilage cells.

How to cite: Astrakhantseva N. V., Seraya L. G., Pashenova N. V., Kozhenkova A. A., Baranchikov Yu. N. Anatomical features of the bark as a factor of resistance of fir species to infestation by the four-eyed fir bark beetle // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2023. N. 5. P. 43–59 (in Russian with English abstract and references).