

УДК 582.47:581.8:58.073

СУРСО Михаил Вольдемарович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии популяций и сообществ Института экологических проблем Севера Уральского отделения РАН (г. Архангельск). Автор 60 научных публикаций в т. ч. двух монографий

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ И СТРУКТУР ХВОЙНЫХ ВИДОВ ПРИ ГАЛЛООБРАЗОВАНИИ*

Приводятся результаты морфолого-анатомического изучения галлов можжевельника обыкновенного, вызываемых двухмутовчатой можжевельниковой галлицей *Oligotrophus panteli* Kieffer, и ели аянской, вызываемых елово-лиственничным хермесом *Adelges laricis* Vallot. Формирование галлов *O. panteli* обусловлено прекращением функционирования апикальной меристемы побега и разрастанием хвои двух верхних мутовок. Значительные изменения анатомического строения отмечены в хвое внутренней мутовки галла. Характерной особенностью строения галлов *A. laricis* является разрастание базальной части хвои, отсутствие эндодермы и складчатости стенок клеток мезофилла хвои, дисфункция смоляных каналов. Существенные изменения наблюдаются в базальной части хвоинок, формирующих галлы.

Ключевые слова: галл, можжевельник, *Oligotrophus panteli*, ель, *Adelges laricis*, хвоя, ткань.

Галлы насекомых являются примером приспособительных реакций генотипа и, хотя состоят из тканей растений, их формирование в значительной степени обусловлено биологией вызывающих их видов насекомых (их геномом, составом секрета слюны, особенностями питания и продуктами жизнедеятельности развивающихся личинок). Процессы, лежащие в основе морфогенеза галлов насекомых, все еще не вполне понятны. Однако замечено,

что насекомые, индуцирующие галлы, чаще откладывают яйца в молодые ткани, так как в этих тканях наблюдается более высокий уровень метаболизма, и они обладают более высоким потенциалом для дифференциации [14]. К настоящему времени известно более 13 000 галлообразующих видов насекомых, принадлежащих к различным таксономическим группам. Галлы насекомых представляют более или менее изолированную среду их обитания и от-

* Электронно-микроскопические исследования выполнены на оборудовании ЦКП НО «Арктика» (Северный (Арктический) федеральный университет имени М.В. Ломоносова) при финансовой поддержке Минобрнауки России

личаются многофункциональностью и исключительным разнообразием [17].

Морфолого-анатомическое изучение тератологических изменений побегов можжевельника обыкновенного выполнено на примере галлов (тератоморф), возникающих в результате заселения его почек двухмутовчатой можжевельниковой галлицей *Olygotrophus panteli* Kieffer (Diptera: Cecidomyiidae), распространенной по всему ареалу *Juniperus communis* [5, 7, 9, 18, 19]. Хотя внешний облик этих галлов общеизвестен, в литературе имеются лишь их единичные морфологические описания [13, 16]. Анатомическое исследование этих галлов до настоящего времени не проводилось.

Для рода *Olygotrophus* всего описано 10 видов, среди которых известно не менее 4 видов, чьи личинки развиваются на можжевельнике обыкновенном: *O. gemmarum* Rübsaamen (= *Schmidtella gemmarum* Rübsaamen), *O. juniperinus* L. (= *Tipula juniperina* L.), *O. panteli* Kieffer, *O. schmidti* Rübsaamen [8]. Все виды рода *Olygotrophus*, чьи личинки развиваются в почках *Juniperus* ssp. морфологически весьма сходны. Поэтому при их идентификации необходимо также учитывать морфолого-анатомические особенности вызываемых ими галлов [13]. Отличительной особенностью галлов, вызываемых двухмутовчатой можжевельниковой галлицей, является то, что они образуются из двух верхушечных мутовок хвои. Почти вся жизнь двухмутовчатой можжевельниковой галлицы протекает на стадии личинки внутри галла. Продолжительность жизни взрослых галлиц не превышает 2-3 дней, и в течение этого времени происходит размножение и расселение вида [2].

Морфолого-анатомическое изучение галлов ели аянской выполнено на примере галлов елово-лиственничного хермеса – *Adelges laricis* Vallot (Homoptera: Adelgidae). К настоящему времени известно около 70 видов хермесов. Однако следует отметить, что многие из этих видов имеют таксономическую неопределенность из-за морфологических различий форм одного и того же вида, развивающихся на разных растениях-хозяевах [10].

Елово-лиственничный хермес является голициклическим видом, полный двухгодичный жизненный цикл которого включает 5 генераций [6]. На первичном хозяине (ели) развиваются 3 поколения, на вторичном хозяине (лиственнице) – 2 поколения. Половое поколение (*sexualis*) развивается из яиц, отложенных партеногенетической самкой-полоноской (*sexuparae*), перелетевшей с вторичного хозяина, и состоит из спаривающихся самцов и самок. После спаривания каждая из таких самок откладывает под чешуйки коры по одному крупному яйцу, из которого выходит личинка основательницы (*fundatrices*). Личинка зимует на стадии нимфы на вегетативной почке или вблизи нее. Ранней весной она возобновляет питание, индуцируя трансформацию развивающейся почки в галл. После серии линек нимфа перерождается во взрослую самку-основательницу, которая делает большую кладку яиц. Из этих яиц вылупляются личинки переселенцев (*gallicolae*), которые переползают на формирующийся галл, и в дальнейшем питаются и развиваются в закупорившихся камерах галла, тем самым завершая его окончательное формирование. К середине вегетационного периода галлы засыхают, их камеры вскрываются. К этому времени нимфы переселенцев после серии линек перерождаются в крылатых партеногенетических самок (*migrantes alatae*), которые перелетают на вторичного хозяина. Эти самки откладывают на хвое лиственницы яйца, из которых выходят зимующие личинки (*emigrantes*). Весной, после серии линек личинки перерождаются в бескрылых самок. Часть этих самок продолжает размножаться партеногенетически, и дает неопределенно длинный ряд постепенно вырождающихся поколений бескрылых самок на лиственнице. Другая часть перерождается в *sexuparae* и возвращается на первичного хозяина. Таким образом, в формировании галлов на ели участвуют 2 поколения елово-лиственничного хермеса: *fundatrices* и *gallicolae*.

Материалы и методика. Галлы двухмутовчатой можжевельниковой галлицы были собра-

ны в северной подзоне тайги (Архангельская область) в природных популяциях можжевельника обыкновенного в вегетационные периоды 2009–2012 годов. Галлы елово-лиственничного хермеса были собраны в средней части о. Сахалин (район пос. Тымовский) с естественно произрастающей здесь ели аянской в середине июня 2012 года. Галлы, вегетативные почки, хвоя и однолетние побеги можжевельника и ели фиксировались в неразбавленном этаноле. Внешнее визуальное изучение галлов проводилось на бинокулярном микроскопе МБС-10. Фотографирование объектов производилось при помощи окулярной насадки с лицензионным программным обеспечением ScopePhoto. Постоянные микротомные препараты изготавливались общепринятыми методами [4]. Микротомные срезы толщиной 8-12 мкм изготавливались на салазочном микротоме МС-2. Срезы для временных препаратов изготавливались на микротоме с вибрирующими лезвиями НМ 650V Microm. Срезы окрашивались метиловым зеленым – пиронином G [1]. Препараты просматривались и фотографировались при помощи лабораторного светового микроскопа AxioScope A1 (Zeiss) в комплекте с цифровой камерой Canon G10 и лицензионным программным обеспечением AxioVision (Zeiss). Электронно-микроскопические исследования выполнены на электронном сканирующем микроскопе Sigma-Zeiss.

Результаты и обсуждение. Визуально вполне сформировавшиеся галлы, вызываемые *Oligotrophus panteli*, представляют собой кувшинообразные морфозы на кончиках побегов, расширенные в базальной части (рис. 1). Эти тератоморфы образуются в самом начале вегетационного периода с началом роста побегов за счет разрастания хвои двух верхних мутовок при одновременном прекращении терминального роста побега. При таком порядке формирования галла следующая в акропетальном порядке мутовка хвои оказывается заключенной внутри сомкнувшимися краями листьев нижней лежащей мутовки. Верхушки листьев наружной мутовки остаются разобщенными и слег-

ка отогнутыми наружу. Всего в формировании галла участвуют только две самые верхние мутовки. Внутреннее пространство галла служит домиком-убежищем для развивающейся одиночной личинки насекомого. При этом верхняя (абаксиальная) сторона хвои внутренней мутовки, обращенная к центру галла, плотно соприкасается с телом личинки. Размеры галлов сильно варьируют, и составляют, в среднем, 11-17 (22) мм. В классификации Б.М. Мамаева [3] двухмутовчатая можжевельниковая галлица отнесена к фитофильным эндобионтам и весь цикл своего развития от яйца до куколки завершает в узкой камере галла. Личинка имеет веретеновидную форму и оранжевую окраску. Окукливание происходит ранней весной, непосредственно перед вылетом имаго.

Порядок формирования и анатомическое строение галлов во многом обусловлено строением вегетативных структур можжевельника. Сформировавшиеся вегетативные почки можжевельника лишены покровных чешуй. В нижней части они прикрыты чешуевидными листьями. Заложение листовых примордиев происходит в акропетальной последовательности. Общий план строения апикальных меристем побега можжевельника аналогичен апексам побегов у других голосеменных. Эпидермис хвои можжевельника состоит из одного ряда мелких толстостенных клеток. Под эпидермисом располагается гиподерма, также состоящая из одного ряда клеток. Мезофилл хвои состоит из довольно крупных изодиаметрических тонкостенных клеток. Проводящая ткань состоит из одного пучка и занимает центральное место на поперечном срезе хвои. Ксилема расположена на адаксиальной, флоэма – на абаксиальной стороне проводящего пучка. Трансфузионная ткань располагается справа и слева от проводящего пучка. Эндодерма не выражена. Единственный смоляной канал довольно крупный и расположен между жилкой и нижней эпидермой. Характерной особенностью первичного строения стебля можжевельника обыкновенного является наличие в первичной коре стебля трех крупных смоляных каналов. Паренхима

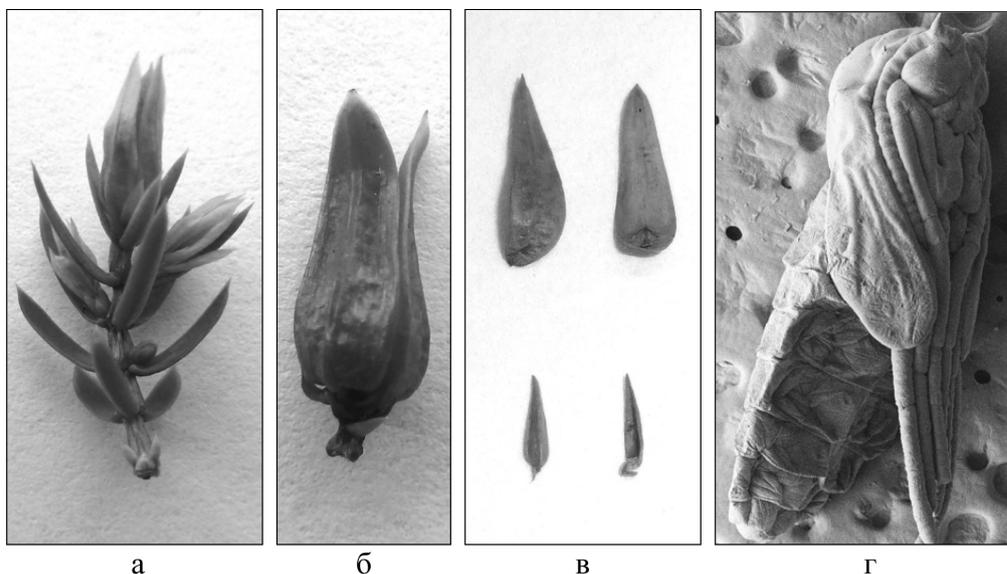


Рис. 1. Тератологические изменения хвои можжевельника обыкновенного, вызываемые двухмутовчатой можжевельниковой галлицей *Oligotrophus panteli*: а – молодые галлы, начало вегетационного периода (июнь); б – сформировавшийся галл, конец вегетационного периода (август); в – хвоя наружной (вверху) и внутренней (внизу) мутовок галла, слева адаксиальная, справа – абаксиальная сторона листа; г – куколка, сформировавшаяся из перезимовавшей личинки, извлеченная из галла в начале июня, непосредственно перед вылетом имаго

первичного стебля состоит из довольно крупных живых тонкостенных изодиаметрических клеток, в центре побега (по кругу) располагается от 9 до 12 проводящих пучков, разделенных узкими межпучковыми зонами. Вторичная ксилема и вторичная флоэма формируются в результате деятельности камбия. Паренхима сохраняется в сердцевине. Смоляные каналы в первичной коре по мере формирования побега вырастают во вторичную кору и разрушаются (обычно уже на 3-4 год).

При заселении почки личинкой можжевельниковой галлицы функционирование апикальной меристемы побега прекращается. Заложение новых примордиев хвои не возобновляется. Однако проводящая система побега продолжает функционировать вплоть до формирования вторичного строения стебля. Все основные анатомические структуры хвои наружной мутовки (смоляной канал, проводящий пучок, эпидермис, гиподерма, паренхима) сохраняют-

ся (рис. 2). Трансфузионная ткань не выражена, или выражена слабо. Разрастание хвоинок наружной мутовки происходит в основном за счет увеличения объема паренхимы. Общее число клеток паренхимы на поперечных срезах хвои наружной мутовки в центральной части галлов варьирует от 630 до 770, тогда как в нормально развитой хвое можжевельника оно составляет от 185 до 325 клеток. Форма и размеры паренхиматических клеток в хвое наружной мутовки галла сохраняются. Эпителиальные клетки, выстилающие смоляной канал, в значительной степени разрушаются. В сформировавшемся галле сохраняется лишь один слой эпителия.

Соприкасающиеся края хвоинок внутренней мутовки галла срастаются, при этом поверхность всех трех хвоинок, обращенные к центру, на поперечном срезе вместе образуют форму правильного круга, повторяющую форму тела личинки. Основной отличительной особенностью анатомического строения хвои,

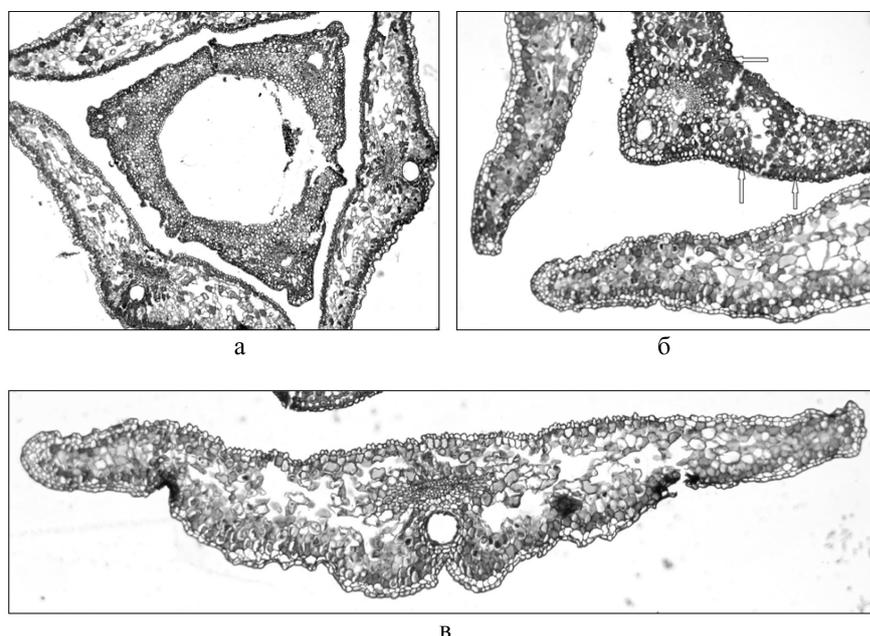


Рис. 2. Поперечные срезы галлов, вызываемых можжевельниковой двухмутовчатой галлицей *Oligotrophus panteli*: а – средняя часть галла; б – верхушка (стрелками показаны новообразования механической ткани); в – наружная листовая пластинка в верхней части галла

сформировавшей галл, является образование довольно значительного числа клеток механической ткани, локализующихся непосредственно под гиподермой и вокруг проводящего пучка, и придающих галлу высокую механическую прочность. В нормально развивающейся хвое можжевельника обыкновенного механическая ткань локализована между флоэмой и наружным слоем клеток эпителия смоляного канала. В галлах механическая ткань наиболее сильно развита в хвоинках внутренней мутовки (рис. 2 б, показана стрелками). Наиболее заметные изменения анатомической структуры также происходят в хвое внутренней мутовки галла. Клетки паренхимы трансформируются в мелкие, относительно толстостенные клетки округлой формы. Вместе с клетками механической ткани общее число таких клеток на поперечных срезах хвоинок в центральной части галла достигает 720-880. Эпителиальная ткань смоляного канала в хвое вну-

тренней мутовки галла полностью деградирует. Сам смоляной канал в значительной степени сдавливается и деформируется и, по-видимому, перестает функционировать. Проводящий пучок сохраняется. Трансфузионная ткань не выражена, или выражена слабо.

В базальной части галла, вблизи его основания, хвоинки наружной мутовки срастаются краями, формируя одну общую для всех них ткань. Клетки паренхимы при этом значительно увеличиваются в размерах, теряя цитоплазму, однако их стенки все еще остаются такими же тонкими.

Галлы продолжают самостоятельно функционировать и после того, как имаго покинет их. Засыхают и опадают они обычно лишь на третий год. Терминальный рост побега при этом прекращается. Общее число галлов на одной особи можжевельника, заселенной галлицами, может варьировать от одного до нескольких тысяч.

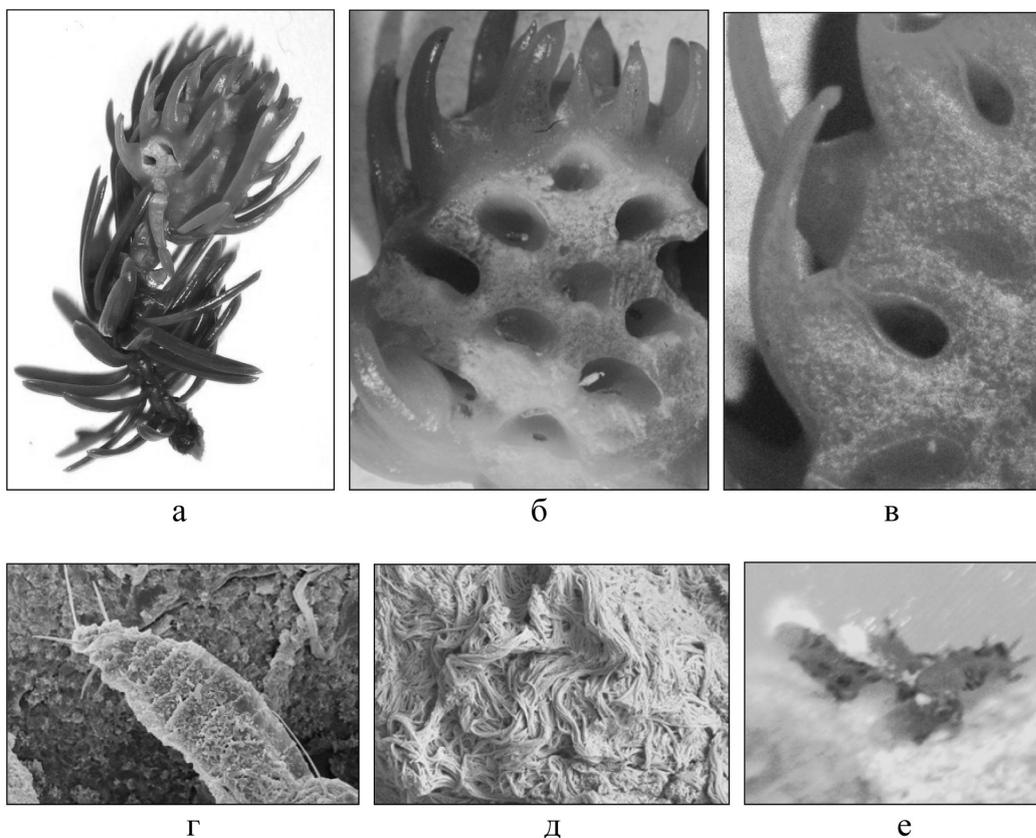


Рис. 3. Внешний вид галлов *Adelges laricis* и их обитателей: а – общий вид галла, в его нижней части видна одна вскрытая камера; б – продольный разрез галла; в – формирование камер галла; г – линяющая личинка *gallicolae*; д – продукты линьки *gallicolae*; е – нимфы *gallicolae*

Галлы елово-лиственничного хермеса внешне схожи с молодыми сосновыми шишками (pine-apple galls) (рис. 3). Такая характерная форма галлов обусловлена латеральным разрастанием базальной части хвоинок, которые смыкаются краями, в результате чего внутри галла формируются многочисленные камеры, в которых развиваются личинки (*gallicolae*). Число камер варьирует от 28 до 56, и от их количества в значительной степени зависят размеры галла. Разросшаяся базальная часть хвоинок только что сформировавшегося галла розового или красноватого цвета. Кончики значительного числа хвоинок в галлах имеют капельно-видную форму из-за поперечной перетяжки, обусловленной, по-видимому, дисфункцией

проводящей системы.

Формирование галла сопровождается значительными изменениями анатомического строения слагающих его хвоинок. Нормально развитая хвоя ели имеет характерное строение (рис. 4). Эпидермис однослойный. Под эпидермисом расположена гиподерма, также состоящая из одного слоя толстостенных клеток, лишь центральная часть гиподермы на абаксиальной стороне хвои слагается двумя слоями клеток. Проводящий пучок окружен трансфузионной тканью, которую облегает однослойное кольцо эндодермы. На абаксиальной стороне хвои, непосредственно под гиподермой расположены два смоляных канала, каждый из которых окружен одним слоем клеток эпителия. Клетки

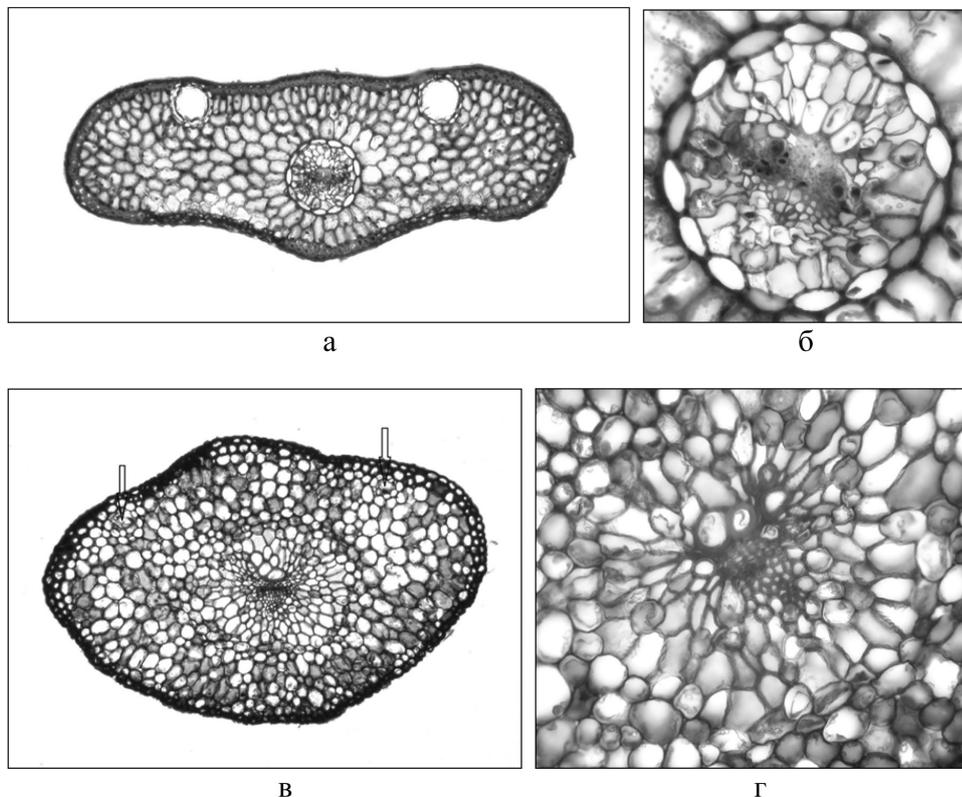


Рис. 4. Анатомическое строение нормально развитой хвои ели аянской (вверху) и кончиков хвоинок в галлах *Adelges laricis* (внизу). Справа – анатомическое строение проводящего пучка. Стрелками указаны недоразвившиеся смоляные канала в хвое галлов

мезофилла довольно крупные, с хорошо выраженной складчатостью клеточных стенок, слегка вытянутые в радиальном направлении и немного угловатые.

Гормональное перерождение тканей хвои в результате инъекции секрета слюнных желез *fundatrices* приводит к необратимым катастрофическим изменениям анатомического строения хвои и связанным с ними изменениями ее биохимического состава. Так, в тканях галлов содержится значительно больше липидов, крахмала, антоцианина и танина и меньше – фенольных соединений и фотосинтетических пигментов [11, 12, 15].

Наиболее существенные изменения анатомического строения наблюдаются в базальной части хвоинок, слагающих галл (рис. 5). Смо-

ляные каналы и эндодерма здесь отсутствуют. Гиподерма не выражена. Проводящий пучок сохраняется. Клетки паренхимы многочисленные, разных размеров, на поперечных срезах более крупные в центральной части, вытянутые радиально или округлые, угловатые, без складчатости стенок. Наибольшее увеличение количества клеток паренхимы наблюдается на абаксиальной стороне в зоне, прилегающей к камере галла. Хлоропласты замещаются на лейкопласты и амилопласты. Клетки паренхимы, прилегающие к камерам галлов, быстро утрачивают протопласты в результате сосания *gallicolae*. Соприкасающиеся стороны разросшихся в базальной части хвоинок слабо скреплены зубчатой сшивкой, образованной выростами эпидермиса. Камеры галла быстро

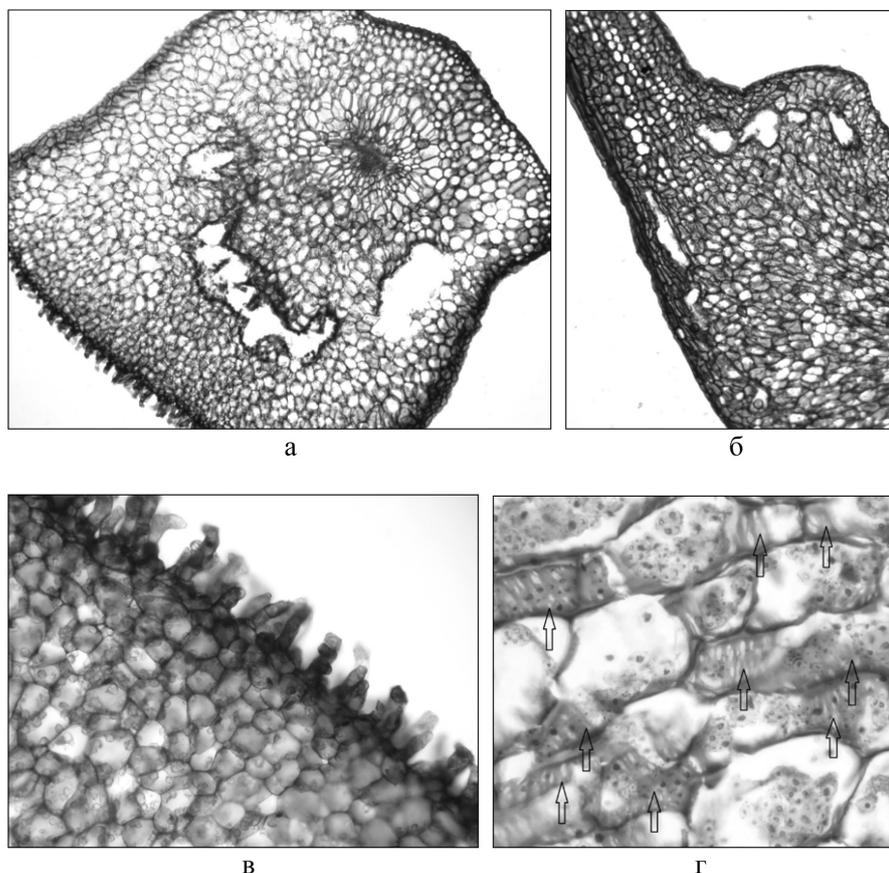


Рис. 5. Анатомическое строение хвои в базальной части галлов *Adelges laricis* у ели аянской: а – поперечный срез базальной части хвои; б – продольный срез центральной части хвои; в – выросты эпидермиса, формирующие зубчатую сшивку краев хвоинок галла; г – эпиблема раковых клеток паренхимы (показана стрелками)

заполняются продуктами жизнедеятельности *gallicolae*. Под эпидермисом, во внутренних слоях паренхимы со стороны, прилегающей к камере галла, начинается разрушение тканей. На поперечных срезах базальной части хвои разрушенные участки ткани паренхимы имеют характерное круговое расположение. Постепенно разрушенные участки сливаются, и круг замыкается, что, наряду с дисфункцией проводящего пучка приводит к засыханию галла. При засыхании галла зубчатая сшивка эпидермиса разрушается и камеры вскрываются. Неконтролируемое деление, примитивный план

строения и форсированная деградация клеток паренхимы в базальной части хвои галлов позволяет предположить, что в результате гормонального перерождения происходит их трансформация в раковые клетки (рис. 5 г).

Изменения анатомической структуры в кончиках хвоинок, слагающих галлы не столь драматичны, хотя все же довольно существенны (рис. 4). Проводящий пучок (ксилема и флоэма) здесь сохраняется. Эндодерма отсутствует. Клетки паренхимы округлые, складчатость стенок не выражена. В клетках мезофилла сохраняются хлоропласты, однако многие

клетки лишены внутреннего содержимого. Гиподерма сохраняется. Смоляные каналы отсутствуют, или недоразвиты, и нефункциональны.

Заключение. Эволюция галлов насекомых насчитывает не менее 300 млн. лет [17]. В течение столь длительного периода естественной истории вырабатывались наиболее

рациональные механизмы галлообразования, обеспечивающие относительно комфортное и безопасное существование генераций галлообразующих насекомых на ювенильных стадиях развития. Проведенное исследование является краткой иллюстрацией такого паразитизма.

Список литературы

1. Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М., 1965.
2. Мамаев Б.М. Галицы, их биология и хозяйственное значение. М., 1962.
3. Мамаев Б.М. Эволюция галлообразующих насекомых – галлиц. Л., 1968.
4. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1970.
5. Петров Д.Л. Дендрофильные галлообразующие двукрылые (*Insecta: Diptera*) фауны Беларуси // Вестник БГУ. Сер. 2. 2010. № 1. С. 31–35.
6. Холодковский Н.А. Хермесы, вредящие хвойным деревьям. Сельскохозяйственная монография. Пг., 1915.
7. Cilbircioğlu C., Ünal S. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) in forest trees of Turkey // J. Agric. Urban Entomol. 2008. Vol. 25. № 1. P. 13–23.
8. Gagné R.J. A Catalogue of the *Cecidomyiidae* (Diptera) of the World // Memoirs of the Entomological Society of Washington. 2004. № 23. P. 1–408.
9. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Turkey / M. Skuhrová, Ş. Bayram, H. Çam, S. Tezcam, P. Can // Türk. Entomol. Derg. 2005. Vol. 29. № 1. P. 17–34.
10. Havill N.P., Footitt R.G. Biology and Evolution of Adelgidae // Annu. Rev. Entomol. 2007. Vol. 52. P. 325–349.
11. Herbivorous Insect Causes Deficiency of Pigment-protein Complexes in an Oval-pointed Cecidomyiidae Gall *Machilus thunbergii* leaf / C.-M. Yang, M.-M. Yang, J.-M. Hsu, W.-N. Jane // Bot. Bull. Acad. Sin. 2003. Vol. 44. P. 315–321.
12. Kraus C., Spiteller G. Comparison of phenolic compounds from galls and shoots of *Picea glauca* // Phytochemistry. 1997. Vol. 44. P. 59–67.
13. *Oligotrophus betheli* Felt. (Diptera: Cecidomyiidae), a New Species in the Fauna of Europe / D. Simova-Tošić, D. Graora, R. Spasić, D. Smiljanić // Arch. Biol. Sci., Belgrade. 2010. Vol. 62. № 4. P. 1219–1221.
14. de Oliveira D.C., dos Santos Isaias R.M. Influence of Leaflet Age in Anatomy and Possible Adaptive Values of the Midrib Gall of *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae: Caesalpinioideae) // Rev. Biol. Trop. 2009. Vol. 57 (1–2). P. 293–302.
15. Plumb G.H. The Formation and Development of the Norway Spruce Gall Caused by *Adelges abietis* L. // Bull. Conn. Agric. Exp. Stn. 1953. Vol. 566. P. 1–77.
16. Sarker F. Gall in *Juniperus communis* at High Force, Middleton-in-Teesdale // Botanical Society of British Isles (BSBI) News. 2008. № 107. P. 7.
17. Stone G.N., Schönrogge K. The Adaptive Significance of Insect Gall Morphology (review) // Trends in Ecology and Evolution. 2003. Vol. 18. № 10. P. 512–522.
18. Thomas P.A., El-Barghathi M., Polwart A. Biological Flora of British Isles: *Juniperus communis* L. // J. Ecol. 2007. Vol. 95. № 248. P. 1404–1440.
19. Ünal S., Akkuzu E. Forest Gall Midge Fauna (Diptera: Cecidomyiidae) of Turkey // Res. J. Agr. and Biol. Sci. 2009. Vol. 5. № 6. P. 915–922.

References

1. Jensen W. *Botanical Hystochemistry*. W.H. Freeman and Company, 1962. 408 p. (Russ. ed.: Dzhensen U. *Botanicheskaya gistokhimiya*. Moscow, Mir Publ., 1965. 380 p.).
2. Mamaev B.M. *Galitsy, ikh biologiya i khozyaystvennoe znachenie* [Gall Midges, Their Biology and Economic Value]. Moscow, AN SSSR Publ., 1962. 72 p.
3. Mamaev B.M. *Evolutsiya galloobrazuyushchikh nasekomykh – gallits* [Evolution of Gall-Forming Insects – Gall Midges]. Leningrad, Nauka Publ., 1968. 238 p.
4. Pausheva Z.P. *Praktikum po tsitologii rasteniy* [Practical Course of Plant Cytology]. Moscow, Kolos Publ., 1970. 255 p.
5. Petrov D.L. Dendrofil'nye galloobrazuyushchie dvukrylye (Insecta: Diptera) fauny Belarusi [Dendrophilous Gall-Forming Diptera (Insecta: Diptera) of Belarusian Fauna]. *Vestnik BGU. Ser. 2*, 2010, no. 1, pp. 31–35.
6. Kholodkovskiy N.A. *Khermesy, vredyashchie khvoynym derev'yam. Sel'skokhozyaystvennaya monografiya* [Chermes Damaging Pine Trees. Agricultural Monograph]. Petrograd, 1915. 89 p.
7. Cilbircioğlu C., Ünal S. Gall Midges (Diptera: Cecidomyiidae) in Forest Trees of Turkey. *J. Agric. Urban Entomol.*, 2008, vol. 25, no. 1, pp. 13–23.
8. Gagné R.J. A Catalogue of the *Cecidomyiidae* (Diptera) of the World. *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 2004, no. 23, pp. 1–408.
9. Skuhrová M., Bayram Ş., Çam H., Tezcam S., Can P. Gall Midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Turkey. *Türk. Entomol. Derg.*, 2005, vol. 29, no. 1, pp. 17–34.
10. Havill N.P., Footitt R.G. Biology and Evolution of Adelgidae. *Annu. Rev. Entomol.*, 2007, vol. 52, pp. 325–349.
11. Yang C.-M., Yang M.-M., Hsu J.-M., Jane W.-N. Herbivorous Insect Causes Deficiency of Pigment-Protein Complexes in an Oval-Pointed Cecidomyiidae Gall *Machilus thunbergii* Leaf. *Bot. Bull. Acad. Sin.*, 2003, vol. 44, pp. 315–321.
12. Kraus C., Spiteller G. Comparison of Phenolic Compounds from Galls and Shoots of *Picea glauca*. *Phytochemistry*, 1997, vol. 44, pp. 59–67.
13. Simova-Tošić D., Graora D., Spasić R., Smiljanić D. *Oligotrophus betheli* Felt. (Diptera: Cecidomyiidae), a New Species in the Fauna of Europe. *Arch. Biol. Sci.*, 2010, vol. 62, no. 4, pp. 1219–1221.
14. de Oliveira D.C., dos Santos Isaias R.M. Influence of Leaflet Age in Anatomy and Possible Adaptive Values of the Midrib Gall of *Copaifera langsdorffii* (Fabaceae: Caesalpinioideae). *Rev. Biol. Trop.*, 2009, vol. 57 (1–2), pp. 293–302.
15. Plumb G.H. The Formation and Development of the Norway Spruce Gall Caused by *Adelges abietis* L. *Bull. Conn. Agric. Exp. Stn.*, 1953, vol. 566, pp. 1–77.
16. Sarker F. Gall in *Juniperus communis* at High Force, Middleton-in-Teesdale. *Botanical Society of British Isles (BSBI) News*, 2008, no. 107, p. 7.
17. Stone G.N., Schönrogge K. The Adaptive Significance of Insect Gall Morphology (Review). *Trends in Ecology and Evolution*, 2003, vol. 18, no. 10, pp. 512–522.
18. Thomas P.A., El-Barghathi M., Polwart A. Biological Flora of British Isles: *Juniperus communis* L. *J. Ecol.*, 2007, vol. 95, no. 248, pp. 1404–1440.
19. Unal S., Akkuzu E. Forest Gall Midge Fauna (Diptera: Cecidomyiidae) of Turkey. *Res. J. Agr. and Biol. Sci.*, 2009, vol. 5, no. 6, pp. 915–922.

Surso Mikhail Voldemarovich

Institute of Ecological Problems of the North, Ural Branch of the
Russian Academy of Sciences (Arkhangelsk, Russia)

MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL CHANGES IN VEGETATIVE ORGANS AND TISSUES OF CONIFEROUS SPECIES AT INSECT GALL FORMATION

The paper presents the results of the morphological and anatomical study of *Juniperus communis* galls caused by two-whorled juniper gallfly (*Oligotrophus panteli* Kieffer, Diptera: Cecidomyiidae) and of *Picea ajanensis* adelgid galls caused by *Adelges laricis* Vallot (Homoptera: Adelgidae). Formation of two-whorled juniper gallfly galls is caused by malfunction of shoot apical meristem and by abnormal growth of needles of two top whorles. The most considerable changes in the anatomical structure are observed in the needles of the internal whorl of the gall. The structure of *A. laricis* galls is characterized by abnormal growth of the basal part of the needles, absence of endoderm, lack of cell walls rugosity of needle mesophyll, as well as dysfunction of the resin ducts. The most significant changes are observed in the basal part of the gall-forming needles.

Keywords: *gall, juniper, Oligotrophus panteli, spruce, Adelges laricis, needles, tissue.*

Контактная информация:

Сурсо Михаил Вольдемарович

адрес: 163061, Архангельск, наб. Северной Двины, д. 23

e-mail: surso@iepn.ru

Рецензент – *Феклистов П.А.*, доктор сельскохозяйственных наук, заведующий кафедрой экологии и защиты леса лесотехнического института Северного (Арктического) федерального университета имени М.В. Ломоносова