

### Литература

- Бурова Л.Г. Загадочный мир грибов.– М.: Наука, 1991.– 96 с.
- Бурова Л.Г. Экология грибов-макромицетов.– М.: Наука, 1986.– 222 с.
- Давыденко И.А. О почвенном температурном оптимуме массового плодоношения съедобных грибов // Экология.– 1974.– №2.– С. 75–76.
- Данилов Д.Н. Географическое размещение и периодичность урожаев грибов // Ботан. журн.– 1949.– Т. 34, №2.– С. 167–175.
- Матвеев В.А. Прогноз плодоношения съедобных грибов // Микология и фитопатология.– 1972.– Т. 6, вып. 4.– С. 358–360.
- Матвеев В.А. Сезонное развитие шляпочных грибов и определяющие его метеорологические факторы // Микология и фитопатология.– 1976.– Т. 10, вып. 1.– С. 13–18.
- Музыка, С.М. Грибы северного Присаянья (состав, экологические особенности и ресурсы).– Иркутск: ИрГСХА, 2002.– 154с.
- Нанаи Э. Об условиях образования плодовых тел грибов // Ботан. журн.– 1964.– Т. 49, № 11.– С. 1620-1624.
- Ратова М.Р. Экологическая приуроченность съедобных грибов лесных насаждений Красноярской лесостепи // Дисс. на соискание уч. ст. канд. биол. наук по специальности 03.02.08 – Экология (биология). – Красноярск, 2014. – 201 с.
- Сенникова Л.С. Урожайность съедобных грибов в Кировской области // Микология и фитопатология. – 1984.– Т. 18, вып. 6.– С. 455–459.
- Шубин В.И. Макромицеты лесных фитоценозов и их использование / В.И. Шубин.– Л.: Наука, 1990.– 197 с.

### СООТНОШЕНИЕ ПОТОКОВ КИСЛОРОДА И ДИОКСИДА УГЛЕРОДА В ГАЗООБМЕНЕ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ

Мухин В.А.<sup>1,2</sup>, Диярова Д.К.<sup>1,2</sup>, Веселкин Д.В.<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, e-mail: victor.mukhin@ipae.uran.ru;

<sup>2</sup>Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина

### OXYGEN AND CARBON DIOXIDE FLOWS RATIO IN GAS EXCHANGE OF THE XYLOTROPHIC BASIDIOMYCETES

Mukhin V.A.<sup>1,2</sup>, Diyarova D.K.<sup>1,2</sup>, Veselkin D.V.<sup>1,2</sup>

On example of 18 species of wood decay Basidiomycetes fungi it was shown that oxygen consumption and emission of carbon dioxide – are functionally related processes and it shows the respiratory origin of CO<sub>2</sub> emitted from wood and oxidative nature of fungal convention of woody carbon to dioxide. The ratio of CO<sub>2</sub> / O<sub>2</sub> in gas exchange of wood decay fungi is in the same range of its values as of animals and plants and an average of 0.74±0.22. It does not have species differences, and are not related with moisture content and degree of destruction of woody debris.

Леса являются важными регуляторами C-CO<sub>2</sub> в атмосфере и играют соответствующую роль в биотической регуляции климата Земли (Исаев и др., 1993; Заварзин, 2006; Кудеяров и др., 2007; Букварева, 2010). Газообмен лесных экосистем основывается не только на фотосинтезе и дыхании древесных растений, но и на дыхании гетеротрофных организмов, участвующих в биосферно-значимых процессах биологического разложения растительных остатков. Одной из таких групп являются ксилотрофные базидиомицеты, являющиеся на настоящий момент единственными известными организмами, способными к твердофазной ферментации лигноцеллюлозного комплекса древесины. Они контролируют возвратную часть углеродного цикла лесных экосистем и играют исключительно важную роль в газообмене лесных экосистем, являющихся, по своей сути, древесно-грибными биоценозами (Заварзин, 2006).

В основе газообмена ксилотрофных базидиомицетов лежит их дыхательная активность, связанная с потреблением кислорода и выделением диоксида углерода. Соотношение потоков O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub>, или дыхательный коэффициент (*RQ*) характеризует тип метаболизма организмов (аэробный/анаэробный), вид используемых ими энергетических субстратов, а также внешние условия газообмена. Однако работ по изучению соотношения потоков O<sub>2</sub> и CO<sub>2</sub> при разложении древесного

добриса ксилотрофными базидиомицетами крайне мало, в частности, нам известна лишь одна такая работа – В.А. Соловьев (1983).

В настоящей работе представлены и обсуждаются результаты работ по изучению газообмена ксилотрофных базидиомицетов в предлесостепных сосново-березовых лесах на границе восточных предгорий Среднего Урала и Зауральской складчатой возвышенности: Сысертский район Свердловской области, Биологическая станция Уральского федерального университета: 56°36'5" с.ш., 61°3'24" в.д. В качестве объектов изучения были взяты трутовые – *Daedaleopsis tricolor* (Pers.) Bondartsev et Singer, *Datronia mollis* (Sommerf.) Donk, *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr., *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst., *Steccherinum ochraceum* (Pers.) Gray, *Trametes versicolor* (L.) Lloyd, *T. hirsuta* (Wulfen) Lloyd, *Trichaptum bifforme* (Fr.) Ryvarden, *Tyromyces kmetii* (Bres.) Bondartsev & Singer, – и агариикоидные – *Hohenbuehelia atrocoerulea* (Fr.) Singer, *Panellus stipticus* (Bull.) P. Karst., *Pleurotus pulmonarius* (Fr.) Quéf. – дереворазрушающие грибы. Был также проанализирован газообмен гетеробазидиоидных – *Exidia glandulosa* (Bull.) Fr., *Tremella foliacea* Pers., – стереоидных – *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers., *S. subtomentosum* Pouzar, – а также кортициодных грибов: *Plicaturopsis crispa* (Pers.) D.A. Reid. Все названные виды грибов в районе исследований участвуют в разложении древесных остатков *Betula pendula* Roth.

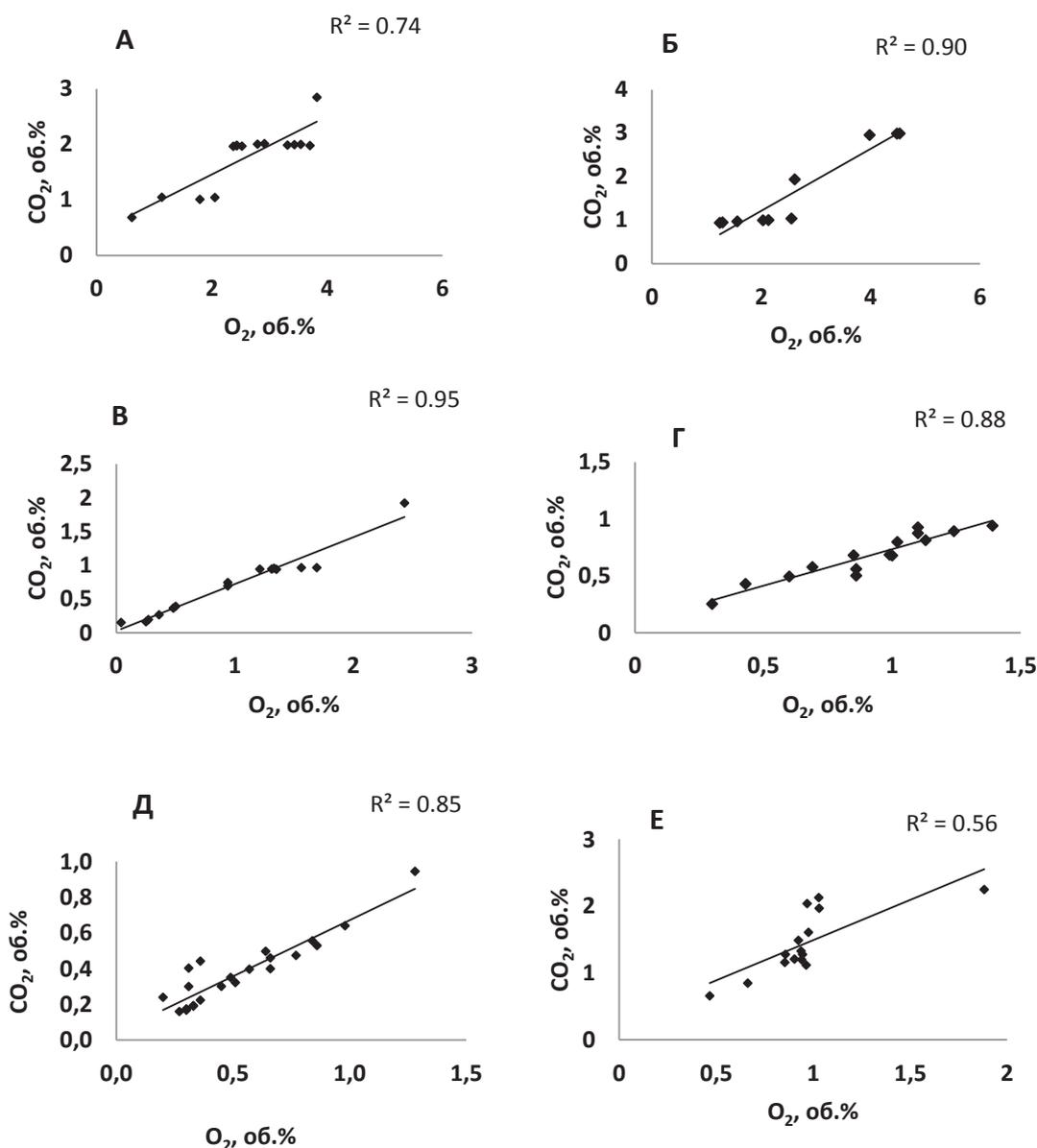


Рисунок – Соотношение потоков кислорода и диоксида углерода при разложении древесины ксилотрофными базидиомицетами:

А – *Fomes fomentarius*, Б – *Pleurotus pulmonarius*, В – *Exidia glandulosa*, Г – *Stereum hirsutum*, Д – *Plicaturopsis crispa*, Е – *Steccherinum ochraceum*.

Отношение потоков диоксида углерода и кислорода при разложении древесины исследуемыми видами грибов, дыхательный коэффициент ( $RQ$ ) рассчитывали по формуле:  $RQ = V_{CO_2} / V_{O_2}$ , где  $V_{CO_2}$  и  $V_{O_2}$  – объемы выделившегося из субстрата  $CO_2$  и потребленного им за то же время  $O_2$ . Содержание кислорода и диоксида углерода оценивали на газоанализаторе  $CO_2/O_2$  (ООО “Микросенсорная техника”, Россия), погрешность измерений по  $O_2$  –  $\pm 20$  ppm,  $O_2$  –  $\pm 0.2$  об. %.

Как показывают полученные данные (рис.), для грибов разных биоморфологических групп (трутовых, кортициоидных, агариикоидных, гетеробазидиоидных, стереоидных) характерна сильная положительная связь между потреблением кислорода и выделением диоксида углерода: коэффициент корреляции 0.96 ( $P < 0.0001$ ). Такого уровня – функционального – связь между потреблением кислорода и выделением диоксида углерода, однозначно говорит о дыхательном происхождении  $CO_2$  и окислительном характере микогенной конверсии «древесного» углерода ксилотрофными базидиомицетами.

Отношение  $CO_2/O_2$  ксилотрофных базидиомицетов находится в диапазоне его значений, характерном для аэробного дыхательного газообмена животных, растений и в зависимости от вида составляет от  $0.55 \pm 0.12$  до  $0.98 \pm 0.54$  (табл.). В среднем  $RQ$  равен  $0.74 \pm 0.22$ , что, скорее всего, указывает на преимущественное использование грибами в качестве энергетических субстратов жиров ( $RQ = 0.7$ ) и белков ( $RQ = 0.8$ ). И лишь у *Daedaleopsis tricolor* и *Panellus stipticus* средние значения дыхательного коэффициента – 0.9 – указывает на использование ими в качестве дыхательных субстратов углеводов, при использовании которых  $RQ = 1$ .

Дисперсионный анализ показывает отсутствие у ксилотрофных грибов значимых видовых различий по  $RQ$ :  $F = 1.48$ ;  $P = 0.10$ . Дыхательный коэффициент не обнаруживает также значимых связей со степенью деструкции и влажностью древесных субстратов: коэффициент корреляции Спирмена в первом случае равен 0.04 ( $P = 0.60$ ), а во втором – 0.09 ( $P = 0.14$ ). Вместе с тем, дыхательный коэффициент не является константной видовой физиологической характеристикой:  $RQ$  образцов одного вида может различаться в 2-3 раза (см. табл.).

**Таблица – Соотношение потоков  $O_2$  и  $CO_2$  ( $RQ$ ) при разложении ксилотрофными базидиомицетами древесины *Betula pendula***

Вид гриба	n	Влажность / Деструкция, %	$RQ$ min / X / max
<i>Bjerkandera adusta</i>	5	51.4 / 45.1	0.7/0.8/0.9
<i>Daedaleopsis tricolor</i>	14	51.8 / 42.3	0.6/0.9/1.9
<i>Datronia mollis</i>	5	66.9 / 57.5	0.6/0.7/0.8
<i>Exidia glandulosa</i>	14	51.2 / 47.4	0.6/0.7/0.8
<i>Fomes fomentarius</i>	15	59.3 / 54.1	0.5/0.7/1.1
<i>Hohenbuehelia atrocoerulea</i>	5	39.9 / 24.4	0.7/0.8/0.8
<i>Panellus stipticus</i>	5	62.6 / 73.0	0.8/0.9/0.9
<i>Piptoporus betulinus</i>	20	43.3 / 37.6	0.5/0.8/1.0
<i>Pleurotus pulmonarius</i>	10	57.6 / 49.4	0.4/0.6/0.8
<i>Plicaturopsis crispa</i>	20	44.1 / 32.1	0.6/0.7/1.3
<i>Steccherinum ochraceum</i>	15	46.3 / 47.3	0.5/0.7/0.9
<i>Stereum hirsutum</i>	15	46.4 / 35.2	0.6/0.8/1.0
<i>S. subtomentosum</i>	20	50.2 / 51.7	0.6/0.8/1.2
<i>Trametes hirsuta</i>	5	49.8 / 54.2	0.5/0.6/0.8
<i>T. versicolor</i>	20	66.6 / 57.2	0.5/0.7/0.9
<i>Tremella foliacea</i>	5	40.9 / 24.3	0.6/0.7/0.9
<i>Trichaptum biforme</i>	15	40.6 / 50.8	0.5/0.7/0.9
<i>Tyromyces kmetii</i>	5	65.6 / 62.3	0.5/0.6/0.8

Варьирование дыхательного коэффициента, скорее всего, обусловлено использованием грибами в качестве дыхательных субстратов разных групп химических соединений. Кроме того, оно может быть связано с газовым режимом, складывающимся в разрушаемой грибами древесине. В частности затрудненным доступом и недостатком кислорода – гипоксией, – на наш взгляд, можно объяснить значения  $RQ$  выше 1, наблюдаемые у отдельных образцов *Daedaleopsis tricolor*, *Fomes fomentarius*, *Stereum subtomentosum* и *Plicaturopsis crispa* (см. табл.). Ни в одном из зарегистрированных случаев  $RQ$  не достигает значений, указывающих на анаэробные условия в разрушаемой грибами древесине: 2 и более. Другими словами, несмотря на существенные различия древесных

остатков *Betula pendula* в природных условиях по степени деструкции (24–73%), а также относительной влажности (40–67%) их микогенное разложение носит аэробный, окислительный характер.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 15-04-06881).

#### Литература

*Букварева Е.Н.* Роль наземных экосистем в регуляции климата и место России в посткиотском процессе. Товарищество научных изданий КМК. 2010. 97 с.

*Заварзин Г.А.* Углеродный баланс России // Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола. Материалы Совета–семинара при президенте РАН / под ред. Ю.А. Израэля. - М., 2006. - С. 134–151.

*Исаев А.С., Коровин Г.Н., Уткин А.И.* и др. Оценка запасов и годовичного депонирования углерода в фитомассе лесных экосистем России // Лесоведение. 1993. № 5. С. 3–10.

*Кудеяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А.* и др. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России / отв. ред. Г.А. Заварзин. М.: Ин-т физ.-хим. и биол. проблем почвоведения РАН, 2007. 315 с.

*Соловьев В.А.* Дыхательный газообмен древесины. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. 300 с.

## К ИЗУЧЕНИЮ ЛИХЕНОБИОТЫ ПОДЗОНЫ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

Мучник Е.Э.

Институт лесоведения РАН, eugenia@lichenfield.com

## TO THE STUDIES OF LICHEN BIOTA OF THE CENTRAL RUSSIA MIXED CONIFEROUS-BROADLEAVED FOREST SUBZONE

E.E. Muchnik

According to the analysis of library and herbarium materials, also the author's research a preliminary list of lichen biota of the Central Russia mixed coniferous-broadleaved forest subzone compiled. The List includes 688 species from 186 genera of lichens and allied fungi. The main genera spectrum of lichen biota, substrate preferences of species in different plant communities and some aspects of lichen conservation are discussed.

Подзона хвойно-широколиственных лесов в Центральной России (понимаемой в пределах Центрального Федерального округа), занимает площадь около 364 тыс. км<sup>2</sup> и проходит широкой полосой через Тверскую, Ярославскую, Костромскую, Смоленскую, Московскую, Владимирскую, Ивановскую, Калужскую области, захватывает довольно значительные части Брянской и Рязанской областей и небольшие участки Тульской и Орловской.

Лихенобиота такой обширной территории изучалась на протяжении нескольких веков: первые сведения о лишайниках содержатся еще в литературе XIX вв. (Annenkoff, 1849-51 и др.). В начале XX в. выходит обстоятельная работа А.А. Еленкина «Флора лишайников Средней России» (1906-1911), касающаяся значительной части территории современной Центральной России. Впоследствии проводились многочисленные лихенологические исследования, накоплены значительные массивы данных по видовому разнообразию лишайников некоторых регионов. Наиболее полные сведения имеются по Тверской (Нотов и др., 2011), Ярославской (Мучник и др., 2008, 2009; и др), Московской (Голубкова, 1966; Бязров, 2009 и др.), Рязанской (Жданов, Волоснова, 2008, 2012; Мучник и др., 2009; Мучник, Конорева, 2010 и др.) и Орловской (Мучник, 2013 и др.), а также той части Тульской области, что относится к рассматриваемой подзоне (Гудовичева, 2004). Списки по Калужской (Бязров, 2009; Фадеева, Кравченко, 2009), Смоленской (Бязров, 1969; Жданов, 2006), Ивановской (Мальшева, 1986) областям, безусловно, не являются полными, также как списки Владимирской (Жданов, Волоснова, 2008) и Костромской (Кузнецова, Сказина, 2010) областей, где исследования начаты сравнительно недавно. В Брянской области территория хвойно-широколиственной подзоны в лихенологическом отношении почти не изучалась, в настоящее время нами сделаны и частично обработаны довольно фрагментарные сборы; предпринята ревизия лихенологического гербария Брянского государственного университета.