

2. Гетеротрофная природа грибов, позволяет рассматривать их в качестве основного (но не единственного) агента по разложению накапливаемой автотрофами биомассы, имеющего определённое структурное строение.

3. Важнейшим критерием для обоснования правомерности выделения микоценологии в отдельное направление являются выработанные эволюцией закономерности поведения грибов в генезисе лесных сообществ на любых этапах их сукцессионного развития или формирования.

Таким образом, дефиниция этого понятия имеет следующее содержание.

Лесная микоценология – это раздел лесной биогеоценологии, изучающий и объясняющий структуру и строение грибной биоты лесных сообществ, закономерности поведения видов и комплексов грибов в динамике формирования и деструкции лесных биогеоценозов

Учитывая всё изложенное мы полагаем доказанным, во-первых, возможность выделения в отдельную структуру биоценоза лесного микоценоза, во-вторых, правомерность выделения микоценологии в отдельное направление в составе лесной биогеоценологии (Стороженко, 2013).

Литература

Гарибова Л.В., Лекомцева С.Н. Основы микологии. М.: Тов-во науч. Изданий КМК, 2005. 220 с.

Стороженко В.Г. Микоценоз и микоценология. М.: «Гриф и К», 2013.191 с.

Стороженко В.Г. Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. М.: «Гриф и К», 2014.180 с.

Сукачёв В.Н. Избранные труды. Л.: Наука, 1973. Т. I. 343 с.

Сукачёв В.Н. Основы теории биогеоценологии // Л.: Наука, 1973. Т. I.С.228-242.

О ТЕРМИНОЛОГИИ В ОПРЕДЕЛЕНИИ ПИЩЕВОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ ГРИБОВ

Стороженко В.Г.

Институт лесоведения РАН, lesoved@mail.ru

ON THE TERMINOLOGY DEFINING FUNGI DIGESTION SPECIALIZATION

Storozhenko V.G.

National Phytopathology and Mycology offer completely different interpretations of the same phenomena associated with the digestion priorities of different fungi species. The author attempts to bring to a logical order the existing system of fungi grouping according to their digestion specialization, which is essential for an accurate understanding of the processes related to autotrophs and fungi functioning in the system of forest biogeocenosis.

Трофическая специализация – основная характеристика функциональной деятельности грибов, выработанная эволюцией в долгой миллионнолетней истории развития биоты Земли. Гетеротрофная природа грибов определила направления этой специализации и распределила их топическую приуроченность по всем этапам вертикальной и горизонтальной структуры природных комплексов. В то же время именно с помощью этой биологической функции решается важнейшая задача, возложенная той же эволюцией на грибные комплексы – отпад и разложение биомассы, накапливаемой автотрофами. В лесных экосистемах, формировавшихся естественным путём, особенно девственных, и важнейшая трофическая функция и важнейшая задача грибного консорта по законам эволюционной динамики работают в одном направлении, для осуществления одной цели, – выживания лесного сообщества в условиях постоянного стресса от воздействия самых разнообразных факторов разрушения – эндогенных и экзогенных, как и всё живое на планете. Но для того чтобы любому сообществу выжить в жёстких условиях существования необходимо иметь наиболее устойчивые структуры его ценозов. Наиболее устойчивое состояние – это состояние баланса.

Именно поэтому вся система гетеротрофного питания лесного сообщества, как механизм разрушения, должна следить за балансом прирастающей и разлагаемой биомассы как в объёмных, так и во временных градиентах. Цепь пищевой специализации грибов и балансовых градиентов биомассы лесного сообщества на этом замыкается.

В этой связи очень важным, на мой взгляд, является правильно оценивать значение, направленность действия и параметры функций отдельных групп грибов в ходе осуществления ими своих задач по соблюдению баланса вещества и энергии в лесных экосистемах. Зная эти значения и параметры, нельзя ошибиться в выборе приёмов и способов ведения хозяйства в лесах, обеспечивающих взаимовыгодное существование человека и природы на определённых территориях. На этом пути, прежде всего, необходимо правильно оценить положение отдельных групп грибов в объёме трофических специализаций. В современной интерпретации в этом разделе микологии и фитопатологии есть некоторые положения, на наш взгляд, в определённой степени неверно представляющие реальную картину функциональной направленности отдельных групп грибов.

В нашем случае это относится к комплексу дереворазрушающих грибов, в основном ответственных за разложение накапливаемой автотрофами биомассы, то есть за соблюдение баланса вещества и энергии в лесных экосистемах.

Несмотря на то, что термины, определяющие пищевую специализацию грибов, широко известны, в специальной литературе, связанной с этим направлением, в печатных изданиях и устных выступлениях на различных форумах можно прочесть и услышать совершенно разные толкования одного и того же явления, связанного с пищевыми предпочтениями различных видов грибов. В этом кратком сообщении мы попытались привести в логический порядок уже существующую систему группировки грибов по их пищевой специализации.

Схема функциональной направленности и целевых задач дереворазрушающих грибов в динамике формирования лесных сообществ



Вполне возможно, что предлагаемые уточнения будут неоднозначно восприняты многими микологами и фитопатологами, поэтому мы выносим наши предложения на обсуждение.

Всем нам известно принятое научным сообществом и «канонизированное» деление пищевой специализации грибов, которое имеет следующее строение.

Облигатные паразиты – грибы, поселяющиеся и функционирующие только на живом субстрате и не способные внедряться в мёртвый субстрат. К ним можно отнести многие ржавчинные, несовершенные, сумчатые грибы, вызывающие повреждения листьев, хвои, некротизационные болезни различных органов деревьев. К этой группе грибов так же применим термин *облигатные биотрофы* (см. ниже).

Факультативные сапротрофы – грибы, предпочитающие для поселения и функционирования живые органы растений, но способные определённое время функционировать на мёртвом субстрате, иногда довольно долгий период времени. К ним можно отнести многие дереворазрушающие грибы, вызывающие гнилевые болезни стволов и корней деревьев, некоторые из них способны к очаговому распространению и выступают как регуляторы структур биогеоценозов. К этой группе грибов так же применим термин *факультативные ксилотрофы*.

Факультативные паразиты – грибы, предпочитающие для поселения и функционирования мёртвый субстрат (деревья старого сухостоя, валёжные стволы, заготовленную древесину, пиломатериалы и т.д.), но способные при определённых условиях поселяться и некоторое время функционировать на живом субстрате. Многие дереворазрушающие грибы, вызывающие

разложение древесины древесного опада. К этой группе грибов так же применим термин *факультативные биотрофы*.

Сапротрофы – грибы, поселяющиеся и функционирующие только на мёртвом субстрате. Большая группа дереворазрушающих грибов, осуществляющих разложение основного объёма биомассы лесного биогеоценоза. К этой группе грибов так же применим термин *ксилотрофы*.

Симбиотрофы – грибы, контактирующие с корневыми системами растений, образующие эндо – и эктомикоризу, с одной стороны получающие необходимые вещества от растений, с другой стороны увеличивающие площадь питания самого растения.

Употребляя термин «троф» (от греч. – *trophē* – питание), мы акцентируем внимание именно на питании гриба растением, на котором он обитает. Однако мы вправе употреблять и термин «фито» (от греч. *phyton* – растение). Употребляя эту приставку мы в этом случае говорим о том, что гриб ассоциируется с растением, на котором он обитает, не акцентируя внимание на факте питания этим растением.

Казалось бы, приведённая классификация включает в себя все варианты пищевой специализации грибов лесных сообществ. Тем не менее, существуют и другие термины, связанные с определением принадлежности грибов к определённой пищевой специализации. Так, в кругу микологов и фитопатологов закрепилось употребление термина «ксилотрофы» по отношению ко всем грибам, обитающим на древесном субстрате независимо от его жизненного состояния. К группе ксилотрофов относят, например, и дереворазрушающий гриб *Heterobasidion annosum*, который по пищевой специализации близок к факультативным сапротрофам, и *Fomitopsis pinicola*, относящийся к сапротрофам, но в редких случаях поражающий живые деревья или поселяющийся на стыке здоровой и мёртвой древесины, и, например, *Auricularia mesenterica* или *Leucogyrophana mollusca* поселяющиеся только на мёртвом субстрате.

Если строго придерживаться коренного значения термина «ксилотроф» в переводе с греческого языка, то на наш взгляд по отношению к факультативным сапротрофам этот термин не может быть применим по следующим соображениям. В переводе с греческого *xylon* – срубленное дерево, древесина как материал, то есть мёртвый субстрат. В нашем понимании это древесный опад, валёж, заготовленная древесина, материалы из древесины и т. д. Но никак не живые деревья и их органы. Далее. В переводе с того же греческого *trophē* – питание, следовательно, если уж пользоваться точным переводом с греческого, то грибы с таким окончанием относятся к группе живых организмов, способных осуществлять процесс питания. Соединяя оба слова в одно мы получаем термин, по которому грибы, относящиеся к ксилотрофам, должны питаться мёртвой древесиной. В обсуждениях по правомерности применения термина «ксилотрофы» к живым деревьям не раз приходилось слышать доводы, заключающийся в том, что у деревьев заболонную часть ствола, выделяемую как «сердцевина» можно считать мёртвой древесиной, так как она содержит много механической ткани в виде либриформа, сложенного толстостенными клетками, несущими функцию механического каркаса. При этом не делается различий между отдельными как лиственными, так и хвойными породами. Прежде всего известно, что либриформ есть только у лиственных пород, а у хвойных его нет. Во-вторых, либриформ не мёртвая ткань, а сердцевина не мёртвая часть дерева, так как находится в живом дереве и несёт определённую физиологическую и механическую функции живого дерева. У многих пород заболонная часть ствола не имеет чётко выраженной сердцевины или имеет её не во весь период жизни растения. В-третьих, у хвойных пород либриформ отсутствует и уже по этому признаку сердцевина у них не может быть мёртвой. Заболонная часть у них может иметь ядро, отличающееся от остальной заболони более тёмным цветом и состоящее так же из более толстостенных клеток поздних трахеид. Конечно, активность этой части древесины дерева значительно меньше, чем камбия, луба, сосудов, ранних трахеид. Она практически потеряла активность, но она «встроена» в живую структуру ствола дерева, выполняет важную роль в его структуре, сохраняя механическую прочность всей конструкции ствола. И надо всё же признать, что древесина зон либриформа у лиственных пород и поздних трахеид у хвойных пород не является мёртвой. Клетки живые, но «переделанные» организмом дерева под другие цели. Кроме того, в малой степени, но они всё же выполняют и физиологические функции.

В контексте такой логики, почему бы нам в качестве довода применения термина «ксилотрофы» ко всем грибам, ассоциированным со стволами деревьев, не приводить и корку, которая вот уж действительно является мёртвой частью коры и всего дерева.

С другой стороны, грибы предпочитающие поселяться и функционировать на живом субстрате, вполне отвечают определению «биотрофы»: *bios* – в переводе с того же греческого жизнь, живой. Значит биотрофы – это грибы, способные поселяться на живых организмах или их органах и питаться их содержимым.

Принимая во внимание то, что многие виды грибов имеют факультативные свойства, то есть могут поселяться на как живом, так и на мёртвом субстрате, могут возникнуть некоторые вопросы при определении границы, разделяющей грибы, относящиеся в биотрофам и ксилотрофам. На наш взгляд в этом случае правомерно учитывать приоритеты пищевой специализации того или иного вида. К биотрофам следует относить облигатных паразитов и факультативных сапротрофов, а к ксилотрофам – факультативных паразитов и сапротрофов.

Таким образом, относя большинство афиллофоровых дереворазрушающих грибов к ксилотрофам, мы сознательно вносим путаницу в обозначение пищевых цепей лесного биогеоценоза и валим в одну кучу грибы с совершенно разными трофическими характеристиками. Можно конечно всё это отнести к разряду «так принято», «все привыкли» и т.д. Но, как вы понимаете, так не может и не должно быть.

Читая литературу по фитопатологии и микологии, можно встретить и совсем необычные термины, например, «сапроксилотроф», «ксилосапротрофы», и даже «ксилосапротопы». В таких определениях можно усмотреть двойное усиление качества ксилотрофии у каких-либо грибов, так как и сапро (*sargos*)- и ксило (*xylon*) – греческие термины, обозначающие мёртвые ткани в нашем случае деревьев.

Примираяющим для всех толкований пищевых специализаций грибов, проходящих свой жизненный цикл на древесине деревьев как живых, так и мёртвых, может служить термин «дендротрофные грибы», который обозначает принадлежность гриба к дереву как субстрату питания без относительно к тому живое оно или мёртвое.

В приведённой классификации мы обращаем внимание только на пищевую специализацию грибов. Но может быть использована и другая форма этой же классификации, основанная на приоритетах места поселения гриба. *Toros* в переводе с греческого «место». И вся классификация может быть построена на принципе принадлежности гриба к определённому месту поселения.

Облигатные паразиты – облигатные биотопы, грибы, приуроченные только к живому субстрату и которые нельзя обнаружить на мёртвом субстрате.

Факультативные сапротрофы – факультативные сапротопы, грибы, предпочитающие в основном живой субстрат, но способные определённое время поселяться на мёртвом субстрате (факультативные ксилотопы).

Факультативные паразиты – факультативные биотопы, грибы, предпочитающие для поселения и функционирования мёртвый субстрат (деревья старого сухостоя, валёжные стволы, заготовленную древесину, пиломатериалы и т.д.), но способные при определённых условиях поселяться и некоторое время функционировать на живом субстрате (факультативные сапротопы).

Сапротрофы – сапротопы, грибы, поселяющиеся только на мёртвом субстрате (ксилотопы).

Симбиотопы – грибы, контактирующие с корневыми системами растений, образующие эндо – и эктомикоризу, с одной стороны получающие необходимые вещества от растений, с другой стороны увеличивающие площадь питания самого растения.

С биогеоценологических позиций приведённые выше поправки более точно характеризуют консортивные связи автотрофов и грибов, что имеет существенное значение для понимания процессов функционирования самих автотрофов, грибов и лесного биогеоценоза в целом.

Литература

Перельгин Л.М. Древесиноведение. М. Лесная пром-сть. 1969. 286 с.

Стороженко В.Г. Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. М. «Гриф и К». 2014. 180 с.