

УДК 632.4.01/.08

Научная статья



Открытый доступ

DOI: 10.32634/0869-8155-2024-387-10-145-153

С.Э. Некляев**Г.Е. Ларина****Л.Г. Серая**

Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, раб. пос. Большие Вязёмы, Московская обл., Россия

✉ slava9167748107@yandex.ru

Поступила в редакцию: 27.08.2024

Одобрена после рецензирования: 13.09.2024

Принята к публикации: 27.09.2024

© Некляев С.Э., Ларина Г.Е., Серая Л.Г.

Research article



Open access

DOI: 10.32634/0869-8155-2024-387-10-145-153

Svyatoslav E. Neklyaev**Galina E. Larina****Lydia G. Seraya**

All-Russian Scientific Research Institute of Phytopathology, Bolshye Vyazemy, Moscow region, Russia

✉ russad66@mail.ru

Received by the editorial office: 27.08.2024

Accepted in revised: 13.09.2024

Accepted for publication: 27.09.2024

© Neklyaev S.E., Larina G.E., Seraya L.G.

Сукцессионные изменения афиллофоровых макромицетов на разных этапах ксиолиза хвойных пород

РЕЗЮМЕ

Состояние современных полезащитных насаждений в хвойно-широколиственных лесах Нечерноземной зоны характеризуется большой неоднородностью. В настоящее время управление как защитными лесными насаждениями, так и полезащитными древесными насаждениями ведется экстенсивным методом, часто без учета биологических связей в агрофитоценозе. Сукцессионные изменения афиллофоровых макромицетов (АФКС) на разных этапах ксиолиза крупного древесного отпада представляют собой сложный биохимический процесс. К лимитирующему условиям активного роста грибного мицелия внутри древесины относят свет, доступ к влаге и воздуху, нарушения в водном транспорте. По мере развития микогенного ксиолиза наблюдается рост биоразнообразия видов АФКС, которое достигает максимума на стадии III–IV. На большом массиве данных из 332 модельных деревьев и 3543 базидиомицетов было установлено наличие корреляционных связей между поселением на субстрате различных экологических групп АФКС, участвующих в ксиолизе. Показано, что плодовые тела грибов активно формируются в условиях абиотического стресса и в последующие сезоны число их увеличивается. При использовании АФКС в качестве индикаторов стадии ксиолиза хвойных пород необходимо учитывать, что развитие мицелия зависит от особенностей строения древесины. Ход развития мицелия в поперечном сечении ствола сопряжен как с действием внешних факторов среды, так и процессов интерференции между видами. Вместе с этим большое значение при полевой идентификации имеют частота образования базидиом и их возраст.

Ключевые слова: ксиолиз, древесина, афиллофоровые грибы, хвойные породы

Для цитирования: Некляев С.Э., Ларина Г.Е., Серая Л.Г. Сукцессионные изменения афиллофоровых макромицетов на разных этапах ксиолиза хвойных пород. *Аграрная наука*. 2024; 387(10): 145–153. <https://doi.org/10.32634/0869-8155-2024-387-10-145-153>

Successional changes in aphyllophorales macromycetes at different stages of coniferous xylolysis

ABSTRACT

The state of modern protective plantations in coniferous-deciduous forests of the Non-Chernozem zone is characterized by great heterogeneity. Currently, both protective forest plantations and protective tree plantations are managed by an extensive method, often without taking into account biological relationships in the agrophytocenosis. Successional changes in Aphyllophorales macromycetes (AFMM) at different stages of xylolysis of large tree debris represent a complex biochemical process. The limiting conditions for the active growth of fungal mycelium inside wood include light, access to moisture and air, violations in water transport. As mycogenic xylolysis develops, there is an increase in the biodiversity of AFMM species, which reaches a maximum at stage III–IV. On a large data set of 332 model trees and 3,543 basidiomes of xylotrophic basidiomycetes, the presence of correlations between the settlement on the substrate of various ecological groups of AFMM involved in xylolysis was established. It has also been shown that the fruit bodies of fungi are actively formed under conditions of abiotic stress and their number increases in subsequent seasons. When using AFMM as indicators of the xylolysis stage of coniferous species, it is necessary to take into account that the development of mycelium depends on the structural features of the wood. The course of mycelium development in the trunk cross-section is associated with both the action of external environmental factors and interference processes between species. At the same time, the frequency of basidioma formation and their age are of great importance in field identification.

Key words: xylolysis, wood, Aphyllophorales fungi, conifers

For citation: Neklyaev S.E., Larina G.E., Seraya L.G. Successional changes in aphyllophorales macromycetes at different stages of coniferous xylolysis. *Agrarian science*. 2024; 387(10): 145–153 (in Russian). <https://doi.org/10.32634/0869-8155-2024-387-10-145-153>

Введение/Introduction

Суммарное накопление разрушенных насаждений под воздействием ветровалов (буреломов) увеличилось за 2010–2021 гг. с 3198 до 78 501 га. Участки ветровалов и буреломов становятся местами накопления патогенов, споры которых с ветром и влагой свободно проникают в зеленые насаждения городских поселений, часто представленные зрелыми, старовозрастными деревьями [1–3]. Процесс ксилолиза на протяжении уже почти двух столетий изучается многими исследователями [4, 5].

Консортная ассоциация сапроксильных организмов, формирующаяся на упавших стволах, объединяет бактерии, фитоплазмы, микро- и макромицеты [6]. Ведущую роль в процессе микогенного ксилолиза занимают афиллофоровые ксилотрофные макромицеты (АФКС) [6–10]. Их споры различными путями проникают в глубокие слои древесины под воздействием погодных условий или перфорации сапроксильными насекомыми, где они успешно прорастают, последовательно образуя мицелий [11, 12]. Активное освоение АФКС, доступных для питания веществ, истощает субстрат и стимулирует грибы к образованию базидиом [10–14].

Эта особенность особенно ценна для установления стадии ксилолиза, так как описанные в действующей нормативно-правовой базе критерии данного процесса устанавливают несоразмерно укрупненные критерии разрушения древесины, что ограничивает своевременное проведение лесохозяйственных работ [15]. Хозяйственная и экологическая важность исследований участия АФКС в ксилолизе остается актуальной для лесной фитопатологии, и, несмотря на огромное количество работ по деятельности афиллофоровых грибов, процессы развития их мицелия внутри древесины хвойных пород еще недостаточно изучены.

Цель исследования — изучить распределение и степень освоения субстрата дереворазрушающими грибами (ДРГ), в том числе ход развития мицелия в поперечном сечении ствола для ведущих АФКС, влияние факторов среды на интенсивность микогенного ксилолиза и взаимодействие между экологическими группами грибов при последовательном поселении на субстрате.

Материалы и методы исследования / Materials and methods

Исследования проведены в Московской области в 2015–2023 гг. в зоне хвойно-широколиственных лесов, в лесопарковых насаждениях и зеленых зонах городских поселений на 157 участках, где проводили закладку 332 модельных деревьев. Их отбирали по биологическим признакам дереворазрушающих стадий в соответствии со шкалой распределения стадий ксилолиза [2, 5].

На основании анализа видового разнообразия АФКС были определены в качестве объектов исследования 36 видов афиллофоровых макромицетов, имеющих наибольшее распространение при ксилолизе, из них 21 вид грибов возбудителей белой гнили, 15 видов грибов возбудителей бурой гнили.

¹ Веревкин А.Н., Кононов Г.Н., Сердюкова Ю.В. Биодеградация древесины ферментными комплексами дереворазрушающих грибов. Лесной вестник. 2019; 23(5): 95–100.

² ГОСТ 18610–82 Древесина. Метод полигонных испытаний стойкости к загниванию.

³ Boddy L., Frankland J., Van West P. Ecology of Saprotrophic Basidiomycetes. Amsterdam: Academicals Press. 2007; 386.

⁴ Мозолевская Е.Г., Катаев О.А., Соколова Э.С. Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса. М.: Лесная промышленность. 1984; 152.

⁵ ГОСТ 9463–2016 Лесосматериалии круглые хвойных пород. Технические условия.

⁶ Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесообразующих пород Северной Евразии. М.: Федеральное агентство лесного хозяйства. 2008; 886.

⁷ Zabel R.A., Morrell J.J., Robinson S. Wood Microbiology. Decay and Its Prevention. London: Academicals Press. 2020; 556.

⁸ Стороженко В.Г., Крутов В.И., Руколайнен А.В., Коткова В.М., Бондарцева М.А. Атлас-определитель дереворазрушающих грибов Русской равнины. М.: КМК. 2014; 198.

Модельные деревья отбирали со сломом ствола в комлевой части в результате воздействия ураганных ветров. Деревья по возрасту и толщине соответствуют среднему диаметру и возрасту насаждений согласно данным таксационных описаний лесоустройства 2015 и 2020 годов.

С целью полноты выборки была применена методика замены временных рядов пространственными, то есть в данном случае это подбор объектов разной давности усыхания¹. На них были проведены замеры длины ствола, высоты осталопа (пня) для буреломных экземпляров, диаметра ствола и индекса состояния древесины², отмечали сохранность ветвей и коры. Контроль влажности древесины проводили с помощью поверенного гигрометра СЕМ DT-129 (СЕМ, Китай) (диапазон влажности от 6 до 99,9%, диапазон температуры — от -35 °C до +85 °C)³.

С каждого модельного дерева отбирали образцы на высоте 1 м, 3 м, 6 м, 12 м, 18 м, 24 м, где оценивали повреждения, нанесенные ДРГ⁴. Для этого модельные деревья отряжевывали с шагом разделки ствола в соответствии с требованиями товарного сортимента по ГОСТ 9463-2016⁵ и необходимостью оценки стадии разложения древесины по всей протяженности ствола [7].

Для определения доли гнили применяли формулы геометрического расчета объема усеченного конуса. Для взятия образцов со стволов с долей гнили более 90% применяли почвоотборник ручной (ботанический нож), 30 см (Россия). В связи с этим объем гнили образцов равен объему почвенного бура. С модельных деревьев были получены 1328 образцов для определения стадии и типа разложения. Величину объема ствола брали из региональных таблиц хода роста полных сосновых древостоев зоны смешанных лесов европейской части России⁶. Расчет доли гнили ствола проводили по формуле усеченного конуса как среднее геометрическое объемов гнили модельных отрубков:

$$V = \frac{1}{3} \pi h(r_1^2 + r_1 \times r_2 + r_2^2),$$

где: h — высота отрубка, см; $r1$ и $r2$ — радиусы гнили у основания и вершины конуса соответственно, см.

На образцах древесины были произведены замеры распространения гнилей относительно положения ствола на поперечном спиле. Упавшие стволы находились в горизонтальном положении, измерения проводили по восьми направлениям относительно комлевой части: верх, 1/8, правая сторона, 3/8, низ, 5/8, левая сторона, 7/8. Низом признавали сторону, обращенную к земле⁶.

С модельных деревьев были собраны 3543 базидиомы. Образцы базидиом афиллофоровых макромицетов отбирали и гербаризировали.

Идентификацию видовой принадлежности проводили по морфологическому строению с использованием определителей^{7, 8}.

Экспериментальные исследования АФКС на интенсивность разрушения древесины, моделирования процессов разложения и выведения базидиом проводили *in vitro* методом чистых культур^{9, 10}.

Методом прямого микроскопирования¹¹ исследовали интенсивность разрушения древесины АФКС с применением оптического микроскопа Nikon E200 (Nikon, Япония) (увеличение 40X-1500X) и бинокулярного стереоскопического МБС-9 (увеличение 3,3X-100X). Номенклатура грибов приведена в соответствии с Index Fungorum¹².

Статистическую обработку проводили в пакете Excel (2016 г.), Statistica 8.0 (США).

Результаты и обсуждение / Results and discussion

При изучении видового состава АФКС наибольшее значение имеет определение видового состава экологических групп, участвующих в разрушении древесины, в частности биотрофов, первичных сапротрофов или ксилотрофов, вторичных сапротрофов или сапроксилотрофов, третичных сапротрофов или сапроксилотов-гумификаторов.

При анализе видового состава АФКС в среднем на одном дереве ели поселяются 3,3 вида грибов. Всего выявлены 27 ДРГ макромицетов, из них собственно к АФКС относятся 25 видов. Два вида представляют порядок *Agaricales* из рода *Armillaria* и рода *Mycena*. На всех модельных деревьях были отмечены процессы интерференции. При них виды, занимающие доминантное положение, благополучно начинали плодоносить, в то время как минорные виды образовывали небольшие участки плодоношения. При выделении их в чистую культуру развитие мицелия шло полноценно.

При анализе видового состава ДРГ при ксилолизе сосны обыкновенной установлено, что среднее количество видов грибов на одном дереве совпадает с данными, полученными для ели европейской. Всего на модельных деревьях выявлены 24 ДРГ, из них собственно к АФКС относятся 22 вида. Два вида, так же как и на ели, представляют порядок *Agaricales*. Особенность строения ядерной древесины ограничивает доступный для расщепления энзимами субстрат, что уменьшает не только возможности поселения, но и вызывает выраженные процессы интерференции между видами.

Особенности развития мицелия внутри субстрата были прослежены на спилах с модельных деревьев ели европейской и сосны обыкновенной. В качестве объектов исследования были определены виды, имеющие высокую частоту встречаемости и формирующие плодовые тела, которые являются или многолетними, или сохраняются на протяжении нескольких сезонов.

Для ели европейской такими видами являются *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst. 1881, *Trichaptum abietinum* (Pers. ex J.F. Gmel.) Ryvarden, *Rhodofomes roseus* (Alb. & Schwein.) Kotl. & Pouzar 1990, *Coniophora olivacea* (Fr.) P. Karst.

1882, *Gloeophyllum sepiarium* (Wulfen) P. Karst. 1882, для сосны обыкновенной — *Trichaptum fuscoviolaceum* (Ehrenb.) Ryvarden 1972, *Trichaptum abietinum*, *Fomitopsis pinicola*, *Coniophora olivacea*, *Coniophora arida* (Fr.) P. Karst. 1868, *Neoantrodia serialis* (Fr.) Audet 2017.

При анализе развития гнилей внутри ствола ели *Fomitopsis pinicola* и *Trichaptum abietinum* установлено, что оба гриба наиболее успешно формируют мицелий в древесине верхней части лежащего ствола, равномерно распространяясь по бокам. При этом *Trichaptum abietinum* стремится занять верхнюю поверхность ствола, хотя при отсутствии конкуренции с *Fomitopsis pinicola* на ствалах на II стадии ксилолиза может занимать и всю боковую поверхность, заходя на ветви первого порядка. Если *Fomitopsis pinicola* проникает на всю глубину ствола, увлажняя субстрат в пределах 61,9–68,9%, то *Trichaptum abietinum* развивается, не проникая глубже средней зоны флюэмы, с увлажнением субстрата в пределах 37–40,6% (рис. 1).

Сапроксилотрофы имеют иной характер развития мицелия, что видно из диаграмм увлажнения субстрата. *Rhodofomes roseus* формирует мицелий относительно поперечного сечения ствола достаточно схожий с *Fomitopsis pinicola*, выбирая верхние поверхности для формирования плодовых тел, он увлажняет субстрат в пределах 57–65,5%.

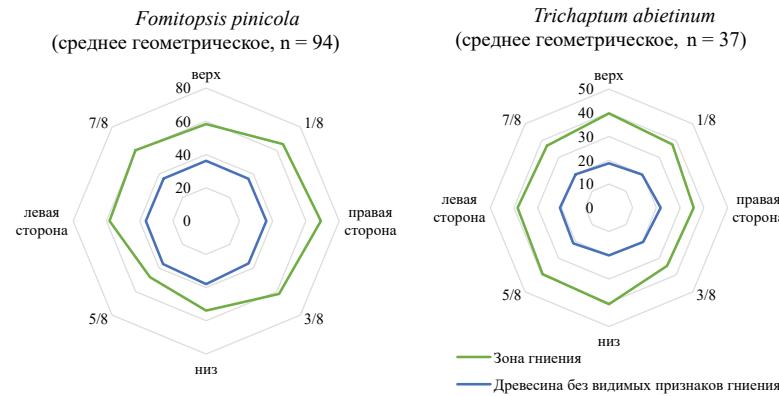
Это может говорить об освоении субстрата после первичных сапротрофов. При этом в направлении нижней части ствола его мицелий продвигается медленнее из-за возможной интерференции с *Coniophora olivacea*. *Coniophora olivacea*, наоборот, предпочитает занимать менее освещенные участки, охватывая ствол снизу, в среднем увлажняя субстрат до 79,7%. *Gloeophyllum sepiarium* предпочитает преимущественно наиболее освещенную поверхность, в то время как *Trichaptum abietinum* развивается во флюэме, незначительно увлажняя субстрат в пределах 37,5–54,4% (рис. 2).

Сравнительный анализ увлажнения субстрата показал, что АФКС хронологически неравномерно, но последовательно осваивают субстрат, вступая в интерференцию между собой.

При ксилолизе сосны обыкновенной *Trichaptum fuscoviolaceum* и *Trichaptum abietinum* формируют

Рис. 1. Распределение влажности древесины в результате жизнедеятельности ксилотрофных грибов в плоскости сечения ствола ели европейской

Fig. 1. Distribution of wood moisture as a result of the vital activity of xylotrophic fungi in the cross-sectional plane of the trunk of the European spruce



⁹ Красущкий Б. В. Краткий атлас некоторых ксилофильных грибов Челябинской области. Челябинск: Издательство ЧелГУ. 2021; 192.

¹⁰ Там же.

¹¹ Ильина Г. В., Ильин Д. Ю. Ксилофильные базидиомицеты в чистой культуре. Пенза: РИО ПГСХА. 2013; 222.

¹² Камзолкина О. В., Богданова А. Г. Методические пособие по микроскопии в исследованиях грибов и водорослей. М: Товарищество научных изданий КМК. 2017; 115.

¹³ <http://www.indexfungorum.org>

мицелий схожим образом, как на ели. Мицелий развивается в пределах кольца флоэмы. Однолетние плодовые тела развиваются на боковых и верхней поверхностях ствола, при этом различие в увлажнении субстрата незначительное. Если в верхней части увлажнение находится в пределах 45,5–46,8% у *Trichaptum fuscoviolaceum*, 32,2–36,2% у *Trichaptum abietinum*, то в нижней части эти пределы, соответственно, 51,4–58,3% и 37,2–40,6%.

Характер увлажнения субстрата *Fomitopsis pinicola* при поселении на сосне иной, чем на ели. Гриб, так же как и представители рода *Trichaptum*, развивается во флоэме, предпочитая менее освещенную правую сторону ствола и в среднем увлажняя субстрат в 47,9%, что близко к показаниям, полученным на ели (рис. 3).

Сапроксилотрофы *Coniophora olivacea* и *Coniophora arida* предпочитают нижнюю часть ствола, что, возможно, связано как с особенностями физиологии грибов, так и с интерференцией с представителями рода *Trichaptum*. В отличие от обитания на ели, предельное увлажнение субстрата внизу ствола у *Coniophora olivacea* составляет 76,0%, а у *Coniophora arida* — 66,7%, что значительно ниже, чем на ели.

Neoantrodia serialis близок по характеру формирования мицелия в субстрате к *Fomitopsis pinicola*, но предпочитает более освещенную левую сторону ствола, где увлажняет субстрат до 67,1% (рис. 4).

Проведенный сравнительный анализ увлажнения субстрата на сосне показал, что АФКС, так же как и на ели, неравномерно хронологически осваивают

Рис. 2. Распределение влажности древесины в результате жизнедеятельности сапроксилотрофных грибов в плоскости сечения ствола ели европейской

Fig. 2. Distribution of wood moisture as a result of saproxylotrophic fungi activity in the cross-sectional plane of the European spruce trunk

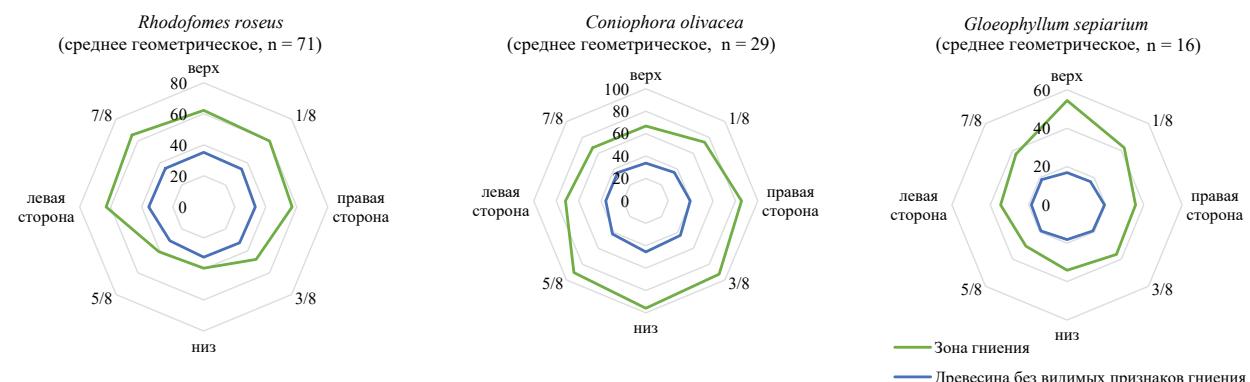


Рис. 3. Распределение влажности древесины в результате жизнедеятельности ксилотрофных грибов в плоскости сечения ствола сосны обыкновенной

Fig. 3. Distribution of wood moisture as a result of the vital activity of xylotrophic fungi in the cross-sectional plane of the trunk of the Scots pine

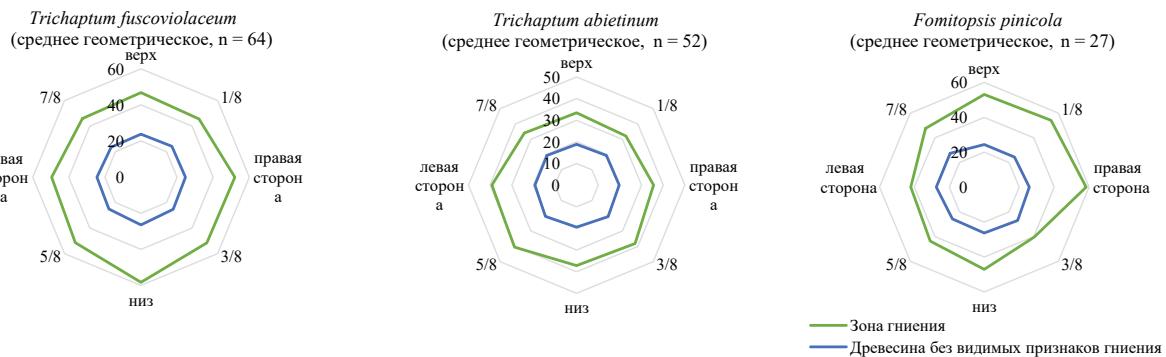
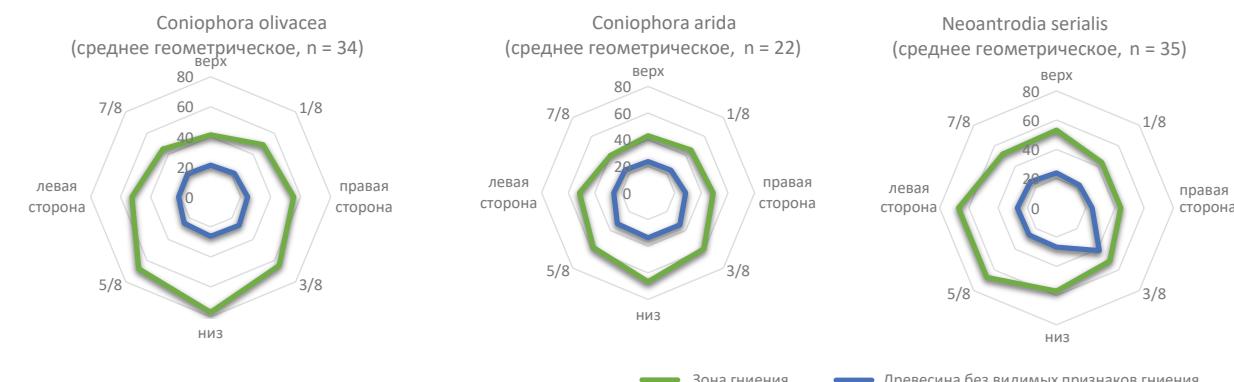


Рис. 4. Распределение влажности древесины в результате жизнедеятельности сапроксилотрофных грибов в плоскости сечения ствола сосны обыкновенной

Fig. 4. Distribution of wood moisture as a result of saproxylotrophic fungi activity in the cross-sectional plane of the trunk of the Scots pine



субстрат, при этом имеют более острую интерференцию между друг другом, но АФКС не могут проникнуть в ксилему ядра, что видно на диаграмме.

Для решения вопроса о предпочтении АФКС той или иной части ствола были проведены измерения освещенности мест образования плодовых тел. Так, при ксилиолизе ели *Trichaptum abietinum* и *Gloeophyllum sepiarium* образуют плодовые тела на участках со средней освещенностью в 5128,8 ЛК и 5051,4 ЛК соответственно, что составляет 56–57% от дневного июльского максимума. В то время как *Fomitopsis pinicola* образует плодовые тела на участках со средней освещенностью 3079,4 ЛК, или 34% от светового максимума. К нему близок *Rhodofomes roseus*, образующий базидиомы на участках со средней освещенностью 2691,2 ЛК, что составляет 30% от максимума.

Coniophora olivacea может образовывать плодовые тела только в нижней части ствола, где освещенность составляет 1078,4 ЛК, что составляет только 11% от максимума. Промежуточное положение занимает *Rusnoporellus fulgens* (Fr.) Donk 1971, который образует базидиомы на участках со средней освещенностью в 1904,4 ЛК, что составляет 21% от максимума.

АФКС, участвующие в ксилиолизе сосны, показывают большую устойчивость к освещению. *Trichaptum fuscoviolaceum* и *Trichaptum abietinum* формируют базидиомы на участках со средней освещенностью 2425 ЛК, что составляет 27% от максимума, и 4234 ЛК (или 47% от максимума).

Fomitopsis pinicola, так же как и на ели, избегает участков с высокой освещенностью, образуя базидиомы на местах со средней освещенностью 1558 ЛК, что составляет 17% от максимума. Сапроксилотрофы предпочитают менее освещенные участки. *Neoantrodia serialis* плодоносит на участках со средней освещенностью 2485 ЛК, что составляет 28% от максимума. *Coniophora olivacea*, как и на ели, предпочитает совсем слабоосвещенные участки (737 ЛК, или 8% от максимума).

Близкий по систематическому расположению *Coniophora arida*, наоборот, образует базидиомы на участках со средней освещенностью 3423 ЛК (38% от максимума). *Fuscopostia fragilis* (Fr.) B.K. Cui, L.L. Shen & Y.C. Dai 2018 способен плодоносить на участках со средней освещенностью в 6657 ЛК (74% от максимума).

На основе анализа данных о видовом разнообразии и встречаемости АФКС на модельных деревьях ели установлена нелинейная последовательность смены видов на субстрате. Так, на I стадии ксилиолиза ели *Fomitopsis pinicola* поселяется на субстрате, находясь в конкуренции с доминирующим на нижней трети ствола *Heterobasidion parviporum* Niemelä & Korhonen 1998, который занимает в этой части 55% от общего объема доступного субстрата, вместе с этим на средней и верхней частях ствола он почти полностью доминирует.

На 3 м и 6 м на хорошо освещенных участках поселяется *Trichaptum abietinum*, занимая 75% и 29% субстрата соответственно. Это происходит из-за того, что *Fomitopsis pinicola* испытывает высокий стресс при нагревании на солнце.

На II стадии *Fomitopsis pinicola* вытесняет доминирующий ранее *Heterobasidion parviporum*. До 6 м он занимает 32–37% субстрата, на 12 м — 12–23%, вместе с этим на 6 м вдвое увеличивается видовое разнообразие. Происходит активное развитие как ксилиотрофов, так и сапроксилотрофов. В I группе выделяется *Rhodofomes roseus*, который захватывает субстрат

на всем протяжении от 12–23%, уступая только комлевую часть, на которой происходит интерференция между *Fomitopsis pinicola* и *Heterobasidion parviporum*.

Trichaptum abietinum наиболее активен на макушке, где занимает 29% субстрата, на нижележащих высотах он занимает верхнюю часть ствола с долей 2–11%.

В группе ксилиотрофов необходимо отметить *Gloeophyllum sepiarium* — 8% субстрата, поселяясь на поверхности ствола, он обнаруживается на высоте 3–6 м. На этой стадии на субстрате начинают образовываться участки с поселением сапроксилотрофов, что говорит об активном изменении химической структуры древесины под действием энзимов ксилиотрофов.

В группе сапроксилотрофов на уровне 6–18 м наибольшую активность показывают представители рода *Coniophora*: *Coniophora olivacea* и *Coniophora arida*, *Skeletocutis amorphula* (Fr.) Kotl. & Pouzar 1958.

Coniophora olivacea занимает 8–24% субстрата, *Coniophora arida* — 10–12%. Важно отметить, что представители рода *Coniophora* вызывают бурю гниль деструктивного типа, занимая в субстрате часть ствола ближе к земле. На боковых поверхностях и в местах прикрепления ветвей первого порядка на субстрате начинает развиваться *Skeletocutis amorphula* (8–18% субстрата).

Среди минорных видов *Rusnoporellus fulgens* (4–6%) и *Fuscopostia fragilis* (8–13%) наиболее активны в зоне 3–12 м, что обусловлено значительными запасами питательных веществ в субстрате. На этой стадии данная зона привлекает наибольшее число видов благодаря объему субстрата и привлекательности этого участка для поселения сапроксилочных насекомых.

К III стадии на большей части ствола доминантное положение занимают *Fomitopsis pinicola* (19,3% всего субстрата) и *Rhodofomes roseus* (18,3% всего субстрата), притом что на данной стадии наблюдается и очень широкое видовое разнообразие.

Вместе с тем *Trichaptum abietinum* уступает свои позиции по всей протяженности ствола, сокращая свое присутствие до 7–9%, в то время как *Gloeophyllum sepiarium* наращивает свое присутствие, особенно на участке 6–12 м (11–12%). Так же как и на I стадии, представители рода *Coniophora*, сохраняют свое положение на субстрате: *Coniophora olivacea* — 5–12%, *Coniophora arida* — 9–12%.

При этом необходимо отметить, что представители *Coniophora* конкурируют за субстрат с представителями родов *Neoantrodia* и *Antrodia* (7–12% каждый), с *Skeletocutis amorphula*, *Fuscopostia fragilis* и *Rusnoporellus fulgens*. Если со *Skeletocutis amorphula* (4–12%) интерференция незначительная из-за различия в питании, то *Fuscopostia fragilis* (8–13%) и *Rusnoporellus fulgens* (5–9%) не только конкурируют с *Coniophora spp.*, но и с *Rhodofomes roseus*.

На IV стадии при схожем видовом разнообразии грибов, что обусловливается глубокой трансформацией древесины под воздействием энзимов ксилиотрофов и сапроксилотрофов (в частности, регистрируется по бурой сухой гнили, возникающей из-за потребления целлюлозы), можно наблюдать затухание активной жизнедеятельности из-за лимитирующего фактора субстрата.

Из группы ксилиотрофов на этой стадии продолжает развитие *Fomitopsis pinicola*, занимающий 32,7% субстрата, причем наиболее активен в комлевой части, где его доля достигает 69%.

Более стабильное положение показывают *Rhodofomes roseus* (13,5% всего субстрата) и *Trichaptum abietinum*

(9,6%). Вместе с этим *Trichaptum abietinum* почти не образует новых базидиом, что свидетельствует об отмирании мицелия. Представители сапроксилотрофов на этой стадии сохраняют активность. Если *Coniophora olivacea* присутствует на всех участках от 3–19 м, охватывая субстрат 9–33%, то *Coniophora arida* на этой стадии регистрируется на субстрате только на 3 м и 12 м, занимая 7% и 9% соответственно. При этом активность наблюдается и у представителей рода *Neoantrodia*, в котором выделяется *Neoantrodia serialis*, выявленный на участках 3–12 м, занимая 9–14%.

Высокую активность освоения модифицированного субстрата на участках 1–6 м показывает *Rusnoporellus fulgens*, занимая 8–18% субстрата. Сапроксилотрофы в ходе питания активно увлажняют субстрат, переводя его из сухой бурой гнили во влажную.

В стадия фактически является началом гумификации, когда в субстрат начинает проникать мицелий почвенных сапротрофов, при этом на освоенном субстрате остается только ограниченное число видов ДРГ. Так, выделены следующие виды: *Coniophora olivacea*, *Rusnoporellus fulgens* и *Gloeophyllum sepiarium*. Если два последних вида регистрируют на остатках плотной древесины ближе к поверхности ствола, то *Coniophora olivacea* занимает центральную часть (18,2%) всего субстрата, при этом в древесине постоянно наблюдаются сапроксилотрофы-гумификаторы — представители рода *Mycena*, выявленные на 63,6% субстрата (рис. 5).

Изучение ДРГ на модельных деревьях сосны обыкновенной позволило составить картину смены видов на субстрате по стадиям ксиолиза, которая отличается от ксиолиза ели. Так, на I стадии биотрофы занимают доминирующее положение только на высоте 1 м, где доминатом выступает *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. 1888, занимая 75% субстрата, при этом только один вид биотрофов — *Stereum sanguinolentum* (Alb. & Schwein.) Fr. 1838 (22–33% субстрата) — отмечается на остальных высотах в поверхностном слое древесины, так как является раневым паразитом, при этом ксиолотрофы осваивают почти весь ствол.

Среди них доминантное положение у представителей рода *Trichaptum*. *Trichaptum fuscoviolaceum* охватывает субстрат от 6 до 18 м, занимая 38–56% субстрата. *Trichaptum abietinum* встречается на еще более широком участке, охватывая весь ствол (за исключением комплевой части), занимая 13–75% субстрата. *Fomitopsis pinicola*, активно развивающийся на ели, зарегистрирован на участке 6 м, занимая только 25% субстрата.

На II стадии *Trichaptum abietinum* и *Trichaptum fuscoviolaceum* становятся доминантными видами, осваивая 16% и 11,7% субстрата соответственно. На этой стадии отмечают увеличение видового разнообразия в 2,5 раза.

В группе ксиолотрофов высокую активность начинают проявлять представители рода *Gloeophyllum*. *Gloeophyllum odoratum* поселяется от комплевой части до 12 м, охватывая 4–19%, а *Gloeophyllum sepiarium* выявляется на модельных деревьях с 3 до 18 м, где его доля составляет 4–10%.

Если ксиолотрофы поселяются в верхней части ствола, то сапроксилотрофы осваивают боковую и нижнюю части. *Neoantrodia*

serialis, *Antrodia sinuosa* (Fr.) P. Karst. 1881, *Rigidoporus crocatus* (Pat.) Ryvarden 1983 охватывают 6,9% субстрата каждый, в то время как представители рода *Coniophora* охватывают 7,4% субстрата, в отличие от ксиолиза ели, где они являются ведущим видом.

К III стадии БТ не регистрируются на модельных деревьях, при этом активность других групп значительно возрастает, хотя и присутствует сходство с предыдущей стадией. Представители ксиолотрофов показывают неменьшую активность, а вот среди сапроксилотрофов возрастают процессы конкуренции за субстрат. Особенно остро она прослеживается между представителями родов *Neoantrodia* (9,9% всего субстрата), *Antrodia* (14,2%) и *Coniophora* (19,1%).

Необходимо отметить сапроксилотрофы, вызывающие белую гниль *Incrustoporia biguttulata* (Romell) Zmitr. 2018, отмечаемую на модельных деревьях с 3 м и до ма-кушки, занимающую 3–20% субстрата, причем наибольшую долю именно на 24 м.

Fuscopostia fragilis и *Rigidoporus crocatus* являются минорными видами и на этой стадии проявляют активную жизнедеятельность, занимая 7–19% субстрата на разных высотах. На последующих стадиях они не регистрируются.

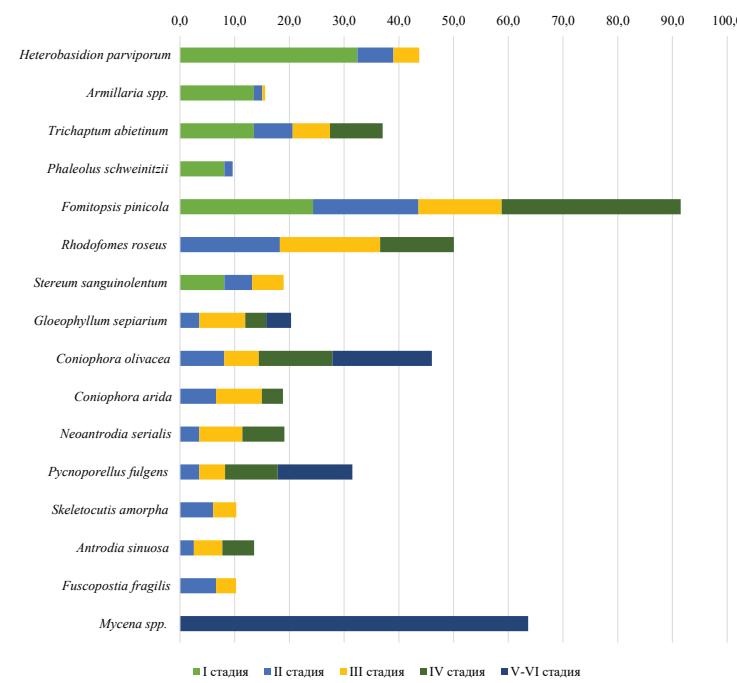
На IV стадии происходит значительное обеднение видов, что связано с ограниченностью доступного субстрата из-за фенолосодержащего ядра, недоступного для разрушения энзимам АФКС-макромицетам.

Из ксиолотрофов продолжают свою деятельность *Trichaptum abietinum*, *Trichaptum fuscoviolaceum* и *Fomitopsis pinicola*. Первые два отмечены на уровне 3–6 м и 18 м, где доля занимаемого ими субстрата составляет 11–25%.

Fomitopsis pinicola (11,5%) на этой стадии в комплевой части активно конкурирует за субстрат с *Neoantrodia serialis* (15,4%) и представителями рода *Coniophora* (23,1%), которые доминируют среди сапроксилотрофов в освоении субстрата почти на всех высотах. В отличие

Рис. 5. Продолжительность участия ведущих дереворазрушающих грибов в ксиолизе ели

Fig. 5. Duration of participation of leading wood-destroying fungi in spruce xylolysis



от ели, уже на этой стадии регистрируются сапроксилотрофы-гумификаторы рода *Mycena*, которые занимают 9,6% субстрата на высоте 3 м и 12 м.

На V стадии значение *Mycena spp.* значительно возрастает, он занимает 77,8% субстрата, что показывает начало гумификации субстрата. Из представителей других групп регистрируется сапроксилотроф *Coniophora olivacea* на 22,2% субстрата (рис. 6).

Рассматривая ход ксиолиза по активности экологических групп, можно заметить явные отличия между ходом процесса на ели и сосне. На I стадии поселение ксилотрофов на ели охватывает среднюю часть ствола, в то время как на сосне только комлевая часть занимается биотрофами. При этом на II–III стадиях биотрофы продолжают регистрироваться на модельных деревьях, а на сосне они развиваются не дальше II стадии.

Если на ели сапроксилотрофы, равномерно удерживаю свою долю на II–IV стадиях, присутствуют на модельных деревьях выше 3 м, то при ксиолизе сосны на III стадии они охватывают большую часть субстрата на всей протяженности ствола.

К IV стадии на сосне отмечают поселение сапроксилотрофов-гумификаторов, что не происходит на ствалах ели. Интересно, что на V стадии ксиолиза на ели еще продолжают сохраняться участки с поселением ксилотрофов на уровне 6 м, в то время как на сосне уже почти полностью властвуют сапроксилотрофы-гумификаторы (рис. 7).

Для выявления зависимостей поселения и возможной последовательности образования плодовых тел был проведен корреляционный анализ доли гнили, занимаемой АФКС, как внешнего признака интенсивности развития мицелия в субстрате и образования плодовых тел.

Корреляционный анализ доли гнили на ели выявил наличие связей как внутри отдельных групп, так и между группами. Внутри группы биотрофов были отмечены связи между поселением на субстрате: *Heterobasidion parviporum* и *Stereum sanguinolentum* ($r = 0,72$, $p \leq 0,05$), *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat. 1900 ($r = 0,99$, $p \leq 0,05$), *Trichaptum abietinum* ($r = 0,8$, $p \leq 0,05$).

Между биотрофами и ксилотрофами выявлены связи: *Stereum sanguinolentum* и *Phaeolus schweinitzii* ($r = 0,7$, $p \leq 0,05$), *Fomitopsis pinicola* ($r = 0,86$, $p \leq 0,05$), между *Phaeolus schweinitzii* и *Trichaptum abietinum* ($r = 0,72$, $p \leq 0,05$).

При анализе отношений представителей ксилотрофов с другими АФКС было выявлено наличие зависимости поселения с сапроксилотрофами у *Rhodofomes roseus* и *Gloeophyllum sepiarium*. *Rhodofomes roseus* имеет связь почти со всеми видами в группе: *Coniophora arida* ($r = 0,97$, $p \leq 0,05$), *Neoantrodia serialis* ($r = 0,83$, $p \leq 0,05$), *Skeletocutis amorphula* ($r = 0,79$, $p \leq 0,05$), *Antrodia sinuosa* ($r = 0,82$, $p \leq 0,05$), *Fuscopostia fragilis* ($r = 0,76$, $p \leq 0,05$).

Среди сапроксилотрофов-гумификаторов наиболее широкую корреляцию с другими видами показал *Coniophora arida* с *Neoantrodia serialis* ($r = 0,79$, $p \leq 0,05$), *Skeletocutis amorphula* ($r = 0,83$, $p \leq 0,05$), *Antrodia sinuosa* ($r = 0,76$, $p \leq 0,05$), *Fuscopostia fragilis* ($r = 0,78$, $p \leq 0,05$).

Рис. 6. Продолжительность участия ведущих дереворазрушающих грибов в ксиолизе сосны
Fig. 6. Duration of participation of leading wood-destroying fungi in pine xylolysis

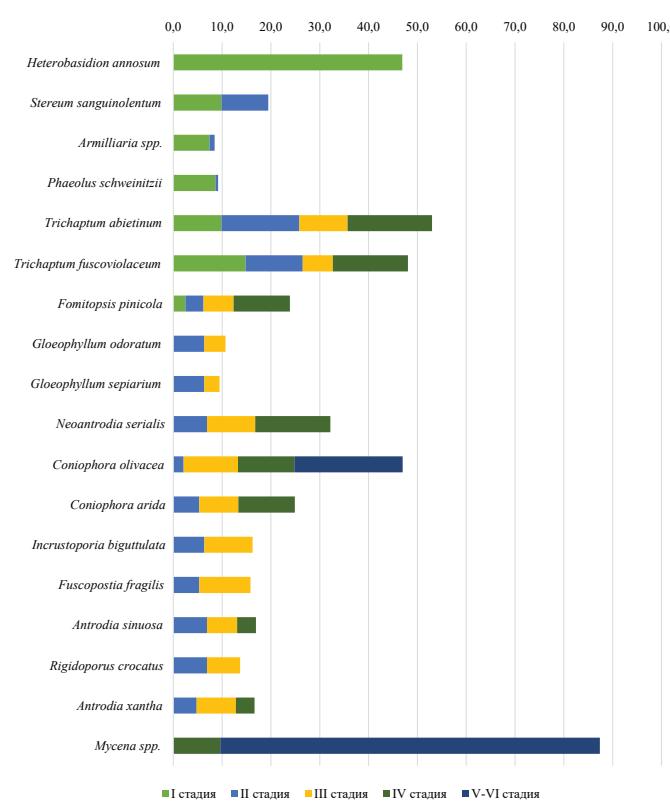
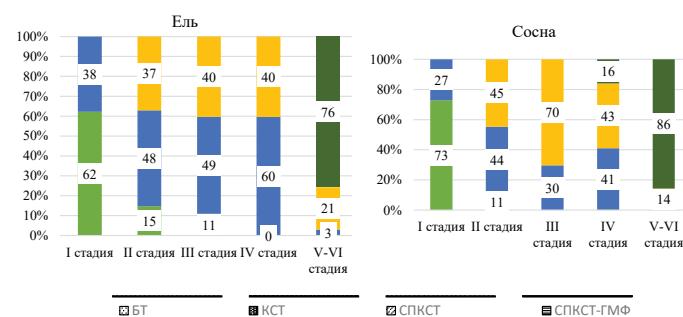


Рис. 7. Изменение доли гнили афилофоровых ксилотрофов по стадиям ксиолиза по экологическим группам на модельном дереве
Fig. 7. Change in the proportion of rot of Aphiophorales xylotrophs by stages of xylolysis by ecological groups on the model tree



Корреляционный анализ доли гнили на сосне выявил наличие схожей картины с данными, полученными для ели. В группе биотрофов обнаружена взаимная корреляция между *Phaeolus schweinitzii* и *Heterobasidion annosum* ($r = 0,99$, $p \leq 0,05$), *Stereum sanguinolentum* ($r = 0,67$, $p \leq 0,05$), которую наблюдали и на ели.

Среди ксилотрофов широкие корреляционные связи выявлены у *Trichaptum abietinum* и представителей рода *Gloeophyllum*. Так, *Trichaptum abietinum* коррелирует с *Trichaptum fuscoviolaceum* ($r = 0,85$, $p \leq 0,05$), *Fomitopsis pinicola* ($r = 0,76$, $p \leq 0,05$), *Neoantrodia serialis* ($r = 0,74$, $p \leq 0,05$), *Coniophora arida* ($r = 0,72$, $p \leq 0,05$), *Antrodia sinuosa* ($r = 0,7$, $p \leq 0,05$). *Gloeophyllum odoratum* (Wulfen) Imazeki 1943 — с *Gloeophyllum sepiarium* ($r = 0,98$, $p \leq 0,05$), *Incrustoporia biguttulata* ($r = 0,87$, $p \leq 0,05$), *Fuscopostia fragilis* ($r = 0,8$, $p \leq 0,05$), *Antrodia sinuosa* ($r = 0,87$, $p \leq 0,05$), *Rigidoporus crocatus* ($r = 0,97$, $p \leq 0,05$), *Antrodia xantha* (Fr.) Ryvarden 1973 ($r = 0,72$, $p \leq 0,05$).

Таблица 1. Последовательность развития ДРГ и индикационные стадии развития базидиом на хвойных породах по стадиям ксиолиза

Table 1. Sequence of development of DRG and indicative stages of development of basidiomes on coniferous species according to stages of xylolysis

Экологическая группа	Название вида	I стадия*	II стадия*	III стадия*	IV стадия*	V–VI стадии*
Ель						
Биотрофы	<i>Heterobasidion parviporum</i>	I–III	II–III	II–III		
	<i>Armillaria spp.</i>	I–IVb	I–IVb	I–IVb		
	<i>Stereum sanguinolentum</i>	I–II	I–II	II–III		
	<i>Phaeolus schweinitzii</i>	I–IVa	I–IVa	III–IVa		
Ксилотрофы	<i>Fomitopsis pinicola</i>	I	I–II	I–III	III–IVb	
	<i>Rhodofomes roseus</i>		I–II	I–III	III–IVa	
	<i>Trichaptum abietinum</i>	I–II	I–II	II–III	III–IVa	
	<i>Gloeophyllum sepiarium</i>		I–II	II–III	III–IVa	IVa
	<i>Coniophora olivacea</i>		I–III	II–III	II–III	II–IVa
	<i>Coniophora arida</i>		I–III	II–III	II–III	
	<i>Neoantrodia serialis</i>		I–III	I–III	II–III	
Сапроксилотрофы	<i>Pycnoporellus fulgens</i>		I–IVb	I–IVb	I–IVb	I–IVb
	<i>Skeletocutis amorphia</i>		I–III	I–III		
	<i>Antrodia sinuosa</i>		I–III	II–III	II–III	
	<i>Fuscopostia fragilis</i>		I–IVb	I–IVb		
Сапроксилотрофы-гумификаторы <i>Mycena spp.</i>						I–IVb
Сосна						
Биотрофы	<i>Heterobasidion annosum</i>	I–III				
	<i>Stereum sanguinolentum</i>	I–II	II–III			
	<i>Armillaria spp.</i>	I–IVb	I–IVb			
	<i>Phaeolus schweinitzii</i>	I–IVa	III–IVa			
Ксилотрофы	<i>Trichaptum abietinum</i>	I–IVa	I–IVa	II–IVa	III–IVa	
	<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i>	I–IVa	I–IVa	II–IVa	III–IVa	
	<i>Fomitopsis pinicola</i>	I–II	I–II	I–III	III–IVb	
	<i>Gloeophyllum odoratum</i>		I–III	II–IVa		
	<i>Gloeophyllum sepiarium</i>		I–III	II–IVa		
Сапроксилотрофы	<i>Neoantrodia serialis</i>		I–III	I–III	II–III	
	<i>Coniophora olivacea</i>		I–III	II–III	II–IVa	II–IVa
	<i>Coniophora arida</i>		I–III	II–III	II–III	
	<i>Incrustoporia biguttulata</i>		I–III	I–III		
	<i>Fuscopostia fragilis</i>		I–IVb	I–IVb		
	<i>Antrodia sinuosa</i>		I–III	I–III	II–III	
	<i>Rigidoporus crocatus</i>		I–II	I–III		
	<i>Antrodia xantha</i>		I–III	I–III	II–III	
Сапроксилотрофы-гумификаторы <i>Mycena spp.</i>					I–IVb	I–IVb

Примечание: * шкала развития плодового тела грибы: I — незрелый, неразвитый гимениум; II — зрелый, способный продуцировать споры; III — недавно отмерший; IV — разлагающийся; IVa — сухой, иссущенный; IVb — влажная стадия гниения [1].

Gloeophyllum sepiarium показывает зависимость с последующим поселением сапроксилотрофов ($r = 0,7\text{--}0,91$, $p \leq 0,05$). *Fomitopsis pinicola* показывает большее разнообразие связей, чем на ели, с *Neoantrodia serialis* ($r = 0,95$, $p \leq 0,05$) и *Coniophora arida* ($r = 0,94$, $p \leq 0,05$).

В группе сапроксилотрофов все виды показывают корреляционные связи между друг другом ($r = 0,7\text{--}0,99$, $p \leq 0,05$).

На основе данных, полученных в результате наблюдений и корреляционного анализа, можно составить последовательность развития ДРГ (табл. 1).

Выводы/Conclusions

При использовании АФКС в качестве индикаторов стадии ксиолиза хвойных пород необходимо

учитывать, что развитие мицелия зависит от особенностей строения древесины.

Ход развития мицелия в поперечном сечении ствола сопряжен как с действием внешних факторов среды, так и процессов интерференции между видами, вместе с этим большое значение при полевой идентификации имеют частота образования базидиом и их возраст.

Грибы, имеющие многолетние плодовые тела, лучше подходят для индикации, при этом базидиомицеты, имеющие однолетние плодовые тела, могут выступать в качестве индикаторов стадий только с июля по ноябрь, когда плодоношение заметно.

Отдельно надо отметить ксилотрофы, образующие зимующие плодовые тела, которые сохраняются на стволе в течение 2–3 сезонов, развивая новые плодовые тела по краю колонии.

Все авторы несут ответственность за работу и представленные данные.
Все авторы внесли равный вклад в работу.
Авторы в равной степени принимали участие в написании рукописи и несут равную ответственность за пластиат.
Авторы объявили об отсутствии конфликта интересов.

All authors bear responsibility for the work and presented data.
All authors made an equal contribution to the work.
The authors were equally involved in writing the manuscript and bear the equal responsibility for plagiarism.
The authors declare no conflict of interest.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 0598-2019-0004).

FUNDING

The research was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (theme No. 0598-2019-0004).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I. Decomposition of stumps 10 years after partial and complete harvesting in southern boreal forest in Finland. *Canadian Journal of Forest Research*. 2008; 38(9): 2414–2421. <https://doi.org/10.1139/X08-083>
- Harmon M.E., Fasth B., Woodall C.W., Sexton J. Carbon concentration of standing and downed woody detritus: Effects of tree taxa, decay class, position, and tissue type. *Forest Ecology and Management*. 2013; 291: 259–267. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.046>
- Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I. Decomposition of stumps 10 years after partial and complete harvesting in southern boreal forest in Finland. *Canadian Journal of Forest Research*. 2008; 38(9): 2414–2421. <https://doi.org/10.1139/X08-083>
- Harmon M.E., Fasth B., Woodall C.W., Sexton J. Carbon concentration of standing and downed woody detritus: Effects of tree taxa, decay class, position, and tissue type. *Forest Ecology and Management*. 2013; 291: 259–267. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.11.046>

3. Siitonen J. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*. 2001; 49: 11–41.
4. Schmidt O. Wood and Tree Fungi. Biology, Damage, Protection, and Use. Berlin; Heidelberg: Springer. 2006; xii: 334. ISBN 978-3-540-32138-5
<https://doi.org/10.1007/3-540-32139-X>
5. Zabel R.A., Morrell J.J. Wood Microbiology. Decay and Its Prevention. 2nd ed. Academic Press. 2020; 556. ISBN 978-0-12-819465-2
<https://doi.org/10.1016/C2018-0-05117-8>
6. Boddy L., Frankland J., van West P. (eds.). Ecology of Saprothrophic Basidiomycetes. Academic Press. 2007; xiii: 372. ISBN 978-0-12-374185-1
7. Капитса Е.А., Трубицына Е.А., Шорохова Е.В. Биогенный ксилолиз стволов, ветвей и корней лесообразующих пород темнохвойных североатлантических лесов. *Лесоведение*. 2012; (3): 51–58.
<https://elibrary.ru/pamjdf>
8. Dai Z. et al. Coarse woody debris decomposition assessment tool: Model development and sensitivity analysis. *PLoS ONE*. 2021; 16(6): e0251893.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0251893>
9. Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G. Biodiversity in Dead Wood. Cambridge University Press. 2012; xiv: 509. ISBN 978-0-521-71703-8
<https://doi.org/10.1017/CBO9781139025843>
10. Hiscox J., O'Leary J., Boddy L. Fungus wars: basidiomycete battles in wood decay. *Studies in Mycology*. 2018; 89(1): 117–124.
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2018.02.003>
11. Ulyshen M.D. (ed.). Saproxylic Insects. Diversity, Ecology and Conservation. Cham: Springer. 2018; ix: 904. ISBN 978-3-319-75936-4
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-75937-1>
12. Skelton J. et al. Relationships among wood-boring beetles, fungi, and the decomposition of forest biomass. *Molecular Ecology*. 2019; 28(22): 4971–4986.
<https://doi.org/10.1111/mec.15263>
13. Hatakka A., Hammel K.E. Fungal biodegradation of lignocelluloses. Hofrichter M. (ed.). Industrial Applications. Berlin; Heidelberg: Springer. 2011; 319–340.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-11458-8_15
14. Mali T., Kuuskeri J., Shah F., Lundell T.K. Interactions affect hyphal growth and enzyme profiles in combinations of coniferous wood-decaying fungi of Agaricomycetes. *PLoS ONE*. 2017; 12(9): e0185171.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185171>
15. Некляев С.Э., Серая Л.Г., Ларина Г.Е. Экологические последствия современных изменений климата, негативно влияющие на устойчивость хвойных растений к вредителям и афиллофоровым грибам. *Биосфера*. 2022; 14(3): 235–244.
<https://doi.org/10.24855/biosfera.v14i3.693>

ОБ АВТОРАХ**Святослав Эдуардович Некляев**

заведующий лабораторией диагностики вредных организмов, магистр лесного дела
slava9167748107@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-4050-3564>

Галина Евгеньевна Ларина

заведующая лабораторией экспериментальных методов исследований, доктор биологических наук, профессор
galina.larina@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-3248-1991>

Лидия Георгиевна Серая

заведующая отделом патологии декоративных и садовых культур, кандидат биологических наук
lgseraya@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0003-4029-0359>

Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, ул. Институт, вл. 5, раб. пос. Большие Вязёмы, Одинцовский р-н, Московская обл., 143050, Россия

ABOUT THE AUTHORS**Sviatoslav Eduardovich Neklyaev**

Head of the Laboratory for the Diagnosis of Harmful Organisms, Master of Forestry
slava9167748107@yandex.ru
<https://orcid.org/0000-0002-4050-3564>

Galina Evgenyevna Larina

Head of the Laboratory of Experimental Research Methods, Doctor of Biological Sciences, Professor
galina.larina@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-3248-1991>

Lidiya Georgievna Seraya

Head of the Department of Pathology of Ornamental and Garden Crops, Candidate of Biological Sciences
lgseraya@gmail.com
<https://orcid.org/0000-0003-4029-0359>

All-Russian Scientific Research Institute of Phytopathology, 5 Institute Str., Bolshye Vyazemy work settlement, Odintsovo district, Moscow region, 143050, Russia