

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПОСЛЕДСТВИЯ СОВРЕМЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА, НЕГАТИВНО ВЛИЯЮЩИЕ НА УСТОЙЧИВОСТЬ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ К ВРЕДИТЕЛЯМ И АФИЛЛОФОРОВЫМ ГРИБАМ¹

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

ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, Большие Вяземы, Россия

* Эл. почта: slava9167748107@yandex.ru

Статья поступила в редакцию 07.09.2022; принята к печати 22.11.2022

Устойчивость древесных растений к вредителям и стволовым гнилям снижается по мере изменений климата повсеместно, включая нечерноземную зону России. Рост площадей ослабленных хвойных лесов и площадей буреломов является сигналом усиления негативного влияния абиотических факторов и фитопатогенов. Приоритетная роль в декомпозиции древесного субстрата принадлежит афиллофоровым грибам. Подготовительная или нулевая стадия ксилолиза протекает в пределах одного вегетационного сезона или его части и не влияет на изменения в характеристиках древесины. Первая стадия проходит за 1–2 года, приводя к образованию кольца деревоокрашивающих грибов. На второй стадии становятся заметны результаты окисления среды афиллофоровыми грибами, образуется покраснение древесины. Стадия длится от 2 до 3 лет. Третья стадия, период активного роста мицелия, приводит к образованию пятен бурой гнили и длится от 4 до 6 лет. На четвертой стадии мицелий осваивает до 70% субстрата до размягчения гнили, этот процесс занимает от 4 до 8 лет. Сроки завершающих стадий разрушения древесины продолжительные – от 10 до 60 лет. Эти стадии характеризуются почти полной утратой структуры древесины и могут быть выделены по глубине вовлечения продуктов распада в циклы минерального и органического питания насаждения. Смена сукцессий грибов и мезофауны протекает в условиях последовательной смены сапротрофных организмов в ходе изменения качественных характеристик субстрата. В ходе изучения модельных деревьев была выявлена зависимость между перфорацией древесины и развитием плодовых тел. С учетом особенностей физиологии афиллофоровых грибов можно полагать, что развитие плодовых тел начинается при глубоком освоении субстрата, достаточном для формирования вторичного вегетативного мицелия.

Ключевые слова: фитопатоген, ксилолиз, афиллофоровые грибы, хвойные растения.

THE ECOLOGICAL CONSEQUENCES OF CURRENT CLIMATE CHANGES THAT NEGATIVELY AFFECT THE RESISTANCE OF CONIFEROUS PLANTS TO PESTS AND APHYLLOPHORALES FUNGI

S.E. Nekliayev*, L.G. Seraya, G.Ye. Larina

All-Russian Research Institute of Phytopathology, Bolshie Vyazemy, Russian Federation

* Email: slava9167748107@yandex.ru

The resistance of woody plants to pests and stem rot is reduced in the Non-Chernozem zone of Russia. The spread of areas where coniferous forests are compromised and of windbreak areas is a signal of an increase in the negative impact of abiotic factors and phytopathogens. The primary role in the decomposition of the woody substrate belongs to Aphyllaphorales fungi. The zero stage of xylolysis occurs within one growing season or a part of it and does not affect the characteristics of wood. The first stage takes 1–2 years and leads to the formation of a ring of wood-staining fungi. At the second stage, the results of oxidation of wood milieu by Aphyllaphorales fungi become noticeable, and wood becomes reddened. This stage lasts from 2 to 3 years. The third stage, the period of an active growth of mycelium, which lasts from 4 to 6 years, is associated with the formation of brown rot spots. At the fourth stage, mycelium metabolizes up to 70% of the substrate until rot softens. This process takes from 4 to 8 years. The final stages of wood destruction last long, from 10 to 60 years, and result in an almost complete loss of wood structure. The succession of fungi and mesofauna is associated with an alternation of saproxylic organisms in the course of changes in the qualitative characteristics of their substrate. During our study of model trees, a relationship was found between wood perforation and fruiting bodies development. With account of the specific physiological characteristics of Aphyllaphorales fungi, one may conclude that the development of fruiting bodies begins upon a high level of substrate degradation sufficient for the formation of a secondary vegetative mycelium.

Keywords: phytopathogen, xylolysis, Aphyllaphorales fungi, conifers

¹ По материалам сообщения на II Международной научно-практической конференции «Проблемы экологии и сельское хозяйство в XXI веке», посвященной 135-летию со дня рождения Н.И. Вавилова. Москва, 3–6 октября 2022 года.

Введение

В таежной и лесостепной природной зоне защитные лесные насаждения играют важную роль в сохранении урожайности агротерриторий. Экологические связи между полезащитными насаждениями, лесными растениями в массивах и сапроксильными организмами могут нарушаться в условиях усиления аридизации климата в нечерноземной зоне Европейской части России. Усиливаются процессы ксилолиза древесины, которые также являются и частью единого процесса кругооборота веществ в природе.

Ход ксилолиза как освоение питательного субстрата сапроксильными организмами определяется особенностями строения древесины различных пород: ядровая, спелодревесная и заболонная [1, 2]. Клеточное строение определяет путь разрушения древесины. Ядровая древесина (дуб, ясень, платан, сосна, лиственница, кедр, яблоня, вишня, слива, абрикос и др.) разрушается по коррозионному типу; спелодревесная древесина (ель, пихта, осина, бук, груша и др.) – по деструктивному типу; заболонная древесина (береза, клен, ольха, липа) – по коррозионно-деструктивному типу.

В целом скорость протекания ксилолиза может быть разной в зависимости от положения ствола над землей и изменяться от вершины к комлевой части. В процессе ксилолиза формируются комплексы сапроксильных насекомых и приуроченных к ним ксилотрофов, формирующих сукцессии. Процесс естественного разрушения древесины объединяет в себе две линии декомпозиции древесного вещества: микогенную деструкцию древесины под воздействием ксилотрофов

и механическое разрушение структуры древесного вещества в ходе жизнедеятельности ксилобионтов [1, 3].

Имеющиеся в настоящее время подходы к изучению разрушения древесины не отражают многофакторный процесс биодеструкции, происходящей под воздействием сапроксильных организмов, в связи с чем целью исследования стало изучение экологических связей между сапроксильными организмами и хвойными растениями в процессе ксилолиза при разрушении полезащитных насаждений в условиях усиления аридизации климата в нечерноземной зоне европейской части России.

Современные аспекты теории ксилолиза (деструкции) древесины

Ферментативная деструкция древесины происходит под воздействием дереворазрушающих грибов, а механическая декомпозиция древесины – результат жизнедеятельности ксило- и сапротрофных насекомых. Смену сукцессий ксилолиза можно проследить по изменению поселения доминантных видов на субстрате и по характеру их воздействия на древесину. Для грибов это процесс более медленный и зависит от специфики физиологической активности разных видов. Грибы являются ведущими организмами, разрушающими древесину, как в процессе борьбы за освоение субстрата, так и при неконкурентном его освоении. Процесс разрушения древесины стволов хвойных пород под влиянием комплекса дереворазрушающих грибов и комплекса ксилобионтов в сочетании с абиотическими факторами, влияющими на жизнедеятельность сапроксильных организмов, приведен на рис. 1.

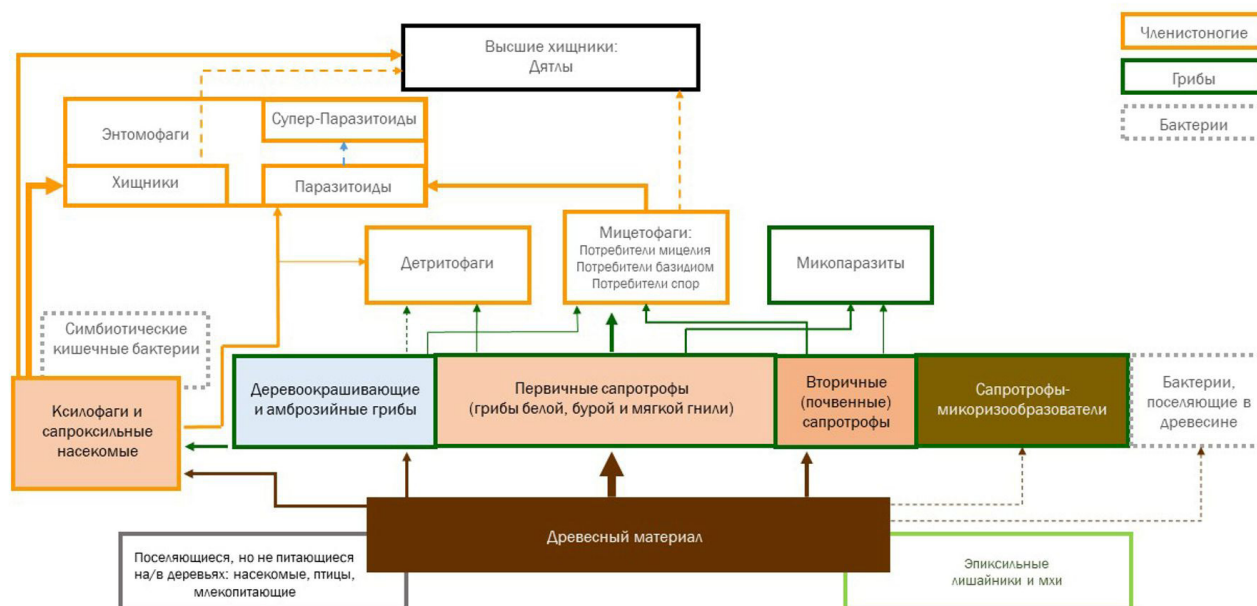


Рис. 1. Сапроксильная пищевая сеть в рамках консортной ассоциации древесных растений: стрелки указывают основные потоки питания и энергии, толщина стрелок указывает на величину этого пути [4]

В ксилолизе хвойных пород можно выделить семь сукцессионных стадий. Начальная, или *нулевая, стадия* характеризуется необратимым ослаблением дерева и началом его усыхания, когда помимо уже паразитирующих на дереве грибов под кору вместе с массовым поселением короедов массово проникают споры деревоокрашивающих грибов.

На *1-й стадии* происходит развитие деревоокрашивающих грибов в ходах короедов. В период развития имаго ходы заполняются плодовыми телами, и идет активная споруляция, что обеспечивает распространение спор на другой свежий субстрат, так как легкодоступные простые сахара оказываются потребленными деревоокрашивающими грибами. Происходит переход биотрофов от паразитизма к сапротрофному типу питания. В середине вегетационного сезона нетронутую гнилью древесину заселяют настоящие ксилофаги, главными из которых являются представители семейства усачей. Вместе с ними проникают споры афиллофоровых сапрофитных грибов. Споры прорастают в личиночных ходах. Формируется первичный мицелий, начинается окисление среды.

На *2-й стадии* происходит активное развитие вторичного вегетативного мицелия базидиомицетами, вызывающими красную гниль в заболони. Этому способствует вылет усачей и рогахвостов, а по их ходам внутрь древесины поступают свободная вода и кислород. Важную роль в развитии грибов играет вторичное увлажнение древесины с множественной перфорацией древесины техническими вредителями: усачами и точильщиками.

На *3-й стадии* происходит проникновение мицелия в глубокие слои древесины вплоть до центра ствола. Вегетативное тело представлено мицелиарными тяжами и пленками, формируются плодовые тела. В древесине образуются участки бурой сухой твердой гнили, заселяемые муравьями и личинками лептур. Насекомые рыхлят гниль, что еще больше усиливает приток кислорода к мицелию.

4-я стадия ксилолиза характеризуется активным плодоношением афиллофоровых грибов. В древесине более 75% занимает бурая сухая мягкая гниль. В разрушенной грибами и насекомыми древесине поселяются сапро-кило-мицетофаги, в частности семейств Lucanidae и Scarabaeidae. Виды насекомых этой группы специализированы на обитании в определенных типах гнили.

На *5-й стадии* ксилолиз древесины переходит к зауханию, разрушенная древесина представлена мягкой влажной гнилью с участками твердой гнили. В субстрат проникают почвенные сапрофиты, развивая мицелий, что стимулирует процесс гумификации. Также поселяются агариковые базидиомицеты.

На *6-й стадии* развивается минерализация неразлагаемого лигнинсодержащего детрита, идентифици-

руемого по наличию бесструктурной бурой влажной мягкой гнили. При этом переход от стадии к стадии очень плавный, зачастую они совмещаются на одном дереве. Вместе с этим процесс деструкции постепенно поглощает всю омертвелую массу древесины. В таком субстрате массово встречаются кивсяки, дождевые черви и мокрицы.

Материалы и методы исследования

Исследования проведены в период с 2013 по 2021 год на территории Московской области как уникального региона, включающего все типы лесорастительного районирования нечерноземной зоны. Для изучения процесса биодеструкции было проведено исследование 237 модельных деревьев в зонах южной тайги, хвойно-широколиственных лесов и лесостепи в насаждениях, выполняющих функции защиты агроценозов от неблагоприятных погодных факторов.

Для каждого модельного дерева производили замеры длины ствола, высоты остолопа или пня для буреломных экземпляров, проводили замер диаметра ствола на уровне 1,3 м от шейки корня, замеры влажности древесины, температуры ствола, индекса состояния древесины (ГОСТ 18610-82).

Для выявления сапроксильных зоодеструкторов с модельного дерева отбирали палетки и образцы на уровне 1, 3, 6, 12, 18, 24 м. На каждом из уровней производили учет всех повреждений, нанесенных сапроксильными организмами. Шаг закладки обусловлен дальнейшим отбором контрольных отрубков с этих участков для определения стадии разложения древесины. Дату образования ветровалов и буреломов устанавливали на основе данных учета лесосечного фонда по лесничествам Московской области. Точность определения времени, прошедшего с момента отпада дерева, составляла в среднем 3 месяца.

В отобранных образцах измеряли объем гнили. Объем образцов определяли геометрически с использованием формул усеченного конуса и параллелепипеда. Сильно разложившиеся фракции отбирали при помощи почвенного бура. Для сильно разложившихся образцов брали объем, равный объему бура. С модельных деревьев получили 1201 палетку для определения ксило- и сапротрофов, 2633 образца для определения стадии и типа разложения, а также пространственной геометрии ходов, взяли 924 керна для определения структуры гнили.

Стадии разложения и фрагментации коры стволов оценивали по всей длине каждого модельного дерева. Проводили визуальную диагностику процента сохранившейся коры от видимой поверхности ствола и площадь покрытия модельного дерева синузиями мхов и лишайников.

Были отобраны с модельных деревьев базидиомы ксилотрофных базидиомицетов (всего собрали и определи-

ли 3512 базидиом) и проведена идентификация видовой принадлежности по морфологическому строению с использованием определителей [5, 6]. Терминология по микромицетам приведена в соответствие с *Index Fungorum* (<http://www.indexfungorum.org>). С модельных деревьев собрали 3465 личинок и 693 имаго сапроксильных насекомых. Определение видовой принадлежности производили по морфологическому строению с использованием специализированных определителей.

Статистическую обработку результатов проводили в программном пакете MS Excel с применением описательной статистики (среднее и стандартное отклонение) и корреляционного (КК – коэффициент корреляции) и регрессионного анализа. Значимыми считали результаты при $P < 0,05$.

Результаты и обсуждение

Анализ климатических изменений в 2010–2021 годах показал, в частности, что сумма осадков за последние годы в среднем составляла $717,5 \pm 145,4$ мм (за период 2000–2009 годов $-726,9 \pm 97,3$ мм) при среднемноголетних 679 мм. Говорить об устойчивом поступлении атмосферной влаги мы не можем, но в отдельные годы (2010, 2018–2021) дефицит осадков составил 30–198 мм, что существенно нарушает физиологическую устойчивость древесных растений к негативным абиотическим факторам и воздействию патогенных организмов (рис. 2). Максимальная скорость ветра, или ветровая нагрузка, в 2010–2021 годах колебалась от 17 до 28 м/с и в среднем составила

$21,3 \pm 3,2$ м/с (в 2000–2009 годах – $19,8 \pm 3,5$ м/с) при среднемноголетнем значении 17 м/с.

Суммарное накопление разрушенных насаждений под воздействием ветровалов/буреломов увеличилось за 2010–2021 годы с 3198 до 12662 га. Динамика увеличения площадей (S, га) поврежденных и погибших лесных насаждений описывается линейным уравнением: $S = 897,4T + 709,5$ (коэффициент детерминации $R^2 = 0,74$), где T – время, годы. В среднем в 2010–2021 годах прирост площадей ветровалов/буреломов составлял 860,4 га в год.

Результаты корреляционного анализа свидетельствуют о сильной связи между дефицитом атмосферной влаги и увеличением площадей ветровалов/буреломов в лесных насаждениях (КК = 0,63), выполняющих в Центральном регионе основные защитные функции агротерриторий. Не установлено влияние шквальных ветров на формирование ветровалов (КК = 0,14). Поэтому актуально и важно рассмотрение вопроса ксилолиза – комплексной динамической системы разрушения древесины под действием сапроксильных организмов, ассоциированных с древесиной как питательным субстратом.

Многолетние исследования модельных хвойных деревьев в условиях Московской области показали, что для сосны и ели средняя влажность была сопоставима (27–32%). Объем гнили и наличие плодовых тел афиллофоровых грибов были выше у модельных деревьев сосны при сравнении с модельными деревьями ели (табл. 1).

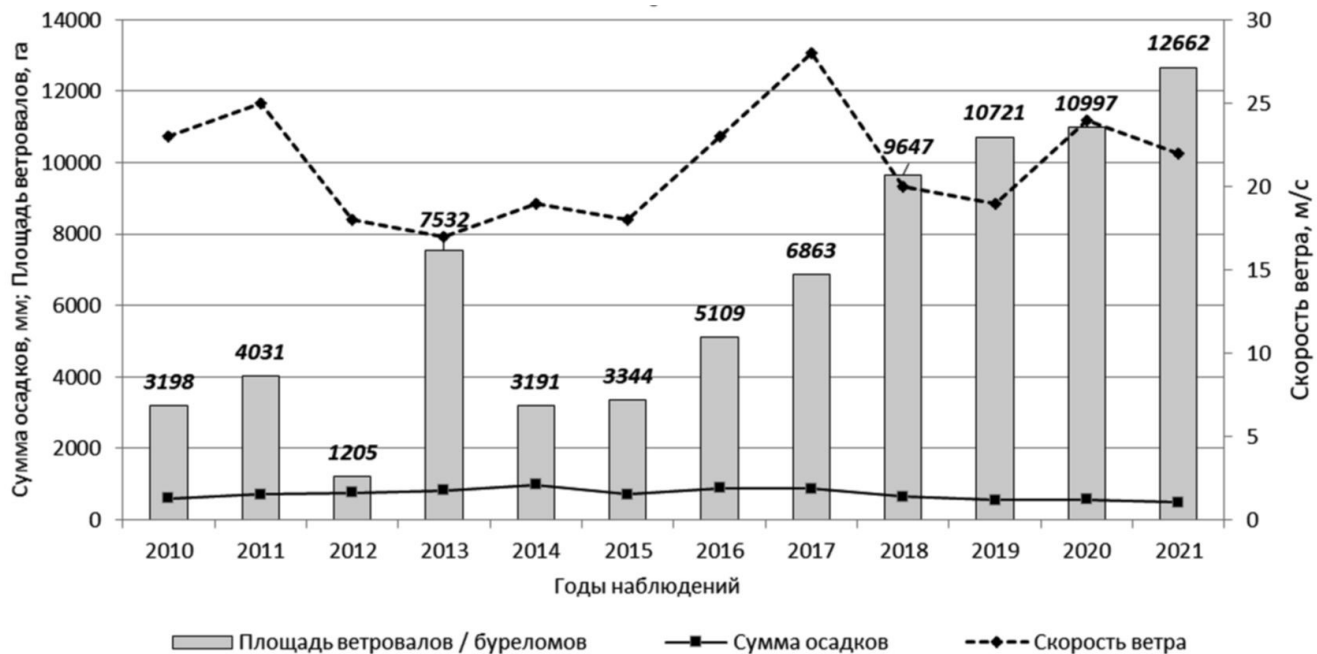


Рис. 2. Динамика площадей ветровалов/буреломов в лесах Московской области за 2010–2021 годы. (По данным Государственного лесопатологического мониторинга, оператор ФБУ «Рослесозащита» – <https://rcfh.ru>)

Табл. 1

Характеристика повреждений хвойных растений, нанесенных сапроксильными организмами и ксилотрофными базидиомицетами

Название породы (выборка)	Параметр	Доля гнили, %	Влажность древесины, %	Плодовые тела афиллофоровых грибов, шт. на модельный отруб	Ходы вредителей, шт. на модельный отруб
Сосна (n = 92)	Среднее	26,8	32,4	15,1	11,5*
	ST	23,1	21,0	22,8	9,8
Ель (n = 64)	Среднее	20,7	27,7	9,8	15,6**
	ST	17,8	16,3	21,2	14,1

Примечания.

* Cerambycidae, Buprestidae, Siricidae.

** *Monochamus*, Siricidae.

Результаты статистического анализа свидетельствуют о неоднородности группировки основных параметров и характеризуют протекание фитопатогенного типа ксилолиза не далее 2-й стадии разложения древесного вещества (рис. 3).

На второй стадии облигатные паразиты или завершают свой жизненный цикл, или переходят к существованию в качестве факультативных сапротрофов. Сапротрофный тип разложения может быть определен не ранее перехода древесины ствола ели на 2-ю стадию разложения, так как в этот период происходит активное заселение афиллофоровыми грибами из родов *Fomitopsis*, *Stereum*, *Trametes*, *Trichaptum*, *Phellinus*, *Onnia*, *Postia*, *Gloeophyllum* (табл. 2). Данные виды сохраняют доминирование со 2-й до 4-й фазы разложения, и переход от стадии к стадии возможно проследить по освоению ими субстрата. Вместе с тем уровни развития мицелия в тканях древесины различаются по развитию гнили: на 2-й стадии активно развитие красной гнили в древесине с сохранением ее физико-химических свойств, на 3-й стадии формируется бурая сухая твердая гниль, на 4-й стадии – мягкая бурая гниль, на 4-й и 5-й стадиях доминируют подстилочные сапрофиты из родов *Oligoporus*, *Antrodia*, *Rhodonina*, *Coriolellus*, *Junghuhnia*.

Успешность освоения субстрата зависит от интенсивности жизнедеятельности сапроксильных беспозвоночных, которые последовательно заселяют субстрат, образуя сукцессии (табл. 3). На стадии 1 зоодеструкции доминирует подсемейства Scolytinae, представитель родов *Buprestis* семейства Buprestidae и *Pissodes* (триба Pissodini), которых на стадии 2 последовательно сменяют представители семейств Siricidae и Cerambycidae из родов *Monochamus*, *Tetropium*, *Spondylis*, *Arhopalus*, *Asemum*, которые также потребляют живую древесину. В стадии 3 ведущая роль переходит к семейству Anobiidae и представителям семейства Cerambycidae (триба Hylotrupini и Callidiini), предпочитающим мертвую твердую дре-

весину, а также представителям рода *Formica*. На стадии 4 древесину массово осваивают представители родов *Anoploclera*, *Oxymirus* (подсемейство Lepturinae) и *Ampedus* (подсемейство Elateridae). Под оставшимися участками коры на стадиях 3–4 часто встречаются представители семейства Trogossitidae из рода *Peltis*. На стадии 5 встречаются единично представители семейства Elateridae, но только при сохранении незначительной части древесного вещества. На стадии 6 отмечено массовое присутствие червей и кивсяков.

В процессе ксилолиза ели влажность древесины на первых стадиях падает, что отражает снижение поступления воды от корневой системы в ходе усыхания растения. Рост влажности наблюдается с началом заселения древесины личинками усачей и рогахвостов. На стадии 1 поселение короедов обеспечивает освоение верхних слоев заболони деревоокрашивающими грибами, которые активно осваивают простые сахара в клетках последних годовичных слоев. Из-за этого прорастание спор и образование первичного мицелия основными грибами, образующими гниль, возможно только во втором вегетативном сезоне после падения дерева. Вылет насекомых создает условия для благополучного прорастания спор. Однако образования вторичного мицелия возможно только после достаточного окисления древесины и достижения ее влажности 10–12%.

Афиллофоровые грибы последовательно осваивают субстрат, образуя между рядами годовичных слоев пленочный мицелий. Достигнув предела, ограниченного поступлением воды и кислорода, гриб, преодолев бактериальное кольцо поверхностных слоев древесины, формирует начальное плодовое тело и начинает споруляцию. Сам же процесс плодоношения требует значительного расхода питательных веществ и энергии, что косвенно подтверждает увеличение влажности субстрата (древесины) в результате метаболизма глюкозы как основной составляющей целлюлозы. На границе роста мицелия (или непосредственного по-

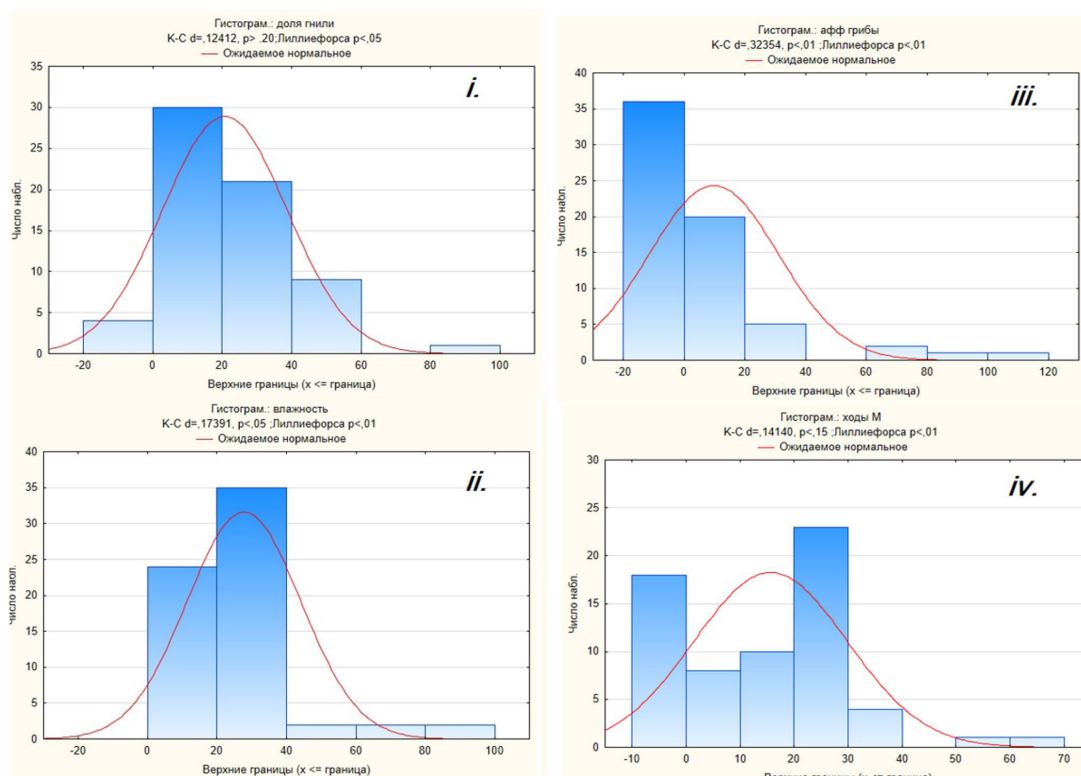
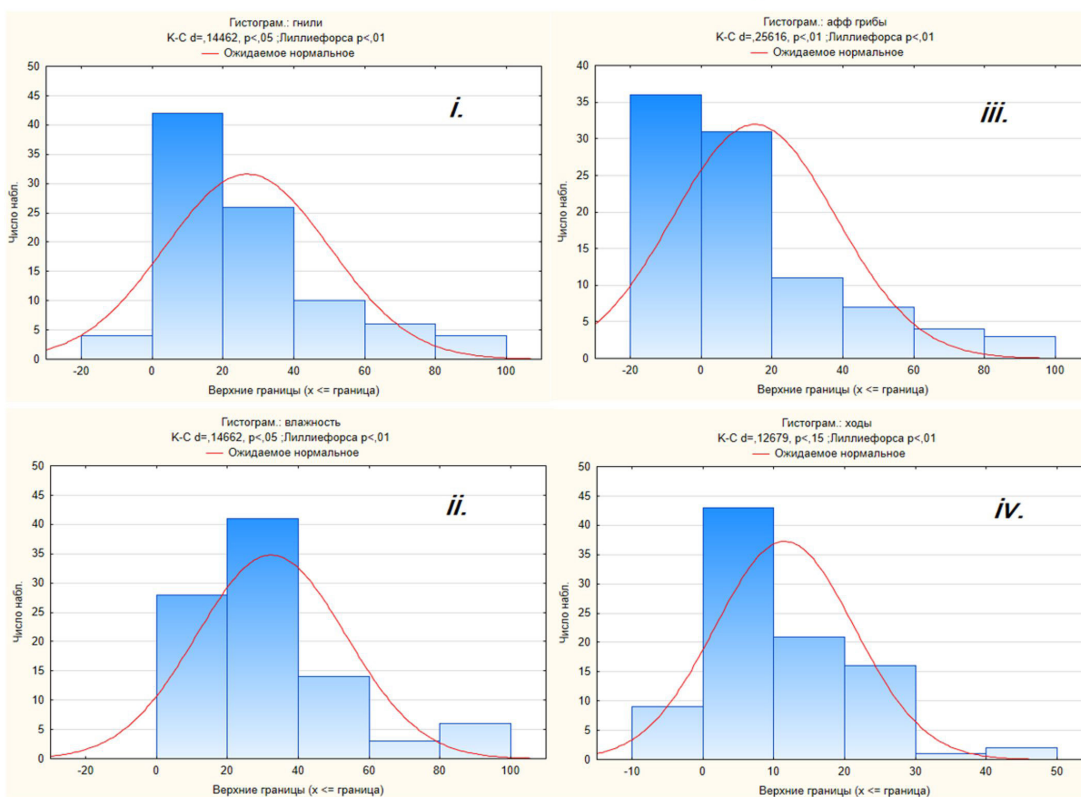
Ель обыкновенная (*Picea abies*) .Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*)

Рис. 3. Гистограммы параметров ксилотолиза древесины ($P < 0,01$): i – доля гнили, %; ii – плодовые тела афиллофоровых грибов; iii – ходы вредителей; iv – влажность древесины, %

Ведущие декомпозиторы древесины хвойных пород по стадиям ксилолиза

Стадия	Ель <i>Picea abies</i>		Сосна <i>Pinus sylvestris</i>	
1	Биотрофы: <i>Heterobasidion parviporum</i> , <i>Phellinus chrysoloma</i> , <i>Porodaedalea pini</i> [=Phellinus pini], <i>Phaeolus schweinitzii</i> , <i>Armillaria mellea</i>	Рода: <i>Ceratocystis</i> [=Ophiostoma], <i>Rosellinia</i> , <i>Penicillium</i> , <i>Leptographium</i> , <i>Phialophora</i> , <i>Cladosporium</i>	Биотрофы: <i>Armillaria mellea</i> , <i>Heterobasidion annosum</i> , <i>Phaeolus schweinitzii</i> , <i>Porodaedalea pini</i> [=Phellinus pini]	Рода: <i>Ceratocystis</i> [=Ophiostoma], <i>Rosellinia</i> , <i>Penicillium</i> , <i>Leptographium</i> , <i>Phialophora</i> , <i>Cladosporium</i>
2	<i>Fomitopsis pinicola</i> , <i>Rhodofomes roseus</i> [=Fomitopsis rosea], <i>Gloeophyllum sepiarium</i> , <i>Trametes hirsuta</i> , <i>Trametes versicolor</i> , <i>Trichaptum abietinum</i>		<i>Schizophyllum commune</i> , <i>Stereum sanguinolentum</i> , <i>Trichaptum abietinum</i> , <i>Trichaptum fuscoviolaceum</i> , <i>Gloeophyllum sepiarium</i> , <i>Ischnoderma benzoinum</i> , <i>Phlebiopsis gigantea</i> , <i>Phellinus viticola</i> , <i>Neoantrodia serialis</i> [=Antrodia serialis], <i>Fuscopostia fragilis</i> [=Postia fragilis], <i>Butyrea luteoalba</i> [=Junghuhnia luteoalba], <i>Rigidoporus crocatus</i> , <i>Incrustoporia biguttulata</i> [=Skeletocutis biguttulata]	
3	<i>Fomitopsis pinicola</i> , <i>Rhodofomes roseus</i> [=Fomitopsis rosea], <i>Gloeophyllum sepiarium</i> , <i>Gloeophyllum abietinum</i> , <i>Trametes hirsuta</i> , <i>Trametes versicolor</i> , <i>Trichaptum abietinum</i> , <i>Pycnoporellus fulgens</i>		<i>Fomitopsis pinicola</i> , <i>Rhodofomes roseus</i> [=Fomitopsis rosea], <i>Gloeophyllum odoratum</i> , <i>Gloeophyllum protractum</i> , <i>Gloeophyllum sepiarium</i> , <i>Gloeoporus taxicola</i> , <i>Schizophyllum commune</i> , <i>Stereum sanguinolentum</i> , <i>Trichaptum abietinum</i> , <i>Trichaptum fuscoviolaceum</i> , <i>Ischnoderma benzoinum</i> , <i>Phlebiopsis gigantea</i> , <i>Phellinus viticola</i> , <i>Neoantrodia serialis</i> [=Antrodia serialis], <i>Fuscopostia fragilis</i> [=Postia fragilis], <i>Butyrea luteoalba</i> [=Junghuhnia luteoalba], <i>Rigidoporus crocatus</i> , <i>Skeletocutis biguttulata</i>	
4	<i>Rhodofomes roseus</i> [=Fomitopsis rosea], <i>Trichaptum fuscoviolaceum</i> , <i>Trichaptum abietinum</i> , <i>Neoantrodia serialis</i> [=Antrodia serialis], <i>Phellipilus nigrolimitatus</i> [=Phellinus nigrolimitatus], <i>Xeromphalina campanella</i>		<i>Rhodofomes roseus</i> [=Fomitopsis rosea], <i>Dichomitus squalens</i> [=Coriolellus squalens], <i>Butyrea luteoalba</i> [=Junghuhnia luteoalba], <i>Leucogyrophana mollusca</i> , <i>Phellipilus nigrolimitatus</i> [=Phellinus nigrolimitatus], <i>Rhodonina placenta</i> , <i>Rhodonina placenta</i> , <i>Tricholomopsis rutilans</i> , <i>Xeromphalina campanella</i> , <i>Neoantrodia serialis</i> [=Antrodia serialis], <i>Fuscopostia fragilis</i> [=Postia fragilis], <i>Rigidoporus crocatus</i> , <i>Incrustoporia biguttulata</i> [=Skeletocutis biguttulata]	
5–6	<i>Postia</i> [=Oligoporus], <i>Climacocystis borealis</i> , <i>Neoantrodia serialis</i> [=Antrodia serialis], <i>Phellipilus nigrolimitatus</i> [=Phellinus nigrolimitatus], <i>Lycogala epidendrum</i> , <i>Xeromphalina campanella</i>		<i>Lycoperdon perlatum</i> , <i>Tricholomopsis rutilans</i> , <i>Xeromphalina campanella</i> , <i>Mycena polygramma</i> , <i>Rhodonina placenta</i> , <i>Pholiota mixta</i>	

Табл. 3

Ведущие деструкторы древесины хвойных пород по стадиям ксилолиза

Стадия	Ель <i>Picea abies</i>	Сосна <i>Pinus sylvestris</i>
1	<i>Ips typographus</i> , <i>Polygraphus polygraphus</i> , <i>Trypodendron lineatum</i> , <i>Monochamus sutor</i> , <i>Monochamus urussovii</i> , <i>Callidium aeneum</i> , <i>Tetropium castaneum</i> , <i>Anthaxia quadripunctata</i> , <i>Hylobius abietis</i>	<i>Tomicus minor</i> , <i>Tomicus piniperda</i> , <i>Ips acuminatus</i> , <i>Ips sexdentatus</i> , <i>Ips acuminatus</i> , <i>Hylurgops palliates</i> , <i>Phaenops cyanea</i> , <i>Anthaxia quadripunctata</i> , <i>Melanophila acuminata</i> , <i>Buprestis rustica</i> , <i>Rhagium inquisitor</i> , <i>Monochamus galloprovincialis</i> , <i>Tetropium castaneum</i> , <i>Monochamus urussovii</i> , <i>Monochamus sutor</i> , <i>Acanthocinus aedilis</i> , <i>Pissodes pini</i> , <i>Pissodes piniphilus</i> , <i>Hylobius abietis</i>
2	<i>Monochamus sutor</i> , <i>Monochamus urussovii</i> , <i>Callidium violaceum</i> , <i>Tetropium castaneum</i> , <i>Rhagium inquisitor</i> , <i>Sirex gigas</i>	<i>Trypodendron lineatum</i> , <i>Spondylis buprestoides</i> , <i>Arhopalus rusticus</i> , <i>Monochamus urussovii</i> , <i>Monochamus galloprovincialis</i> , <i>Monochamus sutor</i> , <i>Paururus juvencus</i>
3	<i>Anobium punctatum</i> , <i>Hylotrupes bajulus</i> , <i>Oxymirus cursor</i> , <i>Stictoleptura rubra</i> , <i>Peltis grossa</i> , <i>Peltis ferruginea</i> , <i>Ostoma ferruginea</i> , <i>Serviformica fusca</i>	<i>Chalcophora mariana</i> , <i>Spondylis buprestoides</i> , <i>Callidium violaceum</i> , <i>Arhopalus rusticus</i> , <i>Hylotrupes bajulus</i> , <i>Pyrrhidium sanguineum</i> , <i>Pachyta quadrimaculata</i> , <i>Leptura quadrifasciata</i> , <i>Anobium punctatum</i> , <i>Serviformica fusca</i>
4	<i>Ampedus pomonae</i> , <i>Ampedus pomorum</i> , <i>Ampedus balteatus</i> , <i>Ampedus sanguineus</i> , <i>Oxymirus cursor</i> , <i>Stictoleptura rubra</i> , <i>Pyrrhidium sanguineum</i> , <i>Peltis grossa</i> , <i>Peltis ferruginea</i> , <i>Ostoma ferruginea</i> , <i>Ceruchus chrysomelinus</i>	<i>Oxymirus cursor</i> , <i>Stictoleptura rubra</i> , <i>Anoplodera sanguinolenta</i> , <i>Pyrrhidium sanguineum</i> , <i>Leptura mimica</i> , <i>Ampedus sanguineus</i> , <i>Ampedus pomonae</i> , <i>Ampedus balteus</i> , <i>Ostoma ferruginea</i> , <i>Ceruchus chrysomelinus</i>
5–6	Мезофауна: кивсяки, дождевые черви, мокрицы	

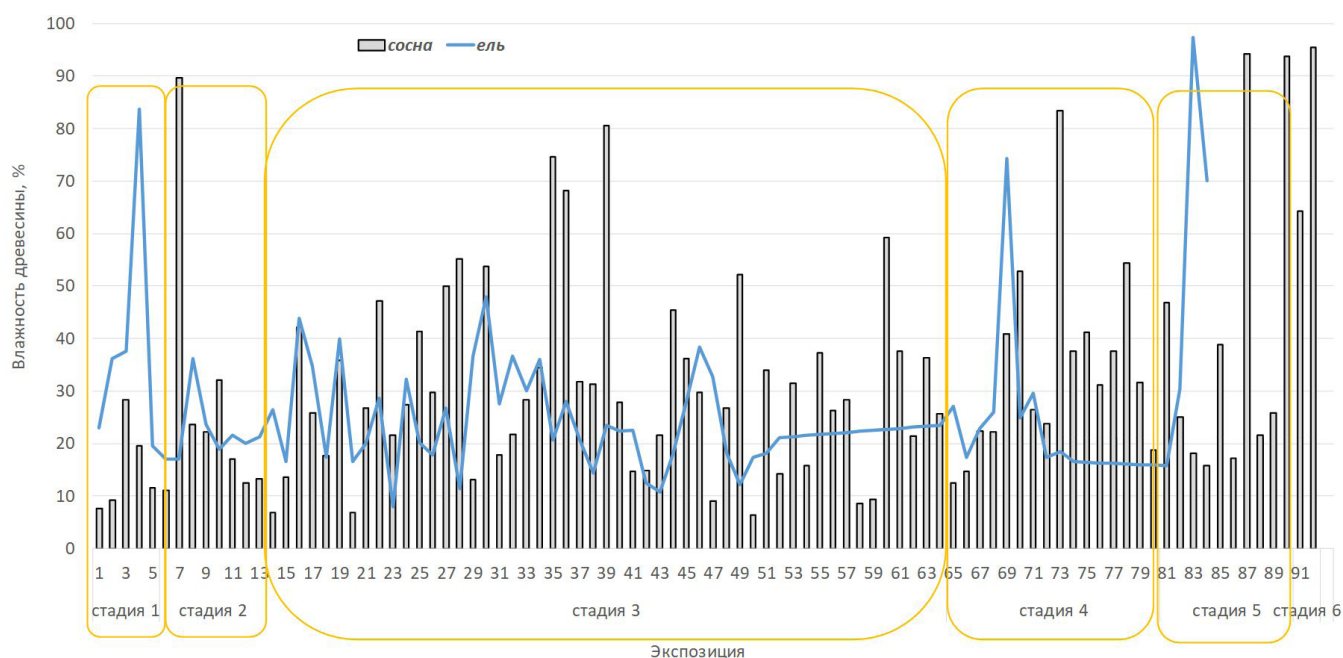


Рис. 4. Динамика влажности субстрата хвойных растений при ксилолизе древесины

требления грибом целлюлозы) влажность достигает 46–99%, постепенно уменьшаясь к внешней поверхности ствола. Данная физиологическая зависимость хорошо прослеживается на стадиях 3–4. После полного освоения субстрата плодоношение заканчивается. Субстрат при этом осваивают почвенные сапротрофы, которые лучше приспособлены к измененной афиллофоровыми грибами среде.

В ядровой древесине сосны влажность нарастает по иной кривой (рис. 4). Ткани ядра являются местом накопления запасных питательных веществ в форме смол и других сложных веществ. На начальном этапе ксилолиза верхние слои заболони подвергаются поверхностному повреждению короедами, долгоносиками и златками, а также неглубокой перфорации усачами. При этом развитие афиллофоровых грибов начинается во второй половине вегетационного сезона по причине преодоления кольца деревоокрашивающих грибов. Их развитие не всегда охватывает всю поверхность ствола, как это бывает у ели. В местах поселения *Rhagium inguisitor* субстрат активно осваивают *Stereum sanguinolentum*, *Trichaptum abietinum*, *Trichaptum fuscoviolaceum*, гниль от которых развивается по коррозионному типу. При этом активное плодоношение, как и увлажнение древесины, происходит на стадии 3 и снижается к стадии 4, когда идет активное отмирание плодовых тел. Далее влажность снова нарастает под воздействием грибов из родов *Rhodonina*, *Antrodia*, *Postia*, которые активно осваивают субстрат древесины после ее соприкосновения с землей и разрушения сучьев 1-го порядка.

Выводы

Устойчивость древесных растений к вредителям и стволовым гнилям снижается по мере изменений климата, в том числе и в Нечерноземной зоне России. Процессы ксилолиза древесины характеризуют единый биологический процесс, представленный динамической многофакторной циклической системой с неравномерным хронологическим ходом взаимодействия организмов, в результате жизнедеятельности которых происходит преобразование биологических

полимеров древесины в комплекс веществ, пригодных для последующего вовлечения в биогеоценоз. Но рост площадей ослабленных хвойных лесов и площадей буреломов является сигналом усиления негативного влияния абиотических факторов и фитопатогенов. Приоритетная роль в декомпозиции субстрата принадлежит афиллофоровым грибам.

Подготовительная или нулевая стадия ксилолиза протекает в пределах одного вегетационного сезона или его части и не влияет на изменения в характеристиках древесины. Первая стадия проходит за 1–2 года, приводя к образованию кольца деревоокрашивающих грибов. На второй стадии становятся заметны результаты окисления среды афиллофоровыми грибами, образуется покраснение древесины. Эта стадия длится от 2 до 3 лет. Третья стадия, период активного роста мицелия, приводит к образованию пятен бурой гнили и длится от 4 до 6 лет. На четвертой стадии мицелий осваивает до 70% субстрата до размягчения гнили. Этот процесс занимает от 4 до 8 лет. Завершающие стадии разрушения древесины имеют продолжительные сроки от 10 до 60 лет, характеризуются почти полной утратой структуры древесины и могут быть выделены по глубине вовлечения продуктов распада в циклы минерального и органического питания насаждения.

Смена сукцессий грибов и мезофауны протекает в условиях последовательной смены сапротрофных организмов в ходе изменения качественных характеристик субстрата. При этом на каждой стадии могут проявляться все формы взаимодействия между участниками ксилолиза.

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

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

Литература

1. Jennings DH. The Physiology of Fungal Nutrition. Cambridge, UK: Cambridge University Press; 2006. DOI: 10.1007/BF02908824
2. Schmidt O. Wood and Tree Fungi. Biology, Damage, Protection, and Use. Hamburg: Springer; 2006. doi.org/10.1007/3-540-32139-X.
3. Zabel RA, Morrell JJ, Robinson S. Wood Microbiology. Decay and Its Prevention. London: Elsevier Academic Press; 2020.

References

1. Jennings DH. The Physiology of Fungal Nutrition. Cambridge, UK: Cambridge University Press; 2006. DOI: 10.1007/BF02908824.
2. Schmidt O. Wood and Tree Fungi. Biology, Damage, Protection, and Use. Hamburg: Springer; 2006. doi.org/10.1007/3-540-32139-X.
3. Zabel RA, Morrell JJ, Robinson S. Wood Microbiology. Decay and Its Prevention. London: Elsevier Academic Press; 2020.

4. Stokland JN, Siitonen J, Jonsson BG. Biodiversity in Dead Wood. Cambridge, UK: University Printing House; 2012. DOI: 10.1017/CBO9781139025843.
5. Стороженько ВГ, Крутов ВИ, Руоколайнен АВ, Коткова ВМ, Бондарцева МА. Атлас-определитель дереворазрушающих грибов Русской равнины. М.: КМК; 2014.
6. Ниемея Т. Трутовые грибы Финляндии и прилегающей территории России. *Norrinia*. 2001;(8):120.
4. Stokland JN, Siitonen J, Jonsson BG. Biodiversity in Dead Wood. Cambridge, UK: University Printing House; 2012. DOI: 10.1017/CBO9781139025843.
5. Storozhenko VG, Krutov VI, Ruokolainen AV, Kotkova VM, Bondartseva MA. Atlas-Opredelitel Derevorazrushayuschikh Gribov Russkoy Ravniny [Identification Guide for Wood-Destroying Fungi of the Russian Plain]. Moscow: KMK; 2014. (In Russ.)
6. Niemelya T. [Polypore fungi in Finland and the adjacent territory of Russia]. *Norrinia*. 2001;8:120. (In Russ.)

