

УГЛЕРОДНО-КИСЛОРОДНЫЙ ГАЗООБМЕН ГРИБОВ БУРОЙ И БЕЛОЙ ГНИЛИ – ДЕСТРУКТОРОВ ХВОЙНОГО ДЕБРИСА

© 2024 г. Д. К. Диярова^{1,*}, Е. В. Жуйкова^{1,**}, В. А. Мухин^{1,***}

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, Россия

*e-mail: dasha_d@ipae.uran.ru

**e-mail: e.zhuykova@list.ru

***e-mail: victor.mukhin@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 15.10.2023 г.

После доработки 16.05.2024 г.

Принята к публикации 06.06.2024 г.

Представлены данные сравнительного анализа углеродно-кислородного газообмена базидиокарпов грибов бурой и белой гнили и разрушаемой ими хвойной древесины камерным методом при 20°C. Были оценены дыхательный коэффициент (характеризует эффективность окислительной конверсии органического углерода в CO₂) и CO₂ эмиссионная активность (характеризует интенсивность окислительной конверсии органического углерода в CO₂). Показано, что газообмен хвойного дебриса с бурой и белой гнилью аэробный, а его углеродно-кислородный баланс идентичен газообмену базидиокарпов соответствующих эколого-физиологических групп ксилотрофных грибов и характеризует их как равно эффективных минерализаторов: 70–80% органического углерода конвертируется в CO₂. CO₂-эмиссионная активность древесных остатков с белой гнилью на 30–60% выше, чем с бурой. Базидиокарпы грибов бурой гнили отличаются более высокой, чем у грибов белой гнили, интенсивностью дыхания, но в обоих случаях она многократно (грибы белой гнили – в 5–8 раз, грибы бурой гнили – в 11–90 раз) превышает CO₂ эмиссионную активность разрушаемых ими древесных остатков.

Ключевые слова: белая гниль, бурая гниль, ксилотрофные грибы, эмиссионная активность, *Basidiomycota*

DOI: 10.31857/S0026364824050083, **EDN:** uokwwr

ВВЕДЕНИЕ

Ксилотрофные грибы – это единственные в современной биосфере организмы, способные к разложению лигноцеллюлозного комплекса древесного дебриса, основная экологическая функция которых заключается в окислительной конверсии органического углерода древесного пула лесных экосистем в неорганический CO₂. Учитывая, что леса – это крупнейшие наземные резервуары углерода и глобально значимые регуляторы газового состава атмосферы и климата, ксилотрофные грибы также следует рассматривать как соответствующего масштаба регуляторы CO₂ (Mukhin et al., 2021). Это объясняет большое внимание, которое в настоящее время уделяется изучению различных аспектов их углерод конверсионной активности.

В составе ксилотрофных базидиомицетов представлены две эколого-физиологические группы грибов: а) разрушающие лигнин и целлюлозу и б) разрушающие целлюлозу (грибы белой и бурой

гнили соответственно). Грибы бурой гнили произошли в результате утраты грибами белой гнили лигнолитической части ферментного аппарата и обладают уникальной способностью селективно разрушать углеводную часть лигноцеллюлозного комплекса древесины, минимально затрагивая лигнин (Cowling, 1961; Gilbertson, 1980; Floudas et al., 2012; Krah et al., 2018; Zhang et al., 2022). Это относительно небольшая по таксономическому разнообразию группа, в Сев. Америке они составляют около 7% от числа известных ксилотрофных базидиомицетов, а в Европе – 10% (Gilbertson, 1980; Gilbertson, Ryvarden, 1986; Bondartseva, Parmasto, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Bondartseva, 1998).

Большинство грибов бурой гнили участвует в разложении хвойного дебриса (Bondartseva, Parmasto, 1986; Gilbertson, Ryvarden, 1986; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Bondartseva, 1998; Zhang et al., 2022). В хвойных лесах они отличаются не только высоким видовым богатством, но и обилием. Так, например, в еловых лесах Западной Сибири они участвуют

в разложении 30% (лесотундра) — 60% (южная тайга) крупных остатков хвойной древесины, а такие виды, как *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., *Rhodofomes roseus* (Alb. et Schwein.) Kotl. et Pouzar, *Gloeophyllum sepiarium* (Wulfen) P. Karst. являются ее основными деструкторами (Mukhin, 1993). Все это придает большое своеобразие процессам разложения древесного дебриса в хвойных лесах (Gilbertson, 1980; Zavarzin, Zavarzina, 2009; Fukusawa, 2021). Грибы белой гнили также широко представлены в хвойных лесах, и их видовое богатство здесь как минимум не меньше чем грибов бурой гнили (Mukhin, 1993).

Важным, но в то же время крайне слабо изученным аспектом, характеризующим углерод конверсионную деятельность ксилотрофных грибов, является их углеродно-кислородный газообмен. Для России, 2/3 территории которой занимают хвойные леса, этот вопрос особенно актуален (Kudeyarov et al., 2007; Isaev, Korovin, 2006; Zamolodchikov et al., 2014). Собственно, это и определило цель настоящей работы: сравнительный анализ углеродно-кислородного газообмена грибов белой и бурой гнили — деструкторов хвойного дебриса.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для анализа были выбраны 12 широко распространенных видов трутовых грибов, двух эколого-физиологических групп. 1. Грибы бурой гнили — *Amylocystis lapponica* (Romell) Bondartsev et Singer, *Cyanosporus caesius* (Schrader) McGinty, *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., *Fuscopostia leucomallella* (Murrill) B.K. Cui, L.L. Shen et Y.C. Dai, *Gloeophyllum sepiarium* (Wulfen) P. Karst., *Neoantrodia serialis* (Fr.) Audet, *Rhodofomes roseus* (Alb. et Schwein.) Kotl. et Pouzar, *Rhodonina placenta* (Fr.) Niemelä, K.H. Larss. et Schigel. 2. Грибы белой гнили — *Diplomitoporus flavescens* (Bres.) Domanski, *Phellinus viticola* (Schwein.) Donk, *Trichaptum abietinum* (Pers. ex J.F. Gmel.) Ryvarden, *T. fuscoviolaceum* (Ehrenb.) Ryvarden. Анализ газообмена выполнен на образцах древесины, разрушаемой ими в природных условиях, а также на отделенных от субстратов базидиокарпах.

На Среднем Урале образцы разрушаемой грибами древесины (до 10 см в длину, до 5 см в диаметре) с базидиокарпами анализируемых грибов были взяты в предлесостепных сосново-березовых (56°36'5" с.ш., 61°3'24" в.д.) и в елово-пихтовых (57°24'25" с.ш. 59°33'55" в.д.) лесах. В южнотаежных ельниках национального парка “Валдайский” (57°57'45.6" с.ш., 33°20'20.4" в.д.) образцы отбирали с помощью дрели с корончатым сверлом: базидиокарп анализируемого гриба убирала с субстрата

и в месте его прикрепления высверливали образец древесины, соответствующий размеру сверла — диаметр 55 мм, толщина 25 мм (рис. 1). Преимущество этого способа заключается в том, что он позволяет проанализировать газообмен грибов, развивающихся на крупномерных древесных остатках.

В обоих случаях образцы очищали от посторонних растительных остатков, измеряли их размер и влажную массу, по морфологическим признакам базидиокарпов проводили видовую диагностику грибов-деструкторов (Bondartseva, 1998; Ryvarden, Gilbertson, 1993). Названия таксонов сверены с базой данных Index Fungorum (2023). Отделенные от субстрата базидиокарпы использовали и в качестве образцов с целью анализа особенностей их газообмена. Присутствие на образцах древесины базидиокарпов трутовых позволяет определить не только вид грибов-деструкторов, но и является показателем стадии ее разложения — II стадия (Chastukhin, 1945).

Образцы древесины и базидиокарпов помещали в стеклянные экспозиционные камеры, объем которых в зависимости от размера образцов варьировал от 0.3 до 1.5 л. Камеры в открытом виде на 60 минут помещали в термостат с температурой 20°C, по истечении этого времени камеры герметично закрывали, измеряли в них исходную концентрацию CO₂ и O₂, помещали в термостат с температурой 20°C на 120 мин. По завершении экспозиции вновь измеряли содержание CO₂ и O₂ в камерах с использованием газоанализатора CO₂/O₂ (ООО “Микросенсорная техника”, Россия), погрешность измерений ± 0.2 об. %. По разнице концентрации газов в начале и в конце экспозиции и определяли количество поглощенного O₂, образовавшегося CO₂ и рассчитывали показатели газообмена: соотношение объемов CO₂ и O₂, CO₂-эмиссионную активность.

Соотношение CO₂ : O₂ рассчитывали по формуле (1): CO₂ : O₂ = V₁ / V₂, где CO₂ : O₂ — дыхательный коэффициент (RQ), V₁ — объем выделенного CO₂ (%), V₂ — объем поглощенного O₂ (%).

CO₂-эмиссионную активность (мг CO₂/г/ч) рассчитывали с учетом объема экспозиционных камер и находившихся в них образцов, а также длительности экспозиции по формуле (2): E_{CO₂} = ΔCO₂ × (V₁ - V₂) / V_m × M / m × 273 / T, где E_{CO₂} — эмиссионная активность, ΔCO₂ — количество CO₂, выделенное мицелием за час (ppm/ч), V₁ — объем камеры (л), V₂ — объем образца (л), V_m — молярный объем (22.4 л/моль), M — молярная масса CO₂ (44 г/моль), m — абсолютно сухая масса образца (г), T — температура (К).

По завершении экспериментальных работ определяли абсолютно сухую массу образцов, высушивая



Рис. 1. Образцы древесины *Pinus sylvestris* с базидиокарпами *Fomitopsis pinicola* (А) и *Trichaptum fuscoviolaceum* (Б); образцы древесины *Picea obovata* (В), подготовленные с помощью корончатого сверла, слева – разрушаемые *Fomitopsis pinicola*, справа – *Gloeophyllum sepiarium*.

их при температуре 105°C в течение 72 ч, а также рассчитывали относительную влажность по формуле (3): $H_o = (m_1 - m_2) / (m_1 \times 100\%)$, где H_o – относительная влажность (%), m_1 – влажная масса образца (г), m_2 – абсолютно сухая масса образца (г).

Степень деструкции древесных остатков оценивали по соотношению плотности разрушаемых грибами образцов древесины и здоровой, не пораженной грибами древесины близкого диаметра по формуле (4): $D = P_1 / P_2 \times 100\%$, где D – степень деструкции (%), где P_1 – плотность пораженной грибами древесины (г/см³), P_2 – плотность здоровой древесины (г/см³).

Статистическая обработка данных выполнена в программе Statistica 8.0 (StatSoft Inc., США). Средние арифметические значения (m) приведены со стандартными ошибками (SE), в таблицах 1–3 представлено

разброс значений (lim). Для характеристики связей между переменными использован коэффициент корреляции Пирсона (r). Для парных сравнений использовали критерий Стьюдента (t -test). При описании результатов статистического оценивания приведены значения соответствующего критерия и уровни его значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Углеродно-кислородный газообмен образцов древесины *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* с бурой гнилью без базидиокарпов грибов-деструкторов характеризуют данные табл. 1. Можно видеть, что соотношение объемов эмитируемого CO₂ и потребляемого O₂ колеблется в пределах от 0.4 до 1.0. Его средние значения у образцов, разрушаемых

разными видами грибов бурой гнили, идентичны (0.7–0.8), а в целом $\text{CO}_2 : \text{O}_2$ равно 0.8 ± 0.02 .

CO_2 -эмиссионная активность образцов древесины варьирует от 0.02 до 0.25 мг $\text{CO}_2/\text{г/ч}$, но на уровне ее средних значений различия между образцами, разрушаемыми разными грибами, менее выражены и колеблются в пределах 0.05–0.08 мг $\text{CO}_2/\text{г/ч}$ (табл. 1). В среднем, по результатам анализа газообмена 28 образцов древесины с бурой гнилью их CO_2 -эмиссионная активность составляет 0.08 ± 0.01 мг $\text{CO}_2/\text{г/ч}$.

В табл. 2 представлены аналогичные данные, но характеризующие газообмен хвойной древесины, разрушаемой альтернативной по отношению к грибам бурой гнили группой грибов – белой гнилью. Они показывают, что соотношение объемов CO_2 и O_2 в газообмене древесины с белой гнилью находится в диапазоне 0.5–1.0. Его средние значения слабо отличаются у образцов, разрушаемых разными видами грибов (0.6–0.8), а в целом для анализируемой группы образцов древесины с белой гнилью (32 шт.) $\text{CO}_2 : \text{O}_2$ полностью совпадает с таковым древесины с бурой гнилью: 0.8 ± 0.02 .

CO_2 -эмиссионная активность образцов древесины с белой гнилью, как и в случае с бурой, – сильно варьирующая (0.02–0.25 мг $\text{CO}_2/\text{г/ч}$) характеристика (табл. 2). Ее средние значения для образцов, разрушаемых разными видами грибов, колеблются

от 0.09 до 0.12 мг $\text{CO}_2/\text{г/ч}$, а средний уровень для 32 образцов древесины с белой гнилью составляет 0.11 ± 0.01 мг $\text{CO}_2/\text{г/ч}$, что значимо ($p = 0.03$) превышает аналогичный показатель для древесины с бурой гнилью – 0.08 ± 0.01 мг $\text{CO}_2/\text{г/ч}$.

Вариабельность соотношения объемов CO_2 и O_2 , CO_2 эмиссионной активности может быть связана с разной влажностью и степенью деструкции анализируемых древесных остатков. В случае образцов древесины с бурой гнилью их относительная влажность колеблется от 30 до 50%, а степень деструкции – от 30 до 43% (табл. 1). Аналогичные показатели для образцов с белой гнилью: 31–57% и 30–56% соответственно (табл. 2). Однако, как в случае бурой, так и белой гнили, соотношение объемов CO_2 и O_2 , а также CO_2 эмиссионная активность не обнаруживают связи ($p > 0.05$) ни с влажностью, ни со степенью деструкции древесины:

Характеристика	Соотношение $\text{CO}_2 : \text{O}_2$ бурая/белая гниль	CO_2 активность, бурая/белая гниль
Влажность, r	–0.15/0.26	0.16/–0.11
Степень деструкции, r	0.19/0.03	0.13/–0.02

Данные табл. 3 характеризуют углеродно-кислородный газообмен образцов древесины *Picea obovata* в еловых лесах Валдая. Они показывают, что соотношение $\text{CO}_2 : \text{O}_2$ у образцов с белой и с бурой гнилью варьирует от 0.5 до 0.9, а также отсутствие

Таблица 1. Углеродно-кислородный газообмен образцов древесины *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* с бурой гнилью без базидиокарпов грибов-деструкторов, $m \pm SE/lim$

Гриб-деструктор (субстрат, количество образцов)	Влажность древесины, %	Деструкция древесины, %	Соотношение $\text{CO}_2 : \text{O}_2$	CO_2 активность, мг/г/ч
<i>Cyanosporus caesi</i> (<i>Pinus</i> , 4)	34.41 ± 1.29 31.03–37.02	38.76 ± 1.71 34.17–42.43	0.8 ± 0.08 0.7–1.0	0.06 ± 0.02 0.02–0.10
<i>Fomitopsis pinicola</i> (<i>Picea</i> , <i>Pinus</i> , 16)	40.85 ± 1.05 31.39–46.20	34.25 ± 0.78 30.05–41.06	0.8 ± 0.05 0.4–1.0	0.08 ± 0.02 0.03–0.25
<i>Fuscopostia leucomallella</i> (<i>Pinus</i> , 3)	41.57 ± 3.26 35.12–45.66	38.47 ± 2.66 33.50–42.61	0.7 ± 0.09 0.5–0.8	0.05 ± 0.01 0.04–0.07
<i>Gloeophyllum sepiarium</i> (<i>Picea</i> , <i>Pinus</i> , 5)	40.85 ± 2.60 35.22–49.66	37.81 ± 1.64 31.86–41.35	0.7 ± 0.06 0.6–0.9	0.08 ± 0.01 0.05–0.13

Таблица 2. Углеродно-кислородный газообмен образцов древесины *Picea obovata*, *Pinus sylvestris* с белой гнилью без базидиокарпов грибов-деструкторов, $m \pm SE/lim$

Гриб-деструктор (субстрат, количество образцов)	Влажность древесины, %	Деструкция древесины, %	Соотношение $\text{CO}_2 : \text{O}_2$	CO_2 активность, мг/г/ч
<i>Diplomitoporus flavescens</i> (<i>Pinus</i> , 8)	47.05 ± 2.21 38.91–55.60	43.79 ± 2.05 34.98–50.28	0.8 ± 0.05 0.6–1.0	0.12 ± 0.03 0.02–0.22
<i>Phellinus viticola</i> (<i>Pinus</i> , 5)	41.04 ± 3.21 30.78–48.78	34.98–50.28 35.26–55.02	0.6 ± 0.07 0.5–0.8	0.09 ± 0.01 0.05–0.11
<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i> (<i>Picea</i> , <i>Pinus</i> , 19)	45.28 ± 1.76 31.32–55.63	47.16 ± 1.98 30.84–56.95	0.8 ± 0.03 0.6–1.0	0.12 ± 0.02 0.03–0.25

Таблица 3. Углеродно-кислородный газообмен образцов древесины *Picea obovata* с бурой и белой гнилью без базидиокарпов грибов-деструкторов в лесах Валдая, $m \pm SE/lim$

Гриб-деструктор (тип гнили, количество образцов)	Влажность древесины, %	Деструкция древесины, %	Соотношение CO ₂ : O ₂	CO ₂ активность, мг/г/ч
<i>Amylocystis lapponica</i> , BR (3)	50.3 ± 0.47 49.32–50.74	33.60 ± 3.81 26.57–39.67	0.8 ± 0.03 0.7–0.8	0.09 ± 0.03 0.05–0.16
<i>Fomitopsis pinicola</i> , BR (5)	46.49 ± 3.93 37.29–58.61	32.93 ± 1.25 29.93–36.27	0.7 ± 0.03 0.6–0.7	0.08 ± 0.01 0.04–0.12
<i>Gloeophyllum sepiarium</i> , BR (3)	38.51 ± 5.80 30.18–49.67	36.34 ± 1.74 33.38–39.42	0.6 ± 0.02 0.5–0.6	0.05 ± 0.01 0.04–0.08
<i>Rhodofomes roseus</i> , BR (5)	49.41 ± 1.65 44.17–54.01	35.79 ± 2.98 30.21–47.25	0.7 ± 0.06 0.5–0.9	0.13 ± 0.02 0.08–0.17
<i>Trichaptum abietinum</i> , WR (6)	52.58 ± 1.23 50.48–58.60	38.54 ± 2.41 32.26–47.59	0.6 ± 0.03 0.5–0.7	0.17 ± 0.04 0.06–0.33

Примечание. WR – белая гниль, BR – бурая гниль.

Таблица 4. Углеродно-кислородный газообмен образцов древесины с бурой и белой гнилью и отделенных от них базидиокарпов грибов-деструкторов

Гриб-деструктор, тип гнили (количество образцов)	Соотношение CO ₂ : O ₂		CO ₂ активность, мг/г/ч	
	Субстрат	Базидиокарп	Субстрат	Базидиокарп
<i>Diplomitoporus flavescens</i> , WR (3)	0.9 ± 0.05	0.6 ± 0.04	0.13 ± 0.04	1.0 ± 0.39
<i>Cyanosporus caesius</i> , BR (5)	0.9 ± 0.06	1.0 ± 0.24	0.05 ± 0.01	4.5 ± 1.45
<i>Fuscopostia leucomallella</i> , BR (4)	0.8 ± 0.02	0.7 ± 0.16	0.09 ± 0.03	4.0 ± 1.20
<i>Gloeophyllum sepiarium</i> , BR (5)	0.7 ± 0.06	0.6 ± 0.06	0.07 ± 0.01	0.8 ± 0.15
<i>Neoantrodia serialis</i> , BR (4)	0.7 ± 0.06	0.8 ± 0.12	0.06 ± 0.02	2.8 ± 1.11
<i>Phellinus viticola</i> , WR (5)	0.6 ± 0.07	0.7 ± 0.07	0.08 ± 0.01	0.5 ± 0.12
<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i> , WR (3)	0.7 ± 0.02	0.7 ± 0.16	0.20 ± 0.03	0.9 ± 0.06

Примечание. WR – белая гниль, BR – бурая гниль.

по этому показателю различий у образцов, разрушаемых разными видами грибов бурой гнили. Его средний уровень для 16 образцов древесины с бурой гнилью равен 0.7 ± 0.02 . В то же время средний уровень CO₂-эмиссионной активности образцов еловой древесины с бурой гнилью сильно варьирует в зависимости от вида гриба-деструктора – от 0.05 ± 0.01 до 0.13 ± 0.02 мг CO₂/г/ч (табл. 3). В целом для всей анализируемой группы образцов с бурой гнилью ее средний уровень равен 0.09 ± 0.01 мг CO₂/г/ч, т.е. такой же как и у уральских образцов древесины с бурой гнилью: 0.08 ± 0.01 мг CO₂/г/ч. Это заметно ниже CO₂ эмиссионной активности образцов древесины с белой гнилью, разрушаемой *T. abietinum*: 0.17 ± 0.04 мг CO₂/г/ч.

В табл. 4 представлены данные газообмена образцов древесины с бурой и белой гнилью и отделенных от них базидиокарпов соответствующих грибов-деструкторов. Они показывают, что средние значения соотношения объемов эмитируемого

CO₂ и потребляемого O₂ базидиокарпами грибов бурой и белой гнили колеблется в пределах 0.7–0.9, а его средние значения значимо ($p = 0.42$) не отличаются: 0.8 ± 0.08 (бурая гниль) и 0.7 ± 0.05 (белая гниль). Такие же средние значения по CO₂ : O₂ регистрируются и для газообмена древесины с бурой (0.8 ± 0.03) и с белой (0.7 ± 0.05) гнилью.

Существенные различия между грибами белой и бурой гнили выявляются при сравнительном анализе CO₂-эмиссионной активности их базидиокарпов. У базидиокарпов грибов бурой гнили она колеблется от 0.75 до 4.52 мг CO₂/г/ч, а у грибов белой гнили от 0.45 до 1.05 мг CO₂/г/ч (табл. 4) и в среднем у первой группы она значимо ($p = 0.009$) выше (3.02 ± 0.61 мг CO₂/г/ч), чем у второй (0.73 ± 0.13 мг CO₂/г/ч). В то же время образцы древесины с белой гнилью, с которых были удалены базидиокарпы, демонстрируют более высокую ($p = 0.005$) интенсивность эмиссии CO₂ (0.12 ± 0.02 мг CO₂/г/ч), чем образцы с бурой гнилью (0.07 ± 0.02 мг

CO₂/г/ч). Обращает на себя внимание и тот факт, что CO₂-эмиссионная активность базидиокарпов как грибов белой, так и бурой гнили существенно превышает таковую древесины, на которой они росли. В случае грибов белой гнили это превышение составляет 5–8 раз, а в случае бурой — 11–90 раз (табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Биологическое разложение древесного дебриса — это процесс, в ходе которого происходит окислительная конверсия органического углерода древесины в CO₂. Основными его показателями, на наш взгляд, являются: а) эффективность, оцениваемая по соотношению объемов эмитированного CO₂ и потребленного O₂ и б) интенсивность, оцениваемая по CO₂ эмиссионной активности древесных остатков. Соотношение объемов CO₂ и O₂, известное как дыхательный коэффициент (RQ), является также показателем аэробного/анаэробного газообмена (1.0 < RQ свидетельствует об аэробном газообмене, а > 1.0 — анаэробном) и химических соединений, используемых в качестве энергетических субстратов: 0.4–0.6 — жиры, 0.8 — белки, 1.0 — углеводы (Rubin, 1971; Soloviev, 1983).

Если с этих позиций взглянуть на результаты нашего анализа, то они показывают, что газообмен хвойных древесных остатков, разрушаемых грибами белой и бурой гнили, аэробный, а в качестве энергетических субстратов они используют различные соединения — RQ варьирует от 0.4 до 1.0. Такое же соотношение объемов CO₂ и O₂ (0.7–0.8), а также его варьирование (0.6–1.0) и в газообмене базидиокарпов грибов как бурой, так и белой гнили. Это, как мы считаем, скорее всего, показывает, что: а) газообмен хвойного дебриса соответствует таковому грибов-деструкторов и б) отсутствует значимое влияние на газообмен других групп ксилобионтов, сопутствующих ксилотрофным грибам (Kamzolkina et al., 2012; Tláskal et al., 2021; Naq et al., 2022; Castillo et al., 2023). Однако это не исключает необходимости количественной оценки вклада ксилотрофных грибов и их отдельных видов в условиях реально складывающихся ксилобионтных сообществ как эдификаторных организмов в газообмен древесного дебриса.

Соотношение CO₂ и O₂, когда оно не превышает 1.0, нами рассматривается как показатель эффективности окислительной конверсии: чем оно выше, тем выше выход диоксида углерода по отношению к потребленному грибами кислороду, и наоборот (Diyarova, Mukhin, 2015; Mukhin et al., 2021). В соответствии с этим, среднее значение CO₂ : O₂

равное 0.7–0.8 показывает, что 70–80% углерода древесных остатков конвертируется грибами в CO₂ — конечный продукт минерализации органических веществ. Другими словами, грибы обеих эколого-физиологических групп обладают равной и высокой эффективностью конверсии углерода и в равной степени являются эффективными минерализаторами древесины. Это соответствует нашим более ранним данным, показывающим отсутствие видовых особенностей по CO₂ : O₂ у ксилотрофных грибов и его связи со степенью деструкции и влажностью древесных остатков (Mukhin et al., 2015a).

Интенсивность окислительной конверсии органического углерода древесины в CO₂, показателем которой является CO₂ эмиссионная активность древесного дебриса, определяется многими факторами: температура, влажность, вид гриба-деструктора, масса мицелия в древесине (Soloviev, 1983; Mukhin, Diyarova, 2012; Diyarova et al., 2023). При изучении газообмена природных образцов дебриса, многие их характеристики, например масса субстратного мицелия в древесине, остаются неизвестными и это существенно затрудняет сравнительный анализ CO₂-эмиссионной активности и делает не бесспорными его результаты.

Наши данные показывают, что CO₂-эмиссионная активность — сильно варьирующая характеристика (у разных образцов древесины, разрушаемой одним видом грибов, она может отличаться в 10 раз), не обнаруживающая жесткой связи с влажностью, а также степенью разложения древесины. Однако это может быть следствием того, что влажность и степень деструкции анализируемых в настоящей работе образцов — недостаточно сильно варьирующие характеристики. CO₂-эмиссионная активность древесины, разрушаемой разными видами грибов бурой и белой гнили существенно (до 2.5 раз) различается, что говорит о ее зависимости от вида грибов-деструкторов. Уровень CO₂-эмиссионной активности у древесных остатков с белой гнилью в среднем на 30–60% выше, чем с бурой. Это подтверждают и наши более ранние данные (Mukhin et al., 2015), согласно которым CO₂-эмиссионная активность древесных остатков с белой гнилью примерно в полтора раза выше, чем с бурой гнилью. Учитывая, что эмиссия CO₂ отражает активность деструкции древесины (Yoon et al., 2015), это, скорее всего, говорит о более интенсивном разложении хвойного дебриса грибами белой гнили.

Существенные различия между грибами белой и бурой гнили регистрируются по CO₂-эмиссионной активности их базидиокарпов. У базидиокарпов грибов бурой гнили она колеблется от 0.8

до 4.5, а белой — от 0.5 до 1.0 мг CO₂/г/ч, что многократно превышает CO₂-эмиссионную активность древесины с бурой и белой гнилью. Это явление — высокая по отношению к CO₂-эмиссионной активности субстратов дыхательная активность базидиокарпов грибов бурой гнили — впервые было обнаружено нами у *Fomitopsis pinicola*, а для его объяснения была предложена гипотеза аэробного дыхания кооперативного типа (Mukhin et al., 2006). Если эта гипотеза найдет свое подтверждение, то это будет означать, что грибы бурой гнили отличаются особой физиологией и локализацией аэробного дыхания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ CO₂ и O₂ газообмена грибов бурой и белой гнили и разрушаемого ими хвойного дебриса позволяет сделать следующее заключение.

1. Газообмен хвойного дебриса, разрушаемого грибами бурой и белой гнили аэробный, его углеродно-кислородный баланс идентичен газообмену ксилотрофных грибов и характеризует их как равно эффективных минерализаторов.

2. CO₂-эмиссионная активность хвойного дебриса с бурой и белой гнилью находится в пределах 0.07–0.12 мг CO₂/г/ч, но у белой гнили она в среднем выше и это делает соответствующую фракцию хвойного дебриса более активным эмитентом CO₂.

3. Базидиокарпы грибов бурой гнили отличаются более высокой, чем базидиокарпы грибов белой гнили, дыхательной активностью, но в обоих случаях она многократно превышает CO₂-эмиссионную активность разрушаемых ими древесных остатков.

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-00970). Авторы выражают глубокую благодарность д.б.н. М.Л. Гитарскому за организацию и помощь в проведении работ в национальном парке “Валдайский”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bondartseva M.A. Definitorium fungorum Rossiae. Ordo Aphyllophorales. Fasc. 2. Familiae Albatrellaceae, Aporpiaceae, Boletoptidaceae, Bondarzewiaceae, Corticiaceae (genera tubuliferae), Fistulinaceae, Ganodermataceae, Lachnocladiaceae (genus tubuliferus), Phaeolaceae, Polyporaceae (genera tubuliferae), Poriaceae, Rigidoporaaceae. Nauka, SPb., 1998. (In Russ.).
- Bondartseva M.A., Parmasto E. Clavis diagnostica fungorum URSS. Ordo Aphyllophorales. Fasc. 1. Familiae Hymenochaetaceae, Lachnocladiaceae, Coniophoraceae, Schizophyllaceae. Nauka, Leningrad, 1986. (In Russ.).
- Castillo B.T., Franklin R.B., Amses K.R. et al. Fungal community succession of *Populus grandidentata* (Bigtooth Aspen) during Wood Decomposition. Forests. 2023. V. 14. Art. 2086. <https://doi.org/10.3390/f14102086>
- Chastukhin V. Ya. Ecological analysis of the decay of plant residues in spruce forests. Pochvovedenie. 1945. № 2. P. 102–114. (In Russ.).
- Cowling E.B. Comparative biochemistry of the decay of sweetgum sapwood by white-rot and brown-rot fungi. Washington DC, U.S. Department of Agriculture, 1961.
- Diyarova D.K., Mukhin V.A. Carbon conversion activity and efficiency of xylophilic basidiomycetes. In: Biodiversity and ecology of fungi and fungus-like organisms of Northern Eurasia: Proceedings of the All-Russian Conference with international participation. Ekaterinburg, 2015, pp. 72–74. (In Russ.).
- Diyarova D.K., Vladykina V.D., Mukhin V.A. Temperature Effect on CO₂ Emission by two xylophilic Fungi and by wood debris. Russian J. Ecology. 2023. V. 54 (3). P. 213–220. <https://doi.org/10.1134/S1067413623030025>
- Floudas D., Binder M., Riley R. et al. The Paleozoic origin of enzymatic lignin decomposition reconstructed from 31 fungal genomes. Science. 2012. V. 336 (6089). P. 1715–1719. <https://doi.org/10.1126/science.1221748>
- Fukusawa Y. Ecological impacts of fungal wood decay types: A review of current knowledge and future research directions. Ecol. Res. 2021. V. 36 (6). P. 910–931. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12260>
- Gilbertson R.L. Wood-rotting fungi of North America. Mycologia. 1980. V. 72(1). P. 1–49. <https://doi.org/10.2307/3759417>
- Gilbertson R.L., Ryvarden L. North American polypores, V. 1: *Abortiporus* – *Lindtneria*. Oslo, Fungiflora, 1986.
- Haq I.U., Hillmann B., Moran M. et al. Bacterial communities associated with wood rot fungi that use distinct decomposition mechanisms. ISME COMMUN. 2022. V. 2. Art. 26. <https://doi.org/10.1038/s43705-022-00108-5>
- Index Fungorum. CABI database, 2023. <http://www.indexfungorum.org>. Accessed 07.11.2023.
- Isaev A.S., Korovin G.N. Forests of Russia and the Kyoto Protocol. In: Yu.A. Israel (ed.). Possibilities of preventing climate change and its negative consequences: the problem of the Kyoto Protocol: materials of the Council-seminar under the President of the Russian Academy of Sciences. Moscow, 2006. P. 287–305. (In Russ.).
- Kamzolkina O.V., Bilanenko E.N., Shtaeer O.V. et al. Topology of *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola* and *Piptoporus betulinus* mycelium and attendant fungi and bacteria in birch wood. 2012. Mikologiya i fitopatologiya. V. 46 (3). P. 210–216. (In Russ.).
- Krah F.-S., Bässler C., Heibl C. et al. Evolutionary dynamics of host specialization in wood-decay fungi. BMC Evol. Biol. 2018. V. 18. Art. 119. <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1229-7>
- Kudeyarov V.N., Zavarzin G.A., Blagodatsky S.A. et al. Carbon pools and flows in Russian terrestrial ecosystems. Moscow, Nauka, 2007. (In Russ.).
- Mukhin V.A. Biota of xylophilic basidiomycetes of the West Siberian Plain. Nauka, Ekaterinburg, 1993. (In Russ.).

- Mukhin V.A., Diyarova D.K. Respiratory activity of substrate mycelium and fruiting bodies of wood-decaying fungi. In: *Problemy lesnoy fitopatologii i mikologii: materialy VIII Mezhdunarodnoy konferentsii*. Ulyanovsk, 2012. P. 266–271. (In Russ.).
- Mukhin V.A., Diyarova D.K., Gitarskiy M.L. et al. Carbon and oxygen gas exchange in woody debris: The process and climate-related drivers. *Forests*. 2021. V. 12. Art. 1156. <https://doi.org/10.3390/f12091156>
- Mukhin V.A., Diyarova D.K., Veselkin D.V. The ratio of oxygen and carbon dioxide flows in the gas exchange of xylophilic basidiomycetes. In: *Problems of forest phytopathology and mycology: Proceedings of the X International Conference*. Minsk, 2015. P. 145–148. (In Russ.).
- Mukhin V.A., Diyarova D.K., Veselkin D.V. Humidity as a factor in the CO₂ emission activity of woody debris // *Lesovedenie*. 2015a. № 3. P. 208–213. (In Russ.).
- Mukhin V.A., Voronin P.Y., Ladatko V.A. et al. The oxygenic and cooperative respiration of the wood-decaying fungus *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) Pers. *Dokl. Biol. Sci.* 2006. V. 407. P. 153–154. <https://doi.org/10.1134/S0012496606020116>
- Rubin B.A. A course in plant physiology: a textbook for biological specialties at universities. *Vysshaya shkola*, Moscow, 1971. (In Russ.).
- Ryvarden L., Gilbertson R.L. *European polypores*. V. 6. P. 1: *Abortiporus – Lindneria*. Oslo, Fungiflora, 1993.
- Soloviev V.A. Respiratory gas exchange of wood. *Izdatelstvo LGU*, Leningrad, 1983. (In Russ.).
- Tláškal V., Brabcová V., Vetrovský T. et al. Complementary roles of wood-inhabiting fungi and bacteria facilitate deadwood decomposition. 2021. *mSystems*. Art. 6: e01078–20. <https://doi.org/10.1128/mSystems.01078-20>
- Yoon T.K., Noh N.J., Kim S. et al. Coarse woody debris respiration of Japanese red pine forests in Korea: controlling factors and contribution to the ecosystem carbon cycle. *Ecol. Res.* 2015. V. 30 (4). P. 723–734. <https://doi.org/10.1007/s11284-015-1275-1>
- Zamolodchikov D.G., Grabovsky V.I., Kurts V.A. The influence of forest use volumes on the carbon balance of Russian forests: forecast analysis using the CBM–CFS3 model. *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaystva*. 2014. № 1. P. 5–18. (In Russ.).
- Zavarzin G.A., Zavarzina A.G. Xylotrophic and mycophilic bacteria in formation of dystrophic waters. *Microbiology*. 2009. V. 78. P. 523–534. <https://doi.org/10.1134/S0026261709050014>
- Zhang J., Markillie L.M., Mitchell H.D. et al. Distinctive carbon repression effects in the carbohydrate-selective wood decay fungus *Rhodonia placenta*. *Fungal Genetics Biol.* 2022. V. 159. Art. 103673. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2022.103673>
- Бондарцева М.А. (Bondartseva) Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. Вып. 2. СПб.: Наука, 1998. 391 с.
- Бондарцева М.А., Пармasto Э.Х. (Bondartseva, Parmasto). Определитель грибов СССР. Пор. Афиллофоровые. Вып. 1: Семейства гименохетовые, лахнокладиевые, кониофоровые, щелелистниковые. Л.: Наука, 1986. 192 с.
- Диярова Д.К., Мухин В.А. (Diyarova, Mukhin) Углерод конверсионная активность и эффективность ксилотрофных базидиомицетов // *Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии: материалы Всероссийской конференции с международным участием*. Екатеринбург, 2015. С. 72–74.
- Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Курц В.А. (Zamolodchikov et al.) Влияние объемов лесопользования на углеродный баланс лесов России: прогнозный анализ по модели CBM–CFS3 // *Труды Санкт-Петербург. науч.-исслед. ин-та лесного хозяйства*. 2014. № 1. С. 5–18.
- Исаев А.С., Коровин Г.Н. (Isaev, Korovin) Леса России и Киотский протокол // *Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола: материалы Совета-семинара при президенте РАН / под ред. Ю.А. Израэля*. М., 2006. С. 287–305.
- Камзолкина О.В., Биланенко Е.Н., О.В. Штаер и др. (Kamzolkina et al.) Топография мицелия *Fomes fomentarius*, *Fomitopsis pinicola*, *Piptoporus betulinus* и сопутствующих им грибов и бактерий в древесном субстрате // *Микология и фитопатология*. 2012. Т. 46. Вып. 3. С. 210–216.
- Кудяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А. и др. (Kudeyarov et al.) Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России / Отв. ред. Г.А. Заварзин. Москва: Ин-т физ.-хим. и биол. проблем почвоведения РАН, 2007. 315 с.
- Мухин В.А. (Mukhin) Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург, УИФ “Наука”, 1993. 231 с.
- Мухин В.А., Диярова Д.К. (Mukhin, Diyarova) Дыхательная активность субстратного мицелия и плодовых тел дереворазрушающих грибов // *Проблемы лесной фитопатологии и микологии: материалы VIII Международной конференции*. Ульяновск, 2012. С. 266–271.
- Мухин В.А., Диярова Д.К., Веселкин Д.В. (Mukhin et al.) Влажность как фактор CO₂-эмиссионной активности древесного дебриса // *Лесоведение*. 2015. № 3. С. 208–213.
- Мухин В.А., Диярова Д.К., Веселкин Д.В. (Mukhin et al.) Соотношение потоков кислорода и диоксида углерода в газообмене ксилотрофных базидиомицетов // *Проблемы лесной фитопатологии и микологии: материалы 9-й Международной конференции*. Минск, 2015. С. 145–148.
- Рубин Б.А. (Rubin) Курс физиологии растений: учебник для биологических специальностей университетов. М.: Высшая школа, 1971. 672 с.
- Соловьев В.А. (Soloviev) Дыхательный газообмен древесины. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. 300 с.
- Частухин В.Я. (Chastukhin) Экологический анализ распада растительных остатков в еловых лесах // *Почвоведение*. 1945. № 2. С. 102–114.

CO₂ and O₂ Gas Exchange of Brown and White Rot Fungi – Destructors of Coniferous Debris

D. K. Diyarova^{a,#}, E. V. Zhuykova^{a,##}, and V. A. Mukhin^{a,###}

^a *Institute of Plant and Animal Ecology of Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia*

[#]*e-mail: dasha_d@ipae.uran.ru*

^{##}*e-mail: e.zhuykova@list.ru*

^{###}*e-mail: victor.mukhin@ipae.uran.ru*

Data are presented on a comparative analysis of carbon-oxygen gas exchange between basidiocarps of brown and white rot fungi and the coniferous wood they decay using the chamber method at 20°C. The ratio of CO₂ and O₂ volumes (characterizing the efficiency of the oxidative conversion of organic carbon into CO₂) and CO₂ emission activity (characterizing the intensity of the oxidative conversion of organic carbon into CO₂) were assessed. It has been shown that the gas exchange of coniferous woody debris with brown and white rot is aerobic, and its carbon-oxygen balance is identical to the gas exchange of basidiocarps of the corresponding ecological and physiological groups of xylotrophic fungi and characterizes them as equally effective mineralizers: 70–80% of organic carbon is converted into CO₂. The CO₂ emission activity of woody debris with white and brown rot is close – for the former 0.11–0.12, for the latter 0.07–0.09 mg CO₂/g/h – but for white rot it is 30–60% higher. The basidiocarps of brown rot fungi are distinguished by a higher respiration rate than that of white rot fungi, but in both cases it is many times higher (white rot fungi – 5–8 times, brown rot fungi – 11–90 times) higher than the CO₂ emission activity of the wood they decay.

Keywords: brown rot, CO₂, gas exchange, O₂, white rot, xylotrophic fungi