

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

не правах рукописи

МУХИН ВИКТОР АНДРЕЕВИЧ

РАЗЛОЖЕНИЕ ДРЕВЕСИНЫ БАЗИДИАЛЬНЫМИ
ГРИБАМИ

03.00.05 - ботаника

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Свердловск - 1977

**Работа выполнена в Институте экологии растений и животных
Уральского научного центра АН СССР**

**Научный руководитель - доктор биологических наук
Н.Т. Степанова**

**Официальные оппоненты:
доктор биологических наук, профессор
А.Т. Мокроносов
доктор биологических наук, старший
научный сотрудник
Б.А. Томилин**

**Ведущее предприятие - биологический факультет Московского
государственного университета им.
М.В. Ломоносова**

**Защита диссертации состоится "___" _____ 1977г.
в "___" часов на заседании специализированного совета
№ 23/2 по присуждению ученой степени кандидата биологичес-
ких наук в Институте экологии растений и животных Уральского
научного центра АН СССР**

(620008, Свердловск, Д-8, ул. 8 Марта, 202)

**С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института
экологии растений и животных УНЦ АН СССР**

Автореферат разослан "___" _____ 1977г.

**Ученый секретарь
специализированного совета
кандидат биологических наук *М. Г. Нифонтова* М.Г. Нифонтова**

В в е д е н и е

Актуальность проблемы. До 50% углерода, ассимилированного растениями при фотосинтезе, временно закрепляется в составе древесины (Имшенецкий, 1953; Болин, 1972). Поэтому особый интерес представляют организмы, участвующие в разложении древесины - беспозвоночные животные, бактерии и грибы. Последним отводится большая роль в разложении древесины, особенно ее лигно-целлюлозного комплекса. Но, "несмотря на выдающуюся роль грибов в процессах превращения веществ и энергии, протекающих в природе, исследование их до сих пор не получило у нас широкого распространения" (Программа и методика..., 1974)

Всестороннее изучение дереворазрушающих грибов имеет и чисто практическое значение, так как многие виды грибов наносят большой ущерб, разрушая деревянные здания, вызывая порчу древесины при ее хранении, уменьшая выход деловой древесины в лесах и пр. В последнее время грибы рассматриваются также и как перспективные продуценты ряда веществ, а это требует определенных знаний их биологии.

Цель и задачи исследования. Целью данной работы было изучение роли базидиальных грибов в процессе разложения древесины и получение количественных данных о балансе веществ микогенного разложения древесины.

Задачи сводились к следующему:

1. Изучить разложение древесины сосны, березы и лиственницы в сосново-березовых лесах Южного Урала в сосняках зеленомошно-ягодниковых. 2. Изучить дереворазрушающую активность базидиальных грибов и некоторые из факторов ее определяющих. 3. Установить влияние pH и температуры на активность целлюлазы и рост базидиальных грибов. 4. Изучить баланс веществ, образующихся при разложении древесины базидиомицетами ксилофитами.

Материал и методика исследований. Для решения поставленных задач потребовалось сочетание полевых и лабораторных

исследований.

В полевых условиях исследовался процесс разложения древесины сосны, березы и лиственницы в сосняках зелено-мошно-ягодниковых сосново-березовых лесов Южного Урала. В лаборатории объектами исследований были штаммы 31 вида базидиальных грибов, полученных в районе исследований.

Полученные данные обрабатывались статистически с применением стандартных методик. Подробнее методика работы приводится ниже.

Научная новизна результатов. В результате проведенной работы были установлены темпы разложения древесины основных лесообразующих пород в сосново-березовых лесах Южного Урала; показана роль базидиальных ксилофитов в этом процессе. Такие данные для данного региона получены впервые. Получены новые данные о дереворазрушающей активности 26 видов базидиомицетов - ксилофитов и 5 видов подстилочных сапрофитов. Диссертация содержит первые результаты по изучению баланса веществ микогенного разложения древесины, ранее почти полностью отсутствовавшие. Получены дополнительные данные о влиянии pH и температуры окружающей среды на активность целлюлазы 7 видов афиллофоровых грибов и содержания белка в мицелии ряда дереворазрушающих грибов.

Практическая ценность работы. В результате исследований получены данные, которые необходимы при создании технологии консервации древесины, выборе перспективных продуцентов белка, а также при создании методов обогащения грубых целлюлозосодержащих кормов растворимыми формами углеводов с применением целлюлолитических ферментов дереворазрушающих грибов.

Публикация результатов исследования. По теме диссертации опубликовано 4 статьи, в которых отражены основные положения диссертационной работы.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на конференциях молодых ученых Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР в 1973, 1975, 1976 годах, на заседании Уральского отделения Всесоюзного ботанического общества в 1976 году.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы из 226 наименований. Работа изложена на 135 страницах машинописного текста, содержит 33 таблицы и 16 рисунков.

Во введении рассматривается актуальность изучения базидиальных грибов, сформулированы цели и задачи диссертации.

В первой главе рассматриваются четодика и объекты исследований. Дается краткая характеристика района работ.

Во второй главе анализируется ход разложения древесины в сосняках зеленомошно-ягодниковых сосново-березовых лесов Южного Урала, скорость этого процесса и роль базидиомицетов в разложении древесины.

В третьей главе приводятся данные о дереворазрушающей активности базидиальных грибов и факторах ее определяющих.

Четвертая глава посвящена изучению влияния pH и температуры среды на активность целлюлазы афиллофоровых грибов.

Пятая глава посвящена изучению эффективности ассимиляции продуктов разложения древесины грибами, затрат вещества на конструктивный и энергетический обмен грибов и баланса веществ микогенного разложения древесины.

Материал и методика исследований

Полевые исследования.

Природные условия, район исследования. Исследования проводились в Ильменском Государственном заповеднике им. В.И.Ленина, находящемся на восточном макросклоне Южного Урала. Леса Ильменского заповедника относятся к подзоне сосново-березовых лесов, к Вишневогорско-Ильменскому геоботаническому округу (Колесников, 1961). Для исследований был выбран сосняк зеленомошно-ягодниковый, один из распространенных типов леса заповедника (Фильрозе, 1958; Абатуров, 1962). По гидрологическому режиму эти леса относятся к группе периодически сухих типов лесов с увлажнением за счет атмосферных осадков (Фильрозе, 1958).

Сосняк средневозрастный. Древостой 7С36-Д, возраст сосны

40-60 лет, березы - 40 лет. Сосняк спелый. Древостой 9СШ + Б. Возраст сосны - 95-100 лет, лиственницы - 90-110 лет.

Методика. Для изучения разложения древесины на подстилку помещали образцы древесины (толщиной 1-3 см, длиной 20 см), приготовленные из ветвей. С интервалом в один год образцы извлекались (по 35 штук) и подвергались анализу, включавшему определение микофлоры и оценку распада по убыли абс.сух. веса. Грибы, встречавшиеся на образцах, выделялись в культуры и исследовались в лаборатории.

Лабораторные исследования.

В лаборатории исследовалось разложение древесины 26-ю видами ксилофитов и 5-ю видами подстилочных сапрофитов: семейство: Corticiaceae - *Phlebia radiata* Fr., *Phanerochaete sanguinea* (Fr.)Parm.; сем. Stereaceae - *Stereum hirsutum* (Fr.)S.F.Gray, *Stereum pini* Fr.; сем. Polyporaceae - *Bjerkandera fumosa* (Fr.)Karst., *Marasmius nidulans* (Fr.)Karst., *Piptoporus betulinus* (Fr.)Karst., *Fomes fomentarius* (Fr.)Gill., *Fomitopsis rosea* (Fr.)Karst., *F.sajanderi* (Karst.)Kotl. et Pouz., *F.pinicola* (Fr.)Karst., *Phaeolus Schweinitzii* (Fr.)Pat., *Ganoderma applanatum* (Pers.ex Wallr.)Pat., *Polyporus subarcularius* (Donk.)Bond., *Polyporus cinnabarinus* (Fr.)Karst., *Cerrena unicolor* (Fr.)Murr., *Coriolus versicolor* (Fr.)Quel., *C.pubescens* (Fr.)Quel., *C.hirsutum* (Fr.)Quel., *Irpex lacteus* Fr., *Daedaleopsis confragosa* (Fr.)Schroet., *Gloeophyllum sepiarium* (Fr.)Karst.; сем. Tricholomataceae - *Clitocybe nebularis* (Fr.)Quel., *Cilybia ingrata* (Fr.)Quel., *Pleurotus ostreatus* Fr., *Lentinus lepideus* (Fr.)Fr., *L.tigrinus* Fr., *Marasmius coherens* (Fr.)Fr., *Muscena strobilicola* Favre. et Kühn., *Xeramphalina cornui* (Quel.)Favre..

Выделение грибов в культуры проводилось методом посева кусочков карпофора или пораженной грибами древесины на сусло-агар с соблюдением стерильных условий.

Методика. Штаммы грибов культивировались на средах следующего состава: 1) древесина + 5 мл дистиллированной воды, 2) среда Чапека с древесиной, 3) среда Дая с древесиной,

4) древесина + 20 г воздушно-сухой почвы, 5) древесина + су-сло-агар. В качестве источника углерода на всех средах ис-пользовалась заболонная древесина (образцы 15x15x20 мм) сосны и березы, заготовленная зимой. Стерилизация сред осуществлялась автоклавированием при 1,0 атм. в течение 30 минут.

По окончании опыта находилась потеря вещества образцами, биомасса мицелия и органических веществ в среде. Это позволяло определить дереворазрушающую активность грибов, эффективность и скорость роста мицелия.

Дереворазрушающая активность грибов оценивалась по убыли абсолютно сухого веса древесины до и после ее обработки штаммами грибов и выражалась в процентах. Эффективность роста грибов оценивалась по экономическому коэффициенту, представляющему собой отношение биомассы образовавшегося мицелия к количеству потребленного источника углерода (Таусон, 1950; Методы современной ..., 1973).

Биомасса органических веществ находилась выпариванием очищенной от мицелия и субстрата культуральной жидкости. При внесении в среду минеральных соединений производилось выделение органического компонента осадка перекисью водорода при нагревании. Качественный состав этих веществ определялся методом хроматографирования на бумаге.

Затраты веществ на энергетiku определялись косвенно - по разнице между количеством ассимилированных грибом веществ и суммой веществ, затраченных на синтез мицелия и вещества культуральной жидкости, и непосредственно - по количеству образовавшейся CO_2 . Количество CO_2 , образующейся при разложении грибами древесины, определялось титрометрически по изменению титра O, I и $Ba(OH)_2$.

Активность целлюлазы грибов оценивалась по количеству редуцируемых сахаров, образующихся при действии на очищенную фильтровальную бумагу культуральной жидкости, очищенной от фрагментов мицелия и субстрата. Очистка ее достигалась центрифугированием при 9000 об/мин. Сахара определялись титрометрически по методу Хагедорна-Ленсена (Методы современной..., 1973). Активность целлюлазы выражалась в КГ/МГ глюкозы.

образующейся в течение одного часа действия 1 мл ферментного препарата на бумагу при 30°C.

Для изучения влияния экстрактивных веществ древесины и коры на рост дереворазрушающих грибов спиртовые и водные экстракты вносились в концентрации 10% по объему в питательную среду Чапека. В контроле вместо экстрактов в том же количестве вносилась дистиллированная вода.

Разложение древесины в сосняках зеленомошно-ягодниковых

Микофлора, участвующая в разложении древесины. На первых порах разложения древесина заселяется сумчатыми и несовершенными грибами. На древесине березы в это время встречаются: *Cytospora horrida*, *Trichoderma album*, *Phoma conigena*, *Trichosporella hyalina*, *Melanconium bicolor*, *Coryne sarcoides*, *Normiscium* sp., *Penicillium* sp. : на древесине сосны: *T. album*, *Zithia cucurbitula*, *Z. resiniae*, *Ph. conigena*, *Penicillium* sp. *C. sarcoides*, *T. hyalina* на древесине лиственницы: *T. album*, *Ph. conigena*, *T. hyalina*.

Эти первичные колонизаторы древесины малоактивные деструкторы, т.к. за 60 дней в лабораторных условиях они разрушили лишь около 1,0% веществ заболонной древесины березы и сосны, а *Z. cucurbitula*, *T. hyalina* продуцируют полифенолоксидазы и, видимо, способны разлагать лигнин.

Более активный период разложения древесины наступает через 1-2 года. В это время на древесине появляются плодовые тела и мицелий базидиальных грибов. На древесине березы - *Corticium hirsutum*, *Phanerochaete sanguinea*, *Stereum hirsutum*, *Vjerkandera fumosa*, *Antrodia mollis*; на древесине сосны и лиственницы: *Stereum sanguinolentum*, *P. sanguinea*.

Анализ взаимоотношений штаммов несовершенных грибов и базидиальных дереворазрушающих грибов показал, что они варьируют от полного подавления развития одного гриба другим до взаимной остановки роста при контакте мицелиев. В последнем случае нередко наблюдается зона ингибирования.

Колонизации древесины несовершенными и сумчатыми грибами на первых порах ее разложения способствует, очевидно, то, что она в это время содержит вещества, обладающие фунгистатическим действием на рост базидиальных грибов. На примере

штаммов *Gloeophyllum seriarium* и *Ganoderma applanatum* было показано, что водные и спиртовые экстракты коры березы, сосны, лиственницы снижают рост этих грибов на 34-89%. Эти же экстракты из заболонной древесины этих древесных пород снижают рост вышеназванных грибов на 32-70%.

Скорость разложения древесины. В средневозрастном сосняке наиболее интенсивно разлагается древесина березы (табл. I). Коэффициент регрессии этого процесса равен 9,12. Скорость разложения древесины сосны снижается на второй год. В первый год она теряет 17,2% веществ, в последующие 3 года скорость ее разложения в среднем равна 1,8% в год. Разложение древесины лиственницы как бы прекращается после первого года (табл. I). Конечно, процесс этот продолжается, но его интенсивность настолько мала, что не фиксируется принятым в работе методом.

В спелом сосняке, в отличие от средневозрастного, наиболее интенсивно протекает процесс разложения древесины сосны. В среднем в год разлагается 9,14% веществ. Разложение древесины лиственницы и березы в спелом сосняке замедляется после первого года (табл. I). Начиная со второго года, скорость минерализации древесины березы равна 2,2% в год, лиственницы - 1,04% в год.

Проведенные расчеты показывают, что разложение веточного опада березы в средневозрастном, а древесины сосны в спелом сосняке длится около II лет.

Роль базидиальных грибов ксилитов в процессе разложения древесины. В разложении древесины участвуют бактерии, беспозвоночные и грибы. Бактерии на начальных этапах разложения древесины не могут играть решающей роли, так как известно, что лигнин препятствует контакту бактерий с целлюлозой. Беспозвоночные же животные включаются в процесс с самого начала. Их деятельность носит ограниченный характер и связана с разрушением, главным образом, коры. Эта группа редуцентов не может быть ответственна за наблюдаемые различия в интенсивности разложения древесины. Остается третья группа редуцентов древесины - грибы. Несовершенные и сумчатые грибы как слабые деструкторы древесины также не могут определять

Таблица I.

Динамика разложения древесных сосны, березы и лиственницы
в сосняках зеленомошно - ягодничковых, % потери абс. сух. веса.

Древесина	В о з р а с т с о с н я к а						
	40-60 лет		100 лет				
	Длительность нахождения образцов в подстилке (годы)		Длительность нахождения образцов в подстилке (годы)				
	I	II	I	II	III		
березы	11,9±0,6	22,1±1,1	28,2±1,3	15,6±1,0	16,9±0,8	20,4±1,6	-
сосны	17,2±1,1	19,8±1,0	19,6±1,2	23,8±3,1	17,2±1,2	19,0±1,3	32,2±2,1
лиственницы	12,9±0,9	12,9±0,7	13,6±0,8	13,4±1,2	14,5±0,9	12,9±0,9	18,0±0,8
							15,4±0,9

скорость ее разложения. Следовательно, базидиальные дереворазрушающие грибы ответственны за различия в скорости разложения древесных пород.

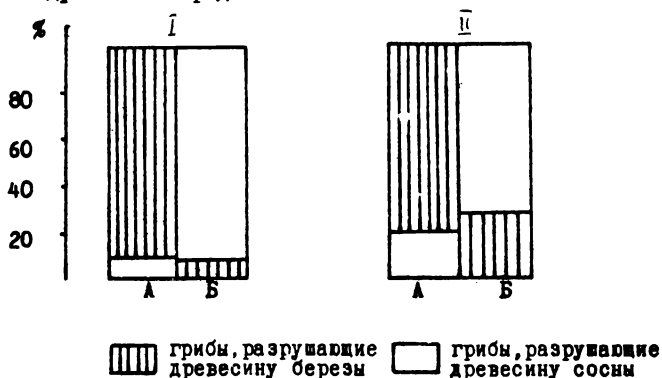


Рис. 1. Численность (I) и микофлора (II) базидиальных ксилофилов средневозрастного (А) и спелого (Б) сосняка.

На рис. 1 представлены данные о составе микофлоры и численности макромицетов ксилофилов в средневозрастном и спелом сосняках на участке биогеоценоза, в центре которого находились пробные площади.

Высокая численность грибов, разрушающих древесину сосны в спелом сосняке, обеспечивает ее более быстрое разложение в данном биогеоценозе и, наоборот, в средневозрастном сосняке, где видовой состав и численность грибов, специализирующихся на разрушении древесины березы выше, создается условия для ее более быстрого разложения.

Это говорит о том, что базидиальные дереворазрушающие грибы – важная группа редуцентов, от деятельности которой, прежде всего, зависит скорость разложения древесины.

Разложение древесины базидиальными грибами

Динамика разложения древесины под влиянием грибов. В процессе деструкции древесины под влиянием штаммов дереворазрушающих грибов можно выделить три фазы, отличающиеся по интенсивности разложения древесины и длительности.

Первая фаза разложения характеризуется малоинтенсивным распадом. Вторая фаза максимальной активацией процесса разложения при данных условиях культивирования грибов. Активные деструкторы имеют более короткую вторую фазу в сравнении со слабыми. Длительность второй фазы определяется также составом питательной среды. Продолжительность второй фазы меньше на среде, обеспечивающей лучшие условия для роста грибов. Установлено, что на одной и той же питательной среде вторая фаза короче для целлюлозоразрушающих грибов, в сравнении с лигнинразрушающими, так как первая группа грибов не способна разрушать лигнин древесины. Третья фаза характеризуется тем, что интенсивность разложения древесины вновь снижается. Эта фаза связана с постепенным снижением роста грибов и последующим полным его прекращением.

Дереворазрушающая активность базидиальных грибов-ксилофилов. Наиболее интенсивно ксилофиты разрушают древесину на среде с лесной почвой. За 120 дней опыта потеря веса древесины составляет от 15,1% до 79,4%. Самыми активными редуцентами являются: *Coriolus versicolor*, *C. pubescens*, *C. zonatus*, *Lentinus lepideus*, *Bjerkandera fumosa*, *Daedaleopsis confragosa*, *Piptoporus betulinus*, *Phaeolus Schweinitzii*, *Pomitopsis rosea*, *Phlebia radiata* (рис.2). Скорость разложения древесины на средах Чапека и Дэй с древесиной колеблется в пределах 2,2-46,6% в зависимости от вида редуцента, а активными ее деструкторами являются: *Coriolus versicolor*, *C. pubescens*, *C. zonatus*, *Bjerkandera fumosa*, *Daedaleopsis confragosa*, *Phlebia radiata*, *Pomitopsis pinicola*, *F. rosea*, *Ganoderma applanatum*. Наименее интенсивно грибы разрушают древесину, увлажненную дистиллированной водой. Скорость распада в этом случае составляет 2,2-19,1%, а наиболее активными деструкторами являются *Coriolus versicolor*, *Pomitopsis rosea*, *Lentinus lepideus*, *Gloeophyllum sepiarium*.

Грибы разрушают древесину в соответствии со скоростью роста их биомассы. Коэффициент корреляции между скоростью роста мицелия грибов и их дереворазрушающей активностью на среде Чапека равен 0,78 ($t = 5,07$; $n = 19$), на среде Дэй 0,81 ($t = 3,65$; $n = 9$). Достоверной корреляции между линейной скоростью роста

мицелия на поверхности агара с древесными опилками и дереворазрушающей активностью нами не было найдено ($r = 0,30$; $t = 1,15$; $n = 15$.)

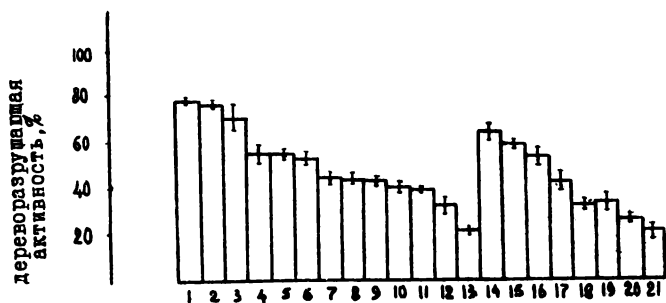


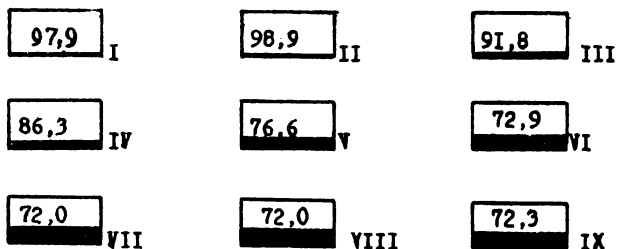
Рис. 2. Дереворазрушающая активность штаммов *Coriolus versicolor*, *C. pubescens*, *C. zonatus*, *Phlebia radiata*, *Daedaleopsis confragosa*, *Piptoporus betulinus*, *Hapalopilus nidulans*, *Stereum hirsutum*, *Pleurotus ostreatus*, *Fomes fomentarius*, *Lentinus tigrinus*, *Ruynporus cinnabarinus*, *Ganoderma applanatum* (I-13); *Lentinus lepideus*, *Phaeolus Schweinitzii*, *Pomitopsis rosea*, *F. pinicola*, *F. sajanderi*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Phanerochaete sanguinea*, *Stereum pini* (I4-21). Длительность опыта 120 дней. Среда - древесина березы (I-13) или древесина сосны (I4-21) + лесная почва.

Чем выше скорость разложения целлюлозы, тем выше и скорость разложения древесины в целом. Например, *Pomitopsis rosea* разрушает на среде с лесной почвой в сутки 26,5 мг древесины, *F. pinicola* 21,7 мг, а *Piptoporus betulinus* 32,9 мг. Целлюлозоразрушающая их активность соответственно равна - 19,7 мг/сут, 18,0 и 25,4. У лигнинразрушающих грибов коэффициент корреляции равен 0,99 ($t = 4,57$). Такая тесная корреляция обусловлена тем, что у лигнинразрушающих грибов целлюлоза составляет 51-61% потребляемых ими веществ древесины, а у целлюлозоразрушающих - 74-83%.

Обработка плесневыми грибами древесины не вызывала ускорения ее последующего разложения под влиянием **штаммов**

Coriolius zonatus, *C. pubescens*, *C. versicolor*, *Stereum hirsutum*.

В лабораторных условиях удается добиться практически полного разложения древесины под влиянием штаммов: *C. zonatus*, *C. versicolor*, *Pycnoporus cinnabarinus* за 180-310 дней. (рис.3). За это время вышеперечисленные грибы разрушили 91,8-98,9% веществ древесины березы. Целлюлозоразрушающие



■ - неразложившееся вещество древесины

Рис. 3. Потеря вещества древесиной (%) под влиянием штаммов *Coriolius zonatus* (I), *C. versicolor* (II), *Pycnoporus cinnabarinus* (III), *Bjerkandera fumosa* (IV), *Fomes fomentarius* (V), *Lentinus lepideus* (VI), *Piptoporus betulinus* (VII), *Fomitopsis rosea* (VIII), *Phlebia radiata* (IX). грибы (рис.3, VI-VIII) в этих условиях полностью разрушают углеводный компонент древесины. Эти данные позволили нам сделать вывод о том, что лигнинразрушающие грибы одни, а целлюлозоразрушающие в совокупности с ними способны полностью разложить древесину без участия других организмов. разнообразие же редуцентов древесины, очевидно, обеспечивает непрерывность и повсеместность ее разложения. В результате смены грибов, процесс разложения древесины протекает с максимально возможной для данного биотопа скоростью, так как каждая из его фаз реализуется комплексом наиболее приспособленных грибов.

Дереворазрушающая активность базидиальных грибов - подстилочных сапротитов. Подстилочные сапротиты рассматриваются традиционно как деструкторы зеленых частей опада. Однако, проведенные нами исследования показали, что штаммы *Clitocybe*

nebularis, *Muscena strobilicola*, *Collybia ingrata*, *Xeramphalina conopsea* способны интенсивно разрушать древесину. В то же время, *Marasmius coherens* не способен вызывать глубокую деструкцию древесины. Очевидно, что, по крайней мере, часть подстилочных сапрофитов, наряду с участием в разложении зеленых частей опада, принимает участие в разложении древесины.

Подстилочные сапрофиты реализуют, как мы уже говорили, заключительные фазы распада древесины. Но *Clitocybe nebularis* *Muscena strobilicola* без особых различий разрушают как здоровую, так и обработанную предварительно несовершенными и трутовыми грибами древесину. Вполне вероятно, что подстилочные сапрофиты реализуют не только заключительные фазы разложения древесины, но и, при определенных условиях, могут замещать базидиальные грибы-ксилофиты в процессе разложения древесины.

Дереворазрушающая активность базидиальных грибов в естественных условиях. Была изучена дереворазрушающая активность штаммов некоторых грибов при разложении ими древесины в почве и подстилке средневозрастного сосняка (Мухин, Сизанова, 1975). Для этого чашки Петри с образцами древесины, зараженными в лаборатории мицелием нужного вида гриба, были помещены в почву. В данных условиях наиболее активными редуцентами древесины являются: *Fomitopsis pinicola* и *Coriolus versicolor*, а также *Clitocybe nebularis*, *Muscena strobilicola* - подстилочные сапрофиты. Из 18 грибов, включенных в анализ, 7 не способны были развиваться в условиях почвы, что, видимо, вызвано низкими почвенными температурами. В почве грибы разрушают древесину менее интенсивно, чем в лабораторных экспериментах.

Влияние pH и температуры среды на активность целлюлазы афиллофоровых грибов.

Как было показано в главе III, дереворазрушающие грибы разлагают древесину пропорционально их целлюлозоразрушающей активности. Поэтому изучение целлюлолитических ферментов грибов, а также факторов, определяющих их активность, представляет большой интерес.

Влияние pH среды на активность целлюлазы. Активность целлюлазы афиллофоровых грибов сильно зависит от величины pH среды (рис.4). У всех проанализированных нами видов грибов фермент активен только при кислой реакции среды. Оптимум pH

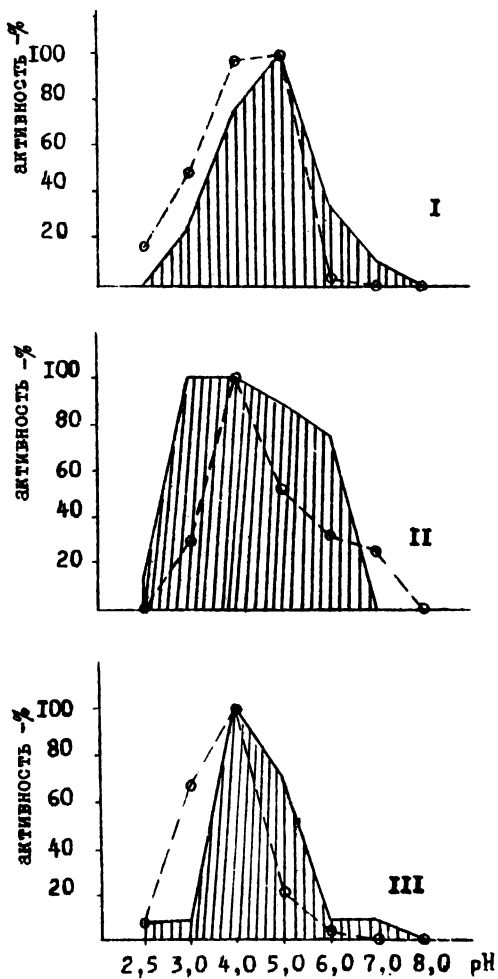


Рис. 4. Влияние pH на рост (---) и активность целлюлазы (—) штаммов *Coriolius versicolor* (1), *Daedaleopsis confragosa* (11), *Stereum hirsutum* (111).

целлюлазы хорошо выражен и в целом соответствует таковому для роста грибов. Целлюлаза активна почти в тех же пределах pH, в которых возможен рост грибов. По всей видимости, устойчивость целлюлазы к pH среды не накладывает существенных ограничений на устойчивость грибов к этому фактору.

Температурная зависимость активности целлюлазы. Целлюлаза афиллофоровых грибов сохраняет активность при всех принятых в экспериментах температурах, то есть от +5 до +35°C (рис. 5). Температурный оптимум целлюлазы соответствует или близок к температурному оптимуму роста грибов, хотя и не выражен четко. Фермент более термостабилен, чем рост грибов и поэтому устойчивость целлюлазы к температуре среды не накладывает каких-либо ограничений на устойчивость грибов к этому фактору.

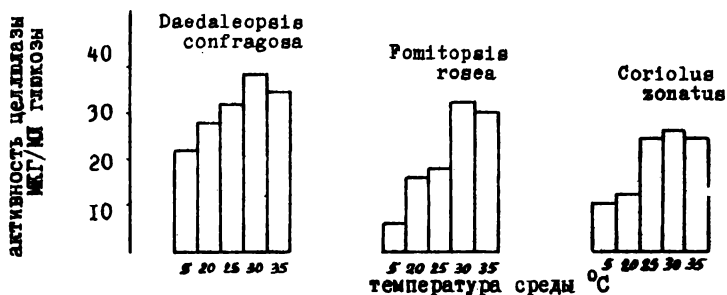


Рис. 5. Влияние температуры на активность целлюлазы афиллофоровых грибов.

Баланс веществ микогенного
разложения древесины.

Эффективность ассимиляции грибами продуктов разложения древесины. При микогенном разложении древесины не наблюдается накопления больших количеств органических веществ в среде. Эти вещества составляют 0,3-9,0%, а в среднем около 3,0% от общего количества разрушаемых грибами веществ древесины. Наибольшее их количество аккумулируется в среде при разложении древесины штаммами *Phaeolus Schweinitzii*, *Naralopilus nidu* -

-lans, *F. sajanderi*, *L. tigrinus*, *D. confragosa*.

Таким образом, дереворазрушающие грибы почти полностью ассимилируют вещества, образующиеся при микогенном разложении древесины. Коэффициент ассимиляции у них в среднем равен 97%. При расчетах эффективность ассимиляции грибами продуктов разложения древесины принималась за 100%, так как остается открытым вопрос о происхождении веществ, аккумулирующихся в окружающей среде при разложении древесины.

Состав органических веществ, аккумулирующихся в среде при микогенном разложении древесины. В составе веществ, обнаруживаемых в среде при разложении древесины штаммами *Bjerkandera fumosa* и *Coriolus versicolor* найдены щавелевая, винная и органическая кислота $cRf = 0,20$.

Биомасса экзо- и эндогенного мицелия. Наросший на образцах мицелий можно просто собрать и определить его биомассу. Биомассу же находящегося внутри древесины мицелия определить не удастся. По сообщению Рипачека, Навратиловой (Рупаček, Navratilova, 1971), абсолютно сухой вес мицелия *Coriolus versicolor* и *Fomes marginatus* на 1 см^3 древесины составляет 0,8-2,0 мг при общей длине гиф у первого 815 м, второго - 1300 м. При объеме образцов $4,5 \text{ см}^3$, которые использовались в работе, биомасса эндогенного мицелия составляет 2,4 - 9,0 мг, что находится в пределах ошибки измерений и им можно пренебречь.

Эффективность роста базидиальных грибов - ксилофитов.

У базидиальных дереворазрушающих грибов существует широкая вариация биосинтетических возможностей превращения ассимилированных веществ в вещества тела. Можно выделить 4 группы видов грибов в зависимости от эффективности роста. Виды, экономический коэффициент которых (ЭК) меньше или равен 10% *Piptoporus betulinus*, *Lentinus tigrinus*, *L. lepideus*, *Pleurotus ostreatus*, *Gloeophyllum sepiarium*; ЭК меньше или равен 20% - *Fomitopsis sajanderi*, *Bjerkandera fumosa*, *Coriolus versicolor*, *Naraliopilus nidulans*, *Phlebia radiata*, *F. pinicola*; ЭК меньше или равен 30% - *Coriolus pubescens*, *C. versicolor*, *Daedaleopsis confragosa*, *Cerronia unicolor*, *Ganoderma applanatum*; ЭК больше 30% - *Fomes fomentarius*, *Stereum hirsu-*

tum, *Coriolus zonatus*, *C. hirsutum*, *Phaeolus Schweinitzii*, *Irpex lacteus*. Базидиальные дереворазрушающие грибы, в среднем, превращают в вещества своего тела 20% ассимилированных веществ.

Эффективность роста аэробных бактерий и плесневых грибов составляет 20% (Федоров, 1963). Затраты пищи на рост у нематоды *Pelodera* составляют 22,40%, у личинок жука *Paropsis atomaria* 20%, у личинок листоеда *Gonioctena pallida* 18,9 - 24,9% (Carne, 1962; Marchant, Nicholas, 1974; Богачева, Дубешко, 1975). Видно, что эффективность роста базидиомицетов равна таковой плесневых грибов и аэробных бактерий, а также беспозвоночных животных.

Содержание белка в мицелии грибов. В мицелии базидиальных грибов высокое содержание белка. В зависимости от вида ксифита белки составляют 12,5-25% абсолютно сухого веса мицелия (Мухин, 1976).

Затраты вещества на энергетический обмен. Затраты вещества на дыхание составляют в среднем 77% ассимилированных веществ. Данные о величине затрат ассимилятов на энергетический обмен, полученные косвенно - по разнице между количеством ассимилированных веществ и суммой веществ, затраченных на синтез биомассы и вещества культуральной жидкости, соответствует таковым, полученным при прямом измерении количества CO_2 , образующейся при разложении древесины (Мухин, 1976а).

Баланс веществ, образующихся при микогенном разложении древесины. В силу описанных выше особенностей обмена веществ базидиальных дереворазрушающих грибов продукты энергетического обмена - углекислота и вода - составляют 77% веществ, образующихся при микогенном разложении древесины.

20% веществ, образующихся при микогенном разложении древесины, составляет биомасса грибов. Средняя калорийность мицелия грибов, по нашим определениям, равна 4,5 ккал/г абс.сух. вещества. Около 3% образующихся веществ приходится на органические вещества во внешней среде. Примеры баланса веществ, образующихся при разложении древесины некоторыми базидиомицетами, приводятся на рис.6.

Таким образом, соотношение продуктов дыхания, синтеза и

органических веществ в среде равно 26:7:1, где за единицу принято количество образовавшихся во внешней среде органических веществ.

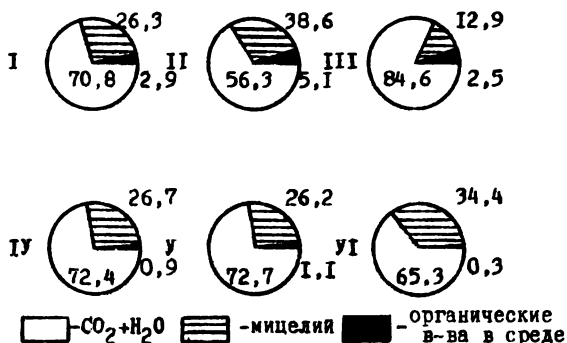


Рис. 6. Баланс веществ (%), образовавшихся при разложении древесины березы штаммами: *Daedaleopsis confragosa* (I), *Stereum hirsutum* (II), *Bjerkandera fumosa* (III), *Coriolus versicolor* (IV), *Cerrena unicolor* (V), *Coriolus zonatus* (VI).

Выводы

1. Разложение древесины - сложный процесс, первая фаза которого протекает под влиянием несовершенных и сумчатых грибов: *Cytospora*, *Trichoderma*, *Phoma*, *Trichosporella*, *Melanconium*, *Coryne*, *Normiscium*, *Penicillium* sp. . Через 1-2 года в процесс включаются афиллофоровые грибы (*Coriolus*, *Stereum*, *Phanerochaete*, *Bjerkandera*, *Antrodia* sp.), осуществляющие его вторую фазу. В результате смены грибов, которая является следствием их конкуренции за субстрат, разложение древесины протекает с максимально возможной для данного биотопа скоростью. Предшествующая фаза разложения не является подготовительной для последующей.

2. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что грибы первой фазы разложения - малоактивные деструкторы древесины, но некоторые из них (*Trichosporella hyalina*, *Xithia scurbitula*) продуцируют ферменты, способные разлагать лиг-

нин. Афилофоровые грибы, под влиянием которых протекает вторая фаза разложения древесины - активные разрушители, относящиеся к группе лигнинразрушающих грибов.

3. Разложение древесины - длительный процесс. Установлено, что для полного разложения веточного опада сосны и березы в периодически сухих типах леса сосново-березовых лесов Южного Урала требуется 10-11 лет. Скорость разложения древесины определяется, прежде всего, численностью базидиальных грибов - ксилофитов, играющих важную роль в процессах круговорота веществ и энергии лесных экосистем.

4. Базидиальные грибы как ксилофиты, так и некоторые подстилочные сапрофиты - активные дереворазрушители. Лигнинразрушающие грибы одни, а целлюлозоразрушающие в совокупности с ними способны полностью разложить древесину без участия других деструкторов. Рост базидиомицетов на 30-70% подавляется экстрактами заболонной древесины сосны, березы и лиственницы. Экстракты коры этих же пород подавляют рост грибов на 30-90%. Различий в устойчивости к экстрактивным веществам между лигнин- и целлюлозоразрушающими грибами не найдено.

5. Разложение древесины под влиянием грибов описывается логистической кривой. Скорость процесса пропорциональна интенсивности роста грибов. Чем выше скорость разложения целлюлозы, тем больше дереворазрушающая активность грибов.

Низкое содержание в древесине элементов минерального питания, особенно азота, - фактор, лимитирующий активность грибов.

6. Базидиомицеты активно разлагают древесину, находящуюся в контакте с почвой. Активными разрушителями (разложение >50%) являются *Coriolus versicolor*, *C. pubescens*, *C. zonatus*, *Vjerkandera fumosa*, *Lentinus lepideus*, *Daedaleopsis confragosa*, *Phaeolus Schweinitzii*, *Piptoporus betulinus*, *Phlebia radiata*, *Fomitopsis rosea*. Значительно менее интенсивно грибы разлагают древесину, увлажненную дистиллированной водой (сухостойку), а активными ее деструкторами (разложение >10%) являются *Coriolus versicolor*, *Lentinus lepideus*, *Fomitopsis rosea*, *Gloeophyllum sepiarium*.

7. Целлюлолитические ферменты - важнейшая группа экзоферментов, определяющая во многом дереворазрушающую активность грибов. Установлено, что целлюлаза афилофоровых грибов нап-

более активна при оптимальных (или близких) для роста грибов значениях pH и температуры среды. Фермент активен в тех же пределах pH, в которых возможен рост грибов, но более термостабилен, чем рост мицелия. Устойчивость целлюлазы к pH и температуре среды не накладывает существенных ограничений на устойчивость грибов к этим факторам.

8. Показано, что базидиальные дереворазрушающие грибы ассимилируют в среднем 97% продуктов ферментативного разложения древесины. "Отходы" жизнедеятельности (комплекс органических веществ в среде) могут рассматриваться таковыми лишь условно и составляют 0,3-9,0% (в среднем 3%) продуктов микогенного разложения древесины. В их составе найдены винная, щавелевая и другие органические кислоты.

9. 20% ассимилированных веществ расходуется грибами на конструктивный обмен. Эффективность роста грибов составляет в зависимости от вида от 6 до 40% и равна таковой аэробных бактерий, плесневых грибов и беспозвоночных животных. Процессы дыхания в количественном отношении преобладают над процессами синтеза, вследствие чего 77% ассимилятов расходуется на энергетический обмен.

10. В результате микогенного разложения древесины образуются углекислота и вода (минерализованная часть древесины), продукты грибного синтеза (12,5-25,0% их составляют белки) и органические вещества в среде, составляющие соответственно 77, 20,3% образующихся при разложении веществ:

древесина $\frac{\text{гриб}}{K} 0,77(CO_2 + H_2O) + 0,2 \text{ биомасса грибов} + 0,03 \text{ органические в-ва в среде}$

K-дереворазрушающая активность гриба.

Список работ, опубликованных автором по теме диссертации:

1. Дереворазрушающая активность некоторых грибов в естественных условиях. Микология и фитопатология, 9, 2, 1975, 146-147. в соавторстве с Н.Т. Степановой.
2. Базидиальные дереворазрушающие грибы-перспективные продуценты белка. - М., №2380-76 Дел., 1976.
3. Эффективность биосинтетической деятельности некоторых видов дереворазрушающих грибов. - М., №2381-76 Дел., 1976.
4. Баланс веществ, образующихся при разложении древесины дереворазрушающими грибами. Экология, 6, 1976, 42-45. в соавторстве с Н.Т. Степановой.

НС 14026 ПОДПИСАНО К ПЕЧАТИ 3/Ш-77 г. ФОРМАТ 60x84 1/16
ОБЪЕМ 1.25 ПЕЧ.Л. ТИРАЖ 100 ЗАКАЗ 678

ПЕХ № 4 ОБЪЕДИНЕНИЯ "ПОЛИГРАФИСТ",
СВЕРДЛОВСК, ТУРГЕНЕВА, 20