

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РФ  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК



# **ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ: НОВЫЕ ГОРИЗОНТЫ**

**МАТЕРИАЛЫ МЕЖДУНАРОДНОГО СИМПОЗИУМА,  
ПОСВЯЩЕННОГО 100-ЛЕТИЮ АКАДЕМИКА С. С. ШВАРЦА  
ЕКАТЕРИНБУРГ, 1–5 АПРЕЛЯ 2019 г.**

Екатеринбург  
2019

УДК 574 + 575.8

ББК 28.080

Э 40

*Рекомендовано к изданию Ученым советом*

*ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН*

*Ответственные редакторы:*

*доктор биологических наук, проф. РАН Д. В. Веселкин*

*доктор биологических наук, проф. А. Г. Васильев*

*Редакционная коллегия*

*д.б.н., проф. А. В. Бородин, д.б.н. И. А. Васильева, к.б.н. О. А. Госькова,  
к.б.н. Е. Б. Григоркина, к.б.н. Ю. А. Давыдова, к.б.н. Е. Ю. Захарова, д.б.н. Н. С. Корытин,  
д.б.н. Л. Е. Лукьянова, к.б.н. Н. И. Марков, д.б.н. В. Г. Монахов, д.б.н. Г. В. Оленев,  
д.б.н. В. Н. Рыжановский, д.б.н. В. Л. Семериков, к.б.н. В. А. Соколов, к.б.н. Т. В. Струкова,  
к.б.н. М. В. Чибиряк*

**Экология и эволюция: новые горизонты:** материалы Международного симпозиума, посвященного 100-летию академика С. С. Шварца (1–5 апреля, 2019, г. Екатеринбург). — Екатеринбург: Гуманитарный университет, 2019. — 698 с.

**ISBN 978-5-7741-0358-4**

Обсуждаются актуальные проблемы фундаментальной экологии в связи с быстрыми антропогенными и климатическими изменениями биоты, происходящими в мире. Рассмотрены современное состояние и перспективы решения проблем теоретической экологии, популяционной и эволюционной экологии, экологической морфологии и экофизиологии, экологической генетики и филогеографии, исторической экологии и палеоэкологии, радиационной экологии и экотоксикологии, а также экологии сообществ и филогенетики. Предложены новые теоретические представления в области эволюционной и популяционной синэкологии; обсуждаются новые подходы на стыке молекулярной генетики, филогенетики и экологии. Особое внимание уделено современным представлениям об эволюции: изучению биологического разнообразия на разных уровнях организации; методам экологического прогнозирования, моделирования и технологиям рационального природопользования.

В сборнике представлены материалы докладов участников из России, Азербайджана, Армении, Белоруссии, Германии, Израиля, Казахстана, Монголии, Нидерландов, Норвегии, Польши, Словении, Узбекистана, Украины, Финляндии, Чехии, и других стран.

**ISBN 978-5-7741-0358-4**

© Институт экологии растений и животных УрО РАН, 2019  
© Оформление, Гуманитарный университет, 2019

# **ECOLOGY AND EVOLUTION: NEW CHALLENGES**

**PROCEEDINGS OF THE INTERNATIONAL SYMPOSIUM  
DEDICATED TO THE 100<sup>TH</sup> ANNIVERSARY OF THE RUSSIAN  
ACADEMICIAN S. S. SHWARTZ  
RUSSIA, EKATERINBURG, APRIL 1–5, 2019**

Ekaterinburg  
2019

**Ecology and Evolution: New Challenges:** Proceedings of the International Symposium dedicated to the celebration of 100<sup>th</sup> anniversary of RAS Academician S. S. Shwartz (**April 1–5, 2019**, Ekaterinburg, Russia). — Ekaterinburg: Liberal Arts University — University for Humanities, 2019. — 698 p.

The International Symposium '*Ecology and evolution: New challenges*' was dedicated to the celebration of S. S. Shwartz' 100<sup>th</sup> anniversary. RAS Academician S. S. Shwartz (1919–1976) was a prominent Russian ecologist whose contribution to the field of population and evolution ecology is hard to overestimate. He is deservedly regarded as the father of the Ural ecological scientific school. He was also the founder and editor-in-chief of the Russian Journal of Ecology. S. S. Shwartz was awarded a number of state civilian decorations and awards, including A. N. Severtsov' Award.

The Symposium was aimed at facilitating discussions among its participants around pressing issues of fundamental ecology associated with global anthropogenic and climatic changes in biota. The discussions focused on the current state and prospects of solving urgent ecological problems arising in the fields of theoretical ecology, population and evolutionary ecology, ecological morphology, ecophysiology, ecological genetics, phylogeography, historical ecology, paleoecology, radiation ecology, ecotoxicology as well as the ecology of communities and phylogenetics. New theoretical concepts in the fields of evolutionary and population synecology were presented, along with most recent advancements at the interface between molecular genetics, phylogenetics and ecology. The historical aspects of the development of modern ecology were discussed. A particular attention was paid to contemporary views on evolution, novel approaches to investigating the biological diversity of various groups of organisms, the methods of ecological forecasting and modelling, as well as to the technologies of rational environmental management, facilitating the application of scientific achievements in practice.

This book of Proceedings presents Symposium papers delivered by participants from Russia, Azerbaijan, Armenia, Belarus, Germany, Israel, Kazakhstan, Mongolia, the Netherlands, Norway, Poland, Slovenia, Uzbekistan, Ukraine, Finland, Czech Republic, and others.

### *Acknowledgments*

We express our appreciation to the Department of Foreign Languages,  
Institute of Philosophy and Law UB RAS,  
for language assistance in organizing the Symposium.

ISBN 978-5-7741-0358-4

© Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, 2019  
© Liberal Arts University — University for Humanities, 2019

**ЭКОЛОГИЯ ПРОЦЕССОВ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗЛОЖЕНИЯ****Мухин В. А.<sup>1,2</sup>, Диярова Д. К.<sup>1</sup>, Воронин П. Ю.<sup>3</sup>**<sup>1</sup>*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*<sup>2</sup>*Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия*<sup>3</sup>*Институт физиологии растений РАН, г. Москва, Россия*e-mail: [victor.mukhin@ipae.uran.ru](mailto:victor.mukhin@ipae.uran.ru)

Биологический круговорот экосистем основывается на сочетании двух процессов — продуцирования и разложения органических веществ, баланс которых имеет для экосистем и биосферы важнейшее значение (Одум, 1975) и требует и соответствующего сбалансированного их изучения. Однако в современной экологии наблюдается дисбаланс в изучении процессов продукции и деструкции — преимущественное внимание специалистов сконцентрировано на изучении первых. Лишь в последнее время интерес к изучению экологии процессов биологического разложения заметно усилился. Во многом это связано с накоплением парниковых газов в атмосфере и оценкой газо- и климатрегулирующих функций лесных экосистем.

Леса вносят наибольший вклад в продукционные процессы наземной биоты (Родин, Базилевич, 1965; Болин, 1972; Заварзин, 2006; Кудеяров и др., 2007). Специфической особенностью их биологического круговорота является наличие большого по объему, медленно реализуемого пула углерода и биофильных элементов, аккумулируемых в древесине, что является адаптацией древесных растений к существованию в экстраялювиальных условиях (Пономарева, 1976). В лесах России объем этого пула составляет около 30 Гт С (Кудеяров и др., 2007). Мобилизация элементов древесного пула достигается в результате биологического разложения древесного дебриса — процесса, инициируемого и контролируемого дереворазрушающими организмами.

Вся совокупность имеющихся сегодня данных свидетельствует об эдификаторной роли ксилотрофных базидиальных грибов в сообществах ксилофильных организмов, осуществляющих биологическое разложение древесины (Мухин, 1981, 2015; Заварзин, 2006; Заварзин, Заварзина, 2009). Биологическое разнообразие этих грибов невелико и составляет, например, в евроазиатской части Голарктики около 800 видов (Мухин, 1978). Для них характерна трофическая специализация, выражающаяся в преимущественном развитии на древесине растений определенных таксонов и фракций древесных остатков. Это результат сопряженной эволюции древесных растений и ксилотрофных грибов (Мухин, 1986, 1993). Вследствие этого сообщества ксилотрофных грибов представляют собой не случайный набор видов, а коэволюционно сформировавшиеся устойчивые симбиотические ассоциации, состав и структура которых модифицируются региональ-

ными экологическими факторами. К числу важных черт процессов разложения древесного дебриса необходимо отнести их «конвейерную» организацию, при которой каждый из временных этапов осуществляется специализированной группой грибов, а также их многолетний характер (Степанова, Мухин, 1979; Мухин, 1993; Мухин, Воронин, 2007).

При разложении древесного дебриса потребляется  $O_2$  и эмитируется  $CO_2$ . Масштабы этого процесса, который образно можно назвать биологическим горением древесного дебриса, характеризуют следующие цифры: при ежегодной эмиссии  $CO_2$  в лесах России от разложения древесного дебриса, равной в углеродном эквиваленте 213 Мт (Кудеяров и др., 2007), потребление  $O_2$  составляет около 600 Мт. По объему ежегодной эмиссии диоксида углерода разложение древесины является вторым (после почвы) по значимости природным источником данного парникового газа на территории РФ (Кудеяров и др., 2007). Это говорит об исключительной роли ксилотрофных грибов в углеродном цикле лесных экосистем и их газо- и климатрегулирующих функциях.

Основным предиктором  $CO_2$ -эмиссионной активности древесного дебриса при его микогенном разложении является температура, повышение которой только на один градус увеличивает эмиссию  $CO_2$  в лесах России на 90 Мт/год (Мухин и др., 2010, 2016). Влажность также важный фактор  $CO_2$ -эмиссионной активности, значительно (в 3 раза) усиливающий температурный эффект (Мухин и др., 2015, 2016). Поэтому изменение климата однозначно окажет большое влияние на продукцию  $CO_2$  при биологическом разложении древесины и соответственно на потоки этого парникового газа из лесных экосистем в атмосферу.

Малоизвестной, можно сказать недооцененной, является роль ксилотрофных грибов в азотном цикле лесных экосистем. Их древесный пул — это крупный резервуар азота, притом, что его содержание в древесине крайне низкое (Ванин, 1934; Watkinson et al., 2006). Суммарно в древесном пуле лесов России аккумулировано около 70 Мт азота, и это второй по значимости (после почвы) резервуар длительного депонирования данного элемента. Анализ соотношения стабильных изотопов азота в древесине и ксилотрофных грибах показывает, что у них азотный обмен, скорее всего, закрытый и это делает их своего рода геохимическими ловушками, предотвращающими вынос данного элемента из лесных экосистем (Мухин и др., 2013, 2014; Мухин, 2015; Мухин, Диярова, 2015). Это соответствует представлениям других авторов (Wardle, 2002; Wardle et al., 2004; Lindahl et al., 2002; Lal, 2004), согласно которым при разложении древесного дебриса азот не поступает напрямую в почву, а остается в мицелии, играющего роль азотного резервуара. По оценкам Baath, Söderström (1979), этот резервуар может содержать до 20% почвенного азота. Необходимо отметить и исключительную роль ксилотрофных грибов в образовании почвенного, водного гумуса в экосистемах бореально-лесной зоны (Заварзин, Заварзина, 2009).

На наш взгляд, эти данные свидетельствуют об исключительной роли ксилотрофных грибов в биологическом круговороте, газо- и климатрегулирующих

функциях лесных экосистем, которые Г. А. Заварзин (2007) характеризует как древесно-мицелиальные биоценозы. Совместная жизнедеятельность базидиальных ксилотрофных грибов с древесными растениями лежит в основе сбалансированного биологического круговорота лесных экосистем, но их биосферное значение как основных деструкторов древесины недооценивается (Заварзин, 2007; Мухин, 2015). В настоящее время деятельность человека угрожает нарушением этого жизненно важного экологического баланса. Можно назвать две достаточно очевидные и взаимосвязанные причины этого. Во-первых, в ходе антропогенной трансформации лесных экосистем высоко адаптированные, коэволюционно сложившиеся комплексы ксилотрофных грибов с К-стратегиями замещаются менее приспособленными и менее активными деструкторами древесного дебриса, основу которых составляют грибы с r- и L-стратегиями, как правило, положительно реагирующие на антропогенные нагрузки (Мухин и др., 2000). Во-вторых, на интенсивность и стабильность процессов разложения древесного дебриса негативно влияет снижение биологического разнообразия ксилотрофных грибов — одной из составляющей адаптивного потенциала грибных сообществ (Mukhin, 2000).

Все изложенное выше свидетельствует об актуальности, высокой научной и практической значимости изучения экологии процессов биологического разложения как в целом, так и в лесных экосистемах в частности. В случае последних центральным вопросом, является изучение биологического разнообразия и экологии базидиальных дереворазрушающих грибов — уникальной биосферно-значимой группы организмов, жизнедеятельность которых лежит в основе биологического круговорота и самого существования лесных экосистем.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, частично поддержана Комплексной программой УрО РАН (проект № 18-4-4-44).

## ECOLOGY OF BIODEGRADATION PROCESSES

Mukhin V. A.<sup>1,2</sup>, Diyarova D. K.<sup>1</sup>, Voronin P. Yu.<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia*

<sup>2</sup>*Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia*

<sup>3</sup>*Institute of Plant Physiology RAS, Moscow, Russia*

e-mail: [victor.mukhin@ipae.uran.ru](mailto:victor.mukhin@ipae.uran.ru)

The ecology of biodegradation processes in forest ecosystems and role of wood-decay Basidiomycetes of the unique biosphere-significant group of organisms are capable to wood decomposition, mobilization of carbon, nitrogen and the other elements accumulated in woody pool are reviewed.

**Key words:** *forest ecosystems, wood pool, wood-decaying fungi, biodiversity, biodegradation.*

Научное издание

**ЭКОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ: НОВЫЕ ГОРИЗОНТЫ.  
МАТЕРИАЛЫ МЕЖДУНАРОДНОГО СИМПОЗИУМА,**  
посвященного 100-летию академика С. С. Шварца  
(1–5 апреля, 2019, г. Екатеринбург).

Сборник материалов международного симпозиума.

Ответственные редакторы  
Д. В. Веселкин, А. Г. Васильев,  
Редактор К. И. Ушакова

Корректоры Е. Ю. Захарова, А. О. Шкурихин, Ю. В. Городилова, Д. К. Диярова  
Перевод В. В. Тарасов, Н. И. Тарасова, Е. Б. Григоркина, Е. А. Кузьмина,  
К. В. Маклаков, Н. И. Марков, Н. Г. Попова  
Компьютерная верстка И. Б. Головачёв

Подписано к публикации 25.03.2019  
Формат 170×240/16. Уч. изд. л. 43,63  
Гуманитарный университет  
620041, г. Екатеринбург,  
ул. Железнодорожников, 3.  
Лицензия № 2114 от 26.04.2016