

На правах рукописи



Диярова Дарья Камилевна

**УГЛЕРОДНО-КИСЛОРОДНЫЙ ГАЗООБМЕН ДРЕВЕСНОГО
ДЕБРИСА ПРИ МИКОГЕННОМ РАЗЛОЖЕНИИ**

03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2020

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук

Научный руководитель	Мухин Виктор Андреевич доктор биологических наук, профессор, заслуженный деятель науки РФ
Официальные оппоненты:	Бобкова Капитолина Степановна доктор биологических наук, профессор, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук», главный научный сотрудник отдела лесобиологических проблем Севера
	Переведенцева Лидия Григорьевна доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Пермский государственный национальный исследовательский университет», профессор кафедры ботаники и генетики растений
Ведущая организация	Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»

Защита состоится «24» ноября 2020 г. в 11-00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; факс: (343) 260-82-56, E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии растений и животных УрО РАН, <http://ipae.uran.ru>

Автореферат разослан «17» сентября 2020 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Золотарева Наталья Валерьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. На леса приходится около 90% наземных запасов углерода (Schlesinger, 1977; Кольмайер и др., 1987) и одна из ключевых их экологических функций – это регуляция баланса углерода в атмосфере (Исаев, Коровин, 2006; Пулы и потоки ..., 2007; A Large and Persistent Carbon Sink..., 2011; Кокорин и др., 2013; The global carbon budget..., 2013; Замолодчиков и др., 2014; Углерод в лесных и болотных экосистемах..., 2014). Особенностью углеродного цикла лесных экосистем является наличие в них большого по объему древесного пула углерода, важной частью которого является древесный дебрис (Пулы и потоки ..., 2007; Harmon, 2009; Global relationship of wood..., 2014; Поток углерода от валежа..., 2017; Сезонная изменчивость..., 2020). Мобилизация углерода и других биогенных элементов древесного пула достигается в результате биологического разложения древесного дебриса – процесса, инициируемого и контролируемого дереворазрушающими организмами и обеспечивающего круговорот углерода в наземных экосистемах (Соловьев, 1973; Hobbie, 1992; Мухин, Воронин, 2007; The trait contribution..., 2010).

Ведущую роль в разложении древесного дебриса играют грибы из отдела Basidiomycota (ксилотрофные базидиомицеты), представленные в лесах Бореальной области Северного полушария 900-1700 видами (Мухин, 1979; Gilbertson, 1980). Они являются высокоспециализированными организмами (Рипачек, 1967; Neilmann-Clausen, Boddy, 2008), способными к твердофазной ферментации лигноцеллюлозного комплекса (Рабинович и др., 2001). Их способность к разложению отдельных компонентов древесины варьирует, но в целом они могут разрушать все ее компоненты (Степанова, Мухин, 1979; ten Have, Teunissen, 2001) и являются единственной группой организмов, способных к биохимической конверсии древесины (Мухин и др., 2015). Однако, как подчеркивает Заварзин (2006), их биосферная роль как основных деструкторов древесного дебриса недооценивается.

Цель работы – изучение углеродно-кислородного газообмена древесного дебриса при разложении ксилотрофными базидиальными грибами (Basidiomycota, Agaricomycetes). **Задачи:**

1. Изучить углеродно-кислородный баланс газообмена древесного дебриса и эффективность микогенной окислительной конверсии органического углерода в диоксид.

2. Изучить связь углеродно-кислородного баланса и эффективности окислительной конверсии с эколого-физиологическими особенностями грибов-деструкторов, субстратным и гидротермическим факторами.

3. Изучить CO_2 -эмиссионную активность древесного дебриса при микогенном разложении, ее связь с субстратными факторами и эколого-физиологическими особенностями грибов-деструкторов.

4. Изучить и количественно охарактеризовать влияние гидротермических условий на CO_2 -эмиссионную активность древесного дебриса.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Углеродно-кислородный баланс газообмена и эффективность окислительной конверсии углерода относительно константные характеристики процессов микогенного разложения древесного дебриса.

2. CO_2 -эмиссионная активность древесного дебриса – это сильно варьирующая со сложной многофакторной детерминацией характеристика газообмена, но ее основными предикторами являются температура и влажность.

Научная новизна. Впервые подробно охарактеризован углеродно-кислородный газообмен древесного дебриса при его разложении разными видами и эколого-физиологическими группами ксилотрофных базидиальных грибов. Дана количественная оценка связи углеродно-кислородного баланса, микогенной эффективности и активности окислительной конверсии древесного углерода в CO_2 с эколого-физиологическими особенностями грибов-деструкторов, субстратными и климатическими факторами.

Теоретическая и практическая значимость. Результаты исследования раскрывают особенности возвратной части углеродного цикла лесных экосистем,

связанной с разложением древесного дебриса и окислительной конверсией органического углерода в CO₂, и необходимы для создания научно-обоснованной системы мониторинга за потоками парниковых газов. Они могут быть использованы для новых, перспективных разработок в биотехнологической промышленности, создания эффективных методов защиты древесины, древесных материалов от биоповреждений. Результаты работы используются в курсах «Микология и фитопатология», «Альгология и микология», «Экологическая физиология грибов», «Экология процессов биологического разложения», читаемых студентам департамента биологии и фундаментальной медицины Института естественных наук и математики Уральского федерального университета имени первого Президента России Б.Н. Ельцина.

Степень достоверности и апробация результатов. Надежность и обоснованность выводов и защищаемых положений диссертационной работы основывается на большом объеме экспериментальных материалов, полученных с использованием современных методов обработки, анализа и оценки данных, а также апробацией полученных результатов.

Основные положения и результаты работы представлены на 15 всероссийских и 9 международных конференциях, в том числе Международной конференции «Резервуары и потоки углерода в лесных и болотных экосистемах бореальной зоны» (Сыктывкар, 2011), VIII Международной конференции «Проблемы лесной фитопатологии и микологии» (Ульяновск, 2012), Международной научной конференции «Forestry: Bridge to the Future» (София, 2015), Всероссийской научной конференции «Научные основы устойчивого управления лесами» (Москва, 2014, 2016), Международном симпозиуме «Экология и эволюция: новые горизонты» (Екатеринбург, 2019).

Работа выполнена при поддержке проектов РФФИ № 10-04-96055, № 12-04-00684, № 15-04-06881; проекта программы Президиума РАН «Живая природа» № 10-П-4-1057; проекта программы Президиума УрО РАН № 12-С-4-1032, № 15-12-4-27; комплексной программы фундаментальных исследований УрО РАН № 18-4-4-

44; проектов Президиума УрО РАН для молодых ученых и аспирантов № 13-4-НП-578, № 14-4-НП-196.

Личный вклад автора. Личный вклад автора заключается в сборе полевых материалов, проведении аналитических работ по изучению газообмена древесного дебриса, в обработке и обобщении результатов, формулировании целей, задач, выводов, защищаемых положений и написании диссертационной работы.

Публикации. Основное содержание диссертационной работы отражено в 29 публикациях, в том числе 3 статьи в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК при Министерстве науки и высшего образования РФ.

Структура и объем диссертационной работы. Диссертация состоит из введения, 8 глав, выводов, списка литературы и 4 приложений. Работа изложена на 166 страницах, основной текст диссертации содержит 29 таблиц и 29 рисунков. Список литературы включает в себя 230 источников, из них 115 на русском и 115 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю д.б.н., профессору, заслуженному деятелю науки РФ В.А. Мухину. Выражаю благодарность руководству биологической станции УрФУ за помощь в организации полевых работ; д.б.н., профессору филиала «Угреша» университета «Дубна» М.Л. Гитарскому и руководству Валдайского филиала ГГИ за помощь в организации работ на исследовательском полигоне «Таежный лог»; д.б.н., профессору РАН Д.В. Веселкину (ИЭРиЖ УрО РАН) за консультации по обработке полученных данных и многим другим коллегам за всестороннюю поддержку.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основная часть работ выполнена на Биологической станции УрФУ, расположенной в Сысертском районе Свердловской области (56°36'5" с.ш., 61°3'24" в.д.). Зональная растительность – предлесостепные сосново-березовые леса из *Betula pendula* Roth, *Pinus sylvestris* L., *Populus tremula* L., в поймах рек – заросли из *Alnus incana* (L.) Moench, *Padus avium* Mill., *Salix* sp. (Флора и растительность..., 2003).

Часть работ (отбор образцов древесных остатков *Abies sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb.) проведена в окрестностях г. Кировград Свердловской области (57°26'00" с. ш., 60°04'00" в. д.) и в Валдайском районе Новгородской области, (57°57.76' с.ш., 33°20.34' в.д.) на полигоне «Таежный лог» Валдайского филиала Государственного гидрологического института (изучение температурного режима древесных остатков).

Объекты исследования – древесный дебрис *Abies sibirica*, *Alnus incana*, *Betula pendula*, *Padus avium*, *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *Populus tremula*, *Salix* sp., *Sorbus aucuparia*, разрушаемый ксилотрофными базидиомицетами: 72 вида 8 порядков, 19 семейств, 52 родов, класса Agaricomycetes, отдела Basidiomycota. Видовую диагностику грибов осуществляли с использованием стандартных микологических методов (Бондарцев, 1953; Ryvarden, Gilbertson, 1993). Номенклатура грибов приведена по MycoBank Database (<http://www.mycobank.org>).

Методы исследования. В работе реализован эколого-физиологический подход, позволяющий изучать различные экологические аспекты газообмена древесного дебриса и экологии дереворазрушающих грибов по параметрам их газообмена.

Подготовка образцов для газометрического анализа. Образцы древесного дебриса готовили непосредственно перед проведением газометрического анализа из древесных остатков с базидиокарпами ксилотрофных грибов. Их очищали от посторонних органических остатков, измеряли длину, диаметр, влажную массу. Размер образцов варьировал в зависимости от экспериментальных задач, но не превышал 12 см в длину и 4.0-5.0 см в диаметре. В общей сложности проанализирован газообмен 700 образцов древесного дебриса и 150 базидиокарпов грибов-деструкторов.

Измерение углеродно-кислородного газообмена. Образцы древесного дебриса с базидиокарпами и без базидиокарпов грибов, а также отделенные от субстратов базидиокарпы помещали в открытые экспозиционные камеры (в зависимости от задач их объем варьировал от 0.27 до 9.0 л) и ставили в термостат при температуре +20 °C на 1-2 ч, затем герметично закрывали, измеряли содержание в них CO₂ и O₂ и

экспонировали в течение 2-3 ч. По окончании экспозиции измеряли содержание в камерах исследуемых газов и по разности их концентраций в начале и в конце экспозиции рассчитывали отношение объемов образовавшегося CO_2 и потребленного O_2 ($\text{CO}_2:\text{O}_2$), а также с учетом объема камер и образцов и длительности экспозиции удельную CO_2 -эмиссионную активность.

Концентрацию O_2 и CO_2 оценивали с помощью газоанализатора CO_2/O_2 (ООО «Микросенсорная техника», Россия). Содержание CO_2 в камере измеряли в об. % в диапазоне высокой (>1000 ppm) или в ppm при низкой концентрации (0-1000 ppm), погрешность измерений ± 20 ppm. Концентрацию O_2 измеряли в об. %, погрешность измерений ± 0.2 об. %.

Изучение температурного режима древесных остатков, зависимости газообмена древесного дебриса от влажности и температуры. Температурный режим древесных остатков изучали в южнотаежных ельниках Валдайской возвышенности на примере крупномерных (35-40 см в диаметре) еловых валежных стволов, разрушаемых *F. pinicola*. Температуру на поверхности и внутри стволов на глубине 2, 5 и 15 см измеряли с периодичностью 10 минут с помощью термографов iButton DS1921 (Maxim Integrated, США). Температурная зависимость CO_2 -эмиссионной активности древесного дебриса, а также ее связь с влажностью была проанализирована на образцах древесных остатков березы без базидиокарпов при температуре +10, +20, +30, +40 °C и относительной/абсолютной влажности 40/63, 55/125 и 70/ 235%.

Изучение суточной и сезонной динамики эмиссии CO_2 . Суточная динамика CO_2 -эмиссионной активности древесного дебриса была изучена на образцах древесины березы, разрушаемой *F. fomentarius*. Образцы помещали в камеры объемом 9.0 л и экспонировали при температуре окружающей среды, которую регистрировали с интервалом 10 минут с помощью Data Logger DT-171. С интервалом 3 часа измеряли в камерах CO_2 и O_2 , после чего газовый состав обновляли, закачивая воздух. Изучение сезонной динамики CO_2 -эмиссионной активности древесного дебриса проведено на древесных остатках березы, сосны, разрушаемых *F. fomentarius*, *P. betulinus*, *F. pinicola*. Образцы экспонировали в

камерах объемом 9.0 л при температуре окружающей среды с октября по май. Температуру окружающего воздуха и внутри камер регистрировали синхронно 8 раз в сутки с помощью термографов. Содержание CO₂ и O₂ в камерах осенью и весной измеряли с интервалом 1 неделя, зимой – 2-3 недели. После каждого измерения газовую среду обновляли, прокачивая через камеры воздух.

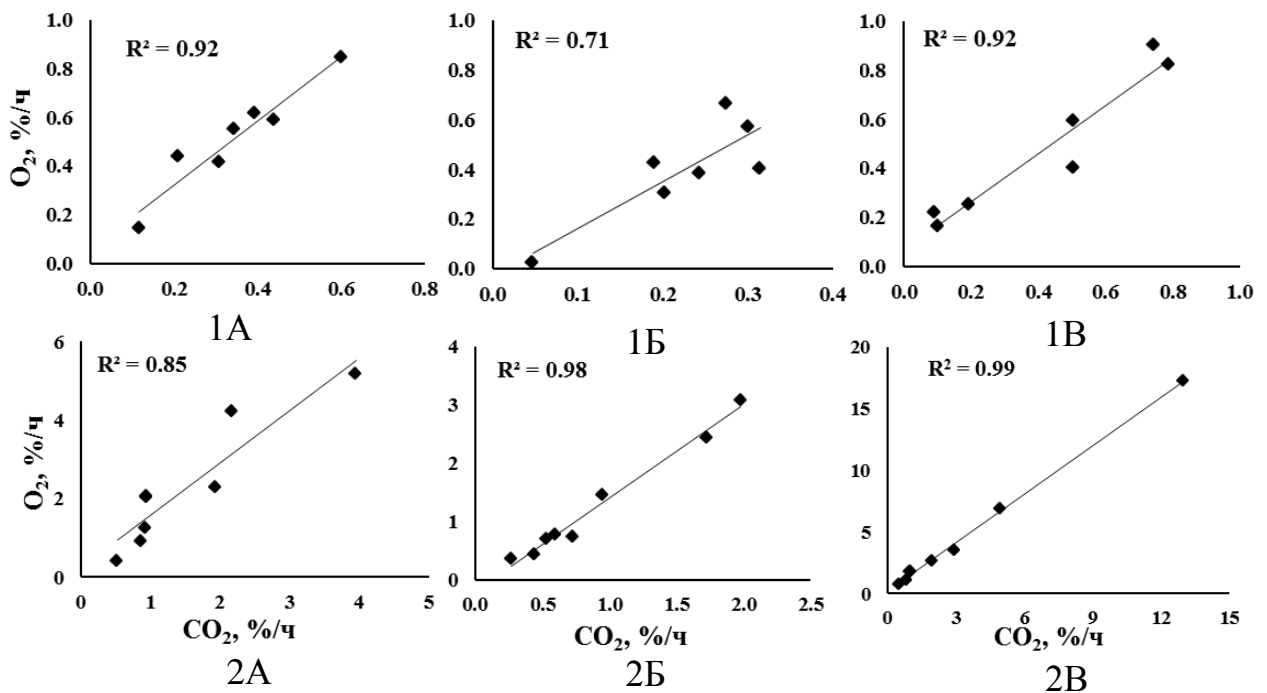
Изучение влагоемкости и водоудерживающей способности древесных остатков. Изучение влагоемкости и водоудерживающей способности древесных остатков проведено на образцах древесины березы, сосны в лабораторных условиях – оценивали сколько грамм воды впитывают и теряют в минуту образцы при комнатной температуре. В качестве контроля выступали такие же по размерам образцы непораженной грибами древесины. Водоудерживающая способность древесных остатков была изучена и в полевых условиях на примере образцов древесины березы с базидиокарпами грибов. Образцы находились 14 суток при естественной температуре и влажности воздуха. Температуру и влажность воздуха оценивали каждые 10 минут с помощью Data Logger DT-1, с периодичностью 3-5 часов образцы взвешивали для оценки их влажной массы.

Статистический анализ. Статистическая обработка данных проведена с использованием программы Statistica 8.0 (StatSoft Inc., США). Для парных сравнений использовали критерий Стьюдента (*t*-тест), для множественных – однофакторный дисперсионный анализ, некоторые сравнения выполнены с использованием критерия Тьюки (Tukey's HSD test). Для характеристики связей между переменными использованы коэффициенты корреляции Пирсона (*r*) и Спирмена (*r_s*). При невозможности использования параметрических критериев, оценка значимости различий между средними выполнена с использованием непараметрического критерия Манна-Уитни (Mann-Whitney *U*-test). При описании результатов статистического оценивания приведены значения соответствующего критерия и уровни его значимости. Средние арифметические значения (*m*) приведены со стандартными ошибками (*SE*) или стандартными отклонениями (*SD*).

Глава 2. УГЛЕРОДНО-КИСЛОРОДНЫЙ БАЛАНС ГАЗООБМЕНА ДРЕВЕСНОГО ДЕБРИСА

При изучении эмиссии CO_2 от разложения древесного дебриса основное внимание уделяется оценкам ее объемов и активности, тогда как углеродно-кислородный баланс практически не рассматривается.

Сопряженность потоков CO_2 и O_2 . Для газообмена древесного дебриса при его микогенном разложении характерна тесная положительная связь между потреблением O_2 и выделением CO_2 . Это типично для газообмена древесных остатков с базидиокарпами, без них и отделенных базидиокарпов (Рисунок 1).



1 – *Daedaleopsis tricolor*, 2 – *Haploporus nidulans*, 1А, 2А – древесина с базидиокарпами, 1Б, 2Б – древесина без базидиокарпов, 1В, 2В – базидиокарпы, R^2 – коэффициент детерминации

Рисунок 1 – Сопряженность потоков CO_2 и O_2 в газообмене древесного дебриса при его разложении ксилотрофными грибами

Углеродно-кислородный баланс газообмена древесного дебриса. Углеродно-кислородный баланс при микогенном разложении древесного дебриса складывается из дыхательного газообмена базидиокарпов и мицелия ксилотрофных грибов.

Газообмен древесных остатков с базидиокарпами грибов. $\text{CO}_2:\text{O}_2$ варьирует в пределах 0.6-0.9, а в среднем равно 0.8 ± 0.02 , связь между $\text{CO}_2:\text{O}_2$ и видом грибов-деструкторов отсутствует: $F_{(21, 74)} = 1.00$, $p = 0.48$. Нет различий по $\text{CO}_2:\text{O}_2$ и в газообмене древесных остатков, разрушаемых грибами с многолетними и однолетними базидиокарпами: 0.8 ± 0.02 и 0.8 ± 0.07 соответственно. Значимые ($p = 0.01$), но слабые различия по $\text{CO}_2:\text{O}_2$ есть у древесных остатков с белой (0.7 ± 0.01) и бурой (0.8 ± 0.05) гнилью.

Газообмен древесных остатков без базидиокарпов грибов. Среднее значение $\text{CO}_2:\text{O}_2$ составляет 0.8 ± 0.02 , видовые различия по $\text{CO}_2:\text{O}_2$ отсутствуют ($F_{(21, 74)} = 1.00$, $p = 0.37$). Газообмен древесных остатков, разрушаемых грибами с однолетними и многолетними базидиокарпами и с бурой (0.8 ± 0.05) и белой (0.7 ± 0.01) гнилью по $\text{CO}_2:\text{O}_2$ не отличается.

Газообмен базидиокарпов грибов. $\text{CO}_2:\text{O}_2$ в газообмене базидиокарпов 0.7 ± 0.02 и не отличается от аналогичного показателя газообмена древесных остатков: $F_{(2, 285)} = 0.237$, $p = 0.78$. У базидиокарпов разных видов различия по $\text{CO}_2:\text{O}_2$ отсутствуют: $F_{(19, 73)} = 0.86$ ($p = 0.63$). Согласно t -тесту, нет отличий по $\text{CO}_2:\text{O}_2$ ($p = 0.27$) у базидиокарпов грибов белой и бурой гнили – 0.7 ± 0.02 и 0.8 ± 0.07 соответственно, – а также ($p = 0.73$) у многолетних (0.7 ± 0.04) и однолетних (0.7 ± 0.03). Нет различий ($p = 0.79$, t -тест) по $\text{CO}_2:\text{O}_2$ и у базидиокарпов грибов-деструкторов хвойных (0.7 ± 0.02) и лиственных (0.8 ± 0.04) древесных остатков.

Глава 3. УГЛЕРОДНО-КИСЛОРОДНЫЙ БАЛАНС ГАЗООБМЕНА ДРЕВЕСНОГО ДЕБРИСА: СУБСТРАТНЫЕ ФАКТОРЫ

Древесина для ксилотрофных грибов – это не только трофический ресурс, но и среда обитания, что делает субстратный фактор одним из важнейших для данной группы организмов.

Газообмен лиственных и хвойных древесных остатков. Углеродно-кислородный баланс газообмена лиственных (*Betula*, *Alnus*, *Padus*, *Populus*, *Salix*) и хвойных (*Pinus*, *Picea*, *Abies*) древесных остатков при наличии на них базидиокарпов обнаруживает небольшие, но значимые ($p = 0.01$, t -тест) различия:

0.7±0.02 и 0.8±0.04 соответственно. Газообмен хвойных и лиственных древесных остатков без базидиокарпов по CO₂:O₂ не отличается: 0.8±0.03 и 0.8±0.01.

Газообмен древесных остатков при разном уровне их деструкции. В предлесостепных сосново-березовых лесах степень деструкции лиственных и хвойных древесных остатков значимо различается ($p = 0.001$, t -тест): 46.4±0.7 и 38.1±1.45% соответственно. Корреляционный анализ показывает отсутствие связи CO₂:O₂ с уровнем деструкции лиственных ($r = -0.06$, $p = 0.22$) и хвойных ($r = -0.001$, $p = 0.99$) древесных остатков.

Газообмен древесного дебриса и газовый режим. При снижении содержания кислорода от 20.0 до 0.01% и увеличении диоксида углерода с 0.7 до 18.9% CO₂:O₂ слабо меняется: 0.9-1.1 (древесные остатки без базидиокарпов *F. fomentarius*), 0.9-1.0 (отделенные базидиокарпы *F. fomentarius*). Так же реагирует на содержание O₂ и CO₂ в среде углеродно-кислородный баланс газообмена *P. betulinus*: при снижении O₂ с 20.0 до 0.3% и увеличении CO₂ с 0.7 до 18.6% CO₂:O₂ остается практически на одном уровне: 0.9-1.0 (древесные остатки без базидиокарпов), 0.8-0.9 (базидиокарпы).

Глава 4. УГЛЕРОДНО-КИСЛОРОДНЫЙ БАЛАНС ГАЗООБМЕНА ДРЕВЕСНОГО ДЕБРИСА: ГИДРОТЕРМИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Изучение зависимости углеродно-кислородного газообмена древесного дебриса от температуры и влажности представляет большой интерес для понимания климатической детерминации возвратной части углеродного цикла лесных экосистем и ее возможной реакции на изменение климата.

Влажность. Углеродно-кислородный баланс газообмена древесных остатков (с базидиокарпами и без базидиокарпов) лиственных ($r = -0.15$, $p = 0.24$, $r = -0.06$, $p = 0.19$) и хвойных ($r = -0.21$, $p = 0.24$, $r = 0.17$, $p = 0.11$), а также с белой ($r = -0.18$, $p = 0.11$, $r = -0.03$, $p = 0.50$) и бурой ($r = -0.16$, $p = 0.45$, $r = 0.03$, $p = 0.82$) гнилью не зависит от их влажности.

Температура. Углеродно-кислородный баланс газообмена древесного дебриса не относится к категории температурно-зависимых явлений: вне зависимости от

влажности древесных остатков $\text{CO}_2:\text{O}_2$ остается на одном уровне при температуре от +10 до +40 °С (Таблица 1). Независимость углеродно-кислородного баланса от температуры подтверждает и отсутствие у него суточной и сезонной динамики.

Таблица 1 – Углеродно-кислородный баланс ($\text{CO}_2:\text{O}_2$) газообмена древесного дебриса в зависимости от влажности и температуры, $m \pm SE$

Температура, °С	Относительная/абсолютная влажность, %		
	40/63	55/125	70/235
+10	0.8±0.06	0.9±0.05	0.8±0.07
+20	0.7±0.03	0.8±0.04	0.9±0.07
+30	0.9±0.06	0.9±0.05	0.9±0.06
+40	0.9±0.05	0.7±0.03	1.0±0.07

Глава 5. CO_2 -ЭМИССИОННАЯ АКТИВНОСТЬ ДРЕВЕСНОГО ДЕБРИСА

Эмиссия CO_2 при разложении древесного дебриса определяется не только эффективностью, но и активностью окислительной конверсии органического углерода в CO_2 , показателем которой является CO_2 -эмиссионная активность.

Показатели CO_2 -эмиссионной активности древесного дебриса. В простейшем случае показателем CO_2 -эмиссионной активности древесного дебриса является объем CO_2 , продуцируемого древесными остатками за единицу времени – об.%/ч. Однако его нельзя использовать при сравнительном анализе CO_2 -эмиссионной активности древесных остатков разного размера. Это становится возможным при расчетах эмиссии CO_2 на единицу массы (мг $\text{CO}_2/\text{г}/\text{ч}$), объема (мг $\text{CO}_2/\text{дм}^3/\text{ч}$) или площади поверхности (мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2/\text{ч}$) древесных остатков. Из них с объемом продуцируемого CO_2 наиболее тесно коррелирует удельная активность, рассчитанная на единицу площади поверхности древесных остатков: $r = 0.76$ ($p = 0.001$). Активность, рассчитанная на единицу массы древесных остатков, обнаруживает более слабую связь ($r = 0.26$, $p = 0.008$), а на единицу объема ее вообще не обнаруживает ($r = 0.18$, $p = 0.06$). Это связано с тем, что при расчетах эмиссии на объем и массу древесных остатков учитываются не только их активные, но и малоактивные по газообмену части (Рисунок 2).



стрелками указано увеличение степени деструкции

Рисунок 2 – Активные (2) и неактивные (1) по газообмену части древесных остатков при их разложении *Trichaptum fuscoviolaceum*

Эмиссионная активность древесных остатков с базидиокарпами. Варьирует в широких пределах – от 0.06 до 0.32 мг CO₂/г/ч, – а в среднем составляет 0.17±0.01 мг CO₂/г/ч. Наиболее высокая CO₂-эмиссионная активность у древесных остатков с белой гнилью: 0.25-0.32 мг CO₂/г/ч. Нет связи между активностью эмиссии CO₂ с видом грибов-деструкторов ($F_{(21, 74)} = 1.2843$, $p = 0.21$), а также различий по эмиссионной активности древесных остатков с многолетними (0.15±0.04 мг CO₂/г/ч) и однолетними (0.17±0.01 мг CO₂/г/ч) базидиокарпами ($p = 0.26$, U -test).

Эмиссионная активность базидиокарпов ксилотрофных грибов. Колеблется от 0.32±0.06 мг CO₂/г/ч (*F. fomentarius*) до 4.52±1.45 мг CO₂/г/ч (*Postia caesia*) и обнаруживает связь с видом грибов-деструкторов: $F_{(21, 74)} = 3.1471$, $p = 0.001$. Базидиокарпы грибов белой и бурой гнили отличаются ($p = 0.005$, U -test) по CO₂-эмиссионной активности: 1.08±0.13 мг CO₂/г/ч – у первых и 2.66±0.53 мг CO₂/г/ч – у вторых. Есть различия ($p = 0.02$, U -test) по эмиссионной активности между однолетними и многолетними базидиокарпами: 1.55±0.19 и 0.65±0.22 мг CO₂/г/ч соответственно.

Эмиссионная активность древесных остатков без базидиокарпов. CO₂-эмиссионная активность древесных остатков без базидиокарпов заметно ниже (0.12±0.01 мг CO₂/г/ч), чем с базидиокарпами и обнаруживает связь с видом грибов-

деструкторов: $F_{(21, 74)} = 2.6905$, $p = 0.001$. Она значимо ($p = 0.0001$, U -test) выше (0.14 ± 0.01 мг $\text{CO}_2/\text{г/ч}$) у древесных остатков с белой, чем с бурой (0.06 ± 0.007 мг $\text{CO}_2/\text{г/час}$) гнилью и у древесных остатков с однолетними базидиокарпами (0.13 ± 0.01 мг $\text{CO}_2/\text{г/ч}$).

Биомасса субстратного мицелия. Эмиссия CO_2 древесными остатками без базидиокарпов – это результат дыхательной активности мицелия грибов. Он составляет от 10 до 340 мг/г древесных остатков, в среднем около 130 мг или 13%. Это согласуется с данным Степановой, Мухина (1979), согласно которым, грибы тратят на мицелий 20% потребляемых веществ, а также данным Jones, Worrall (1995), показавших, что мицелий составляет около 16% от массы древесины. Древесные остатки с бурой гнилью отличаются ($p = 0.004$, U -test) более низким (3.4%) содержанием мицелия, чем с белой гнилью (15.4%).

Глава 6. СУБСТРАТНЫЙ ФАКТОР CO_2 -ЭМИССИОННОЙ АКТИВНОСТИ ДРЕВЕСНОГО ДЕБРИСА

Таксономическая принадлежность древесных остатков, их физико-химические особенности, размер являются экологическими детерминантами биологического разложения древесного дебриса (Мухин, 1993).

Эмиссионная активность лиственного и хвойного дебриса. Эмиссионная активность древесных остатков *Betula*, *Alnus*, *Padus*, *Populus*, *Salix* при наличии на них базидиокарпов грибов в 1.5 раза выше ($p = 0.03$, U -test), чем древесных остатков *Pinus*, *Picea*, *Abies*: 0.18 ± 0.01 мг $\text{CO}_2/\text{г/ч}$ против 0.12 ± 0.01 мг $\text{CO}_2/\text{г/ч}$. Более высокая (в 1.4 раза) CO_2 -эмиссионная активность лиственного дебриса и при отсутствии базидиокарпов грибов – 0.13 ± 0.01 мг $\text{CO}_2/\text{г/ч}$ против 0.09 ± 0.01 мг $\text{CO}_2/\text{г/ч}$ у хвойного. Более высокую CO_2 -эмиссионную активность лиственного дебриса подтверждают и результаты экспериментальной оценки эмиссионной активности древесных остатков березы и сосны при их разложении одним и тем же видом гриба – в 2-3 раза выше при разложении лиственной древесины.

Эмиссионная активность разноразмерных древесных остатков. Эмиссионная активность древесных остатков отрицательно связана с их массой

($r = -0.99$, $p = 0.003$) и объемом ($r = -0.62$, $p = 0.005$). Отрицательная связь между CO_2 -эмиссионной активностью и площадью древесных остатков ($r = -0.38$), но она не достигает значимого уровня: $p = 0.21$.

Эмиссионная активность при разном уровне деструкции. Зависимости CO_2 -эмиссионной активности древесных остатков от степени их деструкции не наблюдается как при разложении лиственной ($F_{(2, 393)} = 1.53$, $p = 0.21$), так и хвойной ($F_{(2, 80)} = 2.00$, $p = 0.14$) древесины (Таблица 2).

Таблица 2 – CO_2 -эмиссионная активность лиственного и хвойного дебриса (мг $\text{CO}_2/\text{г/ч}$) с разной степенью деструкции

Степень деструкции, %	CO_2 -эмиссионная активность	
	Лиственный дебрис	Хвойный дебрис
10-30	0.13±0.01	0.11±0.01
31-50	0.16±0.01	0.08±0.007
>50	0.16±0.008	0.12±0.01

CO_2 -эмиссионная активность и газовый фактор. Пониженное содержание O_2 и повышенное CO_2 оказывает значимо ($p = 0.001$) сильное отрицательное влияние на CO_2 -эмиссионную активность древесного дебриса ($r_s = -0.83-0.99$). Длительное пребывание (3 суток) в 100% углекислотной атмосфере не является критичным для CO_2 -эмиссионной активности древесных остатков – в воздушной среде она быстро восстанавливается.

Глава 7. ВЛАЖНОСТЬ КАК ФАКТОР CO_2 -ЭМИССИОННОЙ АКТИВНОСТИ ДРЕВЕСНОГО ДЕБРИСА

Влажность – это один из важнейших факторов эмиссионной активности дебриса (Chambers et al., 2001; Bond-Lamberty et al., 2002; Wang et al., 2002; Mackensen et al., 2003; Olajuyigbe et al., 2012; Мухин и др., 2015).

Влажность древесных остатков. В естественных условиях влажность древесных остатков колеблется от 38.5 до 56.5%. Высокой влажностью отличаются

древесные остатки *Alnus incana* и *Betula pendula* (51-57%), а минимальной (менее 40%) – *Padus avium*, *Picea obovata* и *Salix* sp. Влажность лиственных древесных остатков ($50.2 \pm 0.6\%$) выше ($p = 0.0003$, t -test), чем хвойных ($44.6 \pm 1.3\%$). Большие различия по влажности ($p = 0.001$) и у древесных остатков с белой ($50.3 \pm 0.6\%$) и бурой ($41.3 \pm 1.4\%$) гнилью. Влажность древесного дебриса положительно коррелирует со степенью его деструкции: $r = 0.52$ ($p = 0.001$). Это характерно и для лиственного ($r = 0.53$, $p = 0.001$), и для хвойного ($r = 0.43$, $p = 0.001$) дебриса.

Влажность и CO₂-эмиссионная активность древесных остатков. Для CO₂-эмиссионной активности древесного дебриса характерна положительная связь с влажностью: $F_{(2, 87)} = 5.79$, $p = 0.004$. Она наблюдается в диапазоне температур от +10 до +40 °С, но наибольшее свое выражение получает при +20-40 °С. Увеличение влажности древесного дебриса на 15% усиливает CO₂-эмиссионную активность в 1.4-1.6 раза (Таблица 3).

Таблица 3 – Отклик CO₂-эмиссионной активности древесного дебриса на повышение его влажности с 40 до 55% / с 55 до 70% при разных температурных условиях

Гриб-деструктор, n	Температура, °С			
	+10	+20	+30	+40
<i>Daedaleopsis tricolor</i> , 3	1.4/1.6	2.1/1.3	1.9/1.1	1.3/1.4
<i>Fomes fomentarius</i> , 3	0.9/0.8	1.7/1.2	1.7/0.9	1.4/1.8
<i>Hapalopilus nidulans</i> , 3	0.5/2.0	0.8/1.6	0.9/1.9	1.1/1.3
<i>Piptoporus betulinus</i> , 3	0.7/3.5	1.6/1.8	1.7/1.3	1.6/1.2
<i>Steccherinum ochraceum</i> , 3	0.7/1.5	1.0/1.2	0.9/1.4	0.9/1.5
<i>Stereum hirsutum</i> , 3	0.9/2.1	1.1/0.5	1.2/1.0	1.3/1.1
<i>Trametes versicolor</i> , 3	1.5/1.0	1.8/1.3	1.8/1.1	1.1/1.5
<i>T. pubescens</i> , 3	0.7/1.4	1.0/3.0	0.8/4.3	2.0/2.0
Среднее	0.9/1.7	1.4/1.5	1.4/1.6	1.3/1.5

Глава 8. ТЕМПЕРАТУРНЫЙ ФАКТОР CO₂-ЭМИССИОННОЙ АКТИВНОСТИ ДРЕВЕСНОГО ДЕБРИСА

Изучение температурной зависимости CO₂-эмиссионной активности древесного дебриса – это необходимое условие для понимания углеродного баланса лесных экосистем и его трансформации при изменении климата.

Температурный режим древесных остатков . Для древесных остатков характерен особый температурный режим. Во-первых, он отличается относительной стабильностью. При колебаниях температуры воздуха от +14.2 до +25.7 °С в древесине ее амплитуда на глубине 2 см составляла 8.5 °С (+15.0-23.5 °С), 5 см – 6.0 °С (+16.5-22.5 °С), 15 см – 5.0 °С (+17.5-22.5 °С). Во-вторых, температурный режим внутри древесных остатков несинхронно меняется с температурой воздуха. Коэффициент корреляции температуры воздуха и внутри стволов на глубине 2 см 0.61 ($p = 0.001$), 5 см – 0.35 ($p = 0.001$). На глубине 15 см он отрицательный: -0.49 ($p = 0.001$).

Температурная зависимость эмиссионной активности. CO₂-эмиссионная активность тесно и положительно связана с температурой: $r = 0.77-0.99$. В диапазоне от +10 до +30 °С повышение температуры на 10 °С усиливает CO₂-эмиссионную активность древесного дебриса вне зависимости от его влажности в 1.9-2.8 раза (Таблица 4).

Таблица 4 – Отклик CO₂-эмиссионной активности древесного дебриса (Q_{10}) на повышение температуры с +10 до +20 °С / с +20 до +30 °С / с +30 до +40 °С

Гриб-деструктор, n	Относительная/абсолютная влажность, %		
	40/63	55/125	70/235
<i>Daedaleopsis tricolor</i> , 3	1.8/3.2/1.2	2.8/2.7/0.8	2.1/2.3/1.0
<i>Fomes fomentarius</i> , 6	1.2/2.8/0.9	2.2/2.6/0.8	3.4/1.9/1.6
<i>Haralopilus nidulans</i> , 3	2.4/1.6/1.3	3.8/1.9/1.6	3.4/2.4/1.1
<i>Piptoporus betulinus</i> , 3	1.7/3.2/1.2	3.9/3.2/1.1	2.0/2.2/1.1
<i>Steccherinum ochraceum</i> , 3	1.9/2.5/1.2	3.0/2.2/1.1	2.3/2.7/1.2
<i>Stereum hirsutum</i> , 3	2.6/1.8/0.9	2.9/2.1/0.9	0.8/3.6/0.9
<i>Trametes versicolor</i> , 6	1.7/2.2/1.1	2.4/2.2/0.7	2.1/1.9/1.0
<i>T. pubescens</i> , 3	1.7/2.3/1.5	1.2/2.1/3.5	4.6/3.2/1.6
Среднее	1.9/2.5/1.2	2.8/2.4/1.3	2.6/2.5/1.2

Суточная и сезонная динамика эмиссионной активности. Для умеренно-континентального климата Среднего Урала, формирующегося под воздействием прохладных атлантических, холодных арктических и теплых континентальных воздушных масс, обычны суточные и сезонные перепады температуры.

Суточная динамика CO₂-эмиссионной активности. Максимальная эмиссия CO₂ приходится на дневные (14-17) и вечерние (20-23) часы, когда температура воздуха поднималась до +30.6 °С (июль) и до +20.8 °С (август), а минимальная – в утренние часы (5-8) при температуре +18.0 °С в июле и +10.2 °С в августе. Связь суточной динамики эмиссии с температурой воздуха тесная и положительная: $r = 0.86-0.98$.

Сезонная динамика CO₂-эмиссионной активности. Сезонная динамика CO₂-эмиссионной активности древесного дебриса – производное от сезонной динамики температуры: $r_s = 0.82-0.99$. Эмиссия начинается при слабоположительных (+1.5 °С) и заканчивается при околонулевым (+0.4-0.8 °С) среднесуточных температурах. Общая продолжительность CO₂-эмиссионной активности древесного дебриса в предлесостепных сосново-березовых лесах Среднего Урала около 220 суток. Суммарный объем годовой эмиссии диоксида углерода при микогенном разложении дебриса около 200 мг на г древесины, а основной ее объем приходится на июнь-август (62%) и равный вклад вносят весна – 18% и осень – 20%.

ВЫВОДЫ

1. Газообмен древесного дебриса при его разложении ксилотрофными базидиальными грибами аэробный: потоки CO₂ и O₂ тесно и положительно связаны и их соотношение, варьирующее в пределах 0.6-1.0, а в среднем равное 0.8, находится на уровне, характерном для аэробных процессов и свидетельствует о высокой эффективности окислительной конверсии углерода древесного дебриса в CO₂.
2. Углеродно-кислородный баланс газообмена древесного дебриса не зависит от вида грибов-деструкторов, их жизненной формы, одинаков в газообмене лиственных и хвойных древесных остатков, не зависит от степени их деструкции и типа гнили, а также от влажности, температуры, содержания в среде CO₂ и O₂ и по всем этим

характеристикам соответствует углеродно-кислородному балансу дыхательного газообмена грибов-деструкторов.

3. CO₂-эмиссионная активность, углеродное дыхание древесного дебриса – это сильно варьирующая, со сложной многофакторной детерминацией характеристика газообмена. В ее основе лежит дыхательный газообмен субстратного мицелия ксилотрофных грибов. Его биомасса составляет 13% массы разрушаемых грибами древесных остатков и это определяет их в целом невысокую CO₂-эмиссионную активность – 0.12 мг CO₂/г/ч.

4. CO₂-эмиссионная активность лиственного дебриса в 1.5 раза более высокая, чем хвойного. Эмиссионная активность древесных остатков с белой гнилью (0.14 мг CO₂/г/ч), а также разрушаемых грибами с однолетними (0.13 мг CO₂/г/ч) базидиокарпами в 2 раза выше, чем у древесных остатков с бурой гнилью (0.06 мг CO₂/г/ч) и с многолетними базидиокарпами (0.07 мг CO₂/г/ч). CO₂-эмиссионная активность положительно связана со степенью деструкции древесных остатков и отрицательно с их размером и содержанием в среде O₂.

5. Влажность древесных остатков – один из основных факторов CO₂-эмиссионной активности древесного дебриса, возрастающей в 1.4 раза при увеличении влажности на каждые 15%. Влажность древесных остатков с белой гнилью более высокая, чем с бурой, положительно связана со степенью деструкции, влажностью воздуха и отрицательно – с температурой воздуха. Положительные связи между влажностью и деструкцией древесных остатков, влажностью и их CO₂-эмиссионной активностью, придают микогенному разложению древесного дебриса характер самоускоряющегося процесса с возрастающим потоком CO₂.

6. CO₂-эмиссионная активность древесного дебриса тесно и положительно связана с температурой, а ее максимум наблюдается при +30-40 °С. В диапазоне +10-30 °С CO₂-эмиссионная активность возрастает в 2.4 раза при повышении температуры на каждые 10 °С. Температура не только определяет уровень CO₂-эмиссионной активности древесного дебриса, но и ее суточную и сезонную динамику. Сезонный цикл эмиссии CO₂ от разложения древесного дебриса начинается при слабоположительных (+1.5 °С) и заканчивается при околонулевых

(+0.4-0.8 °С) среднесуточных температурах. На летние месяцы приходится около 60% годового объема эмиссии CO₂, оставшиеся 40% на весну и осень.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, рекомендованных Перечнем ВАК РФ:

1. Мухин В.А. Влажность как фактор CO₂-эмиссионной активности древесного дебриса / В.А. Мухин, **Д.К. Диярова**, Д.В. Веселкин // Лесоведение. – 2015. – № 3. – С. 208-213.
2. Поток углерода от валежа южно-таежных лесов Валдайской возвышенности / М.Л. Гитарский, Д.Г. Замолотчиков, В.А. Мухин, В.А. Грабар, **Д.К. Диярова**, А.И. Иващенко // Экология. – 2017. – № 6. – С. 447-453.
3. Сезонная изменчивость эмиссии диоксида углерода при разложении елового валежа южной тайги Валдая / М.Л. Гитарский, Д.Г. Замолотчиков, В.А. Мухин, **Д.К. Диярова**, В.А. Грабар, Д.В. Карелин, А.И. Иващенко, А.С. Марунич // Лесоведение. – 2020. – № 3. – С. 239-249.

Статьи и тезисы, опубликованные в других научных изданиях:

1. **Диярова Д.К.** Дыхательная способность плодовых тел трутовых грибов / Д.К. Диярова // Экология: сквозь время и расстояние: материалы всерос. конф. молодых ученых, посвященной 50-летию первой молодежной конференции в ИЭРиЖ. – Екатеринбург: Гощицкий, 2011. – С. 53-55.
2. Мухин В.А. Микогенное разложение древесины: активность окислительной конверсии органического углерода / В.А. Мухин, **Д.К. Диярова** // Резервуары и потоки углерода в лесных и болотных экосистемах бореальной зоны: материалы междунар. науч. конф. – Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, 2011. – С. 85-86.
3. Мухин В.А. Сезонная динамика конверсионной активности трутовых грибов / В.А. Мухин, **Д.К. Диярова** // Грибные сообщества лесных экосистем: материалы координационных исследований. – М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. – Т. 3. – С. 41-48.

4. Мухин В.А. Дыхательная активность субстратного мицелия и плодовых тел дереворазрушающих грибов / В.А. Мухин, **Д.К. Диярова** // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: материалы VIII междунар. конф. – Ульяновск: УлГУ, 2012. – С.266-271.
5. **Диярова Д.К.** Суточная и сезонная динамика конверсионной активности трутовых грибов / Д.К. Диярова // Экология: теория и практика: материалы всерос. конф. молодых ученых. Екатеринбург: Гощицкий, 2013. – С. 38-46.
6. Мухин В.А. Климат, биоразнообразие и углерод-конверсионная активность сообществ ксилотрофных грибов / В.А. Мухин, **Д.К. Диярова** // Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна: тр. XIII съезда рус. ботан. о-ва. – Тольятти: Кассандра, 2013. – Т.1. – С. 161-163.
7. Мухин В.А. Факторы CO₂-эмиссионной активности древесного дебриса / В.А. Мухин, **Д.К. Диярова**, Д.В. Веселкин // Научные основы устойчивого управления лесами: материалы всерос. науч. конф. – М.: ЦЭПЛ РАН, 2014. – С. 151-152.
8. **Диярова Д.К.** Углерод-конверсионная активность и эффективность ксилотрофных базидиомицетов / Д.К. Диярова, В.А. Мухин // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии: материалы всерос. конф. с междунар. участием. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2015. – С. 72-74.
9. Mukhin Victor A. Wood-decaying Fungi and the Carbon Cycle of Forest Ecosystems / Victor A. Mukhin, **Daria K. Diyarova** // Forestry: Bridge to the Future: International Scientific Conference. – Sofia: University of Forestry, 2015. – P. 80-81.
10. CO₂-эмиссионная активность древесного дебриса на разных стадиях его биологического разложения / **Д.К. Диярова**, М.Л. Гитарский, В.А. Мухин, Д.Г. Замолотчиков, В.А. Грабар, А.И. Иващенко // Научные основы устойчивого управления лесами: материалы II всерос. науч. конф. с междунар. участием. – М.: ЦЭПЛ РАН, 2016. – С. 85-86.
11. Мухин В.А. Влажность и температурная чувствительность CO₂-эмиссионной активности древесного дебриса / В.А. Мухин, **Д.К. Диярова** // Научные основы

устойчивого управления лесами: материалы II всерос. науч. конф. с междунар. участием. – М.: ЦЭПЛ РАН, 2016. – С. 92-93.

12. Температурный режим крупномерных древесных остатков / В.А. Мухин, М.Л. Гитарский, **Д.К. Диярова**, А.С. Марунич // Научные основы устойчивого управления лесами: материалы II всерос. науч. конф. с междунар. участием. – М.: ЦЭПЛ РАН, 2016. – С. 51-52.

13. Климат и эмиссионная составляющая углеродного цикла лесных экосистем / В.А. Мухин, **Д.К. Диярова**, М.Л. Гитарский, Д.Г. Замолотчиков // Мониторинг состояния и загрязнения окружающей среды. Основные результаты и пути развития: материалы всерос. науч. конф. [Электронный ресурс] – М.: ФГБУ «ИГКЭ Росгидромета и РАН», 2017. – 1 электрон. опт. диск (DVD-ROM); 12 см.

14. Биоразнообразие и CO₂-эмиссионная активность дереворазрушающих грибов (Basidiomycota, Agaricomycetes) / В.А. Мухин, **Д.К. Диярова**, П.Ю. Воронин, Вл. В. Кузнецов // Эволюция биосферы с древнейших времен до наших дней. Серия «Гео-биологические системы в прошлом». – М.: ПИН РАН, 2019. – С. 48-60.

15. Экология процессов биологического разложения / В.А. Мухин, **Д.К. Диярова**, П.Ю. Воронин // Экология и эволюция: новые горизонты: материалы междунар. симпоз., посвященного 100-летию академика С.С. Шварца. – Екатеринбург: Гуманитарный университет, 2019. – С. 569-571.

Подписано в печать 08.09.2020
Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс»
Формат 60x84/16. Объем 1 авт. л.
Заказ № ____ Тираж 100 экз.

Отпечатано в типографии «Копирка»
620144, г. Екатеринбург, ул. Хохрякова, 98