

# **ВЛАЖНОСТЬ И ТЕМПЕРАТУРНАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ СО<sub>2</sub>-ЭМИССИОННОЙ АКТИВНОСТИ ДРЕВЕСНОГО ДЕБРИСА**

**В.А. МУХИН, Д.К. ДИЯРОВА**

Институт экологии растений и животных УрО  
РАН, г. Екатеринбург

Работа выполнена при поддержке РФФИ  
(проект № 15-04-06881), УрО РАН (проект №  
15-12-4-27).

# Леса и генерация CO<sub>2</sub>

Леса – это не только основные наземные резервуары биологически связанного углерода (Исаев, Коровин, 2006; Заварзин, 2006; Кудеяров и др., 2007, Замолотчиков и др., 2014), но и крупнейшие его эмитенты в форме CO<sub>2</sub>.

Это делает возвратную часть углеродного цикла лесных экосистем, связанную с разложением древесного дебриса (второй по значимости пул углерода в лесных экосистемах) и генерацией CO<sub>2</sub>, частью биотического механизма регуляции **газового состава атмосферы и климата Земли.**

В свою очередь, это объясняет тот огромный современный интерес к изучению биологического разложения древесного дебриса и дереворазрушающим организмам.

# Грибы и генерация CO<sub>2</sub>

- Единственная в современной биосфере группа организмов, способных к биохимической конверсии лигноцеллюлозного комплекса древесины, – это дереворазрушающие, или ксилотрофные базидиомицеты.
- Они не только осуществляют конверсию органического углерода древесного пула, но и фракционируют стабильные изотопы углерода и азота, выступая одним из факторов их изотопного состава в атмосфере и почве (Мухин и др., 2013).
- Биосферное значение этих организмов осознано лишь в самое последнее время, однако, оно по-прежнему недооценивается (Заварзин, 2006) и многие вопросы биоразнообразия, экологии ксилотрофных базидиомицетов слабо изучены.
- Отчасти это связано с негативной лесохозяйственной оценкой дереворазрушающих грибов, которые рассматриваются как возбудители стволовых болезней древесных растений, биоповреждений лесоматериалов.

# ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИЕ, КСИЛОТРОФНЫЕ ГРИБЫ

- Группа грибов из отдела Basidiomycota, подотдела Agaricomycotina, представленная в экосистемах Бореальной области 900 – 1700 видами (Мухин, 1978; Gilbertson, 1980).



# Ксилотрофные мико-бактериальные сообщества

- Ксилотрофные грибы стоят в начале детритной трофической цепи, включающей, наряду с ними, микофильные организмы: грибы и бактерии микофаги, миколитики.
- Микофильный компонент мико-бактериальных сообществ «...развивается по грибной пленке как по грибному газону, с первоначальным субстратом уже не древесиной, а грибным мицелием» (Заварзин, Заварзина, 2009, стр. 584).
- Совместно с ксилотрофными грибами, микофильные грибы, бактерии образуют по терминологии Г.А. Заварзина и А.Г. Заварзиной (2009) **ксилотрофные мико-бактериальные сообщества.**

# Влажность, температура как факторы, или предикторы CO<sub>2</sub>-эмиссионной активности древесного дебриса

- Эмиссия CO<sub>2</sub> в диапазоне актуальных для умеренных широт температур имеет линейную зависимость, а ее сезонная динамика синхронна с сезонной динамикой температуры (Мухин и др., 2009, 2010; Мухин, Диярова, 2012).
- При повышении температуры на 1°C прирост эмиссии диоксида углерода в Северной Евразии составит не менее чем 90 Мт/год, или в углеродном эквиваленте – 25 Мт С/год. (Мухин и др., 2010).
- CO<sub>2</sub>-эмиссионная активность положительно связана с влажностью древесного дебриса. Это, а также ее положительная связь со степенью деструкции придают микогенному разложению древесины характер само ускоряющегося процесса, стабилизирующегося лишь по достижении максимального уровня (Мухин и др., 2015 ).
- Температура и влажность – это основные факторы, предикторы CO<sub>2</sub>-эмиссионной активности древесного дебриса (Мухин и др., 2014), но их совместное влияние на эмиссионные процессы нуждается в дальнейшем изучении.

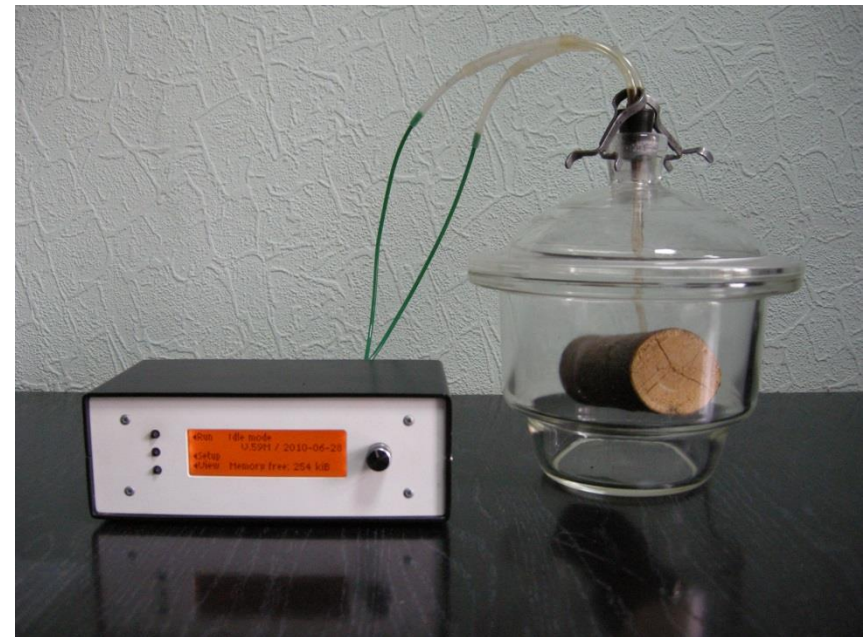
# Цель и объекты исследования

- **Цель:** охарактеризовать температурный отклик микогенной CO<sub>2</sub>-эмиссионной активности дебриса в зависимости от влажности.
- **Объекты.** Дебрис *Betula pendula* Roth из предлесостепных сосново-березовых лесов Среднего Урала, разрушаемый трутовыми грибами: *Daedaleopsis tricolor* (Bull.) Bondartsev et Singer, *Fomes fomentarius* (L.) Fr., *Piptoporus betulinus* (Bull.) P. Karst., *Trametes versicolor* (L.) Lloyd.
- *P. betulinus*, *D. tricolor*, *F. fomentarius* – экологические доминанты в биологическом разложении древесных остатков *Betula* в лесах Северной Евразии (Мухин, 1993), а *Trametes versicolor* (L.) Lloyd. – обычный для урбоэкосистем вид.

# Методика работы

- **Экофизиологический** подход к изучению ксилотрофных базидиомицетов.
- **Газометрические методы** позволяют получать интегральные характеристики физиологической активности грибного организма по уровню поглощения  $O_2$  и выделения  $CO_2$ .

Рисунок 1 – Экспозиционная камера с образцом, подключенная к газоанализатору на  $CO_2$  и  $O_2$ .





## Результаты и обсуждение:

### соотношение потоков $\text{CO}_2$ и $\text{O}_2$ при микогенном разложении древесного дебриса

- При влажности древесного дебриса 37–77%, температуре 10–40°C эмиссия  $\text{CO}_2$  сопровождается адекватным потреблением кислорода (рис.1).
- **Пример:** *Piptoporus betulinus*  
соотношение потоков  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$ : при влажности 37%  $r$  Спирмана 0.91 ( $p = 0.00003$ ,  $n = 12$ ), 67% – 0.87 ( $p = 0.0003$ ,  $n = 12$ ). Связь высокая, функционального уровня.
- Это говорит: 1) об отсутствии кислородного ингибирования, 2) окислительном характере микогенной конверсии углерода древесного дебриса во всем диапазоне актуальных для умеренных широт значений температуры и влажности.

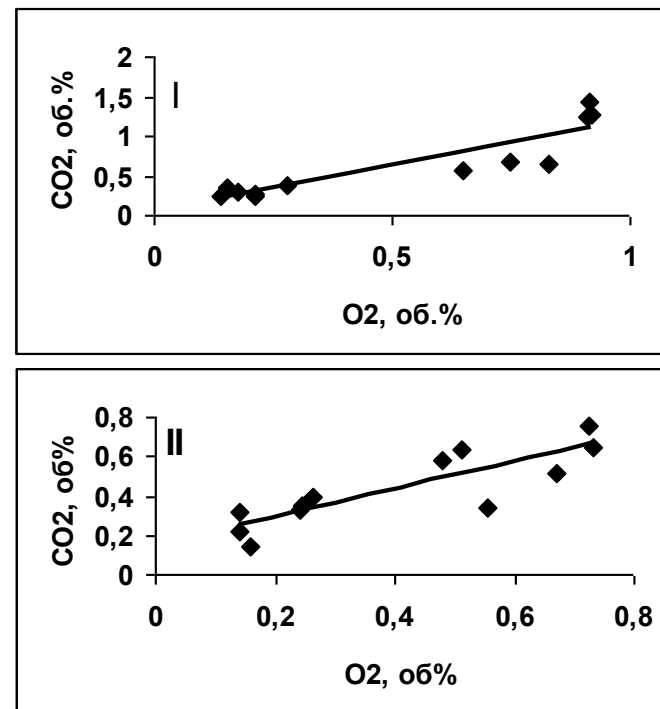


Рисунок 2 – Соотношение потоков  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$  при разложении *Piptoporus betulinus* древесины с влажностью 37% (I) и 67% (II).

## Результаты и обсуждение:

### дыхательный коэффициент и эффективность окислительной конверсии

- Соотношение  $\text{CO}_2/\text{O}_2$ , или дыхательный коэффициент (**RQ**) характеризует тип метаболизма (аэробный/анаэробный), вид энергетических субстратов (белки, жиры, углеводы).
- Дыхательный коэффициент может рассматриваться и как показатель **эффективности** окислительной конверсии: чем больше приходится  $\text{CO}_2$  на единицу потребленного кислорода, тем выше эффективность окислительной конверсии и наоборот (Диярова, Мухин, 2015; Мухин и др., 2015а).

## Результаты и обсуждение:

### температура как фактор эффективности микогенной окислительной конверсии

- $RQ$  и при низкой, и при высокой влажности в диапазоне 10–30°C положительно связан с температурой (рис. 3). Коэффициент корреляции Спирмана в первом случае 0.95 ( $p = 0.001$ ), а во втором – 0.94 ( $p = 0.001$ ).
- Реже наблюдается отсутствие температурной зависимости  $RQ$ . Например, у *Trametes versicolor*  $RQ$  не обнаруживает связи с температурой ни при низкой, ни при высокой влажности:  $r = -0.13$  ( $p = 0.69$ ,  $n = 12$ ) и  $r = -0.02$  ( $p = 0.95$ ,  $n = 12$ ) соответственно.

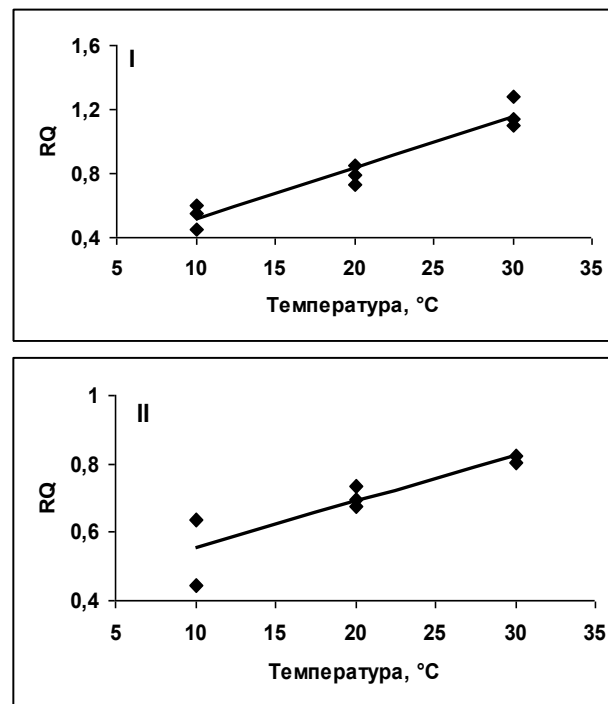


Рисунок 3 – Температурная зависимость дыхательного коэффициента при разложении *Piptoporus betulinus* древесины с влажностью 37% (I) и 67% (II).

## Результаты и обсуждение: влажность как фактор эффективности микогенной окислительной конверсии

- Влажность не является фактором эффективности микогенной окислительной конверсии, так как соотношение  $CO_2/O_2$  не обнаруживает связи с влажностью дебриса (табл. 1).
- Таблица 1 – Соотношение  $CO_2/O_2$  при микогенном разложении древесного дебриса с разной влажностью при 30°C

Гриб-деструктор	Относительная влажность дебриса, %		p
	37–40	67–77	
<i>Daedaleopsis tricolor</i>	0.96±0.13	1.0±0.17	0.86
<i>Fomes fomentarius</i>	1.24±0.28	0.90±0.16	0.36
<i>Piptoporus betulinus</i>	1.17±0.05	1.12±0.09	0.68
<i>Trametes versicolor</i>	0.59±0.06	0.77±0.16	0.35

## Результаты и обсуждение:

### температурная динамика CO<sub>2</sub>-эмиссионной активности и влажность древесного дебриса

- Температурная кривая CO<sub>2</sub>-эмиссионной активности древесного дебриса не зависит от его влажности (рис. 4). Во всех случаях она включает три температурных участка: 10-20, 20-30 и 30-40 °С.
- В диапазоне 10–30 °С CO<sub>2</sub>-эмиссионная активность древесного дебриса тесно и положительно связана с температурой:  $r = 0.84-0.96$ .
- При 30 °С CO<sub>2</sub>-эмиссионная активность достигает своего максимума и повышение температуры до 40 °С не ведет к ее усилению:  $Q_{10} = 1.0-1.1$ .

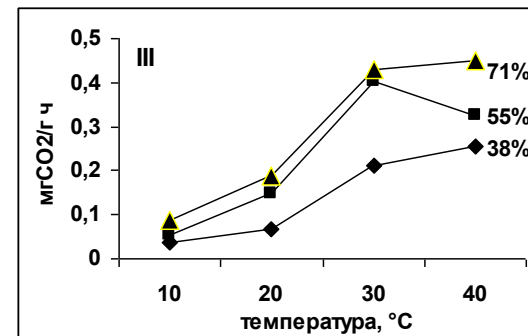
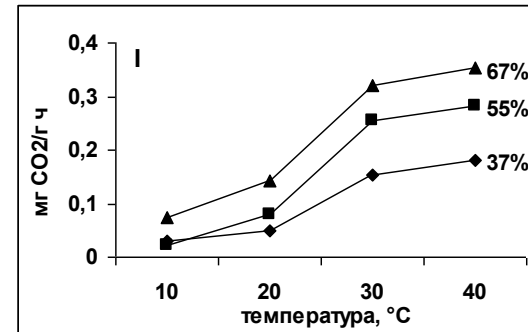


Рисунок 4 – Температурные кривые CO<sub>2</sub>-эмиссионной активности *Piptoporus betulinus* (I) и *Daedaleopsis tricolor* (III) при разной влажности древесных субстратов.

## Результаты и обсуждение:

### *влажность как дополнительный (корректирующий) по отношению к температуре фактор CO<sub>2</sub>-эмиссионной активности*

- При равных температурных условиях CO<sub>2</sub>-эмиссионная активность дебриса прямо пропорциональна его влажности (табл. 2). Так, различия по влажности между двумя вариантами, представленными в таблице, в среднем двух кратные (в 1.9 раза) и различия по CO<sub>2</sub>-эмиссионной активности также двух кратные (в 2.2 раза).

Таблица 2 – CO<sub>2</sub> эмиссионная активность при микогенном разложении древесного дебриса с разной влажностью при 30 (\*) – 40 (\*\*) °C

Гриб-деструктор	Относительная влажность дебриса, %		p
	37–40	67–77	
Daedaleopsis tricolor*	0.21±0.01	0.43±0.04	0.006
Fomes fomentarius**	0.16±0.01	0.49±0.03	0.0005
Piptoporus betulinus*	0.15±0.01	0.32±0.01	00005
Trametes versicolor*	0.33±0.05	0.66±0.03	0.007

## Результаты и обсуждение:

### *влажность как фактор температурной экспрессии CO<sub>2</sub>-эмиссионной активности*

Влажность древесного дебриса определяет температурную чувствительность CO<sub>2</sub>-эмиссионной активности. Например, повышение температуры с 10 до 20 °С усиливает эмиссию при низкой влажности в 1.7 раза, а при высокой – в 2.9 раза. В интервале 20–30 °С на повышение температуры более отзывчива эмиссионная активность древесных остатков с низкой влажностью (табл. 3).

Таблица 3 – Отклик CO<sub>2</sub>-эмиссионной активности древесного дебриса с разной влажностью на повышение температуры с 10 до 20°C / 20 до 30°C / 30 до 40°C

Гриб-деструктор	Относительная влажность, среднее значение ( <i>Lim</i> ), %	
	39 (37–40)	72 (67–77)
Daedaleopsis tricolor	1.8 / 3.0 / 1.2	2.1 / 2.3 / 1.0
Fomes fomentarius	1.8 / 4.0 / 1.0	5.0 / 1.9 / 1.7
Piptoporus betulinus	1.7 / 3.0 / 1.2	2.0 / 2.3 / 1.1
Trametes versicolor	1.5 / 3.2 / 1.1	2.6 / 2.2 / 1.1
<b>В среднем для 4-х видов</b>	<b>1.7 / 3.2 / 1.1</b>	<b>2.9 / 2.2 / 1.1</b>

# Заключение

- Температура – ведущий фактор, предиктор  $\text{CO}_2$ -эмиссионной активности древесного дебриса, определяющий ее интенсивность и эффективность.
- Влажность – второй по значимости фактор, предиктор  $\text{CO}_2$ -эмиссионной активности древесного дебриса, корректирующий ее интенсивность.



# СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ!



•*Phellinus cinereus*

# ЛИТЕРАТУРА

- **Заварзин Г.А.** Углеродный баланс России // Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола: материалы Совета–семинара при президенте РАН / под ред. Ю.А. Израэля. М., 2006. С. 134–151.
- **Заварзин Г.А., Заварзина А.Г.** Ксилотрофы и микофильные бактерии при образовании дистрофных вод // Микробиология. 2009. Т. 78. № 5. С. 579–591.
- **Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Курц В.А.** Влияние объёмов лесопользования на углеродный баланс лесов России: прогнозный анализ по модели CBM-CFS3: труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 2014. № 1. С. 5–18.
- **Исаев А.С., Коровин Г.Н.** Леса России и Киотский протокол // Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола: материалы Совета–семинара при президенте РАН / под ред. Ю.А. Израэля. М., 2006. С. 287–305.
- **Кудеяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А.** и др. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России / отв. ред. Г.А. Заварзин. М.: Ин-т физ.-хим. и биол. проблем почвоведения РАН, 2007. 315 с.
- **Мухин В.А.** Структура флоры базидиальных дереворазрушающих грибов евразийской части Голарктики (СССР)//Микология и фитопатология.1978.Т.12. Вып. 1. С.55–60.
- **Мухин В.А.** Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины, Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. 230 с.
- **Мухин В.А., Воронин П.Ю., Сухарева А.В.** Температурная шкала CO<sub>2</sub> эмиссионной активности // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: сборник материалов VII Междунар. конференции (г. Пермь, 7–13 сентября 2009 г.) / научн ред. Л.Г. Переведенцева, В.Г. Стороженко, Т.Л. Егошина; Перм.гос.пед. ун-т. Пермь. 2009. С. 138–141.

# ЛИТЕРАТУРА

- **Мухин В.А., Воронин П.Ю., Сухарева А.В., Кузнецов Вл.В.** Грибное разложение древесины при потеплении климата в бореально-гумидной лесорастительной зоне // Доклады Академии наук. 2010. Т. 431. № 3. С. 423-425.
- **Мухин В.А., Диярова Д.К.** Сезонная динамика конверсионной активности трутовых грибов // Материалы координационных исследований «Грибные сообщества лесных экосистем». Т.3. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 41-48
- **Мухин В.А., Воронин П.Ю., Веливецкая Т.А., Игнатъев А.В., Кузнецов Вл. В.** Фракционирование стабильных изотопов азота и углерода в ходе окислительной конверсии органического вещества древесного пула лесных экосистем // ДАН. 2013. Том 453, № 3. С. 352–353.
- **Мухин В.А., Диярова Д.К., Веселкин Д.В.** Факторы CO<sub>2</sub>-эмиссионной активности древесного дебриса // Материалы Всероссийской научной конференции «Научные основы устойчивого управления лесами» – М.: ЦЭПЛ РАН, 2014. С. 151-152.
- **Диярова Д.К., Мухин В.А.** Углерод конверсионная активность и эффективность ксилотрофных базидиомицетов // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии: материалы Всерос. конф. международ. участием. Екатеринбург, 20-24 апреля 2015 г. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2015. С. 72-74.
- **Мухин В. А., Диярова Д. К., Веселкин Д. В.** Влажность как фактор CO<sub>2</sub>-эмиссионной активности древесного дебриса // Лесоведение. 2015. № 3. С. 208-213.
- **Мухин В.А., Диярова Д.К., Веселкин Д.В.** Соотношение потоков кислорода и диоксида углерода в газообмене ксилотрофных базидиомицетов // Материалы IX Международной конференции «Проблемы лесной фитопатологии и микологии, 19-24 октября 2015 г. Минск – Москва – Петрозаводск / под редакцией В.Г. Стороженко, В.Б. Звягинцева – Минск: БГТУ, 2015а. С. 145 – 148.
- **Gilbertson R.L.** Wood-rotting fungi of North America// Mycologia.1980.V. 72.N 1. P. 1-54