

## Влияние температуры на интенсивность биогенного разложения коры осины

И. Н. КУРГАНОВА<sup>1</sup>, В. О. ЛОПЕС ДЕ ГЕРЕНЮ<sup>1</sup>, Н. А. ГАЛИБИНА<sup>2</sup>,  
Е. А. КАПИЦА<sup>3</sup>, Е. В. ШОРОХОВА<sup>2, 3</sup>

<sup>1</sup>Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН  
142290, Пушкино, Московская обл., ул. Институтская, 2  
E-mail: ikurg@mail.ru

<sup>2</sup>Институт леса Карельского научного центра РАН  
185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

<sup>3</sup>Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет  
им. С. М. Кирова  
194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5

Статья поступила 29.01.2019

После доработки 19.12.2019

Принята к печати 26.12.2019

### АННОТАЦИЯ

В условиях умеренного климата температура является ключевым абиотическим фактором, контролирующим процесс разложения крупных древесных остатков, одним из компонентов которых является кора. На примере коры осины (КО) в рамках 12-месячного лабораторного эксперимента при трех контрастных температурах (2, 12 и 22 °С) и достаточном увлажнении выполнена количественная оценка влияния температурного фактора на скорость (DecR) и константу (*k*) разложения КО, а также на общие потери С-СО<sub>2</sub> и изменения химического состава КО за время всего эксперимента. Повышение температуры инкубирования с 2 до 12 °С и с 12 до 22 °С вызывало одинаковое увеличение средней (за 12 месяцев) величины DecR: значения Q<sub>10</sub> в этих температурных интервалах составляли 1,30 и 1,41 соответственно. Наиболее значительно влияние температуры на динамику DecR проявлялось в течение 1-го и 2-го месяцев эксперимента. Максимальные потери С-СО<sub>2</sub> (284 ± 16 мг·С·(г коры)<sup>-1</sup> или 55,2 ± 3,2 % от исходного содержания С) наблюдались при 22 °С. Константы разложения КО, рассчитанные по однокомпонентной экспоненциальной модели, демонстрировали существенное увеличение с возрастанием температуры инкубирования: от 0,46 ± 0,01 год<sup>-1</sup> при 2 °С до 1,02 ± 0,09 год<sup>-1</sup> при 22 °С. Изменения в химическом составе КО, обусловленные процессами биогенного разложения, заключались в существенном снижении спирторастворимых органических соединений и целлюлозы до 18–32 % и 41–57 % их исходного количества соответственно. Потери лигнина были незначительными и составили 9–18 % от их содержания в КО до начала эксперимента. Количественные изменения в химическом составе КО были сходными при 2 и 12 °С и менее выраженными, чем при 22 °С, что может быть связано с усилением при 22 °С деятельности организмов-деструкторов, принимающих активное участие в процессах разложения коры.

**Ключевые слова:** крупные древесные остатки, выделение углекислого газа, температурный коэффициент, инкубационный эксперимент, химический состав коры.

В лесных экосистемах в результате процессов разложения крупных древесных остатков (КДО) в атмосферу выделяется значительное количество диоксида углерода ( $\text{CO}_2$ ), недоучет которого может существенно снизить точность оценок баланса углерода, особенно в старовозрастных таежных лесах, где их объемы особенно велики [Замолотчиков, 2009; Liu et al., 2013; Russell et al., 2015]. Разложение КДО происходит при участии нескольких взаимосвязанных процессов: физического распада (фрагментации), выщелачивания и биогенного разложения [Harmon et al., 1986; Zhou et al., 2007; Russell et al., 2015]. Считается, что жизнедеятельность микрофлоры, которая осуществляет биогенный распад коры и древесины, обеспечивает около 76 % потерь углерода при разложении КДО [Chambers et al., 2001]. Разрушение коры и древесных тканей связано в значительной степени с активностью грибов и грибоподобных организмов [Мухин, 1993; Капица и др., 2012; Сафонов и др., 2013; Kazartsev et al., 2018].

Наименее изученным компонентом в составе КДО является кора [Shorohova et al., 2012, 2016], на долю которой в бореальных лесах может приходиться до 25 % объема ствола и 13–21 % сухой массы [Уголев, 2002; Lestander et al., 2012]. Древесная кора является также неотъемлемой частью лесной подстилки. К примеру, в среднетаежных ельниках доля коры может достигать 6,7 % от общей массы подстилки [Кузнецов, 2010].

До сих пор наши знания о процессе разложения древесной коры и его специфике остаются довольно скудными, поскольку кору и древесину часто объединяют вместе, когда оценивается скорость разложения КДО [Yatskov et al., 2003; Hagemann et al., 2010; Li et al., 2012]. Однако эти компоненты древесного дебриса заметно отличаются своим химическим составом и структурой [Wetzel, Greenwood, 1989; Franceschi et al., 2005; Martin, 2015], поэтому изучение процессов разложения древесной коры представляет самостоятельный интерес.

В естественных условиях скорость разложения коры и древесины зависит от совокупности биотических и абиотических факторов. Ключевым абиотическим фактором, влияющим на процессы разложения древесных субстратов в глобальном масштабе, является

климат, тогда как на локальном и региональном уровнях определяющими являются биотические факторы [Berglund et al., 2013; Bradford et al., 2014; Fukasawa, 2015], к которым в основном относят качество субстрата и живые организмы, разлагающие древесину [Cornwell et al., 2009; Hu et al., 2017]. Хорошо известно, что скорость биогенного (микробного) разложения большинства растительных материалов, включая КДО, в определенном температурном диапазоне обычно увеличивается с ростом температуры, если нет лимитирования по содержанию влаги [Harmon et al., 1986; Taylor, Parkinson, 1988; Winckler et al., 1996]. Зависимость скорости разложения КДО от влажности более сложная, чем ее реакция на изменение температуры. Например, как высокая, так и низкая влажность субстрата могут ограничивать активность обитающих в древесине организмов, негативно отражаясь на скорости разложения КДО [Zhou et al., 2007]. Таким образом, в природе влияние абиотических и биотических факторов на процессы разложения КДО является тесно взаимосвязанным, а их разграничение можно провести только в рамках лабораторных экспериментов.

В лесах Северного полушария одной из самых распространенных древесных пород является осина обыкновенная, или тополь дрожащий (*Populus tremula* L.). Обеспечивая среду обитания и пищу для самых разных млекопитающих, птиц, насекомых и грибов, осина выступает в качестве ключевого вида для сохранения биоразнообразия в бореальных лесах [Latva-Karjanmaa et al., 2007]. Известно, что в бореальных лесах Финляндии более 150 видов связаны исключительно с осиной [Kouki et al., 2004]. Кроме того, в европейских странах она играет важную роль в лесозаготовительной, деревообрабатывающей и целлюлозно-бумажной промышленности, поскольку является одной из самых быстрорастущих древесных пород [Worrell, 1995b]. Из-за высоких темпов роста и способности к регенерации из побегов осина приобретает все большую популярность в лесном хозяйстве, что делает лесовосстановление после рубок осины намного дешевле, так как не требует посадки или посева [Worrell, 1995a]. И хотя в настоящее время в России осина является не очень перспективной древесной породой в лесном

хозяйстве, однако в будущем ситуация может измениться.

Основные задачи настоящего исследования состояли: 1) в количественной оценке влияния температуры на динамику и интенсивность биогенного разложения коры осины в условиях достаточного увлажнения и 2) анализе изменений химического состава коры осины в процессе 12-месячной инкубации в зависимости от температуры. С этой целью проведен лабораторный эксперимент по длительному инкубированию коры осины при трех контрастных температурах: 2, 12 и 22 °С. Поскольку в лабораторных условиях практически исключаются такие виды деструкции коры, как физический распад и выщелачивание, то биогенное (микробное) разложение является основным процессом, скорость которого мы оцениваем в настоящем исследовании.

#### ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

**Подготовка субстратов.** Кора осины (КО), включающая луб и корку, была срезана со свежесрубленного дерева в регионе южного Подмосковья за несколько дней до начала эксперимента. Кору в состоянии естественной влажности (47–53 %) измельчали с помощью секатора на небольшие кусочки (менее 2 × 2 см), помещали во флаконы объемом 500 мл и добавляли по 5 мл почвенной суспензии (соотношение почва : вода = 1 : 10), приготовленной из серой лесной суглинистой почвы (Московская обл., опытные участки ИФХиБПП РАН) с целью максимально приблизить условия разложения КО к естественным. Суспензию вносили с таким расчетом, чтобы полученная влажность коровых субстратов соответствовала 70–75 % их водоудерживающей способности. Подготовленные таким образом флаконы с корой устанавливали в термостаты и инкубировали в течение 12 месяцев при трех контрастных температурах: 2, 12 и 22 °С. Выбор температур для проведения эксперимента обусловлен тем, что в условиях юга Московской области средняя температура верхнего слоя почвы (0–5 см) в лесном ценозе с мая по октябрь изменяется в пределах от 11 до 13 °С, составляя в среднем – 12 °С (данные многолетнего мониторинга). Две другие температуры (2 и 22 °С) выбраны для оценки темпера-

турного коэффициента ( $Q_{10}$ ), показывающего во сколько раз изменится скорость биогенного разложения КО при увеличении температуры на 10 °С. В течение эксперимента влажность коры поддерживали на одном и том же уровне посредством периодического контроля массы флаконов (не реже 2–3 раз в месяц). При этом учитывали также потери массы коры в ходе разложения. Повторность опыта – трехкратная.

#### Определение скорости разложения КО.

Скорость разложения коры (или decomposition rate, DecR) оценивали по интенсивности выделения С-СО<sub>2</sub>, определение которой проводили 3–5 раз в неделю в течение двух первых месяцев эксперимента и 1–2 раза в неделю – все последующее время. В день проведения замера флаконы проветривали в течение 30 мин в токе воздуха и герметично закрывали резиновыми крышками. Спустя 2–4 ч во флаконах определяли концентрацию С-СО<sub>2</sub> с помощью проточного инфракрасного газоанализатора LiCor-820 (Nebraska, USA). Между замерами флаконы закрывали полиэтиленовыми пленками, которые пропускали воздух и существенно сдерживали испарение влаги. Расчет DecR ( $\text{мг С} \cdot (\text{кг коры})^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ) проводили по формуле [Kurganova et al., 2012, 2018]:

$$\text{DecR} = dC \cdot 12 \cdot V_{\text{флак}} \cdot 1000 / m \cdot 22,4 \cdot t \cdot 100, \quad (1)$$

где  $dC$  – показания прибора с учетом нулевого значения, объемные %;  $V_{\text{флак}}$  – объем флакона, мл;  $t$  – время инкубации, ч;  $m$  – масса абсолютно сухого субстрата, г.

Общую величину потерь углерода за 12 месяцев эксперимента (total loss, TotL-C,  $\text{мг С} (\text{г коры})^{-1}$ ) определяли, используя кумулятивные кривые потерь С-СО<sub>2</sub> за 12 месяцев эксперимента.

**Химический анализ КО.** По окончании инкубационного эксперимента кору извлекали из флаконов и высушивали при комнатной температуре до воздушно-сухого состояния и измельчали до состояния пудры. Концентрацию углерода (С) и азота (N) в образцах коры до и после инкубирования определяли на автоматическом CNHS-анализаторе (LECO Corp., США). Величину рН измеряли в водной вытяжке при соотношении кора : вода = 1 : 25 потенциометрически (Hanna, Germany). Содержание спирторастворимых соединений (Eth-Ext, включающих ароматические и али-

фатические углеводы, терпены, карболовые кислоты, смолы и жирные кислоты, эфирные масла, жиры, фитостерины), целлюлозы (Cel) и лигнина (Lig) измеряли в образцах коры до и после 12-месячного инкубирования. Содержание лигнина и целлюлозы оценивали методами Классона и Кюршнера [Dence, 1992], которые были адаптированы в аналитической лаборатории Института леса Карельского научного центра РАН [Оболенская и др., 1991]. Лигнин определяли в остатках экстракта после удаления битуминозных веществ и обработки 72%-й серной кислотой; целлюлозу экстрагировали смесью концентрированной азотной кислоты и этанола (объемное соотношение 1 : 4). Определение pH и химические анализы проводили без аналитических повторностей.

Основываясь на сравнении химического состава образцов коры до начала эксперимента (табл. 1) и после 12-месячной инкубации, мы оценили доли остаточных количеств основных органических веществ (Eth-Ext, Cel и Lig) в коре от их исходного содержания. Изменения концентраций Eth-Ext, Lig и Cel в коре за время эксперимента рассчитывали с учетом убыли содержания С в образцах коры за тот же период.

**Обработка данных.** Константу разложения коры ( $k$ , год<sup>-1</sup>) оценивали по однофакторной экспоненциальной модели [Olson, 1963; Kätterer et al., 1998]:

$$\text{TotL-C} = C_o \cdot (1 - e(-k \cdot t)), \quad (2),$$

где TotL-C – кумулятивные потери С-СО<sub>2</sub> в результате микробного разложения коры

(г С·кг<sup>-1</sup> коры);  $C_o$  – исходное содержание С в коре (г С·кг<sup>-1</sup> коры);  $k$  – константа разложения, год<sup>-1</sup>;  $t$  – время инкубации (количество лет). Период полураспада, необходимый для потери 50 % углерода в исходной коре, оценивали как  $T_{0,5} = 0,693/k$ , а время, соответствующее потерям 95 % органического вещества, – как  $T_{0,95} = 3/k$  [Гришина и др., 1990; Ульянова, Чупрова, 2015; Hu et al., 2017].

Температурную чувствительность скорости разложения коры (DecR) определяли по коэффициенту  $Q_{10}$  [Chen et al., 2000]:

$$Q_{10} = (\text{DecR2}/\text{DecR1})^{[10/(T_2 - T_1)]}, \quad (3)$$

где DecR2 и DecR1 – скорости разложения коры при температурах  $T_2$  и  $T_1$  соответственно.

Влияние температуры на значения DecR, TotL-C и  $k$  оценивали при помощи однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с использованием программы STATISTICA 6. Все статистические анализы выполняли при уровне значимости  $\alpha = 0,05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Химический состав коры осины и его изменение за время проведения эксперимента.** Исходные образцы КО характеризовались кислой реакцией среды (pH 5,6), широким соотношением С : N ( $120 \pm 4$ ), существенно более узким соотношением С : Н ( $8,6 \pm 0,2$ ) и почти трехкратным преобладанием в составе Lig и Cel (40,8 %) над Eth-Ext (15 %; см. табл. 1).

Подобно большинству растительных материалов, в коре всех древесных пород преобладающим элементом является С [Гелес, 2001;

Т а б л и ц а 1  
Исходные химические характеристики коры осины

Характеристика	Среднее ± SE
С, г·кг <sup>-1</sup> коры	514 ± 12
Н, г·кг <sup>-1</sup> коры	4,30 ± 0,13
Н, г·кг <sup>-1</sup> коры	60,1 ± 0,3
С : N	120 ± 4
С : Н	8,6 ± 0,2
pH (H <sub>2</sub> O)	5,6 ± 0,1
Зольность, %	9,2
Спирторастворимые соединения (Eth-Ext), %	15,1
Целлюлоза (Cel), %	18,4
Лигнин (Lig), %	22,4
Eth-Ext: (Cel + Lig)	1 : 2,7
Lig : N	51

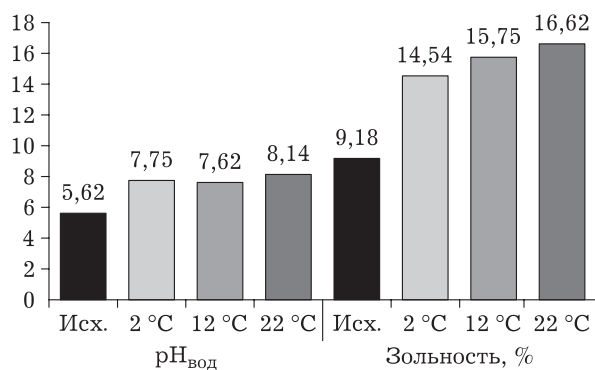


Рис. 1. Значения рН и зольности коры осины до инкубирования (исх.) и после окончания эксперимента при температурах 2, 12 и 22 °С

Skonieczna et al., 2014]. В коре осины его концентрация колеблется от 46 до 52 %, тогда как содержание азота и фосфора (Р) составляет всего 0,47–0,60 % и 0,015–0,07 % соответственно [Фаустова, 2002]. Такие высокие соотношения (С : N = 77–110 и С : Р = 600–3500) могут существенно ограничивать интенсивность биогенного распада растительных остатков в условиях несбалансированной (для деструкторов) пропорции питательных веществ [Ведрова, 1997; Семенов, Ходжаева, 2006; Palviainen et al., 2008]. Предполагается, что разрушение коры и древесных тканей напрямую связано с активностью ферментов, расщепляющих целлюлозу и лигнин и, как пра-

вило, ограничено доступностью N и (или) P [Sinsabaugh et al., 1993].

За 12 месяцев инкубирования величина рН коры увеличилась на 2,1–2,5 единицы, а ее зольность возросла в 1,6–1,8 раза в зависимости от температуры проведения эксперимента (рис. 1).

Столь существенное изменение величины рН (подщелачивание) мы связываем с преимущественной потерей легкогидролизуемых органических соединений, имеющих низкие значения рН (рис. 2). Значительное увеличение зольности является закономерным результатом минерализации органических соединений. За время эксперимента произошло существенное снижение спирторастворимых органических соединений и целлюлозы до 18–32 и 41–57 % их исходного количества соответственно (см. рис. 2). Потери лигнина были незначительными и составили лишь 9–18 % их исходного количества.

Как следствие, доля более устойчивых к минерализации органических соединений (Cel+Lig) по отношению к содержанию спирторастворимых веществ (Eth-Ext) за время эксперимента увеличилась на 12–17 % (рис. 3, з). В зависимости от температуры отношения С : N и Cel : N в конце эксперимента уменьшились соответственно в 1,6–2,1 и 1,5–1,8 раза (рис. 3, а, в). Вместе с тем отноше-

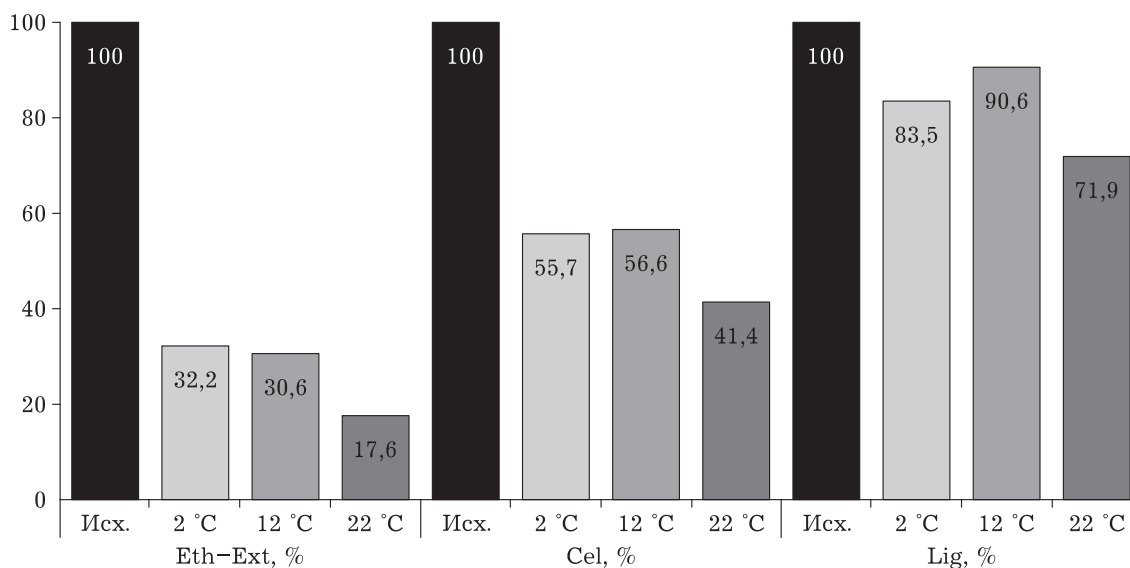


Рис. 2. Остаточные количества спирторастворимых соединений (Eth-Ext), целлюлозы (Cel) и лигнина (Lig) по отношению к их содержанию в коре осины до начала инкубирования (исх., 100 %) и после окончания эксперимента при температурах 2, 12 и 22 °С

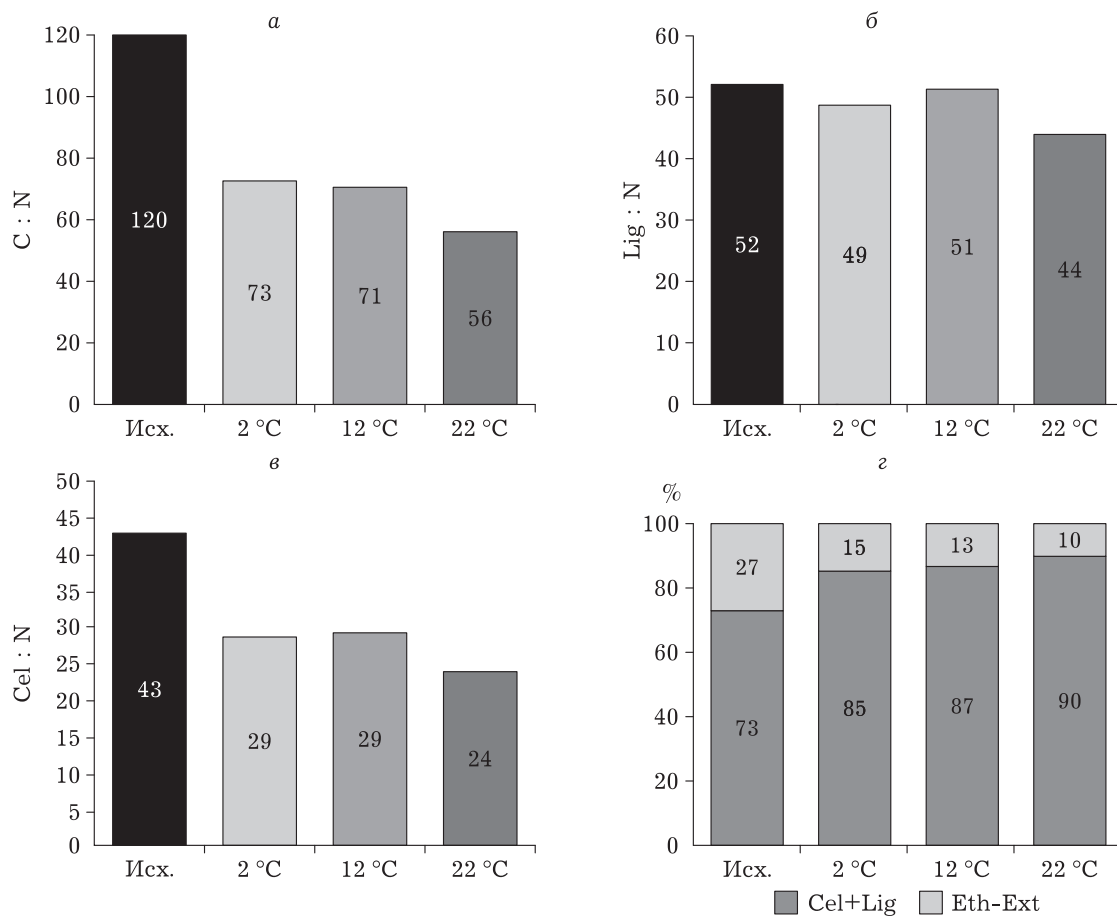


Рис. 3. Отношения C : N (А), Lig : N (Б), Cel : N (В) и относительные количества Cel+Lig и Eth-Ext в коре осины до инкубирования (исх.) и после окончания эксперимента при температурах 2, 12 и 22 °C

ние Lig : N (рис. 3, б) за время инкубирования КО при температурах 2 и 12 °C практически не изменилось и незначительно уменьшилось при 22 °C.

Таким образом, в процессе разложения КО происходило относительное обогащение субстрата азотом, что считается более благоприятным для жизнедеятельности микроорганизмов, осуществляющих его деструкцию. Количественные изменения в химическом составе коры осины были очень сходными при 2 и 12 °C и менее выраженными, чем при 22 °C (см. рис. 2, 3), что может быть связано с существенными отличиями структуры микробных сообществ и/или приближением к зоне оптимума для дереворазрушающей активности микроорганизмов при 22 °C. В 12-месячных лабораторных экспериментах по компостированию коры осины, сосны, ели и лиственницы показано, что доступность N является ключевым фактором для стимуляции

процесса распада коры [Ульянова, Чупрова, 2015]. В наших более ранних экспериментах выявлено, что внесение добавок азота и фосфора в виде минеральных удобрений сдвигало соотношения C : N и C : P в сторону более благоприятных условий для сообщества микроорганизмов и существенно увеличивало скорость разложения КО, а влияние совместного внесения N и P в почвенно-коровые смеси на основе КО было выше, чем эффект только от добавления N [Kurganova et al., 2018].

**Динамика выделения C-CO<sub>2</sub> в ходе биогенного разложения коры.** Самую высокую скорость разложения коры осины наблюдали в первые недели эксперимента, затем происходило постепенное снижение интенсивности деструкционных процессов (рис. 4). Период с максимальными величинами DecR, достигающими 105–115 мг C·(кг коры)<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup> при 22 °C составлял около двух недель. При 12 °C период, во время которого зарегистрирова-

лись самые высокие значения DecR, был существенно короче (3–4 дня), а интенсивность выделения  $\text{CO}_2$  в этот период значительно ниже ( $<68\text{--}81 \text{ мг С} \cdot (\text{кг коры})^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ), чем при  $22^\circ\text{C}$ . При самой низкой температуре инкубирования ( $2^\circ\text{C}$ ) наиболее интенсивное разложение КО наблюдали в первые 60 дней эксперимента, однако величина DecR в этот период не превышала  $30\text{--}43 \text{ мг С} \cdot (\text{кг коры})^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$  (см. рис. 4). В последние месяцы проведения инкубационного эксперимента скорость выделения  $\text{C}\text{--}\text{CO}_2$  изменялась незначительно, постепенно снижаясь до  $17\text{--}18 \text{ мг С} \cdot (\text{кг коры})^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$  при  $2^\circ\text{C}$  и варьируя в пределах  $11\text{--}14 \text{ мг С} \cdot (\text{кг коры})^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$  при  $12^\circ\text{C}$  и  $22^\circ\text{C}$ .

Подобная динамика выделения  $\text{CO}_2$  при разложении свежей коры осины свидетельствует о быстрой минерализации легкоразлагаемых органических соединений типа алифатических углеводов, карболовых и жирных кислот в первые недели инкубирования, что хорошо согласуется с изменениями химического состава КО, выявленными в рамках нашего исследования (см. рис. 2). При этом вполне ожидаемо, что скорость и полнота реакций разложения этих соединений с ростом температуры инкубирования увеличивались.

**Скорости выделения  $\text{C}\text{--}\text{CO}_2$  и температурные коэффициенты на разных стадиях эксперимента.** Исходя из временной динамики DecR (см. рис. 4), мы разделили 12-месячный период эксперимента на 4 стадии (1–2, 3–4, 5–6 и 7–12 месяцы) и рассчитали средние значения DecR для всего периода инкубирования и для каждой стадии отдельно (рис. 5).

В первые два месяца эксперимента при всех температурах получены самые высокие средние величины DecR, составляющие  $34 \pm 2$ ,  $42 \pm 4$  и  $68 \pm 7 \text{ мг С} \cdot (\text{кг коры})^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$  при температурах  $2$ ,  $12$  и  $22^\circ\text{C}$  соответственно. Наиболее постепенное снижение средних величин DecR на разных стадиях инкубационного эксперимента наблюдали при  $2^\circ\text{C}$ , а наиболее значительное их уменьшение – при  $22^\circ\text{C}$  (см. рис. 5). Средние скорости выделения  $\text{C}\text{--}\text{CO}_2$  в течение второй половины эксперимента (7–12 мес.) статистически не отличались при  $2$  и  $22^\circ\text{C}$  ( $16 \pm 1$  и  $17 \pm 1 \text{ мг С} \cdot (\text{кг коры})^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ), но были значимо ниже, чем при  $12^\circ\text{C}$  ( $21 \pm 2 \text{ мг С} \cdot (\text{кг коры})^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ). Средние за весь период эксперимента скорости разложения КО варьировали в зависимости от температуры инкубирования от  $23 \pm 2$  до  $42 \pm 4 \text{ мг С} \cdot (\text{кг коры})^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$  (см. рис. 5). Результаты однофакторного дисперсионного анализа показали, что температура оказывала значимое влияние ( $p < 0,0001$ ) на величину DecR на всех стадиях эксперимента.

Значения  $Q_{10}$  для средних величин DecR за все время эксперимента в исследуемых температурных интервалах ( $2\text{--}12$  и  $12\text{--}22^\circ\text{C}$ ) были близкими ( $1,30$  против  $1,41$ ). Однако на разных стадиях эксперимента влияние температуры на величину DecR было выражено сильнее (табл. 2). Так, увеличение значений DecR в течение 1–2 и 3–4 месяцев инкубации было более заметным в диапазоне более высоких температур –  $12\text{--}22^\circ\text{C}$  ( $Q_{10} = 1,62\text{--}2,24$ ), чем в более низком температурном интервале –  $2\text{--}12^\circ\text{C}$  ( $Q_{10} = 1,06\text{--}1,25$ ). В течение 5–12 месяцев эксперимента влияние температуры

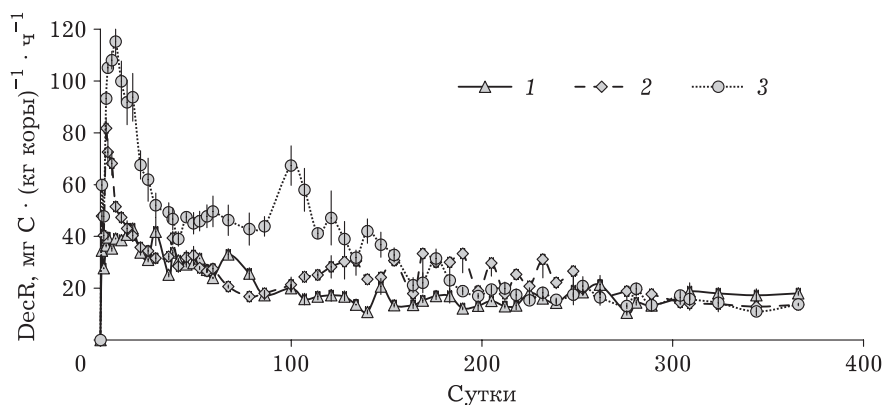


Рис. 4. Динамика скорости выделения  $\text{C}\text{--}\text{CO}_2$  (DecR) в ходе биогенного разложения коры осины за 360 дней (12 месяцев) лабораторного эксперимента при разных температурах: 1 –  $2^\circ\text{C}$ ; 2 –  $12^\circ\text{C}$ ; 3 –  $22^\circ\text{C}$  (вертикальные линии показывают величину SE)

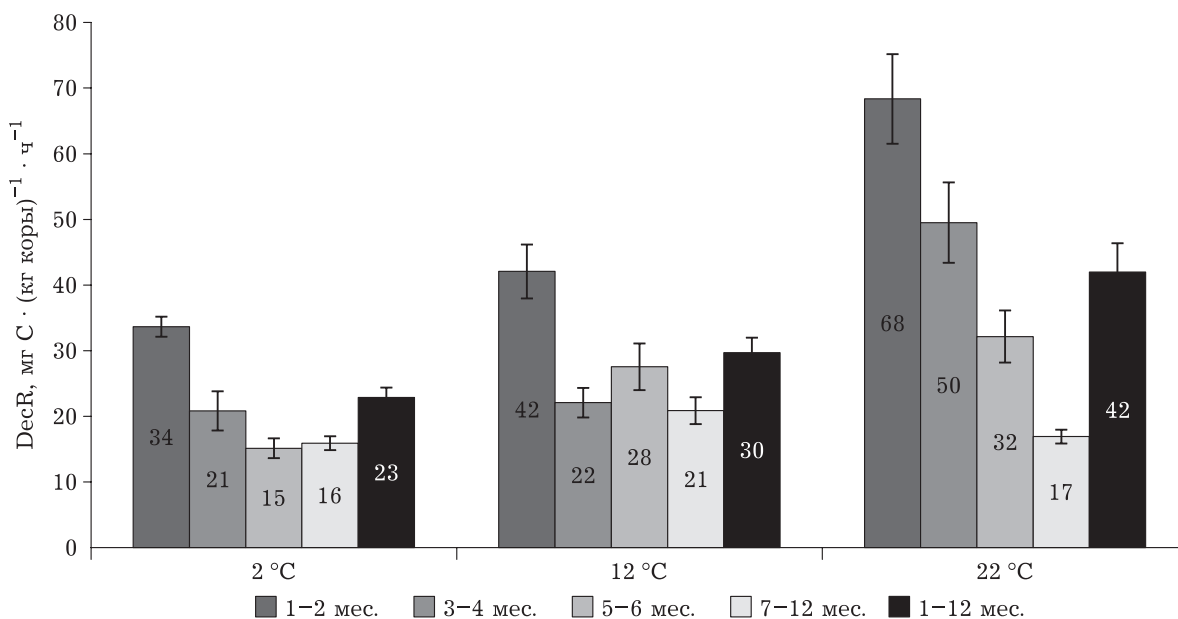


Рис. 5. Средние значения скорости выделения С-СО<sub>2</sub> (DecR) в ходе биогенного разложения коры осины на разных стадиях проведения эксперимента при разных температурах (вертикальные линии показывают величину доверительного интервала при  $p = 0,05$ )

на DecR было обратным: значения  $Q_{10}$  были выше для более низкого температурного диапазона 2–12 °C ( $Q_{10} = 1,31-1,82$ ) по сравнению с более высоким 12–22 °C ( $Q_{10} = 0,81-1,17$ ).

В бореальной и умеренной природных зонах температура является ключевым абиотическим фактором, контролирующим процесс биогенного разложения всех компонентов КДО, включая древесную кору [Olajuyigbe et al., 2012; Kahl et al., 2017]. Повышение температуры окружающей среды при содержании достаточного количества влаги приводит к значительному увеличению скорости разложения КДО [Wu et al., 2010; Forrester et al., 2012; Ohtsuka et al., 2014]. Это справедливо и для других растительных субстратов, например, для лесной подстилки [Ларионова и др., 2017; Larionova et al., 2017] или для растений-горфообразователей [Nikonova et al., 2018, 2019; Никонова и др., 2019].

В нашем лабораторном эксперименте постепенное повышение температуры (при поддержании постоянной достаточной влажности) было причиной существенного роста значений DecR в обоих температурных интервалах – 2–12 и 12–22 °C только в течение первых двух месяцев инкубирования (см. рис. 5). В течение 3–12 месяцев эксперимента повышение температуры могло вызывать значимое увеличение средних значений DecR только в каком-то одном из интервалов (2–12 или 12–22 °C) и не вызывать заметного роста DecR в другом. Это можно объяснить тем, что в начале инкубирования КО содержала достаточное количество доступных, легко разлагаемых субстратов, которые характеризовались высокими скоростями распада при всех температурах. Позже преобладающими веществами в составе коры становятся более устойчивые органические соединения (целлюлоза и лигнин), поэтому скорости

Т а б л и ц а 2  
Температурные коэффициенты для DecR в разных температурных интервалах и на разных стадиях проведения эксперимента

$Q_{10}$	1–2 мес.	3–4 мес.	5–6 мес.	7–12 мес.	1–12 мес.
2–12 °C	1,25	1,06	1,82	1,31	1,30
12–22 °C	1,62	2,24	1,17	0,81	1,41



разложения КО снижаются, и влияние температуры на процесс разложения становится слабее. Эти же механизмы управляют разложением подстилки в северных лесах. Так, на ранней стадии распада лесной подстилки концентрация водорастворимых веществ быстро снижается (через несколько месяцев), прежде чем достичь относительно стабильных уровней [Berg et al., 1987]. Более того, на этом этапе разрушается и свободная холоцеллюлоза, тогда как более устойчивый лигнин либо еще не разлагается, либо разрушается с низкой скоростью. На скорость разложения лесной подстилки на этом раннем этапе также может влиять общая концентрация основных питательных веществ, таких как N, P и S, которые часто ограничивают скорость разложения органических субстратов [Berg, 2000]. По-видимому, количество питательных веществ в ткани флоэмы, которая разлагается в первую очередь, в течение первых двух месяцев распада достаточно для протекания активного процесса биогенного разложения КО.

Благодаря своей способности разлагать лигнин и целлюлозу, грибы играют доминирующую роль в процессе разложения древесного материала (ксилолизе), в том числе и коры [Boddy, Watkinson, 1995; Boddy, 2000]. Многие виды грибов являются мезофилами, и оптимальный температурный диапазон для их роста составляет от 20 до 40 °С, в пределах которого скорости разложения могут увеличиваться в 2–3 раза на каждые 10 °С [Käärik, 1974; Zhou et al., 2007]. В нашем исследовании значения  $Q_{10}$  для средней за время эксперимента величины DecR были почти равными для температурных интервалов 2–12 и 12–22 °С (см. табл. 2). Более того, на ранней

стадии эксперимента (первые четыре месяца) значения  $Q_{10}$  для DecR были выше для образцов, инкубированных при 12–22 °С, чем при 2–12 °С. На более поздних стадиях (5–12 месяцев инкубации) повышение температуры от 12 до 22 °С вызывало менее значительный рост величины DecR по сравнению с интервалом 2–12 °С (см. табл. 2). По-видимому, это объясняется отчасти тем, что распад легкоразлагаемых компонентов в составе КО происходил более интенсивно и закончился в первые два месяца эксперимента, тогда как при более низких температурах он продолжался более длительный период, обеспечивая менее заметное снижение средних величин DecR в течение 5–12 месяцев инкубирования.

**Общие потери С-СО<sub>2</sub> и константы разложения КО за все время эксперимента.** С увеличением температуры интегральные потери С-СО<sub>2</sub> в результате биогенного разложения КО за время всего эксперимента показывали значимый рост ( $p < 0,005$ ): от  $173 \pm 3$  мг С·(г коры)<sup>-1</sup> при 2 °С до  $284 \pm 16$  мг С·(г коры)<sup>-1</sup> при 22 °С. По отношению к начальным запасам С в КО до начала инкубирования общие потери С-СО<sub>2</sub> за 12 месяцев эксперимента составили 34–55 % в зависимости от температуры (табл. 3). Константы разложения КО также демонстрировали существенное увеличение с возрастанием температуры инкубирования. В интервале температур 12–22 °С значения  $k$  увеличивались более заметно, чем в интервале 2–12 °С (табл. 3).

В нашем лабораторном исследовании мы оценили константы разложения КО ( $k$ ) на основе кумулятивной кривой потерь С-СО<sub>2</sub> в течение 12 месяцев инкубирования с использованием однокомпонентной экспоненциальной

Т а б л и ц а 3

**Общие потери С-СО<sub>2</sub> за 12 месяцев инкубирования (TotL-C), константы разложения ( $k$ ), периоды полуразложения ( $T_{0,5}$ ) и разложения ( $T_{0,95}$ ) коры осины при разных температурах проведения эксперимента (среднее значение  $\pm$  SE)**

Показатель	2 °С	12 °С	22 °С
TotL-C, мг С·(г коры) <sup>-1</sup>	173 $\pm$ 3	211 $\pm$ 10	284 $\pm$ 16
TotL-C, % исходного С	33,7 $\pm$ 0,5	40,9 $\pm$ 2,0	55,2 $\pm$ 3,2
$k$ , лет <sup>-1</sup>	0,46 $\pm$ 0,01	0,59 $\pm$ 0,03	1,02 $\pm$ 0,09
$T_{0,5}$ (0,693/ $k$ ), лет	1,51 $\pm$ 0,03	1,17 $\pm$ 0,06	0,68 $\pm$ 0,07
$T_{0,95}$ (3/ $k$ ), лет	6,60 $\pm$ 0,03	5,15 $\pm$ 0,23	3,00 $\pm$ 0,30

модели. В условиях полевых экспериментов оценка значений  $k$  для коры и древесины проводится обычно на основе потери массы в тщательно подобранных хроносериях КДО [Zhou et al., 2007; Shorohova, Kapitsa, 2015, 2016; Dossa et al., 2016]. Константы разложения коры, как компонента КДО, оцененные методом хроносерий, варьировали от 0,2 до 0,4 год<sup>-1</sup> для коры различных пород деревьев [Zhang et al., 2008], а для коры осины в старовозрастных лесах – 0,074 год<sup>-1</sup> [Shorohova et al., 2016]. Значения  $k$ , полученные в нашем лабораторном исследовании при постоянном и достаточном уровне влажности, составляли в зависимости от температуры инкубирования 0,46–1,02 год<sup>-1</sup>, что существенно выше значений констант разложения, полученных в естественных условиях, при которых температура и содержание воды в коре значительно различаются в течение года. Тем не менее полученные в нашем эксперименте данные могут быть востребованы для параметризации моделей, описывающих разложение КДО.

Период полуразложения КО в зависимости от температуры проведения опыта в нашем исследовании варьировал от 1,5 до 0,7 года, демонстрируя закономерности, идентичные тем, что были получены для константы разложения. Время полной оборачиваемости КО, соответствующее 95 % потерь органической массы, варьировало в зависимости от температуры от 6,6 до 3,0 года. Учитывая более существенное влияние температуры на константу и период разложения КО в интервале температур 12–22 °С, можно предположить, что усиление разложения коры осины будет более заметно проявляться в летний период, особенно на фоне весьма заметного тренда увеличения летних температур на юге Московской области в последние четыре декады [Курганова и др., 2017].

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, температура, при которой происходило разложение коры осины, в значительной степени определяла не только динамику выделения С-СО<sub>2</sub> в ходе длительного инкубационного эксперимента, но и общие потери углерода в форме СО<sub>2</sub>, константу разложения и выраженность изменений в химическом составе КО. С увеличением темпера-

туры в интервале от 2 до 22 °С интегральные потери С-СО<sub>2</sub> за время всего эксперимента возрастали в 1,6 раза, а константа разложения коры осины увеличивалась в 2,2 раза. На фоне практически одинакового увеличения средней (за 12 месяцев) величины DecR в обоих температурных интервалах (2–12 и 12–22 °С) наиболее яркие различия в динамике DecR в зависимости от температуры были выявлены в течение первых месяцев эксперимента, когда происходило преимущественное разложение легкогидролизуемых органических соединений.

В процессе разложения КО имело место относительное обогащение субстрата азотом, что благоприятно влияло на жизнедеятельность микроорганизмов-деструкторов. Все показатели, характеризующие процесс разложения коры осины (динамика, общие потери С-СО<sub>2</sub>, константы разложения и количественные изменения ее химического состава, были сходными при 2 и 12 °С, но вместе с тем менее выраженными, чем при 22 °С. Это может быть связано с существенным усилением при 22 °С деятельности организмов-деструкторов, принимающих активное участие в процессах разложения коры.

Работа выполнена в рамках Государственного задания ФИЦ ПНЦБИ РАН (рег. № ААА-А-18-118013190177-9) и Государственного задания ФИЦ КарНЦ РАН при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-04-01282а).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Ведрова Э. Ф. Разложение органического вещества лесных подстилок // Почвоведение. 1997. № 2. С. 216–223.
- Гелес И. С. Древесная биомасса и основы экологически приемлемых технологий ее химико-механической переработки. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. 382 с.
- Гришина Л. А., Копчик Г. Н., Макаров М. И. Трансформация органического вещества почв: учеб. пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. 88 с.
- Замолодчиков Д. Г. Оценка пула углерода крупных древесных остатков в лесах России с учетом влияния пожаров и рубок // Лесоведение. 2009. № 4. С. 3–15.
- Капица Е. А., Трубицына Е. А., Шорохова Е. В. Биогенный ксиллиз стволов, ветвей и корней лесобразующих пород темнохвойных северо-таежных лесов // Лесоведение. 2012. № 3. С. 51–58.
- Кузнецов М. А. Влияние условий разложения и состава опада на характеристики и запас подстилки в среднетаежном чернично-сфагновом ельнике // Лесоведение. 2010. № 6. С. 54–60.
- Курганова И. Н., Лопес де Гереню В. О., Аблеева В. А., Быховец С. С. Климат южного Подмосквья: современ-

- менные тренды и оценка экстремальности // *Фундамент. и прикл. климатология*. 2017. № 4. С. 62–78.
- Ларионова А. А., Квиткина А. К., Быховец С. С., Лопес де Гереню В. О., Колягин Ю. Г., Каганов В. В. Влияние азота на минерализацию и гумификацию лесных опавов в модельном эксперименте // *Лесоведение*. 2017. № 2. С. 128–139.
- Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 231 с.
- Никонова Л. Г., Курганова И. Н., Лопес Де Гереню В. О., Жмурич В. А., Головацкая Е. А. Влияние абиотических факторов на разложение опада растений-торфообразователей в инкубационном эксперименте // *Вестн. Том. гос. ун-та. Биология*. 2019. № 46. С. 148–170.
- Оболенская А. В., Ельницкая З. П., Леонович А. А. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы. М.: Экология, 1991. 320 с.
- Сафонов М. А., Булгаков Е. А., Остапенко А. В., Тяпухин П. В. Влияние деструкции древесины на температурный и влажностный режим в лесных биогеоценозах Южного Приуралья // *Вестн. ОГУ*. 2013. № 10 (159). С. 333–335.
- Семенов В. М., Ходжаева А. К. Агроэкологические функции растительных остатков в почве // *Агрохимия*. 2006. № 7. С. 63–81.
- Уголев Б. Н. Древесиноведение и лесное товароведение: учеб. пособие. М.: Изд. МГУЛ, 2002. 340 с.
- Ульянова О. А., Чупрова В. В. Минерализация коры различных видов деревьев и удобрительных композиций на ее основе // *Агрохимия*. 2015. № 2. С. 33–45.
- Фаустова Н. М. Химический состав коры и древесины осины *Populus tremula* L.: дис. ... канд. хим. наук. СПб., 2005. 173 с.
- Berg B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils // *For. Ecol. Manag.* 2000. Vol. 133. P. 13–22.
- Berg B., Staaf H., Wessen B. Decomposition and nutrient release in needle litter from nitrogen-fertilized Scots pine (*Pinus silvestris*) stands // *Scand. J. For. Res.* 1987. Vol. 2. P. 399–415.
- Berglund S. L., Ågren G. I., Ekblad A. Carbon and nitrogen transfer in leaf litter mixtures // *Soil Biol. Biochem.* 2013. Vol. 57. P. 341–348.
- Boddy L. Interspecific combative interactions between wood-decaying basidiomycetes // *FEMS Microb. Ecol.* 2000. Vol. 31. P. 185–194.
- Boddy L., Watkinson S. C. Wood decomposition, higher fungi, and their role in nutrient redistribution // *Can. J. Bot.* 1995. Vol. 73. P. 1377–1383.
- Bradford M. A., Warren R. J., Baldrian P., Crowther T. W., Maynard D. S., Oldfield E. E., Wieder W. R., Wood S. A., King J. R. Climate fails to predict wood decomposition at regional scales // *Nat. Clim. Change*. 2014. Vol. 4. P. 625–630.
- Chambers J. Q., Schimel J. P., Nobre A. D. Respiration from coarse wood litter in central Amazon forests // *Biogeochem.* 2001. Vol. 52. P. 115–131.
- Chen H., Harmon M. E., Griffiths R. P., Hicks W. Effects of temperature and moisture on carbon respired from decomposing woody roots // *For. Ecol. Manag.* 2000. Vol. 138. P. 51–64.
- Cornwell W. K., Cornelissen J. H. C., Allison S. D., Bauhus J., Eggleton P., Preston C. M., Scarff F., Weedon J. T., Wirth C., Zanne A. E. Plant traits and wood fates across the globe: rotted, burned, or consumed? // *Global Change Biol.* 2009. Vol. 15. P. 2431–2449.
- Dence C. W. The determination of lignin // *Methods of Lignin Chemistry* / Eds. S. Y. Lin, C. W. Dence. Berlin: Springer-Verlag, 1992. P. 33–61.
- Dossa G. O., Paudel E., Cao K., Schaefer D., Harrison R. D. Factors controlling bark decomposition and its role in wood decomposition in five tropical tree species // *Sci. Report*. 2016. Vol. 6. 34153.
- Forrester J. A., Mladenoff D. J., Gower S. T., Stoffel J. L. Interactions of temperature and moisture with respiration from coarse woody debris in experimental forest canopy gaps // *For. Ecol. Manag.* 2012. Vol. 265. P. 124–132.
- Franceschi V. R., Krokene P., Christiansen E., Krekling T. Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests // *New Phytol.* 2005. Vol. 167. P. 353–376.
- Fukasawa Y. The geographical gradient of pine log decomposition in Japan // *For. Ecol. Manag.* 2015. Vol. 349. P. 29–35.
- Hagemann U., Moroni M. T., Gleissner J., Makeschin F. Disturbance history influences downed woody debris and soil respiration // *For. Ecol. Manag.* 2010. Vol. 260. P. 1762–1772.
- Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Sollins P., Gregory S. V., Lattin N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack K. Jr., Cummins K. W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems // *Adv. Ecol. Res.* 1986. Vol. 15. P. 133–302.
- Hu Z., Xu C., McDowell N. G., Johnson D. J., Wang M., Luo Y., Zhou X., Huang Z. Linking microbial community composition to C loss rates during wood decomposition // *Soil Biol. Biochem.* 2017. Vol. 104. P. 108–116.
- Käärik A. A. Decomposition of wood // *Biology of plant litter decomposition* / Eds. C. H. Dickinson, G. J. F. Pugh. England, London: Academic Press, 1974. P. 129–174.
- Kahl T., Arnstadt T., Baber K., Bässler C., Bauhus J., Borken W., Buscot F., Floren A., Heibl C., Hesenmöller D., Hofrichter M., Hoppe B., Kellner H., Krüger D., Linsenmair K. E., Matzner E., Otto P., Pura Hong W., Seilwinder C., Schulze E.-D., Wende B., Weisser W. W., Gossner M. M. Wood decay rates of 13 temperate tree species in relation to wood properties, enzyme activities and organismic diversities // *For. Ecol. Manag.* 2017. Vol. 391. P. 86–95.
- Kätterer T., Reichstein M., Andren O., Lomander A. Temperature dependence of organic matter decomposition: a critical review using literature data analyzed with different model // *Biol. Fertil. Soils*. 1998. Vol. 27. P. 258–262.
- Kazartsev I., Shorohova E., Kapitsa E., Kushnevskaya H. Decaying *Picea abies* log bark hosts diverse fungal communities // *Fungal Ecol.* 2018. Vol. 33. P. 1–12.
- Kuoki J., Arnold K., Martikainen P. Long-term persistence of aspen – a key host for many threatened species – is endangered in old-growth conservation areas in Finland // *J. Nat. Conserv.* 2004. Vol. 12. P. 41–52.
- Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Galibina N., Kapitsa E., Shorohova E. Coupled effect of temperature and mineral additions facilitates decay of aspen bark // *Geoderma*. 2018. Vol. 316. P. 27–37.
- Kurganova I. N., Lopes de Gerenyu V. O., Gallardo Lanchao J. F., Oehm C. T. Evaluation of the Rates of Soil

- Organic Matter Mineralization in Forest Ecosystems of Temperate Continental, Mediterranean, and Tropical Monsoon Climates // *Euras. Soil Sci.* 2012. Vol. 45 (1). P. 68–79.
- Larionova A. A., Maltseva A. N., Lopes de Gerenyu V. O., Kvitkina A. K., Bykhovets S. S., Zolotareva B. N., Kudeyarov V. N. Effect of temperature and moisture on the mineralization and humification of leaf litter in a model incubation experiment // *Euras. Soil Sci.* 2017. Vol. 50 (4). P. 422–431.
- Latva-Karjanmaa T., Penttil R., Siitonen J. The demographic structure of European aspen (*Populus tremula*) populations in managed and old-growth boreal forests in eastern Finland // *Can. J. For. Res.* 2007. Vol. 37 (6). P. 1070–1081.
- Lestander T. A., Holmberg C., Stenberg L., Lehtonen R. Towards multivariate statistical process control in the wood pellet industry // *Biom. Bioen.* 2012. Vol. 45. P. 152–158.
- Li Q., Chen J., Moorhead D. L. Respiratory carbon losses in a managed oak forest ecosystem // *For. Ecol. Manag.* 2012. Vol. 279. P. 1–10.
- Liu W., Schaefer D., Qiao L., Liu X., What controls the variability of wood-decay rates? // *For. Ecol. Manag.* 2013. Vol. 310. P. 623–631.
- Martin A. R., Gezahegn S., Thomas S. C. Variation in carbon and nitrogen concentration among major woody tissue types in temperate trees // *Can. J. For. Res.* 2015. Vol. 45. P. 744–757.
- Nikonova L. G., Golovatskaya E. A., Kur'ina I. V., Kurganova I. N. Decomposition Rate of Peat-Forming Plants in Oligotrophic Bogs of the Southern Taiga Subzone of Western Siberia: Assessment of the Effect of Water Table Level and Peat Deposit Temperature // *Eur. Soil Sci.* 2019. Vol. 52 (9). P. 1101–1111.
- Nikonova L. G., Kurganova I. N., Lopes de Gerenyu V. O., Zhmurin V. A., Golovatskaya E. A. Temperature effect on the decomposition rate of peat-forming plants: results of a model experiment // *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 2018. 211 012037; doi:10.1088/1755-1315/211/1/012037
- Ohtsuka T., Shizu Y., Hirota M., Yashiro Y., Shugang J., Iimura Y., Koizumi H. Role of coarse woody debris in the carbon cycle of Takayama forest, central Japan // *Ecol. Res.* 2014. Vol. 29. P. 91–101.
- Olajuyigbe S., Tobin B., Nieuwenhuis M. Temperature and moisture effects on respiration rate of decomposing logs in a Sitka spruce plantation in Ireland // *Forestry.* 2012. Vol. 85 (4). P. 485–496.
- Olson J. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems // *Ecology.* 1963. Vol. 44 (2). P. 322–331.
- Palviainen M., Laiho R., Mäkinen H., Finér L. Do decomposing Scots pine, Norway spruce, and silver birch stems retain nitrogen? // *Can. J. For. Res.* 2008. Vol. 38 (12). P. 3047–3055.
- Russell M. B., Fraver S., Aakala T., Gove J. H., Woodall C. W., D'Amato A. W., Ducey M. J. T. Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: a review // *For. Ecol. Manag.* 2015. Vol. 350. P. 107–128.
- Shorohova E., Kapitsa E. Stand and landscape scale variability in the amount and diversity of coarse woody debris in primeval European boreal forests // *For. Ecol. Manag.* 2015. Vol. 315. P. 185–190.
- Shorohova E., Kapitsa E. The decomposition rate of non-stem components of coarse woody debris (CWD) in European boreal forests mainly depends on site moisture and tree species // *Eur. J. For. Res.* 2016. Vol. 135. P. 593–606.
- Shorohova E., Ignatyeva O., Kapitsa E., Kauhanen H., Kuznetsov A., Vanha-Majamaa I. Stump decomposition rates after clear-felling with and without prescribed burning in southern and northern boreal forests in Finland // *For. Ecol. Manag.* 2012. Vol. 263. P. 74–84.
- Shorohova E., Kapitsa E., Kazartsev I., Romashkin I., Polevoi A., Kushnevskaya A. Tree species traits are the predominant control on the decomposition rate of tree log bark in a mesic old-growth boreal forest // *For. Ecol. Manag.* 2016. Vol. 377. P. 36–45.
- Sinsabaugh R. L., Antibus R. K., Linkins A. E., McLaugherty C. A., Rayburn L., Repert D., Weiland T. Wood decomposition: nitrogen and phosphorus dynamics in relation to extracellular enzyme activity // *Ecology.* 1993. Vol. 74. P. 1586–1593.
- Skonieczna J., Malek S., Polowy K., Węgiel A. Elements Content of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands of different densities // *Drewno Prace Naukowe Doniesienia Komunikaty.* 2014. Vol. 57 (192). P. 77–87.
- Taylor B. R., Parkinson D. Aspen and pine leaf litter decomposition in laboratory microcosms. II. Interactions of temperature and moisture level // *Can. J. Bot.* 1988. Vol. 66. P. 1966–1973.
- Wetzel S., Greenwood J. S. Proteins as a potential nitrogen storage compound in bark and leaves of several softwoods // *Trees.* 1989. Vol. 3. P. 149–153.
- Winckler J. P., Cherry R. S., Schlesinger W. H. The Q<sub>10</sub> relationship of microbial respiration in a temperate forest soil // *Soil Biol. Biochem.* 1996. Vol. 28 (8). P. 1067–1072.
- Worrell R. European aspen (*Populus tremula*): a review with particular reference to Scotland 1: Distribution, ecology and genetic variation // *Forestry.* 1995a. Vol. 68. P. 94–105.
- Worrell R. European aspen (*Populus tremula*): a review with particular reference to Scotland 2: Values, silviculture and utilization // *Forestry.* 1995b. Vol. 68. P. 231–244.
- Wu J., Zhang X., Wang H., Sun J., Guan D. Respiration of downed logs in an old-growth temperate forest in north-eastern China // *Scand. J. Forest. Res.* 2010. Vol. 25. P. 500–506.
- Yatskov M., Harmon M. E., Krankina O. N. A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests on Russia // *Can. J. For. Res.* 2003. Vol. 33. P. 1211–1226.
- Zhang D., Hui D., Luo Y., Zhou G. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors // *J. Plant Ecol.* 2008. Vol. 1. P. 85–93.
- Zhou L., Dai L., Gu H., Zhong L. Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem // *J. For. Res.* 2007. Vol. 18(1), P. 48–54.

# The effect of temperature on the rate of biogenic decomposition of aspen bark

I. N. KURGANOVA<sup>1</sup>, V. O. LOPES DE GERENYU<sup>1</sup>, N. A. GALIBINA<sup>2</sup>,  
E. A. KAPITSA<sup>3</sup>, E. V. SHOROKHOVA<sup>2, 3</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science of RAS  
142290, Pushchino, Moscow Region, Institutskaya str., 2/2  
E-mail: ikurg@mail.ru*

<sup>2</sup>*Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of RAS  
185910, Petrozavodsk, Pushkinskaya str., 11*

<sup>3</sup>*Saint Petersburg State Forestry University named S. M. Kirov  
194021, St. Petersburg, Institutsky per., 5*

In a temperate climate, temperature is a key abiotic factor controlling the decomposition of coarse wood debris, one of the components of which is the bark. Using the aspen bark (AB), we carried out a 12-month laboratory experiment at three contrasting temperatures (2, 12 and 22 °C) and constant sufficient moisture to quantify the effect of the temperature on the decomposition rate (DecR) and decay constant (k) of aspen bark. The temperature influence on the total loss of C-CO<sub>2</sub> and changes in the chemical composition of AB during the entire experiment were also estimated. An increase in the incubation temperature from 2 to 12 °C and from 12 to 22 °C caused a similar increase in the average (over 12 months) value of DecR: Q<sub>10</sub> values in these temperature intervals were 1.30 to 1.41, respectively. The most significant effect of temperature on the dynamics of DecR was revealed during the 1<sup>st</sup> and 2<sup>nd</sup> months of the experiment. The maximum losses of C-CO<sub>2</sub> (284 ± 16 mg C g of bark<sup>-1</sup> or 55.2 ± 3.2 % of the initial C content) were observed at 22 °C.

The decay constants of AB calculated by the one-component exponential model increased significantly with the rising of incubation temperature: from 0.46 ± 0.01 year<sup>-1</sup> at 2 °C to 1.02 ± 0.09 year<sup>-1</sup> at 22 °C. Changes in the chemical composition of aspen bark due to the processes of biogenic decomposition included a significant reduction in alcohol-soluble organic compounds and cellulose to 18–32 % and 41–57 % of their initial amount, respectively. Lignin losses were much less and amounted to only 9–18 % of their content in AB before the incubation. The quantitative changes in the chemical composition of aspen bark were similar at 2 and 12 °C and less pronounced than at 22 °C. It may be explained by the growing activity of destructive organisms that are actively involved in the decomposition of the bark at 22 °C.

**Key words:** coarse woody debris, carbon dioxide emission, temperature coefficient, incubation experiment, chemical composition of bark.