

ТЕМПЕРАТУРНЫЙ ЭФФЕКТ НА ЭМИССИЮ CO₂ КСИЛОТРОФНЫМИ ГРИБАМИ И ДРЕВЕСНЫМ ДЕБРИСОМ

© 2023 г. Д. К. Диярова^а *, В. Д. Владыкина^б, В. А. Мухин^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^бУральский федеральный университет, Россия 620002 Екатеринбург, ул. Мира, 19

*e-mail: dasha_d@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 02.09.2022 г.

После доработки 09.12.2022 г.

Принята к публикации 10.01.2023 г.

Представлены данные, характеризующие температурную зависимость роста и эмиссии CO₂ двух видов ксилотрофных грибов (*D. confragosa* и *D. tricolor*) при их развитии на сусло-агаре и древесине в лабораторном эксперименте. Показано, что существующие в настоящее время оценки температурной динамики эмиссии CO₂ древесным дебрисом не в полной мере учитывают связи между температурой, эмиссией CO₂, ростом и дыхательной активностью грибов. Установлено, что в диапазоне 10–30°C линейный рост и CO₂ эмиссионная активность мицелия грибов в одинаковой степени (Q₁₀ роста – 2.2, Q₁₀ дыхания – 2.1), положительно и линейно связаны с температурой (коэффициент корреляции Спирмена 0.94–0.97), а эмиссия CO₂ прямо пропорциональна величине мицелия и его удельной эмиссионной активности. Вследствие этого температурный эффект на эмиссию CO₂ – это производное от двух одинаково зависимых от температуры факторов: роста и удельной эмиссионной активности мицелия. Он равен произведению эффектов каждого из факторов в отдельности и описывается экспоненциальным уравнением, что отражает неаддитивный, возможно, синергический характер температурного усиления эмиссии CO₂ в пределах от 20 до 30°C.

Ключевые слова: древесный дебрис, ксилотрофные грибы, Basidiomycota, эмиссия CO₂, температура, климат, Средний Урал

DOI: 10.31857/S0367059723030034, **EDN:** EBCXMA

Основным трендом в современном изменении климата считается глобальный рост температуры [1], и это связывают с накоплением в атмосфере парниковых газов, основной из которых – CO₂ [2–4]. Поэтому в настоящее время большое внимание уделяется изучению углеродного цикла, его прямых и обратных связей с климатом. Леса играют исключительно важную роль в глобальном круговороте углерода, а специфическая черта их углеродного цикла – наличие в них надземного древесного пула долговременного депонирования углерода. Его мобилизация достигается в ходе биологического разложения древесного дебриса, являющегося глобально-значимым пулом углерода и соответствующим по масштабу нетто-источником [3, 4]. Основные параметры процессов разложения древесного дебриса и его углеродно-кислородного газообмена определяют ксилотрофные базидиальные грибы (Basidiomycota, Agaricomycetes), которые из-за этого считают биосферно-значимыми газо- и климатрегулирующими организмами [5].

Разложение древесного дебриса и его так называемое “углеродное дыхание” – это зависимые

от климата процессы, и актуально выяснение характера их связей с климатическими факторами и прежде всего температурой [6]. Установлено, что в диапазоне 10–30°C при повышении температуры на 10°C эмиссия CO₂ древесным дебрисом возрастает в 1.4–4.1 раза [5, 7–12]. Поэтому “потепление климата”, скорее всего, приведет к усилению CO₂ эмиссионной активности древесного дебриса, и нельзя исключить, что это может быть одним из экологических факторов дестабилизации климатической системы Земли.

Имеющиеся оценки температурной зависимости “углеродного дыхания” древесного дебриса далеко не всегда учитывают то, что данный процесс – это результат жизнедеятельности ксилотрофных микобактериальных сообществ [5, 13]. Так, лишь в немногих работах [14–20] рассматривается эмиссия CO₂ древесным дебрисом при его разложении базидиальными ксилотрофными грибами. При этом не учитывается, что температура – главный абиотический фактор не только активности дыхания грибов, но и их роста [5, 15]. На наш взгляд, имеющиеся прогнозные оценки

объемов эмиссии CO₂ древесным дебрисом при “потеплении климата” недостаточно корректны.

Цель настоящей работы – изучить влияние температуры на эмиссию CO₂ с учетом ее эффекта на рост и газообмен грибов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Влияние температуры на эмиссию CO₂ мицелием ксилотрофных грибов на сусло-агаре и при разложении ими древесного дебриса изучали на примере *Daedaleopsis confragosa* (Bolton: Fr.) J. Schröt. и *D. tricolor* (Bull.) Bondartsev et Singer. Образцы разрушаемых древесных остатков *Betula pendula* Roth и *Padus avium* Mill с базидиокарпами названных грибов отобраны в предлесостепных сосново-березовых лесах Сысертского района Свердловской области (56°36'5" с.ш., 61°3'24" в.д.). Определение грибов выполнено с использованием традиционных микологических методов [21], а их видовые названия приведены по MucBank Database [22]. Дикариотические культуры были получены из базидиокарпов исследуемых грибов с использованием стандартных методов [23] и сусло (4%) - агара (2%) в качестве питательной среды.

Дизайн исследования включал два блока экспериментальных работ: 1) анализ влияния температуры на рост и CO₂ эмиссионную активность мицелия *D. confragosa* и *D. tricolor* на сусло-агаре; 2) изучение частного и совместного эффекта на эмиссию CO₂ размера и эмиссионной активности мицелия при развитии грибов на искусственной питательной среде и на естественных для них древесных субстратах.

Определение скорости роста мицелия и его эмиссионной активности в зависимости от температуры

Для изучения температурной динамики роста на сусло-агаре чашки Петри с мицелием *D. confragosa* и *D. tricolor* ($n = 4$) экспонировали в термостате при температуре 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40 ± 1°C. Периодически, через 1–3 сут, в зависимости от скорости роста мицелия измеряли его линейные размеры по четырем направлениям с последующим усреднением полученных данных и расчетом скорости роста мицелия (мм/сут). Температурный коэффициент роста мицелия рассчитывали по формуле

$$Q_{10G} = V_2/V_1, \quad (1)$$

где Q_{10G} – температурный коэффициент роста, V_1 – скорость роста при 20°C, V_2 – при 30°C.

Аналогично оценивали и зависимость эмиссии CO₂ от температуры: чашки Петри диаметром 5 см с растущим при 20°C на сусло-агаре мицелием *D. confragosa* и *D. tricolor* ($n = 3$) помещали в

экспозиционные камеры объемом 0.27л и экспонировали последовательно в термостате при температуре 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50 ± 1°C в течение 30 мин, предварительно выдержав их 1 ч при соответствующей температуре. Эмиссию CO₂ оценивали по разности его концентрации в камерах до и после экспозиции. Содержание CO₂ измеряли с помощью ИК-Фурье спектрометра Gasmet DX-4030 (“Gasmet Technologies Oy”, Финляндия) с точностью ±50 ppm и рассчитывали удельную эмиссию CO₂ (E_{SA}) с учетом объема экспозиционных камер, находившихся в них образцов и длительности экспозиции на 1 см² площади мицелия (мкг С-CO₂/см²/ч) по формуле:

$$E_{SA} = \Delta CO_2 (V_1 - V_2)/V_m M/S \times 0.27 \times 273/T, \quad (2)$$

а также на общую площадь мицелия (мкг С-CO₂/ч) – общая эмиссия (E_{GA}) – по формуле:

$$E_{GA} = \Delta CO_2 (V_1 - V_2)/V_m M \times 0.27 \times 273/T, \quad (3)$$

где E_{GA} – общая эмиссия CO₂, ΔCO_2 – количество CO₂, выделенное мицелием за 1 ч (ppm/ч), V_1 – объем камеры (л), V_2 – объем образца (л), V_m – молярный объем (22.4 л/моль), M – молярная масса CO₂ (44 г/моль), S – площадь мицелия (см²), T – температура в градусах Кельвина (K).

Температурный коэффициент удельной эмиссии CO₂, показывающий кратность ее изменения при повышении температуры на 10°C, рассчитывали по формуле:

$$Q_{10SA} = E_{SA1}/E_{SA2}, \quad (4)$$

где Q_{10SA} – температурный коэффициент удельной эмиссии, E_{SA1} – удельная эмиссия при 20°C, E_{SA2} – при 30°C.

Температурный коэффициент общей эмиссии CO₂ рассчитывали по аналогичной формуле:

$$Q_{10GA} = E_{GA1}/E_{GA2}, \quad (5)$$

где Q_{10GA} – температурный коэффициент общей эмиссии, E_{GA1} – общая эмиссия при 20°C, E_{GA2} – при 30°C.

Определение совместного эффекта увеличения площади мицелия и удельной эмиссии CO₂ при повышении температуры

Влияние температуры и размера мицелия на эмиссию CO₂ проводили по следующей схеме (рис. 1).

1. Измеряли линейные размеры мицелия *D. confragosa* и *D. tricolor* в чашках Петри диаметром 10 см ($n = 5$) по четырем направлениям с последующим усреднением полученных данных и рассчитывали его площадь, затем оценивали эмиссию CO₂ при температуре экспонирования 20 и 30°C. Это позволяло оценить влияние темпе-

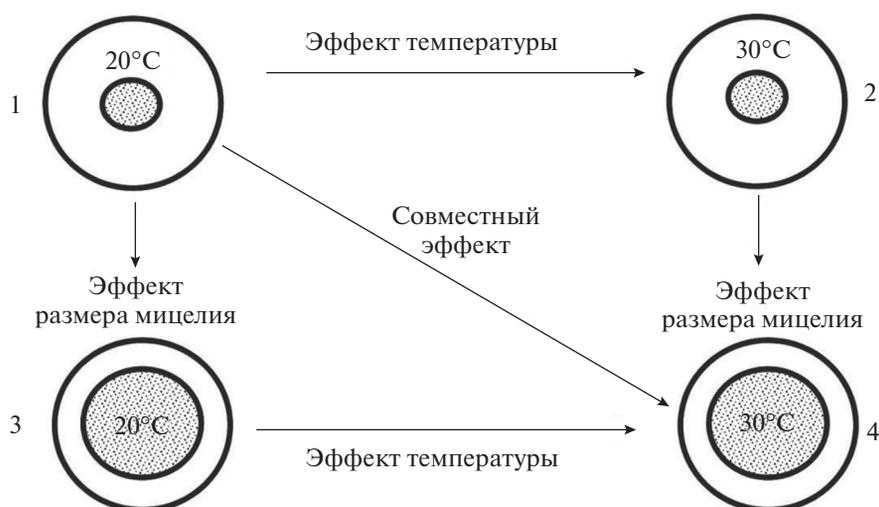


Рис. 1. Схема оценки CO_2 активности мицелия исходного размера при 20 (1) и 30°C (2) и при тех же температурных условиях через 3 сут (3, 4).

ратуры на эмиссию CO_2 при одинаковом размере мицелия.

2. Те же самые чашки ставили в термостат с температурой 20°C на 3 сут, по истечении которых измеряли размер мицелия и после 30-минутной экспозиции при 20°C оценивали эмиссию CO_2 . Затем чашки помещали как минимум на 1 ч в термостат с температурой 30°C, камеры закрывали, измеряли исходное содержание в них CO_2 и экспонировали 30 мин при 30°C. По истечении этого времени повторно измеряли содержание CO_2 , что позволяло оценить эмиссию CO_2 мицелием разного размера при разных (20 и 30°C) температурах экспонирования. Совместный эффект температуры и размера мицелия на эмиссию CO_2 оценивали по разности общей эмиссии CO_2 при исходном размере мицелия и температуре 20°C (1 на рис. 1) и при увеличившемся размере мицелия и температуре 30°C (4 на рис. 1).

Оценка влияния температуры, размера мицелия на эмиссию CO_2 древесины проведена на примере древесных остатков *Padus* и *Betula*, разрушаемых *D. confragosa* и *D. tricolor* соответственно. Древесные остатки очищали от почвы, подстилочки, удаляли базидиокарпы грибов и распиливали на образцы толщиной 2 см и диаметром 5 см. Измеряли влажную массу и размеры образцов, а их абсолютно сухую массу определяли по окончании работ, высушивая при 105°C.

Схема оценки эмиссии CO_2 образцами древесины была та же, что и для мицелия на сусло-агаре (см. рис. 1). Однако в случае с древесиной невозможно напрямую оценить величину мицелия, и поэтому его развитие оценивали визуально по обрастанию им образцов через 7 сут (рис. 2). Совместный эффект температуры и увеличения раз-

мера мицелия на эмиссию CO_2 оценивали по ее разнице у одних и тех же образцов сначала при 20°C и через 7 сут при 30°C. Образцы древесины значительно различаются по эмиссии, поэтому в данном случае цель была не в том, чтобы получить статистически значимые результаты, а показать воспроизводимость температурных эффектов, наблюдаемых у мицелия на сусло-агаре.

Статистическая обработка данных выполнена в программе Statistica 8.0 (StatSoft Inc., США). Средние арифметические значения (m) приведены со стандартными ошибками (SE). Для характеристики связей между переменными использован коэффициент корреляции Спирмена (R). При описании результатов статистического оценивания приведены значения соответствующего критерия и уровни его значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние температуры на рост мицелия и эмиссию им CO_2 описываются одновершинными кривыми (рис. 3а). Как установлено в ходе данного эксперимента, у *D. confragosa* и *D. tricolor* оба процесса начинаются при 5°C, максимальная линейная скорость роста мицелия наблюдается у *D. confragosa* при 30°C, а у *D. tricolor* – при 35°C. В интервале 10–30°C мицелий обоих видов растет с одинаковой скоростью: *D. confragosa* – 3.29 ± 0.32 , *D. tricolor* – 3.33 ± 0.38 мм/сут ($p = 0.93$, $n = 20$). Скорость роста тесно и положительно связана с температурой: для *D. confragosa* – $R = 0.94$ ($p = 0.001$, $n = 20$), для *D. tricolor* – $R = 0.97$ ($p = 0.001$, $n = 20$). Увеличение температуры с 10 до 20°C и с 20 до 30°C в одинаковой степени ускоряет линейный рост мицелия *D. confragosa* и *D. tricolor* – в 2.2 раза.



Рис. 2. Образцы древесины *Padus*, разрушаемой *Daedaleopsis confragosa* (1), и *Betula*, разрушаемой *D. tricolor* (3), при первом измерении эмиссии и через 7 сут (2, 4).

Температурные максимумы удельной эмиссии CO₂ выше, чем линейного роста мицелия: 35 (*D. confragosa*) – 45°C (*D. tricolor*). Эмиссия CO₂ также тесно и положительно ($p = 0.001$), как и рост, связана с температурой: коэффициенты корреляции 0.94 (*D. tricolor*) и 0.96 (*D. confragosa*). В диапазоне температур 10–30°C температурный коэффициент удельной эмиссии мицелия обоих грибов одинаков и равен 2.1. Довольно тесная положительная связь с температурой характерна и для эмиссии CO₂ образцами древесины, разрушаемой *D. confragosa* ($R = 0.73$, $p = 0.002$, $n = 15$) и *D. tricolor* ($R = 0.86$, $p = 0.001$, $n = 15$), а ее температурный максимум наблюдается при 30°C для *D. confragosa* и 40°C – для *D. tricolor*. Температурный коэффициент эмиссии CO₂ древесиной в интервале 10–30°C равен 2.3 (см. рис. 3).

Характер изменения эмиссии CO₂ *D. confragosa* при росте площади мицелия и повышении температуры показан в табл. 1. При повышении температуры экспозиции с 20 до 30°C независимо от

площади мицелия как удельная, так и общая эмиссия CO₂ возрастают в 2.1–2.4, в среднем в 2.3 раза. И при 20°C, и при 30°C увеличение размера мицелия в 2.7 раза вызывает 3.6–4.0-кратное увеличение общей эмиссии CO₂. При одинаковой температуре экспозиции мицелий большего размера дает в 1.3 (при 30°C) – 1.5 (при 20°C) раза более высокую удельную эмиссию CO₂ (в среднем в 1.4 раза). Это, скорее всего, связано с тем, что такой показатель, как площадь мицелия, не учитывает его плотность, толщину, т.е. не в полной мере отражает его биомассу. Если учесть это, то рост общей эмиссии CO₂ полностью соответствует увеличению площади мицелия: $3.8/1.4 = 2.7$.

При увеличении площади мицелия с 6.4 до 17.2 см² и температуры экспозиции с 20 до 30°C общая эмиссия CO₂ возрастает в 8.5 раза (с 66.4 ± 8.73 до 566.9 ± 22.66 мкг С-CO₂/ч), иными словами, ее повышение равно произведению температурного коэффициента эмиссии на увеличение площади и удельной эмиссии мицелия: $2.3 \times 2.7 \times 1.4 = 8.7$.

Таблица 1. Эмиссия CO₂ дикариотическим мицелием *Daedaleopsis confragosa* в зависимости от его площади и температуры, $m \pm SE$ ($n = 5$)

Температура, °C	Площадь мицелия, см ²	Эмиссия CO ₂	
		удельная, мкг С-CO ₂ /см ² /ч	общая, мкг С-CO ₂ /ч
20	6.4 ± 0.46	10.4 ± 0.72	66.4 ± 8.73
30	6.4 ± 0.46	24.5 ± 2.15	156.9 ± 16.56
20	17.2 ± 1.93	15.5 ± 1.19	266.9 ± 20.08
30	17.2 ± 1.93	32.9 ± 2.98	566.9 ± 22.66

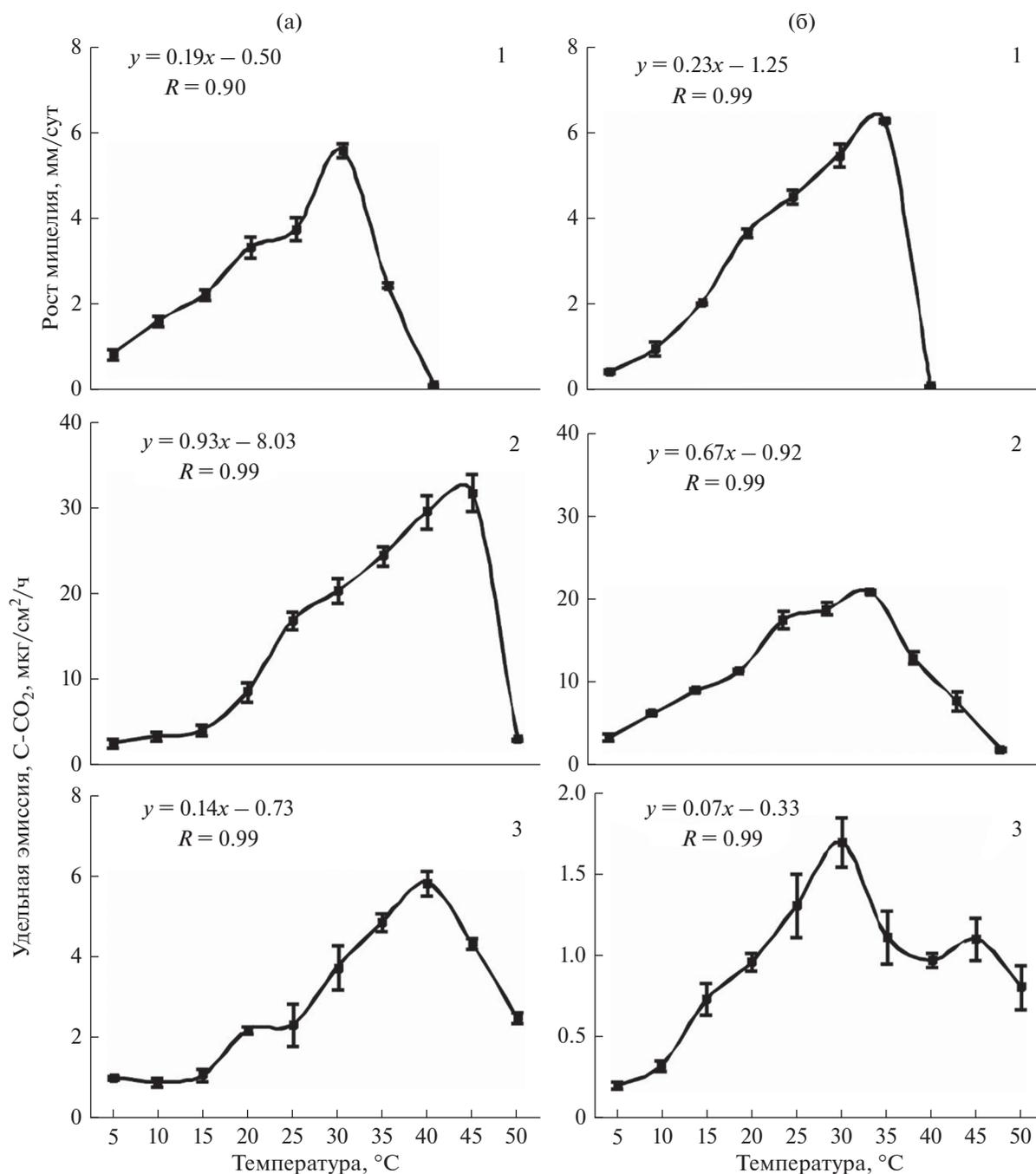


Рис. 3. Температурная зависимость роста (1) и удельной эмиссии CO₂ (2) мицелием *D. tricolor* (а) и *D. confragosa* (б) на сусло-агаре, а также удельной эмиссии CO₂ образцами древесины (3), разрушаемой *D. tricolor* (а) и *D. confragosa* (б); приведены средние арифметические (m), $\pm SE$, а также уравнения линейной регрессии и коэффициент корреляции Спирмена (R) для диапазона температуры 10–30°C.

Эмиссия CO₂ мицелия *D. tricolor* на увеличение его площади и температуры аналогична таковой для *D. confragosa*. В ответ на повышение температуры с 20 до 30°C и удельная, и общая эмиссии возрастают в 1.9 раза, а рост площади мицелия в 2.3 раза и при 20°C, и при 30°C приводит к повышению общей эмиссии в 3.3 раза (табл. 2). Непро-

порциональный увеличению площади мицелия рост эмиссии, как и в случае с *D. confragosa*, можно объяснить тем, что с площадью мицелия возрастает и его удельная эмиссионная активность — в 1.3 (30°C) — 1.5 (20°C) раза. С учетом этого прирост эмиссии соответствует увеличению площади мицелия: $3.3/1.4 = 2.3$.

Таблица 2. Эмиссия CO₂ дикариотическим мицелием *Daedaleopsis tricolor* в зависимости от его площади и температуры ($m \pm SE$, $n = 5$)

Температура, °C	Площадь мицелия, см ²	Эмиссия CO ₂	
		удельная, мкг С-CO ₂ /см ² /ч	общая, мкг С-CO ₂ /ч
20	13.8 ± 0.48	7.8 ± 0.37	107.5 ± 8.34
30	13.8 ± 0.48	14.7 ± 0.78	202.9 ± 16.15
20	31.5 ± 1.60	11.2 ± 0.25	351.9 ± 13.97
30	31.5 ± 1.60	21.3 ± 1.33	672.4 ± 8.93

При увеличении площади мицелия с 13.8 до 31.5 см² и температуры экспозиции с 20 до 30°C общая эмиссия возрастает с 107.5 ± 8.34 до 672.4 ± 8.93 мкг С-CO₂/ч, т.е. в 6.2 раза (см. табл. 2). Иначе говоря, итоговый рост эмиссии равен произведению температурного коэффициента эмиссии на увеличение площади и удельной эмиссии мицелия: $1.9 \times 2.3 \times 1.4 = 6.1$.

Анализ эмиссии CO₂ образцами древесины, разрушаемой *D. confragosa*, показывает, что при увеличении температуры экспозиции с 20 до 30°C их исходная CO₂ эмиссионная активность возрастает в 1.6–2.7 раза, в среднем в 1.9 раза. Аналогично она реагирует на повышение температуры и через 7 сут: возрастает в зависимости от образца в 1.4–2.2 раза, в среднем в 1.7 раза. Через 7 сут (время, отведенное для увеличения размера мицелия) эмиссия CO₂ одноименными образцами по отношению к ее исходному уровню возрастает при 20°C в среднем в 2.7 раза, при 30°C – в 2.4 раза (табл. 3). За счет этого, а также увеличения температуры экспозиции до 30°C эмиссия повышается до 810.4 мкг С-CO₂/ч и превышает исходную в 4.6 раза (см. табл. 3), а ее возрастание соответствует произведению температурного коэффициента общей эмиссии (1.9) на коэффициент ее увеличения (2.5) за 7 сут: $1.9 \times 2.5 = 4.8$.

Таблица 3. Эмиссия CO₂ образцами древесины, разрушаемой *Daedaleopsis confragosa*, в зависимости от температуры и размера мицелия

Температура, °C	Мицелий	Общая эмиссия CO ₂ , мкг С-CO ₂ /ч		
		образцы		среднее
		1	2	
20	Исходный	96.6	256.9	176.8
30	Исходный	257.8	421.0	339.4
20	Через 7 сут	361.6	604.3	482.9
30	Через 7 сут	779.4	841.4	810.4

Подобным образом на увеличение температуры экспозиции и развитие мицелия реагирует и эмиссия образцов древесины, разрушаемой *D. tricolor*. При исходном размере мицелия в ответ на повышение температуры экспозиции с 20 до 30°C она возрастает в среднем в 1.6 раза, а через 7 сут – в 1.3 раза. Через 7 сут эмиссия CO₂ образцами возрастает по отношению к исходной при 20°C в 2.6 раза, а при 30°C – в 2.0 раза (табл. 4), что связано с увеличением размера мицелия за прошедшее время. В итоге общая эмиссия CO₂ образцами древесины через 7 сут при 30°C превышает исходную при 20°C в 3.4 раза (481.6 мкг С-CO₂/ч против 142.9 мкг С-CO₂/ч), и ее увеличение равно произведению температурного коэффициента эмиссии (1.4) на коэффициент ее увеличения (2.4) за 7 сут: $1.4 \times 2.3 = 3.2$ (см. табл. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Данные, характеризующие влияние температуры на “углеродное дыхание” древесного дебриса, основываются на оценках количества CO₂, эмитируемого в единицу времени с единицы массы, площади древесного дебриса при определенной температуре – удельная эмиссия. Однако, по нашему мнению, она характеризует лишь ту часть “углеродного дыхания” дебриса, которая связана с прямым влиянием температуры на дыхательную активность грибов-деструкторов.

Как показывают результаты настоящего исследования, удельная эмиссия CO₂ образцами древесины, разрушаемыми *D. confragosa* и *D. tricolor*, в диапазоне 10–30°C возрастает пропорционально росту температуры, и при ее увеличении на 10°C усиливается в 2.1–2.3 раза. Это соответствует литературным данным [5, 7–12], согласным которым температурный коэффициент эмиссии CO₂ древесным дебрисом варьирует от 1.4 до 4.1. Нами, в частности, на основе температурного коэффициента была разработана температурная шкала эмиссионной активности древесного дебриса [27] и дана оценка прироста в России эмис-

сии CO₂ древесным дебрисом при “потеплении климата” [28].

Однако удельная эмиссия CO₂ не учитывает такой важный фактор, как величина продуцирующей CO₂ биомассы, в нашем случае мицелия ксилотрофных грибов. Это один из факторов, влияющих на интенсивность разложения древесных остатков [20, 26], а соответственно и на их “углеродное дыхание”. Результаты нашего исследования показывают, что эмиссия CO₂ ксилотрофными грибами прямо пропорциональна не только удельной CO₂ эмиссионной активности мицелия, но и его размеру, увеличение которого сопровождается соответствующим ростом эмиссии.

В диапазоне температур 10–30°C рост мицелия и его удельная CO₂ эмиссионная активность — это два функционально связанных ($R = 1.0$), одинаково реагирующих на температуру ($Q_{10} = 2.2$) процесса. При повышении температуры их совместный эффект на общую эмиссию CO₂ ксилотрофными грибами и разрушаемыми ими древесными остатками в 2–4 раза превышает таковой, оцениваемый только по температурной зависимости удельной эмиссии, и равен произведению эффектов каждого из этих факторов отдельно. Связь между температурой в диапазоне 20–30°C, общей эмиссией CO₂, ростом мицелия и его удельной дыхательной активностью можно описать следующей выведенной по полученным данным формулой:

$$E_{GA} = E_{SA} Q_{10SA}^{(T_2-T_1)/10} Q_{10G}^{(T_2-T_1)/10}, \quad (6)$$

где E_{GA} — общая эмиссии CO₂ при температуре T_2 ; E_{SA} — удельная эмиссия при температуре T_1 ; Q_{10SA} — температурный коэффициент удельной эмиссии CO₂; Q_{10G} — температурный коэффициент линейного роста мицелия.

Согласно формуле [6], повышение температуры от 20 до 30°C, наиболее интересном для понимания влияния последствий “потепления климата”, будет сопровождаться экспоненциальным ростом CO₂ эмиссионной активности ксилотрофных грибов и соответственно эмиссии CO₂ древесным дебрисом.

Таким образом, эмиссия CO₂ ксилотрофными грибами и разрушаемыми ими древесными остатками определяется ростом мицелия и его удельной эмиссией. Температурный эффект их совместного влияния на общую эмиссию CO₂ равен произведению эффектов каждого из двух факторов, что определяет его неаддитивный, возможно, синергический характер и экспоненциальный рост эмиссии CO₂ при повышении температуры в пределах от 20 до 30°C.

Таблица 4. Эмиссия CO₂ образцами древесины, разрушаемой *Daedaleopsis tricolor*, в зависимости от температуры и размера мицелия

Температура, °C	Мицелий	Общая эмиссия CO ₂ , мкг C-CO ₂ /ч		
		образцы		среднее
		1	2	
20	Исходный	127.1	158.8	142.9
30	Исходный	149.7	317.3	233.5
20	Через 7 сут	226.2	505.2	365.7
30	Через 7 сут	340.4	622.7	481.6

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-00970). Авторы благодарны д.б.н. Е.Л. Воробейчику за конструктивное обсуждение результатов исследования.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Christensen J.H., Hewitson B., Busuioc A.* et al. Regional climate projections // *Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change* / Eds. Solomon S., Qin D., Manning M. et al. New York: Cambridge University Press, USA, 2007. P. 848–940.
2. *Груза Г.В., Ранькова Э.Я.* Наблюдаемые изменения современного климата // *Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола: Мат-лы Совета-семинара при президенте РАН* / Под ред. Израэля Ю.А. М.: Наука, 2006. С. 60–74.
3. *Заварзин Г.А.* Углеродный баланс России // *Возможности предотвращения изменения климата и его негативных последствий: проблема Киотского протокола: Мат-лы Совета-семинара при президенте РАН* / Под ред. Израэля Ю.А. М.: Наука, 2006. С. 134–151.
4. *Кудяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А.* и др. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России. М.: Наука, 2007. 315 с.
5. *Mukhin V.A., Diyarova D.K., Gitarskiy M.L.* et al. Carbon and oxygen gas exchange in woody debris: the process and climate-related drivers // *Forests*. 2021. V. 12. № 9. 1156. <https://doi.org/10.3390/f12091156>
6. *Kirschbaum M.U.F.* The temperature dependence of soil organic matter decomposition and the effect of global warming on soil organic C storage // *Soil Biology & Biochemistry*. 1995. V. 27. P. 753–760. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)00242-S](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)00242-S)
7. *Chen H., Harmon M.E., Griffiths R.P.* et al. Effects of temperature and moisture on carbon respired from decomposing woody roots // *Forest Ecology and Man-*

- agement. 2000. V. 138. P. 51–64.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00411-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00411-4)
8. *Mackensen J., Bauhus J., Webber E.* Decomposition rates of coarse woody debris: a review with particular emphasis on Australian tree species // *Australian Journal of Botany*. 2003. 1. 51. P. 27–37.
<https://doi.org/10.1071/BT02014>
9. *Gough C.M., Vogel C.S., Kazanski C.* et al. Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest // *Forest Ecology and Management*. 2007. V. 244. P. 60–67.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.039>
10. *Wu J., Zhang X., Wang H.* et al. Respiration of downed logs in an old-growth temperate forest in north-eastern China // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2010. V. 25. № 6. P. 500–506.
<https://doi.org/10.1080/02827581.2010.524166>
11. *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. V. 85. P. 485–496.
<https://doi.org/10.1093/forestry/cps045>
12. *Herrmann S., Bauhus J.* Effects of moisture, temperature and decomposition stage on respirational carbon loss from coarse woody debris (CWD) of important European tree species // *Scandinavian Journal of Forest Research*. 2012. V. 28. № 4. P. 346–357.
<https://doi.org/10.1080/02827581.2012.747622>
13. *Tláskal V., Brabcová V., Větrovský T.* et al. Complementary roles of wood-inhabiting fungi and bacteria facilitate deadwood decomposition // *mSystems*. 2021. V. 6. № 1. e01078-20.
<https://doi.org/10.1128/mSystems.01078-20>
14. *Barker J.S.* Decomposition of Douglas-fir coarse woody debris in response to differing moisture content and initial heterotrophic colonization // *Forest Ecology and Management*. 2008. V. 255. P. 598–604.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.029>
15. *A’Bear A.D., Murray W., Webb R.* et al. Contrasting effects of elevated temperature and invertebrate grazing regulate multispecies interactions between decomposer fungi // *PLoS ONE*. 2013. V. 8. № 10. e77610.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077610>
16. *Forrester J.A., Mladenoff D.J., D’Amato A.W.* et al. Temporal trends and sources of variation in carbon flux from coarse woody debris in experimental forest canopy openings // *Oecologia*. 2015. V. 179. P. 889–900.
<https://doi.org/10.1007/s00442-015-3393-4>
17. *Carlsson F., Edman M., Jonsson B.G.* Increased CO₂ evolution caused by heat treatment in wood-decaying fungi // *Mycological Progress*. 2017. V. 16. P. 513–519.
<https://doi.org/10.1007/s11557-017-1281-5>
18. *Venugopal P., Junninen K., Linnakoski R.* et al. Climate and wood quality have decayer-specific effects on fungal wood decomposition // *Forest Ecology and Management*. 2016. V. 360. P. 341–351.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.023>
19. *Rubenstein M.A., Crowther T.W., Maynard D.S.* et al. Decoupling direct and indirect effects of temperature on decomposition // *Soil Biology and Biochemistry*. 2017. V. 112. P. 110–116.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.05.005>
20. *Edman M., Hagos S., Carlsson F.* Warming effects on wood decomposition depend on fungal assembly history // *Journal of Ecology*. 2021. V. 109. P. 1919–1930.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13617>
21. *Ryvarden L., Gilbertson R.L.* *European Polypores*. Pt. 1 (Abortiporus-Lindtneria). Oslo: Fungiflora, 1993. 387 p.
22. The MycoBank engine and related databases [Electronic resource]. URL: <http://www.mycobank.org>. (дата обращения: 1 авг. 2022).
23. Методы экспериментальной микологии: Справочник / Дудка И.А., Вассер С.П., Элланская И.А. и др.; отв. ред. В.И. Билай. Киев: Наукова думка, 1982. 550 с.
24. *Заварзин Г.А., Заварзина А.Г.* Ксилотрофы и микофильные бактерии при образовании дистрофных вод // *Микробиология*. 2009. Т. 78. № 5. С. 579–591.
25. *Humphrey C.J., Siggers P.V.* Temperature relations of wood-destroying fungi // *Journal of Agricultural Research*. 1933. V. 47. № 12. P. 997–1008.
26. *Jomura M., Yoshida R., Michalčíková L.* et al. Factors controlling dead wood decomposition in an old growth temperate forest in Central Europe // *Journal of Fungi*. 2022. V. 8. P. 1–14.
<https://doi.org/10.3390/jof8070673>
27. *Мухин В.А., Воронин П.Ю., Сухарева А.В.* Температурная шкала CO₂ эмиссионной активности трутовых грибов // *Проблемы лесной фитопатологии и микологии: сборник материалов VII междунар. конф.* / Науч. ред. Переведенцева Л.Г., Стороженко В.Г., Егошина Т.Л. Пермь, 2009. С. 138–141.
28. *Mukhin V.A., Voronin P.Y., Sukhareva A.V.* et al. Wood decomposition by fungi in the boreal-humid forest zone under the conditions of climate warming // *Doklady Biological Sciences*. 2010. V. 431. P. 110–112.
<https://doi.org/10.1134/S0012496610020110>