

УДК 631.433.3+581.5+57.033

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И МИНЕРАЛЬНЫХ ДОБАВОК АЗОТА И ФОСФОРА НА ПРОЦЕССЫ РАЗЛОЖЕНИЯ И СОСТАВ ПОЧВЕННО-КОРОВЫХ СУБСТРАТОВ¹

© 2021 г. В. О. Лопес де Гереню^{а, *}, И. Н. Курганова^а, Н. А. Галибина^б,
Е. А. Капица^с, Е. В. Шорохова^{б, с}

^аИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
ул. Институтская, 2, Пушкино, Московская обл., 142290 Россия

^бИнститут леса Карельского научного центра РАН,
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, 185910 Россия

^сСанкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова,
Институтский пер., Санкт-Петербург, 5194021 Россия

*e-mail: vlopes@mail.ru

Поступила в редакцию 27.04.2020 г.

После доработки 25.05.2020 г.

Принята к публикации 27.05.2020 г.

В таежных лесах неотъемлемым компонентом подстилки является кора хвойных пород (КХП). На примере почвенно-коровых субстратов (ПКС), приготовленных на основе КХП, в рамках 12-месячного лабораторного эксперимента при трех контрастных температурах (2, 12 и 22°C) и достаточном увлажнении была выполнена количественная оценка влияния температурного фактора и минеральных добавок азота (N) и фосфора (P) на скорость (*DecR*), константу (*k*) разложения КХП, общие потери C-CO₂ и проанализированы изменения ее химического состава. Температурный коэффициент Q_{10} для средней величины *DecR* за время всего эксперимента варьировал от 1.1 до 2.5 в зависимости от температурного интервала и состава ПКС. Наиболее значительно влияние температуры на динамику разложения проявлялось в течение первого и второго месяцев эксперимента, объясняя 47% вариабельности величины *DecR*. На более поздних стадиях эксперимента ключевым фактором, влияющим на процесс разложения КХП и объясняющим 18–63% дисперсии *DecR*, являлся состав ПКС, определяемый внесением минеральных форм N и P. Максимальные потери C-CO₂ за время всего эксперимента (158–187 г C/(кг коры) или 34–41% от исходного содержания C) наблюдались при 22°C. Наиболее существенное уменьшение спирторастворимых соединений (56–64%) при всех температурах имело место в варианте с внесением минерального N, в то время как убыль целлюлозы была наиболее значительной (64–69%) в варианте с совместным внесением N и P, и практически не зависела от температуры проведения эксперимента. Потери лигнина были незначительными и составили лишь 3–12% их исходного количества. Внесение минеральных добавок N и P являлось ключевым фактором стимуляции процесса разложения КХП, существенно сокращая время ее разложения и улучшая качество получаемых субстратов.

Ключевые слова: минерализация органических субстратов, инкубационный эксперимент, температурный коэффициент Q_{10} , выделение CO₂, константа разложения

DOI: 10.31857/S0032180X21010081

ВВЕДЕНИЕ

Неотъемлемым компонентом лесной подстилки в таежных экосистемах является древесная кора (ДК). Так, в среднетаежных ельниках доля коры может достигать 6.7% от общей массы подстилки [6]. Крупные древесные остатки состоят на 10 и более процентов из коры, а ее объем в составе порубочных остатков на свежих вырубках может достигать 21 м³/га, что по массе составляет

36 кг/га [5]. Скорость разложения ДК, как и большинства природных органических субстратов, зависит как от абиотических, так и от биотических факторов [21, 42, 60]. В определенном диапазоне температур (*T*), при отсутствии ограничения по содержанию влаги, скорость разложения растительных материалов, включая ДК, с повышением *T* увеличивается [31, 41, 59, 63]. Зависимость скорости разложения древесных остатков от содержания влаги более сложная, поскольку и высокая, и низкая влажность могут ограничивать активность организмов-деструкторов, обитающих в коре и древесине [66].

¹ Дополнительная информация для этой статьи доступна по doi 10.31857/S0032180X21010081 для авторизованных пользователей.

Качество субстрата, и, прежде всего, его биохимический состав, оказывает влияние не только на биостойкость растительного материала, но и на состав микробного сообщества [25, 34, 38]. Хотя, концентрация основных биофильных элементов в коре и древесине изменяется в значительных пределах, широкие соотношения концентраций углерода к азоту (C/N) и углерода к фосфору (C/P) характерны для древесины и коры всех видов деревьев [56]. На примере разложения подстилки в бореальных и умеренных лесах было показано, что добавление минеральных форм N и P оказывает стимулирующее действие на процесс ее разложения [32, 39]. В рамках лабораторного эксперимента по оценке сопряженного влияния температуры и добавок N и P на динамику разложения коры осины было выявлено, что увеличение температуры инкубирования оказывало более слабое влияние на скорость деструкции коры осины по сравнению с внесением минеральных форм N и P [41].

С середины XIX в. произошло резкое увеличение атмосферных выпадений N и P, что сказалось не только на процессе депонирования углерода в лесных экосистемах [61], но и повлияло на скорость разложения растительных материалов, определяя тем самым актуальность количественных оценок эмиссионных потерь C из древесных остатков в целом и из ДК в частности. Из-за сложностей разделения влияния биотических и абиотических факторов в полевых условиях, наиболее предпочтительными для изучения взаимного влияния нескольких факторов на процесс распада растительных материалов являются лабораторные инкубационные эксперименты, которые проводятся в хорошо контролируемых условиях [9, 41, 52]. В рамках настоящей работы изучали сопряженное влияние температуры и минеральных добавок N и P на интенсивность биогенного разложения почвенно-коровых субстратов на основе коры хвойных пород. Задачи исследования включали: 1) описание динамики скорости разложения КХП в широком диапазоне температур ($T = 2, 12$ и 22°C) в течение 12-месячного инкубационного эксперимента; 2) оценку влияния минеральных добавок N и P на динамику выделения и общие потери C- CO_2 во время инкубирования КХП при разных температурах; 3) количественное определение констант разложения КХП и температурной чувствительности средней скорости разложения, используя коэффициент Q_{10} ; 4) оценку изменения химического состава КХП за 12 мес. инкубирования при разных температурах.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Подготовка субстратов и схема эксперимента. Смесь КПХ (ель ~70% и сосна ~30%) представляла собой свежие порубочные остатки деревьев, спиленных в текущем году и полученных при

околке стволов на лесобрабатывающем предприятии в Ленинградской области. Кору в состоянии естественной влажности (47–53%) измельчали с помощью секатора на небольшие кусочки (менее 2×2 см). Чтобы имитировать естественное положение коры на поверхности почвы, готовили почвенно-коровые субстраты. С этой целью в каждый флакон емкостью 500 мл помещали измельченную кору (20 г) и тщательно смешивали ее с материалом гумусового горизонта серой лесной почвой (Haplic Luvisols, $C_{\text{орг}} = 13.4 \pm 0.9$ г C/кг почвы, $N_{\text{общ}} = 1.01 \pm 0.10$ г N/кг почвы, $pH_{\text{KCl}} = 5.90 \pm 0.01$) в соотношении ~2 : 1 по сухой массе (или 10 : 1 по объему). Затем во флаконы с 30 г ПКС добавляли 5 мл дистиллированной воды (вариант контроль) или раствора азотных и фосфорных удобрений. Минеральные добавки в виде мочевины $(\text{NH}_2)_2\text{CO}$ и двойного суперфосфата $(\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O})$ вносили из расчета 1% от массы сухой коры для каждого элемента (азота и фосфора). Влажность субстратов соответствовала ~80% их водоудерживающей способности. Были приготовлены следующие варианты почвенно-коровых субстратов: 1 – кора + почва, ПКС (контроль); 2 – кора + почва + N, ПКС-N; 3 – кора + почва + N + P, ПКС-NP. Подготовленные флаконы с субстратами устанавливали в термостаты и инкубировали в течение 12 месяцев при трех контрастных температурах: 2, 12 и 22°C . В течение эксперимента влажность субстратов поддерживали на начальном уровне, увлажняя не реже 2–3 раз в месяц. Повторность опыта – трехкратная.

Определение скорости разложения КХП. Скорость разложения коры (decomposition rate, *DecR*) в составе ПКС оценивали по интенсивности выделения CO_2 . Измерения производили 2–5 раз в неделю в течение первых двух месяцев инкубирования и 1–2 раза в неделю в течение следующих десяти месяцев. В процессе инкубирования флаконы закрывали полиэтиленовыми пленками, проницаемыми для воздуха, но предотвращающими испарение влаги. Приблизительно за 3–5 ч до каждого измерения *DecR* флаконы проветривали 20–25 мин под вытяжкой в токе воздуха, затем герметично закрывали плотными резиновыми пробками и возвращали в термостат. Концентрацию CO_2 во флаконах измеряли с помощью инфракрасного газоанализатора LiCor 820 (США). Величина *DecR* чистой почвы была очень низкой и при всех температурах не превышала 0.7–1.4% от значений *DecR* почвенно-коровых субстратов. Принимая во внимание этот незначительный вклад почвы в общий поток CO_2 из ПКС, мы оценивали величину *DecR* в пересчете на сухой вес коры. Расчет *DecR* (мг C/кг коры/ч) проводили по формуле [40, 41]:

$$DecR = dC \times 12V/\text{флак} \times 1000/m \times 22.4t \times 100, \quad (1)$$

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

Общую величину потерь углерода в форме CO_2 за 12 мес. эксперимента (total loss, TotL-C , мг С/г коры) рассчитывали, используя кумулятивные кривые DecR .

Химические и биохимические анализы. В конце эксперимента образцы коры тщательно промывали дистиллированной водой и сушили при комнатной температуре. Концентрацию углерода (С), азота (N) и водорода (H) в образцах измельченной коры (5 повторностей) определяли с помощью автоматического анализатора CNHS (Leco Corp., США). Содержание фосфора определяли спектрофотометрически (ОКБ Спектр СФ-2000, Россия) с молибдатом аммония после сухого озонирования в муфеле [33, 58]. Величину рН измеряли в водной вытяжке (соотношение кора : вода = 1 : 25) потенциометрическим рН-датчиком (Hanna, Германия). Содержание спирторастворимых веществ (**Eth-Ext**), включающих алифатические и ароматические углеводы, терпены, карбоновые кислоты, смолу, жирные кислоты, эфирные масла, жиры и фитостерины, а также целлюлозы (**Cel**) и лигнина (**Lig**) определяли в образцах коры до и после 12-месячного инкубирования. Содержание **Lig** и **Cel** оценивали гравиметрическим методом Классона и Кюршнера [23, 27], который был адаптирован в Аналитической лаборатории Института леса Карельского научного центра РАН [10]. Лигнин определяли в остатках экстракта после удаления битуминозных веществ и обработки 72%-ной серной кислотой; целлюлозу экстрагировали смесью концентрированной азотной кислоты и этанола (объемное соотношение = 1 : 4). Биохимические анализы и измерения рН проводили без аналитических повторностей.

Основываясь на сравнении биохимического состава образцов коры хвойных пород до и после 12-месячного инкубирования, мы оценили доли остаточных количеств основных групп органических соединений (**Eth-Ext**, **Cel** и **Lig**) от их начального содержания в коре хвойных пород. Изменения концентраций **Eth-Ext**, **Lig** и **Cel** в образцах коры в течение 12-месячного эксперимента оценивали с учетом убыли С в образцах коры за тот же период.

Обработка данных и статистический анализ. Константу разложения коры (k , 1/год) оценивали по однокомпонентной экспоненциальной модели [37, 46]:

$$\text{TotL-C} = C_0 \times (1 - e^{-kt}), \quad (2)$$

где TotL-C – кумулятивные потери С- CO_2 в результате микробного разложения коры (г С/кг коры), C_0 – исходное содержание С в КХП (г С/кг коры), k – константа разложения, 1/год; t – время

инкубации (лет). Период полуразложения, необходимый для потери 50% углерода в исходной коре, оценивали по величине $T_{0.5} = 0.693/k$, а время, соответствующее разложению 95% органического вещества, оценивали как $T_{0.95} = 3/k$ [3, 13, 34].

Температурную чувствительность скорости разложения коры (DecR) определяли по коэффициенту Q_{10} [24]:

$$Q_{10} = (\text{DecR}_2 / \text{DecR}_1)^{10 / (T_2 - T_1)}, \quad (3)$$

где DecR_2 и DecR_1 – скорости разложения коры при температурах T_2 и T_1 соответственно.

Оценку влияния температуры на значения DecR , TotL-C и k проводили при помощи однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Двухфакторный дисперсионный анализ использовали для сравнения различий средней величины DecR для трех вариантов, различающихся по составу ПКС, и трех различных температур. Коэффициенты корреляции Спирмена использовали для определения связи между значениями DecR в разные фазы эксперимента и TotL-C , k и химическими свойствами КХП в конце эксперимента. Статистический анализ данных проводили с использованием STATISTICA 6, при уровне значимости $\alpha = 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Химический состав коры хвойных пород и его изменение за время проведения эксперимента. Исходные образцы КХП характеризовались кислой реакцией среды (рН = 4.7), широкими соотношениями С/N и С/P, равными 114 и 556, соответственно, при величине С/H = 7.8 (табл. 1). В составе КХП преобладали **Lig** и **Cel**, содержание которых в 7.6 раза превышало содержание спирторастворимых веществ.

Смешивание КХП с почвой для приготовления ПКС привело к нейтрализации водной суспензии, и после 12-месячной инкубации на варианте ПКС без добавок значение рН при 22°C составило 6.9 ед. (рис. 1, А). При внесении минерального N нейтрализация водной суспензии из ПКС при всех температурах была выражена более отчетливо, чем при совместном внесении N и P: увеличение рН по сравнению с исходной корой составило 2.1–2.7 и 0.5–1.8 ед. рН соответственно. Столь существенное подщелачивание мы связываем с интенсификацией процессов разложения КХП при внесении минерального N и преимущественной потерей легкогидролизуемых органических соединений, обеспечивавших низкие значения рН (рис. 2, А), что подтверждает отрицательная корреляция между значениями рН и содержанием **Eth-Ext** в КХП в конце эксперимента ($r = -0.77$, $P = 0.02$; табл. S1).

Закономерным результатом минерализации органических соединений за время 12-месячного

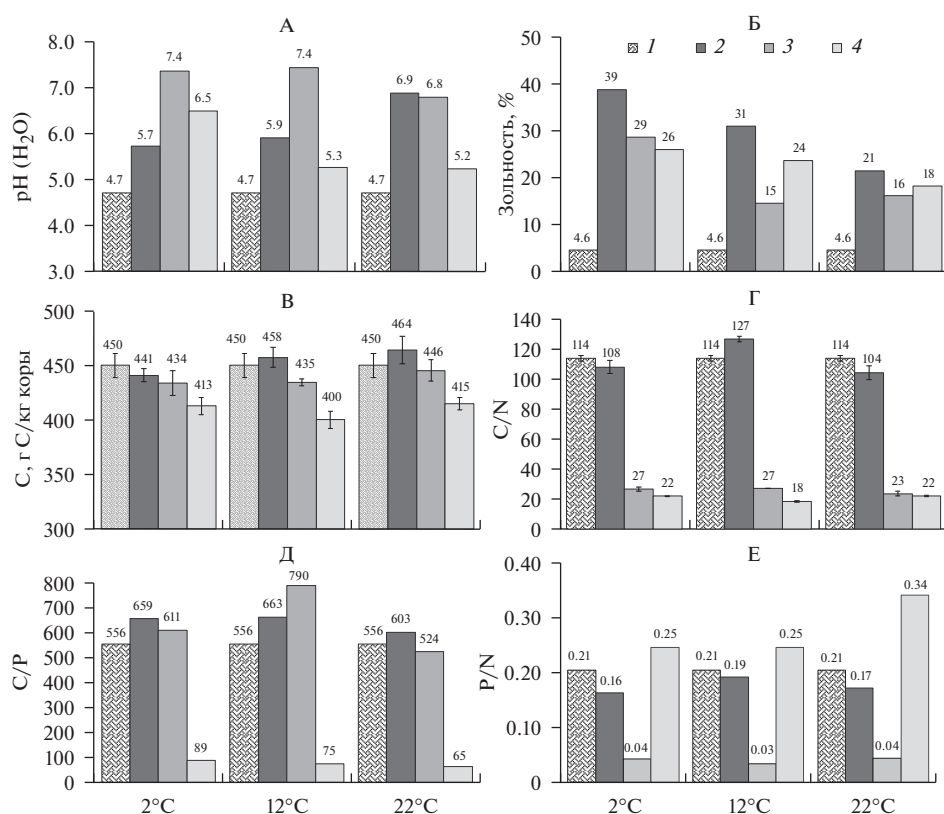


Рис. 1. Влияние температуры и минеральных добавок на величину рН (А), зольность (Б), содержание С (В), отношения С/Н (Г), С/Р (Д) и Р/Н (Е) в коре хвойных пород после 12 мес. инкубирования почвенно-коровых субстратов. Условные обозначения здесь и далее на рисунках (кроме рис. 3): 1 – исходная кора (контроль), 2 – ПКС, 3 – ПКС-N, 4 – ПКС-NP; ПКС – кора + почва; ПКС-N – кора + почва + N; ПКС-NP – кора + почва + N + P.

Таблица 1. Исходные химические характеристики коры хвойных пород

Характеристика	Среднее ± SE
С, г/кг коры	450 ± 11
Н, г/кг коры	4.0 ± 0.1
Н, г/кг коры	58 ± 0.3
Р, г/кг коры	0.81
С/Н	114 ± 2
С/Н	7.8 ± 0.2
С/Р	556 ± 14
Р/Н	0.20
рН (H ₂ O)	4.7 ± 0.1
Зольность, %	4.6
Спирторастворимые соединения (Eth-Ext), %	7.8
Целлюлоза (Cel), %	32.3
Лигнин (Lig), %	27.4
Eth-Ext/(Cel + Lig)	1 : 7.6
Lig/N	69

инкубирования являлось значительное увеличение зольности (рис. 2, Б) и уменьшение содержания С по сравнению с исходной КХП (рис. 2, В). Внесение минеральных добавок ожидается привело к существенному росту содержания N в вариантах ПКС-N и ПКС-NP (рис. S1) и уменьшению в этих вариантах отношения C/N, которое в зависимости от температуры в конце проведения эксперимента изменялось от 18 до 27 (рис. 2, Г). Содержание Р увеличилось, а отношение C/P ожидается уменьшилось только на варианте с внесением фосфора (рис. 1, S1). Отношение P/N было самым низким (0.03–0.04) на варианте ПКС-N, увеличиваясь в 6–8 раз на варианте с внесением фосфора (рис. 1, Е). Содержание Н в КХП всех вариантов опыта за 12 мес. инкубирования практически не изменилось по сравнению с содержанием Н в исходной коре (рис. S1). Отношение C/N варьировало в пределах 7.3–8.0 и также слабо зависело от варианта опыта и температуры инкубирования (рис. S1).

Расчет парных коэффициентов корреляции показал наличие отрицательных взаимосвязей между содержанием С и Р ($r = -0.84$, $P < 0.01$), а также между содержанием Н, Р и отношением

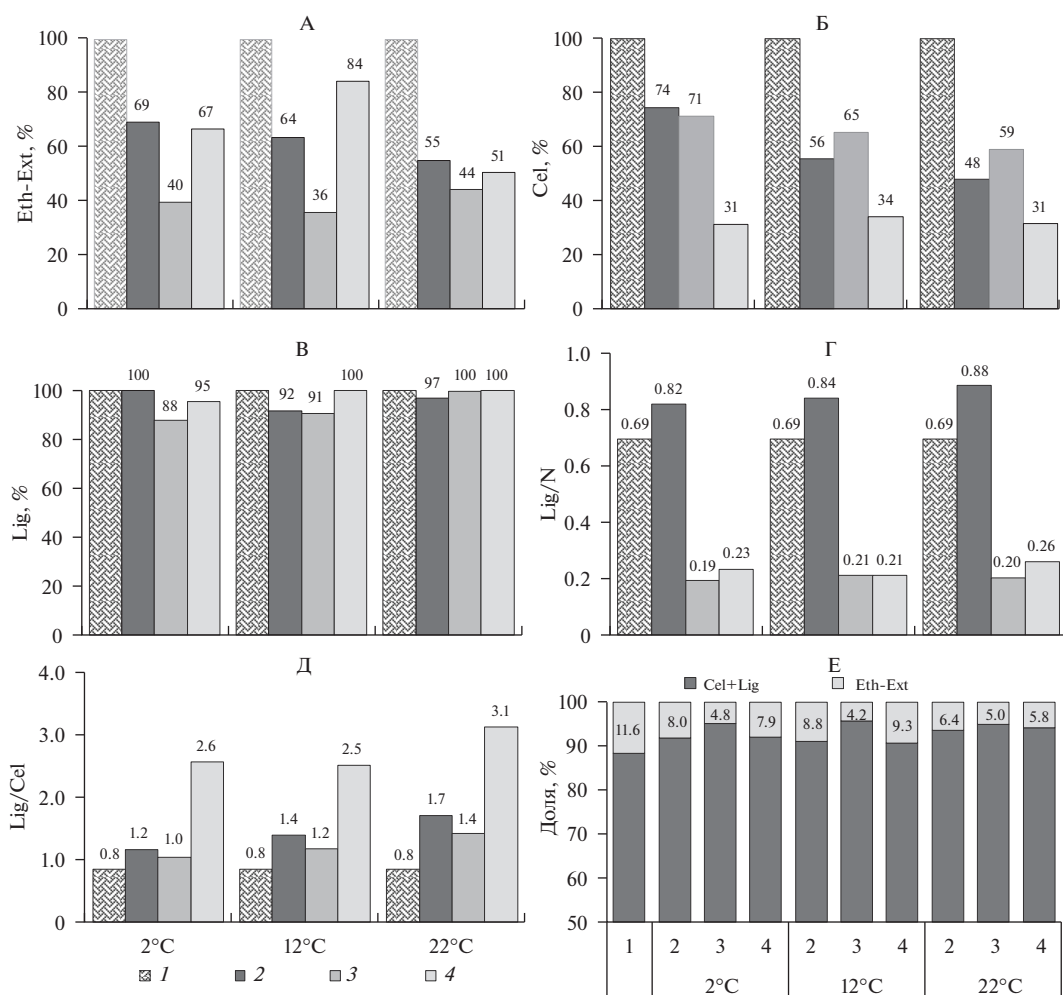


Рис. 2. Влияние температуры и добавок минеральных форм N и P на остаток спирторастворимых веществ (А), целлюлозы (Б), лигнина (В), соотношений Lig/N (Г), Lig/Cel (Д) и доли спирторастворимых соединений (Е) в коре хвойных пород после 12 мес. инкубирования почвенно-коровых субстратов.

P/N ($r = -0.82...-0.92$, $P \leq 0.01$) в КХП в конце эксперимента (табл. S1).

За время 12-месячной инкубации произошло снижение содержания Eth-Ext и Cel на 16–64 и 26–69% от их исходного количества, соответственно (рис. 2, А, Б). Наиболее существенные потери Eth-Ext (56–64%) при всех температурах имели место в варианте с внесением минерального N, в то время как убыль Cel была наиболее значительной (64–69%) в варианте с совместным внесением N и P и практически не зависела от температуры проведения эксперимента. Потери Lig были незначительными и составили лишь 3–12% их исходного количества (рис. 2, В).

В то же время отношение Lig/N в КХП (рис. 2, Г) в конце эксперимента в варианте без минеральных добавок незначительно возросло (в 1.2–1.3 раза) по сравнению с исходной корой, а в вариантах с внесением N закономерно уменьшились (в 2.7–3.6 раза). Добавление фосфора на фоне азота су-

щественно ускорило деструкцию целлюлозы, и отношение Lig/Cel в варианте ПКС-NP было в 1.8–2.6 больше по сравнению с другими вариантами опыта (рис. 2, Д). Доля более устойчивых к минерализации органических соединений (Cel + Lig) по отношению к содержанию спирторастворимых веществ (Eth-Ext) за время эксперимента увеличилась при совместном внесении N и P (рис. 3, Е).

Выявлены достоверные ($P < 0.01$) корреляционные связи между содержанием в КХП в конце эксперимента Cel и P ($r = -0.81$), N ($r = 0.88$) и отношениями C/P ($r = 0.81$) и P/N ($r = -0.91$). Поскольку содержание Cel в КХП негативно коррелировало с содержанием Lig ($r = -0.78$, $P = 0.01$), то аналогичные описанным выше взаимосвязи для Cel только с обратными знаками были обнаружены между содержанием Lig, P, N и отношением C/P (табл. S1). Таким образом, изменения химического состава КХП и соотношения различных групп биохимических соединений в ре-

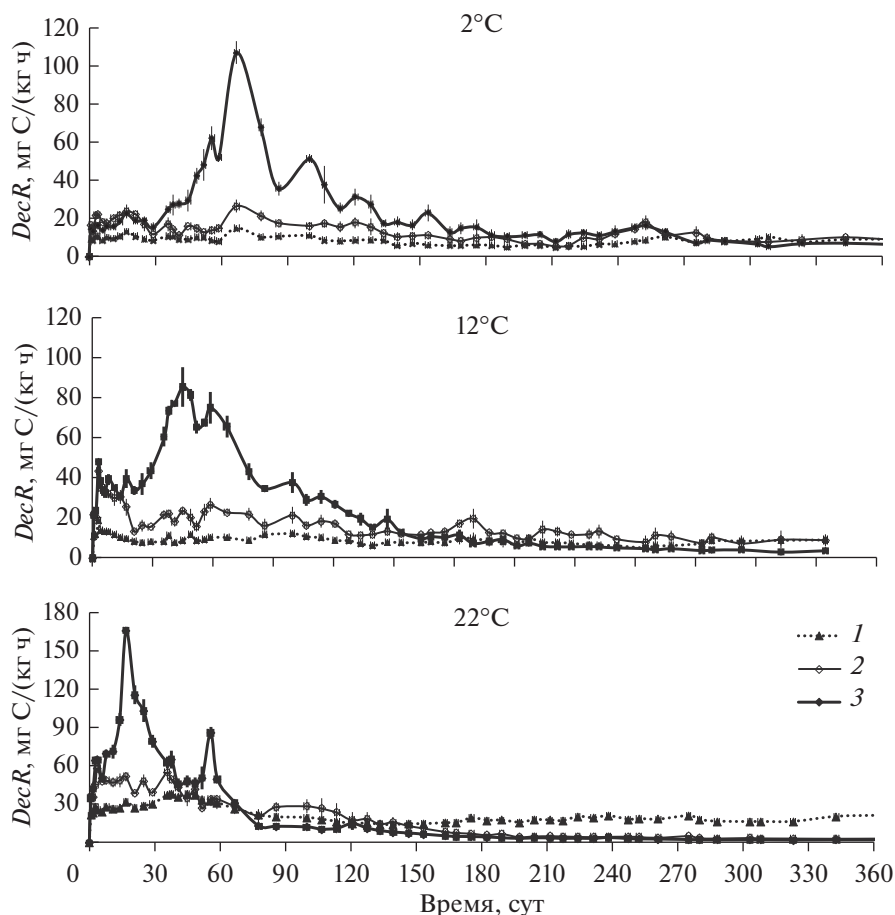


Рис. 3. Динамика скорости выделения $C-CO_2$ из почвенно-коровых субстратов различного состава в течение 12 мес. инкубирования при температурах 2, 12 и 22°C: 1 – ПКС, 2 – ПКС-N, 3 – ПКС-NP.

зультате 12-месячного инкубирования были взаимосвязаны и в существенно большей степени определялись внесением минеральных добавок, чем температурой проведения эксперимента.

Динамика $DecR$ в течение 12 мес. инкубирования. При поддержании постоянной и достаточной влажности динамика скорости выделения $C-CO_2$ из ПКС ($DecR$) в течение 12 мес. эксперимента зависела как от варианта опыта (внесение минеральных добавок), так и от температуры инкубации (рис. 3). При 22°C обогащение ПКС минеральным N привело к наиболее заметному увеличению значений $DecR$ в течение первых 5–6 нед. инкубирования по сравнению с ПКС без добавок. При 12 и 2°C усиление выделения $C-CO_2$ на варианте ПКС-N было более растянуто во времени и продолжалось около пяти и семи месяцев, соответственно.

Одновременное внесение минеральных форм N и P инициировало ощутимый всплеск выделения $C-CO_2$, продолжительность и интенсивность которого зависели от температуры проведения эксперимента. Наиболее выраженный и самый

короткий (около двух месяцев) отклик $DecR$ на добавление N и P наблюдали при 22°C. При 12 и 2°C усиленное выделение $C-CO_2$ продолжалось около 5–6 мес., но было менее интенсивным, чем при 22°C. Наиболее заметное увеличение $DecR$ (до 116–167 мг C/(кг коры ч)) было зарегистрировано при 22°C в течение третьей недели опыта. При 12°C самые высокие значения $DecR$ (78–85 мг C/(кг коры ч)) наблюдали в течение седьмой недели эксперимента, а при 2°C максимальная скорость выделения $C-CO_2$ (68–107 мг C/(кг коры ч)) была зарегистрирована в течение 11-ой недели опыта.

Через 5–7 мес. инкубирования различия в значениях $DecR$, вызванные добавками минеральных форм N и P, становились незначительными при всех температурах. Более того, при 22°C начиная с шестого месяца проведения эксперимента значения $DecR$ в варианте ПКС превышали таковые в вариантах с добавлением минеральных форм N и P.

Таким образом, внесение добавок минеральных удобрений ускоряло деструкцию КХП в составе ПКС. Одновременное внесение минераль-

ных форм N и P индуцировало значительный всплеск *DecR* при всех температурах в первые месяцы проведения эксперимента. Однако при 2 и 12°C период усиленного выделения C-CO₂ начался позднее и был менее интенсивным по скорости, но более продолжительным по времени, чем при 22°C. Добавление только минерального N также вызывало усиление разложения КХП, но оно было менее выражено по сравнению с вариантом ПКС-NP при сохранении отмеченных выше закономерностей.

Влияние минеральных добавок и температуры на *DecR* на разных этапах эксперимента. Основываясь на временной динамике интенсивности выделения C-CO₂, 12-месячный период эксперимента разделили на четыре временных интервала (1–2, 3–4, 5–6 и 7–12 мес.) и рассчитали средние значения величины *DecR* для каждого из них и для всего 12-месячного периода инкубирования (рис. 4). При поддержании постоянной и достаточной влажности минеральные добавки значительно увеличивали *DecR* на всех этапах эксперимента при всех изученных температурах, за исключением варианта ПКС-NP при 22°C в течение 5–12 мес. инкубирования. Как правило, увеличение *DecR* за счет минеральных добавок было наиболее выраженным в варианте ПКС-NP (в 2.6–7.4 раза) в течение первых четырех месяцев (при 2 и 22°C) или шести месяцев (при 12°C) инкубирования. Наименее заметным это увеличение было на заключительном этапе эксперимента (7–12 мес.) при 2 и 12°C. При внесении только минерального N величина *DecR* в первые месяцы эксперимента увеличилась не более, чем в 2.2 раза по сравнению с вариантом без добавок.

Средняя величина *DecR* в течение 1–2 мес. инкубирования коррелировала с содержанием лигнина и фосфора ($r = 0.67-0.68$, $P < 0.05$; табл. S2). Для величины *DecR* в течение 3–4 и 1–12 мес. эксперимента значимая (при $P < 0.05$) положительная связь выявлена с содержанием Lig, N и P ($r = 0.68-0.91$), а отрицательная – с остаточным содержанием Cel, C, H ($r = -0.68...-0.92$) и соотношениями C/P и Cel/Lig ($r = -0.76...-0.90$; табл. S2).

При поддержании постоянной и достаточной влажности влияние температуры на *DecR* зависело как от стадии эксперимента, так и от состава ПКС (табл. 2). В варианте ПКС без добавок значения температурного коэффициента Q_{10} в интервале более высоких температур (12–22°C) на всех этапах эксперимента были выше аналогичных значений в интервале более низких температур (2–12°C): 1.6–3.7 против 0.9–1.6. В вариантах с внесением минеральных форм N и P отмеченная выше закономерность соблюдалась только для средней величины *DecR* в течение 1–2 мес. эксперимента. Эта закономерность была обратной для всех остальных временных интервалов.

При повышении температуры инкубирования с 2 до 12°C величины Q_{10} были самыми высокими в течение 5–6 и 7–12 мес. в вариантах ПКС-N и ПКС-NP и составляли 1.9 и 3.1–3.4 соответственно. При повышении температуры с 12 до 22°C значения Q_{10} на всех стадиях эксперимента были больше в варианте ПКС без добавок, чем на вариантах ПКС-N и ПКС-NP.

Проведение двухфакторного дисперсионного анализа показало, что в течение первых двух месяцев эксперимента общая дисперсия величины *DecR* в равной степени объяснялась влиянием “минеральных добавок” и “температуры”, вклад которых составлял 50 и 47% соответственно (табл. 3). В течение 3–4 и 7–12 мес. инкубирования фактор “минеральные добавки” отвечал за 63 и 37% общей дисперсии *DecR* соответственно, а в течение 5–6 мес. эксперимента его влияние было незначимым. Влияние фактора “температура” на величину *DecR* было слабым в течение 3–4 мес. инкубирования и становилось незначимым, начиная с пятого месяца эксперимента. Взаимодействие факторов, напротив, было наиболее существенным в течение 5–12 мес. эксперимента, объясняя 60–77% дисперсии *DecR*. За время всего эксперимента дисперсия средней величины *DecR* на 59% объяснялась влиянием минеральных добавок и на 37% – влиянием температуры.

Общие потери C-CO₂ из ПКС за 12 месяцев эксперимента. При поддержании постоянной и достаточной влажности суммарные потери C в форме CO₂ (*TotL-C*) из ПКС в течение 12 мес. эксперимента варьировали от 74–77 до 185–187 г C/(кг коры) в зависимости от температуры и состава смеси (табл. 4). Эти значения соответствовали минерализации 16–17 и 40–41% от исходного (до инкубации) содержания C в коре, составляющем 450 г C/кг коры.

Максимальные потери C-CO₂ наблюдали на варианте ПКС-NP при 2 и 12°C, а минимальные значения *TotL-C* регистрировали на варианте ПКС при тех же температурах. В зависимости от состава ПКС, величина *TotL-C* наиболее существенно варьировала при 2 и 12°C (от 74–77 до 185–187 г C/кг коры), и слабо изменялась при 22°C (139–158 г C/кг коры). Внесение минеральных добавок N и P увеличивало долю потерь C от их исходного содержания в 1.5–2.6 раза при 2 и 12°C и не оказывало значимого влияния при 22°C. Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что фактор “минеральные добавки” отвечал за 57% дисперсии общих потерь C-CO₂ из ПКС, тогда как фактор “температура” объяснял только 18% дисперсии величины *TotL-C* (табл. 5).

Оценка констант и периодов разложения коры хвойных пород. Константы разложения КХП при поддержании постоянной и достаточной влажности субстратов при инкубировании постепенно

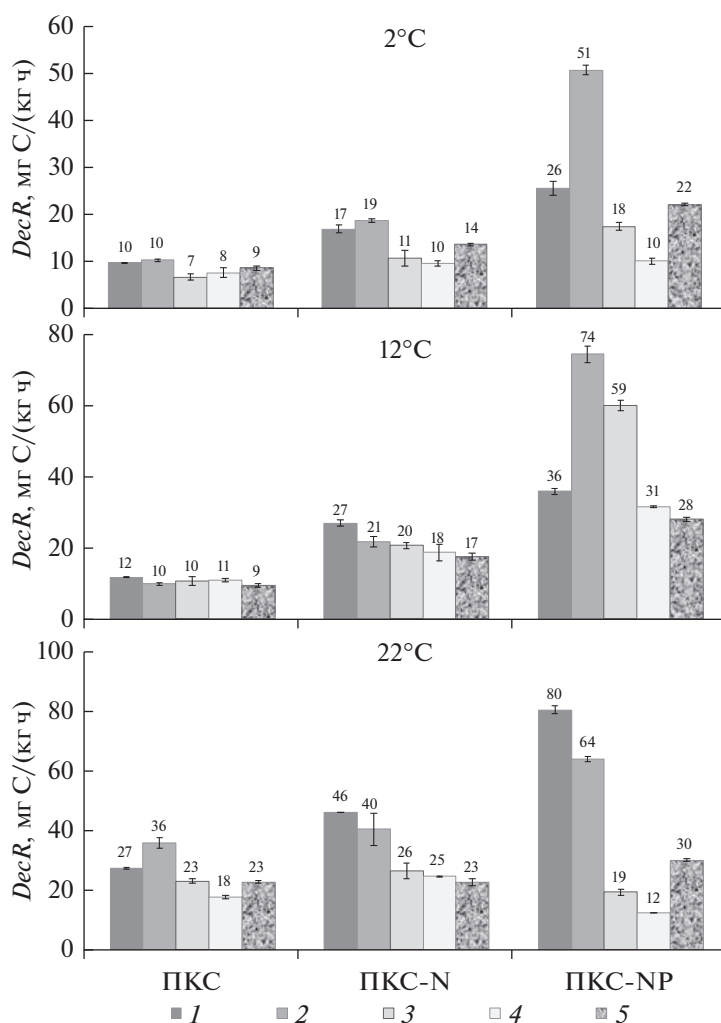


Рис. 4. Средняя скорость выделения С-СО₂ из почвенно-коровых субстратов различного состава при температурах 2, 12 и 22°C в течение различных стадий проведения инкубационного эксперимента: 1–2 мес. (1), 3–4 мес. (2), 5–6 мес. (3), 7–12 мес. (4), 1–12 мес. (5).

возрастали с увеличением температуры только на вариантах ПКС и ПКС-N и незначительно варьировали в варианте ПКС-NP (табл. 6). Факторы “минеральные добавки” и “температура” объясняли соответственно 78 и 15% дисперсии констант разложения исследуемых смесей (табл. 5).

Период полуразложения ПКС ($T_{0,5}$) также зависел от состава смеси и температуры проведения эксперимента, демонстрируя закономерности, идентичные тем, которые установлены для константы разложения. Самое короткое время полуразложения (~1 год) было характерно для вариан-

Таблица 2. Температурные коэффициенты Q_{10} для *DecR* ПКС различного состава на разных стадиях проведения эксперимента и в различных температурных интервалах

Температурный интервал	Вариант опыта	Температурные коэффициенты Q_{10}				
		1-2 мес.	3-4 мес.	5-6 мес.	7-12 мес.	1-12 мес.
2–12°C	ПКС	1.2	0.9	1.6	1.4	1.1
	ПКС-N	1.6	1.1	1.9	1.9	1.3
	ПКС-NP	1.4	1.5	3.4	3.1	1.3
12–22°C	ПКС	2.4	3.7	2.2	1.6	2.5
	ПКС-N	1.7	1.9	1.3	1.3	1.3
	ПКС-NP	2.3	0.9	0.3	0.4	1.1

Примечание. Здесь и далее: ПКС – кора + почва; ПКС-N – кора + почва + N; ПКС-NP – кора + почва + N + P.

Таблица 3. Влияние минеральных добавок и температуры на величину *DecR* на различных стадиях эксперимента (результаты двухфакторного дисперсионного анализа)

Фактор	1–2 месяца			3–4 месяца			5–6 месяца			7–12 месяца			1–12 месяца		
	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2 , %	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2 , %	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2 , %	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2 , %	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2 , %
Температура (<i>T</i>)	1021	<0.0001	46.7	7	0.01	5.6	0.03	0.97	0.2	0.7	0.52	1.2	207	<0.0001	37.4
Минеральные добавки (МД)	1093	<0.0001	49.9	74	<0.0001	63.1	3.2	0.07	17.5	22	<0.0001	37.3	325	<0.0001	58.8
<i>T</i> × МД	73	<0.0001	3.4	35	<0.0001	30.4	13.9	<0.0001	76.8	35	<0.0001	59.8	20	<0.0001	3.7
Ошибка			0.0			0.9			5.5			1.7			0.2

Примечание. Здесь и далее: η^2 – доля дисперсии (%), обусловленная каждым фактором и их взаимодействием.

Таблица 4. Общие потери С-СО₂ (*TotL-C*) из почвенно-коровых субстратов разного состава при различных температурах за 12 мес. инкубационного эксперимента и их доля от исходного содержания С до начала эксперимента (среднее (стандартная ошибка, SE))

Вариант	<i>TotL-C</i> , г С/кг коры			<i>TotL-C</i> , % от начального содержания С в коре		
	2°C	12°C	22°C	2°C	12°C	22°C
ПКС	74 (5)	77 (4)	152 (31)	16 (1)	17 (1)	33 (7)
ПКС-N	110 (4)	128 (11)	139 (16)	24 (1)	28 (2)	30 (4)
ПКС-NP	187 (4)	185 (6)	158 (2)	41 (1)	40 (1)	34 (0)

Таблица 5. Влияние минеральных добавок и температуры на величину *TotL-C* и константы разложения (результаты двухфакторного дисперсионного анализа)

Фактор	<i>TotL-C</i>			<i>k</i>		
	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2 , %	<i>F</i>	<i>p</i>	η^2 , %
Температура (<i>T</i>)	25.4	<0.0001	17.8	51.5	<0.0001	15.2
Минеральные добавки (МД)	80.7	<0.0001	56.5	265.2	<0.0001	78.2
<i>T</i> × МД	35.6	<0.0001	25.0	21.6	<0.0001	6.4
Ошибка			0.7			0.3

Таблица 6. Константы разложения (*k*), период полуразложения *T*_{0.5} и полное время разложения *T*_{0.95} КХП в составе почвенно-коровых субстратов различного состава при различных температурах за 12 мес. инкубационного эксперимента (среднее (SE))

Вариант	<i>k</i> , 1/год			<i>T</i> _{0.5} , лет			<i>T</i> _{0.95} , лет		
	2°C	12°C	22°C	2°C	12°C	22°C	2°C	12°C	22°C
ПКС	0.17 (0.01)	0.19 (0.01)	0.50 (0.02)	3.98 (0.13)	3.73 (0.23)	1.40 (0.04)	17.2 (0.5)	16.2 (1.0)	6.0 (0.2)
ПКС-N	0.30 (0.01)	0.37 (0.01)	0.52 (0.05)	2.33 (0.05)	1.88 (0.07)	1.36 (0.14)	10.1 (0.2)	8.1 (0.3)	5.9 (0.6)
ПКС-NP	0.68 (0.02)	0.75 (0.03)	0.67 (0.01)	1.04 (0.02)	0.93 (0.03)	1.03 (0.02)	4.5 (0.1)	4.0 (0.1)	4.5 (0.1)

та ПКС-NP, и оно не зависело от температуры (табл. 6). Наиболее длительное время полуразложения (~4 года) демонстрировали ПКС без добавок при температурах 2 и 12°C. Согласно нашим оценкам, для полного разложения КХП в составе почвенно-коровых субстратов требуется от 4 до

17 лет в зависимости от их состава и температуры инкубирования.

Таким образом, при поддержании постоянной и достаточной влажности внесение минеральных добавок оказало существенный эффект на общие потери С-СО₂, константы и время разложения

ПКС только при температурах 2 и 12°C. При 22°C перечисленные показатели не зависели от состава ПКС. В целом температурный фактор объяснял 15–18% дисперсии величины k и $TotL-C$, в то время как фактор “минеральные добавки” объяснял 57–78% вариативности этих величин.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Влияние минеральных добавок на процессы разложения КХП. Подобно большинству растительных материалов [2, 56], в составе исследуемой смеси коры хвойных пород, преобладающим элементом является С при существенно более низком содержании других биофильных элементов, что значительно ограничивает интенсивность биогенного разложения растительных остатков в условиях несбалансированных (для деструкторов) пропорций питательных веществ [1, 8, 11]. Концентрации N и P в древесине и коре являются недостаточными для создания и поддержания активности микробной биомассы организмов-деструкторов [15, 16, 49]. В процессе биогенного разложения КХП в составе почвенно-коровых субстратов, куда добавляли минеральный N, происходило существенное обогащение смесей азотом и уменьшалось отношение C/N (рис. 1, S1). В 12-месячных лабораторных экспериментах по компостированию коры осины, сосны, ели и лиственницы было показано, что доступность N является ключевым фактором для стимуляции процесса распада коры [13]. В наших более ранних экспериментах с ПКС на основе коры осины было выявлено, что внесение добавок N и P в виде минеральных удобрений сдвигало соотношение C/N и C/P в сторону более благоприятных условий для сообщества микроорганизмов и существенно увеличивало скорость разложения коры осины [41].

В настоящем исследовании добавление минеральных форм N и P значительно увеличивало значения *DecR* при всех изученных температурах, но преимущественно в первые 4–6 мес. эксперимента (рис. 5). Аналогично для ПКС на основе коры осины, одновременное внесение азотно-фосфорных удобрений в почвенно-коровые смеси на основе КХП приводило к большему эффекту, чем внесение только минерального азота. Сходные результаты – очевидное увеличение *DecR* за счет добавления минеральных азотно-фосфорных удобрений к композициям на основе древесной коры – были продемонстрированы в однолетних лабораторных экспериментах для коры осины, сосны, ели и лиственницы [12, 13]. Было показано, что после пяти месяцев компостирования сосновой коры с добавками минеральных азотно-фосфорных удобрений количество биомассы грибов увеличилось в пять раз по сравнению с чистой сосновой корой [13]. Предполагается, что распад коры

и древесных тканей непосредственно связан с активностью ферментов, разрушающих целлюлозу и лигнин, путем распределения ресурсов и, как правило, ограничен доступностью N и/или P [54, 55]. При низкой доступности свободных N и P микроорганизмы затрачивают больше энергии на синтез эктоэнзимов, чтобы получить необходимое количество N и P из органических материалов [54, 55]. Было обнаружено, что скорость разложения древесных материалов покрытосеменных пород положительно коррелирует с такими характеристиками древесины, как концентрации P и N [62]. В нашем эксперименте средняя скорость разложения ПКС за 12 мес. инкубирования и общие потери С за это время также положительно коррелировали с концентрацией N и P и были отрицательно связаны с отношениями C/N, C/P и концентрацией N в КХП по окончании опыта.

Из-за различий между влиянием минеральных добавок N и P на микробное сообщество, процессы минерализации и иммобилизации питательных веществ идут при внесении этих элементов разными путями, причем усвоение P инициирует более ощутимые потоки веществ, чем усвоение N [48, 57]. Взаимодействия между N и P для биохимических и микробных процессов сложны, особенно для N, который содержится в нуклеиновых кислотах, полисахаридах, белках и гуминовых веществах [54]. Кроме того, некоторые зарубежные исследователи [28, 54] отмечают, что повышенная доступность P при внесении фосфорных удобрений также может уменьшать ингибирующее влияние минерального N во время разложения древесной коры. Ранее, на примере коры осины мы показали, что влияние совместного применения N и P привело к более глубоким биохимическим изменениям состава ПКС после 12-месячного инкубирования, чем добавление одного азота [41]. В настоящем эксперименте при всех температурах наблюдали более выраженное уменьшение содержания C, H, Cel и отношения Cel/Lig в КХП при одновременном внесении N и P по сравнению с внесением одного азота (рис. 1, 2, S1). Остаточные количества Eth-Ext и Lig подчинялись обратной закономерности при всех температурах: их содержание в КХП в конце эксперимента при совместном добавлении N и P было больше, чем при внесении только N, то есть совместное внесение N и P ингибировало разложение лигнина и спирторастворимых веществ. Таким образом, добавляя к исходным ПКС минеральные формы N и P, мы получили разные типы условий, которые характеризуются разными соотношением основных биофильных элементов – C/N, C/P, P/N (рис. 1). В одних субстратах (ПКС-N) были созданы более благоприятные условия для разрушения лигнина и особенно экстрактивных веществ (среди которых, вероятно, есть те, которые придают древесине устойчивость к биодegradации,

то есть в принципе плохо разлагаются), а в других (ПКС-NP) – деградация лигнина практически не происходила, а экстрактивных веществ – замедлялась, но при этом активно утилизировалась целлюлоза. При температуре 22°C утилизация лигнина происходила менее активно, чем при 2 и 12°C, о чем свидетельствуют более высокие отношения Lig/N и Lig/Cel (рис. 2). По-видимому, по этой причине общие потери С в варианте ПКС-NP были самыми низкими при 22°C.

На примере растений было показано, что для нормального развития микоризы, обеспечивающей растения аммонийным азотом, необходимо определенное соотношение P/N в почве [20]. Если и азот, и фосфор лимитированы, то микориза гриба первоначально преобразует недоступные формы фосфора, извлекая энергию, которая в дальнейшем будет использована бактериями для фиксации азота [19]. Напротив, избыток фосфора не способствует улучшению потребления азота за счет азотфиксирующих бактерий. Так, например, при увеличении содержания фосфора в почве больше, чем ~140 мг/кг микориза становится неэффективна, что ухудшает потребление азота [14, 18].

В нашем эксперименте было выявлено также, что добавки минеральных форм N и P значительно (в 1.5–2.6 раза) увеличивали общие потери C-CO₂ и константы разложения только при температурах 2 и 12°C (табл. 4). Добавление минеральных форм N и P при 22°C на эти показатели не влияло. Но, несмотря на это, периоды полуразложения ($T_{0.5}$) и полного разложения ($T_{0.95}$) КХП в составе ПКС были самыми короткими при совместном применении N и P, составляя около 1 года и 4–4.5 лет соответственно и не зависели от температуры. Время, необходимое для полного разложения КХП в зоне бореальных лесов в естественных условиях, будет наиболее близким к величине $T_{0.95}$ для варианта ПКС при температуре 2°C и, согласно нашим оценкам, может составлять 17 лет. Обнаружены тесные положительные корреляционные связи между величиной $T_{0.95}$ и отношением C/N ($r = 0.75$; $P = 0.04$), подтверждая высказанное выше утверждение, что доступность N является ключевым фактором для стимуляции процесса разложения КХП. Аналогичные взаимосвязи были обнаружены в 12-месячных лабораторных экспериментах по компостированию композиций с корой осины, сосны, ели и лиственницы [13]. В естественных условиях, когда кора прикреплена к стволу, в процессе разложения происходит накопление азота [47, 50, 53], а в коре в составе порубочных остатков такого накопления не происходит [5].

Дисперсионный анализ показал, что качество субстрата было ключевым фактором, регулирующим процесс разложения КХП на всех этапах проведения эксперимента. Минеральные добав-

ки N и P влияли на соотношения C/N и Lig/Cel во время длительной инкубации КХП и вызывали значительное увеличение величин $DecR$, k и общих потерь углерода, тем самым уменьшая время ее разложения. Из-за сдвига в соотношениях C/N и C/P в сторону более благоприятных условий для сообщества микроорганизмов, влияние совместного внесения N и P в ПКС на основе КХП было заметнее, чем эффект от добавления только N.

Влияние температуры на процессы разложения ПКС. В условиях достаточного увлажнения температура является ключевым абиотическим фактором, контролирующим процесс разложения органических веществ почвы [37, 40], растительного опада [42, 43] и древесных остатков, включая древесную кору [37, 41, 45]. Повышение температуры окружающей среды приводило к значительному увеличению скорости разложения древесных остатков, если не было ограничения по содержанию влаги [29, 35, 44, 64, 65]. В нашем лабораторном эксперименте увеличение температуры в интервале 2–22°C значимо влияло на увеличение значений $DecR$ только за первые два месяца инкубирования, объясняя менее половины (47%) дисперсии величины $DecR$ (табл. 3). На более поздних стадиях эксперимента (5–12-й месяцы) влияние температуры было незначимым, а основным фактором, определяющим скорость разложения КХП, был состав ПКС. Возможное объяснение полученных результатов состоит в том, что в течение первого периода инкубации в КХП присутствовали легкоразлагаемые субстраты, разложение которых происходило с достаточно высокой скоростью и без внесения N и P. Позднее, когда в составе КХП преобладающими компонентами являются целлюлоза и лигнин, ключевым фактором, определяющим скорость разложения КХП, становится качество субстрата, то есть доступность N и P для организмов-деструкторов. Было выявлено, что увеличение температуры инкубирования с 12 до 22°C вызывало заметный рост скорости разложения ПКС без применения добавок, а температурная чувствительность $DecR$ на всех этапах проведения эксперимента была существенно выше, чем соответствующие значения Q_{10} для скорости разложения КХП в смесях с минеральными добавками (табл. 2).

В последнее время было выявлено, что температура влияет на биогенное разложение растительных остатков за счет сочетания прямых и косвенных эффектов [51]. Прямой эффект приводит к изменениям скоростей ферментативно-катализируемых микробных процессов, тогда как косвенный эффект проявляется в изменении структуры микробных сообществ [17, 22]. Кроме того, активность разложения значительно варьирует среди грибов, означая, что состав грибного сообщества играет важную роль в регулировании скоростей разложения древесных остатков [26, 30, 51].

Поэтому процесс биохимической трансформации КХП в составе почвенно-коровых смесей очень сложный и отражает взаимосвязанный эффект биотических и абиотических факторов, а также прямые и косвенные температурные эффекты.

Проведенные исследования имеют не только теоретический, но и практический аспект. Так, переработка древесины связана с получением большого количества отходов. В первую очередь, это отходы окорки древесины, образующиеся при ее подготовке к производству целлюлозы, древесной массы и других полуфабрикатов, скапливающиеся в отвалах [4]. Проблема утилизации таких отходов весьма актуальна и может происходить либо путем их сжигания, либо путем их использования в качестве основного компонента для производства органических компостов, в которые добавляют минеральные удобрения, чтобы получить сбалансированный по основным элементам питания субстрат [13].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Состав почвенно-коровых субстратов и температура проведения эксперимента оказали существенное влияние на динамику разложения, суммарные потери $C-CO_2$ за 12 мес. эксперимента и константу разложения коры хвойных пород. Температура существенно влияла на скорость разложения КХП только в течение первых двух месяцев инкубирования, когда общее количество питательных веществ в ней было достаточно высоким и ограничивало процесс разложения КХП в незначительной степени. На более поздних стадиях разложения ведущим фактором становится состав ПКС, поскольку концентрация биогенных элементов N и P уже в более значительной степени может лимитировать разложение более устойчивых компонентов коры – целлюлозы и лигнина. Мы показали, что совместное влияние температуры и минеральных добавок на процессы разложения КХП зависело от стадии проведения эксперимента и было максимальным в первые 5–6 мес. инкубирования. Применение минеральных добавок для ускорения процессов компостирования почвенно-коровых субстратов на основе КХП и получения композиций, более сбалансированных по основным питательным элементам, представляется перспективным в целях утилизации отходов лесозаготовительной и деревообрабатывающей промышленности.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы благодарны специалистам из аналитической лаборатории Института леса Карельского научного центра РАН за качественное выполнение химических и биохимических анализов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках Государственного задания ФИЦ ПНЦБИ РАН (рег. № АААА-А18-118013190177-9) и Государственного задания ФИЦ КарНЦ РАН при финансовой поддержке РФФИ (проект № 19-04-01282а).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Рис. S1. Влияние температуры и минеральных добавок на содержание N (А), Н (Б), Р (В) и отношение С/Р (Г) в коре хвойных пород после 12 мес. инкубирования почвенно-коровых субстратов: исходная кора (контроль, 1), ПКС (2), ПКС-N (3), ПКС-NP (4).

Таблица S1. Коэффициенты корреляции Спирмена между концентрациями С, Р, N, Н, Р, Cel, Lig, Eth-Ext, их отношениями, значениями рН(H_2O) и зольностью коры в конце проведения эксперимента.

Таблица S2. Коэффициенты корреляции Спирмена между общими потерями $C-CO_2$ за время всего эксперимента (*TotL-C*), средними величинами *DecR* на разных стадиях эксперимента и концентрациями С, Р, N, Н, Р, Cel, Lig, Eth-Ext, их отношениями, значениями рН(H_2O) и зольностью коры в конце проведения эксперимента.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ведрова Э.Ф.* Разложение органического вещества лесных подстилок // Почвоведение. 1997. № 2. С. 216–223.
2. *Гелес И.С.* Древесная биомасса и основы экологически приемлемых технологий ее химико-механической переработки. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. 382 с.
3. *Гришина Л.А., Копцик Г.Н., Макаров М.И.* Трансформация органического вещества почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. 88 с.
4. *Девятловская А.Н., Журавлева Л.Н., Девятловский Н.В.* Утилизация древесной коры девевоперерабатывающих предприятий // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2010. № 27. С. 51–54.
5. *Капица Е.А., Шорохова Е.В., Ромашкин И.В., Галибина Н.А., Никерова К.М., Казарцев И.А.* Разложение коры в составе порубочных остатков после сплошных рубок в среднетаежных лесах // Лесоведение. 2019. № 1. С. 38–48. <https://doi.org/10.1134/S0024114819010066>
6. *Кузнецов М.А.* Влияние условий разложения и состава опада на характеристики и запас подстилки в средне-таежном чернично-сфагновом ельнике // Лесоведение. 2010. № 6. С. 54–60.
7. *Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Аблеева В.А., Быховец С.С.* Климат южного Подмосковья: современные тренды и оценка экстремальности // Фун-

- даментальная и прикладная климатология. 2017. № 4. С. 62–78.
<https://doi.org/10.21513/2410-8758-2017-4-66-82>
8. 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.
 9. Никонова Л.Г., Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Жмурин 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.
<https://doi.org/10.17223/19988591/46/8>
 10. Оболенская А.В., Ельницкая З.П., Леонович А.А. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы. М.: Экология, 1991. 320 с.
 11. Семенов В.М., Ходжаева А.К. Агроэкологические функции растительных остатков в почве // Агрохимия. 2006. № 7. С. 63–81.
 12. Ульянова О.А., Нечаева (Бабур) А.С., Хижняк С.В. Трансформация сосновой коры и композиций на ее основе // Вестник КрасГАУ. 2009. № 11. С. 126–130.
 13. Ульянова О.А., Чупрова В.В. Минерализация коры различных видов деревьев и удобрительных композиций на ее основе // Агрохимия. 2015. № 2. С. 33–45.
<https://doi.org/10.14258/jcprm.2018043847>
 14. Abbott L.K., Robson A.D. Growth of subterranean clover in relation to the formation of endomycorrhizas by introduced and indigenous fungi in a field soil // New Phytologist. 1978. V. 81. P. 575–585.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1978.tb01631.x>
 15. Alexander M.L. Introduction to soil microbiology. N.Y.: John Wiley and Sons, 1977. 472 p.
 16. Allison F.E. Decomposition wood and bark sawdusts in soil, nitrogen requirements, and effect on plants // Technical Bulletin № 1332. Agricultural Research Service. United States Department of Agriculture. 1965. 58 p.
 17. Allison S.D., Wallenstein M.D., Bradford M.A. Soil-carbon response to warming dependent on microbial physiology // Nature Geoscience. 2010. V. 3. P. 336–340.
<https://doi.org/10.1038/NNGEO846>
 18. Amijee F., Tinker P.B., Stribley D.P. The development of endomycorrhizal root systems. VII. A detailed study of effects of soil phosphorus on colonization // New Phytologist. 1989. V. 111. P. 435–446.
 19. Artursson V., Finlay R.D., Jansson J.K. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth // Environmental Microbiology. 2006. V. 8. P. 1–10.
<https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00942.x>
 20. Baum C., Makeschin F. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on mycorrhizal formation of two poplar clones (*Populus trichocarpa* and *P. tremula* × *tremuloides*) // J. Plant Nutrition and Soil Science. 2000. V. 163. P. 491–497.
[https://doi.org/10.1002/1522-2624\(200010\)163:5<491:AID-JPLN491>3.0.CO;2-3](https://doi.org/10.1002/1522-2624(200010)163:5<491:AID-JPLN491>3.0.CO;2-3)
 21. Benbi D.K., Khosa M.K. Effects of Temperature, Moisture, and Chemical Composition of Organic Substrates on C Mineralization in Soils // Communications in Soil Science and Plant Analysis. 2014. V. 45(21). P. 2734–2753.
<https://doi.org/10.1080/00103624.2014.950423>
 22. Bradford M.A. Thermal adaptation of decomposer communities in warming soils // Front. Microbiol. 2013. V. 4. Article 333.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00333>
 23. Browning B.L. Methods of Wood Chemistry. New York, London: Intersci. Publ. 1967. V. 2. 498 p.
<https://doi.org/10.1002/pol.1968.160061112>
 24. 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. V. 138. P. 51–64.
 25. 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. V. 15. P. 2431–2449.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01916.x>
 26. Crowther T.W., Boddy L., Jones T.H. Outcomes of fungal interactions are determined by soil invertebrate grazers // Ecol. Lett. 2011. V. 14. P. 1134–1142.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01682.x>
 27. Dence C.W. The determination of lignin // Methods of Lignin Chemistry. Berlin: Springer-Verlag, 1992. P. 33–61.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-74065-7_3
 28. Fog K. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter // Biol. Rev. 1988. V. 63. P. 433–462.
 29. 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 // Forest Ecol. Manag. 2012. V. 265. P. 124–132.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.10.038>
 30. Gessner M.O., Swan C.M., Dang C.K., McKie B.G., Bardgett R.D., Wall D.H., Hattenschwiler S. Diversity meets decomposition // Trends Ecol. Evol. 2010. V. 25. P. 372–380.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.010>
 31. 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 // Advan. Ecol. Res. 1986. V. 15. P. 133–302.
 32. Hobbie S.E., Vitousek P.M. Nutrient limitation of decomposition in Hawaiian forests // Ecology. 2000. V. 81. P. 1867–1877.
[https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1867:NLO-DIH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1867:NLO-DIH]2.0.CO;2)
 33. Houba V.J.G., Lexmond Th.M., Novozamsky I., van der Lee J.J. State of the art and future developments in soil analysis for bioavailability assessment // Science of the Total Environment. 1996. V. 178. P. 21–28.
[https://doi.org/10.1016/0048-9697\(95\)04793-X](https://doi.org/10.1016/0048-9697(95)04793-X)
 34. 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. Bioch. 2017. V. 104. P. 108–116.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2016.10.017>

35. Jomura M., Kominami Y., Tamai K., Miyama T., Goto Y., Dannoura M., Kanazawa Y. The carbon budget of coarse woody debris in a temperate broad-leaved secondary forest in Japan // *Tellus B*. 2007. V. 59. P. 211–222.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0889.2006.00234.x>
36. Kahl T., Arnstadt T., Baber K., Bässler C., Bauhus J., Borken W., Buscot F., Floren A., Heibl C., Hessenmöller D., Hofrichter M., Hoppe B., Kellner H., Krüger D., Linsenmair K.E., Matzner E., Otto P., Purahong 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 // *Forest Ecol. Manag.* 2017. V. 391. P. 86–95.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.02.012>
37. 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. V. 27. P. 258–262.
38. Kazartsev I., Shorohova E., Kapitsa E., Kushnevskaya E. Decaying *Picea abies* log bark hosts diverse fungal communities // *Fungal Ecology*. 2018. V. 33. P. 1–12.
<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2017.12.005>
39. Knorr M., Frey S.D., Curtis P.S. Nitrogen additions and litter decomposition: A meta-analysis // *Ecology*. 2005. V. 86. P. 3252–3257.
<https://doi.org/10.1890/05-0150>
40. Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Gallardo Lancha 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. V. 45(1). P. 68–79.
<https://doi.org/10.1134/S1064229312010085>
41. Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Natalia Galibina N., Kapitsa E., Shorohova E. Coupled effect of temperature and mineral additions facilitates decay of aspen bark // *Geoderma*. 2018. V. 316 P. 27–37.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.12.014>
42. 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 // *Eurasian Soil Science*. 2017. № 4. P. 422–431.
<https://doi.org/10.1134/S1064229317020089>
43. 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 // *Eurasian Soil Science*. 2019. V. 52. № 9. P. 1101–1111.
<https://doi.org/10.1134/S1064229319090060>
44. Ohtsuka T., Shizu Y., Hirota M., Yashiro Y., Shugang J., Jimura Y., Koizumi H. Role of coarse woody debris in the carbon cycle of Takayama forest, central Japan // *Ecol Res*. 2014. V. 29. P. 91–101.
<https://doi.org/10.1007/s11284-013-1102-5>
45. 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(4). P. 485–496.
<https://doi.org/10.1093/forestry/cps045>
46. Olson J. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems // *Ecology*. 1963. V. 44(2). P. 322–331.
<https://doi.org/10.2307/1932179>
47. 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. V. 38(12). P. 3047–3055.
<https://doi.org/10.1139/X08-147>
48. Plante A.F. Soil biogeochemical cycling of inorganic nutrients and metals // *Soil microbiology, ecology and biochemistry*. Elsevier, New York, New York, USA. 2005. P. 389–432.
49. Qualls R.G., Richardson C.J. Phosphorus Enrichment Affects Litter Decomposition, Immobilization, and Soil Microbial Phosphorus in Wetland Mesocosms // *Soil Sci. Soc. Am. J.* 2000. V. 64. P. 799–808.
<https://doi.org/10.2136/sssaj2000.642799x>
50. Romashkin I., Shorohova E., Kapitsa E., Galibina N., Nikerova K. Carbon and nitrogen dynamics along the log bark decomposition continuum in a mesic old-growth boreal forest // *European J. Forest Research*. 2018. V. 137(5). P. 643–657.
<https://doi.org/10.1007/s10342-018-1131-2>
51. Rubenstein M.A., Crowther T.W., Maynard D.S., Schilling J.S., Bradford M.A. Decoupling direct and indirect effects of temperature on decomposition // *Soil Biol. Bioch.* 2017. V. 112. P. 110–116.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.05.005>
52. Semenov V.M., Pautova N.B., Lebedeva T.N., Khromychkina D.P., Semenova N.A., Lopes de Gerenyu V.O. Plant Residues Decomposition and Formation of Active Organic Matter in the Soil of the Incubation Experiments // *Eurasian Soil Science*. 2019. V. 52(10). P. 1183–1194.
<https://doi.org/10.1134/S1064229319100119>
53. 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. V. 377. P. 36–45.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.036>
54. 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. V. 74. P. 1586–1593.
<https://doi.org/10.2307/1940086>
55. Sinsabaugh R.L., Antibus R.K., Linkins A.E., Rayburn L., Repert D., Weiland T. Wood decomposition over a first-order watershed: mass loss as a function of exoenzyme activity // *Soil Biol. Bioch.* 1992. V. 24. P. 743–749.
[https://doi.org/10.1016/0038-0717\(92\)90248-V](https://doi.org/10.1016/0038-0717(92)90248-V)
56. Skonieczna J., Małek S., Polowy K., Węgiel A. Elements Content of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands of different densities // *Drewno Prace Naukowe Doniesienia Komunikaty*. 2014. V. 57(192). P. 77–87.
<https://doi.org/10.12841/wood.1644-3985.S13.05>
57. Stefano M., Trofymow J.A., Jackson R.B., Porporato A. Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phos-

- phorus dynamics in decomposing litter // *Ecol. Monogr.* 2010. V. 80(1). P. 89–106.
<https://www.jstor.org/stable/27806875>
58. *Tan K.H.* Soil Sampling, preparation and analysis (2nd edition). Florida, USA. 2005. 623 p.
<https://trove.nla.gov.au/work/9640029>
59. *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. V. 66. P. 1966–1973.
<https://doi.org/10.1139/b88-269>
60. *Thongjoo C., Miyagawa S., Kawakubo N.* Effects of Soil Moisture and Temperature on Decomposition Rates of Some Waste Materials from Agriculture and Agro-industry // *Plant Production Science.* 2005. V. 8(4). P. 475–481.
<https://doi.org/10.1626/ppls.8.475>
61. *Wang R., Goll D., Balkanski Y., Hauglustaine D., Boucher O., Ciais P., Janssens I., Penuelas J., Guenet B., Sardans J., Bopp L., Vuichard N., Zhou F., Li B., Piao S., Peng S., Huang Y., Tao S.* Global forest carbon uptake due to nitrogen and phosphorus deposition from 1850 to 2100 // *Glob Chang Biol.* 2017. V. 23(11). P. 4854–4872.
<https://doi.org/10.1111/gcb.13766>
62. *Weedon J.T., Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., Zanne A.E., Wirth C., Coomes D.A.* Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species? // *Ecol. Lett.* 2009. V. 12. P. 45–56.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01259.x>
63. *Winckler J.P., Cherry R.S., Schlesinger W.H.* The Q_{10} relationship of microbial respiration in a temperate forest soil // *Soil Biol. Biochem.* 1996. V. 28(8). P. 1067–1072.
[https://doi.org/10.1016/0038-0717\(96\)00076-4](https://doi.org/10.1016/0038-0717(96)00076-4)
64. *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. V. 25. P. 500–506.
<https://doi.org/10.1080/02827581.2010.524166>
65. *Yoon T.K., Han S., Lee D., Han S.H., Noh N.J., Son Y.* Effects of sample size and temperature on coarse woody debris respiration from *Quercus variabilis* logs // *J. For. Res.* 2014. V. 19(2). P. 249–259.
<https://doi.org/10.1007/s10310-013-0412-3>
66. *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. V. 18(1). P. 48–54.
<https://doi.org/10.1007/s11676-007-0009-9>

The Influence of Temperature and Mineral Nitrogen and Phosphorus on the Decay Processes and the Composition of Soil-Bark Substrates

V. O. Lopes de Gerenyu¹, I. N. Kurganova^{1,*}, N. A. Galibina², E. A. Kapitsa³, and E. V. Shorohova^{2,3}

¹*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow Region, 142290 Russia*

²*Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Republic of Karelia, 185910 Russia*

³*Saint Petersburg State Forestry University named S.M. Kirov, St. Petersburg, 194021 Russia*

*e-mail: ikurg@mail.ru

The bark of coniferous trees (BCT) is an essential component of boreal forest litter. Within the 12-month-long laboratory experiment with the soil-bark substrates (SBS), we estimated the influence of temperature and mineral additives of nitrogen (N) and phosphorus (P) at sufficient moisture on the decay rate (*DecR*) and decay constant (*k*) of BCT, the total loss of C–CO₂, and the changes in chemical composition of BCT at three contrasting temperatures (2, 12 and 22°C). The temperature coefficient Q_{10} for the average *DecR* during the entire experiment varied from 1.1 to 2.5, depending on the temperature range and composition of the SBS. The most significant impact of temperature on the decomposition dynamics was observed during the 1-st and the 2-d months of the experiment, explaining 47% of variability in the *DecR* values. At the later stages of the experiment, the composition of SBS determined by the addition of mineral forms N and P was a key factor, affecting the decay of BCT; it explained 18–63% of the *DecR* dispersion. The maximum losses of C–CO₂ (158–187 g C/(kg of bark) or 34–41% of the initial C content) were observed at 22°C. The most significant losses of ethanol-extractable compounds (56–64%) at all temperatures were observed in the variant with the mineral N addition, whereas the decrease of cellulose was most significant (64–69%) in the variant with combined application of N and P, and almost did not depend on temperature. Lignin losses were insignificant and comprised only 3–12% of their initial amount. The addition of mineral N and P was a key factor to stimulate the decomposition of BCT, significantly reducing its decomposition time and improving the quality of the resulting substrates.

Keywords: mineralization of organic substrates, incubation experiment, temperature coefficient Q_{10} , CO₂ emission, decay constant