

УДК 630*114.6/114.351/181.9

СТРУКТУРА ДРЕВЕСНОГО ОТПАДА ДЕВСТВЕННЫХ ЕЛЬНИКОВ СЕВЕРНОЙ И ЮЖНОЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

В. Г. Стороженко, В. А. Засадная

Институт лесоведения РАН

143030, Московская обл., Одинцовский р-н, с. Успенское, ул. Советская, 21

E-mail: lesoved@mail.ru, zasadnayalesoved@mail.ru

Поступила в редакцию 15.01.2019 г.

Древесный отпад является многофункциональным консортом в общей цепи круговорота вещества и энергии лесного сообщества, принимающим активное и многоплановое участие в формировании структуры и устойчивости лесов. Возрастная структура древостоев, древесный отпад, виды дереворазрушающих грибов и пораженность ими древостоев изучались в коренных девственных ельниках подзон северной и южной тайги Европейской России. Структура девственных ельников имеет различные динамические характеристики, но всегда абсолютно разновозрастное строение. Пораженность деревьев грибами дереворазрушающего комплекса в возрастных поколениях коренных северных ельников увеличивается от последних поколений к первым и может достигать 50–70 % по числу деревьев в поколениях. Гнилевые фауны стволов и корней деревьев в 80 % случаев являются причинами образования ветровалов и буреломов, слагающих структуру валежа, входящего в общую мортмассу древесного отпада лесного сообщества. В изучаемых ельниках количество стволов бурелома от 2.6 до 3.8 раза больше, чем стволов ветровала. Это связано с большим распространением в древостоях гнилей комлевых и стволовых частей живых деревьев, чем гнилей корней. Определены основные виды дереворазрушающих грибов комплексов био- и ксилотрофов, вызывающих гнили живых деревьев и осуществляющих разложение стволов древесного отпада. Объемы древесного отпада по стадиям разложения в относительных величинах к запасам древостоев на пробных площадях могут иметь значительные величины: от 12.5 до 35.0 %. Рассчитаны количество, объемы, фитомасса стволов валежа и масса CO₂, H₂O и Q (энергия), выделяемых при разложении древесного отпада по стадиям разложения в пересчете на 1 га площади анализируемых ельников.

Ключевые слова: *коренные ельники тайги, структура древостоев, древесный отпад, дереворазрушающие грибы, ксилотрофы древесины отпада.*

DOI: 10.15372/SJFS20190206

ВВЕДЕНИЕ

Древесный отпад в структуре лесного биогеоценоза является основным консортом, аккумулирующим мортмассу деструктивного звена в общей цепи круговорота биомассы лесного сообщества (Стороженко, 2018). Значение его в процессах функционирования лесов огромно и может рассматриваться с нескольких позиций, прежде всего с позиции структуры лесного биогеоценоза, в котором древесный отпад как важнейший консорт промежуточного звена между древостоем фитоценоза и почвой занимает обособленное от биоценоза и экотопа положение

и может быть отнесен к структурам ценотического статуса и трактоваться как мортценоз. Он составляет трофическую и топическую основу жизнедеятельности обширной группы организмов, перерабатывающих его биомассу и составляющих значительную часть гетеротрофного комплекса общего биоразнообразия организмов лесных сообществ. В первую очередь это относится к деятельности дереворазрушающих грибов – биотрофов, вызывающих гнили и отмирание деревьев и интенсифицирующих их отпад из состава древостоев, и в еще большей степени – к грибам ксилотрофного комплекса, разлагающих древесину валежа до состояния гумуса. Дереворазрушающие грибы являются основным звеном в цепи круговорота биомассы лесного сообщества, принимающим активное и многоплановое участие в формировании структуры и устойчивости лесов.

разрушающие грибы как основной деструктор древесины древесного опада принимают заметное участие в общем стоке продуктов ксилолиза мортмассы древесного консорта фитоценозов (CO_2 , H_2O и Q) в лесных экосистемах. Древесный опад является природным поставщиком органического вещества в верхние слои почвы, корнеобитаемый их пласт, питающий растения органикой, минеральными элементами, азотом и т. д. В лесах естественного происхождения древесный опад служит трофотопической основой появления и роста значительного количества естественного возобновления коренных пород, особенно в лесах еловых формаций, способствуя сохранению сложной вертикальной многоярусной разновозрастной структуры древостоев и мозаичности их горизонтальных структур и тем самым формируя важнейшее качество лесных сообществ – их устойчивость. Все перечисленные позиции связаны с формированием устойчивости лесных биогеоценозов. Таким образом, древесный опад является неотъемлемым многофакторным, многофункциональным консортом в общей цепи круговорота вещества и энергии, непосредственно участвующим в генезисе лесного сообщества и формировании его устойчивости.

Цели исследований: 1) описать возрастную структуру коренных девственных ельников различных динамических показателей северной и южной тайги Европейской России; 2) провести анализ структуры древесного опада коренных ельников (ветровал и бурелом) по числовым и объемным значениям и временным периодам разложения; 3) определить объемы депонированных и выделяемых при разложении древесного опада продуктов ксилолиза древесины валежа еловых биогеоценозов, характеризующихся как устойчивые лесные сообщества; 4) определить основные виды дереворазрушающих грибов комплексов био- и ксилотрофов, осуществляющих разложение древесного опада.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследовали девственные ельники северной тайги Кандалакшского лесхоза Мурманской обл. ($66^{\circ}94'27.93''$ с. ш., $31^{\circ}60'74.94''$ в. д.), Северодвинского лесхоза Архангельской обл. ($64^{\circ}04'17.68''$ с. ш., $40^{\circ}60'06.64''$ в. д.) и заповедника «Югид-Ва» Республики Коми, Приуралье ($63^{\circ}88'00.39''$ с. ш., $57^{\circ}67'61.43''$ в. д.). В состав анализируемых ельников южной тайги вошли абсолютно разновозрастные еловые древостои

заповедника «Кологривский лес» в Костромской обл. ($58^{\circ}79'64.17''$ с. ш., $44^{\circ}01'78.56''$ в. д.) и Центрально-лесного биосферного заповедника в Тверской обл. ($56^{\circ}46'53.05''$ с. ш., $32^{\circ}97'97.32''$ в. д.). Выбор объектов рассчитан на получение контрастных сведений при сравнении данных структуры древостоев и древесного опада в северных и южных регионах таежной зоны Европейской России с некоторыми данными северных ельников по долготному градиенту. Состав методических положений проводимых исследований связан с необходимостью получения наиболее полных сведений о различных аспектах структуры древостоев – возрастных, динамических, видового разнообразия и структуры грибного дереворазрушающего консорта био- и ксилотрофов, текущего древесного опада и валежа, объемов продуктов ксилолиза разлагаемой древесины.

На постоянных пробных площадях (ПП) проводили цикл исследований, включающий следующие виды работ: лесоводственное описание биогеоценозов, разбивка ПП на квадраты 10×10 м, картирование деревьев, подеревное бурение стволов возрастным буром Пресслера (начиная с диаметра 6 см у шейки корня) для определения возраста деревьев и обнаружения гнилей разных типов и развития. Проводили учет благонадежного естественного возобновления всех лесообразующих пород, определение состояния деревьев (Правила..., 2013), включая деревья текущего древесного опада. В группу текущего древесного опада входили деревья категорий усыхающие, свежий и старый сухостой, находившиеся в составе древостоя. Величина ПП колебалась от 0.3 до 0.8 га. На плане ПП проводили картирование размещения живых деревьев и валежа с разделением его на бурелом и ветровал, определением его габаритов (диаметра, длины ствола) и отнесением каждого ствола к определенной стадии разложения по разработанной ранее методике (Стороженко, 1990, 2007). Расчет фитомассы живых деревьев, стволов валежа осуществляли переводом объемов древесины в фитомассу по конверсионным коэффициентам (Замолотчиков и др., 2003). Так как анализировали разновозрастные девственные ельники, у которых средний возраст приближался к 200 годам, то по таблицам конверсии запасов в фитомассу группу возраста для всех древостоев определяли как спелые и перестойные, для северной тайги применяли первую широтную полосу, а для южной тайги – вторую. Расчет массы продуктов ксилолиза древесины

при ее разложении дереворазрушающими грибами производили по уравнениям микогенного ксилолиза (Соловьев, 1992). На площади участка и в окрестных массивах еловых лесов проводили сборы плодовых тел дереворазрушающих грибов био- и ксилотрофного комплексов, их таксономическую принадлежность определяли и авторы, и сотрудник БИН В. М. Коткова. В камеральных условиях по результатам учета возраста деревьев и анализа структуры возрастного ряда определяли их динамические характеристики (Дыренков, 1984). Полученные сведения позволили в полной мере ответить на все интересующие нас вопросы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Вся установочная парадигма проводимого эксперимента основывалась на подборе действительно коренных девственных еловых лесов, не затронутых никакими антропогенными воздействиями, которые стали редкостью даже в северных регионах. Поэтому приходилось выделять подходящие участки ельников только экспедиционными методами. Ельники южной тайги изучали в условиях стационаров заповедников и национальных парков. Ниже приводятся краткие описания древостоев на заложенных ПП с распределением деревьев по воз-

растным поколениями и определением величины поражения деревьев грибами биотрофного комплекса, относящимися к различным поколениям (табл. 1).

Структура возрастных рядов древостоев климаксовых фаз динамики трактуется разными авторами по-разному. И. И. Гусев (1964) полагает, что возрастной ряд климаксовых ельников имеет один эксцесс с нисходящими значениями объемов деревьев как к молодым, так и к старовозрастным поколениям (как ПП 1). Наши многолетние исследования структур ельников различных динамических характеристик в таежных регионах Европейской России убеждают нас в том, что значения объемных показателей деревьев в поколениях возрастных рядов климаксовых ельников выравниваются, начиная с предпоследнего возрастного поколения (возраст подростка). В подтверждение нашей правоты можно сослаться на данные Н. И. Казиминова (1971), который количество деревьев в возрастных рядах в системе координат климаксовых ельников образно трактует как «пила» с постепенным убыванием числа деревьев от последних поколений к первым.

В объемных единицах такая «пила» превращается в параллельную оси абсцисс волнистую линию с близкими значениями объемов деревьев в поколениях.

Таблица 1. Возрастная структура девственных ельников северной и южной тайги разных фаз динамики и их пораженность гнилевыми фаунами в выбранных для анализа древостоях

№ ПП	Лесоводственное описание: состав, тип леса, полнота, бонитет, запас, м ³ × га ⁻¹ *	Фаза динамики	Объем деревьев в возрастных поколениях, м ³ /га (числитель) и их пораженность, % (знаменатель)								Средняя пораженность древостоя, %	
			До 40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320		321–400
<i>Ельники северной тайги</i>												
1	10Е+С, Б; мш-чер-баг; 0.5; IV; 170	Дм-Кл	Подрост	8.4 ед	20.4 11	42.5 22	52.8 18	25.5 19	17.0 38	3.4 54	–	18
2	10Е+Б, С; чер-бр; 0.6; IV; 169	Дг		1.7 ед	15.2 13	5.2 15	21.9 39	11.8 42	37.2 70	15.2 50	60.8 68	42
3	8Е2Б+Кд, Пх; чер-зм; 0.6; IV; 190	Дг-Кл		3.8 ед	9.4 12	55.1 23	51.3 21	70.3 49	–	–	–	22
<i>Ельники южной тайги</i>												
4	8Е1Ос1Б; кис-нем; 0.8; I; 328	Дм-Кл	ед	6.6 15	107.2 22	85.3 19	62.3 19	68.9 50	–	–	–	19
5	10Е+Б, Пх; чер-кис; 0.8; I; 365	Кл-Дг	ед	10.9 15	29.2 36	65.7 23	43.8 33	156.9 42	54.7 44	3.6 50	–	32
6	8Е1Б1Лп + Пх, Лп, Б; кис-щит; 0.8; I; 368	Кл-Дг	ед	3.7 19	11.0 38	73.6 33	121.4 20	29.4 22	128.8 51	–	–	24

Примечание. 1 – Мурманская обл.; 2 – Архангельская обл.; 3 – Коми; 4 – Тверская обл.; 5, 6 – Костромская обл. Типы леса: чер-бр – чернично-брусничный; чер-зм – чернично-зеленомошный; мш-чер-баг – мшисто-чернично-багульниковый; кис-нем – кислично-неморальный. Фаза динамики: Дг – дигрессия; Дм – демутация; Кл – климакс; * – данные лесоустройства.

Динамические показатели представленных в табл. 1 ельников разнообразны. Древостои ПП 2, 3 и 6 с большими объемами стволов в первых поколениях имеют явные признаки дигрессивной структуры. И через относительно короткое время после вывала деревьев предельного возраста эти биогеоценозы приобретут структуры, близкие к климаксовым сообществам. Биогеоценоз ПП 4 относится к сообществам демутиационно-дигрессивным или даже близким к климаксовым фазам динамики, так как и в молодых, и в старовозрастных поколениях имеет значительные объемы деревьев, но после вывала старовозрастной части приблизится к состоянию климакса. Наиболее близок к фазе климакса, по трактовке И. И. Гусева (1964), древостой ПП 1, который мы тоже трактуем как сообщество, близкое к фазе климакса, но стремящееся к дигрессии. Биогеоценоз ПП 5 приближается к фазе климакса, но с позиции, близкой к дигрессии.

По результатам сплошного бурения деревьев на ПП и анализа полученных кернов вычислены значения величин пораженности деревьев, относящихся к определенным возрастным поколениям (см. табл. 1, знаменатель).

Можно видеть, что с увеличением возраста деревьев увеличивается общая пораженность деревьев в возрастных поколениях дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса, и к предельному для ели возрасту в изучаемых регионах она достигает значительных величин – от 50 до 70 % и более. Общая пораженность некоторых древостоев также может достигать 45 %, что связано с большим количеством деревьев первых поколений (предельного возраста) в возрастном ряду, в наибольшей степени поражаемых гнилевыми фаунами. Эти величины поражения древостоев следует рассматривать как показатели сукцессионной динамики лесных сообществ, а не болезни древостоев. Понятно, что гнили, располагаясь в корневой, комлевой и стволовой частях деревьев, ослабляют сцепление подгнивших корней с почвой, снижают механические свойства древесины пораженных деревьев на высоте расположения гнилей, способствуют их ослаблению, появлению буреломных и ветровальных деревьев. По учетам гнилей в стволах валежа первых трех лет после его образования до 80 % стволов имеют развитые гнили 3–4-й стадии разложения, которые, безусловно, явились причиной появления валежа.

На ели как в северных, так и в южных регионах тайги состав видов дереворазрушающих грибов биотрофного комплекса почти одинаков,

некоторые различия можно обнаружить только по встречаемости отдельных видов. К наиболее распространенным видам биотрофных грибов на ели можно отнести еловую губку *Porodaedalea chrysoloma* (Fr.) Fiasson et Niemelä, гетеробазидион мелкопоровый *Heterobasidion parviporum* Niemelä et Korhonen, еловый комлевой трутовик *Onnia triqueter* (Lebz.) Imazeki, климакоцистис северный *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouzar, трутовик Швейница *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat., виды рода опенок *Armillaria*. Наиболее распространенный в южной тайге биотроф, вызывающий очаговое поражение в искусственных древостоях ели, – корневая губка *Heterobasidion parviporum* Niemelä et Korhonen – в северной тайге встречается значительно реже других биотрофных грибов. Наиболее часто встречается еловая губка, которая в южной тайге поражает преимущественно стволовую часть деревьев, но в северной тайге может опускаться до уровня корней.

Рассмотрев фазовые показатели древостоев изучаемых ельников как структур, накапливающих и депонирующих биомассу, обратимся к древесному отпаду, его количественным и качественным характеристикам, поскольку он является базой для дереворазрушающих грибов ксилотрофного комплекса, осуществляющих его разложение с выделением продуктов ксилолиза. Анализируемый нами древесный отпад составляют стволы валежа, располагающиеся на ПП. Добавим, что древесный отпад входит значительной частью в состав мортмассы мортценоза.

Весь валеж разделялся на бурелом и ветровал: бурелом – стволы деревьев, обломанные на разной высоте, ветровал – стволы деревьев, поваленные вместе с корневой системой.

В табл. 2 приведены показатели количества стволов валежа этих двух категорий в древостоях северной и южной тайги.

Из данных таблицы видно, что количество стволов из категории бурелома превышает такое из категории ветровала в ельниках северной тайги в 3.9 раза (390 %), в ельниках южной тайги – в 2.8 раза (282 %), т. е. суммарные значения стволов валежа и бурелома в северных ельниках в 1.8 раза (56 %) больше, чем в южных. Повторим, что причиной большего количества в древостоях стволов бурелома по сравнению с ветровалом являются дереворазрушающие грибы, вызывающие комлевые и стволовые гнили, способствующие их облому.

Качественные характеристики стволов древесного опада рассматриваются как степень

Таблица 2. Количество стволов ветровала и бурелома в изучаемых древостоях в переводе на 1 га площади лесных сообществ

Категория древесного отпада	Номер ПП и количество стволов валежа, шт.							
	1	2	3	Всего	4	5	6	Всего
	Северная тайга				Южная тайга			
Ветровал	40	6	50	96	17	18	34	69
Бурелом	56	171	148	375	93	56	46	195
Всего валежа	96	177	198	471	110	74	80	264

их разложения дереворазрушающими грибами био- и ксилотрофного комплексов. Известно, что в процессе разложения древесного опада на разных его стадиях принимают участие разные группы организмов: дереворазрушающие грибы биотрофного комплекса, переходящие вместе с пораженными деревьями из состава древостоя в древесный отпад, грибы ксилотрофного комплекса различных таксономических групп, как высших, так и низших, представители энтомофауны, бактерии. Дереворазрушающие грибы ксилотрофного комплекса в основном из группы высших базидиомицетов в этом ряду занимают лидирующие позиции, на 90 % и более разлагая древесину от начальных стадий до состояния 4-й стадии гнили, перерабатывая целлюлозу (деструктивные гнили) и лигнин (коррозионные гнили) клеток древесины, после чего уступают субстрат грибам из группы низших несовершенных и бактериям (Частухин, 1948; Рипачек, 1967; Черемисинов, 1967; Соловьев, 1992 и др.).

Видовой состав ксилотрофных дереворазрушающих грибов группы высших базидиомицетов, разлагающих древесный отпад, значительно шире, чем биотрофных видов. Перечислить их в объеме настоящей статьи невозможно, поэтому мы отсылаем заинтересованного читателя к нашим прежним работам (Стороженко, 2007) и работам других авторов (Бондарцев, 1953; Бондарцева, Пармасто, 1986; Бондарцева, 1998; Niemelä, 2005; Ежов, 2013 и др.). Приводим лишь некоторые основные виды ксилотрофов, наиболее активно разлагающих валеж еловых стволов в период до конца 3-й стадии разложения. Формирование плодовых тел ксилотрофных видов базидиомицетов можно обнаружить в массе на стволах 1-й и особенно 2-й стадий разложения, значительно реже – на стволах 3-й стадии и в редких случаях – на стволах валежа 4-й стадии разложения: антродии – рядовая *Antrodia serialis* (Fr.) Donk., толстая *A. crassa* (P. Karst.) Ryvardeen; трутовики – окаймленный *Fomitopsis pinicola* (Swartz) P. Karst., Каяндера *F. kajanderi* (P. Karst.)

Kotl. et Pouzar, розовый *F. rosea* (Alb. et Schwein.) Karst.; феллинусы – ржаво-бурый *Phellinus ferrugineofuscus* (P. Karst.) Fiasson et Niemelä, черноограниченный *Ph. nigrolimitatus* (Romell) Bourdot et Galzin; пикнопореллус блестящий *Pycnoporellus fulgens* (Fr.) Donk; иноотус Вейра *Inonotus weirii* (Murril) Kotl. et Pouzar; глеофиллумы – пихтовый *Gloeophyllum abietinum* (Bull.) P. Karst., пахучий *Gl. odoratum* (Wulfen) Imazeki, заборный *Gl. sepiarium* (Wulfen) P. Karst.; олигопорус серо-белый *Oligoporus tephroleucus* (Fr.) Gilb. et Ryvardeen; скелетокутис бесформенный *Skeletocutis amorphia* (Fr.) Kotl. et Pouzar; стереум краснеющий *Stereum sanguinolentum* (Alb. et Schwein.) Fr.; трихептум еловый *Trichaptum abietinum* (Dicks.) Ryvardeen и многие другие, не менее значимые для функционирования лесного биогеоценоза.

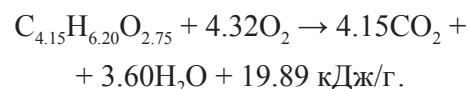
Биотрофные грибы, переходя вместе с упавшими стволами в древесный отпад (который рассматривается и как мортмасса), продолжают функционировать и образовывать плодовые тела до тех пор, пока для их питания в древесине отпада есть биомасса неразложенных клеток. Например, один из самых активных биотрофов – корневая губка – встречалась нам на валеже ели конца 3-й стадии разложения, т. е. на валеже примерно 30 лет. Кратко поясним смысл терминов мортмасса и биомасса. Биомасса – это древесина живых растений биогеоценоза, в нашем случае древесного консорта, а мортмасса – отмерший объем биомассы древесного консорта лесного биогеоценоза. Вместе с тем и в том и в другом случае речь идет об объеме клеток древесины, слагающих как биомассу, так и мортмассу до периода ее разложения. В клетках древесины стволов мортмассы этот объем клеток биомассы сохраняется до тех пор, пока они не начнут разлагаться грибами. Стоящие на корню деревья древесного отпада или, например, высохшие древесные остатки на скальных поверхностях довольно долго могут не разлагаться грибами и сохранять весь объем фитомассы, заключенной

в клетках древесины. Весь этот объем с полным основанием можно относить к биомассе в составе мортмассы, т. е. налицо некоторый перехлест в понятиях терминов фитомасса и мортмасса. По мере деструкции древесины объем клеток, содержащих полный объем депонированных в них элементов, стремительно уменьшается до полного разложения древесины в массе стволов древесного опада. Но если представить, что весь объем мортмассы зафиксирован в данный начальный период наблюдений, когда процессы разложения и выделения продуктов ксилолиза отмершей древесины еще не начались, то расчет их величин должен производиться так же, как производится расчет запасов древостоев при конверсии их в фитомассу. Эта величина будет базовой, начальной при расчетах стока продуктов ксилолиза в процессе разложения древесного опада. Таким образом, когда мы определяем объем древесного опада как мортмассу, то имеем в виду его ценологическую принадлежность в составе лесного биогеоценоза, но когда определяем этот же объем до начала его разложения грибами как биомассу, то имеем в виду его биологическую принадлежность как объекта, содержащего те же элементы древесины, что и живое дерево. По мере разложения клеток объема древесины и выделения продуктов ксилолиза фитомасса по биологической сущности переходит в мортмассу. Таким образом, при определении объемов продуктов ксилолиза конкретной массы древесного опада необходимо иметь только его начальный объем. При этом процесс перехода полного объема фитомассы в полный объем мортмассы будет занимать длительный период.

Данные объемов и фитомассы древесного опада в анализируемых ельниках позволяют рассчитать массу продуктов ксилолиза, выделяемых при разложении древесины валежа деструктивными грибами ксилотрофного комплекса. Приступая к решению этой задачи, приходится делать несколько оговорок, допущений в связи с изложенными соображениями и с особенностями изменения объемов древесного опада в процессе его разложения. Отмеченные на ПП стволы древесного опада независимо от стадий их разложения переводили в объемные единицы с учетом их размеров на время вывала из состава древостоев. При этом допускается, что все стволы валежа имели полный объем неразложившейся грибами древесины. В этом случае масса продуктов ксилолиза будет рассчитана исходя из полного объема всего древесного опада, находящегося в настоящее время в изучаемых лесных сообществах на площади 1 га.

В табл. 3 приведены расчеты количества стволов валежа, объемы стволов, их фитомасса и масса CO_2 , H_2O и Q (энергия), содержащихся в фитомассе валежа, в пересчете на 1 га площади анализируемых ельников.

Расчеты проведены по формуле микогенного ксилолиза древесины, предложенной В. А. Соловьевым (1992):



В более упрощенном варианте она имеет вид

$$100 (\text{древесина}) + 138.4(\text{O}_2) = 182.6(\text{CO}_2) + 55.8(\text{H}_2\text{O}) + 19.89 (Q).$$

Из данных табл. 3 видно, что объемы древесного опада в ельниках южной тайги ожидаемо больше, несмотря на то что количество стволов валежа в северных ельниках в некоторых биогеоценозах значительно больше, чем в ельниках южной тайги (см. табл. 2). Можно также отметить, что стволов древесного опада в относительных величинах по отношению к объемам древостоев в южных ельниках больше, чем в северных. Очевидно, что эти цифры отражают зональные особенности структуры ельников, при которых в северных ельниках полнота древостоев ниже, количество деревьев на 1 га площади меньше и значительно меньше их объемы.

Формирование структуры древесного опада в древостоях ПП подчинено только внутренним эндогенным биотическим факторам. Принимая во внимание это условие и данные табл. 3, можно отметить, что влияние таких факторов весьма значительно.

Количество стволов валежа на 1 га в северных ельниках в 1.8 раза больше (178.4 %), чем в южных. В то же время объемы валежной древесины в южных ельниках в 2.7 раза больше (272.9 %), чем в северных. Естественно, что при разложении стволов валежа в этих двух подзонах продукты ксилолиза будут выделяться в таких же пропорциях – в северных ельниках их будет меньше по сравнению с южными.

В процессе разложения валежа выделение продуктов ксилолиза происходит постепенно в течение многих лет, что фиксируют стадии его разложения. В табл. 3 представлены расчеты величин единовременного учета продуктов разложения валежа на ПП за весь 60-летний периода разложения.

Сток продуктов ксилолиза во временном процессе за те же 60 лет будет распределяться

Таблица 3. Количество, объемы, фитомасса стволов валежа и масса CO₂, H₂O и Q (энергия), выделенных при разложении фитомассы древесного отпада по стадиям разложения, в пересчете на 1 га площади анализируемых ельников

Измеряемая величина	С. Р.	Северная тайга				Южная тайга			
		1*	2	3	Сумма	4	5	6	Сумма
Количество стволов валежа, шт./га	1	4	22	17	43	2	2	4	8
	2	26	44	29	99	10	15	24	49
	3	29	44	112	185	54	13	24	91
	4	14	17	21	52	27	12	16	55
	5	23	59	20	92	17	32	12	61
Сумма		96	177	198	471	110	74	80	264
Объем стволов валежа, м ³ /га	1	0.3	1.7	1.0	3.1	4.4	4.2	2.2	10.8
	2	12.3	7.1	11.2	30.5	3.7	22.5	25.9	52.2
	3	13.5	9.3	14.5	37.3	44.8	19.6	15.9	80.4
	4	7.5	4.4	2.7	14.6	24.7	24.8	24.8	74.3
	5	12.1	9.0	5.6	26.7	19.1	55.5	13.7	88.4
Сумма		45.7	31.5	35.1	112.3	96.8	126.7	82.6	306.2
Фитомасса стволов валежа, т/га	1	0.2	1.3	0.8	2.3	3.2	3.0	1.6	7.9
	2	9.2	5.3	8.4	22.9	2.7	16.4	18.8	38.0
	3	10.1	6.9	10.9	28.0	32.6	14.3	11.6	58.5
	4	5.6	3.3	2.0	11.0	18.0	18.1	18.0	54.1
	5	9.0	6.7	4.2	20.0	13.9	40.4	10.0	64.3
Сумма		34.3	23.6	26.3	84.3	70.5	92.2	60.2	222.9
CO ₂ , т/га	1	0.2	0.9	0.6	1.8	2.4	2.1	1.2	5.7
	2	7.0	4.0	6.4	17.4	2.0	12.5	14.4	28.9
	3	7.7	5.3	8.3	21.3	25.0	10.9	8.9	44.8
	4	4.3	2.5	1.5	8.3	13.7	13.8	13.8	41.3
	5	6.9	5.1	3.2	15.2	10.6	30.9	7.7	49.2
Сумма		26.2	17.9	20.0	64.0	54.0	70.2	46.0	170.0
H ₂ O, т/га	1	0.1	0.3	0.18	0.5	0.7	0.7	0.3	1.7
	2	2.1	1.2	1.9	5.2	0.6	3.8	4.4	8.8
	3	2.3	1.6	2.5	6.3	7.6	3.3	2.7	13.6
	4	1.3	0.7	0.4	2.4	4.2	4.2	4.2	12.6
	5	2.1	1.5	0.9	4.5	3.2	9.4	2.3	14.9
Сумма		8.0	5.3	5.9	19.2	16.3	21.4	13.9	51.6
Q, кДж × 10 ⁵	1	0.02	0.1	0.1	0.2	0.27	0.2	0.1	0.57
	2	0.7	0.4	0.6	1.7	0.2	1.3	1.5	3.0
	3	0.8	0.5	0.9	2.2	2.7	1.1	0.9	4.7
	4	0.4	0.2	0.1	0.7	1.5	1.5	1.5	4.5
	5	0.7	0.5	0.3	1.5	1.1	3.3	0.8	5.2
Сумма		2.7	1.7	1.9	6.4	5.7	7.4	4.8	17.9

Примечание. С. Р. – стадия разложения; * – номер ПП.

совсем по-другому и в данной статье не приводится.

Объемы древесного отпада в суммарном выражении количества стволов валежа по стадиям разложения в относительных величинах к запасам древостоя имеют следующие показатели, %: 1 – 22.2; 2 – 12.4; 3 – 14.8; 4 – 25.0; 5 – 34.5; 6 – 20.8.

Объемы валежа и, следовательно, масса продуктов ксилолиза его древесины в каждом отдельно взятом участке девственного леса по лесорастительным зонам будут различаться.

Показанные в табл. 3 значения могут служить предварительными ориентирами для ельников севера европейской тайги по нескольким позициям: для исчисления объемов деревьев в

Таблица 4. Датировка стадий разложения валежа ели для подзоны южной тайги

Показатель	Временные периоды стадий разложения					
	1	2	3	4	5	(6)
Период, лет	1–3	4–20 (25)	21–30 (35)	31–40	41–50	До 60
Стадия ксилолиза	Начальная	Максимальная	Затухающая	Субконечная	Конечная	Гумус
Доля потери массы, %	10	35	55	70(75)	80(90)	100

возрастных поколениях ельников различных динамических показателей, не затронутых антропогенными воздействиями; для сравнительных оценок величин пораженности деревьев в поколениях, общих для древостоев и для объемов валежа и выделяемых при его ксилолизе CO_2 , H_2O и Q (энергия) в конкретных условиях и с учетом конкретных структур и динамических показателей биогеоценозов.

Процесс разложения древесного опада в природных условиях изучен довольно подробно. В России первые исследования в этом направлении относятся к началу 30-х гг. XX в. (Еленев, 1923). Активизация изучения процессов разложения древесного опада и в этой связи выделение продуктов его ксилолиза грибными агентами отмечается в последние 20–30 лет (Стороженко, 1990, 2007; Стороженко и др., 1992; Соловьев, 1992; Krankina, Harmon, 1995; Шорохова, Шорохов, 1999; Yatskov et al., 2003; Шорохова, Гирфанов, 2004 и др.). Важным направлением в этих исследованиях является датировка этапов разложения древесного опада в природных условиях. Впервые такая работа проведена нами в конце 80-х гг., в результате которой разработана шкала датировки процесса разложения стволов валежа ели для южной тайги по морфопризнакам состояния, датированным по времени образования стволов валежа. В перечень этих признаков входили: сохранность коры на стволе, присутствие и обилие мхов, наличие и обилие покровной растительности, сохранность ветвей различных порядков, присутствие елового подроста и подроста других пород, состояние верхушечной части ствола, сохранность формы ствола (Стороженко, 1990, 2007; Стороженко, Шорохова, 2012). В данной статье мы не приводим ее целиком, обозначим лишь основные этапы этого процесса по периодам разложения валежа ели (табл. 4).

Позднее она верифицирована данными по потере массы образцами разлагаемой древесины стволов валежа ели (Шорохова, Шорохов, 1999; Шорохова, Гирфанов, 2004). Понятно, что сам период разложения непрерывен во времени,

деление его на временные периоды условно, но такая форма принята для использования ксилобиологами.

Наиболее активная колонизационная и ксилитическая деятельность дереворазрушающих грибов приходится на 2-ю и 3-ю стадии. Этот период характеризуется массовым появлением плодовых тел трутовых грибов и их наиболее активным плодоношением. В период 4-й стадии высшие базидиомицеты «доедают» сохранившиеся более плотные засмоленные участки древесины и вросшие основания сучьев, в дальнейшем уступая место низшим грибам и бактериям. Плодовые тела базидиомицетов на валеже 4-й стадии разложения, как правило, отсутствуют или встречаются крайне редко. В период 5-й стадии процесс ксилолиза завершается, мортмасса переводится в гумус верхнего слоя почвы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Древесный опад является многофункциональным консортом в общей цепи круговорота вещества и энергии лесного сообщества, принимающим активное и многоплановое участие в формировании вертикальной, горизонтальной и функциональной структуры леса и его устойчивости.

2. Возрастная структура девственных ельников имеет различные динамические характеристики, но всегда абсолютно разновозрастное строение.

3. Пораженность деревьев грибами дереворазрушающего комплекса в возрастных поколениях коренных северных ельников увеличивается от последних поколений к первым и может достигать 50–70 % по числу деревьев в поколениях, а пораженность древостоев – до 45 % в фазах дигрессии и близких к ним.

4. Гнилевые фауны стволов и корней деревьев в 80 % случаев являются причинами образования ветровалов и буреломов, составляя древесный опад лесного сообщества.

5. В изучаемых ельниках количество стволов бурелома от 2.6 до 3.8 раза больше, чем стволов

ветровала, что связано с большим распространением в древостоях гнилевых фаутов комлевых и стволовых частей живых деревьев, нежели гнилей корней.

6. Определены основные виды дереворазрушающих грибов комплексов био- и ксилотрофов, вызывающих гнили живых деревьев и осуществляющих разложение стволов древесного отпада.

7. Объемы валежа по стадиям разложения в относительных величинах к запасам древостоев на ПП могут иметь значительные величины, %: 1 – 22.2; 2 – 12.4; 3 – 14.8; 4 – 25.0; 5 – 34.5; 6 – 20.8.

8. Рассчитаны количество, объемы, фитомасса стволов валежа и масса CO_2 , H_2O и Q (энергия), выделяемых при разложении валежа ели по стадиям разложения, в пересчете на 1 га площади анализируемых ельников Севера.

9. Показанные в табл. 4 значения измеряемых величин могут служить предварительными ориентирами для исчисления объемов деревьев в возрастных поколениях ельников различных динамических показателей, для сравнительных оценок величин пораженности деревьев в поколениях и общих для древостоев и для объемов валежа и выделяемых при его ксилотрофизации CO_2 , H_2O и Q (энергия) в конкретных условиях и с учетом конкретных структур и динамических показателей биогеоценозов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бондарцев А. С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1103 с.
- Бондарцева М. А., Пармасто Э. Х. Определитель грибов СССР. Порядок афиллофоровые. Вып. 1. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. 192 с.
- Бондарцева М. А. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. Вып. 2. СПб.: Наука, 1998. 391 с.
- Гусев И. И. Строение и особенности таксации ельников Севера. М.: Лесн. пром-сть, 1964. 76 с.
- Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. 176 с.
- Ежов О. Н. Афиллофоровые грибы Архангельской области. Екатеринбург: УрО РАН, 2013. 276 с.
- Еленев П. Ф. Попытка дифференциации различных растительных остатков в связи с их микофлорой // Тр. секц. микол. и фитопатол. Рус. ботан. об-ва. 1923. Т. 1. С. 81–100.
- Замолодчиков Д. Г., Уткин А. И., Честных О. В. Коэффициенты конверсии запасов насаждений в фитомассу для основных лесообразующих пород России // Лесн. таксация и лесоустройство. 2003. № 1 (32). С. 119–127.
- Казимиров Н. И. Ельники Карелии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. 139 с.
- Правила санитарной безопасности в лесах (утв. приказом Мин-ва природ. рес. и экол. РФ от 24 декабря 2013 г. № 613). Зарег. в Минюсте РФ 21 мая 2014 г. М.: Мин-во природ. рес. и экол. РФ, 2013. 23 с.
- Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесн. пром-сть, 1967. 275 с.
- Соловьев В. А. Микогенный ксилотрофиз, его экологическое и технологическое значение // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам / Отв. ред. С. Э. Вомперский. М.: Наука, 1992. С. 140–171.
- Стороженко В. Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.
- Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьев В. А., Крутов В. И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с.
- Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. М.: Гриф и К., 2007. 190 с.
- Стороженко В. Г., Шорохова Е. В. Биогеоэкологические и ксилотрофические параметры устойчивых таежных ельников // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 3. Москва; Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2012. С. 22–40.
- Стороженко В. Г. Объемы, структура и динамика разложения древесного отпада в коренных ельниках таежной зоны европейской части России // Тр. Карел. науч. центра РАН. Сер. Экол. исслед. 2018. № 5. С. 15–25.
- Частухин В. Я. Распад растительных остатков в еловых лесах // Биология почв. Вып. 1. М.: Наука, 1948. С. 13–91.
- Черемисинов Н. А. Синузии микромицетов некоторых дубрав Теллермановского леса // Микол. фитопатол. 1967. Т. 1. Вып. 6. С. 479–487.
- Шорохова Е. В., Гирфанов М. И. Ксилотрофиз крупных древесных остатков в коренных среднетаежных ельниках // Грибные сообщества лесных экосистем: мат-лы коорд. исслед. Т. 2. Москва; Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2004. С. 255–272.
- Шорохова Е. В., Шорохов А. А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Тр. СПбНИИЛХ. 1999. Вып. 1. С. 17–23.
- Krankina O. N., Harmon M. E. Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests // Water, Air and Soil Pollut. 1995. V. 82. Iss. 1–2. P. 227–238.
- Niemelä T. Käävät, puiden sienet. Helsinki: Kasvimuseo, luonnontieteellinen keskusmuseo, 2005. 319 s. (на финском языке).
- Yatskov M., Harmon M. E., Krankina O. N. A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia // Can. J. For. Res. 2003. V. 33. N. 7. P. 1211–1226.

STRUCTURE OF WOODY DEBRIS OF VIRGIN SPRUCE FORESTS OF THE NORTHERN AND SOUTHERN TAIGA IN THE EUROPEAN PART OF RUSSIA

V. G. Storozhenko, V. A. Zasadnaya

Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences

Sovetskaya str., 21, Uspenskoye village, Odintsovo district, Moscow Oblast, 143030 Russian Federation

E-mail: lesoved@mail.ru, zasadnayalesoved@mail.ru

Woody decay is a multifunctional consort in the overall cycle of the substance and energy cycle of the forest community, taking an active and multifaceted part in the formation of structures and sustainability of forests. The age structures of forest stands, tree fallout, types of wood-destroying fungi and their infestation of forest stands were studied in indigenous virgin spruce forests of the subzones of the northern and southern taiga of the European Russia. The structures of virgin spruce forests have different dynamic characteristics, but they are always of absolutely uneven age. The affection of trees by fungi of the wood-destroying complex in the age generations of indigenous northern spruce forests increases from the last generations to the first and can reach 50–70 % of the number of trees in the generations. Rotten foots of tree trunks and roots in 80 % of cases are the causes of windfalls and windbreaks that shape the structure of the deadwood which is part of the total mass of the forest tree. In the studied spruce forests, the number of windbreak trunks is 2.6 to 3.8 times higher than windfall trunks. This is associated with a greater spread in the stands of rotten butt and stem parts of living trees than the number of rotten roots. The main types of wood-destroying fungi of the complexes of biotrophs and xylophages, which cause the decay of living trees and decompose the trunks of dead trees are determined. Wood decay amount runs to impressive figures from 12.5 to 35.0 %. The number, volume, phytomass of deadwood stems and the mass of CO₂, H₂O and Q (energy) released during the decomposition of dead trees at the stages of decomposition in terms of 1 ha area of the analyzed spruce forests are calculated.

Keywords: *indigenous taiga spruce forests, tree structure, fallen trees, wood-destroying fungi, wood xylolysis.*

How to cite: *Storozhenko V. G., Zasadnaya V. A. Structure of woody debris of virgin spruce forests of the northern and southern taiga in the European part of Russia // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2019. N. 2: 64–73 (in Russian with English abstract).*

DOI: 10.15372/SJFS20190206

© Storozhenko V. G., Zasadnaya V. A., 2019