

УДК 630\*181.9

## **ОБЪЕМЫ, СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РАЗЛОЖЕНИЯ ДРЕВЕСНОГО ОТПАДА В КОРЕННЫХ ЕЛЬНИКАХ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

**В. Г. Стороженко**

*Институт лесоведения РАН, с. Успенское, Московская область, Россия*

Обсуждены проблемы изучения балансовых показателей накопления и разложения биомассы в лесных сообществах. Наиболее сбалансированными по биомассе компонентов фитоценоза признаются леса климаксовых фаз динамики. Определены содержания понятий «текущий древесный отпад» и «валеж». Приводятся средние значения состояния деревьев и древостоев для еловых лесов таежной зоны, запасы, объемы и фитомасса древостоев и древесного отпада коренных еловых девственных лесов. Констатируется, что в девственных лесах, не затронутых антропогенным воздействием, объемы текущего древесного отпада и валежа значительно различаются даже в близких по динамике развития биогеоценозах. Эти различия являются следствием влияния не эндогенных, а, скорее всего, экзогенных факторов. Показатели соотношений объемов валежа и древостоев, а также объемов фитомассы древесного отпада и фитомассы древостоев различаются незначительно и составляют в среднем  $34 \pm 9\%$ . Можно предположить, что именно такие значения древесного отпада, и в том числе валежа, по отношению к запасу древостоя могут служить ориентировочной величиной этих консортов в общем балансе биомассы биогеоценозов девственных лесов. Приводится пример структур валежа, распределенного по стадиям разложения на четырех пробных площадях, относящихся к лесам разных подзон тайги. Рассчитаны величины депонированных древостоем фитоценоза и выделяемых при разложении древесного отпада C, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O и Q (энергии) в изучаемых биогеоценозах.

**Ключевые слова:** баланс биомассы; древесный отпад; разложение фитомассы; продукты ксиллиза.

### **V. G. Storozhenko. VOLUME, STRUCTURE AND DECOMPOSITION DYNAMICS OF WOODY DEBRIS IN PRIMARY SPRUCE FORESTS OF THE TAIGA ZONE OF EUROPEAN RUSSIA**

The author elaborates on the subject of the biomass accumulation and decomposition balance in forest communities. Forests at the climax phases are considered to be the most balanced in terms of the biomass of their components. The notions of "current woody debris" and "fallen deadwood" are defined, and the average indices of tree and stand condition in boreal spruce forests, as well as data on the stock, volumes and phytomass of the tree stands and woody debris in pristine spruce forests are specified. The article states that in pristine forests not affected by human impact the volumes of current woody debris and fallen deadwood vary significantly even among biogeocoenoses with similar development dynamics. These differences are caused not by endogenous but most likely by exogenous factors. There is minor variation in the ratios of fallen deadwood volume to the

tree stand volume, and woody debris phytomass volume to tree stand phytomass volume, which are  $33.5 \pm 8.9$  % on average. Presumably, those particular values for woody debris as related to the growing stock could serve as a tentative estimator of the contribution of these consorts to the overall biomass balance of pristine forest biogeocenoses. The author gives an example of grouping fallen deadwood into decomposition stages carried out in four sample plots representing forests of different taiga subzones. The amounts of C, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O and Q (energy) deposited by the tree stand and released in the process of debris decomposition in the biogeocenoses under study were estimated.

**Key words:** biomass balance; woody debris; phytomass decomposition; products of xylolysis.

---

## Введение

Одной из основных парадигм современно-го устойчивого функционирования биосферы является сохранение коренных лесных сообществ, максимально отвечающих структурным и функциональным задачам эволюционного развития лесов. С нарастанием антропогенного воздействия на лесные экосистемы исследования в этом направлении все более актуализируются. На наш взгляд, наиболее перспективными в этой области можно признать исследования, направленные на изучение параметров коренных лесов, определение количественных показателей структур фитоценозов, и в частности древесной их части, как накопителей биомассы, показателей деструктивного процесса, включающего факторы ослабления, отмирания деревьев фитоценоза и разложения отмершей массы стволовой части (валежа). При этом коренные разновозрастные леса должны рассматриваться как базовые, эталонные для определения перечисленных показателей. Это неперенное условие определяется классическим, принятым в лесоведении и лесоводстве положением, по которому такие леса в наибольшей степени обладают качеством устойчивости [Морозов, 1970; Казимиров, 1971; Сукачев, 1972; Дыренок, 1984 и др.]. Высшим проявлением этого качества обладают леса климаксовых фаз динамики [Clements, 1936; Selleck, 1960]. Мы разделяем и развиваем эти положения [Стороженко и др., 1992; Стороженко, 2002, 2007 и др.]. В нашем понимании устойчивое лесное сообщество – это сообщество, в котором потоки вещества и энергии сбалансированы в консортивных цепях, объединяющих все его ценотические структуры, как автотрофов, так и гетеротрофов. Именно баланс консортов и консортивных цепей определяет устойчивое состояние лесной системы. Понятно, что в природных условиях идеального баланса лесное сообщество не достигает или достигает его на очень незначительный период времени в силу

постоянного воздействия различных дестабилизирующих, по большей части эндогенных, абиотических факторов. Однако в определенные периоды сукцессий разные ценотические структуры или консорты, составляющие эти ценозы, могут отвечать параметрам, близким к параметрам климаксовых, сбалансированных систем. Имея определенный набор коренных лесных сообществ на разных этапах сукцессионного развития, но близких в конечных стадиях по структурным параметрам к климаксовым лесам, можно рассчитывать с определенной долей достоверности балансовые величины основных консортов устойчивых лесных сообществ. К основным консортам лесного биогеоценоза мы относим древесный полог, накапливающий большие объемы общей его биомассы, и деструктивную его составляющую, включающую текущий древесный отпад и валеж. Здесь нелишне упомянуть, что и другие консорты могут иметь значительную долю в общем объеме биомассы лесного биогеоценоза. При этом надо исходить из того, что в непрерывном процессе накопления и деструкции биомассы в выработанных лесах показатели биомассы древесного полога и деструктивного комплекса лесного биогеоценоза должны составлять всегда определенную часть, соизмеримую друг с другом в каждом конкретном условиях произрастания биогеоценозов. Если объемные показатели древостоев традиционно довольно хорошо изучены и определяемы по таблицам, то показатели процессов деструкции – величны, характеризующие ослабление древостоев, древесный отпад, динамику его разложения, изучены далеко не полно.

Во избежание довольно часто возникающих недопониманий в трактовках ряда терминов есть необходимость внести некоторую ясность в смысловое содержание понятий, определяющих процессы накопления и разложения древесного консорта в цепи круговорота вещества и энергии в лесном биогеоценозе в нашей интерпретации, согласованной с устоявшимися в лесоведении общепринятыми понятиями.

Накопительная часть цепи круговорота вещества и энергии лесного сообщества, в которой синтезируется продуцирующая живая масса лесного биогеоценоза, определяется как его «биомасса», к которой, в частности, относится древостой. Расходная часть того же круговорота, к которой относится отмершая, утратившая фотосинтезирующую активность масса древесного опада, определяется как «мортмасса». В то же время надо понимать, что древесная мортмасса, то есть текущий древесный отпад (находящиеся в древостое усыхающие и усохшие деревья) и валеж, на начальных этапах своего появления в биогеоценозе сохраняют в полном объеме целлюлозу и лигнин клеток древесины, в которых депонированы входящие в их состав компоненты ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  и Q), совершенно так же, как в живой биомассе деревьев. По мере деструкции древесины объем таких клеток стремительно уменьшается до полного их разложения в массе стволов древесного опада. Но если представить, что весь объем мортмассы, зафиксированный в данный начальный период наблюдений, тот, в котором процессы разложения и выделения компонентов еще не начались, и тот, в котором процессы разложения закончились в итоге разложения, составляют сумму всей массы продуктов ксилотолиза, то расчет их величин должен производиться по тем же конверсионным коэффициентам, что и при разложении фитомассы. Эта величина будет являться базовой, начальной при расчетах стока продуктов ксилотолиза в процессе разложения древесного опада. В то же время она может быть разъединена по грациям стадий разложения в соответствии с временными периодами процесса разложения. Таким образом, когда мы определяем древесный отпад как мортмассу, то рассматриваем его в составе лесного биогеоценоза как ценотическую структуру, но когда определяем его как биомассу, то имеем в виду его компонентный состав как объекта, содержащего те же элементы древесины, что и живое дерево до и в процессе деструкции до полного их разложения. С некоторым приближением и мортмассу древесного опада, имеющую неразложившиеся клетки древесины, можно рассматривать как биомассу.

Можно привести и другое объяснение правомерности этого допущения. Известная классическая схема строения лесного биогеоценоза В. Н. Сукачева включает в себя два блока – экотоп и биоценоз. Биоценоз, в свою очередь, составляют фитоценоз, микробиоценоз и зооценоз. Мортценоз в этой схеме не выделен в отдельную ценотическую структуру, следовательно, он, по представлениям В. Н. Сукачева,

входит в состав фитоценоза, а значит, в его биомассу. В свое время мы предлагали (и до сих пор предлагаем) выделить мортценоз в отдельную структуру биогеоценоза, так как он обладает всеми чертами ценоза, уже не является продуцентом, но не относится и к почве, то есть к экотопу. В отдельную ценотическую структуру выделяется нами и микоценоз [Стороженко, 2002, 2004, 2007].

Деструктивная часть цепи круговорота вещества и энергии лесного биогеоценоза включает в себя процессы ослабления деревьев, отмирания их определенной части, перевода в сухостой и валеж, накопления определенных объемов сухостоя и валежа, процессы разложения древесного опада и переход его в категорию верхних слоев почвы.

Задачей наших исследований явилось, во-первых, определение запасов биомассы лесных биогеоценозов, включающей стволы живого древостоя, мортмассы текущего древесного опада и валежа биогеоценозов, наиболее близких к состоянию климакса, как одной из основных составляющих общей биомассы лесного биогеоценоза. Во-вторых, на примере конкретных биогеоценозов определение величины компонентов древесной мортмассы ( $\text{C}$ ,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ) при разложении древесного опада в разные периоды его разложения. В-третьих, изучение возможности рассматривать полученные величины как типичные для функционирования устойчивых лесных сообществ.

## Материалы и методы

Базовыми в данном исследовании приняты коренные, девственные лесные сообщества еловых лесов разных динамических характеристик, расположенные в различных подзонах тайги [Курнаев, 1973]. Из 300 пробных площадей, заложенных в лесах таежной зоны, отобрано по четыре пробные площади в каждой подзоне, близкие по динамическим характеристикам к наиболее сбалансированным сообществам, но все же различающиеся по структуре фитоценозов и запасам древесного опада. Рассматриваемые в статье биогеоценозы климаксовых фаз динамики следует трактовать как наиболее приближенные к этому состоянию климакса в наибольшей степени. Для анализа на северной границе зоны смешанных лесов и подзоны южной тайги взяты ельники Центрально-Лесного биосферного заповедника, в подзоне южной тайги – девственные ельники заповедника «Кологривский лес», в подзоне средней тайги – ельники резервата «Вепсский лес» и национального парка «Водлозерский»,

в подзоне северной тайги – ельники Канда-лакшского лесхоза Мурманской, Архангельской обл. и национального парка «Югыд-Ва» Республики Коми.

На постоянных пробных площадях проведено сплошное бурение стволов деревьев у шейки корня с определением их возраста, картирование расположения деревьев и древесного опада, как текущего в составе древостоя, так и валежа с разделением последнего по стадиям разложения [Стороженко, 1990, 2007], проведена оценка состояния деревьев по принятой в лесозащите шкале [Правила..., 2013]. Описаны структурные характеристики фитоценозов – возрастная, горизонтальная, возобновительная. На основании полученных сведений определены динамические характеристики биогеоценозов: демутация – фаза нарастания запаса с преобладанием запаса в молодых поколениях; климакс – фаза стабилизации запаса при сравнительно схожих объемах деревьев в возрастных поколениях; фаза дигрессии – преобладание объемов деревьев в первых возрастных поколениях [Дыренков, 1984]. Объемы стволовой части древостоев, древесного опада и валежа определялись по сумме объемов деревьев, составляющих эти структуры, с использованием объемных таблиц по разрядам высот, подобранных по диаметрам и высотам деревьев для соответствующих регионов и пород [Третьяков и др., 1952]. Перевод объемов деревьев ели в фитомассу осуществлялся по таблицам конверсионных коэффициентов [Замолдчиков и др., 2003] с учетом применения градации конверсионного коэффициента «общая», включающая все фракции деревьев (стволы, ветви, кора, хвоя), и третьей широтной полосы (южная тайга). При переводе запасов в фитомассу авторами использовался коэффициент  $k$ , при расчетах которого в состав фитомассы включается и фитомасса нижних ярусов фитоценоза. Масса продуктов ксилолиза при разложении древесного опада высчитывалась по формуле ксилолиза, предложенной В. А. Соловьевым [1992]:  $C_{4,15}H_{6,20}O_{2,75} + 4,32O_2 \rightarrow 4,15CO_2 + 3,60H_2O + 19,89 \text{ кДж/г}$ , или в несколько упрощенном виде:  $4C_6H_9O_4 + 25O_2 \rightarrow 24CO_2 + 18H_2O + 11,53 \text{ кДж/г} \cdot 10^3$ . При этом баланс по массе при разложении абсолютно сухой массы древесины будет равен  $100 \text{ (древесины)} + 138,4(O_2) = 182,6(CO_2) + 55,8(H_2O) + Q$ .

## Результаты и обсуждение

В литературе сведений о санитарном состоянии девственных лесов, в том числе еловых, практически нет. Сведения о величинах

древесного опада, разделенного на текущий древесный опад и валеж по стадиям его разложения, крайне малочисленны и фрагментарны. В этой связи обязательным было приведение в известность этих параметров девственных коренных лесов.

Понятием «текущий древесный опад» (ТДО) в лесозащите и лесной фитопатологии определяется та часть древесного полога биогеоценоза, которая в результате отмирания определенного количества деревьев выходит из состава автотрофного комплекса биогеоценоза, то есть его продуцентов. Основным качественным признаком перехода деревьев из категории продуцентов в категорию древесного опада служит прекращение в них фотосинтезирующих и метаболических процессов. В этом качестве древесный опад в трофических цепях лесного сообщества переходит в сферу деятельности консументов и далее редуцентов, то есть становится субстратной основой гетеротрофного комплекса лесного биогеоценоза. К ТДО мы относим деревья категорий усыхающих, свежего и старого сухостоя, входящие в состав древостоя. Основанием для отнесения деревьев категории усыхающих к текущему древесному опадку служит тот факт, что деревья этой категории не могут перейти в более высокие категории и обречены, как правило, в течение 1–2 лет перейти в категорию свежего сухостоя. Характеристики отнесения деревьев к определенной категории состояния представлены в «Правилах санитарной безопасности в лесах» [2013]. В таблице 1 приведены средние значения категорий состояния деревьев в коренных древостоях таежной зоны в % от общего количества деревьев на пробных площадях.

Как видно из данных таблицы, динамика ослабления деревьев в коренных лесных сообществах имеет близкие тенденции с некоторым возрастанием количества деревьев ТДО с продвижением к северу. Детальные данные изучаемых нами показателей представлены на примере ряда пробных площадей (табл. 2).

Если рассматривать полученные величины в контексте наших задач, то приходится констатировать, что в девственных лесах, не затронутых антропогенным воздействием, объемы ТДО и валежа значительно различаются в биогеоценозах, даже близких по динамике развития. Эти различия являются следствием влияния других, скорее всего экзогенных, факторов. И это вполне объясняется тем, что каждый биогеоценоз имеет свою собственную сукцессионную динамику, отличную от общей для более крупных по площади массивов, определяющую интенсивность процессов накопления

Таблица 1. Средние значения категорий состояния деревьев в коренных ельниках таежной зоны, % от общего количества деревьев

Категории состояния деревьев	Граница* ЗСМЛ и ЮТ	Южная тайга	Средняя тайга	Северная тайга
1 – здоровые	59,4 ± 1,6	57,8 ± 2,1	51,8 ± 1,8	51,2 ± 1,8
2 – ослабленные	25,3 ± 1,8	29,6 ± 2,0	27,0 ± 1,7	25,8 ± 1,6
3 – сильно ослабленные	6,8 ± 0,6	5,8 ± 0,5	11,0 ± 1,0	10,0 ± 1,2
<b>4 – усыхающие</b>	<b>1,9 ± 0,3</b>	<b>2,0 ± 0,3</b>	<b>4,0 ± 0,5</b>	<b>2,0 ± 0,3</b>
<b>5 – свежий сухостой</b>	<b>0,4 ± 0,1</b>	<b>0,4 ± 0,1</b>	<b>1,1 ± 0,4</b>	<b>1,0 ± 0,1</b>
<b>6 – старый сухостой</b>	<b>6,2 ± 1,0</b>	<b>4,4 ± 0,9</b>	<b>5,1 ± 0,4</b>	<b>10,0 ± 1,2</b>
<b>Всего текущего отпада</b>	<b>8,5 ± 0,4</b>	<b>6,8 ± 0,4</b>	<b>10,2 ± 0,4</b>	<b>13,0 ± 0,5</b>

Примечание. \*Северная граница ЗСМЛ (зона смешанных лесов) и подзоны ЮТ (южная тайга). Жирным шрифтом отмечены категории деревьев текущего древесного отпада.

и деструкции фитомассы, состав и активность гетеротрофных консортов.

Тем не менее величины отношений объемов валежа к объему древостоев и мортмассы древесного отпада к объему фитомассы древостоев различаются незначительно и составляют в среднем  $33,5 \pm 8,9\%$  (табл. 2). Можно предположить, что именно такие значения древесного отпада, и в том числе валежа, по отношению к запасу древостоя могут служить ориентировочной величиной этих консортов в общем балансе биомассы биогеоценозов девственных еловых лесов. В отдельных случаях, в зависимости от динамического положения лесного сообщества, эта величина может быть значительно больше (п. п. 7 табл. 2) и, вероятно, значительно меньше.

Определившись с запасами фитомассы изучаемых консортов, можно перейти к анализу величин компонентов фитомассы, характерных для девственных лесов. Результаты расчетов средних значений массы С,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  и Q (энергия), депонированных в древесине древостоев и выделяющихся при разложении древесного отпада для ельников изучаемых регионов, представлены в таблице 3.

Особенность этих расчетов в том, что они проведены с выделением основных консортов лесного сообщества – древостой, входящий в него текущий древесный отпад и валеж без разделения его на стадии разложения. При этом в расчеты включаются и те величины стока продуктов ксилотрофа древесины, которые выделились при разложении древесного отпада. Если рассматривать теоретический вариант расчета баланса биомассы, при котором процесс ее накопления полностью согласуется с процессом разложения, что возможно только при достижении лесным сообществом стадии климакса, то биомасса древостоя, в том числе масса текущего древесного отпада, должна быть постоянна во времени. Мортмасса валежа в градациях стадий разложения также должна быть

постоянна, а сам процесс разложения должен быть постоянным по скорости и объемам выделяющихся компонентов. В природных условиях этого не происходит и на любой площади лесного массива даже одних и тех же условий произрастания присутствуют биогеоценозы с разной структурой фитоценозов, разными объемами ТДО и валежа разных стадий разложения. Скорость разложения каждого ствола валежа зависит от его диаметра, лесорастительной зоны, типа леса, породы, положения относительно земли, видов грибов ксилотрофного комплекса, разлагающих древесный отпад. Нами на основе фиксированного времени образования стволов валежа разработана первая шкала датировок периода разложения валежа ели [Стороженко, 1990]. Разные авторы приводят различные данные о потере массы древесины при разложении ее грибами [Стороженко, 1990, 2004; Krankina, Harmon, 1995; Шорохова, Гирфанов, 2004 и др.]. По нашим данным, для ельников южной тайги валежные стволы диаметром  $30 \pm 4$  см разлагаются до 4-й стадии разложения за 35–40 лет, что соответствует 60–80 % потери веса и в общем согласуется с данными Е. В. Шороховой и М. И. Гирфанова [2004]. Повидимому, все же наиболее близкими к натурным условиям являются данные О. Н. Кранкиной и М. Е. Хармона [Krankina, Harmon, 1995], которые определяют константу экспоненциального разложения ели в 3,4 % в год. При этом надо учитывать, что погодичные объемы разложения и, следовательно, выделения продуктов ксилотрофа будут значительно различаться, так как интенсивность разложения валежа во времени имеет вид, скорее всего, близкой к нормальному распределению. На площади лесного биогеоценоза присутствуют, как правило, стволы разного времени образования и различного суммарного объема в градациях стадий разложения. В таблице 4 приведены объемы и мортмасса валежа, разделенного по стадиям разложения в биогеоценозах пробных площадей, что

Таблица 2. Запасы, объемы и фитомасса древостоев и древесного опада коренных еловых девственных лесов (объемы / фитомасса, м<sup>3</sup>-га<sup>-1</sup> / т-га<sup>-1</sup>)

№ п. п.	Лесоводственная характеристика	Древостой, запас фитомасса	ТДО, объем мортмасса	Валеж, объем мортмасса	ТДО + валеж, объем мортмасса	% 5 от 3 валеж	% 6 от 3 ТДО + валеж
1	2	3	4	5	6	7	8
Северная граница зоны смешанных лесов и подзоны южной тайги (Центрально-Лесной биосферный заповедник)							
1	10Е+Б; кис-чер; 0,7; I; Ор; Дм. С. в. – 86	448,0 326,1	3,4 2,5	138,0 100,4	141,4 102,9	30,8	31,5
2	8Е1Ос1Б; кис-нем; 0,7; I; Ар; Кл. С. в. – 126	328,4 239,1	12,2 8,9	153,9 112,0	166,1 120,9	46,8	50,5
3	9Е1Б+Ос; кис-чер; 0,8; I; Ар; Дг. С. в. – 155	483,8 352,2	21,1 15,3	136,0 99,0	157,1 114,3	28,1	32,4
4	8Е1Б1Ос+С; сф-чер-дм; 0,7; III; Ар; Кл. С. в. – 136	243,9 166,1	9,1 6,2	84,8 57,7	93,9 63,9	34,7	38,4
Подзона южной тайги (заповедник «Кологривский лес»)							
5	8Е1Б1Лп+Пх; кис-щит; 0,8; I; Ар; Кл. С. в. – 126	461,2 335,7	30,7 22,3	93,6 68,1	124,3 90,5	20,3	26,5
6	8Е2Б+Пх; чер-кис-зл; 0,8; I; Ар; Дм. С. в. – 91	289,9 211,0	6,0 4,3	123,2 89,7	129,2 94,0	42,5	44,5
7	10Е+Лп, Б; кис-щит; 0,8; I; Ар; Кл.-Дг. С. в. – 141	365,3 265,9	37,7 27,4	204,1 148,6	241,8 176,0	55,9	66,2
8	10Е +Б; чер-сф; 0,8; III; Ор; Дм. С. в. – 111	162,6 110,7	8,5 5,8	70,0 47,7	78,5 53,4	43,1	48,2
Подзона средней тайги (национальный парк «Водлозерский», резерват «Вепский лес», Вытегорский р-н, урочище «Атлека»)							
9	10Е+Б; чер-сф; 0,8; III; Ар; Дг. С. в. – 168	358,2 243,9	9,5 6,4	63,3 43,1	72,8 49,6	17,8	20,3
10	9Е1С+Б; чер-мш-сф; 0,7; III; Ар; Кл. С. в. – 121	308,9 210,3	22,2 15,1	63,2 43,0	85,2 58,0	20,4	27,6
11	10Е; май-кис; 0,8; II; Ар; Кл. С. в. – 132	361,3 246,0	44,2 30,1	73,0 49,7	117,2 79,8	20,2	32,4
12	10Е+С, Б; чер; 0,7; Ш; Ар; Дг; С. в. – 165	327,3 222,9	2,4 1,6	130,2 88,6	132,6 90,3	39,9	40,5
Подзона северной тайги (Мурманская обл., Карелия, Архангельская обл., национальный парк «Югыд-Ва»)							
13	8Е1Б1С; чер; 0,6; V; Ар; Кл.-Дг. С. в. – 220	153,2 114,9	20,8 15,6	55,2 41,4	76,0 57,0	36,0	49,8
14	10Е+С, Б; мш-чер-мор; 0,6; V; Ар; Кл. С. в. – 148	169,6 127,2	3,6 2,7	44,1 33,1	47,7 35,8	26,0	28,1
15	10Е+Б, С; бр-чер.; 0,6; 1V; Ар; Кл. С. в. – 128	138,1 103,6	9,4 7,1	45,5 34,1	54,9 41,2	32,5	39,6
16	8Е2Б+Пх, Кд; чер-бр-зм; 0,6; 1V; Ар; Кл. С. в. – 132	189,1 141,8	0,6 0,4	49,0 36,7	49,6 37,2	25,9	26,2

Примечание. ТДО – текущий древесный опад.

Типологические характеристики: чер – черничный; кис – кисличный; нем – неморальный; зм – зеленомошный; сф – сфагновый; бр – брусничный; мш – мшистый; май – майниковый; щит – щитовниковый; зл – злаковый; дм – долгомошный; разн – разнотравный; баг – багульниковый; мор – морошковый.

Структурные характеристики лесов. Возрастные: Р – разновозрастный; Ор – относительно-разновозрастный; Ар – абсолютно-разновозрастный; Цр – циклично-разновозрастный. Динамические: Дм – демутационный; Дг – дигрессивный; Кл – климаксовый. С. в. – средний возраст древостоя; 0,5–0,8 – полноты древостоев; I–IV – бонитеты древостоев.

позволяет определить первоначальные объемы древесного опада (валежа) еще до начала его разложения. В свою очередь эти данные позволяют при желании определить количественные значения выделившихся при разложении древесины стволов валежа продуктов ксилолиза С, Н<sub>2</sub>О, СО<sub>2</sub> и энергии (Q) за определенный период времени.

Несмотря на то что в разных биогеоценозах объемы валежных стволов, относящихся к различным стадиям разложения, значительно разнятся, средние значения стадий разложения по подзонам тайги почти не отличаются друг от друга. Эта величина еще раз показывает, что в девственных лесах, развивающихся только по внутренним экзогенным законам

Таблица 3. Средние значения величин компонентов, депонированных в древостоях ельников и выделяющихся при разложении древесного отпада

Компоненты ксилолиза	Граница ЗСМЛ и ЮТ	Южная тайга	Средняя тайга	Северная тайга
Древостой + весь древесный отпад				
C, т·га <sup>-1</sup>	176,4	157,0	142,0	78,6
CO <sub>2</sub> , т·га <sup>-1</sup>	675,9	593,8	498,8	279,8
H <sub>2</sub> O, т·га <sup>-1</sup>	198,2	120,5	160,0	88,3
Q, кДж·га <sup>-1</sup>	70,7·10 <sup>6</sup>	84,5·10 <sup>6</sup>	112,5·10 <sup>6</sup>	99,9·10 <sup>6</sup>
Древесный отпад (текущий древесный отпад + валеж)				
C, т·га <sup>-1</sup>	47,0	50,8	34,5	21,3
CO <sub>2</sub> , т·га <sup>-1</sup>	185,0	188,9	126,7	78,0
H <sub>2</sub> O, т·га <sup>-1</sup>	55,7	57,7	38,7	23,9
Q, кДж·га <sup>-1</sup>	34,7 · 10 <sup>6</sup>	47,2 · 10 <sup>6</sup>	37,5 · 10 <sup>6</sup>	20,0 · 10 <sup>6</sup>

Таблица 4. Объемы и мортмасса валежа на разных стадиях разложения в еловых биогеоценозах

№ пр. пл.	Объем валежа, м <sup>3</sup> ·га <sup>-1</sup> – мортмасса, т·га <sup>-1</sup>	В том числе по стадиям разложения					Среднее значение стадии
		1 (до 3–5 лет)	2 (до 15–20)	3 (до 25–30)	4 (до 35–40)	5 (до 45–50)	
1	138,0–100,4	0,9–0,6	44,6–32,4	46,5–33,8	28,5–20,7	17,5–12,7	3,2
5	93,6–68,1	2,1–1,4	36,5–26,6	15,6–11,3	17,4–12,6	22,0–16,0	3,2
9	63,3–43,1	6,9–4,7	17,9–12,2	12,4–8,4	8,2–5,6	17,7–12,0	3,2
13	55,2–41,4	1,2–0,9	18,4–13,8	20,5–15,4	7,4–5,5	7,7–5,8	3,0

сукцессионного формирования, несмотря на определенные различия в структурных характеристиках, процессы накопления и разложения биомассы имеют относительно постоянные характеристики. Понятно, что в натуральных условиях годовой сток C, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O и Q не может равняться рассчитанному среднему значению и будет складываться из суммы стоков этих компонентов мортмассы валежа или фрагментов древесного отпада разных лет образования. В каждый год жизни лесного биогеоценоза эта величина будет разной.

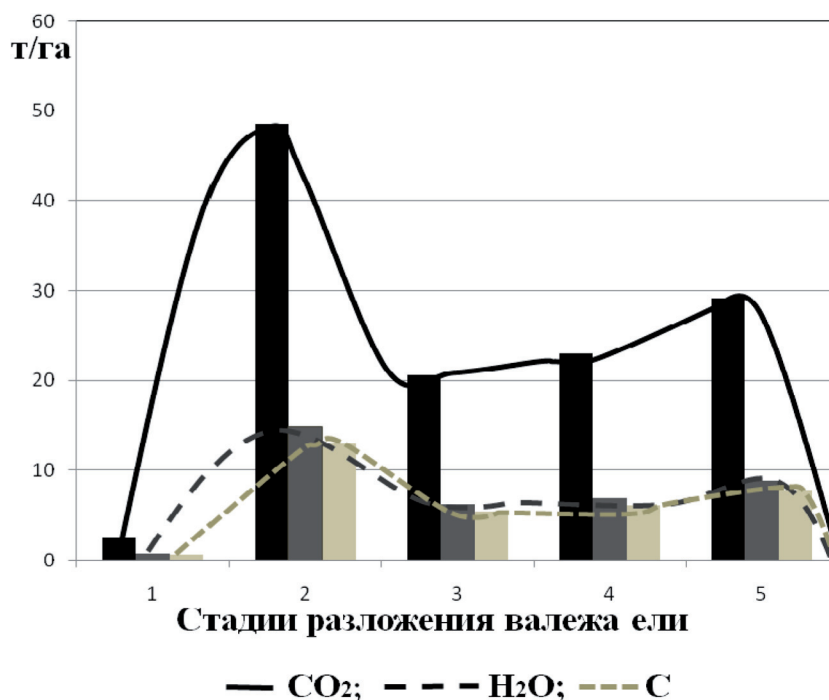
Обращаясь к статье Д. Г. Замолотчикова с соавторами [2003], заостряем внимание на заключительной фразе, в которой они отмечают, что «сложной представляется оценка эмиссионных потоков углерода от разложения мертвой древесины», к которой они относят древесный отпад. Пример оценки эмиссии CO<sub>2</sub> и H<sub>2</sub>O при декомпозиции валежа разных стадий разложения за 60-летний период проведен нами ранее [Стороженко, 2002, с. 139] для биогеоценозов других пробных площадей (северная тайга) и представляет собой кривую с несколькими пиками значений величин компонентов в осях координат.

При расчетах эмиссии продуктов ксилолиза в процессе разложения древесины валежа мы использовали временную шкалу стадий разложения [Стороженко, 1990, 2007], данные по потере веса древесины ели [Шорохова, Шорохов, 1999 и др.].

Разложение древесины ели деструктурирующими грибами во временном тренде имеет вид нормального распределения в осях координат. Валежные стволы диаметром до 30 см разлагаются с потерей веса до 80 % в среднем за 35–40 лет [Стороженко, 1990; Шорохова, Шорохов, 1999], что соответствует периоду выделения основного объема продуктов ксилолиза клеток древесины и 4-й стадии разложения по временной шкале стадий разложения [Стороженко, 1990]. Полное, 100-процентное разложение может занимать, по-видимому, до 50–60 лет. В кратком описании временные датировки процесса разложения имеют следующие параметры: 1 стадия – до 1–3 лет (начальная); 2 – 4–20 лет (максимальная); 3 – 21–30 лет (затухающая); 4 – 31–40 лет (конечная); 5 – 41–50 лет (мацерация) [Стороженко, 1990, 2007 и др.].

В настоящей работе для примера по приведенным выше уравнениям рассчитана масса значений C, CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O из данных объемов валежа пробной площади № 5 заповедника «Кологривский лес»: объем валежа – 93,6 м<sup>3</sup>·га<sup>-1</sup>, мортмасса валежа – 68,1 т·га<sup>-1</sup>. На рисунке приводится итог такого расчета для древостоя пробной площади № 5 (табл. 2).

Неравномерность образования древесного отпада по времени его поступления в структуру валежа обуславливает и неравномерность выделения продуктов ксилолиза в каждый временной отрезок. Весь объем и мортмасса валежа по стадиям разложения (от 1 до 5)



Выделение продуктов ксилотолиза в грациях стадий разложения валежа ели

в древостоях пробных площадей приведен в таблице 4.

Разложение древесного отпада осуществляют дереворазрушающие грибы двух комплексов: ксилотрофного, в который входят сапротрофы, и грибы биотрофного комплекса, относящиеся к факультативным сапротрофам и факультативным паразитам, перешедшие вместе с пораженными грибами деревьями из состава древостоя в древесный отпад и вошедшие в комплекс ксилотрофов.

Содержание графика (рис.) требует некоторого пояснения. На графике в каждой стадии разложения от 1 до 5 представлена вся масса компонентов разложения, входящих в состав валежа: стволы, кора, корни, ветви и хвоя.

При этом в процессе разложения всего объема валежа должно выделиться  $785,2 \text{ кДж} \cdot 10^6$  на 1 га. Это энергия, связанная в процессе фотосинтеза и выделяющаяся при ксилотрофии древесины или ее горении.

Состав видов дереворазрушающих грибов, разлагающих древесный отпад, описан многими исследователями и наглядно представлен основными видами в «Атласе-определителе дереворазрушающих грибов лесов Русской равнины» [Стороженко и др., 2016].

## Заключение

В устойчивых коренных лесных сообществах процессы деструкции древостоев в конечных

фазах развития сбалансированы с процессами накопления ими биомассы.

Структура древесного отпада включает в себя текущий древесный отпад (деревья категорий усыхающих, свежего и старого сухостоя), входящий в состав древостоя, и валеж, включающий лежащие на земле и зависшие стволы деревьев.

Динамика ослабления деревьев в коренных эволюционно развивающихся лесных сообществах имеет близкие тенденции с некоторым возрастанием количества деревьев текущего древесного отпада с продвижением от южной тайги к северной.

В девственных лесах объемы текущего древесного отпада и валежа значительно различаются в биогеоценозах, даже близких по динамике развития. Эти различия являются следствием влияния других, скорее всего экзогенных, факторов.

Величины отношений объемов валежа к объему древостоев и фитомассы древесного отпада к объему фитомассы древостоев различаются незначительно и составляют в среднем  $33,5 \pm 8,9 \%$ . Можно предположить, что именно такие значения древесного отпада (ТДО и валежа) по отношению к запасу древостоя могут служить ориентировочной величиной этих консортов в общем балансе биомассы биогеоценозов устойчивых еловых лесов.

Несмотря на то что в разных биогеоценозах объемы валежных стволов, относящихся



к различным стадиям разложения, значительно отличаются, средние значения стадий разложения по подзонам тайги почти одинаковы. Эта величина еще раз показывает, что в девственных лесах, подвергающихся только внутренним эндогенным факторам сукцессионного развития, процессы накопления и разложения биомассы имеют относительно постоянные характеристики.

Приведены величины выделяющихся продуктов ксилолиза в процессе разложения древесины валежа ели по данным его учета на конкретной пробной площади в Центрально-Лесном биосферном заповеднике.

## Литература

Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.

Замолотчиков Д. Г., Уткин А. И., Честных О. В. Коэффициенты конверсии запасов насаждений в фитомассу основных лесообразующих пород России // Лесная таксация и лесоустройство. 2003. Вып. 1 (32). С. 119–127.

Казимиров Н. И. Ельники Карелии. Л.: Наука, 1971. 139 с.

Курнаев С. Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 203 с.

Морозов Г. Ф. Избранные труды. М.: Лесн. пром-ть, 1970. Т. 1. 559 с.

Правила санитарной безопасности в лесах. М.: Минприроды России, 2013. 23 с.

Соловьев В. А. Микогенный ксилолиз, его экологическое и технологическое значение // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. С. 140–172.

Стороженко В. Г. Показатели древесного отпада в коренных ельниках таежной зоны Русской равнины

// Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. С. 221–239.

Стороженко В. Г. Гнилевые фауны коренных лесов Русской равнины. М.: Тип. ВНИИЛМ, 2002. 156 с.

Стороженко В. Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.

Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. М.: Гриф и К, 2007. 190 с.

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., Крутов В. И., Руоколайнен А. В., Коткова В. М., Бондарцева М. А. Атлас-определитель дереворазрушающих грибов лесов Русской равнины. М.: Аквариус, 2016. 198 с.

Сукачев В. Н. Избранные труды. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 343 с.

Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г. Справочник таксатора. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 853 с.

Шорохова Е. В., Гирфанов М. И. Ксилолиз крупных древесных остатков в коренных среднетаежных ельниках // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2004. Т. 2. С. 255–272.

Шорохова Е. В., Шорохов А. А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Труды СПбНИИЛХ. 1999. Вып. 1. С. 17–23.

Clements F. E. Nature and structure of the climax // Ecol. 1936. Vol. 21, no. 1. 462 p.

Krankina O. N., Harmon M. E. Dynamics of the dead wood carbon pool in northern-western Russian boreal forest // Water, Air, and Soil Pollution. 1995. Vol. 82. P. 227–238.

Selleck G. H. The climax concept // Botan. Rev. 1960. Vol. 26, no. 4. P. 535–546.

Поступила в редакцию 25.04.2017

## References

Dyrenkov S. A. Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov [Structure and dynamics of taiga spruce forests]. Leningrad: Nauka, 1984. 176 p.

Kazimirov N. I. El'niki Karelii [Spruce forests of Karelia]. Leningrad: Nauka, 1971. 139 p.

Kurnaev S. F. Lesorastitel'noe raionirovanie SSSR [Forest zoning of the USSR]. Moscow: Nauka, 1973. 203 p.

Morozov G. F. Izbrannye trudy [Selected works]. Moscow: Les. prom-t', 1970. Vol. 1. 559 p.

Pravila sanitarnoi bezopasnosti v lesakh [Sanitary rules and regulations for forests]. Moscow: Minprirody Rossii, 2013. 23 p.

Shorokhova E. V., Girfanov M. I. Ksiloliz krupnykh drevesnykh ostatkov v korenykh srednetaezhnykh el'nikakh [Xylosis of big wood remains in pristine spruce forests of the middle taiga]. *Gribnye soobshchestva lesnykh ekosistem* [Fungi Communities Forest Ecosyst.]. Moscow; Petrozavodsk: KarRC RAS, 2004. Vol. 2. P. 255–272.

Shorokhova E. V., Shorokhov A. A. Kharakteristika klassov razlozheniya drevesnogo detrita eli, berezy i osiny v el'nikakh podzony srednei taigi [The description of detritus decay classes for spruce, birch, and aspen in spruce forests of the middle taiga]. *Trudy SPbNIILKh* [Proceed. St. Petersburg Forestry Res. Inst.]. 1999. Iss. 1. P. 17–23.

Solov'ev V. A. Mikogennyi ksiloliz, ego ekologicheskoe i tekhnologicheskoe znachenie [Mycogenic xylosis: its ecological and technological importance]. *Nauchnye osnovy ustoychivosti lesov k derevorazrushayushchim gribam* [Scientific Grounds Forest Resist. Wood-destroying Fungi]. Moscow: Nauka, 1992. P. 140–172.

Storozhenko V. G. Pokazateli drevesnogo otpada v korenykh el'nikakh taezhnoi zony Russkoi Ravniny [The indices of growing forest loss in pristine spruce forests of the Russian Plain's taiga]. *Gribnye soobshchestva lesnykh ekosistem* [Fungi Communities Forest Ecosyst.]. Moscow; Petrozavodsk: KarRC RAS, 2004. P. 221–239.

Storozhenko V. G. Gnilevye fauty korennykh lesov Russkoi ravniny [Faulty wood in pristine forests of the Russian Plain]. Moscow: VNIILM, 2002. 156 p.

Storozhenko V. G. Datirovka razlozheniya valezha eli [Dating of spruce brushwood decay]. *Ekologiya* [Ecology]. 1990. No. 6. P. 66–69.

Storozhenko V. G. Ustoichivye lesnye soobshchestva. Teoriya i eksperiment [Stable forest communities: theory and experiments]. Moscow: Grif i K, 2007. 190 p.

Storozhenko V. G., Bondartseva M. A., Solov'ev V. A., Krutov V. I. Nauchnye osnovy ustoichivosti lesov k derevorazrushayushchim gribam [Scientific grounds of forest resistance to wood-destroying fungi]. Moscow: Nauka, 1992. 221 p.

Storozhenko V. G., Krutov V. I., Ruokolainen A. V., Kotkova V. M., Bondartseva M. A. Atlas-opredelitel' derevorazrushayushchikh gribov lesov Russkoi ravniny [Identification guide of wood-destroying fungi of the Russian Plain's forests]. Moscow: Akvarius, 2016. 198 p.

Sukachev V. N. Izbrannye trudy [Selected works]. Leningrad: Nauka, 1972. Vol. 1. 343 p.

Tret'yakov N. V., Gorskii P. V., Samoilovich G. G. Spravochnik taksatora [A reference book for taxators]. Moscow; Leningrad: Goslesbumizdat, 1952. 853 p.

Zamolodchikov D. G., Utkin A. I., Chestnykh O. V. Koeffitsienty konversii zapasov nasazhdenii v fitomassu osnovnykh lesoobrazuyushchikh porod Rossii [Conversion coefficients of growing stock to phytomass of main tree species of Russia]. *Lesnaya taksatsiya i leso-ustroistvo* [Forest Taxation Manage.]. 2003. Iss. 1(32). P. 119–127.

Clements F. E. Nature and structure of the climax. *Ecol.* 1936. Vol. 21, no. 1. 462 p.

Krankina O. N., Harmon M. E. Dynamics of the dead wood carbon pool in northern-western Russian boreal forest. *Water, Air, and Soil Pollution*. 1995. Vol. 82. P. 227–238.

Selleck G. H. The climax concept. *Botan. Rev.* 1960. Vol. 26, no. 4. P. 535–546.

Received April 25, 2017

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

**Стороженко Владимир Григорьевич**  
ведущий научный сотрудник лаб. лесоводства  
и биологической продуктивности, д. б. н.  
Институт лесоведения РАН  
ул. Советская, 21, с. Успенское, Одинцовский  
р-н, Московская обл., Россия, 141030  
эл. почта: lesoved@mail.ru  
тел.: 89852004935

## CONTRIBUTOR:

**Storozhenko, Vladimir**  
Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences  
21 Sovetskaya St., 141030 Uspenskoye, Odintsovsky District,  
Moscow Region  
e-mail: lesoved@mail.ru  
tel.: +79852004935