ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2020, № 3, с. 250–264

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 630*181.9:[504.5:669.2/.8]

ПРИМЕНИМОСТЬ ШКАЛ РАЗЛОЖЕНИЯ ВАЛЕЖА НА ТЕХНОГЕННО-ЗАГРЯЗНЕННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ СРЕДНЕГО УРАЛА[1]

© 2020 г. И. Е. Бергман*

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

**E-mail: 5554505@mail.ru*

Поступила в редакцию 04.04.2018 г.
После доработки 24.09.2018 г.
Принята к публикации 10.12.2019 г.

Проанализированы зависимости плотности крупных древесных остатков (КДО) от стадии разложения на участках с разным уровнем загрязнения в елово-пихтовых древостоях южной тайги на территории, подверженной воздействию атмосферных выбросов Среднеуральского медеплавильного завода (г. Ревда, Свердловская обл.). Исследовано влияние варьирования плотности древесины в пределах валежного ствола по мере его разложения и увеличения промышленного загрязнения. Характер и сила связи между диагностируемой стадией разложения валежа с его плотностью не зависят от зоны загрязнения. Вариабельность плотности в пределах валежного ствола выше на поздних стадиях разложения и не зависит от уровня техногенной нагрузки. Полученный результат позволяет использовать шкалы стадий разложения не только в фоновых условиях, но и в техногенно преобразованных древостоях.

Ключевые слова: промышленное загрязнение, медеплавильный завод, крупные древесные остатки, стадии разложения древесины, ель, пихта, деструкция древесины, плотность древесины, сухостой, валеж.

DOI: 10.31857/S0024114820020047

Крупные древесные остатки (КДО) рассматривают как ключевой фактор сохранения биоразнообразия, формирования микроклимата леса и среды обитания многих видов растений и животных (Harmon et al., 1990; Siitonen, 2001; Stokland et al., 2012). В наземных экосистемах КДО – важный источник питательных веществ (Harmon et al., 2000; Радюкина, 2007) и депо углерода (Karjalainen, Kuuluvainen, 2002; Yatskov et al., 2003; Швиденко и др., 2009; Замолодчиков, Грабовский, 2013; и др.). О закономерностях накопления и трансформации КДО имеется много информации: известны основные агенты деструкции древесины (Swift et al., 1979; Harmon et al., 1986; Мухин, 1993; Звягинцев и др., 2005, Мухин, Воронин, 2007), определены ее стадии и скорости (Harmon et al., 1986; Карелин, Уткин, 2006; Шорохова и др., 2009), выявлены механизмы формирования запасов в разных типах экосистем (Harmon et al., 1986; Norden et al., 2004; Woodall, Likens, 2008; Швиденко и др., 2009; Бергман, Воробейчик, 2017).

Значительное внимание уделено различным методическим аспектам анализа КДО (Russell et al., 2015). В то же время до сих пор открыт вопрос о надежности и точности полевых экспресс-методик определения стадий разложения КДО. В частности, активно дебатируется соответствие стадий и величин плотности КДО (Bond-Lamberty et al., 2003; Eaton, Sanchez, 2009; Larjavaara, Muller-Landau, 2010), поскольку от этого в существенной степени зависит точность оценок запасов мортмассы КДО в лесах (Russel et al., 2015).

К настоящему времени предложено много близких по сути шкал для диагностики стадий разложения, различающихся набором тактильных (твердость поверхности древесины, степень усилия для извлечения сучков из ствола или удаления коры, глубина проникновения острого предмета в ствол при надавливании) и визуальных (цвет, доля оставшейся коры, наличие ветвей, успешность колонизации растениями, форма поперечного сечения валежа) критериев (Russell et al., 2015). Распространены трехбалльные (табл. 1) и пятибалльные (табл. 2) шкалы. Они относительно просты в использовании, поскольку основаны на легко оцениваемых в полевых условиях качественных признаках разрушения стволов деревьев и характерных чертах микросукцессионных процессов. Однако такие шкалы не подразумевают инструментальных измерений, поэтому

[1] Сбор материала выполнен при поддержке РФФИ (проект 14-04-31488), анализ данных и подготовка рукописи – в рамках комплексной программы исследований УрО РАН (проект № 18-4-4-9).

Таблица 1. Примеры трехбалльных шкал стадий разложения валежа

Характеристика	Стадия разложения		
	I	II	III
Шкала А.В. Климченко с соавт. (2011)			
Сохранность коры	Полностью сохранилась	Легко отслаивается	Присутствует незначительно
Состояние древесины	Не утратила твердости	Частично утратила свою твердость	Почти полностью утратила свою твердость
Сохранность ветвей	Полностью сохранились	Присутствуют крупные и мелкие ветви	Крупные ветви присутствуют незначительно
Шкала P. Renvall (1995)			
Состояние древесины	Плотная (нож с трудом проникает внутрь, максимально на 2 мм)	Средней плотности (нож, при усилии проникает внутрь на 2–20 мм)	Мягкая (нож, без усилий, полностью проникает внутрь)

субъективность суждений оператора может быть источником существенного смещения оценок (Larjavaara, Muller-Landau, 2010).

Снижение плотности фрагментов валежа с течением времени связано с деятельностью дереворазрушающих грибов, разлагающих лигнин-целлюлозные соединения, в результате чего увеличивается объем полостей.

Результаты анализа связи плотности КДО со стадией деструкции противоречивы: установлено как четкое снижение плотности с увеличением номера стадии (Шорохова, Шорохов, 1999; Bond-Lamberty et al., 2003; Yatskov et al., 2003; Sandström et al., 2007; Aakala, 2010; Seedre et al., 2013; Бобкова и др., 2015; и др.), так и отсутствие закономерных изменений (Eaton, Sanchez, 2009; Larjavaara, Muller-Landau, 2010). Такая противоречивость определяет необходимость дальнейшего накопления информации.

Кроме того, редко рассматривают корректность экстраполяции закономерностей, выявленных в одних условиях, на другие. В частности, нам не известны работы, в которых пытались бы оценить применимость шкал, разработанных для фоновых условий, к территориям, сильно загрязненным промышленными выбросами. Известно что, подверженные загрязнению древостои отличаются рядом специфических черт: ухудшенным жизненным состоянием деревьев (Воробейчик, Хантемирова, 1994), низкой биологической продуктивностью (Усольцев и др., 2012), обедненным видовым составом дереворазрушающих грибов (Брындина, 2000; Ставишенко, 2010), высокой контрастностью биотических и абиотических условий (Воробейчик, 2002; Kozlov, 2002). Не исключено, что это может влиять на структуру древесины и характер ее разложения, а тем самым – и на обсуждаемую связь плотности со стадией разложения.

Цель работы – оценка зависимостей плотности КДО от стадии разложения и сравнение вариабельности плотности КДО в пределах ствола на участках с разным уровнем загрязнения. Мы тестировали следующие гипотезы: 1) характер связи плотности КДО со стадией разложения различается между зонами загрязнения; 2) вариабельность плотности в пределах валежного ствола выше на более поздних стадиях деструкции по сравнению с начальными; 3) вариабельность плотности в пределах ствола выше на загрязненной территории по сравнению с фоновой.

Плотность древесины живого дерева существенно варьирует (Полубояринов, 1976). Так, согласно нашим исследованиям базисная плотность древесины ели и пихты увеличивается вверх по стволу на 16–18% (Бергман, 2011). После гибели дерева варьирование продолжает возрастать вследствие увеличения изменчивости градиента среды (Graham, 1925; Pyle, Brown, 1999; Iwata et al., 2007; и др.) и дифференциации местообитаний ксилофагов (Трофимов, 2014) и дереворазрушающих грибов (Мухин, 1993; Сафонов, 2003).

Заметим, что данных о плотности КДО на разных стадиях разложения для территории России очень мало (Шорохова, Шорохов, 1999; Harmon et al., 2000; Курбанов, Кранкина, 2001; Климченко и др., 2011; Yatskov et al., 2003; Бобкова и др., 2015). Это резко контрастирует с ситуацией для Северной Америки (Means et al, 1985; Bond-Lamberty et al., 2003; Harmon et al., 2008, 2011; Eaton, Sanchez, 2009; Fasth et al., 2010; Angers et al., 2012; Seedre et al., 2013, Hale, Pastor, 1998 и др.) и Европы (Renvall, 1995; Bütler et al., 2007; Sandström et al., 2007; Müller-Using, Bartsch, 2009; Aakala, 2010; Paletto, Tosi, 2010; Weggler et al., 2012; и др.).

Поэтому полученные нами значения плотности КДО на разных стадиях разложения важны для построения региональных балансовых моделей, поскольку в первом приближении позволя-

Таблица 2. Примеры пятибалльных шкал стадий разложения валежа

Характеристика	Стадия разложения				
	I	II	III	IV	V
Шкала П.В. Гордиенко (1977)					
Сохранность коры	Полностью сохранилась	В основном сохранилась	Местами отпала	Отсутствует	Отсутствует
Состояние древесины	Плотное сложение, без признаков разложения	Плотное сложение, первые признаки разложения	Верхний слой мягкий, выраженное гниение	Слои мягкие, гниль пластинчатая или призматическая, разложение по всей глубине ствола	Превращена в труху, обычно обильно развиты лишайники и мхи
Шкала В.Г. Стороженко (1990, 2007)					
Сохранность коры	Полностью сохранилась	Отпала частично или полностью	Отсутствует	Отсутствует	Отсутствует
Заселение растениями напочвенного покрова	Отсутствует	Отсутствует	Присутствует, подрост единичный (до 5 лет)	Присутствует, подрост и подлесок (до 20 лет)	Присутствует, подрост и подлесок (до 40 лет)
Заселение эпифитами	Отсутствуют	Неполное покрытие мхами	Полное покрытие мхами	Полное покрытие мхами	–
Наличие плодовых тел трутовых грибов	Отсутствуют	Присутствуют	Редко встречаются	Отсутствуют	Отсутствуют
Сохранность ветвей	Сохранились, всех порядков	Сохранились, 1–2-го порядка	Могут сохраняться 1-го порядка	Отсутствуют (редко встречаются сучья)	Отсутствуют
Форма ствола	Сохраняется	Сохраняется	Частично изменена	Частично сохранилась	Частично угадывается по микроповышениям по контуру ствола
Шкала R. Fögel с соавт. (1973)					
Сохранность коры	Не повреждена	В основном не повреждена	Частично сохранилась, отшелушевается	Отсутствует	Отсутствует
Состояние древесины	Не повреждена	В основном сохранилась, частично мягкая	Мягкая, комлевая часть твердая	Мягкая	Мягкая и мучнистая (в сухом состоянии)
Заселение растениями напочвенного покрова	Отсутствует	Отсутствует	Всходы хвойных (трехлетние)	Болиголов, всходы хвойных	Болиголов, подрост хвойных
Заселение эпифитами	Отсутствует	Отсутствует	Всходы хвойных	Покрытие мхами	Покрытие мхами
Мелкие ветви	Присутствуют	Отсутствуют	Отсутствуют	Отсутствуют	Отсутствуют
Большие ветви	Присутствуют	Присутствуют	Присутствуют	Присутствуют	Отсутствуют
Положение ствола	На точках опоры, не провисает	Частично провисает	Частично провисает	Весь ствол на земле	Весь ствол на земле
Цвет древесины	Оригинальный	Оригинальный	Оригинальный, частично красно-коричневый	От светло-коричневого до красноватого	От красно-коричневого до темно-коричневого

Таблица 2. Окончание

Характеристика	Стадия разложения				
	I	II	III	IV	V
Проникновение корней растений в ствол	Нет	Нет	Прорастание семян хвойных	Прорастание корней в заболонь	Прорастание корней в заболонь и ядро
Форма ствола	Круглый	Круглый	Круглый	Круглый	Овальный
Шкала P. Sollins (1982)					
Сохранность коры	Не повреждена	В основном не повреждена	Частично или полностью отпала	Отсутствует или сохранилась местами	Отсутствует или сохранилась местами
Состояние древесины	Крепкая	Заболонь начинает разрушаться, сердцевина в основном крепкая	Сердцевина в основном крепкая, поддерживает вес валежины	Сердцевина гнилая, не поддерживает вес валежины, сучья ветвей легко отделимы от ствола	Разрушена
Сохранность ветвей	Присутствуют ветви текущего года	Ветви всех порядков сохранились	Присутствуют крупные ветви, которые длиннее диаметра бревна	Присутствуют сучья ветвей, которые короче диаметра бревна	Отсутствует
Проникновение корней растений в мертвую древесину	Отсутствует	Отсутствует	Только в заболонь	На всю глубину	На всю глубину
Наличие растительности на валеже	Нет	Хвойные саженцы прорастают, но не выживают	Тсуга менее 2 м высоты, некоторые кустарники и мхи	Тсуга менее 15 см диаметром ствола, небольшие кустарники, мхи	Тсуга до 200 см диаметр ствола, встречаются крупные кустарники, мхи
Шкала M.E. Harmon с соавт. (2011)					
Сохранность коры	Не повреждена	Часть коры отпала	В основном отпала	В основном отпала	Остается менее 20% коры
Сохранность вершины ствола	Не повреждена	Признаки разложения	Активное разрушение, отделена от ствола	Активное разрушение, отделена от ствола	Активное разрушение, отделена от ствола
Сохранность заболони	Не повреждена	Начинает разрушаться	Отшелушивается	Отшелушивается	Полностью разрушена
Сохранность сердцевины	Гниение минимально, сердцевина крепкая и твердая	В основном крепкая, но начинает разрушаться во внешней части вершины ствола	Активно разлагается в верхней части и начинает разлагаться у основания ствола	Активно разлагается у основания и отшелушивается в верхней части ствола	Отшелушивается по всей длине ствола
Сохранность ветвей	Присутствуют ветви всех порядков	Присутствуют крупные и несколько тонких ветвей	Сохранились только сучья ветвей	Сохранились единичные сучья крупных ветвей	Отсутствуют

ют пересчитывать запасы валежа на мортмассу (с учетом усушки по объему) и на запасы углерода в валеже.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследования проведены в районе воздействия атмосферных выбросов Среднеуральского медеплавильного завода, расположенного на окраине г. Ревды Свердловской обл., в 50 км к западу от г. Екатеринбурга. Предприятие действует с 1940 г. и до недавнего времени было одним из крупнейших источников атмосферного загрязнения в России: общий объем эмиссии в конце 1980-х составлял более 140 тыс. т год$^{-1}$, к середине 2000-х уменьшился до 25 тыс. т год$^{-1}$, а после кардинальной реконструкции предприятия в 2010 г. – до 5 тыс. т год$^{-1}$ (Воробейчик и др., 2014). Основные ингредиенты выбросов – SO_2 и пылевые частицы с сорбированными токсичными элементами (Cu, Pb, Cd, Zn, Fe, As, Hg и др.).

Данная территория относится к подзоне южной тайги, провинции низкогорий Среднего Урала. Лесистость района составляет более 60% (Прокаев, 1976). Работы проведены в разновозрастных елово-пихтовых лесах разных растительных ассоциаций, закономерно сменяющих друг друга при приближении к заводу: от неморально-кисличной в фоновых условиях, через кислично-разнотравную к мертвопокровной и мохово-хвощевой. В древесном ярусе доминируют ель сибирская (*Picea obovata*) и пихта сибирская (*Abies sibirica*), единичны береза повислая (*Betula pendula*), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) и осина (*Populus tremula*). В подлеске наиболее обильны рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), бузина сибирская (*Sambucus sibirica*), черемуха обыкновенная (*Padus avium*) и липа сердцелистная (*Tilia cordata*). Средний возраст деревьев верхнего яруса в большинстве случаев составляет 80–100 лет. Высота и диаметр деревьев максимальны в фоновой зоне (21–22 м и 22–25 см соответственно), составляя в буферной зоне 15–22 м и 14–24 см соответственно, в импактной – 13–15 м и 14–16 см соответственно. Густота древостоев по зонам загрязнения приблизительно одинакова и в среднем составляют 1200 экз. га$^{-1}$. Средний запас древостоя в фоновой зоне – 455 м^3 га$^{-1}$, в буферной – 379 м^3 га$^{-1}$; в импактной – 140 м^3 га$^{-1}$ (Бергман, Воробейчик, 2017).

Почвенный покров исследованных участков представлен сочетаниями горно-лесных бурых, дерново-подзолистых и серых лесных почв, в разной степени трансформированных действием техногенных факторов. В данной работе градиент загрязнения разделен на три зоны: импактную – на удалении 1 и 2 км к западу от источника выбросов, буферную – 4 и 7 км, фоновую – 30 км. Подробное описание уровней загрязнения и характера изменения экосистем под его влиянием приведено ранее (Воробейчик и др., 1994; Кайгородова, Воробейчик, 1996; Усольцев и др., 2012; Воробейчик и др., 2014; Воробейчик, Кайгородова, 2017).

В каждой из трех зон загрязнения в июне 2015 г. отобраны модельные валежные стволы хвойных разных стадий разложения: 24 – ели сибирской, 46 – пихты сибирской. В анализ дополнительно были включены данные по плотности живых деревьев (как аналога первой стадии разложения), полученные в 2008–2009 гг. (Бергман, 2011; Усольцев и др., 2012): для ели сибирской – 33 ствола, для пихты сибирской – 32.

Каждый валежный ствол диагностировали по двум шкалам разложения: 3–балльной, предложенной в работе (Климченко и др., 2011) (табл. 1), и более дробной 5-балльной, предложенной в работе (Гордиенко, 1977) (табл. 2). В спорных случаях, например, когда древесина хорошо сохранилась, но кора почти полностью отсутствовала (недавно упавшие сухостойные стволы) или ствол заселен мхами при наличии коры и крепкой древесины, основным критерием служило состояние древесины, т.е. ее сложение и твердость. На слабую надежность таких критериев как наличие на валеже всходов древесных растений и заселение субстрата мхами, указано ранее в работах (Шорохова, Шорохова, 1999; Tobin et al., 2007).

При большой неоднородности в пределах крупных фрагментов валежа (разброс мог достигать 2–3 баллов, при использовании 5-балльной шкалы) каждому участку ствола была присвоена соответствующая стадия разложения.

С каждого валежного фрагмента, с нижней, средней и верхней его частей, были отобраны образцы древесины в виде дисков толщиной около 5 см (всего 210 шт.), которые в пластиковых пакетах помещали в морозильную камеру (–18°C) для остановки разложения. Далее образцы сушили до абсолютно-сухого состояния в сушильном шкафу при температуре 110°C в течение 72 ч и взвешивали с точностью 0.01 г. После этого образцы покрывали тонким слоем расплавленного парафина и снова взвешивали. Объем образцов определяли модифицированным методом гидростатического взвешивания (Тарасов, 2002). Для этого в стеклянную емкость с дистиллированной водой, установленную на весах, погружали наколотый на тонкую спицу покрытый парафином образец. Разность отсчетов до и после погружения давала объем образца с парафином. Зная массу покрывающего образец парафина (г) и его плотность (г см$^{-3}$), находили объем парафина, а по разности объема образца с парафином и объема парафина определяли объем образца в абсолютно сухом состоянии (см$^{-3}$) и, соответственно, плотность древесины в абсолютно сухом состоянии (г см$^{-3}$). Использо-

ванный нами показатель следует отличать от базисной плотности, под которой понимают отношение массы образца древесины в абсолютно сухом состоянии к объему образца при влажности, равной и превышающий предел насыщения клеточных стенок (ГОСТ 16483.1-84).

Статистический анализ выполнен в пакетах Statistica 6.0 и R 2.11.0. Влияние факторов оценивали с помощью многофакторного дисперсионного анализа с коррекцией (где это было необходимо) на неоднородность дисперсий по методу Хьюбера–Уайта (алгоритм hc3). Для анализа связей использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Связь плотности со стадией разложения КДО

Рассматриваемые валежные стволы неоднородны по плотности и могут нести в себе признаки нескольких стадий деструкции. Чтобы понять, какая связь более тесная, нами проверено несколько вариантов (сочетаний) (табл. 3).

Высокие коэффициенты корреляции отмечены в случае, когда максимальному баллу деструкции соответствует минимальное значение плотности. Данный тип связи для 5-балльной шкалы (без учета зон загрязнения) представлен на рис. 1, для 3-балльной шкалы (с учетом зон загрязнения) – в табл. 4.

Таблица 3. Связь плотности с баллом разложения КДО

Регистрируемый балл разложения	Плотность, регистрируемая в пределах ствола	Коэффициент корреляции Спирмена для ели/пихты
Для 5-балльной шкалы		
Максимальный	Минимальная	–0.65/–0.76
	Средняя	–0.51/–0.57
	Максимальная	–0.30/–0.20*
Минимальный	Минимальная	–0.64/–0.71
	Средняя	–0.51/–0.54
	Максимальная	–0.31/–0.20*
Для 3-балльной шкалы		
Без градаций	Минимальная	–0.54/–0.72
	Средняя	–0.44/–0.58
	Максимальная	–0.30/–0.29

Примечание. * Связь статистически не достоверна ($p > 0.05$).

При использовании 3-балльной шкалы плотность значимо снижается с увеличением стадии разложения: для ели $F(1; 45) = 81.0$; $p < 0.001$, пихты – $F(2; 69) = 69.2$ $p < 0.001$, при объединении двух видов – $F(2; 126) = 106.7$ $p < 0.001$. На последней стадии разложения по трем зонам загрязнения плотность ниже начальной на 37–43 (ель) и 29–43% (пихта) (табл. 4). Составляет для объединенной выборки 34–44%. Взаимодействие фак-

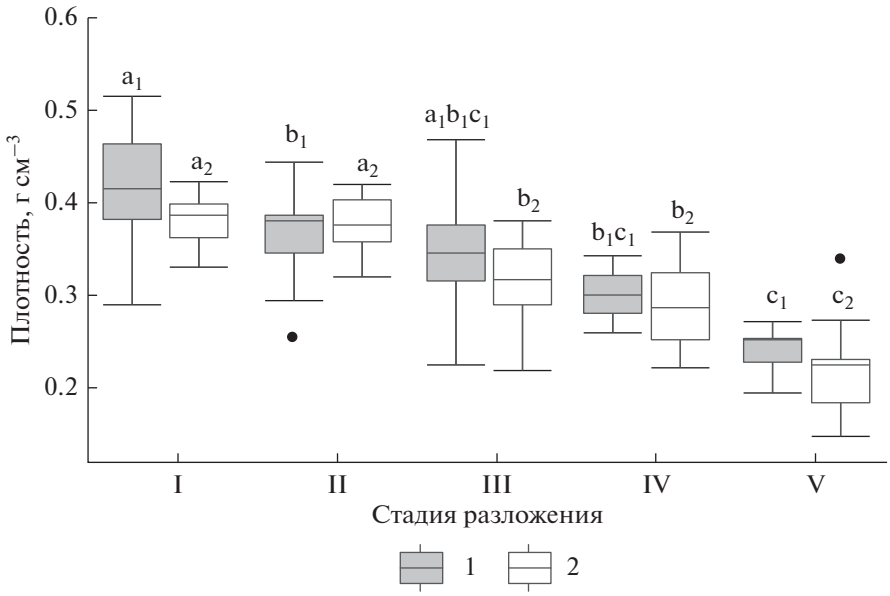

Рис. 1. Изменение плотности (абсолютно сухое состояние) КДО по стадиям разложения (по Гордиенко, 1977). 1 – ель сибирская, 2 – пихта сибирская; горизонтальная линия – медиана; границы ящиков – 25% и 75% процентили; нижняя планка – разность первого квартиля и полутора межквартильного размаха; верхняя планка – сумма третьего квартиля и полутора межквартильного размаха; точки – выбросы; одинаковые символы – отсутствие значимых различий между стадиями разложения (критерий Манна-Уитни); подстрочный индекс – вид дерева.

Таблица 4. Связь плотности со стадией разложения КДО

Зона	Стадия разложения		
	I	II	III
	Ель сибирская		
Фоновая	$^{A}0.413 \pm 0.020^{a}$ (10)	0.307 ± 0.040^{b} (3)	$^{A}0.260 \pm 0.006^{b}$ (3)
Буферная	$^{A}0.388 \pm 0.014^{a}$ (16)	0.468 (1)	$^{A}0.220 \pm 0.024^{b}$ (2)
Импактная	$^{A}0.421 \pm 0.014^{a}$ (13)	–	$^{A}0.258 \pm 0.016^{b}$ (7)
	Пихта сибирская		
Фоновая	$^{A}0.377 \pm 0.009^{a}$ (10)	$^{A}0.275 \pm 0.021^{b}$ (3)	$^{A}0.262 \pm 0.020^{b}$ (7)
Буферная	$^{A}0.368 \pm 0.005^{a}$ (17)	$^{A}0.322 \pm 0.035^{a}$ (4)	$^{B}0.210 \pm 0.016^{b}$ (11)
Импактная	$^{B}0.399 \pm 0.004^{a}$ (17)	$^{A}0.319 \pm 0.014^{b}$ (7)	$^{AB}0.285 \pm 0.056^{b}$ (2)
	Объединенная по двум видам		
Фоновая	$^{AB}0.395 \pm 0.012^{a}$ (20)	$^{A}0.291 \pm 0.021^{b}$ (6)	$^{A}0.261 \pm 0.014^{b}$ (10)
Буферная	$^{A}0.377 \pm 0.007^{a}$ (33)	$^{A}0.351 \pm 0.040^{a}$ (5)	$^{B}0.212 \pm 0.014^{b}$ (13)
Импактная	$^{B}0.409 \pm 0.007^{a}$ (30)	$^{A}0.319 \pm 0.014^{b}$ (7)	$^{A}0.264 \pm 0.017^{c}$ (9)

Примечание. Приведены средние значения и ошибка среднего. Одинаковые заглавные буквы – отсутствие значимых различий между зонами загрязнения по критерию Манна-Уитни. Одинаковые строчные буквы – отсутствие значимых различий между стадиями разложения по критерию Манна-Уитни. Учетная единица – валежный ствол. В скобках указано число валежных стволов. Стадии разложения определены по А.В. Климченко с соавт. (2011).

торов “зона × стадия разложения” статистически не значимо для всех вариантов ($F = 0.05–1.18$; $p = 0.32–0.95$).

Из-за ограниченного объема выборки проведение серии двухфакторных ANOVA с включением всех пяти стадий разложения (Гордиенко, 1977) и трех зон загрязнения (для каждого вида дерева) оказалось невозможным, поэтому ограничились включением валежа только 1-, 2- и 5-й стадий разложения. Различия плотности между стадиями значимы: для ели $F(2; 40) = 54.1$ $p < 0.001$, пихты $F(2; 50) = 121.6$ $p < 0.001$. При переходе от 1- к 5-й стадии, по трем зонам загрязнения, плотность ели уменьшается на 41–44, пихты – 28–49%. Взаимодействие факторов “зона × стадия разложения” статистически не значимо для обоих вариантов $F = 0.13–1.63$ $p = 0.18–0.97$.

ANOVA по всем пяти стадиям был выполнен для объединенной выборки (ель и пихта). Также установлены значимое $F(4; 118) = 76.7$ $p < 0.001$ снижение плотности валежа по мере увеличения степени разложения и отсутствие $F(8; 118) = 1.55$ $p = 0.15$) взаимодействия факторов “зона × стадия разложения”.

Вариабельность плотности в пределах валежа. В масштабе как отдельного субстрата, так и выборки стволов выявлена высокая вариабельность плотности (табл. 5). При использовании 3-балльной шкалы прослеживается тенденция увеличения размаха плотности в пределах ствола с увеличением стадии разложения (табл. 5). Так, при переходе от 1- к 3-й стадии разложения размах плотности по стволу по зонам загрязнения увеличивается для ели в 1.3–2.2 раза (однако увеличение статистически не значимо, $F(1; 45) = 0.97$ $p = 0.33$), для пихты – в 1.8–2.8 раза, увеличение значимо ($F(2; 69) = 12.0$ $p < 0.001$), – для объединенной по видам выборки – в 1.6–1.8 раза, увеличение также значимо ($F(2; 124) = 9.97$ $p < 0.001$). Взаимодействие “зона × стадия разложения” статистически не значимо для всех вариантов ($F = 0.061–0.396$ $p = 0.81–0.99$).

Полученные абсолютные величины плотности хвойного валежа (рис. 1 и табл. 4) несколько превышают значения, приводимые другими авторами (табл. 6), особенно для последних стадий. Причины расхождений, скорее всего, связаны с различием в методических подходах. Во-первых, оценка плотности сильно фрагментированных образцов последних стадий разложения была невозможна из-за их чрезвычайной хрупкости (такие образцы рассыпаются на волокна при попытке захватить их иглой или пинцетом для погружения в парафин). Минимальное зарегистрированное нами значение плотности было равно 0.099 г см$^{-3}$. Оценка плотности таких рассыпающихся образцов требует использования иных методов (Мордасов Д., Мордасов М., 2004), но в этом случае будет получен другой параметр – насыпная плотность древесины, не совместимый с использованным нами. В публикациях ряда авторов (Harmon et al., 2011; Yatskov, et al., 2003; Бобкова и др., 2015) отсутствует информация о способах устранения этой проблемы. Исследователи приводят базисную плотность древесины – отношение массы древесины в абсолютно сухом состоянии к объему образца при влажности, равной или больше предела насыще-

Таблица 5. Размах (разность максимального и минимального значения) плотности (г/см^3) валежа хвойных по зонам загрязнения и стадиям разложения (среднее ± ошибка).

Зона	Стадия разложения		
	I	II	III
	Ель сибирская		
Фоновая	$^{A}0.080 \pm 0.023^{a}$ (11)	0.086 ± 0.026^{a} (3)	$^{A}0.178 \pm 0.118^{a}$ (3)
Буферная	$^{A}0.079 \pm 0.014^{a}$ (16)	0.035 (1)	$^{A}0.112 \pm 0.041^{a}$ (2)
Импактная	$^{A}0.069 \pm 0.016^{a}$ (14)	–	$^{A}0.087 \pm 0.018^{a}$ (7)
	Пихта сибирская		
Фоновая	$^{A}0.052 \pm 0.008^{a}$ (10)	$^{A}0.097 \pm 0.034^{ab}$ (3)	$^{A}0.092 \pm 0.012^{b}$ (7)
Буферная	$^{A}0.054 \pm 0.011^{a}$ (17)	$^{A}0.093 \pm 0.018^{b}$ (4)	$^{A}0.107 \pm 0.019^{ab}$ (11)
Импактная	$^{A}0.051 \pm 0.008^{a}$ (17)	$^{A}0.086 \pm 0.014^{a}$ (7)	$^{A}0.142 \pm 0.049^{a}$ (2)
	Объединенная по двум видам		
Фоновая	$^{A}0.066 \pm 0.012^{a}$ (21)	$^{A}0.091 \pm 0.019^{ab}$ (6)	$^{A}0.118 \pm 0.034^{b}$ (10)
Буферная	$^{A}0.066 \pm 0.009^{a}$ (33)	$^{A}0.081 \pm 0.018^{ab}$ (5)	$^{A}0.108 \pm 0.017^{b}$ (13)
Импактная	$^{A}0.059 \pm 0.009^{a}$ (31)	$^{A}0.086 \pm 0.014^{ab}$ (7)	$^{A}0.100 \pm 0.018^{b}$ (9)

Примечание. Приведены средние значения и ошибка среднего. Одинаковые заглавные буквы – отсутствие значимых различий между зонами загрязнения по критерию Манна-Уитни. Одинаковые строчные буквы – отсутствие значимых различий между стадиями разложения по критерию Манна-Уитни. Учетная единица – валежный ствол. В скобках – количество валежных стволов. Стадии разложения определены по А.В. Климченко с соавт. (2011).

Таблица 6. Плотность (г см$^{-3}$) валежной древесины по 5- и 3-балльным шкалам разложения

Вид дерева	Стадия разложения				
	I	II	III	IV	V
	I		II	III	
	M. Yatskov с соавт. (2003)				
Picea spp.*	0.358 ± 0.006	0.335 ± 0.010	0.236 ± 0.010	0.139 ± 0.010	0.108 ± 0.006
*Abies siberica**	0.285 ± 0.016	0.320 ± 0.012	0.257 ± 0.024	0.204 ± 0.021	0.173 ± 0.025
	M.E. Harmon с соавт. (2000)				
Picea abies (L. Karst)*	0.347 ± 0.017	0.309 ± 0.015	0.207 ± 0.018	0.110 ± 0.023	–
	M.E. Harmon с соавт. (2011)				
*Picea obovate**	0.370 ± 0.010	0.330 ± 0.020	0.250 ± 0.010	0.130 ± 0.010	0.100 ± 0.010
*Abies siberica**	–	0.300 ± 0.020	0.250 ± 0.030	0.200 ± 0.020	0.170 ± 0.020
	К.С. Бобкова с соавт. (2015)				
Picea spp.*	0.414	0.335	0.256	0.158	–
	А.В. Климченко с соавт. (2011)				
Picea spp.**	0.370		0.288	0.206	
Abies spp.**	0.296		0.230	0.164	
	Т.М. Харпухаева, Л.В. Мухортова (2016)				
Abies sibirica	0.592 ± 0.002		0.396 ± 0.024	0.190 ± 0.007	

Примечание. Приведены средние значения и ошибка среднего. * – базисная плотность; ** – плотность в абсолютно сухом состоянии.

ния клеточных стенок (ГОСТ 16483.1-84). В таком случае о хрупкости образцов говорить не приходится (насыщенные влагой образцы обладают бóльшей эластичностью). Во-вторых, полученная нами плотность образца в абсолютно сухом состоянии всегда выше исходной базисной плотности. Это связано с разницей в объемах, поскольку относительно исходного состояния объ-

ем древесины при его полной объемной усушке может уменьшаться на 11–17% (Ефименко, 2006; Уголев, 2007). В некоторых публикациях (Харпухаева, Мухортова, 2016) трудно понять, какой показатель плотности был использован авторами. В-третьих, разные шкалы разложения не полностью соответствуют друг другу. Так, под пятой стадией в цитируемых работах (Harmon et al., 1986; Yatskov et al., 2003) понимают валежный ствол с полностью отсутствующей заболоневой и сильно разрушенной ядровой частью. Такого рода образцы мы встречали крайне редко, что также в нашем случае завышает плотность валежа пятой стадии разложения. В-четвертых, придерживаясь используемой классификации (Гордиенко, 1977), фрагментам валежа с мягкими внешними слоями древесины, которые были покрыты мхами и лишайниками, мы присваивали 4- или 5-ую стадию разложения. Однако как выяснилось позже при измерении плотности, такой валеж не всегда был равномерно подвержен деструкции по всему объему: его внутренние слои могли хорошо сохраниться, что завышало плотность КДО. Этому могли способствовать антибиотические свойства мхов и лишайников: их экстракты способны подавлять прорастание спор и развитие мицелия базидиомицетов (Вотинцева, Мухин, 2004, Харпухаева, Мухортова, 2016). Случаи, когда КДО обладали хорошо сохранившейся сердцевиной при сильно деструктурированной заболони и наоборот, отмечены и другими исследователями (Larjavaara, Muller-Landau, 2010).

Полученные результаты, показали значимую связь плотности КДО со стадией их разложения, что подтверждается в работах (Bond-Lamberty et al., 2003; Harmon et al., 2008; Aakala, 2010; Seedre et al., 2013; Бобкова и др., 2015; и др.). В то же время в исследованиях (Eaton, Sanchez, 2009) не установлено значимой корреляции стадий разложения с плотностью древесины. Подобное противоречие, наиболее вероятно, связано с различиями в исследуемых видах деревьев, условиях проведения экспериментов и применяемых методах.

Увеличение варьирования плотности древесины в пределах валежного ствола по мере его разложения связано с существованием микроместообитаний, различающиеся температурными и влажностными режимами, в результате чего разные участки ствола заселяются разными видами ксилотрофов и поэтому разлагаются с разной скоростью (Сафонов, 2003). Такая дифференциация увеличивается с течением времени. Кроме того, еще до падения ствол дерева неоднороден по плотности (Полубояринов, 1976; Усольцев и др., 2010). Из этого следует, что плотность субстрата для последующего пересчета в мортмассу целесообразнее всего рассчитывать как средневзвешенную по доле объема, находящейся на той или иной стадии деструкции. Использование упрощенных схем, игнорирующих неоднородность плотности в пределах ствола, может привести к значительным смещениям оценок мортмассы относительно истинных значений.

Взаимодействие факторов “зона × стадия разложения” во всех случаях статистически не значимо. Полученный результат позволяет сделать вывод, что, несмотря на значительное торможение деструкционных процессов на загрязненной территории (Воробейчик, 2002; Воробейчик, Пищулин, 2011), погибшее дерево проходит через те же стадии разложения, что и в фоновых условиях, только за больший промежуток времени. К тому же валежный субстрат – физико-химическая система, обладающая высокой буферной способностью, что может сглаживать как прямое, так и косвенное влияние промышленных нагрузок.

По результатам исследований можно заключить, что используемые в работе методы применимы не только к фоновым, но и к техногенно преобразованным древостоям. Следует учитывать, что основным критерием отнесения валежа к той или иной стадии разложения должно быть состояние древесины, тогда как косвенные признаки (степень покрытия ствола корой, всходами, мхами и лишайниками) менее надежны.

Влияние размеров субстратов на полученные выводы можно исключить. Модельные стволы отбирались в пределах всего диапазона варьирования их диаметров на площади. В ряде работ (Карелин, Уткин, 2006; Шорохова и др., 2009) установлена зависимость плотности валежа от его диаметра. Средние значения диаметра стволов (ель, пихта и ель + пихта) не различаются между зонами загрязнения ($F < 0.97$, $p > 0.38$), взаимодействие “зона × стадия” также статистически не значимо, как для 3-балльной ($F < 0.86$; $p > 0.49$), так и в случае 5-балльной ($F < 0.82$; $p > 0.58$) шкал.

Заключение. Из проверяемых гипотез только одна нашла свое подтверждение: вариабельность плотности в пределах валежного ствола выше на поздних стадиях деструкции. Две другие гипотезы не подтвердились. Так, характер и сила связи между диагностируемой стадией разложения КДО с его плотностью, а также вариабельность плотности в пределах ствола не зависят от зоны загрязнения. Это свидетельствует о возможности “автоматического” переноса шкал стадий разложения валежа на техногенно преобразованные древостои. Относительно малозатратные экспресс-методы определения стадий трансформации КДО дают ту же информацию, что и значительно более трудоемкое определение плотности КДО как индекса скорости деструкции древесины.

Для получения объективных оценок мортмассы в древостоях должны выполняться следующие условия: 1) использовать визуальные и тактильные оценки стадий разложения в разных биото-

пах должен один оператор; 2) перед началом работы необходима четкая формулировка каждого критерия шкалы; 3) основным критерием отнесения валежа к той или иной стадии разложения должно служить состояние древесины;4) если в пределах КДО оператор регистрирует несколько стадий деструкции, то каждому участку присваивается соответствующая стадия, с последующим вычислением ее доли в общем объеме (Шорохова и др., 2009); 5) при оценке запасов КДО лучше использовать базисную плотность древесины, что в дальнейшем, при пересчете объема на мортмассу, избавит от ввода поправок на усушку по объему.

***

Автор признателен Е.Л. Воробейчику за обсуждение и комментарии к тексту рукописи, В.С. Микрюкову за помощь в статистической обработке данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бергман И. Е. Биологическая продуктивность ели и пихты в градиенте атмосферных загрязнений на Урале: сравнительный анализ и составление таксационных таблиц: Дисс. ... канд. с.-х. наук (спец. 06.03.02). Екатеринбург: Уральский гос. лесотех. университет, 2011. 156 с.

Бергман И.Е., Воробейчик Е.Л. Влияние выбросов медеплавильного завода на формирование запаса и разложение крупных древесных остатков в елово-пихтовых лесах // Лесоведение. 2017. № 1. С. 24–38.

Бобкова К.С., Кузнецов М.А., Осипов А.Ф. Запасы крупных древесных остатков в ельниках средней тайги Европейского Северо-Востока // Известия высших учебных заведений. Лесной журн. 2015. № 2(344). С. 9–21.

Брындина Е.В. Действие выбросов медеплавильного завода на сообщества ксилотрофных базидиомицетов южной тайги // Сибирский экологический журн. 2000. № 6. С. 679–684.

Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонтов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург. Наука, 1994. 280 с.

Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В. Реакция лесных фитоценозов на техногенное загрязнение: зависимости доза-эффект // Экология. 1994. № 3. С. 31–43.

Воробейчик Е.Л. Изменение пространственной структуры деструкционного процесса в условиях атмосферного загрязнения лесных экосистем // Изв. РАН. Серия биологическая. 2002. № 2. С. 368–379.

Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. Влияние деревьев на скорость деструкции целлюлозы в почвах в условиях промышленного загрязнения // Почвоведение. 2011. № 5. С. 597–610.

Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448–458.

Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период снижения его выбросов // Почвоведение. 2017. № 8. С. 1009–1024.

Вотинцева А.А., Мухин В.А. Влияние экстрактивных соединений лишайников и листостебельных мхов на развитие базидиоспор и мицелия настоящего трутовика // Экология. 2004. № 5. С. 323–329.

Гордиенко П.В. Биотопическое распределение настоящего трутовика в хвойно-широколиственных лесах Сихотэ-Алиня // Лесоведение. 1977. № 6. С. 86–91.

ГОСТ 16483.1-84. ДРЕВЕСИНА. Метод определения плотности. М.: Изд-во стандартов, 1984. 5 с.

Ефименко В.М. Лесное товароведение: Практическое пособие по выполнению лабораторных работ по спецкурсу для студентов вузов специальности “Лесное хозяйство”. Гомель: Изд-во Гомельского гос. университета, 2006. 72 с.

Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Каганов В.В. Натурная и модельная оценки углерода валежа в лесах Костромской области // Лесоведение. 2013. № 4. С. 3–11.

Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. М.: Изд-во Московского университета, 2005. 448 с.

Кайгородова С.Ю., Воробейчик Е.Л. Трансформация некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. 1996. № 3. С. 187–193.

Карелин Д.В., Уткин А.И. Скорость разложения крупных древесных остатков в лесных экосистемах // Лесоведение. 2006. № 2. С. 26–33.

Климченко А.В., Верховец С.В., Слинкина О.А., Кошурникова Н.Н. Запасы крупных древесных остатков в среднетаежных экосистемах Приенисейской Сибири // География и природные ресурсы. 2011. № 2. С. 91–97.

Курбанов Э.А., Кранкина О.Н. Древесный детрит в сосновых насаждениях Среднего Заволожья // Известия высших учебных заведений. Лесной журн. 2001. № 4. С. 27–32.

Мордасов Д.М., Мордасов М.М. Технические измерения плотности сыпучих материалов: Учеб. пособие. Тамбов: Изд-во Тамбовского гос. техн. университета. 2004. 80 с.

Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 231 с.

Мухин В.А., Воронин П.Ю. Микогенное разложение древесины и эмиссия углерода в лесных экосистемах // Экология. 2007. № 1. С. 24–29.

Полубояринов О.И. Плотность древесины. М.: Лесная пром-сть, 1976. 160 с.

Прокаев В.И. Физико-географическое районирование Свердловской области. Свердловск: Изд-во Свердловского гос. пед. ин-та, 1976. 137 с.

Радюкина А.Ю. Влияние валежа на лесные почвы: Дис. ... канд. биол. наук (спец. 03.00.27). М.: МГУ им. М.В. Ломоносова, 2007. 119 с.

Сафонов М.А. Структура сообществ ксилотрофных грибов. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2003. 269 с.

Ставишенко И.В. Состояние лесных сообществ ксилотрофных грибов под воздействием промышленных аэрополлютантов // Экология. 2010. № 5. С. 397–400.

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

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

Тарасов М.Е. Методические подходы к определению скорости разложения древесного детрита // Лесоведение. 2002. № 5. С. 32–38.

Трофимов В.Н. Особенности распределения плотностей поселения и экологических группировок стволовых вредителей по стволу заселенного ими 557 дерева // Лесной вестник. Forestry bulletin. 2014. № 6. С. 164–171.

Уголев Б.Н. Древесиноведение и лесное товароведение: Учебник. М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2007. 351 с.

Усольцев В.А., Воробейчик Е.Л., Бергман И.Е. Биологическая продуктивность лесов Урала в условиях техногенного загрязнения: исследование системы связей и закономерностей. Екатеринбург: Уральский гос. лесотех. университет, 2012. 365 с.

Усольцев В.А., Бергман И.Е., Уразова А.Ф., Борников А.В., Жанабаева А.С., Воробейчик Е.Л., Колтунова А.И. Изменение продуктивности ассимиляционного аппарата деревьев в градиенте промышленных загрязнений на Среднем Урале // Известия Оренбургского гос. аграрного университета. 2010. № 1(25). С. 40–43.

Харпухаева Т.М., Мухортова Л.В. Динамика взаимодействия лишайников и стволового валежа в лесных экосистемах Восточного Прибайкалья // Сибирский экологический журнал. 2016. № 1. С. 148–163.

Швиденко А.З., Щепащенко Д.Г., Нильссон С. Оценка запасов древесного детрита в лесах России // Лесная таксация и лесоустройство. 2009. № 1(41). С. 133–147.

Шорохова Е.В., Шорохов А.А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Труды Санкт-Петербургского научно-исследовательского института лесного хозяйства. 1999. Вып. 1. С. 17–23.

Шорохова Е.В., Капица Е.А., Кузнецов А.А. Микогенный ксилолиз пней и валежа в таежных ельниках // Лесоведение, 2009. № 4. С. 24–33.

Angers V.A., Bergeron Y., Drapeau P. Morphological attributes and snag classification of four North American boreal tree species: relationships with time since death and wood density // Forest Ecology & Management. 2012. V. 263. P. 138–147.

Aakala T. Coarse woody debris in late-successional Picea abies forests in northern Europe: variability in quantities and models of decay class dynamics // Forest Ecology & Management. 2010. V. 260. P. 770–779.

Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S.T. Annual carbon flux from woody debris for a boreal black spruce fire chronosequence // J. Geophysical Research. 2003. V. 108. D 3. (art. No. 8220). P. 1–10.

Bütler R., Patty L., Le Bayon R.-C., Guenat C., Schlaepfer R. Log decay of Picea abies in the Swiss Jura Mountains of central Europe // Forest Ecology & Management. 2007. 242. P. 791–799.

Eaton R.J., Sanchez F.G. Quantitative and Qualitative Measures of Decomposition: Is There a Link? // Southern J. Applied Forestry. 2009. V. 33(3) P. 137–141.

Fasth B., Harmon M.E., Woodall C.W., Sexton J. Evaluation of Techniques for Determining the Density of Fine Woody Debris. USDA Forest Service Research Papers. 2010. NRS-11. 17 p.

Fögel R., Ogawa M., Trappe J. M. Terrestrial decomposition: a synopsis. US/IBP Coniferous Forest Biome Report 135. Seattle. WA: University of Washington, 1973. 12 p.

Graham S.A. The felled tree trunk as an ecological unit // Ecology. 1925. № 6. P. 397–411.

Hale C.M., Pastor J. Nitrogen content, decay rates, and decompositional dynamics of hollow versus solid hardwood logs in hardwood forests of Minnesota, U.S.A // Canadian J. Forest Research. 1998. V. 28. P. 1276–1285.

Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D., Anderson N.H., Cline S.P., Aumen N.G., Sedell J.R., Lienkaemper G.W., Cromack K.Jr., Cummins K.W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems // Advances in Ecological Research. 1986. V. 15. P. 133–302.

Harmon M.E., Ferrell W.K., Franklin J.F. Effects on carbon storage of conversion of old growth forests to young forests // Science. 1990. № 247. P. 699–702.

Harmon M.E., Krankina O.N., Sexton J. Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus decomposition dynamics // Canadian J. Forest Research. 2000. V. 30. P. 76–84.

Harmon M.E., Woodall C.W., Fasth B., Sexton J. Woody Detritus Density and Density Reduction Factors for Tree Species in the United States: A Synthesis // USDA Forest Service General Technical Report. 2008. NRS-29. 65 p.

Harmon M.E., Woodall C.W., Fasth B., Sexton J., Yatskov M. Differences Between Standing and Downed Dead Tree Wood Density Reduction Factors: A Comparison Across Decay Classes and Tree Species // USDA Forest Service Research Papers. 2011. NRS-15. 40 p.

Iwata R, Maro, T., Yonezawa Y., Yahagi T., Fujikawa Y. Period of Adult Activity and Response to Wood Moisture Content as Major Segregating Factors in the Coexistence of Two Conifer Longhorn Beetles, Callidiellum rufipenne and Semanotus bifasciatus (Coleoptera: Cerambycidae) // European J. Entomology. 2007. V. 104. P. 341–345.

Karjalainen L., Kuuluvainen T. Amount and diversity of coarse woody debris within a boreal forest landscape dominated by Pinus sylvestris in Vienansalo Wilderness, Eastern Fennoscandia // Silva Fennica. 2002. V. 36(1). P. 147–167.

Kozlov M.V. Changes in wind regime around a nickelcopper smelter at Monchegorsk, northwestern Russia // International J. Biometeorology. 2002. V. 46. № 2. P. 76–80.

Larjavaara M., Muller-Landau H.C. Comparison of decay classification, knife test, and two penetrometers for estimating wood density of coarse woody debris // Canadian J. Forest Research. 2010. V. 40. P. 2313–2321.

Means J.E., Cromack K., MacMillan P.C. Comparison of decomposition models using wood density of Douglas-fir logs // Canadian J. Forest Research. 1985. V. 15. P. 1092–1098.

Müller-Using S., Bartsch N. Decay dynamic of coarse and fine woody debris of a beech (Fagus sylvatica L.) forest in central Germany // Canadian J. Forest Research. 2009. V. 218. P. 287–296.

Norden B., Gotmark F., Tonneberg M., Ryberg M. Dead wood in semi-natural temperate broadleaved woodland: contribution of coarse and fine dead wood, attached dead

wood and stumps // Forest Ecology & Management. 2004. V. 194. P. 235–248.

Paletto A., Tosi V. Deadwood density variation with decay class in seven tree species of the Italian Alps // Scandinavian J. Forest Research. 2010. V. 25. P. 164–173.

Pyle C., Brown M.M. Heterogeneity of wood decay classes within hardwood logs // Forest Ecology & Management. 1999. № 114. P. 253–259.

Renvall P. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland // Karstenia. 1995. V. 35. P. 1–51.

Russell M.B., Fraver S., Aakala T., Gove J.H., Woodall C.W., D'Amato A.W., Ducey M.J. Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: a review // Forest Ecology & Management. 2015. V. 350. P. 107–128.

Sandström F., Petersson H., Kruys N., Göran S. Biomass conversion factors (density and carbon concentration) by decay classes for dead wood of Pinus sylvestris, Picea abies and Betula spp. in boreal forests of Sweden // Forest Ecology & Management. 2007. V. 243. P. 19–27.

Seedre M., Taylor A.R., Chen H.Y.H., Jõgiste K. Deadwood density of five boreal tree species in relation to field-assigned decay class // Forest Science. 2013. V. 59. P. 261–266.

Siitonen J. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: fennoscandian boreal forests as an example // Ecological Bulletins. 2001. V. 49. P. 11–41.

Sollins P. Input and decay of coarse woody debris in coniferous stands in western Oregon and Washington // Canadian J. Forest Research. 1982. V. 12. P. 18–28.

Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G. Biodiversity in Dead Wood. Cambridge University Press, 2012. 509 p.

Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M. Decomposition in terrestrial ecosystem. Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1979. 372 p.

Tobin B., Black K., McGurdy L. Nieuwenhuis M. Estimates of decay rates of components of coarse woody debris in thinned Sitka spruce forests // Forestry. 2007. V. 80. P. 455–469.

Woodall C.W., Likens G.C. Relationships between forest fine and coarse woody debris carbon stocks across latitudinal gradients in the United States as an indicator of climate change effects // Ecological Indicators. 2008. V. 8. P. 686–690.

Weggler K., Dobbertin M., Jüngling E., Kaufmann E., Thürig E. Dead wood volume to dead wood carbon: the issue of conversion factors // European J. Forest Research. 2012. V. 131. P. 1423–1438.

Yatskov M., Harmon M.E., Krankina O.N. A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia // Canadian J. Forest Research. 2003. V. 33. P. 1211–1226.

Applicability of the Fallen Trees Decomposition Scales to the Polluted Territories of Middle Ural

I. E. Bergman*

The Institute of plant and animal ecology of the USC RAS, 8 Marta st., 202, Yekaterinburg, 620144 Russia

**E-mail: 5554505@mail.ru*

The correlations were analyzed between the density of large wooden debris and their decomposition stages in areas of southern taiga spruce-fir stands with different levels of pollution, on territory affected by the emissions from the Middle Ural Copper Plant (Revda, Sverdlovsk Oblast). The variety of wood density within a fallen tree trunk as it decomposes was also studied, observing it in different decomposition stages and under different pollution levels. Nature and strength of relations between the diagnosed stage of fallen tree trunk's decomposition and its density does not depend on the pollution level of the area. Density variations within the body of a fallen tree trunk are more significant on later stages of decomposition and do not depend on the technogenic stress levels. The results suggest the use of the decomposition scales not only in undisturbed conditions, but also in technogenically transformed forest stands.

Keywords: industrial pollution, copper plant, large wooden debris, wood decomposition stages, spruce, fir, wood decomposition, wood density, dead-wood, fallen trees.

Acknowledgements: The materials for the research were collected with the financial support from RFBR (14-04-31488), the analysis and manuscript production were carried out within a framework of USC RAS complex research program (project № 18-4-4-9).

REFERENCES

Aakala T., Coarse woody debris in late-successional Picea abies forests in northern Europe: variability in quantities and models of decay class dynamics, *Forest Ecology & Management.*, 2010, Vol. 260, pp. 770–779.

Angers V.A., Bergeron Y., Drapeau P., Morphological attributes and snag classification of four North American boreal tree species: relationships with time since death and wood density, *Forest Ecology & Management*, 2012, Vol. 263, pp. 138–147.

Bergman I.E., *Biologicheskaya produktivnost' eli i pikhty v gradiente atmosfernykh zagryaznenii na Urale: sravnitel'nyi analiz i sostavlenie taksatsionnykh tablits: Diss. ... kand. s.-kh. nauk* (Biological productivity of a spruce and a fir in a gradient of an atmospheric pollution in Ural region: comparative analysis and valuation tables creation. Candidate's of

agricult. sci. thesis), Ekaterinburg: Ural'skii gos. lesotekh. universitet, 2011, 156 p.

Bergman I.E., Vorobeichik E.L., Vliyanie vybrosov medeplavil'nogo zavoda na formirovanie zapasa i razlozhenie krupnykh drevesnykh ostatkov v elovo-pikhtovykh lesakh (The effect of the cooper plant on the growing stock and decomposition of coarse woody debris in the spruce and fi woodland), *Lesovedenie*, 2017, No. 1, pp. 24–38.

Bobkova K.S., Kuznetsov M.A., Osipov A.F., Zapasy krupnykh drevesnykh ostatkov v el'nikakh srednei taigi Evropeiskogo Severo-Vostoka (Stock of coarse woody debris in spruce forests of the middle taiga in the European North-East), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2015, No. 2, pp. 9–21.

Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S.T., Annual carbon flux from woody debris for a boreal black spruce fire chronosequence, *Journal of Geophysical Research*, 2003, Vol. 108, Issue D23, pp. 1–10.

Bryndina E.V., Deistvie vybrosov medeplavil'nogo zavoda na soobshchestva ksilotrofnykh bazidiomitsetov yuzhnoi taigi (Impact of emissions from copper smelter on xylotrophic basidiomycetes in boreal forest), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2000, No. 6, pp. 679-684.

Bütler R., Patty L., Le Bayon R.-C., Guenat C., Schlaepfer R., Log decay of *Picea abies* in the Swiss Jura Mountains of central Europe, *Forest Ecology & Management*, 2007, Vol. 242, pp. 791–799.

Eaton R.J., Sanchez F.G., Quantitative and Qualitative Measures of Decomposition: Is There a Link?, *Southern Journal of Applied Forestry*, 2009, Vol. 33(3), pp. 137–141.

Efimenko V.M., *Lesnoe tovarovedenie: Prakticheskoe posobie po vypolneniyu laboratornykh rabot po spetskursu dlya studentov vuzov spetsial'nosti "Lesnoe khozyaistvo"* (Forest commodity research: A practical guide on performing the laboratory works for a special course for students of forest economy specialized universities), Gomel': Izd-vo Gomel'skogo gos. universiteta, 2006, 72 p.

Fasth B., Harmon M.E., Woodall C.W., Sexton J., *Evaluation of Techniques for Determining the Density of Fine Woody Debris*, Res. Pap. NRS-11. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station, 2010, 17 p.

Fögel R., Ogawa M., Trappe J.M., *Terrestrial decomposition: a synopsis*, Seattle. WA: University of Washington, 1973, US/IBP Coniferous Forest Biome Report 135, 12 p.

Gordienko P.V., Biotopicheskoe raspredelenie nastoyashchego trutovika v khvoino-shirokolistvennykh lesakh Sikhote-Alinya (Distribution of a tinder fungus by biotopes in mixed coniferous-deciduous forests of Sikhote-Alin), *Lesovedenie*, 1977, No. 6, pp. 86–91.

GOST 16483.1-84.

Graham S.A., The felled tree trunk as an ecological unit, *Ecology*, 1925, No. 6, pp. 397–411.

Hale C.M., Pastor J., Nitrogen content, decay rates, and decompositional dynamics of hollow versus solid hardwood logs in hardwood forests of Minnesota, U.S.A, *Canadian Journal of Forest Research*, 1998, Vol. 28, pp. 1276–1285.

Harmon M.E., Ferrell W.K., Franklin J.F., Effects on carbon storage of conversion of old growth forests to young forests, *Science*, 1990, No. 247, pp. 699–702.

Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D., Anderson N.H., Cline S.P., Aumen N.G., Sedell J.R., Lienkaemper G.W., Cromack Jr.K., Cummins K.W., Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems, In: *Advances in ecological research* Orlando: Academic Press, 1986, Vol. 15, pp. 133–302 (343 p.).

Harmon M.E., Krankina O.N., Sexton J., Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus decomposition dynamics, *Canadian J. Forest Research*, 2000, Vol. 30, No. 1, pp. 76-84.

Harmon M.E., Woodall C.W., Fasth B., Sexton J., *Woody Detritus Density and Density Reduction Factors for Tree Species in the United States: A Synthesis*, NRS-29, USDA Forest Service General Technical Report, 2008, 65 p.

Harmon M.E., Woodall C.W., Fasth B., Sexton J., Yatskov M., *Differences Between Standing and Downed Dead Tree Wood Density Reduction Factors: A Comparison Across Decay Classes and Tree Species,* 2011, NRS-15, USDA Forest Service Research Papers, 40 p.

Iwata R., Maro, T., Yonezawa Y., Yahagi T., Fujikawa Y., Period of Adult Activity and Response to Wood Moisture Content as Major Segregating Factors in the Coexistence of Two Conifer Longhorn Beetles, Callidiellum rufipenne and Semanotus bifasciatus (Coleoptera: Cerambycidae), *European J. Entomology*, 2007, Vol. 104, pp. 341–345.

Kaigorodova S.Y., Vorobeichik E.L., Changes in certain properties of grey forest soil polluted with emissions from a copper-smelting plant, *Russian J. Ecology*, 1996, Vol. 27, No. 3, pp. 177–183.

Karelin D.V., Utkin A.I., Skorost' razlozheniya krupnykh drevesnykh ostatkov v lesnykh ekosistemakh (Decomposition rate of coarse wood debris in forest ecosystems), *Lesovedenie*, 2006, No. 2, pp. 26–33.

Karjalainen L., Kuuluvainen T., Amount and diversity of coarse woody debris within a boreal forest landscape dominated by *Pinus sylvestris* in Vienansalo Wilderness, Eastern Fennoscandia, *Silva Fennica*, 2002, Vol. 36(1), pp. 147–167.

Kharpukhaeva T.M., Mukhortova L.V., Dynamics of interaction between lichens and fallen deadwood in forest ecosystems of the eastern Baikal region, *Contemporary Problems of Ecology*, 2016, Vol. 9, No. 1, pp. 125–139.

Klimchenko A.V., Verkhovets S.V., Slinkina O.A., Koshurnikova N.N., Zapasy krupnykh drevesnykh ostatkov v srednetaezhnykh ekosistemakh Prieniseiskoi Sibiri (Stock of large wooden debris in the ecosystems of middle taiga), *Geografiya i prirodnye resursy*, 2011, No. 2, pp. 91–97.

Kozlov M.V., Changes in wind regime around a nickelcopper smelter at Monchegorsk, northwestern Russia, *International Journal of Biometeorology*, 2002, Vol. 46, No. 2, pp. 76–80.

Kurbanov E.A., Krankina O.N., Drevesnyi detrit v sosnovykh nasazhdeniyakh Srednego Zavolzh'ya (Wood detritus in pine stands of Middle Volga area), *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2001, No. 4, pp. 27–32.

Larjavaara M., Muller-Landau H.C., Comparison of decay classification, knife test, and two penetrometers for estimating wood density of coarse woody debris, *Canadian Journal of Forest Research*, 2010, Vol. 40, pp. 2313–2321.

Means J.E., Cromack K., Macmillan P.C., Comparison of decomposition models using wood density of Douglas-fir logs, *Canadian J. Forest Research*, 1985, Vol. 15, pp. 1092–1098.

Mordasov D.M., Mordasov M.M., *Tekhnicheskie izmereniya plotnosti sypuchikh materialov* (Technical measurements

of the loose materials density), Tambov: Izd-vo Tambovskogo gos. tekhn. universiteta, 2004, 80 p.

Mukhin V.A., *Biota ksilotrofnykh bazidiomitsetov Zapadno-Sibirskoi ravniny* (Xylotrophic basidiomycetes biota in West Siberian Plain), Ekaterinburg: Nauka, 1993, 231 p.

Mukhin V.A., Voronin P.Y., Mycogenic decomposition of wood and carbon emission in forest ecosystems, *Russian J. Ecology*, 2007, Vol. 38, No. 1, pp. 22–26.

Müller-Using S., Bartsch N., Decay dynamic of coarse and fine woody debris of a beech (*Fagus sylvatica* L.) forest in central Germany, *Canadian J. Forest Research*, 2009, Vol. 218, pp. 287–296.

Norden B., Gotmark F., Tonneberg M., Ryberg M., Dead wood in semi-natural temperate broadleaved woodland: contribution of coarse and fine dead wood, attached dead wood and stumps, *Forest Ecology & Management*, 2004, Vol. 194, pp. 235–248.

Paletto A., Tosi V., Deadwood density variation with decay class in seven tree species of the Italian Alps, *Scandinavian J. Forest Research*, 2010, Vol. 25, pp. 164–173.

Poluboyarinov O.I., *Plotnost' drevesiny* (The density of wood), M.: Lesnaya promyshlennost', 1976, 159 p.

Prokaev V.I., *Fiziko-geograficheskoe raionirovanie Sverdlovskoi oblasti* (Physio-geographic zoning of the Sverdlovsk Oblast), Sverdlovsk: Izd-vo Sverdlovskogo gos. ped. in-ta, 1976, 137 p.

Pyle C., Brown M.M., Heterogeneity of wood decay classes within hardwood logs, *Forest Ecology & Management*, 1999, No. 114, pp. 253–259.

Radyukina A.Y., *Vliyanie valezha na lesnye pochvy: Dis. ... kand. biol. nauk* (Fallen trees impact on forest soils. Candidate's of biol. sci. thesis), M.: MGU im. M.V. Lomonosova, 2007, 119 p.

Renvall P., Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland, *Karstenia*, 1995, Vol. 35, pp. 1–51.

Russell M.B., Fraver S., Aakala T., Gove J.H., Woodall C.W., D'amato A.W., Ducey M.J., Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: a review, *Forest Ecology & Management*, 2015, Vol. 350, pp. 107–128.

Safonov M.A., *Struktura soobshchestv ksilotrofnykh gribov* (Structure of xylotrophic fungi communities), Ekaterinburg: Izd-vo UrO RAN, 2003, 269 p.

Sandström F., Petersson H., Kruys N., Göran S., Biomass conversion factors (density and carbon concentration) by decay classes for dead wood of *Pinus sylvestris*, *Picea abies* and *Betula* spp. in boreal forests of Sweden *Forest Ecology & Management*, 2007, Vol. 243, pp. 19–27.

Shorokhova E.V., Kapitsa E.A., Kuznetsov A.A., Mikogennyi ksiloliz pnei i valezha v taezhnykh el'nikakh (Mycogenic xylosis of stumps and slash in taiga spruce forests), *Lesovedenie*, 2009, No. 4, pp. 24–33.

Shorokhova E.V., Shorokhov A.A., Kharakteristika klassov razlozheniya drevesnogo detrita eli, berezy i osiny v el'nikakh podzony srednei taigi (Features of the woody debris decomposition classes of spruce, birch and aspen in spruce forests of subdomain of middle taiga), *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaistva*, 1999, No. 1, pp. 17–23.

Shvidenko A.Z., Shchepashchenko D.G., Nilsson S., Otsenka zapasov drevesnogo detrita v lesakh Rossii (Assessment of woody detritus in forests of Russia), *Lesnaya taksatsiya i lesoustroistvo*, 2009, Vol. 1, No. 41, pp. 133–147.

Siitonen J., Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: fennoscandian boreal forests as an example, *Ecological Bulletins*, 2001, Vol. 49, pp. 11–41.

Sollins P., Input and decay of coarse woody debris in coniferous stands in western Oregon and Washington, *Canadian J. Forest Research*, 1982, Vol. 12, pp. 18–28.

Stavishenko I.V., The state of forest xylotrophic fungal communities exposed to industrial air pollutants, *Russian J. Ecology*, 2010, Vol. 41, No. 5, pp. 445–449.

Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G., *Biodiversity in dead wood*, N.Y.: Cambrigde University Press, 2012, 509 p.

Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G., *Biodiversity in dead wood*, N.Y.: Cambrigde University Press, 2012, 509 p.

Storozhenko V.G., Datirovka razlozheniya valezha eli (Dating of spruce brushwood decay), *Ekologiya*, 1990, No. 6, pp. 66–69.

Storozhenko V.G., *Ustoichivye lesnye soobshchestva: teoriya i eksperiment* (Sustainable forest communities: theory and experiment), Moscow: Grif i K, 2007, 190 p.

Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M., *Decomposition in terrestrial ecosystem*, Oxford: Blackwell Scientific Publication, 1979, 372 p.

Tarasov M.E., Metodicheskie podkhody k opredeleniyu skorosti razlozheniya drevesnogo detrita (Methodical approaches to estimating the rate of coarse woody debris decomposition), *Lesovedenie*, 2002, No. 5, pp. 32–38.

Tobin B., Black K., Mcgurdy L., Nieuwenhuis M., Estimates of decay rates of components of coarse woody debris in thinned Sitka spruce forests, *Forestry*, 2007, Vol. 80, pp. 455–469.

Trofimov V.N., Osobennosti raspredeleniya plotnostei poseleniya i ekologicheskikh gruppirovok stvolovykh vreditelei po stvolu zaselennogo imi dereva (Distribution of xylophages insects on a tree trunks and features of ecological groups), *Lesnoi vestnik. Forestry bulletin*, 2014, No. 6, pp. 164–171.

Ugolev B.N., *Drevesinovedenie i lesnoe tovarovedenie* (Wood science and forest commodity science), M.: GOU VPO MGUL, 2007, 351 p.

Usol'tsev V.A., Bergman I.E., Urazova A.F., Bornikov A.V., Zhanabaeva A.S., Vorobeichik E.L., Koltunova A.I., Izmenenie produktivnosti assimilyatsionnogo apparata derev'ev v gradiente promyshlennykh zagryaznenii na Srednem Urale (Change of tree foliage productivity along industrial pollution gradient in the Middle Urals), *Izvestiya Orenburgskogo gos. agrarnogo universiteta*, 2010, Vol. 1. No. 25, pp. 40–43.

Usol'tsev V.A., Vorobeichik E.L., Bergman I.E., *Biologicheskaya produktivnost' lesov Urala v usloviyakh tekhnogennogo zagryazneniya: issledovanie sistemy svyazei i zakonomernostei* (Biological productivity of Ural forests under conditions of air pollutions: an investigation of a system of regularities), Yekaterinburg: Izd-vo UGLTU, 2012, 365 p.

Vorobeichik E.L., Izmenenie prostranstvennoi struktury destruktsionnogo protsessa v usloviyakh atmosfernogo zagryazneniya lesnykh ekosistem (Changes in the spatial structure of the destruction process under the conditions of atmospheric pollution of forest ecosystems), *Izv. RAN. Seriya biologicheskaya*, 2002, No. 2, pp. 368–379.

Vorobeichik E.L., Kaigorodova S.Yu., Mnogoletnyaya dinamika soderzhaniya tyazhelykh metallov v verkhnikh gori-

zontakh pochv v raione vozdeistviya medeplavil'nogo zavoda v period snizheniya ego vybrosov (Long-term dynamics of heavy metals content in upper layers of soils from ner the copper plant during the periods of decreased emissions), *Pochvovedenie*, 2017, No. 8, pp. 1009–1024.

Vorobeichik E.L., Khantemirova E.V., Reaktsiya lesnykh fitotsenozov na tekhnogennoe zagryaznenie: zavisimosti doza-effekt (Reaction of forest phytocenoses to technogenic pollution: Dose-effect dependencies), *Ekologiya*, 1994, No. 3, pp. 31–43.

Vorobeichik E.L., Pishchulin P.G., Effect of trees on the decomposition rate of cellulose in soils under industrial pollution, *Eurasian Soil Science*, 2011, Vol. 44, No. 5, pp. 547–560.

Vorobeichik E.L., Sadykov O.F., Farafontov M.G., *Ekologicheskoe normirovanie tekhnogennykh zagryaznenii nazemnykh ekosistem (lokal'nyi uroven')* (Local ecological standardization of technogenic pollution of land ecosystems), 1994, 280 p.

Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V., Bergman I.E., Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions, *Russian J. Ecology*, 2014, Vol. 45, No. 6, pp. 498–507.

Votintseva A.A., Mukhin V.A., Effect of extractive compounds from lichens and mosses on the development of basidiospores and mycelium of tinder fungus, *Russian J. Ecology*, 2004, Vol. 35, No. 5, pp. 283–289.

Weggler K., Dobbertin M., Jüngling E., Kaufmann E., Thürig E., Dead wood volume to dead wood carbon: the issue of conversion factors, *European J. Forest Research*, 2012, Vol. 131, pp. 1423–1438.

Woodall C.W., Likens G.C., Relationships between forest fine and coarse woody debris carbon stocks across latitudinal gradients in the United States as an indicator of climate change effects, *Ecological Indicators*, 2008, Vol. 8, pp. 686–690.

Yatskov M., Harmon M.E., Krankina O.N., A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia, *Canadian J. Forest Research*, 2003, Vol. 33, pp. 1211–1226.

Zamolodchikov D.G., Grabovskii V.I., Kaganov V.V., Naturnaya i model'naya otsenki ugleroda valezha v lesakh Kostromskoi oblasti (Natural and Model Assessment of Carbon Pool in Slash of Forests in Kostroma Region), *Lesovedenie*, 2013, No. 4, pp. 3–11.

Zvyagintsev D.G., Bab'eva I.P., Zenova G.M., *Biologiya pochv* (Soil Biology), M.: Izd-vo Moskovskogo universiteta, 2005, 448 p.