

УДК 630*181.9(470.22)

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЗАПАСОВ КРУПНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ОСТАТКОВ В СОСНЯКАХ ЧЕРНИЧНЫХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ

© 2021 г. С. А. Мошников^{а, *}, В. А. Ананьев^а, И. В. Ромашкин^{а, **}

^аИнститут леса — обособленное подразделение ФГБУН Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр РАН”, Россия 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

*e-mail: moshniks@krc.karelia.ru

**e-mail: ivanromashkin199@gmail.com

Поступила в редакцию 24.01.2020 г.

После доработки 06.10.2020 г.

Принята к публикации 07.10.2020 г.

Цель исследования заключалась в уточнении запасов, оценке возрастных изменений и выявлении закономерностей в динамике численности, запасов и структуры крупных древесных остатков в сосняках черничных южной части Республики Карелия, относящейся к подзоне средней тайги. На основе анализа данных 160 пробных площадей установлено, что с возрастом количество крупных древесных остатков сокращается в среднем с 1525 ($SE \pm 12$) шт/га в молодняках до 805 ($SE \pm 13$) шт/га в приспевающих и 507 ($SE \pm 7$) шт/га в перестойных насаждениях. Запасы древесного детрита, наоборот, возрастают с 21 ($SE \pm 2.6$) м³/га в молодняках до 32 ($SE \pm 2.9$) м³/га в приспевающих и 69 ($SE \pm 6.8$) м³/га в перестойных. Имеются отличия в их компонентном составе: по числу стволов в молодняках и средневозрастных древостоях преобладает сухостой, в дальнейшем наблюдается постепенное нарастание доли валежа; по запасу во всех группах возраста, кроме средневозрастных, превалирует валеж. С увеличением возраста древостоя отмечается постепенное повышение степени деструкции древесины крупных древесных остатков.

Ключевые слова: лесные экосистемы, крупные древесные остатки, запас, разложение, возрастная динамика, сухостой, валеж, углеродный баланс

DOI: 10.31857/S0367059721020086

К крупным древесным остаткам (КДО) обычно относят сухостойные и валежные стволы, пни, а также обломки, крупные сучья и корни древесных растений. КДО являются важной и неотъемлемой частью лесного биогеоценоза. Известна ценность КДО для сохранения биологического разнообразия — они служат местообитанием для многих видов живых организмов [1–4], а древесный детрит — источником органического вещества почвы [5]. Считается, что валежная древесина формирует благоприятные условия для естественного возобновления древесных пород, в частности ели [6].

В последние десятилетия, на фоне все ярче проявляющейся актуальности проблем, связанных с изменением климата Земли, особое значение приобрела оценка роли древесного детрита в круговороте углерода лесных экосистем, поскольку его особенностью является не только длительное депонирование углерода, но и постепенное, обусловленное множеством факторов его высвобождение в процессе деструкции древесины. При этом величины запасов КДО в лесах России, а также темпы накопления и потери органического

вещества в ходе их разложения исследованы недостаточно [7–9]. Более того, при расчетах запаса древесного детрита зачастую используются таблицы хода роста или как постоянный процент по отношению к живой биомассе [10]. По мнению Р.Ф. Трейфельда и О.Н. Кранкиной [11], одной из основных причин расхождений в существующих оценках общих запасов и потоков углерода в лесах является именно недостаток информации о запасах КДО. Согласно данным L. Heath et al. [12], более 13% углерода лесов США сосредоточено в мертвом органическом веществе. Именно поэтому оценка запасов древесного детрита имеет решающее значение для национальной отчетности и мониторинга [13].

К настоящему времени опубликовано большое количество результатов исследований КДО в России и мире [14–16 и др.]. Большая их часть касается запасов древесного детрита и сосредоточенной в нем массы углерода. Однако работ, в которых рассматриваются численность, запасы и структура КДО, а также динамика показателей в широком возрастном диапазоне, основанных на обширном полевом материале, крайне мало [17, 18].

Таблица 1. Характеристика классов разложения [19, 20]

Классы разложения	Показатели
1	Древесина здоровая или первой стадии ксилолиза. Встречаются участки с гнилью второй стадии, занимающие менее 10% объема образца. Чаще всего это заболонная коррозия (белая гниль) или деструкция (бурая гниль). Стволы могут быть как в коре, так и без нее вследствие поселения стволовых насекомых. Плодовых тел дроворазрушающих грибов нет. Могут встречаться только эпифитные лишайники
2	Древесина на 10–100% поражена гнилью второй стадии; могут встречаться участки третьей стадии, занимающие 5–10% объема образца. Остальная древесина здоровая. На стволах появляются плодовые тела дроворазрушающих грибов, мхи и лишайники
3	Древесина третьей стадии ксилолиза (мягкая гниль) занимает от 10 до 100% объема, остальная древесина второй стадии или здоровая. В древесине могут наблюдаться включения грибного мицелия, небольшие ямки и трещинки. Встречаются плодовые тела дроворазрушающих грибов. Проективное покрытие мхов, лишайников и высших растений может достигать 100%. Появляются всходы высших растений
4	Древесина третьей стадии ксилолиза. При деструкции (бурой гнили) начинаются процессы гумификации. При пестрой гнили образуются микропустоты, древесина окрашивается в бурый цвет. При белой гнили древесина расщепляется на отдельные волокна. Другие признаки, как и для третьего класса разложения
5	Тип и границы гнили трудно различимы. Продолжается процесс гумификации. Пятый класс разложения соответствует примерно третьей фазе гумификации. Форма ствола сильно изменена. Плодовые тела дроворазрушающих грибов отсутствуют или очень старые. Растительность на стволах аналогична напочвенной растительности, с большим количеством всходов и подрастающих древесных растений

Таким образом, цели настоящей работы заключались в следующем:

- уточнение запасов крупных древесных остатков в сосняках черничных средней тайги;
- оценка возрастных изменений и выявление закономерностей в динамике численности, запасов и структуры древесного детрита;
- оценка возможности использования данных по изменению текущей густоты древостоя при расчетах количества и запаса КДО.

Проведенное нами исследование в дальнейшем позволит создать более целостную картину для лесов РФ и в конечном итоге повысить точность оценки компонентов их углеродного баланса. Кроме того, полученные результаты расширят понимание процессов трансформации органического вещества в лесных экосистемах, что принесет вклад в теорию лесной экологии.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в восьми районах, расположенных в южной части Республики Карелия, или в более широком географическом аспекте – в пределах подзоны средней тайги, на постоянных и временных пробных площадях (ПП) Института леса Карельского научного центра РАН (ИЛ КарНЦ РАН). Форма пробных площа-

дей была прямоугольной или круговой постоянного радиуса: площадь временных ПП составляла 400–800 м², постоянных – 2000–4000 м². На пробных площадях производили сплошной пересчет растущей части древостоя (начиная со ступени толщиной 4 см), измерение высот, описание подраста, подлеска и живого напочвенного покрова по общепринятым в таксации методикам. Крупные древесные остатки учитывали раздельно по компонентам: сухостой – по двухсантиметровым ступеням толщины, валеж – путем обмера длины и диаметра в верхнем и нижнем концах бревна. Минимальный диаметр учетных стволов КДО составлял 2 см. Учет КДО осуществлялся в соответствии со шкалой (табл. 1), разработанной Е. Шороховой с соавт. [19, 20].

Исследования проводили во всех основных типах леса Карелии, но в настоящей работе использованы результаты обработки данных ПП, заложенных в черничном типе. Необходимость выделения черничного типа было продиктовано в первую очередь его широкой представленностью в средней тайге. Кроме того, в ранее проведенном нами исследовании [17] использовались обобщенные данные, полученные в сосняках широкого спектра лесорастительных условий – от лишайниковых до сфагновых типов леса, что существенно затрудняет анализ собранных данных. Общее коли-

чество ПП составило 165, диапазон возрастов обследованных насаждений – 15–160 лет.

В ходе камеральной обработки рассчитывали основные таксационные показатели насаждения (состав, густота, средние диаметр и высота, абсолютная и относительная полнота, наличный запас, класс бонитета и т.д.) и запас мертвой древесины. Объемы стволов растущих деревьев и сухостоя рассчитывали по формулам [21]:

$$\begin{aligned} & \text{сосна: } ((H + 2)/2.2) \times \\ & \times (0.02 + 0.073D_{1.3} + 0.0695D_{1.3}^2)/1000; \end{aligned} \quad (1)$$

$$\begin{aligned} & \text{ель: } ((H + 2)/2.2) \times \\ & \times (0.14 + 0.05D_{1.3} + 0.0716D_{1.3}^2)/1000; \end{aligned} \quad (2)$$

$$\begin{aligned} & \text{береза: } ((H + 2)/2.2) \times \\ & \times (0.02 + 0.067D_{1.3} + 0.0675D_{1.3}^2)/1000, \end{aligned} \quad (3)$$

где H – высота дерева, м; $D_{1.3}$ – диаметр на высоте груди (1.3 м), см.

Объем валежа определяли аналогично или, когда в границах ПП находилась только часть ствола, по формуле усеченного конуса. Для более детального анализа данных их обработку проводили по массовым материалам таксации насаждений и сгруппированным данным (с распределением на группы возраста). Группировку осуществляли в соответствии с Приказом Рослесхоза № 105 “Об установлении возрастов рубок” [22], согласно которому возраст рубки в эксплуатационных лесах Карельского таежного района третьего и выше классов бонитета составляет 81 год. Таким образом, к молоднякам были отнесены насаждения в возрасте до 40 лет (I, II классы возраста), средневозрастными – 41–60 лет (III), приспевающим – 61–80 лет (IV), спелым – 81–120 лет (V, VI) и перестойным – 121 год и старше. При необходимости применения в расчетах точного возраста использована середина группы возраста: для молодняков – 20 лет, средневозрастных – 50 лет, приспевающих – 70 лет, спелых – 100 лет, перестойных (условно) – 140 лет, т.е. длительность временных периодов составила 30 лет между группами “молодняки” и “средневозрастные”, 20 лет – “средневозрастные” и “приспевающие”, 30 лет – “приспевающие” и “спелые”, 40 лет – “спелые” и “перестойные”.

Статистическую обработку данных, а также создание графических материалов осуществляли в программном пакете R [23]. Данные были проверены на нормальность распределения с помощью теста Шапиро-Уилка (Shapiro-Wilk's W test) и при необходимости приведены к нормальному распределению с помощью преобразования Бокса-Кокса (Box-Cox transformation). Для выявления статистических связей между запасом древесного детрита и таксационными показателями насаждений выполнены корреляционный, регрессионный и од-

нофакторный дисперсионный (one-way ANOVA) анализы. В ходе дисперсионного анализа [24] на основе анализа F -критерия Фишера с последующим использованием многогранного теста Дункана (Duncan test) оценивали зависимость запаса КДО от возраста (5 групп). Анализ распределения запаса сухостоя и валежа по классам разложения в группах возраста осуществляли с использованием критерия Манна-Уитни (Mann-Whitney U -test), численности стволов сухостоя и валежа по классам разложения в группах возраста – с использованием критерия χ^2 Пирсона (Pearson's chi-squared test).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследование позволило оценить количественные и качественные изменения запаса крупных древесных остатков в сосняках черничных. В целом запасы КДО на ПП колеблются в широких пределах – от 2 до 198 м³/га и в среднем (без учета возраста древостоя) составляют 49 м³/га. Высокая вариабельность показателя отмечалась и ранее [25, 26].

Количество пробных площадей по группам возраста, усредненная таксационная характеристика древостоев и основные показатели КДО приведены в табл. 2. Сравнение с региональными таблицами хода роста [27, 28] подтвердило, что динамика основных таксационных показателей (запаса, численности, средних диаметра и высоты) в целом соответствует соснякам черничным II–III классов бонитета. Далее рассмотрены особенности возрастной динамики количественных и качественных показателей КДО.

Численность ($N_{\text{КДО}}$). В целом изменение количества стволов КДО закономерно характеризуется нисходящим трендом – показатель снижается с 1.5 тыс. шт/га в молодняках до 0.5 тыс. шт/га в перестойных насаждениях (рис. 1). Наиболее активно показатель сокращается в насаждениях 50–70-летнего возраста – почти на 30 шт на 1 га в год. В дальнейшем темпы сокращения $N_{\text{КДО}}$ падают в среднем до 8 шт/га в год к возрасту 100 лет и до 3–4 шт/га – к 140 годам. Таким образом, в течение исследованного периода развития древостоя общая численность КДО снижается почти в 3 раза, при этом наиболее интенсивно изменяется сухостойная часть – почти в 6 раз, тогда как количество валежа уменьшается менее чем в 1.5 раза.

Существенные возрастные изменения претерпевает также соотношение численности сухостой/валеж. В молодняках две трети крупного древесного детрита представлено сухостойными стволами. В средневозрастных насаждениях соотношение практически выравнивается и в дальнейшем превалирует уже валежная древесина (61% общего количества КДО в спелых и 68% – в перестойных насаждениях).

Таблица 2. Наличный (растущий) запас древостоя, запас и численность КДО сосняков черничных средней тайги (средние значения \pm стандартная ошибка)

Группа возраста	Средние		Густота древостоя, шт/га	Наличный запас, м ³ /га	Запас КДО, м ³ /га		Количество стволов КДО, шт/га	
	$D_{1,3}$, см	H , м			сухой	валеж	сухой	валеж
Молодняки	10.0 \pm 0.6	9.1 \pm 2.5	4206 \pm 338	118 \pm 4	9.2 \pm 2.3	11.6 \pm 2.1	999 \pm 95	526 \pm 44
Средневозрастные	14.2 \pm 0.8	16.4 \pm 0.7	2409 \pm 270	264 \pm 4	17.8 \pm 3.3	13.6 \pm 2.4	765 \pm 71	631 \pm 54
Приспевающие	19.0 \pm 1.0	20.5 \pm 1.0	1493 \pm 72	298 \pm 7	14.4 \pm 2.6	18.0 \pm 2.1	326 \pm 22	479 \pm 50
Спелые	25.4 \pm 1.0	23.6 \pm 0.6	1195 \pm 45	376 \pm 7	26.1 \pm 5.6	27.4 \pm 4.1	248 \pm 21	396 \pm 37
Перестойные	33.7 \pm 1.0	26.1 \pm 0.6	913 \pm 31	482 \pm 10	31.6 \pm 5.7	37.2 \pm 6.8	160 \pm 18	347 \pm 26

Важной теоретической составляющей данного исследования представляется сопоставление среднего количества стволов КДО с динамикой численности растущих деревьев – текущим отпадом, вычисленным как разность густоты древостоя в смежных группах возраста. Анализ данных проведен во всех группах возраста, кроме молодняков, из-за объективной причины – отсутствия информации. Полученные результаты выявили явную несогласованность процессов естественного изреживания и накопления КДО. В средне-

возрастных насаждениях количество регистрируемого крупного древесного детрита примерно на 30% меньше величины изменения густоты насаждения. Показатели выравниваются примерно к возрасту 70 лет (группа приспевающих), далее – в спелых и перестойных насаждениях, численность КДО в 1.5–2 раза превышает величину отпада.

Запас ($M_{\text{КДО}}$). По сравнению с численностью этот показатель с возрастом статистически значимо увеличивается – с 21 м³/га в молодняках до 54 м³/га в спелых и 69 м³/га – в перестойных насаждениях.

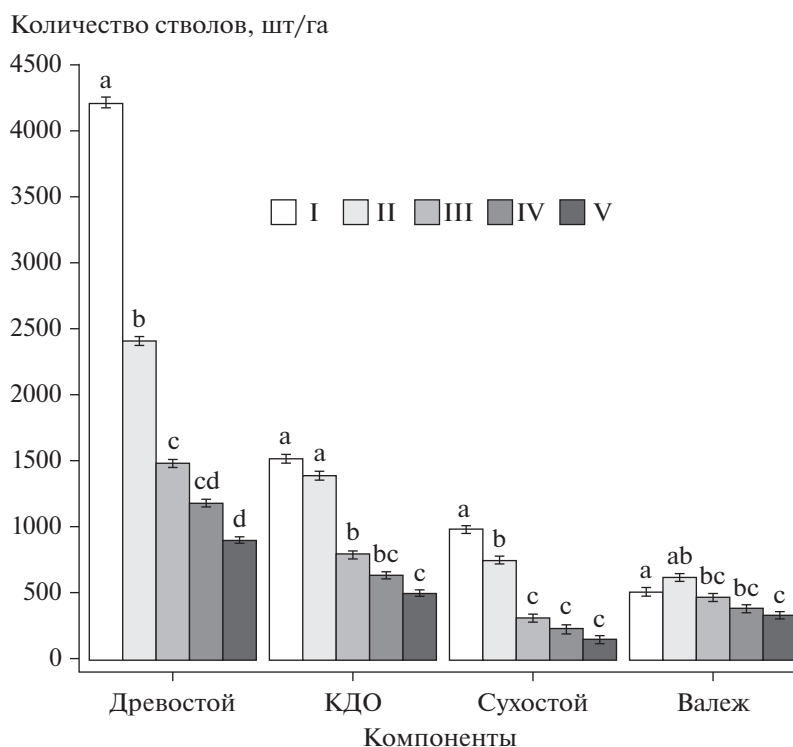


Рис. 1. Возрастная динамика численности стволов древостоя и крупных древесных остатков (с разделением на сухой и валеж) в сосняках черничных средней тайги (средние значения \pm стандартная ошибка). Буквами обозначены статистически значимые различия между группами возраста для каждого из показателей, установленные на основе дисперсионного анализа и теста Дункана. Группы возраста: I – молодняки, II – средневозрастные, III – приспевающие, IV – спелые, V – перестойные.

Указанная закономерность прослеживается во всем исследованном возрастном диапазоне (15–160 лет) и подтверждается результатами дисперсионного анализа: $F_{1;4} = 12.9$, $p < 0.0001$ (рис. 2). При этом в несколько большей степени с возрастом коррелирует запас валежа, чем сухостоя (R составила 0.47 и 0.33 соответственно; $p < 0.05$). По отношению к наличному (растущему) запасу древостоя ($M_{\text{нал}}$) $M_{\text{КДО}}$ составляет 11–17%. Запас сухостоя колеблется в пределах 5–8% $M_{\text{нал}}$, не проявляя какой-либо закономерности: запас валежа характеризуется наибольшим относительным показателем в молодняках – 9.8% и резким (до 5.2%) снижением в средневозрастных насаждениях и тенденцией к росту в дальнейшем.

На наш взгляд, весьма важным элементом оценки запасов КДО, а в дальнейшем и углерода, является зависимость $M_{\text{КДО}}$ от запаса древостоя. Это позволит существенно упростить дальнейшие расчеты, в частности при оценке запасов КДО и соответствующего пула углерода лесов на основании данных Государственного лесного реестра. На рис. 3 представлена зависимость между исследуемыми показателями. Увеличение запаса стволовой древесины сопровождается соответствующим изменением запаса КДО, что обусловлено усилением внутри- и межвидовой конкуренции и увеличением размера стволов отпада. Наиболее точно зависимость показателей описывается экспоненциальной функцией (см. рис. 3). Использование линейной функции, несмотря на практически равную величину коэффициента детерминации, приводит к отрицательным значениям запасов КДО при запасае древостоя менее 50 м³/га.

Соотношение сухостой/валеж. В молодняках сухостой и валеж представлены относительно равномерно. В результате интенсивной конкуренции в этом возрасте пул сухостоя в основном сформирован за счет стволов наименьших ступеней толщины. Состав валежа заметно отличается – сюда, кроме тонкомера, добавляются сохранившиеся пни и стволы дорубочного происхождения, что проявляется в различиях между средними объемами стволов – 0.009 м³ для сухостоя и 0.022 м³ для валежа.

В средневозрастных насаждениях наблюдается существенное, почти двукратное увеличение запаса сухостоя, тогда как запас валежа повышается незначительно – менее чем на 20%. Распределение по запасу в этом возрасте сближается с распределением по числу стволов, т.е. объемы стволов сухостоя и валежа почти выравниваются (0.023 и 0.022 м³ соответственно). В насаждениях более старшего возраста наблюдается постепенное нарастание доли валежной древесины на фоне дальнейшего усиления разрыва между средними объемами стволов КДО (0.105 и 0.070 м³ в спе-

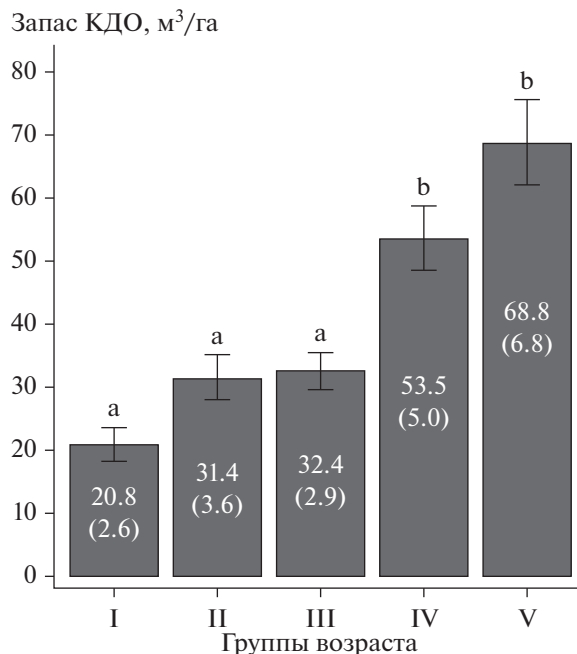


Рис. 2. Зависимость запаса КДО от возраста древостоя в сосняках черничных средней тайги (средние значения \pm стандартная ошибка). Буквами обозначены статистически значимые различия между группами возраста, установленные на основе дисперсионного анализа и теста Дункана. Группы возраста: I – молодняки, II – средневозрастные, III – приспевающие, IV – спелые, V – перестойные.

лых и 0.198 и 0.107 м³ для сухостоя и валежа соответственно).

Изучая динамику количественных показателей крупных древесных остатков, важно также уделить внимание и качественным изменениям. На рис. 4 представлена возрастная динамика распределения запаса и численности по классам разложения в сухостойной и валежной частях КДО.

В молодняках практически 100% запаса сухостоя представлено начальной стадией деструкции (1-м и 2-м классами разложения), при этом почти 80% относятся к 1-му классу, т.е. являются свежим отпадом. В дальнейшем его доля заметно сокращается, но почти на протяжении всего исследованного диапазона (15–160 лет) сохраняется на уровне 50–60%. С возраста 60–70 лет около 10% запаса сухостоя стабильно занимают стволы среднего (третьего) класса разложения. Средневзвешенный (по запасу) класс разложения сухостоя повышается с 1.24 в молодняках до 1.60 в спелых и перестойных насаждениях. Данные закономерности также подтверждаются результатами анализа с использованием непараметрического критерия Манна-Уитни (табл. 3).

В валежной части ситуация заметно отличается. Уже в молодняках доля древесины поздней

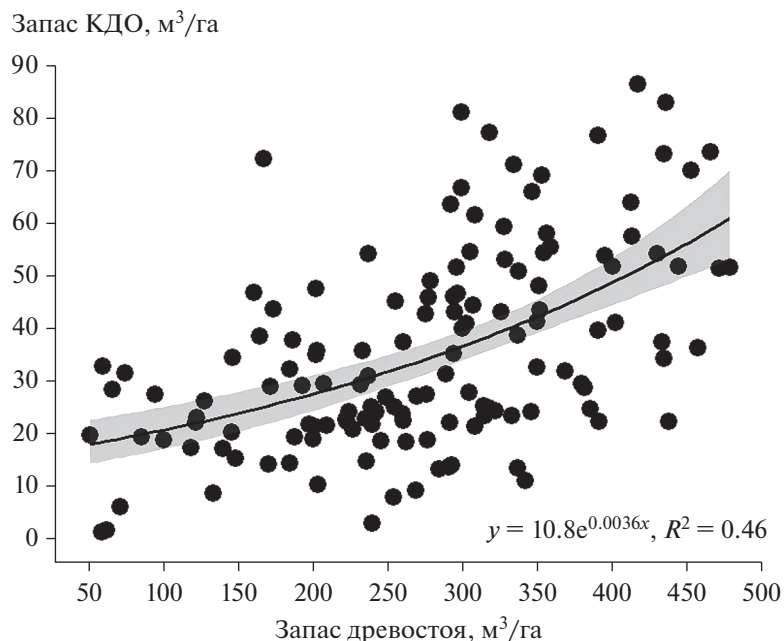


Рис. 3. Зависимость запаса КДО от запаса древостоя в сосняках черничных средней тайги.

стадии деструкции (4-й и 5-й классы разложения) составляет около 35%, что также подтверждает ранее выдвинутое предположение о заметном вкладе сохранившихся на площади пней и стволов дорубочного происхождения в эту часть КДО. Доля стволов 1-го класса разложения составляет немногим более 10% и в дальнейшем снижается практически до нуля. В средневозрастных и приспевающих насаждениях наблюдается накопле-

ние древесины 2-го класса разложения. В спелых насаждениях прослеживается заметный рост доли древесины поздней стадии деструкции — их суммарное участие составляет более 50% всего запаса валежа. Оценка по величине средневзвешенного (по запасу) класса разложения валежа подтверждает указанную тенденцию — до 70-летнего возраста (молодняки — приспевающие) показатель колеблется в пределах 3.0, после чего он воз-

Таблица 3. Результаты анализа распределения запаса КДО по классам разложения в насаждениях разных групп возраста с использованием непараметрического критерия Манна-Уитни

Классы разложения		Критерий*	Группа возраста				
			молодняки	средневозрастные	приспевающие	спелые	перестойные
Сухостой	1, 2	<i>U</i>	124.0	198.0	294.0	1586.5	503.5
		<i>p</i>	<0.001	0.308	0.009	0.263	0.912
	2, 3	<i>U</i>	143.0	48.5	222.0	946.0	276.0
		<i>p</i>	0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.002
Валеж	1, 2	<i>U</i>	294.0	19.0	140.0	736.0	131.5
		<i>p</i>	0.730	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
	2, 3	<i>U</i>	217.0	176.5	419.0	1743.5	311.0
		<i>p</i>	0.066	0.126	0.390	0.772	0.007
	3, 4	<i>U</i>	140.0	113.5	419.5	1578.0	385.0
		<i>p</i>	0.001	0.003	0.395	0.246	0.089
	4, 5	<i>U</i>	307.0	236.0	287.5	1611.0	432.0
		<i>p</i>	0.920	0.900	0.007	0.322	0.285

* Показаны значения критерия *U*, а также значимость различий (*p*) между запасами КДО смежных классов разложения (статистически значимые выделены полужирным).

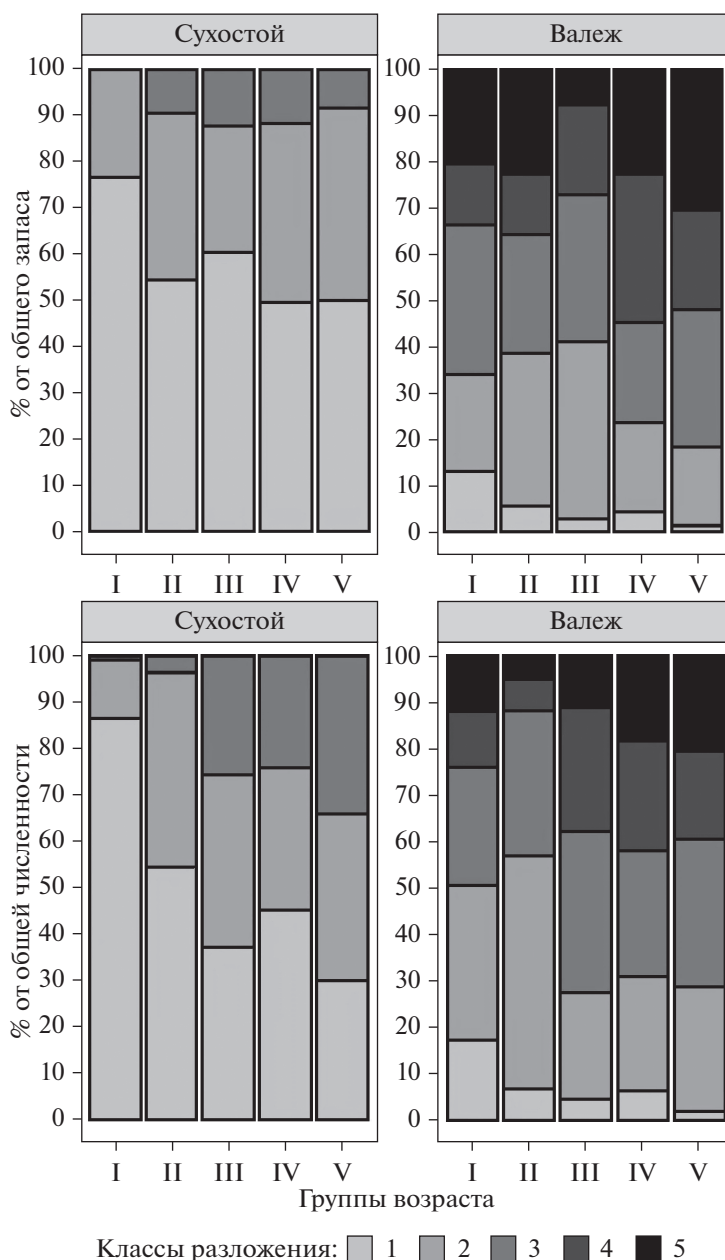


Рис. 4. Динамика распределения запаса валежа и сухостоя по классам разложения в сосняках черничных средней тайги. Группы возраста: I – молодняки, II – средневозрастные, III – приспевающие, IV – спелые, V – перестойные.

растает до 3.4 в спелых и до 3.6 в перестойных насаждениях. Постепенное смещение распределения запаса валежа в сторону увеличения степени деструкции подтверждается статистически (см. табл. 3).

Распределение численности стволов сухостоя и валежа по классам разложения также статистически значимо изменялось с возрастом древостоя: значение критерия χ^2 Пирсона составило 675.4 ($df = 8, p < 0.01$) и 320.8 ($df = 16, p < 0.01$) для сухостоя и валежа соответственно. В распределе-

нии численности сухостойной части КДО с возрастом прослеживается некоторое увеличение доли стволов (их частей) 3-го и 4-го классов разложения, представленных в основном зависими деревьями и тонкомерной березой, из-за малых объемов не нашедшие отражения в распределении запаса. В валежной части ситуация обратная. В молодой части древесина 1-го и 2-го классов разложения, представленная в распределении по численности более чем на 50%, в распределении по запасу занимает менее 40%, что свидетельствует о достаточно интенсивном пополнении этого компонента за

счет тонкомера на фоне сохранения остатков крупных стволов дорубочного происхождения. В дальнейшем различия между распределением запаса и численности валежа по классам разложения сглаживаются.

ОБСУЖДЕНИЕ

Численность и запас КДО. Наибольшее количество стволов КДО в молодняках и постепенное их сокращение с возрастом насаждения вполне закономерно и обусловлено снижением общей густоты древостоя и соответствующим изменением интенсивности конкурентных отношений между растениями. Количество растущих деревьев в молодняках в среднем составляет более 4.2 тыс. шт/га, достигая в отдельных случаях 10 тыс. шт/га, что предопределяет высокую конкуренцию и массовое усыхание древесных растений. Наиболее высокие темпы сокращения численности древесного детрита, особенно его сухостойной части, можно наблюдать в возрасте 50–70 лет, затем они заметно снижаются.

Изменение запаса КДО характеризуется обратной в сравнении с его численностью тенденцией. За более чем 100-летний период (от молодняков до перестойных), несмотря на то, что численность КДО сокращается в 3 раза, их запас увеличивается почти в 4 раза. Объем среднего отмершего дерева возрастает почти в 10 раз, а в сухостойной части – в 20. Таким образом, в раннем возрасте, несмотря на высокие показатели изреживания древостоя, заметного накопления КДО не происходит. Основными причинами этого могут быть сравнительно небольшие размеры стволов отпада и соответствующие сроки их разложения. В дальнейшем, несмотря на общее снижение интенсивности изреживания в дендроценозе, размеры отпада возрастают, что приводит к закономерному увеличению длительности их разложения и замедлению темпов выбывания органического вещества древесины из пула КДО.

Сравнение с литературными данными продемонстрировало существенные различия с показателями, особенно полученными в западной части Европы: по материалам J. Fridman, M. Walheim [29], в сосновых лесах Швеции запас КДО не превышает 5 м³/га; в елово-сосновых лесах южной Финляндии, согласно результатам Siitonen et al. [30], показатель составил 14 м³/га в спелых и 22 м³/га – в перестойных насаждениях. В целом по данным В. Ekbot [31] запас КДО в сосняках и ельниках бореальной зоны Европы составляет в среднем 14 м³/га, по результатам О. Кранкиной с соавт. [32] он колеблется в пределах 6–12 м³/га, что существенно отличается от полученных нами результатов. В то же время в “неуправляемых” лесах, по мнению В. Norden et al. [33], запасы КДО могут до-

стигать 50–150 м³/га. В старовозрастных насаждениях псевдотсуги Мензиса на Северо-Западе США этот показатель может превышать 500 м³/га [34].

Наиболее подробные сравнительные данные представлены в работе С. Herrero et al. [35]. Так, в молодняках и средневозрастных культурах сосны в Испании, пройденных уходами, величина запаса КДО составляет менее 5 м³/га, или 3–4% наличного (растущего) запаса. В естественных насаждениях сосны скрученной на Северо-Западе США этот показатель достигает 67 м³/га в молодняках и почти 100 м³/га – в спелых насаждениях. В сосняках Северо-Запада РФ (Ленинградская область) авторами были получены близкие с настоящим исследованием результаты: запасы КДО возрасли с 25 м³/га в молодняках до 50 м³/га в спелых насаждениях. В целом сходные результаты получены нами ранее [17]: общий запас древесного детрита в сосняках Карелии без учета типа леса увеличивался с 22 м³/га в молодняках I класса возраста (до 20 лет) до 78 м³/га – в насаждениях VII класса (121–140 лет).

Полученные данные позволяют сделать еще один важный вывод: на протяжении практически всего периода развития насаждения количество регистрируемых стволов КДО не соответствует изменению текущей густоты растущей его части. Это свидетельствует о методической ошибочности прямого использования данных по динамике густоты древостоя для определения численности КДО, которое, согласно А.В. Климченко с соавт. [10], применяется некоторыми исследователями. Относительно близкими значениями характеризуются лишь приспевающие насаждения. На наш взгляд, эта особенность лесных биогеоценозов обусловлена следующим: численность крупного древесного детрита, равно как и его запас, представляют собой сложную балансную функцию поступления органического вещества отпада и его выбывания. Приходная часть определяется интенсивностью изреживания древостоя, т.е. в первую очередь зависит от породы, возраста, густоты и условий произрастания, а также, возможно, от эффективности таких хозяйственных мероприятий, как рубки ухода. Расходная составляющая – скорость выбывания органического вещества из пула КДО – зависит от интенсивности разложения древесины, которая, кроме породы, микробиологической активности среды и т.д., в значительной степени детерминирована размерами ствола.

Предложенная гипотеза отчасти подтверждается и динамикой степени деструкции древесины. Начиная с возраста около 70 лет (приспевающие насаждения) наблюдается заметное увеличение средневзвешенного класса разложения древесины валежа (как по запасу, так и по численности), т.е. происходит постепенное накопление органического вещества высокой степени деструкции. Менее

выражена динамика показателя в сухостойной части, что, на наш взгляд, помимо прочего, связано с тем, что некоторая часть еще растущих деревьев в насаждениях старшего возраста повреждена грибными болезнями и переходит в отпад уже на начальной стадии разложения древесины. Тем не менее большая стабильность показателя сухостоя объясняется физическими законами — по мере увеличения степени разложения ухудшаются прочностные характеристики древесины и соответственно способность поддерживать вертикальное положение ствола.

В сосновых насаждениях Ленинградской области, согласно [35], доля сухостоя 1-го класса разложения колеблется в пределах 35–45 и до 50% составляет участие древесины 2-го класса, что заметно отличается от наших данных. Более близки результаты, полученные этими авторами для древостоев сосны скрученной на Северо-Западе США. Здесь в сухостойной части молодняков доминирует древесина 1-го класса разложения (до 90%), с возрастом ее доля сокращается и пропорционально ей возрастает участие древесины 2-го и 3-го классов. Результаты нашего исследования для валежной части также хорошо согласуются с полученными в насаждениях сосны скрученной на Северо-Западе США [35]: доля древесины 1-го класса разложения очень невелика — менее 10%, а 4–5-го классов уже в молодняках составляет 21% и к возрасту спелости возрастает почти до 40%, что также косвенно свидетельствует о постепенном накоплении этого компонента КДО.

Обнаружена связь между размерами ствола сухостойных и растущих деревьев главной породы. На всем протяжении рассматриваемого временного диапазона (15–160 лет) объем среднего ствола сухостоя варьирует в довольно узких пределах — 16–23% объема среднего растущего дерева, с минимальным значением в средневозрастных и заметным увеличением показателя в спелых и перестойных насаждениях. Можно предположить, что гибель растений в этом возрасте зачастую вызвана уже не конкурентными, а такими причинами, как естественное старение, повреждение грибными болезнями и насекомыми, механические поранения и т.п., т.е. в меньшей степени связана с ценотическим статусом (положением в древостое) дерева и соответственно его размерами. Анализ линейных показателей стволов (высоты и диаметра) показывает, что средний диаметр отмерших деревьев составляет около 50% от показателя растущих деревьев. Отличия в высоте выражены несколько слабее. Это, по-видимому, связано со свойственным светолюбивым породам стремлением отставших растений удержаться в пределах фотоактивной зоны, реализуемым через перераспределение приростов в пользу ускорения роста в высоту.

В целом сравнительная стабильность относительного объема стволов сухостоя свидетельствует о схожести характера протекания процесса самоизреживания дендроценоза. На протяжении большей части существования насаждения древесный отпад в основном представлен угнетенными, отставшими в росте и т.п., т.е. растениями, значительно отличающимися от большинства растущих размерами. К возрасту 100 лет он начинает пополняться и более крупными, близкими к среднему растущему, деревьями, что и находит отражение в увеличении размеров среднего сухостойного ствола.

Выявленные в ходе исследования закономерности могут представлять определенную прикладную ценность, например при оценке текущего санитарного состояния насаждений. Так, заметное отклонение в размерах среднего дерева сухостоя, особенно в большую сторону, обусловленное усыханием более крупных деревьев, может свидетельствовать о воздействии на дендроценоз факторов биотического и абиотического характера и необходимости проведения более тщательного исследования для выявления причин изменений. Аналогично можно использовать и запас КДО. При этом следует учитывать, что в сосновых древостоях длительность периода времени с момента усыхания дерева до его перехода в валеж (своего рода лаг-период, который в отдельных случаях может длиться десятилетиями) значительно снижает эффективность использования запаса валежной древесины в качестве индикатора. Кроме того, учет валежа сопряжен с определенными техническими сложностями. Поэтому наиболее применимым показателем состояния древостоя представляется отношение запаса сухостоя к наличному запасу, выраженное в процентах. В условиях сосняков черничных этот показатель обычно составляет не более 10%. Значительное превышение этой величины также может свидетельствовать об ослаблении древостоя в результате воздействия негативных факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возрастное изменение количества стволов крупного древесного детрита в среднетаежных сосняках характеризуется нисходящим трендом — его величина снижается с 1.5 тыс. шт/га в молодняках до 0.5 тыс. шт/га в перестойных насаждениях.

Количество регистрируемых КДО не соответствует вычисленной как разность в смежных группах возраста величине отпада почти на всем протяжении развития древостоев. Это связано с различиями между скоростью поступления органического вещества в результате отмирания деревьев в пул КДО и его выбывания в процессе деструкции древесины. В средневозрастных насаждениях расчетная численность отпада несколько

превышает количество регистрируемых КДО, что, вероятно, обусловлено небольшими размерами стволов и меньшим сроком их разложения. В спелых и перестойных насаждениях, наоборот, количество КДО в 1.5–2 раза больше численности отпада. Причиной этому является увеличение длительности разложения крупномерных стволов и замедление темпов выбывания органического вещества древесины из пула КДО. Относительно близкими показателями характеризуются лишь приспевающие насаждения. Поэтому использование данных динамики численности древостоев, например из таблиц хода роста, для определения текущих численности и запаса КДО представляется не совсем корректным.

Запас крупных древесных остатков с возрастом увеличивается с 21 м³/га в молодняках до почти 69 м³/га в перестойных насаждениях, достигая в отдельных случаях почти 200 м³/га.

Степень деструкции древесины КДО с возрастом повышается. Это связано с постепенным замедлением скорости выбывания органического вещества древесины, обусловленным возрастным увеличением размеров стволов отпада.

Возможно использование полученных результатов и при оценке общего (санитарного) состояния древостоев. Наиболее применимым показателем является отношение запаса сухостоя к его общему (наличному) запасу, выраженное в процентах. В условиях сосняков черничных данный показатель обычно не превышает 10%. Заметное отклонение этих показателей в большую сторону может свидетельствовать об ослаблении древостоя.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН)

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов в материалах, изложенных в статье.

В настоящей работе не использовалось участие людей или животных в качестве объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J.* et al. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems // *Adv. Ecol. Res.* 1986. V. 15. P. 133–202.
2. *Siitonen J.* Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example // *Ecol. Bull.* 2001. V. 49. P. 11–41. <https://doi.org/10.2307/20113262>
3. *Соловьев В.А., Шорохова Е.В.* Роль крупных древесных остатков в лесных экосистемах // *Ксилобиология и биологическое лесоведение*. Под ред. Соловьева В.А. Санкт-Петербург: СПбГЛТА, 2003. С. 68–76.
4. *Junninen K., Similä M., Kouki J., Kotiranta H.* Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia // *Ecography*. 2006. V. 29. P. 75–83. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04358.x>
5. *Edmonds R.L.* Organic matter decomposition in western United States forests // *Proceedings – management and productivity of western-montane forest soils*. Eds. Harvey A.E., Neuenschwander L.F. USDA Forest Service general technical report INT-280. 1991. P. 118–128.
6. *Bujoczek L., Bujoczek M., Banaś J., Zięba S.* Spruce regeneration on woody microsites in a subalpine forest in the western Carpathians // *Silva Fennica*. 2015. V. 49. № 3. Article id 1337. <https://doi.org/10.14214/sf.1337>
7. *Kurbanov E., Krankina O.* Woody detritus in temperate pine forests of Western Russia // *World Resource Review*. 2000. V. 12. № 4. P. 741–752. <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.1.40>
8. *Schvidenko A., Nilsson S.* Dynamics of Russian forests and the carbon budget in 1961–1998: An assessment based on long-term forest inventory data // *Climatic Change*. 2002. V. 55. P. 5–37. <https://doi.org/10.1023/A:1020243304744>
9. *Замолодчиков Д.Г.* Оценка пула углерода крупных древесных остатков в лесах России с учетом влияния пожаров и рубок // *Лесоведение*. 2009. № 4. С. 3–15.
10. *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.
11. *Трейфельд Р.О., Krankina O.H.* Определение запасов и фитомассы древесного детрита на основе данных лесоустройства // *Лесное хозяйство*. 2001. № 4. С. 23–26.
12. *Heath L.S., Smith J.E., Birdsey R.A.* Carbon trends in US forest lands: a context for the role of soils in forest carbon sequestration // *The Potential of US Forest Soils to Sequester Carbon and Mitigate the Greenhouse Effect*. Eds. Kimble J.M., Heath L.S., Birdsey R.A., Lal R. CRC Press LLC, 2003. P. 35–45.
13. *Woodall C., Liknes G.* Climatic regions as an indicator of forest coarse and fine woody debris carbon stocks in the United States // *Carbon Balance Management*. 2008. V. 3 (1). № 5. <https://doi.org/10.1186/1750-0680-3-5>
14. *Gough C.M., Vogel C.S., Kazanski C.* et al. Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest // *Forest Ecology and Management*. 2007. V. 244. P. 60–67. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.039>
15. *Harmon M.E., Woodall C.W., Fasth B.* et al. Differences between standing and downed dead tree wood density reduction factors: a comparison across decay classes and tree species. Res. Pap. NRS-15. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station. 2011. 40 p. <https://doi.org/10.2737/NRS-RP-15>
16. *Стороженко В.Г.* Объемы, структура и динамика разложения древесного отпада в коренных ельниках та-

- ежной зоны европейской части России // Труды Карельского научного центра РАН. 2018. № 5. С. 15–25. <https://doi.org/10.17076/есо635>
17. Мошников С.А., Ананьев В.А., Матюшкин В.А. Оценка запасов крупных древесных остатков в среднетаежных сосновых лесах Карелии // Лесоведение. 2019. № 2. С. 266–273. <https://doi.org/10.1134/S0024114819040041>
18. Мошников С.А., Ананьев В.А., Матюшкин В.А. Особенности аккумуляции порубочных остатков в спелых сосняках средней тайги (на примере Республики Карелия) // Известия высших учебных заведений Лесной журнал. 2019. № 1 (367). С. 40–51. <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.1.40>
19. Shorohova E.V., Shorohov A.A. Coarse woody debris dynamics and stores in a virgin spruce forest // Ecol. Bull. 1999. V. 49. P. 129–137.
20. Shorohova E., Kapitsa E. Stand and landscape scale variability in the amount and diversity of coarse woody debris in primeval European boreal forests // Forest Ecology and Management. 2015. V. 356. P. 273–284. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.07.00>
21. Казимиров Н.И., Кабанов В.В. Лесотаксационные таблицы // Петрозаводск: Карельское лесостроительное предприятие, Ин-т леса КФ АН СССР, 1976. 33 с.
22. Приказ Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 9 апреля 2015 г. № 105 “Об установлении возрастов рубок”.
23. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing // R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. 2019. URL <http://www.R-project.org/>.
24. Shaw R.G., Mitchell-Olds T. ANOVA for unbalanced data: an overview // Ecology. 1993. V. 74 (6). P. 1638–1645.
25. Курбанов Э.А., Кранкина О.Н. Древесный детрит в сосновых лесах Среднего Заволжья // Лесной журнал. 2001. № 4. С. 28–33.
26. Мошников С.А., Ананьев В.А. Запас древесного детрита в сосновых насаждениях Южной Карелии // Труды СПбНИИЛХ. Санкт-Петербург, 2013. № 2. С. 22–28.
27. Козлов И.Ф. Развитие и рост сосновых насаждений Карельской СССР // Петрозаводск: Карельский фил. АН СССР, 1985. 162 с.
28. Казимиров Н.И. Экологическая продуктивность сосновых лесов (математическая модель) // Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1995. 122 с.
29. Fridman J., Walheim M. Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden // Forest Ecology and Management. 2000. V. 131. P. 23–36. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00208-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00208-X)
30. Siitonen J., Martikainen P., Punttila P., Rauh J. Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland // Forest Ecology and Management. 2000. V. 128. P. 211–225. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00148-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00148-6)
31. Ekbohm B., Schroeder L.M., Larson S. Stand specific occurrence of coarse woody debris in a managed boreal forest landscape on central Sweden // Forest Ecology and Management. 2006. V. 221. P. 2–12. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.038>
32. Krankina O.N., Harmon N.E., Kukuev Y.A. Coarse woody debris in forest regions of Russia // Canadian Journal of Forest Research. 2002. V. 32. P. 768–778. <https://doi.org/10.1139/x01-110>
33. Norden B., Gotmark F., Tonneberg M., Ruberg M. Dead wood in semi-natural temperate broadleaved woodland: contribution of coarse and fine dead wood, attached dead wood and stumps // Forest Ecology and Management. 2004. V. 194. P. 235–248. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.02.043>
34. Spies T.A., Franklin J.F., Thomas T.B. Coarse woody debris in Douglas-fir forests of western Oregon and Washington // Ecology. 1988. V. 69. P. 1689–1702. <https://doi.org/10.2307/1941147>
35. Herrero C., Krankina O., Monleon V.J., Bravo F. Amount and distribution of coarse woody debris in pine ecosystems of north-western Spain, Russia and the United States // Forest-Biogeosciences and Forestry. 2013. V. 7. P. 53–60. <https://doi.org/10.3832/ifer0644-007>