

УДК 630*181.9

ВКЛАД КРУПНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ОСТАТКОВ В БИОГЕННЫЙ ЦИКЛ УГЛЕРОДА ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ¹

© 2020 г. А. В. Иванов^{a, b, *}, Д. Г. Замолодчиков^c, С. Ю. Лошаков^a, А. Э. Комин^a,
Д. Е. Косинов^a, М. Браун^d, В. И. Грабовский^c

^aПриморская государственная сельскохозяйственная академия, ул. Блюхера, 44, Уссурийск, 692510 Россия

^bДальневосточный НИИ лесного хозяйства, ул. Волочаевская, 71, Хабаровск, 680020 Россия

^cЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, ул. Профсоюзная ул., 84/32, Москва, 117234 Россия

^dУниверситет природных ресурсов и естественных наук (BOKU), Gregor Mendel-Straße, 33 Wien, 1180 Austria

*E-mail: aleksandrgrg86@mail.ru

Поступила в редакцию 25.01.2020 г.

После доработки 24.03.2020 г.

Принята к публикации 06.04.2020 г.

Запасы валежа и потоки углерода от его разложения определяли в двух лесных массивах Приморского края — на лесном участке Приморской государственной сельскохозяйственной академии и в национальном парке “Бикин”. Запас валежа варьировал по пробным площадям в пределах 10–120 м³ га⁻¹, поток углерода от разложения валежа — 0.06–0.59 т С га⁻¹ год⁻¹. Максимальные запасы валежа свойственны естественным насаждениям на особо охраняемых природных территориях. Рубки сильно изменяют распределение валежа по стадиям разложения, а деятельность местного населения сказывается на уменьшении фактических запасов валежа. Вклад сезонов года в общую годовую эмиссию углерода с поверхности валежа составил для зимы, весны, лета и осени соответственно 3, 20, 55, 22%. В общем гетеротрофном дыхании лесной экосистемы хвойно-широколиственного леса доля потока от валежа составляет 2–7%; однако абсолютная величина этого потока сопоставима со стоком С в фитомассу. Инструментальное определение базисной плотности древесины на разных стадиях разложения подтвердило корректность визуального метода выделения стадий.

Ключевые слова: кедрово-широколиственные леса, валеж, крупные древесные остатки, запас углерода, эмиссия углерода.

DOI: 10.31857/S0024114820040051

Изучение углеродного цикла лесных экосистем продолжает оставаться актуальным направлением исследований как на локальном, так и на глобальном уровнях по следующим причинам: 1) до настоящего времени не сформирована единая картина бюджета углерода лесов Земли, включающего запасы и потоки С; 2) глобальные изменения климата влекут за собой специфический отклик в процессах продукции и деструкции органического вещества, который остается в значительной мере непредсказуемым; 3) в будущем прогнозируется усиление деградации лесов от лесных пожаров, ветровалов, инвазий насекомых, при этом антропогенный пресс в форме рубок лесных насаждений и развития инфраструктуры не будет умень-

шаться (Kramer et al., 2001; Eriksson et al., 2005; Chirici et al., 2017). Все это требует системного понимания процессов трансформации вещества и энергии в лесных растительных сообществах при различных сочетаниях управляющих и нарушающих воздействий для выбора оптимальных управленческих решений в лесном секторе.

Крупные древесные остатки (КДО), представляющие собой мертвую древесину в виде сухостоя (стоящие стволы) и валежа (приземленные стволы), заключают в себе 10–20% общей биомассы лесов суши (Delaney et al., 1998; Cornwell et al., 2009; Zhao et al., 2018). В будущем, в виду уменьшения устойчивости лесов к неблагоприятным явлениям, эта доля, вероятно, будет увеличиваться. Отличительной особенностью КДО как пула углерода является длительный период их разложения, который иногда может достигать ста и более лет (Russell et al., 2014; Zhao et al., 2018). В зависимости от происхождения лесного насаждения и

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ 19–77–30015 (обобщение и анализ данных) и госзадания АААА–А18–118052400130–7 Центру по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН (полевые исследования).

степени нарушенности структуры древостоя доля мертвой древесины в общей древесной массе может составлять от 0 (молодое искусственное насаждение) до 100% (сплошной ветровал или сплошная рубка). Разложение КДО происходит двумя альтернативными путями — биологическое разложение (измельчение насекомыми, ксилотиз грибами и бактериями) и пожар, для которого характерен резкий переход закрепленного в древесине углерода в пул атмосферы (Zhao et al., 2018). Годичный поток углекислого газа от разложения древесного дебриса может составлять до 30% от дыхания почвы в сильно нарушенных лесах с большим запасом валежа (Jomura et al., 2007). Таким образом, хранение углерода в мертвой древесине и его эмиссия с поверхности КДО — важные составляющие бюджета углерода, которые нельзя игнорировать при оценках (Замолотчиков, 2009; Yamanoi et al., 2015; Osone et al., 2016). Из множества работ, исследующих КДО, лишь немногие содержат оценку эмиссии углекислого газа с единицы площади лесного насаждения (Bond-Lamberty et al., 2003; Jomura et al., 2007; Сафонов и др., 2012; Гитарский и др., 2017; Wu et al., 2018; Zhao et al., 2018).

Бассейн р. Амур, включающий южную часть Дальнего Востока России и северо-восточную часть Китая, является территорией с уникальным биологическим разнообразием, где под влиянием рельефа и муссонного климата сформировались сложные по структуре многовидовые растительные сообщества. Весьма велико влияние хвойно-широколиственных лесов Сихотэ-Алиня на локальный климат, почвообразование, гидрологический режим (Манько и др., 2009; Семаль, 2010; Комин, 2013; Иванов и др., 2018а). Большая часть лесов юга Дальнего Востока России (Приморский и Хабаровский края) находится в аренде в целях заготовки древесины. В последнее время здесь учащаются тайфуны, приводящие иногда к масштабным ветровалам. Так, например, тайфун Liongok в августе 2016 г. полностью уничтожил древостой на сотнях тысяч га (Громыко, 2017; Zong et al., 2018). Необходимы комплексные исследования экосистемных функций лесов бассейна р. Амур для формирования новых правил пользования лесами, обеспечивающих реальное устойчивое лесопользование.

Измерения потоков углерода с поверхности валежа на лесном участке Приморской государственной сельскохозяйственной академии (ПГСХА) начаты в 2015 г. Результаты оценки средней эмиссии с поверхности валежа в теплый период приведены в работе (Иванов и др., 2018б). В 2017 г. сезонный охват наблюдений был расширен, включены измерения в холодный период года, что позволило охарактеризовать годовые эмиссии.

Цель исследования — определить общую эмиссию углерода с единицы площади лесного насаж-

дения (1 га) в хвойно-широколиственных лесах с разной степенью нарушения структуры древостоя.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Основная часть полевых работ была выполнена на территории лесного участка ПГСХА в южной части Приморского края. Участок площадью 28830.7 га находится в 100 км от побережья Японского моря, характеризуется большим разнообразием условий местопроизрастания, густой сетью небольших рек и ручьев и перепадами высот 100–500 м над ур. моря (горы Пржевальского). Среднегодовая температура воздуха 4.6°C, среднегодовое количество осадков колеблется от 520 до 960 мм (данные метеостанции “Тимирязевский” за период 2011–2019 гг.). Относительная влажность воздуха 75–80%. В целом по лесному участку преобладают насаждения, образованные дубом монгольским (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.), занимающие 36.4% лесопокрытой площади, хвойные типы леса составляют 38.2%, в том числе кедровые (*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.) — 23.7% (Комин и др., 2013). Часть пробных площадей (пр. пл.) была заложена на территории национального парка “Бикин” в северной части Приморья, где сохранились старовозрастные кедровники, длительное время не испытывавшие нарушений структуры древостоя.

Все пробные площади заложены в формации кедрово-широколиственных и чернопихтовых лесов, где главными породами являются кедр корейский и пихта цельнолистная (табл. 1). Доминирование липы на пр. пл. 5 и 6 — следствие выборочных рубок, направленных на заготовку древесины хвойных пород. Пр. пл. 1 и 2 в национальном парке являются наименее нарушенными, здесь накоплен максимальный запас стволовой древесины — до 700 м³ га⁻¹.

Определение удельной эмиссии углерода с поверхности валежа проводили камерным методом (Сафонов и др., 2012). Измерения выполняли в течение сезонов 2015–2017 гг. в 45 камерах, которые были установлены в насаждениях участка ПГСХА вне пробных площадей (табл. 1). Пластиковые цилиндрические основания диаметром 11 см и высотой 20–25 см устанавливали на фрагменты валежа трех пород: *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc., *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. и *Ulmus japonica* (Rehder), Sarg. Фрагменты валежных стволов имели длину не менее 5 м и диаметр не менее 20 см. Подавляющая часть исследуемых фрагментов валежа (39) непосредственно прилегала к поверхности почвы, за исключением 2 фрагментов дуба, 2 фрагментов ильма и 3 фрагментов кедра, находившихся в подвешенном состоянии. Валеж характеризовали стадией разложения от 1 до 5 по внешним признакам (Тарасов, 2002; Трейфельд и др., 2002). На каждую стадию разложения каждой породы

Таблица 1. Таксационная характеристика постоянных пробных площадей в лесах юга Дальнего Востока России

Пр. пл.	Состав древостоя	$M, \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$	$G, \text{ м}^2 \text{ га}^{-1}$	P	$A, \text{ лет}$
Участок ПГСХА					
1	4К2Лп1П1Кл1Бж1Г + Ил, Бх, Я, Тр, Чма	273	26.8	0.8	110
2	6П2Д1К1Лп + Бж, Г, Кл, Кпн, Я, Бх, Тр	506	42.4	0.96	83
3	6П2К1Бж1Кл + Лп, Г, Я, Бб	466	37.1	0.84	102
4	4Д3Лп2П1Я + Кл, П, Бч, Мпл, Бб, Ил, Яб, Маа	333	33.7	0.86	118
5	3Лп2Д2Я1К1П1Бб + Кл, Ил, Бч, Маа, Мпл, Бж, Кпн, Клм, Ор	324	34	0.9	102
6	3Лп2Кл2Д1П1Кпн, 1Гр + К, Бх, Маа, Клз, Бб, Я, Ил, Бж, Мпл	207	23.1	0.6	105
7	3П2К2ЛП1Бж1Кл1Г + Я, Ил, Тр, Мпл, Ор	283	29.1	0.8	110
8	3П2К2Бж1Лп1Кл1Г + Ор, Д, Ил, Кпн, Маа, Я, Бх, Тр	312	32	0.85	80
9	3К2П2Ил2Кл1Гр + Лп, Тр, Бж, Маа, Ор	105	10.3	0.34	94
Национальный парк “Бикин”					
1	9К1Лип + Пб, Е, Кл, Бб, Яс, Ос	680	56	1.06	na
2	8К1Лип1Кл + Пб, Е, Бб	460	42.5	0.77	na
3	6К1Бж1Кл1Лп1Т + Пб, Е, Ия, Бх, Ор,	434	41.2	0.75	na
4	5К1Е1Кл1Лип1Я1Ил + Пб, Д, Маа, Бх	282	28.3	0.64	na
5	3Е2К2Лп1Кл1Яс1Бх + Бб, Д	245	26.1	0.61	na

Примечание. Состав древостоя: Обозначения пород: К – кедр корейский (*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.), П – пихта цельнолистная (*Abies holophylla* Maxim.), Пб – пихта белокожая (*Abies nephrolepis* Maxim.), Кл – клен моно (*Acer mono* Maxim.), Бж – береза ребристая (*Betula costata* Trautv.), Д – дуб монгольский (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.), Лп – липа амурская (*Tilia amurensis* Rupr.), Я – ясень маньчжурский (*Fraxinus mandshurica* Rupr.), Кпн – калопанакс семилопастный (*Kalopanax septemlobus* Koidez.), Ил – ильм японский (*Ulmus japonica*, Sarg.), Бб – береза плосколистная (*Betula platyphylla* Sukaczew), Г – граб сердцелистный (*Carpinus cordata* Blume), Бх – бархат амурский (*Phellodendron amurense* Rupr.), Тр – трескун амурский (*Ligustrina amurensis* Rupr.), Чм – черемуха Маака (*Prunus maackii* Rupr.), Мпл – мелкоплодный ольхолистный (*Micromeles alnifolia* Koehne), Яб – яблоня ягодная (*Malus baccata* Borkh.), Маа – маакция амурская (*Maackia amurensis* Rupr.), Ор – орех маньчжурский (*Juglans mandshurica* Maxim.), Е – ель аянская (*Picea ajanensis* Fisch.). Таксационные характеристики: M – запас древесины; G – абсолютная полнота; P – относительная полнота; A – средний возраст. Na – не определено.

приходилось не менее 3 камер, при этом валеж 1 стадии дуба и ильма отсутствовал. Для увеличения равномерности распределения данных по стадиям разложения при дальнейшей обработке данные по стадиям 1–2 и 4–5 были агрегированы. Установку оснований проводили в концентрические пазы, прорезанные в древесине при помощи электродрели с коронкой диаметром 11 см. Измерения начинали не менее чем через 6 дней после установки основания. База данных, использованная в статье (Иванов и др., 2018б), в настоящей работе расширена измерениями, выполненными в холодный период – 13 января, 7 февраля и 7 марта 2017 г. Эмиссию холодного периода измеряли только на трех основаниях в валеже кедра и трех основаниях в валеже дуба. Изменение концентрации CO_2 в закрытом основании регистрировали с помощью портативного газоанализатора, смонтированного в ЦЭПЛ РАН на базе инфракрасного сенсора AZ 7722 (“AZ Instrument Corp.”) и помпы E 134-11-120 (“Hargraves Technologies Corp.”) (Сафонов и др., 2012). При этом основание герметично закрывали пластиковой крышкой, соединенной воздушными шлангами с

газоанализатором. После установки крышки на основание ожидали примерно минуту для установления равномерного изменения концентрации CO_2 в системе “камера – газоанализатор”, затем записывали 4 значения концентрации с интервалом 1 мин. Во это же время рядом с камерой измеряли температуру приземного слоя воздуха и температуры древесины на глубине 2, 5 и 10 см при помощи термометра Chectemp1 (“Hanna Instruments”). Для известных значений скорости изменения концентрации CO_2 , объема измерительной системы, площади основания камеры и температуры рассчитывали эмиссию CO_2 с единицы площади. Влажность фрагментов валежа определяли с помощью влагомера НТ 85 Т с длиной электродов 4.5 см. Обработку результатов выполняли с использованием MS Excel и среды R-studio.

Определение плотности валежа на разных стадиях разложения. С каждого модельного фрагмента отбирали по 3 образца древесины призматической формы. В камеральных условиях вычисляли объем фрагментов по формуле объема прямоугольной призмы: высоту измеряли линейкой в трех местах и с помощью миллиметровой бумаги

Таблица 2. Параметры экспоненциальных регрессионных уравнений (1) для определения эмиссии углерода с поверхности валежа по температуре воздуха

Порода	Стадия разложения	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>R</i> ²	Объем выборки
Дуб	1–2	0.5475	0.0919	0.898	25
	3	0.7872	0.0954	0.829	24
	4–5	0.8629	0.1075	0.753	24
Ильм	1–2	0.6851	0.0806	0.775	27
	3	0.7244	0.0905	0.818	27
	4–5	0.9588	0.0987	0.77	27
Кедр	1–2	0.2309	0.1086	0.841	27
	3	0.3497	0.1034	0.805	27
	4–5	0.4717	0.1155	0.861	27

Примечание. *R*² – коэффициент детерминации, *a* и *b* – параметры уравнения (1).

определяли площадь двух оснований. Абсолютно-сухую массу получали после сушки образцов в сушильном шкафу ШС-80-01 до потери массы при температуре 101°C; образцы взвешивали на лабораторных весах с точностью 0.01 г. Базисная плотность вычислена как отношение массы к объему.

Оценку запасов валежа на пробных площадях в дифференциации по породам и стадиям разложения выполняли методом линейных трансект в модификации (Грабовский, Замолотчиков, 2012). Учитывали фрагменты валежа, пересекающие периметр пробной площади размером 50 × 50 м (табл. 1). У каждого фрагмента измеряли диаметр в верхнем и нижнем сечении, длину, указывали породу и стадию деструкции. Для вычисления характеристик валежа, включая объемный запас (м³ га⁻¹), запас углерода (т С га⁻¹) и площадь поверхности (м² га⁻¹), использовали специализированное программное обеспечение (Грабовский и др., 2019).

На протяжении трех полных лет на участках, где проводились измерения, каждые 4 ч фиксировалась температура воздуха с помощью регистраторов температуры DS1921G-F5 с чувствительностью 0.5°C.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка годичной эмиссии углерода с поверхности валежа. Эмиссия углерода с поверхности валежа на протяжении всего года (включая холодный период) может быть описана единым экспоненциальным уравнением вида (1):

$$R_d = ae^{bt}, \quad (1)$$

где *R*_{*d*} – эмиссия с поверхности валежа, г С м⁻¹ сут⁻¹; *t* – температура, °С; *a* и *b* – параметры уравнения.

Степень детерминации величин эмиссии температурами на глубинах 2, 5, 10 см от поверхности валежа и температурой воздуха оказалась одинаково высокой (Иванов и др., 2018б). Поэтому были использованы уравнения от температуры воздуха, что в дальнейшем позволило применить данные с регистраторов температуры воздуха на участках (табл. 2). Максимальные и минимальные температуры воздуха и древесины во всем массиве данных не расходились более чем на 1.5°C. В теплый период температура воздуха принимала значения 1.4–27.9°C, в холодный период – от –17.3 до –4.3°C. Влажность фрагментов контролирует значительно меньшую долю изменчивости, до 10% (Иванов и др., 2018б). Это связано с тем, что Приморский край является влагообеспеченным регионом и достаточное количество влаги не лимитирует процессы эмиссии. Влажность древесины по всему массиву данных (508 замеров) варьировала в пределах 16–93.2%, при этом значений с влажностью более 70% было 476.

В сезонной динамике эмиссии максимум приходится на наиболее теплый период – конец июля, начало августа: валеж 5-й стадии дуба и ильма – до 9 г С м⁻² сут⁻¹; кедр – до 7 г С м⁻² сут⁻¹. Минимальные значения зафиксированы в начале февраля: 0.34 и 0.05 г С м⁻² сут⁻¹ у дуба и кедр соответственно. Таким образом, процесс окислительной конверсии углерода в мертвой древесине в зимний период не прекращается. В лесах северо-восточного Китая получены близкие значения средних удельных потоков CO₂ от разложения валежа: кедр корейского – 2.64 г С м⁻² сут⁻¹, дуба монгольского – 6.23 г С м⁻² сут⁻¹ (Sun, Wang, 2007).

Ряды температуры, полученные с термохрон, были использованы для расчета значений эмиссии согласно уравнению (1) с параметрами из табл. 2 (данные за 3 полных года с частотой 6 значений в сутки). Суммы суточных эмиссий,

Таблица 3. Годичный поток углерода с поверхности валежа по древесным породам и стадиям разложения валежа

Порода	Стадия разложения	Эмиссия по годам исследования, г С м ⁻² год ⁻¹					
		2016		2017		2018	
		\bar{x}	<i>SE</i>	\bar{x}	<i>SE</i>	\bar{x}	<i>SE</i>
Дуб	1–2	408	112	402	110	406	111
	3	621	162	612	159	617	161
	4–5	832	378	820	372	824	374
Ильм	1–2	429	150	422	148	427	149
	3	529	182	520	179	525	181
	4–5	798	342	786	337	792	339
Кедр	1–2	227	104	224	103	225	103
	3	315	166	310	163	312	165
	4–5	522	206	515	203	517	204

Примечание. \bar{x} – среднее, *SE* – ошибка среднего.

характеризующих годичный удельный поток углерода с поверхности валежа, в зависимости от породы и стадии разложения представлены в табл. 3.

Эмиссия углерода с поверхности валежа 4–5-й стадий происходит в среднем в 2 раза интенсивнее по сравнению с 1–2-й стадиями. Это связано с большим биологическим разнообразием грибов и их биомассой на последних стадиях разрушения древесины (Сафонова, 2013). Эмиссия углерода с поверхности валежа лиственных пород (дуб и ильм) в 1.5–2 раза выше, чем от валежа хвойной породы (кедра) (табл. 3). Это, вероятно, обусловлено тем, что древесина лиственных является более доступной для ксилолиза, менее лигнифицирована, лишена смоляных элементов. Также древесина твердолиственных пород характеризуется существенно большей базисной плотностью (Касаткин и др., 2016). Более высокие скорости разложения валежа лиственных пород в сравнении с хвойными отмечены и в других работах (Tarasov, Birdsey, 2001; Капица и др., 2012).

Соотношение вкладов сезонов в общую эмиссию слабо меняется по породам и стадиям разложения. Половина годичного потока (55%) приходится на летний период. Осень и весна имеют почти равные доли и суммарно обеспечивают 42% годичного потока. Зимы на юге Приморья малоснежные и холодные (до –45°C), поэтому процессы деструкции древесины сильно замедляются. За период с декабря по февраль с поверхности валежа выделяется лишь 3% углерода.

Определение плотности на разных стадиях. Выделение стадий разложения валежа визуально по внешнему виду фрагментов имеет несомненную практическую значимость и в то же время является субъективным. Целью работы по определению плотности было получение значений базисной

плотности древесины для трех пород и проверка соответствия значений плотности и стадий разложения. Результаты определения плотности в зависимости от породы и степени разложения представлены на рисунке.

На рисунке 1 показана плотность древесины в абсолютно сухом состоянии. Дуб монгольский и ильм японский относятся к группе твердолиственных пород, характеризующихся относительно высокой плотностью, и не имеют больших различий в значениях плотности по стадиям. По мере разложения древесины дуба и ильма плотность падает с 0.5 до 0.15 г см⁻³. Дальнейшее разложение приводит к потере структурной целостности фрагментов, они теряют форму и постепенно переходят в органогенный горизонт почвы. Древесина кедр в 1.5 раза менее плотная, чем у дуба и ильма; это соотношение сохраняется на всех стадиях. Кедр корейский по мере разложения меняет плотность с 0.3 до 0.1 г см⁻³. Плотность валежа на

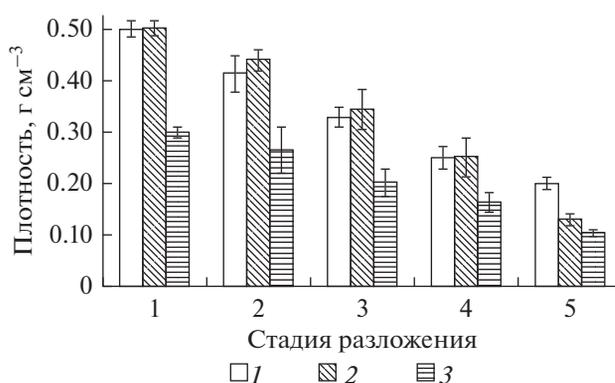


Рис. 1. Изменение плотности валежа по мере разложения. 1 – дуб, 2 – ильм, 3 – кедр.

Таблица 4. Запасы валежа и годовые потоки углерода от его разложения на постоянных пробных площадях в лесах юга Дальнего Востока России

Пр. пл.	Запас древостоя, м ³ га ⁻¹	Объем валежа, м ³ га ⁻¹	Поверхность валежа, м ² га ⁻¹	Средняя плотность валежа, г см ⁻³	Углерод валежа, т С га ⁻¹	Эмиссия, т га ⁻¹ год ⁻¹
Участок ПГСХА						
1	273	9.5	137.0	0.147	0.7	0.08
2	506	37.3	427.6	0.263	4.9	0.22
3	466	28.0	543.4	0.257	3.6	0.27
4	333	57.0	550.9	0.221	6.3	0.50
5	324	17.4	399.6	0.287	2.5	0.26
6	207	16.3	255.3	0.245	2.0	0.27
7	283	11.6	214.3	0.138	0.8	0.16
8	312	16.3	322.9	0.221	1.8	0.25
9	105	0	0	—	0	0
Национальный парк “Бикин”						
1	680	136.0	1121.2	0.146	9.9	0.73
2	460	96.8	955.1	0.200	9.7	0.35
3	434	59.8	762.0	0.134	4.0	0.36
4	282	47.1	481.8	0.174	4.1	0.38
5	245	102.0	1087.2	0.186	9.5	0.56

разных стадиях разложения необходима для расчета запасов углерода. Данные о плотности древесины в зависимости от стадий разложения были опубликованы для Среднего Заволжья (Курбанов, Кранкина, 2001). Для 1, 2- и 3-й стадий отклонения между нашими и цитируемыми данными составили 1–20%, в то время как плотность фрагментов 4- и 5-й стадий в нашей работе оказалась в 2 и более раза выше. Таким образом, выполненное исследование подтверждает корректность визуального определения стадий деструкции фрагментов валежа (Тарасов, 2002; Трейфельд и др., 2002).

Запасы и потоки углерода в валеже хвойно-широколиственных лесов. Для каждой пробной площади (табл. 1) были определены запасы валежа по породам и стадиям, запасы углерода в валеже с учетом плотности фрагментов и общий годичный поток углерода с поверхности валежа. Все показатели приведены к площади насаждения 1 га. Общий поток получали путем умножения площади поверхности на соответствующее значение годичной эмиссии из табл. 3. Результаты представлены в табл. 4.

На обследованных пробных площадях в валеже содержалось от 0 до 9.9 т С га⁻¹, что составляет до 7% от фитомассы древостоя, оцененной для пробных площадей в той же формации лесов в работе (Иванов и др., 2018в). Максимальные запасы валежа зафиксированы в ненарушенных лесах

национального парка “Бикин” (пр. пл. 1) — более 130 м³ га⁻¹, или 17% от запаса всей древесины, здесь же максимален поток углерода от валежа — 0.73 т С га⁻¹ год⁻¹. В насаждениях лесного участка ПГСХА, куда разрешен доступ граждан, запасы валежной древесины невелики, что объясняется, с одной стороны, изъятием части запаса древостоя при рубках, с другой — использованием валежа населением в качестве топлива. Здесь этот показатель колеблется от 0 до 57 м³ га⁻¹, а средний поток от разложения составил 0.25 т С га⁻¹ год⁻¹. Запасы валежа не всегда прямо пропорциональны запасам углерода валежа (например, на пр. пл. 1 и 2 национального парка “Бикин” при близких значениях углерода валежа разница в объемных запасах составляет 39.2 м³). Это связано с различиями в запасах валежа разных стадий разложения, что приводит к заметным вариациям средней плотности валежа на пробных площадях.

Найденные значения годовых потоков от разложения валежа (в среднем 0.31 т С га⁻¹ год⁻¹ при вариации от 0 до 0.73 т С га⁻¹ год⁻¹) оказались близкими к аналогичным величинам в других регионах: 0.145–0.462 т С га⁻¹ год⁻¹ в лесах национального парка “Валдайский” (Гитарский и др., 2017), 0.21 т С га⁻¹ год⁻¹ в лесах штата Мичиган в США (Gough et al., 2007), 0.53 т С га⁻¹ год⁻¹ в старовозрастном лиственном лесу в штате Висконсин (Forrester et al., 2012). Средние значения го-

дичной эмиссии углерода от разложения дебриса в таежных ельниках Европейской России по оценке В.Г. Стороженко (2004) составляют от 0.29 до 1.0 т С га⁻¹ год⁻¹. Наиболее географически близкое исследование было выполнено в кедрово-липовом насаждении на северо-востоке Китая, где этот поток оценивается в 0.28 т С га⁻¹ год⁻¹ (Wu et al., 2010).

Пр. пл. 3–5 в национальном парке расстроены рубками, которые проводились до его создания. Но по причине труднодоступности этих участков валеж там не собирается населением, поэтому значения запасов и потоков углерода валежа здесь выше, чем в среднем по лесному участку ПГСХА. Максимальные запасы ствольной древесины, надземной фитомассы (Иванов и др., 2018в) и мертвой древесины свойственны наименее нарушенным насаждениям. Выборочные рубки более чем в 2 раза снижают запас фитомассы древостоев насаждений, при этом нет гарантии, что в будущем запасы фитомассы и структура леса будут восстановлены.

Ранее нами были определены потоки углерода с поверхности почв в кедровых насаждениях лесного участка ПГСХА (Иванов и др., 2018а). Общий поток углерода с 1 га составляет 7–10 т С год⁻¹. Часть этого потока является автотрофной. Если принять долю автотрофной компоненты за 1/3 (Кудеяров, Курганова, 2005), то доля эмиссии углерода с поверхности валежа на описанных пробных площадях составит 3–9% от общего гетеротрофного потока. Модели бюджета углерода лесов показывают, что абсолютная величина эмиссии углерода с поверхности валежа сопоставима с величиной стока углерода в экосистему (Gough et al., 2007; Замолодчиков, 2009). Так, для кедровников южного Приморья средний сток углерода в фитомассу оценивается в 0.36 т С га⁻¹ год⁻¹ (Иванов и др., 2018в). В двух рассмотренных районах средние значения потока углерода от разложения валежа составили 0.25 и 0.48 т С га⁻¹ год⁻¹. Таким образом, для балансовых расчетов поток углекислого газа, связанный с КДО, является весьма существенным компонентом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведены многолетние полевые работы по определению эмиссии углерода с поверхности валежа разных стадий разложения трех древесных пород в лесах участка ПГСХА (южное Приморье) и национального парка “Бикин” (северное Приморье). Оценка общего годичного потока углерода с поверхности валежа, составила 0.25 ± 0.04 и 0.48 ± 0.07 т С га⁻¹ соответственно. С точки зрения выполнения углеродных функций наиболее важны старовозрастные естественные леса, без нарушений древостоя, которые аккумулируют в

валеже до 10 т С га⁻¹. В них же максимальны и запасы древесной фитомассы. Расстройство древостоев рубками может приводить к росту запасов углерода в мертвой древесине, но это происходит за счет скачкообразного уменьшения пула углерода фитомассы и не является увеличением общего резервуара С. Сведения о потоке углерода от разложения валежа с единицы площади лесного насаждения дают возможность более корректно оценивать углеродные функции лесов в регионе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гитарский М.Л., Замолодчиков Д.Г., Мухин В.А., Грабар В.А., Диярова Д.К. Иващенко А.И. Поток углерода от валежа южнотаежных лесов Валдайской возвышенности // Экология. 2017. № 6. С. 447–453.
- Грабовский В.И., Замолодчиков Д.Г. Модели оценки запасов валежа по данным учетов на трансектах // Лесоведение. 2012. № 2. С. 66–73.
- Грабовский В.И., Замолодчиков Д.Г., Каганов В.В., Честных О.В. Метод учета валежа на линейных трансектах // Центр экологии и продуктивности лесов РАН. 2019. [Электронный ресурс] <http://cepl.rssi.ru/g-and-d-8> (Дата обращения: 20.01.2020).
- Громыко М.Н. Первые результаты изучения катастрофического влияния тайфуна Лайонрок на лесные экосистемы Сихотэ-Алинского заповедника // XII дальневосточная конференция по заповедному делу: Матер. конф. (г. Биробиджан, 10–13 октября 2017 г.). Биробиджан: Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, 2017. С. 35–37.
- Замолодчиков Д.Г. Оценка пула углерода крупных древесных остатков в лесах России с учетом влияния пожаров и рубок // Лесоведение. 2009. № 4. С. 3–15.
- Иванов А.В., Браун М., Татауров В.А. Сезонная и суточная динамика эмиссии СО₂ из почв кедровых лесов южного Сихотэ-Алиня // Почвоведение. 2018а. № 3. С. 297–303.
- Иванов А.В., Касаткин А.С., Мудрак В.П., Замолодчиков Д.Г. Надземная фитомасса древостоев хвойно-широколиственных лесов южного Приморья // Лесоведение. 2018б. № 6. С. 454–463.
- Иванов А.В., Браун М., Замолодчиков Д.Г., Лошаков С.Ю., Потоцкий О.В. Эмиссия углерода с поверхности валежа в кедровых лесах южного Приморья // Экология. 2018в. № 4. С. 275–281.
- Капица Е.А., Трубицына Е.А., Шорохова Е.В. Биогенное разложение стволов, ветвей и корней основных лесобразующих пород темнохвойных северотаежных лесов // Лесоведение. 2012. № 3. С. 51–58.
- Касаткин А.С., Жанабаева А.С., Иванов А.В., Пауков Д.В., Акимов Р.Ю. Надземная фитомасса деревьев в лесах южного Сихотэ-Алиня. Сообщение 3 // Эко-потенциал. 2016. № 1(13). С. 32–36.
- Комин А.Э. Леса и лесное хозяйство российского Дальнего Востока // Вестник ИРГСХА. 2013. № 54. С. 7–14.

- Коллин А.Э., Усов В.Н., Иванов А.В. Перспективы развития Приморской государственной сельскохозяйственной академии в направлении подготовки специалистов лесного профиля // Там же. 2013. № 58. С. 158–163.
- Кудяров В.Н., Курганова И.Н. Дыхание почв России: анализ базы данных, многолетний мониторинг, общие оценки // Почвоведение. 2005. № 9. С. 1112–1121.
- Курбанов Э.А., Кранкина О.Н. Древесный детрит в сосновых насаждениях Среднего Заволожья // Известия высших учебных заведений. Лесной журн. 2001. № 4. С. 27–32.
- Манько Ю.И., Кудинов А.И., Гладкова Г.А., Бутовец Г.Н. Грабовый широколиственно-елово-кедровый лес за период 1926–2003 гг. (Уссурийский заповедник, южное Приморье) // Сибирский экологический журн. 2009. Т. 16. № 6. С. 917–926.
- Сафонова С.С., Карелин Д.В., Грабар В.А., Латышев Б.А., Грабовский В.И., Уварова Н.Е., Замолотчиков Д.Г., Коротков В.Н., Гитарский М.Л. Эмиссия углерода от разложения валежа в южнотаежном ельнике // Лесоведение. 2012. № 5. С. 44–49.
- Сафонова Т.И. Динамика видового состава грибов при сукцессиях на древесине осины в южном Приуралье // Вестник Оренбургского гос. педагогического университета. Электронный научный журн. 2013. № 4(8). С. 34–37.
- Семаль В.А. Свойства почв южной части Сихотэ-Алиня (на примере Уссурийского заповедника) // Почвоведение. 2010. № 3. С. 303–312.
- Стороженко В.Г. Показатели древесного отпада в коренных ельниках таёжной зоны Русской равнины // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2004. С. 221–239.
- Тарасов М.Е. Методические подходы к определению скорости разложения древесного детрита // Лесоведение. 2002. № 5. С. 32–38.
- Трейфельд Р.Ф., Кранкина О.Н., Поваров Е.Д. Методика определения запасов и массы древесного детрита на основе данных лесоустройства. Пушкино: Всерос.НИИ-лесн.механизации, 2002. 44 с.
- Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S.T. Annual carbon flux from woody debris for a boreal black spruce fire chronosequence // J. Geophysical Research Atmospheres. 2003. V. 108 (D23): art. no. 8220.
- Chirici G., Botalico F., Giannetti F., Perugia B.D., Travaglini D., Nocentini S., Kutchartt E., Marchi E., Foderi C., Fioravanti M., Fattorini L., Bottai L., McRoberts R.E., Naesset E., Corona P., Gozzini B. Assessing forest windthrow damage using single-date, post-event airborne laser scanning data // Forestry. 2017. V. 2. P. 1–11.
- Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., Allison S.D., Bauhus J., Eggleton P., Preston C.M., Scarff E., Weedon J.T., Wirth C., Zanne A.E. Plant traits and wood fates across the globe: rotted, burned, or consumed? // Global Change Biology. 2009. V. 15. P. 2431–2449.
- Delaney M., Brown S., Lugo A.E., Torres-Lezama A., Quintero N.B. The quantity and turnover of dead wood in permanent forest plots in six life zones of Venezuela // Biotropica. 1998. V. 30. P. 2–11.
- Eriksson M., Pouttu A., Roininen H. The influence of windthrow area and timber characteristics on colonization of wind-felled spruces by *Ips typographus* (L.) // Forest Ecology&Management. 2005. V. 216. P. 105–116.
- Forrester J.A., Mladenoff D.J., Gower S.T., Stoffel J.L. Interactions of temperature and moisture with respiration of coarse woody debris in experimental forest canopy gaps // Forest Ecology&Management. 2012. V. 265. P. 124–132.
- Gough C.M., Vogel C.S., Kazanski C., Nagel L., Flower C.E., Curtis P.S. Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest // Ibid. 2007. V. 244(1–3). P. 60–67.
- Jomura M., Kominami Y., Tamai K., Miyama T., Goto Y., Dannoura M., Kanazawa Y. Biotic and abiotic factors controlling respiration rates of above- and belowground woody debris of *Fagus crenata* and *Quercus crispula* in Japan // Telus. 2007. V. 59B. P. 211–222.
- Kramer M.G., Hansen A.J., Taper M.L., Kissinger E.J. Abiotic controls on long-term windthrow disturbance and temperate rain forest dynamics in southeast Alaska // Ecology. 2001. V. 82. P. 2749–2768.
- Osono Y., Toma T., Sutodjo W., Sato T. High stocks of coarse woody debris in a tropical rainforest, East Kalimantan: Coupled impact of forest fires and selective logging // Forest Ecology&Management. 2016. V. 374. P. 93–101.
- Russell M.B., Woodall C.W., Fraver S., D'Amato A.W., Domke G.M., Skog K.E. Residence times and decay rates of downed woody debris biomass/carbon in eastern US forests // Ecosystems. 2014. V. 17. P. 765–777.
- Sun X.Y., Wang C.K. Carbon dioxide fluxes from downed log decomposition of major tree species in northeastern China // Acta Ecologica Sinica. 2007. V. 27(12). P. 5130–5137.
- Tarasov M.E., Birdsey R.A. Decay rate and potential storage of coarse woody debris in the Leningrad region // Ecological Bulletins. 2001. V. 49. P. 137–149.
- Wu J., Zhang X., Wang H., Sun J., Guan D. Respiration of downed logs in an old-growth temperate forest in northeastern China // Scandinavian J. Forest Research. 2010. V. 25. P. 500–506.
- Wu C., Zhang Z., Wang H., Li C., Mo Q., Liu Y. Photodegradation accelerates coarse woody debris decomposition in subtropical Chinese forests // Forest Ecology&Management. 2018. V. 409. P. 225–232.
- Yamanoi K., Mizoguchi Y., Utsugi H. Effects of a windthrow disturbance on the carbon balance of a broadleaf deciduous forest in Hokkaido, Japan // Biogeosciences. 2015. V. 446. P. 304–316.
- Zhao W., Logtestijn R.S.P., Werf G.R., Hala J.R., Cornelissen J.H.C. Disentangling effects of key coarse woody debris fuel properties on its combustion, consumption and carbon gas emissions during experimental laboratory fir // Forest Ecology&Management. 2018. V. 427 P. 275–288.
- Zong Sh., He H., Liu K., Du H., Wu Z., Zhao Y., Jin H. Typhoon diverged forest succession from natural trajectory in the treeline ecotone of the Changbai Mountains, Northeast China // Forest Ecology&Management. 2018. V. 407. P. 75–83.

Large Wooden Debris' Contribution into a Biogenic Carbon Cycle in Coniferous-Deciduous Forests of the Southern Regions of Russian Far East

A. V. Ivanov^{1,2,*}, D. G. Zamolodchikov³, S. Yu. Loshakov¹, A. E. Komin¹, Д. Е. Kosinov¹,
M. Braun⁴, and V. I. Grabovskiy³

¹Primorskaya State Academy of Agriculture, Blyukhera st., 44, Ussuriysk, 692510 Russia

²Far East Forestry Research Institute, Volochaevskaya st., 71, Khabarovsk, 680020 Russia

³Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences (CEPL RAS),
Profsoyuznaya st., 84/32, bldg., 14, Moscow, 117997 Russia

⁴University of Natural Resources and Life Sciences (BOKU), Gregor Mendel-Straße, 33, Wien, 1180 Austria

*E-mail: aleksandrgrg86@mail.ru

Fallen trees stock and the carbon flux from its decomposition were assessed in two forests of Primorsky krai – on a forest plot of Primorsky State agricultural academy and in a national park “Bikin”. The fallen trees stock on testing plots varied from 10 to 120 m³ ha⁻¹, the carbon flux from the fallen trees decomposition varied from 0.06 to 0.59 t C ha⁻¹ year⁻¹. Maximum fallen trees stock was detected in natural forest stands on special protected areas. Woodcutting heavily affect the fallen trees distribution by the decomposition stages, and local population's activity results in a decrease of fallen trees stock. An seasonal contribution into the overall year carbon emission from the fallen trees surface was 3%, 20%, 55% and 22% for winter, spring, summer and autumn respectively. In overall heterotrophic breathing of a coniferous-deciduous forest ecosystem the carbon flux from the fallen trees makes up 2–7% but the absolute value of it is comparable with carbon stock in phytomass. Instrumental determination of the basic wood density on different decomposition stages has proven the correctness of the visual determination method.

Keywords: cedar-deciduous forests, fallen trees, large wooden debris, carbon stock, carbon emission.

Acknowledgements: This work was financially supported by the Russian Science Foundation grant 19–77–30015 (data compilation and analysis) and the state assignment AAAA – A18–118052400130–7 to the Center for Forest Ecology and Productivity RAS (field studies).

REFERENCES

- 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, Vol. 108, No. D23, pp. 1–10.
- Chirici G., Bottalico F., Giannetti F., Perugia B.D., Travaglini D., Nocentini S., Kutchart E., Marchi E., Foderi C., Fioravanti M., Fattorini L., Bottai L., Mcroberts R.E., Naesset E., Corona P., Gozzini B., Assessing forest windthrow damage using single-date, post-event airborne laser scanning data, *Forestry*, 2017, Vol. 2, pp. 1–11.
- Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., Allison S.D., Bauhus J., Eggleton P., Preston C.M., Scarff F., Weedon J.T., Wirth C., Zanne A.E., Plant traits and wood fates across the globe: rotted, burned, or consumed?, *Global Change Biology*, 2009, Vol. 15, pp. 2431–2449.
- Delaney M., Brown S., Lugo A.E., Torres-Lezama A., Quintero N.B., The quantity and turnover of dead wood in permanent forest plots in six life zones of Venezuela, *Biotropica*, 1998, Vol. 30, pp. 2–11.
- Eriksson M., Pouttu A., Roininen H., The influence of windthrow area and timber characteristics on colonization of wind-felled spruces by *Ips typographus* (L.), *Forest Ecology & Management*, 2005, Vol. 216, pp. 105–116.
- Forrester J.A., Mladenoff D.J., Gower S.T., Stoffel J.L., Interactions of temperature and moisture with respiration from coarse woody debris in experimental forest canopy gaps, *Forest Ecology & Management*, 2012, Vol. 265, pp. 124–132.
- Gitarskii M.L., Zamolodchikov D.G., Mukhin V.A., Grabar V.A., Diyarova D.K., Ivashchenko A.I., Carbon fluxes from coarse woody debris in southern taiga forests of the Valdai Upland, *Russian J. Ecology*, 2017, Vol. 48, No. 6, pp. 447–453.
- Gough C.M., Vogel C.S., Kazanski C., Nagel L., Flower C.E., Curtis P.S., Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest, *Ibid*, 2007, Vol. 244(1–3), pp. 60–67.
- Grabovskii V.I., Zamolodchikov D.G., Modeli otsenki zapasov valezha po dannym uchetov na transektakh (Models of estimating slash reserves according to data obtained on transects), *Lesovedenie*, 2012, No. 2, pp. 66–73.
- Gromyko M.N., Pervye rezul'taty izucheniya katastroficheskogo vliyaniya taifuna Laionrok na lesnye ekosistemy Sikhote-Alinskogo zapovednika, *XII Far Eastern conference on reserve management*, Proc. Conf, Birobidzhan, 10–13 October, 2017, Birobidzhan: Institut kompleksnogo analiza regional'nykh problem DVO RAN, 2017, pp. 35–37.
<http://cepl.rssi.ru/r-and-d-8> (January 20, 2020)
- Ivanov A.V., Braun M., Loshakov S.Yu., Pototskii O.V., Zamolodchikov D.G., Carbon emission from the surface of coarse woody debris in korean pine forests of southern Primorye, *Russian J. Ecology*, 2018b, Vol. 49, No. 4, pp. 306–311.
- Ivanov A.V., Braun M., Tataurov V.A., Seasonal and daily dynamics of the CO₂ emission from soils of *Pinus koraiensis* forests in the south of the Sikhote-Alin range, *Eurasian Soil Science*, 2018a, Vol. 51, No. 3, pp. 290–295.
- Ivanov A.V., Kasatkin A.S., Mudrak V.P., Zamolodchikov D.G., Nadzemnaya fitomassa drevostoev khvoino-shi-

- rokolistvennykh lesov yuzhnogo Primor'ya (Aboveground phytomass of mixed forests of southern Primorye), *Lesovedenie*, 2018b, No. 6, pp. 454–463.
- Jomura M., Kominami Y., Tamai K., Miyama T., Goto Y., Dannoura M., Kanazawa Y., Biotic and abiotic factors controlling respiration rates of above- and belowground woody debris of *Fagus crenata* and *Quercus crispula* in Japan, *Tellus*, 2007, Vol. 59B, pp. 211–222.
- Kapitsa E.A., Trubitsyna E.A., Shorokhova E.V., Biogennoe razlozhenie stvolov, vetvei i kornei osnovnykh lesoobrazuyushchikh porod temnokhvoynykh severotaezhnykh lesov (Biogenic xylolysis of trunks, branches, and roots of forest-forming species of dark coniferous forests in northern taiga), *Lesovedenie*, 2012, No. 3, pp. 51–58.
- Kasatkina A.S., Zhanabaeva A.S., Ivanov A.V., Paukov D.V., Akimov R.Y., Nadzemnaya fitomassa derev'ev v lesakh Yuzhnogo Sikhote-Alinya. Soobshchenie 3 (Tree aboveground biomass in forests of the southern Sikhote-Alin' mountains. Report 3), *Ekopotentsial*, 2016, No. 1(13), pp. 32–36.
- Komin A.E., Lesa i lesnoe khozyaistvo rossiiskogo Dal'nego Vostoka (Woods and forestry of the Russian Far East), *Vestnik IrGSKhA*, 2013, No. 54, pp. 7–14.
- Komin A.E., Usov V.N., Ivanov A.V., Perspektivy razvitiya Primorskoj gosudarstvennoj sel'skokhozyaistvennoj akademii v napravlenii podgotovki spetsialistov lesnogo profilya (Development perspectives of Primorskaya State Academy of agriculture in forest specialist training), *Vestnik IrGSKhA*, 2013, No. 58, pp. 158–163.
- Kramer M.G., Hansen A.J., Taper M.L., Kissinger E.J., Abiotic controls on long-term windthrow disturbance and temperate rain forest dynamics in southeast Alaska *Ecology*, 2001, Vol. 82, pp. 2749–2768.
- Kudeyarov V.N., Kurganova I.N., Respiration of Russian soils: database analysis, long-term monitoring, and general estimates, *Eurasian Soil Science*, 2005, Vol. 38, No. 9, pp. 983–992.
- 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.
- Man'ko Y.I., Kudinov A.I., Gladkova G.A., Butovets G.N., Hornbeam-broad-leaved-spruce-Korean pine forest in the period from 1926 to 2003 (Ussuriysk Natural Reserve, Southern Primorsky Krai), *Contemporary Problems of Ecology*, 2009, Vol. 2, No. 6, pp. 593–600.
- Osone Y., Toma T., Sutodjo W., Sato T., High stocks of coarse woody debris in a tropical rainforest, East Kalimantan: Coupled impact of forest fires and selective logging *Forest Ecology & Management*, 2016., Vol. 374, pp. 93–101.
- Russell M.B., Woodall C.W., Fraver S., D'amato A.W., Domke G.M., Skog K.E., Residence times and decay rates of downed woody debris biomass/carbon in eastern US forests, *Ecosystems*, 2014, Vol. 17, pp. 765–777.
- Safonov S.S., Karelin D.V., Grabar V.A., Latyshev B.A., Grabovskii V.I., Uvarova N.E., Zamolodchikov D.G., Korotkov V.N., Gitarskii M.L., Emissiya ugleroda ot razlozheniya valezha v yuzhnotaezhnom el'nike (The emission of carbon from the decomposition of woody debris in the southern taiga spruce forest), *Lesovedenie*, 2012, No. 5, pp. 44–49.
- Safonova T.I., Dinamika vidovogo sostava gribov pri sukstessiyakh na drevesine osiny v yuzhnom Priural'e (Dynamics of fungi species composition during the successions on aspen wood at Southern Cisurals), *Vestnik Orenburgskogo gos. pedagogicheskogo universiteta*, 2013, No. 4(8), pp. 34–37.
- Semal' V.A., Properties of soils in Southern Sikhote-Alin using the example of the Ussuri Reserve, *Eurasian Soil Science*, 2010, Vol. 43, No. 3, pp. 278–286.
- Storozhenko V.G., Pokazateli drevesnogo otpada v korennykh el'nikakh taezhnoi zony Russkoi ravniny (Indicators of tree waste in the spruce forests of the taiga zone of the Russian Plain), In: *Gribnye soobshchestva lesnykh ekosistem (Mushroom communities of forest ecosystems)*, Moscow, Petrozavodsk: Izd-vo KarNTS RAN, 2004, pp. 221–239.
- Sun X.Y., Wang C.K., Carbon dioxide fluxes from downed log decomposition of major tree species in northeastern China, *Acta Ecologica Sinica*, 2007, Vol. 27(12), pp. 5130–5137.
- Tarasov M.E., Birdsey R.A., Decay rate and potential storage of coarse woody debris in the Leningrad region, *Ecological Bulletins*, 2001, Vol. 49, pp. 137–149.
- 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.
- Treifel'd R.F., Krankina O.N., Povarov E.D., *Metodika opredeleniya zapasov i massy drevesnogo detrita na osnove dannykh lesoustroistva* (Methodology for determining the reserves and mass of wood detritus based on forest inventory data), Pushkino: Vseros.NIILesn.mekhanizatsii, 2002, 44 p.
- Wu C., Zhang Z., Wang H., Li C., Mo Q., Liu Y., Photodegradation accelerates coarse woody debris decomposition in subtropical Chinese forests *Forest Ecology & Management*, 2018, Vol. 409, pp. 225–232.
- Wu J., Zhang X., Wang H., Sun J., Guan D., Respiration of downed logs in an old-growth temperate forest in northeastern China, *Scandinavian J. Forest Research*, 2010, Vol. 25, pp. 500–506.
- Yamanoi K., Mizoguchi Y., Utsugi H., Effects of a windthrow disturbance on the carbon balance of a broadleaf deciduous forest in Hokkaido, Japan, *Biogeosciences*, 2015, Vol. 12, pp. 304–316.
- Zamolodchikov D.G., Otsenka pula ugleroda krupnykh drevesnykh ostatkov v lesakh Rossii s uchetom vliyaniya pozharov i rubok (An estimate of the carbon pool of coarse woody debris in forests of Russia with fire and cuts impact included), *Lesovedenie*, 2009, No. 4, pp. 3–15.
- Zhao W., Logtestijn R.S.P., Werf G.R., Hala J.R., Cornelissen J.H.C., Disentangling effects of key coarse woody debris fuel properties on its combustion, consumption and carbon gas emissions during experimental laboratory fir, *Forest Ecology & Management*, 2018, Vol. 427, pp. 275–288.
- Zong S., He H., Liu K., Du H., Wu Z., Zhao Y., Jin H., Typhoon diverged forest succession from natural trajectory in the treeline ecotone of the Changbai Mountains, Northeast China, *Forest Ecology & Management*, 2018, Vol. 407, pp. 75–83.