

УДК 630*884+630*114.6

ФОРМИРОВАНИЕ ВОЗРАСТНЫХ СТРУКТУР КОРЕННЫХ ТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2022 г. В. Г. Стороженко*

Институт лесоведения РАН, с. Успенское, Одинцовский р-н, Московская обл., 143030 Россия

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

Поступила в редакцию 27.04.2020 г.

После доработки 19.04.2021 г.

Принята к публикации 21.07.2021 г.

Обсуждается недостаток исследований структур и закономерностей формирования коренных малонарушенных лесов эволюционного развития как эталонов устойчивых лесных сообществ. Цель исследований – изучить процессы формирования возрастных структур древостоев и древесного отпада с участием дереворазрушающих грибов биотрофного и ксилотрофного комплексов коренных ельников таежной зоны как важных факторов, определяющих качество устойчивости лесных сообществ. Для изучения приняты коренные разновозрастные ельники эволюционного формирования в массивах лесов таежной зоны: северной, средней и южной тайги. Приведены лесоводственные описания биогеоценозов. Возрастные ряды древостоев имеют различные объемы деревьев в возрастных поколениях, что определяет разнообразие динамических характеристик биогеоценозов. Вычислены средний возраст древостоев и максимальный возраст для ели первых поколений. В числовых и объемных величинах описаны показатели пораженности деревьев в возрастных поколениях возрастных рядов фитоценозов. Для всех биогеоценозов определены количественные и объемные показатели валежных стволов, которые распределены по стадиям разложения. Полученные сведения позволили сформулировать тезис о том, что процессы формирования биомассы древостоев, распределения деревьев в возрастных поколениях возрастного ряда древостоев, ослабления деревьев грибами биотрофного комплекса, накопления текущего древесного отпада в составе древостоев, перехода его в категорию валежа, разложения стволов валежа до состояния гумуса грибами ксилотрофного комплекса составляют единый сбалансированный по времени и объемам древесный процесс, определяющий устойчивость лесных сообществ.

Ключевые слова: коренные еловые леса, возрастная структура, пораженность дереворазрушающими грибами, количество и объемы валежа.

DOI: 10.31857/S0024114821060097

Парадигма устойчивости лесных сообществ является одним из важнейших краеугольных положений, на которых построена лесная наука от ее начальных истоков до современных представлений. Хочется надеяться, что подобные подходы сохраняться и в дальнейшем. Эта надежда основана на все более крепнущих тенденциях сохранения природных экосистем, в том числе лесных, долговременного функционирования. В современный период тотального уничтожения лесных природных комплексов почти не осталось в пределах доступности коренных, разновозрастных малонарушенных лесов естественного формирования. На огромных территориях таежной зоны коренные леса сменяются на производные. Сокращаются возможности изучения выработанных тысячелетиями закономерностей коэволюционного трофотопического симбиотрофизма видов и консортов лесных сообществ. Лесное хо-

зяйство все дальше уходит в область коммерциализации управления лесными ресурсами и представлений о способах воспроизводства лесов, основанных на тенденциях роста и развития производных или искусственных лесов с измененными характеристиками биогеоценозов. Все более предаются забвению фундаментальные идеи и положения устойчивого функционирования лесов, определенные нашими великими лесоводами – Г.Ф. Морозовым (1970), В.Н. Сукачевым (1964), П.В. Воробановым (1949) и др.

В этой связи актуализируются направления исследований, связанные с изучением закономерностей функционирования коренных, не затронутых никакими антропогенными воздействиями, лесов эволюционного формирования. К сожалению исследования в этом направлении немногочисленны (Ярошенко и др., 2001; Чмыр, 2001; Волков, 2003; Восточноевропейские леса ...,

2004; Коренные ..., 2006; Исаев и др., 2008; Ivantsov et al., 2009 и др.). Объемные по временным периодам научные исследования в девственных лесах проведены и проводятся нами в таежных лесах европейской части России (Стороженко, 1990, 2007; Стороженко, Коткова, 2013; Стороженко и др., 2018).

Основное направление этих исследований – изучение структурных особенностей биогеоценозов коренных лесных сообществ для определения закономерностей совместного функционирования консортов фитоценозов (древостои), микоценозов (комплексы дереворазрушающих грибов биотрофов и ксилотрофов) и мортценозов (древесного отпада от стадии текущего древесного отпада до стадии валежа). Полученные сведения для коренных разновозрастных лесов рассматриваются как базовые для формирования качества устойчивости лесных сообществ, основанного на балансе биомассы в динамике ее накопления и разложения в лесных сообществах.

Цель исследований – изучить процессы формирования структур древостоев, древесного отпада с участием дереворазрушающих грибов биотрофного и ксилотрофного комплексов коренных ельников таежной зоны как важных факторов, определяющих устойчивость лесных сообществ.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКИ

В качестве объектов исследований приняты коренные разновозрастные еловые биогеоценозы, расположенные в регионах долготного градиента европейской части России в южной средней и северной подзонах таежной зоны. Для анализа из общей базы почти 300 постоянных и временных пробных площадей (Пр. пл.) отобраны по 10 постоянных пробных площадей в каждой подзоне тайги в разных, но преимущественно в наиболее производительных для еловых лесов каждой подзоны условиях произрастания (табл. 1).

В подзоне северной тайги представлены коренные малонарушенные ельники Мурманской (Кандалакшский лесхоз) и Архангельской (Северодвинский лесхоз) областей, Национального парка “Паанаярви” Республики Карелия, Национального парка “Югыд-ва” Республики Коми; в подзоне средней тайги – ельники Национального парка “Водлозерский” (южная часть) Республики Карелия, коренные разновозрастные ельники резервата “Вепский лес” в Ленинградской области, коренные ельники урочища “Атлека” Андомского лесхоза Вологодской области и Печоро-Ильичского заповедника Республики Коми. В подзоне южной тайги приняты для анализа коренные еловые биогеоценозы в Центральном-Лесном биосферном заповеднике (Тверская область) и в заповеднике “Кологривский лес” (Костромская область).

На пробных площадях проводились следующие виды работ: лесоводственные описания биогеоценозов; сплошное бурение нумерованных деревьев у шейки корня с определением их возрастов, наличия гнилей разных типов; перечет деревьев по категориям состояния (Правила ..., 2013); картирование расположения деревьев, учет валежа с определением его линейных параметров и стадии разложения (Стороженко, 1990). Проводился сбор плодовых тел трутовых грибов – биотрофов и ксилотрофов. В камеральный период по данным учетов определялась возрастная структура древостоев, выборочно определялись показатели сходства древостоев по числу и объемам деревьев в возрастных поколениях возрастных рядов и их динамические показатели. Изучалась структура текущего древесного отпада, проводился учет всего количества валежа в числовых и объемных показателях по стадиям разложения стволов (Стороженко, 1990; Стороженко, Шорохова, 2012). Определялись виды дереворазрушающих грибов (Коткова, Стороженко, 2012; Стороженко, Коткова, 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Приведенные в табл. 1 еловые сообщества приурочены к обширному пространству таежного региона Европейской России, в разных условиях произрастания и, соответственно, имеют различные лесоводственные характеристики. В то же время визуально можно видеть, что по основным позициям состава лесоводственных характеристик ельники отдельных участков имеют сходство. Представляет интерес оценка степени этого сходства по количественным и объемным показателям между различными биогеоценозами в пределах зонального деления с помощью коэффициента сходства, применяемого в теории множеств (Константинов, 1969; Волков, 2003). Метод дает возможность сравнивать древостои фитоценозов по структуре их возрастных рядов с использованием числовых и объемных показателей возрастных поколений.

Сравниваемые множества – число деревьев двух фитоценозов Пр. пл., подмножества – число деревьев каждого возрастного поколения возрастных рядов. В качестве мощности множеств и подмножеств выступает запас древостоя и объемы деревьев в возрастных поколениях. Коэффициент сходства вычисляется по формуле:

$$K = \frac{2[m(A_1A_2) + m(B_1B_2) + \dots + m(A_1n_i)]}{mI + mII},$$

где m – объемы деревьев в возрастных поколениях; $A_1, B_1, C_1 \dots n_1$ – подмножества пр. пл. 1; $A_2, B_2, C_2 \dots n_2$ – подмножества пр. пл. 2, mI, mII – запасы древостоев фитоценозов пр. пл. 1 и 2.

Таблица 1. Основные лесоводственные характеристики биогеоценозов пробных площадей

Пр.пл.	Регион	Состав древостоя	Тип леса	Полнога	Бонитет	Подрост	Подлесок	Покров	Положение
Северная тайга									
1-0.8	Мур.	10Е + С, Б	Мш-чер-бр-мор-баг	0.6	V	Е, С	Рб, Шип	Мхи, чер, бр, шип, баг, мор	Ровн.
2-0.2	"	10Е + Б	Чер-бр	0.7	III	Е, Б	Рб, Ив	Мхи, чер, бр	Приб.
3-0.3	"	9Е1Б	Чер-бр	0.6	V	Е, Б	Мж, Рб	Чер, бр, лиш	Скал.
4-0.4	Арх.	8Е1Б1С	Чер-бр	0.6	V	Е, Б, С	Рб, Ив	Чер, бр, пл	Пониж
5-0.3	"	10Е + Б	Чер	0.5	V	Е, Б	Ив, Б	Чер, бр, пл	Пониж
6-0.4	"	10Е + С, Б	Бр-чер	0.6	IV	Е, Б	Рб,	Чер, бр, пл	Ровн.
7-0.2	Карелия	10Е + С, Б	Бр-чер	0.6	IV	Е, Б, С	Рб, Ив	Чер, бр, мхи	Ровн.
8-0.3	"	10Е + Б	Чер-бр-баг	0.6	V	Е, Б	Рб, Ив	Чер, мхи, баг	Пониж
9-0.3	Коми	8Е2Б + Пх, Кд	Чер-зм-бр	0.6	V	Е, Б, Пх	Рб, Мж Кдстл	Чер, мхи, пл.	Возв.
10-0.3	"	7Е2С1Б	Мш-чер-бр	0.6	IV	Е, Б, С	Рб, Шип	Мхи, чер, бр	Склон
Средняя тайга									
11-0.2	Карелия	8Е2Б + С	Сф-чер-зм	0.7	III	Е, Б, С	Б, Шип,	Мхи, чер,	Пониж
12-0.2	"	10Е + Б	Чер-сф	0.8	III	Е, Б.	Рб, Мж	Чер, мхи, ос	Пониж
13-0.3	Лен.	10Е	Май-кис	0.8	III	Е, Б,	Рб, Мж	Кис, май, седм, коп	Гривка
14-0.3	"	10Е + Ос	Май-чер	0.8	III	Е, Б, Ос	Рб, Мж,	Кис, чер, мхи	Возв.
15-0.3	"	10Е + С, Б	Чер-бр-мш	0.8	III	Е, Б,	Рб, Мж,	Чер, бр, мхи	Ровн.
16-0.3	Вол.	9Е1Ос + Б	Чер-кис	0.6	III	Е, Ос, Б	Рб, Мж	Чер, кис, седм, мхи, пап	Ровн.
17-0.3	"	8Е1Б1Ос	Чер-кис-май	0.7	II	Е, Ос, Б	Рб, Мж	Чер, пап, кис, майн, ос	Ровн
18-0.3	"	8Е2Б + С	Сф-чер-бр	0.6	III	Е, Б, Ол	Рб, Мж	Мхи, чер, бр, баг	Пониж
19-0.2	Коми	7Е2Пх1С + Кд,	Мш-бр-чер	0.7	III	Е, Пх, Кдстл	Рб, Мж.	Мхи, чер, бр, лиш	Возв.
20-0.2	"	8Е2Пх + Лц, Кд	Чер-бр-мш	0.7	III	Е, Пх, Б,	Рб, Мж	Мхи, чер, бр, пап.	Склон
Южная тайга									
21-0.6	Костр.	8Е2Б + Пх	Чер-кис-зм	0.8	I	Е, Пх, Б	Рб, Мж	Чер, кис, пап, мхи, седм,	Ровн.
22-0.5	"	10Е + Лп, Б, Пх	Кис-шит-чер	0.8	I	Е, Лп, Б, Пх	Рб, Мж,	Чер, кис, пап, мхи, ос	Ровн.
23-0.4	"	8Е1Б1Лп + Пх	Кис-чер-шит	0.8	I	Е, Лп, Б, Пх	Рб, Мж,	Чер, кис, пап, мхи, ос	Ровн.
24-0.4	"	9Е1Б + Пх	Сф-чер-мор	0.7	III	Е, Б, Ол, Пх	Рб, Мж,	Мхи, баг, чер, мор,	Пониж
25-0.4	Твер.	8Е1Ос1Б	Кис-нем	0.8	I	Е, Ос, Б	Рб, Мж	Кис, чер, бр, пап, лан	Ровн.
26-0.4	"	9Е1Б + Ос	Чер-кис-мш	0.7	II	Е, Б, Ос,	Рб, Ол	Чер, кис, мхи, пап	Пониж
Продолжение таблицы 1									
27-0.25	"	8Е1Б1Ос	Кис-чер	0.8	I	Е, Б, Ос	Рб, Мж,	Чер, бр, кис, пап, мхи	Ровн.
28-0.2	"	8Е1Б1Ос + С	Сф-чер	0.7	III	Е, Б, Ос.	Рб, Мж	Мхи, чер, бр, пап	Пониж
29-0.5	"	7Е2Б1Ос	Кис-чер-бр	0.7	I	Е, Б, Ос	Рб, Мж	Кис, чер, бр, пап	Ровн.
30-0.3	"	9Е1Б	Кис-чер	0.8	I	Е, Б,	Рб, Мж	Кис, чер, пап	Ровн.

Примечание. Регион: Мур. – Мурманская область; Арх. – Архангельская обл.; Лен. – Ленинградская обл.; Вол. – Вологодская обл.; Костр. – Костромская обл.; Твер. – Тверская обл. Типы леса по напочвенному покрову: чер – черничный, бр – брусничный, мор – морошковый, баг – багульниковый, зм – зеленомошный, сф – сфагновый, майн – майниковый, кис – кисличный, мш – мшистый, шит – шитовниковый, нем – неморальный. Покров. Седм – седмичник, пап – папоротники, ос – осоки, лан – ландыш, пл – плауны, шип – шиповник ильгистый. Подлесок: Рб – рябина, Ив – ива козья, Ол – ольха серая, Мж – можжевельник, Шип – шиповник, Кдстл – кедровый стланик. Положение. Ровн. – ровное, Возв. – возвышенное, Прибр. – прибрежный, Скал. – скальный, Склон – склоновый.

Таблица 2. Парные значения возрастных структур и коэффициенты сходства древостоев коренных ельников по подзонам тайги Европейской России

Пары древостоев	Пр. Пл.	Деревья,* $\frac{\text{штук га}^{-1}}{\text{м}^3 \text{га}^{-1}}$	Распределение деревьев в возрастных поколениях возрастных рядов**, $\frac{\text{штук га}^{-1}}{\text{объем, м}^3 \text{га}^{-1}}$							Фаза динамики	Коэффициент сходства, %
			до 80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320–400		
Северная тайга											
Первая пара	1	$\frac{474}{57.7}$	$\frac{16}{0.3}$	$\frac{38}{1.9}$	$\frac{74}{7.3}$	$\frac{95}{20.3}$	$\frac{46}{16.3}$	$\frac{28}{9.0}$	$\frac{6}{2.6}$	Кл	82.6
	2	$\frac{1056}{138.2}$	$\frac{56}{1.1}$	$\frac{167}{7.5}$	$\frac{111}{3.7}$	$\frac{178}{19.7}$	$\frac{66}{10.0}$	$\frac{178}{33.3}$	$\frac{300}{62.9}$	Дг	
Вторая пара	1	$\frac{474}{57.7}$	$\frac{16}{0.3}$	$\frac{38}{1.9}$	$\frac{74}{7.3}$	$\frac{95}{20.3}$	$\frac{46}{16.3}$	$\frac{28}{9.0}$	$\frac{6}{2.6}$	Кл	
	9	$\frac{759}{149.4}$	$\frac{170}{1.2}$	$\frac{130}{28.1}$	$\frac{167}{23.6}$	$\frac{267}{84.2}$	$\frac{25}{11.3}$	–	–	Кл-Дг	
Средняя тайга											
Первая пара	13	$\frac{1133}{383.5}$	$\frac{280}{27.5}$	$\frac{554}{179.4}$	$\frac{186}{43.4}$	$\frac{5}{1.3}$	$\frac{22}{22.7}$	$\frac{38}{51.2}$	$\frac{48}{58.0}$	Дм	96.4 %
	14	$\frac{1320}{363.5}$	$\frac{50}{0.6}$	$\frac{260}{22.3}$	$\frac{650}{189.2}$	$\frac{215}{68.8}$	$\frac{85}{39.6}$	$\frac{50}{35.8}$	$\frac{10}{7.2}$	Дм-Кл	
Вторая пара	14	$\frac{1320}{363.5}$	$\frac{50}{0.6}$	$\frac{260}{22.3}$	$\frac{650}{189.2}$	$\frac{215}{68.8}$	$\frac{85}{39.6}$	$\frac{50}{35.8}$	$\frac{10}{7.2}$	Дм-Кл	
	17	$\frac{790}{348.2}$	$\frac{30}{1.0}$	$\frac{180}{4.4}$	$\frac{90}{6.4}$	$\frac{60}{12.6}$	$\frac{100}{43.2}$	$\frac{200}{176.6}$	$\frac{130}{104.0}$	Дг	
Южная тайга											
Первая пара	25	$\frac{574}{361.1}$	$\frac{155}{11.2}$	$\frac{182}{28.4}$	$\frac{115}{63.5}$	$\frac{30}{4.3}$	$\frac{65}{155.0}$	$\frac{27}{59.7}$	–	Дг	53.7
	27	$\frac{386}{367.8}$	$\frac{94}{7.2}$	$\frac{74}{29.6}$	$\frac{102}{100.8}$	$\frac{52}{78.8}$	$\frac{44}{91.4}$	$\frac{20}{60.0}$	–	Кл-Дг	
Вторая пара	21	$\frac{406}{329.2}$	$\frac{63}{4.1}$	$\frac{186}{104.9}$	$\frac{92}{86.9}$	$\frac{38}{64.2}$	$\frac{27}{69.1}$	–	–	Дм	
	25	$\frac{574}{361.1}$	$\frac{155}{11.2}$	$\frac{182}{28.4}$	$\frac{115}{63.5}$	$\frac{30}{4.3}$	$\frac{65}{155.0}$	$\frac{27}{59.7}$	–	Дг	

Примечание. Фаза динамики: Кл – климакс, Дм – демутация, Дг – дигрессия.

* В числителе, в знаменателе.

** В числителе, в знаменателе.

Далее необходимо выделить пары биогеоценозов в сравниваемых позициях и рассмотреть структуру их возрастных рядов (табл. 2). Для примера из состава биогеоценозов табл. 1 выделены по две пары древостоев различных лесоводственных характеристик в каждой подзоне тайги.

Выборочный анализ сходства возрастных структур древостоев фитоценозов по подзонам тайги показал, что все они имеют различные коэффициенты сходства – от высоких (пр. пл. 13–14) до слабых (пр. пл. 12–17, 27–28, 21–25). Можно также отметить, что искомым коэффициентом определяется сходство двух биогеоценозов только по

структуре возрастных рядов. Даже близко расположенные биогеоценозы могут иметь слабые показатели сходства по структурным параметрам возрастных рядов, а следовательно, и по параметрам их динамических характеристик. Эти данные определяют интерес к изучению в будущем горизонтального структурного разнообразия в значительных по площади массивах коренных девственных лесов различных лесоводственных и динамических показателей.

Положение биогеоценоза в сукцессионном поле может иметь по крайней мере два толкования. По утверждению И.И. Гусева (1964) возраст-

Таблица 3. Пораженность деревьев дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса общая для древостоев и по возрастным поколениям

Пр. пл.	Пораженность по возрастным поколениям, %										Средняя для древостоя
	0–40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321–360	361–400	
Северная тайга											
1	Подрост		2.0	21.0	18.9	21.7	48.3	50.0	–	–	12.9
2	Подрост		13.3	15.7	39.3	42.8	70.5	50.0	76.9	79.4	42.6
Средняя тайга											
13	Подрост	19.4	7.3	23.5	Ед.	40.0	44.4	38.5	–	–	18.6
14		28.5	16.2	11.5	41.0	28.6	25.0	100	–	–	11.0
Южная тайга											
21	Подрост	14.8	20.9	16.7	21.1	41.2	–	–	–	–	18.8
25		18.1	26.8	32.2	38.4	58.3	46.60	–	–	–	30.8

ной ряд климаксового ельника имеет один максимальный эксцесс значений объемов деревьев в середине возрастного ряда с ниспадающими значениями к более младшим и более старшим возрастным поколениям. Наши многолетние исследования структур возрастных рядов коренных ельников эволюционного формирования на территории Европейской России убеждают нас в том, что в большей степени фазе климакса отвечают лесные сообщества, у которых объемы деревьев в возрастных рядах распределяются относительно равномерно по возрастным поколениям на всем протяжении возрастного ряда древостоя.

Принятые для выборочного анализа лесные сообщества можно охарактеризовать по динамическим показателям – пр. пл. 1, 2, 9, 12, 13, 14, 17, 21, 25, 27.

Ближе других в фазе климакса располагается биогеоценоз пр. пл. 1 подзоны северной тайги (Гусева, 1964), который имеет один эксцесс возрастания объемов деревьев в середине возрастного ряда. Два биогеоценоза – пр. пл. 9 и 27 характеризуются как климаксово-дигрессивные. Три ельника находятся в фазе дигрессии – пр. пл. 2, 17, 25. Два ельника (14 и 21) можно отнести к демутиационно-климаксовой фазе динамики. В несколько особом положении находится ельник пр. пл. 13, характеризующийся как демутиационно-дигрессивный. Более подробный анализ динамических структур ельников приведен ниже. В табл. 3 приведены показатели пораженности деревьев дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса – общие и по возрастным поколениям.

Как видно из табл. 3, величина пораженности деревьев отвечает структуре распределения деревьев по возрастным поколениям: наивысшие величины пораженности деревьев в возрастных поколениях соответствуют возрастным поколениям с наибольшими объемами деревьев в пер-

вых, самых старших возрастных поколениях – чем ближе деревья к предельным для породы возрастным поколениям возрастных рядов, тем выше степень пораженности возрастными поколениями. Эта зависимость определяется коэффициентом корреляции $r = 0.74$ при $m = 0.06$ и $t = 12.3$ – связь высокая, тесная, с хорошим уровнем достоверности (табл. 2 и 3). В то же время, она не носит обязательного характера, но, как правило, увеличивается к первым поколениям деревьев с физиологически ослабленными характеристиками, причиной которых являются гнилевые фауны стволов и корней. Учет гнилей валежных стволов как ветровала, так и бурелома не старше трех лет вывала показал присутствие гнилей разного расположения в корнях и стволах валежа от 70 до 80%.

Соотношения средних диаметров стволов валежа к среднему диаметру деревьев древостоев в порядке возрастания номеров пробных площадей имеют следующие величины: пр. пл. 1 – 1.5; 2 – 1.4; 3 – 0.9; 4 – 1.5; 5 – 1.4; 6 – 1.9. Сопоставляя эти величины с динамическими показателями соответствующих биогеоценозов, можно рассмотреть степень согласованности этих двух предикторов: $r = 0.6$ при $m_r = 0.26$ и $t = 2.3$. Таким образом, можно говорить, что несмотря довольно значительную величину коэффициента корреляции, различия между предикторами не доказаны и характеризуются как не существенные, случайные. Это значит, что далеко не всегда по разности в средних диаметрах древостоев и валежа можно судить о принадлежности биогеоценоза к определенной фазе его сукцессионной динамики. Тем не менее при крайних значениях динамического положения биогеоценозов – крайних демутиационных или дигрессивных – различия хорошо определяются (табл. 4, пр. пл. 13, 21 и 25).

Основными возбудителями гнилевых фаун или независимо от зональной принадлежности

Таблица 4. Объемы валежа по стадиям разложения в биогеоценозах подзон тайги Европейской России

Пр. пл.	Запас, м ³ га	Объемы валежа, м ³ га	Валож от запаса древо-стоя, %	Объемы валежа по стадиям разложения*,					Всего*	Средний диаметр ***: см	Средняя стадия рзложе-ния
				1**	2	3	4	5			
Северная тайга											
1	57.7	35.1	60.8	0.6–1.8	13.6–38.7	9.6–27.4	6.3–17.9	5.0–14.2	35.1–100	$\frac{16.5}{24.7}$	3.2
2	138.2	45.4	32.8	2.8–6.2	12.0–26.5	10.8–23.7	10.4–23.0	9.4–20.6	45.4–100	$\frac{13.2}{18.2}$	3.1
Средняя тайга											
13	383.5	87.2	22.7	8.1–9.3	33.6–38.5	22.5–25.8	23.0–26.4	–	87.5–100	$\frac{19.8}{19.2}$	3.1
14	363.5	67.4	18.5	25.6–38.0	7.9–11.7	26.5–39.4	6.4–9.5	0.94–1.4	67.4–100	$\frac{14.7}{22.7}$	3.0
Южная тайга											
21	329.2	136.4	41.4	4.7–3.4	22.9–16.8	51.1–37.4	29.3–21.5	28.4–20.9	136.4–100	$\frac{20.0}{29.2}$	3.3
25	361.1	204.5	56.6	4.1–2.0	34.2–16.7	22.9–11.2	34.4–16.8	108.9–53.3	204.5–100	$\frac{20.7}{39.1}$	3.9

Примечание. * Числитель – м³ га, знаменатель – % от объема валежа. ** Стадии разложения (лет): 1–1–3, 2 – до 20, 3 – до 30, 4 – до 40, 5 – до 50. *** числитель – дресостоя, знаменатель – валежа.

еловых биогеоценозов являются широко распро- страненные известные виды биотрофного ком- плекса: еловая корневая губка *Heterobasidion parviporum* Niemelä et Korhonen, еловый комлевой трутовик *Onnia triqueter* (Lebz.) Imazeki, еловая стволовая губка *Porodaedalea chrysoloma* (Fr.) Fias- son et Niemelä, северный трутовик *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouzar, трутовик Швейница *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat., виды рода *Armillaria*, в таежной зоне в основном *A. borealis* Marxm. et Korhonen.

Все они в малонарушенных разновозрастных устойчивых по структурным параметрам ельни- ках независимо от подзоны тайги не образуют очагового поражения, и фаутные деревья разме- щаются по площади биогеоценозов диффузно. В дресостоях с простыми структурными параметра- ми (однообразными, условно однообразными) такие биотрофы, как корневая губка, опенок, могут образовывать очаги поражения вплоть до полного развала дресостоев (Стороженко и др., 2018). В табл. 4 приведены объемы валежа в выде- ленных для детального анализа биогеоценозах, распределенных по стадиям разложения (Сторо- женко, 1990; Стороженко, Шорохова, 2012).

Из данных табл. 4 видно, что древесный отпад по объемным величинам биомассы в структурах еловых биогеоценозов при различных динамиче- ских показателях фитоценозов может занимать более 60% от общего запаса дресостоя.

Состав даже основных видов дереворазрушаю- щих грибов ксилотрофного комплекса значитель- но более обширен, нежели комплекса биотрофов, и для ознакомления с ним мы отсылаем заинтере- сованного читателя к нашим прежним работам (Стороженко, 2007; Стороженко и др., 2014).

Совместный анализ данных объемов деревьев в возрастных поколениях (табл. 2) и валежа по стадиям разложения (табл. 4) дает возможность проследить динамику формирования возрастных структур дресостоев на определенных этапах сук- цессий.

Биогеоценоз пр. пл. 1 подзоны северной тайги в последние 30–35 лет интенсивно освобождался от старовозрастных деревьев крупных диаметров первых поколений (табл. 4), что дало ему возмож- ность вступить в фазу, близкую к климаксу. В сле- дующие примерно 100 лет он будет в ней нахо- диться. Одновременно будет продолжаться вывал пораженных гнилями деревьев первых поколе- ний (табл. 3). Средний возраст деревьев дресо- стоя составляет 147 лет, т.е. соответствует среди- не возрастного ряда. Биогеоценоз можно рас- сматривать как лесное сообщество, находящееся в фазе климакса.

Биогеоценоз пр. пл. 2 имеет наиболее длин- ный возрастной ряд, насчитывающий десять воз- растных поколений с деревьями предельных для ели возрастов – до 380 лет и единичными дере- вьями десятого возрастного поколения до 400 лет.

Древостой имеет большие объемы деревьев первых возрастных поколений, но относительно равномерное распределение объемов валежа по стадиям разложения и годам вывала деревьев (табл. 4). В то же время у деревьев первых поколений отмечаются высокие показатели пораженности грибами биотрофного дереворазрушающего комплекса и самые высокие значения пораженности древостоя в целом, что определяет в следующий довольно длительный период значительные вывалы деревьев в структуру валежа (табл. 3). Биогеоценоз весь этот период будет находиться в фазе дигрессии. Средний возраст деревьев этого древостоя составляет 263 г.

Биогеоценоз пр. пл. 13 подзоны средней тайги по структуре возрастного ряда находится в фазе демуляции, так как в последних трех возрастных поколениях присутствуют 65.3% объема деревьев от запаса древостоя (табл. 2) и незначительная общая для древостоя величина пораженности дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса. Вместе с тем в первых поколениях сосредоточены довольно большие объемы старовозрастных деревьев, имеющих значительные уровни поражения, что приведет в ближайшие примерно 80 лет к вывалу деревьев, и биогеоценоз с набором биомассы последними возрастными поколениями будет приближаться к фазе климакса. Средний возраст древостоя составляет 121 г., в то время как деревья первого поколения достигают 320 лет.

Биогеоценоз пр. пл. 14 имеет распределение деревьев в возрастном ряду с явным эксцессом объемов деревьев в пятом возрастном поколении (121–160 лет), составляющие 52% от запаса древостоя. По классификации С.А. Дыренкова (1984) биогеоценоз можно отнести к относительно разновозрастным лесным сообществам. При этом средний возраст древостоя равен 167 годам. Таким образом, биогеоценоз по динамическим характеристикам приблизился к фазе климакса. В настоящем положении он трактуется как демуляционно-климаксовый. В течение последующих 40–50 лет биогеоценоз войдет в фазу климакса.

Биогеоценоз пр. пл. 21, относящийся к южной тайге (Центрально-Лесной биосферный заповедник), по структуре возрастного ряда с некоторой натяжкой можно отнести к демуляционной фазе динамики. Суммарное значение поколений восходящего ряда (1–3) составляет 59.5% от запаса древостоя (табл. 2). Однако в следующих поколениях, относящихся к поколениям старше среднего возраста древостоя, который равен 137 годам, присутствуют также значительные объемы деревьев (40.5%). Соотношение этих показателей склоняет древостой в область демуляционно-климаксовой фазы динамики. К тому же биогеоценоз имеет значительные объемы и диаметры стволов валежа (табл. 4), что говорит об интенсивном

процессе сукцессионной динамики и скором вступлении биогеоценоза в фазу климакса.

Биогеоценоз пр. пл. 25, так же относящийся к подзоне южной тайги, уверенно можно отнести к дегрессивной фазе динамики, так как суммарная величина объемов деревьев первых двух возрастных поколений составляет 59.5% от запаса древостоя. По характеристикам возрастной структуры он, как и древостой пр. пл. 14, относится к относительно разновозрастным лесным сообществам. Объемы стволов валежа в древостое достигают самых больших значений среди всех представленных биогеоценозов, как и соотношение средних значений диаметров деревьев древостоя к среднему диаметру стволов валежа. В динамике развития биогеоценоза еще довольно долго будет находиться на этой сукцессионной стадии, но примерно через 100 лет, когда четвертое возрастное поколение приблизится к предельным для ели данных условий произрастания возрастам, опять войдет в фазу дигрессии (табл. 2). В настоящий период средний возраст древостоя составляет только 128 лет.

На основе прежних теоретических и экспериментальных исследований структур коренных лесных сообществ установлено, что в малонарушенных разновозрастных лесах эволюционного развития, обладающих структурной и функциональной устойчивостью, весь процесс генезиса лесного сообщества от формирования биомассы фитоценоза и возрастных рядов древостоев, распределения деревьев в возрастных поколениях возрастных рядов, ослабления деревьев и накопления текущего древесного отпада в их составе, перехода его в категорию валежа, разложения стволов валежа до состояния гумуса составляют единый, сбалансированный по времени и объемам биомассы процесс, определяющий устойчивость лесных сообществ (Стороженко, 2007). В значительной степени этот процесс контролируется дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса в составе древостоя и грибами ксилотрофного комплекса в составе структуры валежа. Понятно, что ослабление деревьев и их усыхание связано также с процессами естественного отбора в конкурентных отношениях деревьев в динамике роста древостоев. В таежных лесах для ели это 80–100 лет. После выяснения отношений в борьбе за свет и питание наступает период спелости и далее старения деревьев, в который деятельность грибов дереворазрушающего биотрофного комплекса становится определяющей в отборе менее индивидуально устойчивых деревьев.

Таким образом, анализ основных характеристик структур биогеоценозов и динамики их развития во времени вполне объясняет существующее сукцессионное положение биогеоценозов. Кроме того данные о соотношении величин важ-

нейших показателей структур фитоценозов (древостои), микоценозов (комплексы дереворазрушающих грибов биотрофов и ксилотрофов) и мортценозов (структура валежа) дают возможность проследить динамику развития лесных сообществ на относительно обширном временном пространстве в ретроспективе и перспективе. Мы полагаем, что представленные сведения позволяют более глубоко оценить связи автотрофных и гетеротрофных комплексов, их важную формирующую функцию в динамике развития коренных разновозрастных лесных сообществ.

Заключение. На основе анализа возрастных рядов принятых для анализа коренных еловых биогеоценозов южной, средней и северной тайги определены соотношения деревьев в возрастных поколениях древостоев, средний возраст древостоев и предельный возраст деревьев ели, величины древесного отпада в числовом и объемном выражении, которые рассматриваются как важные показатели, характеризующие вектор развития биогеоценозов в динамике их формирования.

Величины пораженности деревьев грибами дереворазрушающего биотрофного комплекса в возрастных поколениях возрастных рядов древостоев также в значительной степени определяют динамику отпада деревьев и положение биогеоценозов в сукцессионных рядах еловых биогеоценозов.

Структура древесного отпада (валежа) как одного из комплексов общей деструктивной цепи круговорота биомассы лесного сообщества с распределением стволов валежа по временным грациям стадий разложения дает возможность проследить динамику развития лесных сообществ на относительно обширном временном пространстве в ретроспективе и перспективе.

Полученные сведения позволили подтвердить высказанное ранее предположение о том, что процессы формирования объемов биомассы коренных разновозрастных ельников, распределения деревьев в возрастных поколениях возрастного ряда древостоев, ослабления деревьев грибами биотрофного комплекса, накопления текущего древесного отпада в составе древостоев, перехода его в категорию валежа, разложение стволов валежа до состояния гумуса грибами ксилотрофного комплекса составляют единый сбалансированный по времени и объемам биомассы процесс, определяющий устойчивость лесных сообществ (Стороженко, 2007).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Clements F.E. Nature and structure of the climax // *J. Ecology*. 1936. V. 21. № 1. P. 252–284.
Ivantsov S., Bjelkåsen T., Sørensen O.J. Structures in old growth forest stands in the Yula River basin // *TemaNord*, 2009. № 523. P. 67–75.

Волков А.Д. Биоэкологические основы эксплуатации ельников северо-запада таежной зоны России. Петрозаводск. Изд-во Карельского НЦ РАН, 2003. 250 с.
Воропанов П.В. Естественная история ельников Севера и их внутренняя структура // Сб. трудов Поволжского лесотехнического института. 1949. № 6. С. 3–38.
 Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. В 2-кн. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с; Кн. 575 с.
Гусев И.И. Строение и особенности таксации ельников Севера. М.: Лесн. пром-сть, 1964. 76 с.
Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.
Исаев А.С., Суховольский В.Г., Хлебопрос Р.Г., Бузыкин А.И., Овчинникова Т.М. Моделирование лесоразовательного процесса: феноменологический подход // Мониторинг биологического разнообразия лесов России. М.: Наука, 2008. 451 с.
Казимиров Н.И. Ельники Карелии. Л.: Наука, 1971. 139 с.
Константинов А.С. Использование теории множеств в биогеографическом и экологическом анализе // Успехи современной биологии. 1969. Т. 67. Вып. 1. С. 99–108.
 Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / Под ред. Бобковой К.С. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
Коткова В.М., Стороженко В.Г. Новые и малоизвестные для Тверской области виды афиллофоровых грибов // Вестник Тверского гос. университета. Серия “Биология и экология”, 2012. Вып. 26. № 16. С. 125–134.
Морозов Г.Ф. О лесоводственных устоях // М.: Лесная пром-сть Избранные труды. Т. 1. 1970. С. 459–474.
 Правила санитарной безопасности в лесах (утверждено приказом Министерства природных ресурсов и экологии России от 24 декабря 2013 г. № 613). М., 2013. 23 с.
Стороженко В.Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.
Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. М.: Гриф и К., 2007. 190 с.
Стороженко В.Г., Быков А.В., Бухарева О.А., Петров А.В. Устойчивость лесов. Теория и практика биогеоэкологических исследований. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 171 с.
Стороженко В.Г., Коткова В.М. Состояние коренных ельников и дереворазрушающие грибы (Basidiomycota) заповедника “Кологривский лес (Костромская обл.) // Известия вузов. Лесной журн. 2013. № 3/333. С. 17–25.
Стороженко В.Г., Крутов В.И., Руоколайнен А.В., Коткова, В.М., Бондарцева М.А. Атлас-определитель дереворазрушающих грибов лесов Русской равнины. М.: Товарищество научных изданий. КМК, 2014. 195 с.
Стороженко В.Г., Шорохова Е.В. Биогеоэкологические и ксилолитические параметры устойчивых таежных ельников // Грибные сообщества лесных экосистем / Под ред. Крутова В.И. и Стороженко В.Г. Петрозаводск: Изд-во Карельского НЦ, 2012. Т. 3. С. 22–41.
Сукачёв В.Н. Основы лесной биогеоэкологии. М.: Наука, 1964. 458 с.
Чмыр А.Ф. Плавная смена поколений еловых лесов бореальной зоны России. СПб.: Санкт-Петербургский НИИ лесного хоз-ва, 2001. 127 с.
Ярошенко А.Ю., Потапов П.В., Турубанова С.А. Малонарушенные лесные территории Европейского Севера России. М.: Гринпис России, 2001. 75 с.

Formation of Age Structures of Indigenous Taiga Spruce Forests in European Russia

V. G. Storozhenko*

Institute of Forest Science, RAS, Sovetskaya st., 21, Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast, 143030 Russia

*E-mail: lesoved@mail.ru

The article discusses the lack of research on the structures and patterns of formation of indigenous virgin forests of evolutionary development as standards of sustainable forest communities. The aim of the research is to study the processes of formation of stands' age structures and tree decay with the participation of wood-destroying fungi of biotrophic and xylotrophic complexes of indigenous spruce forests of the taiga zone as important factors determining the quality of stability of forest communities. For the study, the indigenous spruce forests of different ages of evolutionary formation in the forest massifs of the taiga zone, northern, middle and southern taiga were accepted. The age series of stands have different numbers and volumes of trees in the age generations, which determines the diversity of the dynamic characteristics of the biogeocenoses. The average ages of stands and the maximum ages for fir trees of the first generations are calculated. The average ages of stands and the maximum ages for fir trees of the first generations are calculated. The indicators of tree infestation in the age generations of the age series of phytocenoses are described in numerical and volumetric values. For all biogeocenoses, the number and volume of dead trunks were calculated, with a distribution by stages of decomposition with time dating of the stages. The obtained data allowed us to formulate the thesis that the processes of formation of the biomass of stands, the distribution of trees in the age generations of the age range of stands, the weakening of trees by fungi of the biotrophic complex, the accumulation of tree fall in the composition of stands, its transition to the category of dead wood, the decomposition of the trunks of dead wood to the state of humus by the xylotrophic complex fungi, all constitute a single process balanced in time and volume of wood, which determines the stability of forest communities.

Keywords: native spruce forests, age structures, infestation of stands with wood-destroying fungi, number and volume of dead trees.

REFERENCES

- Chmyr A.F., *Plavnaya smena pokolenii elovykh lesov boreal'noi zony Rossii* (Smooth Succession of Spruce Forests' Generations in the Russian Boreal Zone), St. Petersburg: Sankt-Peterburgskii NII lesnogo khoz-va, 2001, 127 p.
- Clements F.E., Nature and structure of the climax, *J. Ecology*, 1936, Vol. 21, No. 1, pp. 252–284.
- Dyrenkov S.A., *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* (Structure and dynamics of the boreal spruce forest), Leningrad: Nauka, 1984, 174 p.
- Gusev I.I., *Stroenie i osobennosti taksatsii el'nikov Severa* (The structure and characteristics of taxation of spruce forests of the North), Moscow: Lesn. prom-st', 1964, 76 p.
- Isaev A.S., Sukhovol'skii V.G., Khlebopros R.G., Buzykin A.I., Ovchinnikova T.M., Modelirovanie lesoobrazovatel'nogo protsessa: fenomenologicheskii podkhod (Modeling of the forest-forming process: phenomenology approach), In: *Monitoring biologicheskogo raznoobraziya lesov Rossii: metodologiya i metody* (Monitoring of biological diversity of Russian forests: methodology and methods), M.: Nauka, 2008, 451–451 p.
- Ivantsov S., Bjelkåsen T., Sørensen O. J. Structures in old growth forest stands in the Yula River basin, *TemaNord*, 2009, No. 523, pp. 67–75.
- Kazimirov N.I., *El'niki Karelii* (Karelian Spruce forests), Leningrad: Nauka, 1971, 140 p.
- Konstantinov A.S., Ispol'zovanie teorii mnozhestv v biogeograficheskom i ekologicheskom analize (The use of set theory in biogeographic and ecological analysis), *Uspekhi sovremennoi biologii*, 1969, Vol. 67, No. 1, pp. 99–108.
- Korennyye elovye lesa Severa: bioraznoobrazie, struktura, funktsii* (Virgin spruce forest on North: biodiversity, structure, functions), St. Petersburg: Nauka, 2006, 334 p.
- Kotkova V.M., Storozhenko V.G., Novye i maloizvestnyye dlya Tverskoi oblasti vidy afillorovykh gribov (New and little-known for Tver region species of aphylloraceous fungi), *Vestnik Tverskogo gos. universiteta. Seriya "Biologiya i ekologiya"*, 2012, Vol. 26, No. 16, pp. 125–134.
- Morozov G.F., O lesovodstvennykh ustoyakh (About forestry foundations), In: *Izbrannye trudy* (Selected works), M.: Lesnaya prom-st', 1970, pp. 459–474.
- Pravila sanitarnoi bezopasnosti v lesakh (utverzhdeno. prikazom Ministerstva prirodnykh resursov i ekologii Rossii ot 24 dekabrya 2013 g. № 613)* (Sanitary safety rules in forests (Approved by order of the Ministry of Natural Resources and Ecology of Russia dated December 24, 2013 No. 613)), M., 2013, 23 p.
- Smirnova O.V., *Vostochnoevropayskie lesa: istoriya v golo-tsene i sovremennost'* (Eastern European forest in the Holocene and modern history), M.: Nauka, 2004, Vol. 1, 479 p.; Vol. 2, 575 p.
- Storozhenko V.G., Bykov A.V., Bukhareva O.A., Petrov A.V., *Ustoichivost' lesov. Teoriya i praktika biogeotsenoticheskikh issledovaniy* (Sustainability of forests. Theory and practice of biogeocoenotic studies), M.: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2018, 171 p.
- Storozhenko V.G., Datirovka razlozheniya valezha eli (Dating of spruce brushwood decay), *Ekologiya*, 1990, No. 6, pp. 66–69.
- Storozhenko V.G., Kotkova V.M., Sostoyanie korennykh el'nikov i derevorazrushayushchie griby (Basidiomycota) zapovednika "Kologrivskii les" (Kostromskaya obl.) (The condition of indigenous spruce forests and wood-destroy-

- ing fungi of the “Kologriv forest” reserve (Kostroma region)), *Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal*, 2013, No. 3/333, pp. 17–25.
- Storozhenko V.G., Krutov V.I., Ruokolainen A.V., Kotkova V.M., Bondartseva M.A., *Atlas-opredelitel' derevorazrushayushchikh gribov lesov Russkoi ravniny* (Atlas-Identifier of Wood-Destructive Fungi of the Russian Plain Forests), M.: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014, 195 p.
- Storozhenko V.G., Shorokhova E.V., Biogeotsenoticheskie i ksiloliticheskie parametry ustoychivyykh taezhnykh el'nikov (Biogeocenotic and xylolytic parameters of stable taiga spruce forests), In: *Gribnye soobshchestva lesnykh ekosistem* (Fungi communities of forest ecosystems), Petrozavodsk: Izd-vo Karel'skogo NTs, 2012, Vol. 3, pp. 22–41.
- Storozhenko V.G., *Ustoychivyye lesnye soobshchestva: teoriya i eksperiment* (Sustainable forest communities: theory and experiment), M.: Grif i K, 2007, 190 p.
- Sukachev V.N., Dylis N.V., *Osnovy lesnoi biogeotsenologii* (Fundamentals of forest biogeocoenology), M.: Nauka, 1964, 574 p.
- Sukachev V.N., *Osnovy lesnoi biogeotsenologii* (Fundamentals of forest biogeocoenology), M.: Nauka, 1964, 458 p.
- Volkov A.D., *Bioekologicheskie osnovy ekspluatatsii el'nikov severo-zapada taezhnoi zony Rossii* (Bioecological basis for the exploitation of spruce forests in the north-west of the taiga zone of Russia), Petrozavodsk: Iz-vo Karel'skogo NTs RAN, 2003, 250 p.
- Voropanov P.V., Estestvennaya istoriya el'nikov Severa i ikh vnutrennyaya struktura (Natural history of the North spruce forests and their internal structure), *Sb. trudov Povolzhskogo lesotekhnicheskogo instituta*, 1949, No. 6, pp. 3–38.
- Yaroshenko A.Y., Potapov P.V., Turubanova S.A., *Malonarushennyye lesnye territorii evropeiskogo severa Rossii* (Undisturbed forest lands of the north of European part of Russia), M.: Grinpis Rossii, 2001, 75 p.