

ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИЕ ГРИБЫ В СТРУКТУРЕ ЛЕСОВ ЕЛОВЫХ ФОРМАЦИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2022 г. В. Г. Стороженко^{1,*}

¹Институт лесоведения РАН, 143030 Московская обл., Успенское, Россия

*e-mail: lesoved@mail.ru

Поступила в редакцию 20.09.2021 г.

После доработки 20.11.2021 г.

Принята к публикации 23.12.2021 г.

Обсуждаются проблемы участия дереворазрушающих грибов (ДРГ) как важнейшего гетеротрофного комплекса лесов в процессах развития лесных сообществ. Обсуждается тезис, согласно которому основная функция ДРГ (разложение биомассы) неразрывно связана с функцией формирования наиболее устойчивых структур лесного сообщества. Цель исследований – в физических и объемных параметрах описать участие ДРГ патогенного и сапротрофного комплексов в онтогенетических процессах коренных девственных ельников различных динамических характеристик, определить их влияние на процессы формирования структуры разновозрастных устойчивых лесов еловых формаций подзон северной, средней и южной тайги Европейской России. Построены возрастные ряды древостоев, определены объемы древесины и пораженность деревьев ДРГ в возрастных поколениях биогеоценозов и их динамические характеристики. Вычислены объемы гнилевого поражения деревьев и древостоев изучаемых биогеоценозов. Пораженность деревьев патогенными ДРГ постепенно увеличивается от более молодых поколений деревьев к более старым – связь почти функциональная. Определена связь присутствия гнилей в изученных еловых лесах с динамическими характеристиками биогеоценозов: связь отрицательная и значительная – чем меньше объемы гнилей в древостоях, тем ближе биогеоценоз к фазе климакса. Определены объемы древесного отпада (валежа) по стадиям разложения. Связь между показателями текущего древесного отпада и динамическим положением биогеоценозов в сукцессионном ряду слабая, склоняющаяся к умеренной. Показано, что ДРГ принимают непосредственное активное участие в формировании структуры лесов коренных еловых формаций как “эндогенный консорт”, осуществляющий двуединую функцию разложения биомассы и ее формирования.

Ключевые слова: бореальные леса, ксилотрофные грибы, пораженность древостоев, сукцессионная динамика

DOI: 10.31857/S002636482202009X

ВВЕДЕНИЕ

Процессы формирования лесного автотрофного и гетеротрофного комплексов в значительной мере связаны с воздействием экзогенных (эдафических, климатических) факторов, способных полностью изменить лесоводственные характеристики биогеоценозов, вплоть до смены коренной формации. В коренных лесах гетеротрофные организмы, в числе которых играющие значительную роль патогенные ксилотрофные грибы, являются основными деструктивными агентами. При существенном участии дереворазрушающих грибов (ДРГ) формируется возрастная, горизонтальная и вертикальная структура коренных биогеоценозов, в процессе их движения к состоянию наибольшей устойчивости восстанавливаются функциональные связи между комплексами организмов. Этот тезис в лесоведении трактуется как базовая парадигма долговременного существования лесных сообществ, сохранения ими коренных черт и сукцессионных тенденций (Sukachev, 1964; East European..., 2004; Storozhenko, 2007, 2009, 2014; Isaev et al., 2005; Storozhenko et al., 2018; Lukina et al., 2021, и др.).

Высшие базидиомицеты из группы ДРГ в социальном устройстве лесного биогеоценоза – специфичные в структуре лесных сообществ виды, предназначенные эволюцией выполнять основную функцию по утилизации накапливаемой автотрофами биомассы. Трофотопические предпочтения грибов этой группы в лесных сообществах ограничены наличием пищевого субстрата, то есть древесины различного качественного состояния. Всякое коренное лесное сообщество в своем сукцессионном развитии стремится к выработке наиболее оптимальных структурных и функциональных связей между составляющими его комплексами организмов. При этом ДРГ в динамике лесного сообщества выполняют двуединую функцию. Их основная функция разложения накапливаемой автотрофами биомассы неразрывно связана с функцией формирования наиболее устойчивой и дифференцированной структуры лесного сообщества. Такой, казалось бы, казуистический тезис представляет собой основной закон сукцессионного движения коренного лесного сообщества к состоянию наибольшей “выработанности”

Таблица 1. Шкала датировок процесса разложения валежа ели

Датировка стадий разложения древесины стволов валежа, лет					
Южная тайга	1–3	4–20	21–30	31–40	41–50
Северная тайга	1–5	6–25	26–35	36–45	46–60
Стадия ксилолиза	начальная	максимальная	затухающая	конечная	гумификация

(Sukachev, 1964). При этом необходимо иметь в виду, что деятельность ДРГ, особенно патогенных, проходит на фоне ожесточенной борьбы деревьев фитоценоза за корневое и световое пространство в едином природном комплексе. В составе лесов хвойных формаций на территории Европейской России коренные разновозрастные леса еловых формаций признаются как наиболее информативные в структурном отношении и в полной мере отвечающие условиям устойчивости сообщества.

Цель исследования – в физических и объемных параметрах описать логику участия ДРГ патогенного и сапротрофного комплексов в динамических процессах формирования структуры коренных лесов еловых формаций, определить участие патогенных ДРГ в процессах отпада деревьев из состава древесной фракции биогеоценозов, представить в физических величинах их влияние на процессы формирования структуры разновозрастных устойчивых лесов еловых формаций на Русской равнине.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследования приняты коренные разновозрастные еловые леса различных динамических характеристик, не затронутые никакими антропогенными воздействиями, сохранившие в первозданном виде все, выработанные в длительном эволюционном развитии, закономерности совместного функционирования автотрофных и гетеротрофных комплексов лесных сообществ. Биогеоценозы размещаются в массивах коренных лесов подзон северной, средней и южной тайги Европейской России (Kurbaev, 1973). В подзоне северной тайги это коренные ельники Нямецкого лесничества Кандалакшского лесхоза Мурманской обл. (66.94 с.ш., 31.61 в.д.); Северодвинского лесничества Архангельской обл. (64.49 с.ш.; 39.83 в.д.); Национального парка “Югыд-ва” Коми Республики предгорий Урала (63.94 с.ш.; 57.58 в.д.). В подзоне средней тайги – ельники урочища “Атлека” Андомского лесхоза Вологодской обл. (61.30 с.ш., 36.80 с.ш.) и резервата “Вепсский лес” Ленинградской обл. (60.13 с.ш., 35.84 в.д.). В подзоне южной тайги – ельники Центрально-лесного биосферного заповедника (56.45 с.ш., 32.96 в.д.) и заповедника “Кологривский лес” (58.86 с.ш., 43.84 в.д.). На постоянных пробных площадях (ППП) проводился цикл исследований, включавший сплошную нумерацию деревьев, бурение у шейки корня с определением возраста и присутствия гнилевых фаутов стволов. На части ППП в ельниках северной и южной под-

зон тайги проведено бурение по высоте стволов для определения расположения и объемов гнилей в деревьях с разделением их по типам – коррозионные и деструктивные. Определялось состояние деревьев по универсальной шкале категорий состояния (Rules, 2013). Проводилось картирование расположения деревьев и стволов древесного отпада (валежа) с описанием породы, диаметра, длины ствола, категории валежа – бурелом или ветровал с наличием гнили как причины образования вывала, стадии разложения ствола (табл. 1) (Shorokhova, Shorokhov, 1999; Yatskov et al., 2003; Storozhenko, Shorokhova, 2012; Storozhenko, 2014, и др.).

В камеральный период строились возрастные ряды древостоев, определялись уровни поражения деревьев в каждом возрастном поколении возрастных рядов и древостоев в целом. Определялось присутствие гнилей в стволах и корнях свежего валежа не старше трех лет после вывала как возможной причины их перехода в структуру валежа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 2 приведены основные лесоводственные характеристики изучаемых еловых лесов. Все представленные ППП заложены в не затронутых никакими антропогенными воздействиями еловых лесах, вдалеке от любых источников загрязнения. Можно отметить незначительные запасы стволовой древесины ППП Мурманской обл., что объясняется близким расположением древостоя к северным пределам зоны северной тайги. Другие ППП отвечают типичным лесоводственным зональным показателям лесов еловых формаций, как правило, с присутствием в составе лиственных пород.

Для того, чтобы представить участие ДРГ в формировании структуры коренных еловых биогеоценозов, необходимо, прежде всего, построить возрастные ряды древостоев фитоценозов по возрастным поколениям (Dyrenkov, 1984; Komin, Semechkin, 1970; Storozhenko et al., 1992, и др.) (табл. 3).

Это дает возможность определить фазовое сукцессионное положение каждого биогеоценоза и по результатам анализа присутствия гнилей коррозионного и деструктивного типов в стволах деревьев определить в физических величинах участие ДРГ в поражении деревьев и древостоев в целом. При этом гнили стволов разделялись по типам на коррозионные и деструктивные, вычислялись соотношения деревьев с гнилями разных типов. Результаты анализа данных табл. 3, описывающих структуру возрастных рядов древостоев, объемы деревьев в возрастных поколениях, объясняют положение биогеоценозов в сукцессионном

Таблица 2. Основные лесоводственные характеристики изучаемых биогеоценозов

Регион	Состав дровостоя	Тип леса	Полнота	Бонитет	Подрост	Подлесок	Покров	Положение	Запас, м ³ га ⁻¹	Средний возраст
Северная тайга										
М	10Е+С, Б	Е мш-бр	0.5–0.6	V	Е, Б, С	Мж, Рб	мхи, бр,	ровный	57.7	148
А	10Е+Б	Е чер-бр	0.6	IV	Е	Рб, Б, Ив	чер, тол, бр	понижен	138.2	220
К	8Е2Б+Пх, Кд	Е чер-зм-бр,	0.6	IV	Е, Кд, Пх,	Кд, Б, Пх, Кдст	чер, мхи бр, пл	слабый склон	149.4	155
Средняя тайга										
Л1	10Е+Ос	Е май-кис	0.8	II	Е, Ос,	Мж, Рб	чер, бр, май	гривка	382.1	121
Л2	10Е+Б	Е чер-сф	0.8	III	Е, Б	Мж, Б,	чер, бр, мхи	понижен	362.8	167
В	8Е1Б1Ос	Е чер-кис-пап	0.7	II	Б, Е, Ос,	Рб, Б	чер, кис-май	склон	343.7	196
Южная тайга										
К1	10Е+Пх, Б	Е кис-пап	0.8	I	Е, Пх, Б	Б, Рб, Лп	чер, кис,	ровный	453.3	128
К2	8Е1Б1Лп	Е кис-щит	0.8	I–II	Е, Б, Лп	Рб, Лп, Б	чер, кис, мхи	ровный	461.2	142
Т	8Е1Ос1Б	Е чер	0.8	I–II	Е, Б, Ос	Б, Мж, Рб	кис, пап, чер, бр, май, мхи	ровный	385.6	138

Примечание. Регион: М – Мурманская обл.; А – Архангельская обл.; К – Республика Коми; Л1, Л2 – Ленинградская обл.; В – Вологодская обл.; К1, К2 – Костромская обл.; Т – Тверская обл. Древесные породы, доминанты травяно-кустарничкового яруса и типы леса: Б – береза, баг – багульниковый, бр – брусничный, Е – ель, зм – зеленомошный, Ив – ива, Кдст – кедровый стланик, кис – кисличный, Лп – липа, май – майниковый, Мж – можжевельник, мор – морошковый, мш – мшистый, Ос – осина, пап – папоротниковый, пл – плауны, Пх – пихта, Рб – рябина, С – сосна, сф – сфагновый, тол – толокнянка, чер – черничный.

Таблица 3. Объемы древесины и пораженность деревьев дереворазрушающими грибами в возрастных поколениях возрастных рядов биогеоценозов

Регион	Пораженность деревьев в возрастных поколениях: числитель – объемы деревьев в возрастных поколениях (% от объема древостоя), знаменатель – пораженность деревьев в поколениях (%)										Соотношение гнилей: корроз.- деструк.	Фаза динамики	Пораженность древостоя, %
	до 40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321–360	361–400			
Северная тайга													
М	Подрост	3.0	12.0	33.2	26.5	20.7	4.6	–	–	41.8–58.2	Кл	18.1	
А		2.6	21.1	16.8	19.6	34.5	50.0			54.2–45.8	Кл	41.8	
		4.5	3.0	9.3	8.3	21.2	24.1	11.1	18.5				
К		13.3	15.7	39.3	42.8	70.5	50.0	76.9	63.2	50.0–50.0	Кл	18.7	
		19.6	16.5	56.3	7.6	–	–	–	–				
Средняя тайга													
Л1	Подрост	7.2	46.9	11.4	0.3	5.6	13.4	15.2	–	–	43.8–56.2	Дм	18.6
Л2		19.4	20.5	23.5	0	40.0	44.4	41.7			57.2–42.8	Дм	21.3
		6.1	52.1	18.9	10.9	10.1	1.9	–	–				
В	Подр.	28.6	16.2	11.5	41.0	40.0	40.0			41.7–58.3	Дг	15.2	
		3.2	3.3	1.6	12.5	46.8	25.4	7.2	–				
Южная тайга													
К1	Подрост	3.0	8.0	18.0	12.0	43.0	16.0	–	–	64.4–35.6	Дг	31.8	
К2		18.3	27.5	35.8	37.5	60.5	50.0			54.9–45.1	Дг	32.2	
		1.1	2.4	20.1	32.6	8.4	35.4	–	–				
Т		28.0	32.4	31.3	26.9	50.0	57.1			48.8–51.2	Кл	22.3	
		1.2	31.9	26.4	19.5	21.0	–	–	–				
		17.2	20.0	15.9	22.2	28.6							

Примечание. Гнили: корроз. – коррозионные; деструк. – деструктивные. Фазы динамики: Кл – климаксовая или близкая к климаксу; Дм – демутационная; Дг – дигрессионная. Сокращения названий регионов – табл. 2.

пространстве и участие ДРГ в поражении деревьев и древостоев в целом.

Биогеоценозы северной тайги по структуре возрастных рядов и распределению деревьев в возрастных поколениях, имеющие один эксцесс объемов деревьев ближе к середине возрастного ряда относятся по классификации И.И. Гусева (Gusev, 1964) к климаксовым фазам динамики, а по возрастной структуре – к абсолютно разновозрастным биогеоценозам (Dyrenkov, 1984; Storozhenko, 2007, и др.). Близкая к оптимальной структура возрастного ряда древостоя определяет и характерные для этой фазы динамики лесного сообщества общие значения участия ДРГ в поражении древостоя биогеоценоза, которые, по опыту многолетних исследований в таежных лесах, лежат в пределах 15–25% для климаксовых ельников. Исключение составляет ельник с литерой А. Этим же значениям отвечает и биогеоценоз с литерой К (Предгорья Урала). Ельники средней тайги и ельник с литерой Т (ЦЛГБЗ) южной тайги, находящиеся в поле флуктуации климакса, также имеют значения общего поражения древостоев в обозначенных выше пределах. Явно находящиеся в фазе дигрессии ельники В, К 1 и К 2 имеют большие объемы деревьев предельных для ели возрастов первых поколений

и повышенные величины поражения древостоев ДРГ биотрофного комплекса. Можно отметить общую (за некоторым исключением) особенность в поражении древостоев грибами, вызывающими гнили разных типов: соотношения деревьев, имеющих гнили коррозионного и деструктивного типов, почти для всех древостоев приблизительно равны, что также характерно для биогеоценозов, близких к наиболее устойчивым климаксовым лесным сообществам.

Пораженность деревьев ДРГ в возрастных поколениях демонстрирует явную тенденцию к увеличению значений к первым наиболее возрастным поколениям. Общая пораженность деревьев постепенно увеличивается от более молодых экземпляров к более старым, теряющим с увеличением возраста устойчивость к поражению грибными возбудителями. Связь между этими предикторами очень высокая, почти функциональная: $r = 0.91$ при $m_r = 0.28$ и $t = 45.2$. По нашему многолетнему опыту исследований структур коренных лесов Европейской России, такая же тенденция характерна для всех коренных разновозрастных девственных биогеоценозов таежной зоны и может трактоваться как закономерность. Она имеет свою эволюционную логику в совместной динамике развития комплексов коренных девственных лесных сообществ.

В ходе сукцессионного развития лесного сообщества параллельно формированию автотрофного комплекса формируется гетеротрофный, основная функция которого состоит в разложении накапливаемой автотрофами биомассы. В коренном лесном сообществе как “социальном организме” любая деструктивная функция имеет двуединое значение, направленное в том числе на поддержание (или развитие) его оптимального структурно-функционального содержания как качества, определяющего устойчивость сообщества во времени. Патогенные ДРГ, поражая потерявшие устойчивость старовозрастные деревья первых самых старших по возрасту поколений древостоев, способствуют их отмиранию и переходу в структуру текущего древесного опада и валежа. При этом усложняется горизонтальная мозаичная структура биогеоценоза: на освобождающихся площадях появляются молодые деревья, формирующие новые поколения.

Все представленные для анализа биогеоценозы имеют абсолютно разновозрастную структуру и обеспечены постоянным переходом объемов древесины от предыдущих к последующим поколениям.

Важным, но практически не изученным с лесоводственных биогеоценологических позиций остается раздел об участии ДРГ в формировании собственно объемов гнилевого поражения деревьев и древостоев лесов хвойных формаций тайги. Для девственных коренных ельников этот недостаток в некоторой степени восполняется представленными ниже данными. Анализируя данные табл. 4, можно отметить важную особенность распределения гнилей в структурах представленных ельников. Как и следовало ожидать, наибольшие объемы производных величин, вычисленных в процентных соотношениях, получены от базовых показателей – запасов древостоев и объемов деревьев с гнилями (А, В, К 1). При этом очевиден факт связи между объемами собственно гнилей в древостоях, объемами деревьев с гнилями и фазовым положением биогеоценозов. Величина коэффициента корреляции, определяющая связь объемов гнилей по всем изучаемым биогеоценозам с их динамическими показателями равна: $r = -0.8$ при ошибке $m_r = -0.12$ и достоверности $t = 6.6$ – связь отрицательная и значительная, то есть, чем меньше объемы гнилей в древостоях, тем ближе биогеоценоз по динамическим показателям располагается к фазе климакса.

Заданная логика определяет и связь фазы динамики с другими показателями – объемами деревьев с гнилями, процентом гнилей от запаса древостоя, процентом гнилей от деревьев с гнилями, процентом деревьев с гнилями от запаса. До определенной степени выпадает из этой логики древостой М с очень малым запасом стволовой древесины. Следует признать, что в абсолютных величинах эти показатели имеют довольно большие значения.

В этой связи вполне целесообразно признать, что продукты жизнедеятельности патогенных ДРГ,

разлагающих живую древесину древостоев биогеоценозов, должны учитываться при расчете пулов и стока биогенных элементов лесных сообществ.

В климаксовых сообществах участие ДРГ в структуре всех фракций лесного сообщества (в нашем случае в древостоях, текущем древесном опаде и валеже), должно определяться как оптимальное для устойчивых лесов. Однако, как следует из представленных выше сведений, не все взятые для анализа биогеоценозы удовлетворяют этим условиям, что может подвергнуть сомнению точность определения фазового положения лесного сообщества только по структуре возрастного ряда древостоя. Более точные результаты могут быть получены при учете древесного опада как показателя продолжения динамических процессов в лесном сообществе.

Патогенные ДРГ, поражая живые деревья, способствуют переводу их в структуру древесного опада – текущего древесного опада и валежа. Исходя из представленных выше сведений можно предполагать, что интенсивность опада деревьев связана с особенностями структурных характеристик биогеоценозов: динамическим сукцессионным положением лесных сообществ, общим санитарным состоянием древостоев и, как следствие, деятельностью ДРГ биотрофного комплекса. На рис. 1 приведены значения показателей состояния деревьев разных категорий – от внешне здоровых до старого сухостоя (Rules, 2013), выраженные в процентах от общего количества деревьев на пробных площадях, принятых для анализа биогеоценозов.

Из данных сравнительного анализа динамических показателей биогеоценозов (табл. 4) и показателей текущего древесного опада распределения деревьев по категориям состояния (рис. 1, категории 4–6) видно, что связь между этими двумя предикторами почти отсутствует, что подтверждается значениями коэффициента корреляции: $r = 0.32$ при $m_r = 0.3$ и $t = 1.06$ – связь слабая, склоняющаяся к умеренной. В то же время в биогеоценозе с наибольшим количеством деревьев категории здоровых, отмечено и наибольшее количество древесного опада, основной объем которого составляют деревья старого сухостоя. Понятно, что в ближайшее время произойдет очищение древостоя от этой фракции и биогеоценоз будет соответствовать современной фазе динамики. Можно заключить, что процессы очищения древостоев от деревьев старого сухостоя в динамике формирования структуры коренных ельников несколько запаздывают при отнесении их к определенным динамическим категориям. Известно, что деревья старого сухостоя могут находиться в составе древостоя до 10 и более лет.

В генезисе лесных биогеоценозов древесный опад (coarse woody debris) составляет важную, во многом определяющую для формирования структуры лесных сообществ, формацию, являясь субстратом для жизнедеятельности грибов различных

Таблица 4. Объемы гнилей в принятых для анализа биогеоценозах

Регион	Показатели поражения, м ³ га ⁻¹						Фаза динамики биогеоценоза
	Запас древостоя, м ³ га ⁻¹	Объем деревьев с гнилью, м ³ га ⁻¹	Объем гнили, м ³ га ⁻¹	Объем гнили от запаса древостоя, %	Объем гнили от объема деревьев с гнилью, %	Объем деревьев с гнилью от запаса древостоя, %	
Северная тайга							
М	57.7	14.16	0.48	0.83	3.38	24.5	Кл
А	138.2	69.17	1.94	1.4	2.80	50.05	Кл
К	149.4	31.24	0.497	0.33	1.59	20.91	Кл
Средняя тайга							
Л1	382.2	38.63	1.39	3.63	3.6	10.1	Дм
Л2	362.8	38.85	0.87	2.39	2.2	10.7	Дм
В	348.2	92.64	2.25	0.64	2.43	26.6	Дг
Южная тайга							
К 1	453.3	164.3	6.78	1.49	4.1	36.2	Дг
К 2	461.2	56.9	5.55	1.2	9.8	12.3	Дг
Т	385.6	28.1	1.39	0.36	4.9	7.7	Кл

Примечание. Сокращения названий регионов – табл. 2.

таксономических групп. Именно эта трофотопическая связка рассматривается в структурно-функциональной организации лесного сообщества как деструктивное звено в общей цепи баланса биомассы лесов. В обозначенной выше цепи деятельность грибного консорта с эволюционных позиций можно рассматривать в следующей функциональной последовательности: поражение живых деревьев, формирование гнилевых фаутов стволов, ослабление и перевод их в древесный отпад патогенными ДРГ, переход ряда патогенных

грибов различных таксономических групп в структуру сапротрофного комплекса, разложение древесного отпада до состояния гумуса, составляющего питательный субстрат для роста автотрофов. Все это – единый процесс, скоррелированный по времени с процессом формирования биомассы автотрофами; цепь функционирования лесного сообщества замыкается.

Разумеется, даже рядом расположенные искусственно ограниченные биогеоценозы имеют различные параметры любых слагающих их комплек-

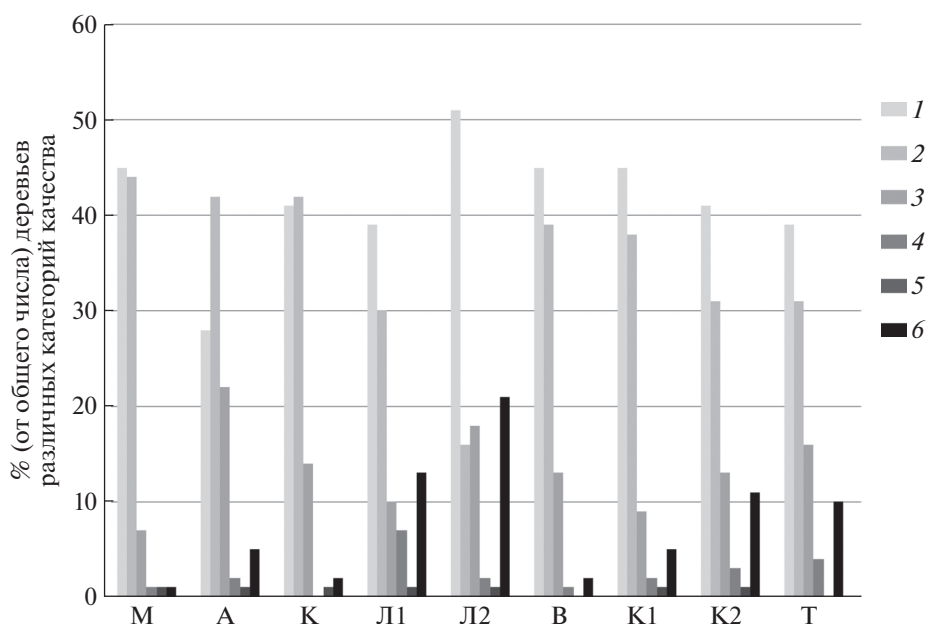


Рис. 1. Показатели ослабления деревьев в биогеоценозах еловых лесов европейской тайги России: 1 – здоровые; 2 – ослабленные; 3 – сильно ослабленные; 4 – усыхающие; 5 – свежий сухостой; 6 – старый сухостой. Сокращения названий регионов – табл. 2.

Таблица 5. Объемы валежа по стадиям разложения в принятых для анализа биогеоценозах

Регион	Объемы валежа по стадиям разложения								Средние диаметры: дровостоя – валежа	Фаза динамики
	Показатели дровостоев, единиц, запас, м ³ га ⁻¹	Объемы валежа, единиц, м ³ га ⁻¹	Объемы валежа от объема дровостоя, %	Количество и объемы валежа по стадиям разложения, единиц, м ³ га ⁻¹						
				1	2	3	4	5		
Северная тайга										
М	<u>474</u>	<u>87</u>	<u>18.4</u>	<u>4</u>	<u>34</u>	<u>21</u>	<u>14</u>	<u>14</u>	0.12–0.4	Кл
	57.7	35.1	60.8	0.6	13.6	9.6	6.3	5.0		
А	<u>1056</u>	<u>167</u>	<u>15.8</u>	<u>17</u>	<u>50</u>	<u>33</u>	<u>28</u>	<u>39</u>	0.13–0.27	Кл
	138.2	45.8	33.1	2.8	12.2	10.8	10.6	9.4		
К	<u>759</u>	<u>176</u>	<u>23.2</u>	<u>17</u>	<u>38</u>	<u>83</u>	<u>21</u>	<u>17</u>	0.2–0.39	Кл
	149.4	68.7	45.9	1.8	12.9	38.5	7.0	8.5		
Средняя тайга										
Л1	<u>1133</u>	<u>236</u>	<u>20.8</u>	–	<u>59</u>	<u>118</u>	<u>32</u>	<u>27</u>	0.34–0.37	Дм
	382.2	87.2	22.7		8.1	33.6	22.5	23.0		
Л2	<u>1320</u>	<u>210</u>	<u>15.9</u>	<u>29</u>	<u>100</u>	<u>38</u>	<u>10</u>	<u>33</u>	0.27–0.34	Дм
	362.8	72.2	19.9	7.3	23.6	12.3	8.7	20.3		
В	<u>790</u>	<u>240</u>	<u>30.0</u>	<u>10</u>	<u>60</u>	<u>40</u>	<u>50</u>	<u>80</u>	0.44–0.54	Дг
	348.2	130.2	37.4	7.4	43.2	16.8	29.1	33.7		
Южная тайга										
К1	<u>574</u>	<u>131</u>	<u>22.8</u>	<u>4</u>	<u>20</u>	<u>15</u>	<u>18</u>	<u>74</u>	0.79–1.6	Дг
	453.3	213.6	59.2	4.1	34.2	23.0	34.4	108.9		
К2	<u>386</u>	<u>98</u>	<u>25.4</u>	<u>10</u>	<u>38</u>	<u>26</u>	<u>10</u>	<u>14</u>	1.2–1.03	Дг
	461.2	101.2	27.5	2.9	48.2	22.2	12.5	15.4		
Т	<u>406</u>	<u>152</u>	<u>37.4</u>	<u>2</u>	<u>31</u>	<u>63</u>	<u>33</u>	<u>23</u>	0.82–0.89	Кл
	329.2	136.0	41.3	4.7	22.7	51.0	29.2	28.4		

Примечание. Сокращения названий регионов – табл. 2.

сов, что в эксперименте затрудняет определение оптимальных физических величин биогеоценозов для практики формирования устойчивых лесов. Это относится, в том числе, и к структурным характеристикам древесного отпада, в нашем случае – стволов валежа разных стадий разложения. Исследованиям морфометрических характеристик древесного отпада, их объемным величинам в лесах различных структурных и динамических показателей, особенностям распределения стволов валежа по стадиям разложения в коренных лесах таежной зоны в последние два десятилетия посвящено немалое количество работ (Storozhenko, Bondartseva, 1997; Jonsson et al., 2005; Roberge et al., 2008; Stokland et al., 2012; Shorokhova, 2021 и др.).

Следует оговориться, что датировать процесс разложения валежа ДРГ крайне сложно из-за множества факторов, определяющих скорость этого процесса и точность методик их оптимального учета. Нами с использованием данных анализа изменения морфометрических характеристик стволов валежа, погодично датированных по времени его образования, разработана первая шкала стадий разложения стволов ели (табл. 1) (Storozhenko, 1990). В дальнейшем она верифицирована исследованиями с применением методов учета потери веса образцами древесины разных стадий гниения (Shorok-

hova, Shorokhov, 1999; Yatskov et al., 2003 и др.). Тем не менее, до сих пор не выработано точного алгоритма описания этого процесса в натуральных условиях.

В табл. 5 приведены объемные величины валежных структур, принятых для анализа дровостоев. Из представленных данных можно видеть, что объемы валежа разных стадий разложения в биогеоценозах различных динамических показателей значительно отличаются друг от друга как в суммарном выражении, так и по стадиям разложения и достигают в некоторых дровостоях (М, К1) более половины запаса.

Тем не менее, связь величин объемов древесного отпада с динамическими показателями биогеоценозов оценивается как слабая, но достоверная: $r = 0.31$ при $m_r = 0.03$ и $t = 10.3$, то есть возможность ошибочного вывода составляет 0.3 из 100% возможных случаев (Dvoretzky, 1971).

С несколько более низкой достоверностью, но с очень высоким показателем коэффициента корреляции, оценивается связь среднего объема деревьев дровостоя и среднего объема стволов валежа: $r = 0.95$ при $m_r = 0.3$ и $t = 3.16$. Связь почти функциональная: чем старше деревья в составе дровостоев и больше их диаметр, тем большая вероятность их перехода в структуру валежа. При этом пораженность стволов валежа не старше трех лет гниевыми фаунами после перехода в структуру

древесного отпада, которые и явились причинами вывала деревьев, составила 80%. Опираясь на эти данные, можно сделать вывод о том, что формирование структуры валежа находится в большой зависимости от величины пораженности древостоев в целом и деревьев в возрастных поколениях, связанных с активностью грибов патогенного дерево-разрушающего комплекса, а также динамического положения лесного сообщества.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Связь между увеличением возраста деревьев в возрастных рядах биогеоценозов и величиной пораженности деревьев ДРГ патогенного комплекса очень высокая, почти функциональная: $r = 0.91$ при $m_r = 0.28$ и $t = 45.2$. Гнилевые фауны являются основной причиной появления ветровалов и буреломов, в результате чего освобождаются площади для появления последующих возрастных поколений деревьев. Таким образом, ДРГ являются важным эндогенным механизмом, формирующим горизонтальную (мозаичную) и разновозрастную структуру биогеоценозов.

2. Объемы гнилевых фаун живых деревьев, объемы деревьев с гнилями, соотношение объемов гнилей к запасу древостоев и к объему деревьев с гнилями коррелируется с положением биогеоценозов в сукцессионном пространстве: $r = -0.8$ при ошибке $m_r = -0.12$ и достоверности $t = 6.6$; связь эта отрицательная и значительная. Чем меньше объемы гнилей в древостоях, тем ближе биогеоценоз по динамическим показателям располагается к фазе климакса.

3. Связь между показателями текущего древесного отпада (категории состояния деревьев 4–6) и динамическим положением биогеоценозов в сукцессионном ряду почти отсутствует: $r = 0.32$ при $m_r = 0.3$ и $t = 1.06$ – связь слабая, склоняющаяся к умеренной. Процессы очищения древостоев от деревьев текущего древесного отпада в динамике формирования структуры коренных ельников несколько задерживают движение биогеоценозов в сукцессионном пространстве.

4. Связь величин объема древесного отпада с динамическими показателями биогеоценозов оценивается как слабая, но достоверная: $r = 0.31$ при $m_r = 0.03$ и $t = 10.3$, то есть возможность ошибочного вывода составляет 0.3 из 100% возможных случаев. С несколько более низкой достоверностью, но с очень высоким показателем коэффициента корреляции оценивается связь среднего объема деревьев древостоя и среднего объема стволов валежа: $r = 0.95$ при $m_r = 0.3$ и $t = 3.16$. Связь почти функциональная: чем старше деревья в составе древостоев и больше их диаметр, тем больше вероятность поражения их ДРГ и перехода в структуру валежа.

По результатам исследований можно констатировать, что ДРГ принимают непосредственное активное участие в формировании структуры лесов коренных еловых формаций как эндогенный

комплекс, осуществляющий двуединую функцию разложения отмершей биомассы и участвующий в ее формировании, то есть поддерживают корректирующий баланс воспроизводимой и разлагаемой биомассы лесных сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Dvoretzky M.L.* Handbook of variation statistics. Lesnaya promyshlennost, Moscow, 1971 (in Russ.).
- Dyrenkov S.A.* Structure and dynamics of taiga spruce forests. Nauka, Leningrad, 1984 (in Russ.).
- East European forests: History in the Holocene and modern state: in 2 books. Nauka, Moscow, 2004 (in Russ.).
- Gusev I.I.* Structure and features of taxation of spruce forests of the North. Lesnaya promyshlennost, Moscow, 1964 (in Russ.).
- Isaev A.S., Sukhovolsky V.G., Khlebopros R.G. et al.* Modeling a forest-formation process: a phenomenological approach. Lesovedeniye. 2005. № 1. P. 3–11 (in Russ.).
- Jonsson B.G., Kruys N., Ranius T.* Ecology of species living on dead wood – lessons for dead wood management. Silva Fennica. 2005. V. 39 (2). P. 289–309.
- Komin G.E., Semechkin I.V.* The age structure of forest stands and the principles of its typification. Lesovedeniye. 1970. № 2. P. 24–33 (in Russ.).
- Kurnaev S.F.* Forest-growing zonation of the USSR. Nauka, Moscow, 1973 (in Russ.).
- Lukina N.V., Geraskina A.P., Gornov A.V. et al.* Biodiversity and climate-regulating functions of forests: current issues and research prospects. Problems in Forest Science. 2021. V. 3 (4). P. 1–90 (in Russ.). <https://doi.org/10.31509/2658-607x-2020-3-4-1-90>
- Roberge J.-M., Angelstam P., Villard M.A.* Specialized woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests – deriving quantitative targets for conservation planning. Biol. Conservation. 2008. V. 141. P. 997–1012.
- Forest sanitary safety rules (approved by order of the Ministry of natural resources and ecology of the Russian Federation at December 24, 2013, No. 613). Moscow, 2013.
- Shorokhova E.V.* Stocks and ecosystem functions of coarse woody debris residues in taiga forests. Dr. Sci. Thesis. SPb., 2021 (in Russ.).
- Shorokhova E.V., Shorokhov A.A.* Characteristics of the decomposition classes of wood detritus of spruce, birch and aspen in spruce forests of the middle taiga subzone. Trudy Sankt-Peterburgskogo instituta lesnogo khozyaystva. 1999. V. 1. P. 17–23 (in Russ.).
- Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G.* Biodiversity in dead wood. Cambridge University Press, Cambridge, 2012.
- Storozhenko V.G.* Dating of the spruce wood destruction. Ekologiya. 1990. № 6. P. 66–69.
- Storozhenko V.G.* Rotten faunas of the indigenous forests of the Russian plain. Izdatelstvo VNIILM, Moscow, 2002 (in Russ.).
- Storozhenko V.G.* Stable forest communities. The theory and experiment. Grif i K., Tula, 2007 (in Russ.).
- Storozhenko V.G.* Evolutionary principles of behavior of wood-destroying fungi in forest biogeocoenoses. Grif i K., Tula, 2014 (in Russ.).
- Storozhenko V.G., Bondartseva M.A.* The occurrence of wood-destroying fungi on the fallen logs in the spruce wildlife forest of the Central-Forest Reserve. In: Problems of forest phytopathology and mycology. Moscow, 1997, pp. 88–90 (in Russ.).
- Storozhenko V.G., Bondartseva M.A., Soloviev V.A. et al.* Scientific foundations of forest resistance to wood-destroying fungi. Nauka, Moscow, 1992 (in Russ.).

- Storozhenko V.G., Bykov A.V., Bukhareva O.A. et al.* Forest stability. Theory and practice of biogeocoenotic research. KMK, Moscow, 2018 (in Russ.).
- Storozhenko V.G., Shorokhova E.V.* Biogeocoenotic and xylolytic parameters of stable taiga spruce forests. In: Fungal communities of forest ecosystems. V. 3. Petrozavodsk, 2012. P. 22–41 (in Russ.).
- Sukachev V.N.* Fundamentals of forest biogeocoenology. Nauka, Moscow, 1964 (in Russ.).
- Yatskov M., Harmon M., Krankina O.* A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia. Can. J. Forest Res. 2003. V. 33. P. 1211–1226.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: в 2 томах (East European) М.: Наука, 2004. Кн. 1, 479 с.; кн. 2, 575 с.
- Гусев И.И. (Gusev)* Строение и особенности таксации ельников Севера. М.: Лесная пром-сть, 1964. 76 с.
- Дворецкий М.Л. (Dvoretzky)* Пособие по вариационной статистике. Изд. 3-е. М.: Лесная пром-сть, 1971. 104 с.
- Дырленков С.А. (Dyrenkov)* Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.
- Исаев А.С., Суховольский В.Г., Хлебоброс Р.Г. и др. (Isaev et al.)* Моделирование лесообразовательного процесса: феноменологический подход // Лесоведение. 2005. № 1. С. 3–11.
- Комин Г.Е., Семечкин И.В. (Komin, Semechkin)* Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 24–33.
- Курнаев С.Ф. (Kurnaev)* Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 203 с.
- Лукина Н.В., Гераскина А.П., Горнов А.В. и др. (Lukina et al.)* Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований // Вопросы лесной науки, 2021. Т. 3. № 4. С. 1–90.
- Правила санитарной безопасности в лесах (утверждено приказом Министерства природных ресурсов и экологии РФ от 24 декабря 2013 г. № 613) (Rules) М., 2013. 23 с.
- Стороженко В.Г. (Storozhenko)* Гнилевые фауны коренных лесов Русской равнины. М.: Изд-во ВНИИЛМ, 2002. 156 с.
- Стороженко В.Г. (Storozhenko)* Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.
- Стороженко В.Г. (Storozhenko)* Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. Тула: Гриф и К., 2007. 190 с.
- Стороженко В.Г. (Storozhenko)* Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. Тула: Гриф и К., 2014. 180 с.
- Стороженко В.Г., Бондарцева М.А. (Storozhenko, Bondartseva)* Встречаемость дереворазрушающих грибов в еловых коренных лесах Центрально-лесного заповедника // Междунар. конф. “Проблемы лесной фитопат. и микол.”. М., 1997. С. 88–90.
- Стороженко В.Г., Бондарцева М.А., Соловьев В.А. и др. (Storozhenko et al.)* Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с.
- Стороженко В.Г., Быков А.В., Бухарева О.А. и др. (Storozhenko et al.)* Устойчивость лесов. Теория и практика биogeocoenотических исследований. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2018. 171 с.
- Стороженко В.Г., Шорохова Е.В. (Storozhenko, Shorokhova)* Биогеоценотические и ксилолитические параметры устойчивых таежных ельников // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 3. Петрозаводск, 2012. С. 22–41.
- Сукачев В.Н. (Sukachev)* Основы лесной биogeocoenологии. М.: Наука, 1964. 458 с.
- Шорохова Е.В. (Shorokhova)* Запасы и экосистемные функции крупных древесных остатков в таежных лесах. Дисс. ... докт. биол. наук. СПб., 2021. 299 с.
- Шорохова Е.В., Шорохов А.А. (Shorokhova, Shorokhov)* Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Труды СПбНИИЛХ. 1999. Вып. 1. С. 17–23.

Wood-Destroying Fungi in the Structure of Forest of Spruce Formation in European Russia

V. G. Storozhenko^{a, #}

^a*Institute of Forest Science of the Russian Academy of Sciences, Uspenskoe, Moscow Region, Russia*

[#]*e-mail: lesoved@mail.ru*

The paper discusses the problems of the participation of wood-destroying fungi (WDF) in the dynamic processes of the development of forest communities as the most important consort of the heterotrophic complex of forests. The thesis is proposed, according to which their main function of biomass decomposition is inextricably linked with the function of forming the most stable structures of the forest community. The aim of the research is to describe the participation of pathogenic and saprotrophic complexes in the ontogenetic processes of indigenous virgin spruce forests of various dynamic characteristics in physical and volumetric parameters, to determine their influence on the formation of structures of stable forests of spruce formations of different ages in the subzones of the northern, middle and southern taiga of European Russia. The age series of stands are constructed, the volume of wood and the infestation of trees with wood-destroying fungi in the age generations of the age series of biogeocoenoses and their dynamic characteristics are determined. The volumes of rotting damage of trees and stands of the studied biogeocoenoses are calculated. The infestation of trees with fungi of the pathogenic complex gradually increases from younger generations of trees to older ones. The relationship between the presence of rot in the studied spruce forests and the dynamic characteristics of biogeocoenoses is determined, the relationship is negative and significant – the smaller the volume of rot in the stands, the closer the biogeocoenosis is located to the climax phase. The volumes of wood fall (dead wood) were determined by the stages of decomposition in the biogeocoenoses accepted for analysis. There is almost no relationship between the indicators of the current tree fall and the dynamic position of biogeocoenoses in the succession series: the relationship is weak, tending to moderate. WDF take a direct active part in the formation of forest structures of indigenous spruce formations, as an endogenous agent that performs the dual function of decomposition of biomass and participates in its formation.

Keywords: boreal forests, damage to forest stands, succession dynamics, xylotrophic fungi