



Научная статья
УДК 630*181.351
DOI: 10.37482/0536-1036-2024-3-92-106

Крупные древесные остатки в коренных и вторичных среднетаежных ельниках

*Е.А. Капица*¹ , канд. биол. наук, доц.;
ResearcherID: [U-9939-2017](https://orcid.org/0000-0002-6729-482X), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6729-482X>
*М.А. Шорохова*¹, лаборант; ResearcherID: [AEA-6852-2022](https://orcid.org/0000-0002-3323-7229),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3323-7229>
*Е.В. Моргун*¹, лаборант; ResearcherID: [CAG-5020-2022](https://orcid.org/0000-0002-6745-6868),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6745-6868>
*А.А. Корепин*¹, аспирант; ResearcherID: [ABN-7483-2022](https://orcid.org/0000-0003-2543-3542),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2543-3542>
Е.В. Шорохова^{1,2}, д-р биол. наук, проф.; ResearcherID: [T-6181-2017](https://orcid.org/0000-0002-8238-927X),
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8238-927X>

¹Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова, Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, Россия, 194021; kapitsa@list.ru , maria.shorohova99@gmail.com, lucky.demon@bk.ru, aakorepin@yandex.ru

²Институт леса Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, д. 11, г. Петрозаводск, Россия, 185910; shorohova@es13334.spb.edu

Поступила в редакцию 08.06.22 / Одобрена после рецензирования 05.09.22 / Принята к печати 07.09.22

Аннотация. Восстановление пула крупных древесных остатков после нарушений является одним из механизмов сохранения устойчивости лесных биогеоценозов. Исследование крупных древесных остатков проводили в резервате «Вепский лес» Ленинградской области на 8 пробных площадях, заложенных в коренных лесах (4 пробные площади) и во вторичных лесах 1-й генерации после рубки древостоя в 1973–1974 гг. (4 пробные площади), где состав и структура насаждения, а также лесорастительные условия были идентичны условиям в коренных лесах. Учет крупных древесных остатков осуществляли на трансектах. Запасы крупных древесных остатков в коренных древостоях варьировали от 104 до 233 м³·га⁻¹. Преобладали валеж и зависшие деревья. Доля сухостоя как в коренных, так и во вторичных лесах невысока. Сплошная рубка значительно изменила не только запас крупных древесных остатков, но и их распределение по классам разложения и категориям субстрата. Запасы крупных древесных остатков во вторичных лесах варьировали от 8 до 40 м³·га⁻¹ и были представлены в основном пнями. Крупные древесные остатки 4–5-го классов разложения почти отсутствовали в коренных лесах, в то время как во вторичных доля оставшейся после рубки сильноразложившейся древесины составила около 50 %. Соотношение запасов крупных древесных остатков и древостоя равнялось в среднем 1:1 и 1:5 в биогеоценозах коренных и вторичных лесов соответственно. Годичный баланс углерода крупных древесных остатков (разница потоков в связи с отпадом древостоя и разложением крупных древесных остатков) варьировал от 0,40 до 2,80 т С·га⁻¹·год⁻¹, составив в среднем 1,75 и 0,63 т С·га⁻¹·год⁻¹ во вторичных и в коренных лесах соответственно. Положи-

тельный годичный углеродный баланс крупных древесных остатков обусловлен преобладанием скорости отпада древостоя над скоростью разложения крупных древесных остатков в результате ветровальных нарушений в коренных лесах и лесах в результате самоизреживания древостоя – во вторичных.

Ключевые слова: старовозрастный лес, вторичный лес, ельник, древесный детрит, отпад древостоя, разложение древесины

Благодарности: Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФ (грант № 22-26-00177). Авторы выражают глубокую признательность одному из родоначальников исследований на территории «Вепского леса» В.Н. Федорчуку за идейное руководство и вдохновение, а также всем коллегам, принимавшим участие в полевых и организационных работах, в особенности А.А. Шорохову, С.В. Тетюхину, А.А. Шварц, М.Л. Кузнецовой, Г.В. Филиппову, А.А. Гладышеву, И.П. Коготько, Д.М. Докучаеву †, А.М. Иванову.

Для цитирования: Капица Е.А., Шорохова М.А., Моргун Е.В., Корепин А.А., Шорохова Е.В. Крупные древесные остатки в коренных и вторичных среднетаежных ельниках // Изв. вузов. Лесн. журн. 2024. № 3. С. 92–106. <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-3-92-106>

Original article

Coarse Woody Debris in Primary and Secondary Middle Taiga Spruce Forests

*Ekaterina A. Kapitsa*¹✉, Candidate of Biology, Assoc. Prof.;

ResearcherID: [U-9939-2017](https://orcid.org/0000-0002-6729-482X), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6729-482X>

*Mariya A. Shorokhova*¹, Laboratory Assistant; ResearcherID: [AEA-6852-2022](https://orcid.org/0000-0002-3323-7229),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3323-7229>

*Elizaveta V. Morgun*¹, Laboratory Assistant; ResearcherID: [CAG-5020-2022](https://orcid.org/0000-0002-6745-6868),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6745-6868>

*Aleksandr A. Korepin*¹, Postgraduate Student; ResearcherID: [ABN-7483-2022](https://orcid.org/0000-0003-2543-3542),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2543-3542>

Ekaterina V. Shorokhova^{1,2}, Doctor of Biology, Assoc. Prof.; ResearcherID: [T-6181-2017](https://orcid.org/0000-0002-8238-927X),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8238-927X>

¹Saint-Petersburg State Forest Technical University named after S.M. Kirov, Institutskiy per., 5, St. Petersburg, 194021, Russian Federation; kapitsa@list.ru✉, maria.shorokhova99@gmail.com, lucky.demon@bk.ru, aakorepin@yandex.ru

²Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, ul. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910, Russian Federation; shorokhova@ES13334.spb.edu

Received on June 8, 2022 / Approved after reviewing on September 5, 2022 / Accepted on September 7, 2022

Abstract. Restoration of the pool of coarse woody debris after disturbances is one of the mechanisms for maintaining the stability of forest biogeocenoses. The studies of coarse woody debris have been carried out in the “Vepssky Forest” Reserve in the Leningrad Region on 8 sample plots established in primary forests (4 sample plots) and in secondary forests of the 1st generation after logging in 1973–1974 (4 sample plots), where the composition and structure of the stand, as well as the site conditions have been identical to those in primary fo-

rests. The coarse woody debris has been inventoried on transects. The stocks of coarse woody debris in primary stands have ranged from 104 to 233 m³ ha⁻¹. Windfall and leaning trees have prevailed. The proportion of deadwood in both primary and secondary forests has been low. Clear cutting has significantly changed not only the stock of coarse woody debris, but also its distribution by decay classes and substrate categories. The stocks of coarse woody debris in secondary forests have ranged from 8 to 40 m³ ha⁻¹, and have been mainly represented by stumps. The coarse woody debris of the 4th and 5th decay classes has almost been absent in primary forests, while in secondary forests the proportion of highly decomposed wood remaining after cutting has been about 50 %. The ratio of coarse woody debris and growing stocks has been on average 1:1 and 1:5 in the biogeocenoses of primary and secondary forests, respectively. The annual carbon balance of coarse woody debris (the difference in fluxes due to the loss of growing forest and the decay of coarse woody debris) has ranged from 0,40 to 2,80 t C ha⁻¹ year⁻¹, averaging 1,75 and 0,63 t C ha⁻¹ year⁻¹ in secondary and primary forests, respectively. The positive annual carbon balance in the coarse woody debris is due to the predominance of the rate of the loss of growing forest over the rate of the decay of coarse woody debris in primary forests as a result of wind disturbances and as a result of self-thinning of the stand in secondary forests.

Keywords: old-growth forest, secondary forest, spruce forest, woody detritus, loss of growing forest, wood decay

Acknowledgements: The study was financially supported by the Russian Science Foundation (grant no. 22-26-00177). The authors express their deep gratitude to V.N. Fedorchuk, one of the pioneers of research on the territory of the “Vepssky Forest”, for his ideological guidance and inspiration, as well as to all the colleagues who participated in field and organizational work, especially to A.A. Shorokhov, S.V. Tetyukhin, A.A. Shvarts, M.L. Kuznetsova, G.V. Filippov, A.A. Gladyshev, I.P. Kogot’ko, D.M. Dokuchaev† and A.M. Ivanov.

For citation: Kapitsa E.A., Shorokhova M.A., Morgun E.V., Korepin A.A., Shorokhova E.V. Coarse Woody Debris in Primary and Secondary Middle Taiga Spruce Forests. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2024, no. 3, pp. 92–106. (In Russ.). <https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-3-92-106>

Введение

Лес является открытой системой, способной быстро восстанавливать свои параметры после незначительных естественных нарушений. Антропогенное вмешательство в виде сплошных рубок приводит к сильным изменениям как в горизонтальной, так и в вертикальной структуре биogeоценоза [5, 7]: большая часть фитомассы изымается из лесной экосистемы, оставшаяся часть, представленная главным образом живым напочвенным покровом, также подвергается значительным изменениям [6]. В ходе сукцессии меняется породный состав древостоя: увеличивается доля лиственных пород (при естественном возобновлении вырубки); на участках, где произошло сильное нарушение почвенного покрова лесозаготовительной техникой, в травяно-кустарничковом ярусе появляются нетипичные для сомкнутого древостоя виды-пионеры, снижаются общее покрытие и видовое разнообразие мохово-лишайникового яруса; происходят долгосрочные изменения гидрологического режима; сокращаются запасы и меняется скорость круговорота биогенных элементов; изменяются запасы, скорость разложения и структурное разнообразие древесных остатков. На данный момент сплошная рубка остается в России основным способом лесозаготовки, ее доля составляет более 70 % от площадей рубки [14].

Крупные древесные остатки (КДО) – валеж, зависшие стволы, пни, сухостой и крупные ветви диаметром более 6 см – являются важным фактором устойчивости лесной экосистемы и обеспечения доступности минеральных элементов для лесной растительности, непрерывного круговорота веществ между почвой и фитоценозом [5, 17, 18]. Объемы КДО в коренных лесах могут достигать $1200 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ [4]. Накопление КДО зависит от скорости их поступления в экосистему в результате отпада древостоя, а также от скорости разложения. В ненарушенных хозяйственной деятельностью лесах присутствуют КДО всех классов разложения и категорий субстрата. Запасы ветровальных и буреломных деревьев чаще всего превышают запасы сухостоя [11]. При интенсивном ведении лесного хозяйства объем и доля КДО в общей биомассе вторичных лесов минимальны до возраста рубки, общий объем КДО редко превышает $10 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ [15].

Наличие КДО разных классов разложения и категорий отпада (сухостой, ветровал, бурелом, пни, крупные ветви) с высокой вариабельностью как физических, так и химических характеристик субстрата обеспечивает постоянство экологических ниш для ассоциированных с КДО видов живых организмов, тем самым играя важную роль в сохранении биоразнообразия. Например, в государственном национальном парке «Беловежская пуща» было найдено 75 видов мхов и 24 вида печеночников, ассоциированных с КДО [15]. В таежных лесах КДО являются важнейшим местообитанием для сотен видов грибов и беспозвоночных [15, 21]. Некоторые виды короедов (*Scolytidae*), усачей (*Cerambycidae*) и долгоносиков (*Curculionidae*) заселяют мертвую древесину сразу после отмирания дерева, и для них КДО первых классов разложения – значимая экологическая ниша [21]. Например, в результате исследований в Баварии, только на КДО ели было найдено 173 вида жесткокрылых и 181 вид двукрылых [15]. Многие из беспозвоночных маломобильны, отсутствие КДО может привести к снижению их численности или полному исчезновению из эксплуатируемых лесных экосистем.

КДО способствуют возобновлению древесных растений. В лесных сообществах с избыточным увлажнением – в сфагновых и долгомошных ельниках – около 90 % подроста ели приурочено к разлагающейся древесине и микроповышениям [9]. Размер КДО имеет ключевое значение при возобновлении деревьев: наиболее подходит валеж диаметром больше 20 см [9], в качестве субстрата для заселения грибов и других организмов также предпочтительнее оказываются более крупные стволы деревьев [16].

Цель исследования – сравнить запасы, структурное разнообразие и роль КДО в углеродном балансе в коренных и во вторичных лесах 1-й генерации [2] на примере ельников природного парка «Вепсский лес». В задачи исследования входило сопоставление: 1) запаса и распределения КДО по категориям (сухостой, валеж, зависшие деревья, пни), древесным породам и классам разложения; 2) соотношений запасов КДО и древостоя; 3) годичного углеродного баланса КДО. Тестировали гипотезы о: 1) более низких объемах и структурном разнообразии КДО во вторичных таежных лесах по сравнению с коренными; 2) преобладании сильно разложившихся КДО (4–5-го классов разложения) во вторичных лесах и равномерном распределении КДО по классам разложения в коренных; 3) высокой доле сухостойных деревьев низкого диаметра во вторичных лесах вследствие самоизреживания древостоя; 4) положительном годичном углеродном балансе КДО во вторичных лесах и близком к 0 – в коренных.

Объекты и методы исследования

Исследование проводили в 2021 г. в резервате «Вепсский лес» одноименного природного парка, расположенного на Вепсовской возвышенности в Балтийско-Белозерском таежном районе ($60^{\circ}12'19,8''$ с. ш. $35^{\circ}08'04,7''$ в. д.). Массив коренных, преимущественно еловых, лесов и примыкающий к нему массив вторичных лесов, возникших на месте сплошных рубок 1970–1980-х гг., расположены на приподнятом участке древнего карбонового плато с высотой над уровнем моря 220–260 м. Преобладают дренированные почвы на моренных суглинках; гумусовый горизонт чаще почти отсутствует, широко распространены заболоченные и болотные торфяные почвы [10]. Среднегодовая температура воздуха составляет $+2,8^{\circ}\text{C}$ (за период с 1950 по 2021 гг.), среднегодовое количество осадков – 750 мм.

Данные собраны на 8 постоянных пробных площадях (ПП), заложенных в коренных и производных лесах 1-й генерации (вторичных) (рис. 1, табл. 1). Согласно плану эксперимента, разработанному сотрудниками Научно-исследовательского института лесного хозяйства В.Н. Федорчуком и С.А. Дыренковым, для участков в ненарушенной части массива резервата были подобраны близкие по лесорастительным и почвенным условиям вырубки в его буферной зоне (рис. 1). Рубки древостоев с оставлением семенников ели проведены в 1973–1974 гг. Порубочные остатки, в т. ч. низкокачественная стволовая древесина осины, оставлены на вырубке; напочвенный покров сильно поврежден, частично удалены подстилка, кустарнички черники и брусники [8].

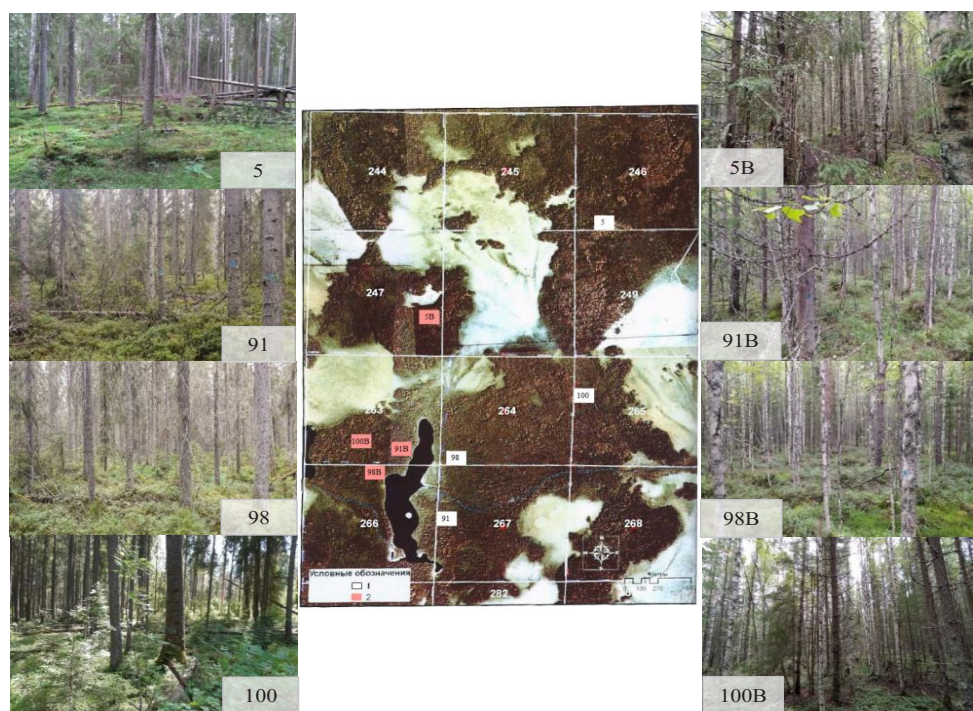


Рис. 1. Схема размещения и фотографии ПП на территории резервата «Вепсский лес»: 1 – коренной древостой; 2 – вторичный древостой

Fig. 1. The layout and photos of the SPs on the territory of the “Vepssky Forest” Reserve: 1 – primary stand; 2 – secondary stand

Таблица 1

Характеристика ПП
The characteristics of the SPs

ПП	Год закладки / площадь, га	Координаты (с. ш.; в. д.)	Тип леса, почва / возрастная струк- тура древостоя / фаза динамики древостоя	Состав древостоя	Запас древостоя в год послед- него учета, м ³ ·га ⁻¹
<i>Коренной древостой, год учета – 2019</i>					
5	1977/0,55	60°13'451" 35°10'368"	Черн. / У.о / 1	7E ₁₄₀ 3B ₁₄₀ +C ₁₄₀	272,6
91	1973/0,47	60°12'079" 35°08'823"	СФЧ / А.р / 1	9E ₈₀₋₃₆₀ 1B ₈₀₋₁₆₀	248,6
98	1973/0,46	60°12'378" 35°08'891"	СФЧ / А.р / 1	9E ₈₀₋₃₄₀ 1B ₁₄₀	235,7
100	1973/0,78	60°12'683" 30°10'12"	Черн. / У.о / 1	1-й ярус: 6Ос ₁₄₀ 3С ₁₄₀₋₁₈₀ 1B ₁₄₀ +E ₁₄₀ 2-й ярус: 10E ₁₄₀	460,1
<i>Вторичный древостой, год учета – 2021</i>					
5В	1974/0,28	60°13'018" 35°08'854"	Черн. / У.о / 3	6E ₄₈ 3B ₄₈ 1Ос ₄₈	363,4
91В	1974/0,50	60°12'395" 35°08'405"	СФЧ / У.о / 3	6E ₄₈ 3B ₄₈ 1C ₄₈	211,0
98В	1973/0,47	60°12'390" 35°08'402"	СФЧ / У.о / 3	5B ₄₉ 3C ₄₉ 2E ₄₉	248,2
100В	1974/0,83	60°12'451" 35°08'44"	Черн. / У.о / 3	4B ₄₈ 3E ₄₈ 3Ос ₄₈ ед. C ₄₈	354,6

Примечание: Черн. – черничный на дренированных суглинках и двучленных наносах; СФЧ – сфагново-черничный на слабодренированных местообитаниях и переходных торфах [10]; А.р – абсолютно разновозрастный древостой; У.о – условно одновозрастный [11]; фазы возрастной динамики: 1 – зрелость; 3 – нарастание запаса древостоя [11]; Е – ель (*Picea abies* (L.) Н. Karst); Б – береза (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh.); Ос – осина (*Populus tremula* L.); С – сосна (*Pinus sylvestris* L.). Формула породного состава древостоя рассчитана исходя из данных сплошного пересчета древостоя на ПП в 2019–2021 гг., возраст коренного древостоя указан по данным [10].

КДО (подземную часть стволовой древесины в исследовании не оценивали) на ПП учитывали на 2 взаимно перпендикулярных трансектах шириной по 4 м, заложенных параллельно границам ПП. При учете КДО фиксировали древесную породу и класс разложения. Для валежа и зависших деревьев измеряли диаметр на высоте 1,3 м и в месте пересечения ходовой линии; для сухостоя – диаметр на уровне 1,3 м и высоту; для пней – диаметры основания и вершины, высоту. Для КДО всех категорий субстрата определяли класс разложения согласно классификации Е.В. Шороховой и А.А. Шорохова [13].

Объем пней рассчитывали по формуле усеченного конуса. Для вычисления объема сухостойных деревьев умножали площадь сечения ствола на высоте 1,3 м на видовую высоту. Для расчета запаса валежа и зависших деревьев использовали формулу [23]

$$V = (\pi^2/8 \sum d_i^2 S) / \sum L_j,$$

где V – объем КДО данного класса разложения, $\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$; d_i – диаметр дерева в месте пересечения ходовой линии, см; S – площадь учетной площадки, $S = 1$ га; L_j – длина ходовой линии, м.

Все объемы суммировали по породам, категориям субстрата и классам разложения.

Для определения массы углерода КДО их объем по породам умножали на базисную плотность согласно разработанной системе классов разложения. Массу углерода других фракций (корней, ветвей, коры) вычисляли с помощью конверсионных коэффициентов [3] и потери массы, соответствующей средней продолжительности разложения для каждого класса по моделям для древесины и коры с учетом фрагментации [20].

Поток углерода, связанный с отпадом древостоя, в коренных лесах рассчитывали по данным, собранным на ПП за разные периоды. Во вторичных лесах отпад определяли исходя из запаса древостоя, доли текущего отпада [1] и породы. Отпад ($\text{м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$) умножали на базисную плотность древесины по породам. Для вычисления отпада по фитомассе корней и ветвей отпад по запасу для пород умножали на соответствующие конверсионные коэффициенты. Отпад коры по фитомассе получали умножением отпада коры по объему для пород (составляющего определенную часть от прироста по запасу стволовой древесины) на базисную плотность коры. Общий отпад древостоя по фитомассе находили как сумму отпада стволовой древесины, ветвей, корней и коры. При этом фитомассу в миллиграммах на гектар переводили в миллиграмм углерода на гектар с коэффициентом 0,5.

Для оценки потока углерода, связанного с ксилолизом, использовали данные о распределении КДО по породам, классам разложения и категориям, конверсионные коэффициенты и модели ксилолиза КДО по фракциям [20]. Принимали долю прикрепленных ветвей для 1-го класса разложения равной 100 %, для 2-го и 3-го – 50 %, для 4-го и 5-го – 0 %. Поток углерода рассчитывали как разность процента потери массы данной фракции конкретного класса разложения породы, умноженного на запас углерода, за 1 год, прошедший со среднего времени для класса разложения.

Характеристики древостоя получали с использованием стандартных методов таксации на основании регулярных, с периодичностью в 5 лет, перечетов деревьев по породам и элементам леса (ярусам) и (или) возрастным группам. Возраст основных поколений деревьев определяли глазомерно с уточняющим бурением 2–3 деревьев у шейки корня.

Результаты исследования и их обсуждение

Общий запас КДО. Во вторичных лесах запас КДО, составив в среднем 19,9 (9,2...43,0) м³·га⁻¹, оказался значительно ниже по сравнению с коренными лесами, где он был 152,4 (103,5...233,1) м³·га⁻¹ (рис. 2).

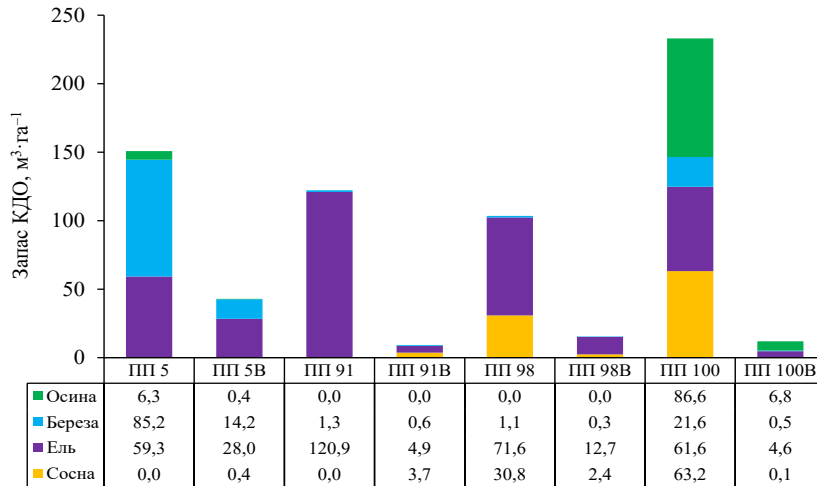


Рис. 2. Распределение запаса КДО по породам в коренных и вторичных древостоях
 Fig. 2. The distribution of the CWD stock by species in primary and secondary stands

КДО вторичных лесов образованы в основном в результате текущего низового отпада деревьев небольшого диаметра вследствие самоизреживания древостоев. На ПП 5В запас КДО выше, чем в других вторичных лесах, за счет стволов 1-го класса разложения и сильноразложившихся КДО (5-го класса разложения), оставшихся от исходного древостоя.

Запас КДО на ПП 100 на 46,1 % выше, чем на других ПП, это связано с высокой долей осины в отпаде. Старовозрастные осины в большинстве поражены стволовой гнилью, а высокая парусность кроны и масса ствола в сочетании с его сниженной прочностью повышают риск слома деревьев при сильном ветре.

Породный состав КДО на ПП по данным сплошного перечета древостоя в 2019–2021 гг. следующий:

- ПП 5.....5Е4Б1Ос
- ПП 91.....10Е+Б
- ПП 98.....7Е3С+Б
- ПП 100.....4Ос3С2Е1Б
- ПП 5В.....7Е3Б+Ос+С
- ПП 91В.....5Е4С1Б
- ПП 98В.....8Е2С+Б
- ПП 100В.....6Ос4Е+Б+С

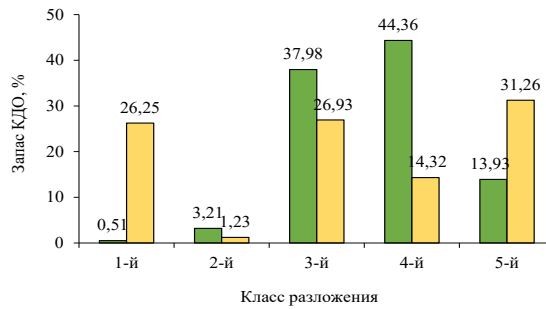
При сплошнолесосечном хозяйстве вариabельность запасов КДО в средневозрастных/спелых древостоях обычно незначительна и во многом определяется лесорастительными условиями и породным составом насаждений. По данным N. Puletti et al. [19], средний запас КДО в таежных лесах Европы составляет $10,7 \pm 1,9 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$, что в 2 раза ниже, чем во вторичных лесах природного парка «Вепский лес». Следует учесть, что в природном парке не проводили рубок ухода и естественный отпад древостоя пополнял запас КДО. Наши данные оказались также выше значений, полученных А.З. Швиденко с соавторами для лесов с интенсивным ведением лесного хозяйства, в которых запас КДО изменялся в пределах $6\text{--}15 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ [12], и данных финских коллег – по их сведениям, вариabельность запасов КДО в древостоях возраста 70–80 лет составляла $10\text{--}17 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ [22]. Одновозрастная структура древостоя, формирующаяся при сукцессии после сплошной рубки древостоя, в совокупности с наличием в интенсивно эксплуатируемых лесах рубок ухода не предполагают значительного увеличения доли КДО за счет отпада. К 70–80 годам КДО предыдущего поколения древостоя уже полностью переходит в подстилку, а новый отпад формируется в незначительном количестве, что в итоге создает разрыв в присутствии доступного для обитания ксилофильных организмов субстрата и приводит к сокращению биологического разнообразия.

Полученные нами данные по запасам КДО в старовозрастных лесах близки к оценкам для Финляндии и Швеции, где запас КДО в лесах той же возрастной стадии варьирует от 19 до $201 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ [22], а также к результатам для национального парка «Кенозерский», расположенном в средней подзоне тайги, – $135\text{--}432 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$ [4]. Оконная динамика, характерная для еловых лесов таежной зоны, обеспечивает постоянное присутствие валежной древесины в лесном насаждении, что способствует поддержанию его экосистемных функций. Наиболее эффективным мероприятием при реализации краткосрочной стратегии управления лесами для увеличения структурного разнообразия в управляемых лесах было бы проведение лесозаготовки с сохранением КДО больших диаметров и крупных деревьев из предыдущего древостоя.

Распределение запасов КДО по классам разложения. Распределение запасов КДО по классам разложения во всех вторичных лесах схоже: относительно равномерное по первым трем классам разложения и высокая доля 4-го и 5-го классов разложения (остатки исходного древостоя). Так, запасы КДО на ПП 91В и 98В 1, 2 и 3-го классов разложения составили 8,7; 13,0; 4,0 и 1,2; 13,0; 23,0 % соответственно; доли 4-го и 5-го классов разложения – 32,1; 42,2 и 39,5; 23,3 % соответственно.

В более богатых лесорастительных условиях коренных лесов (ПП 100) преобладают КДО 1-го и 2-го классов разложения (92,6 %), формирующиеся за счет отпада перестойных деревьев 1-го яруса. КДО 4–5-го классов разложения в коренных лесах почти отсутствуют, в то время как во вторичных доля оставшейся после рубки сильноразложившейся древесины составляет примерно 50 % (рис. 3).

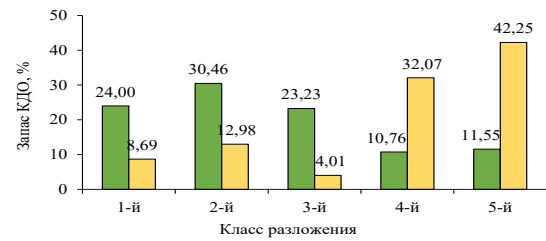
На 80 % территории ПП 5 КДО представлены 3-м (38,0 %) и 4-м (44,4 %) классами разложения. Доли КДО 1-го и 2-го классов минимальны и суммарно составляют 3,7 % (рис. 3).



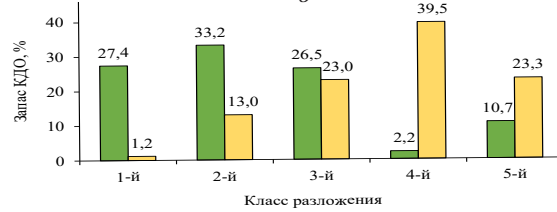
a

Рис. 3. Распределение запаса КДО по классам разложения в коренных и вторичных лесах на ПП: а – 5 и 5В; б – 91 и 91В; в – 98 и 98В; г – 100 и 100В

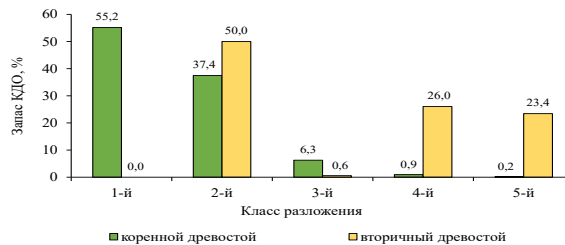
Fig. 3. The distribution of the CWD stock by decay classes in primary and secondary forests on the SPs: а – 5 and 5В; б – 91 and 91В; в – 98 and 98В; г – 100 and 100В



б



в



г

Распределение запасов КДО по категориям субстрата. Во вторичных лесах ПП 91В, 98В, 100В КДО представлены главным образом пнями – в среднем 70,8 (55,4...78,6) %. Запас зависших деревьев и валежа значительно меньше (рис. 4). Так, на ПП 91В валеж полностью отсутствует, а доля зависших деревьев составляет всего 17,8 %; на ПП 98В противоположная ситуация: зависшие деревья отсутствуют, а доля валежа равна 20,2 %. Исключением является ПП 5В, на которой формирование валежа (54,3 %) является результатом частых ветровалов.

Доля сухостоя как в коренных, так и во вторичных лесах невысока. Исключением являются биогеоценозы (БГЦ) в богатых лесорастительных условиях (ПП 100 и 100В). В коренном древостое (ПП 100), находящемся в стадии деградации, происходит усыхание на корню перестойных, ослабленных деревьев,

активную роль в гибели которых играют дереворазрушающие грибы и насекомые. Во вторичном лесу (ПП 100В) основной причиной усыхания является конкуренция деревьев за свет и питательные вещества.

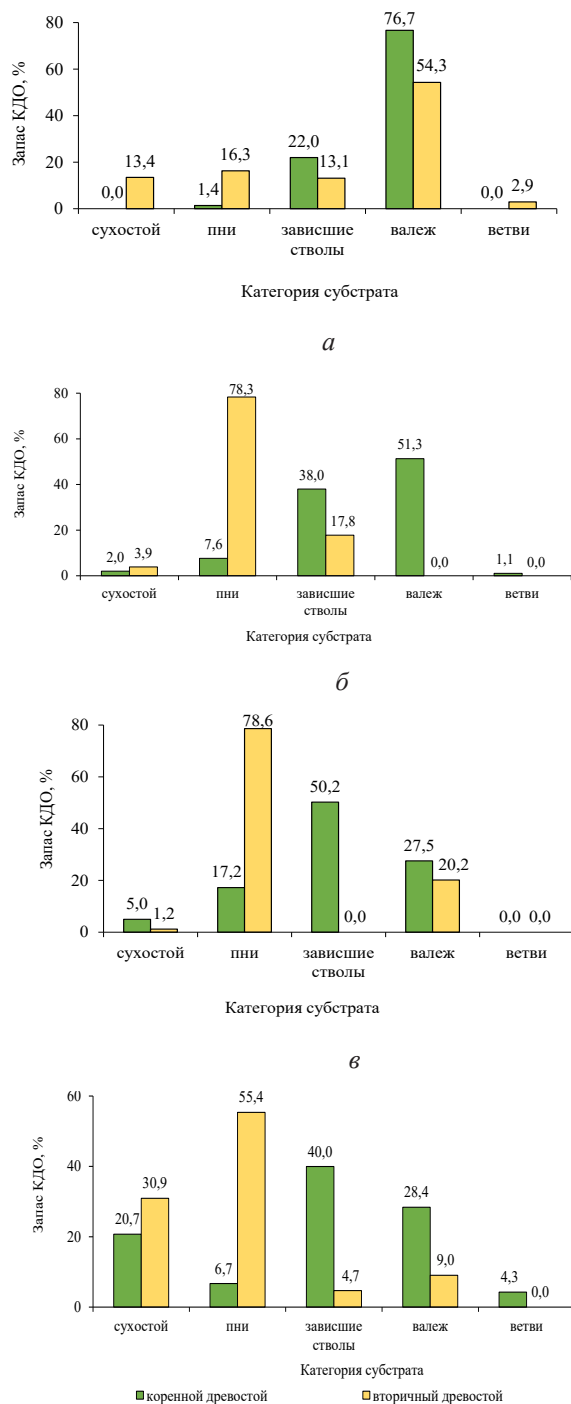


Рис. 4. Распределение запаса КДО по категориям субстрата в коренных и вторичных лесах на ПП: *а* – 5 и 5В; *б* – 91 и 91В; *в* – 98 и 98В; *г* – 100 и 100В

Fig. 4. The distribution of the CWD stock by substrate categories in primary and secondary forests on the SPs: *a* – 5 and 5В; *б* – 91 and 91В; *в* – 98 and 98В; *г* – 100 and 100В

В старовозрастных лесах от 68 до 97 % КДО приходится на долю валежа и зависших стволов, пней немного (не более 17 %). Преобладание валежной стволовой древесины в КДО типично. Так, в лесах Финляндии она составляет около 70 % объема КДО, 23 % представлено сухостоем и 7 % – крупными ветвями [22]. Незначительное число пней в старовозрастных ельниках является отличительной чертой еловых сообществ финальных стадий сукцессии. Гибель деревьев ели по ряду причин (поверхностная корневая система, приуроченность к богатым, местами переувлажненным участкам, внушительная масса надземной части), наиболее вероятно, происходит из-за ветровала с образованием ветровально-почвенных комплексов с зависшими стволами.

Динамика запасов древостоя и КДО. В годы учета 1997–2004 запас древостоя в коренных лесах значительно преобладал над запасом КДО (табл. 2). В последующие 20 лет восстановительной динамики объема КДО и древостоя на всех ПП приблизительно выровнялись и на данный момент находятся в соотношении 1:1 (учет 2021 г.). Причем значительная часть представлена КДО 1–2-го классов разложения, что является признаком древостоев, находящихся в фазе дигрессии или прошедших ее.

Таблица 2

Динамика запасов древостоя и КДО
The dynamics of growing stock and CWD

ПП	Общий запас КДО, м ³ ·га ⁻¹ , в 1997–2004 гг.* / 2021 г.	Доля КДО 1–2-го классов разложения, %, в 1997–2004 гг.* / 2021 г.	Соотношение запасов КДО и древостоя, в 1997–2004 гг.* / 2021 г.
5	135 / 151	31 / 4	25:75 / 55:45
91	140 / 122	64 / 54	35:65 / 49:51
98	59 / 104	36 / 61	21:79 / 44:56
100	181 / 233	56 / 93	27:73 / 51:49
5В	– / 43	– / 12	– / 11:89
91В	– / 9	– / 2	– / 4:96
98В	– / 16	– / 2	– / 6:94
100В	– / 12	– / 6	– / 3:97

* По данным В.Н. Федорчука и др. [11].

Годичный баланс углерода КДО. Годичный баланс углерода КДО (разница потоков углерода в связи с отпадом древостоя и разложением КДО) варьировал от 0,40 до 2,80 т С·га⁻¹·год⁻¹ (рис. 5). Наибольшие значения были на ПП 91 и 100, что обусловлено высоким запасом на этих участках КДО 1-го и 2-го классов разложения. Средние значения годичного баланса углерода (отпад древостоя – разложение КДО) составили 1,75 и 0,63 т С·га⁻¹·год⁻¹ для вторичных и коренных лесов соответственно.

Среди факторов, контролирующих динамику углеродного пула КДО в БГЦ, можно выделить следующие: 1) естественное старение деревьев, нарушения: пожары, массовые или единичные ветровалы, усыхание; 2) самоизреживание древостоя на этапе молодняка или жердняка; 3) способ и качество уборки порубочных остатков, а также наличие и качество лесохозяйственных мероприятий после рубки. В БГЦ коренных лесов, находящихся в фазах нарастания и стабилизации запаса, независимо от возрастной структуры древостоя, значение

годового баланса потоков углерода немного выше 0, что характеризует медленное нарастание пула углерода КДО: эмиссия углерода при ксиллизе не превышает отпад древостоя. В БГЦ, находящихся в фазе дигрессии, баланс пула углерода КДО отрицателен, что связано с эмиссией углерода в атмосферу [4]. Положительный годичный углеродный баланс на исследованных нами ПП в коренном лесу объясняется естественной возрастной динамикой древостоев; во вторичных лесах – самоизреживанием древостоев.

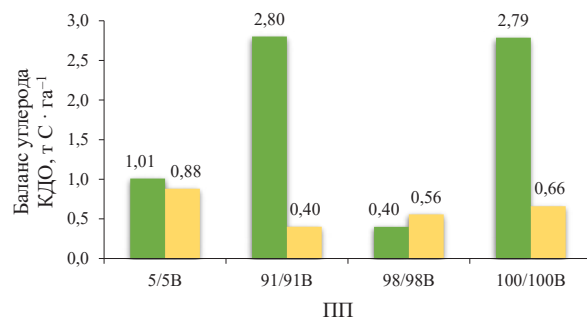


Рис. 5. Годичный баланс углерода КДО на ПП в коренных и вторичных лесах
Fig. 5. The annual carbon balance of CWD on the SPs in primary and secondary forests

Заключение

В результате исследования запасов крупных древесных остатков в коренных и вторичных еловых древостоях получены данные о распределении крупных древесных остатков по породам, категориям (сухостой, валеж, зависшие деревья, пни) и классам разложения. Запас крупных древесных остатков в коренных древостоях в 3 и более раз превышает показатель для вторичных лесов. Породный состав крупных древесных остатков почти везде отражает породный состав древостоя, в ряде случаев происходит «выбывание» пионерных лесообразующих древесных видов (сосны, березы и осины), т. е. их переход в мортмассу. Крупные древесные остатки коренных лесов представлены главным образом валежом и зависшими стволами, в то время как во вторичных лесах отпад на 80 % (исключение – вторичный древостой на пробной площади 5) состоит из пней и сухостойных деревьев. Во вторичных лесах преобладают крупные древесные остатки 4–5-го классов разложения, доля 1-го класса незначительна. В коренных лесах распределение крупных древесных остатков по классам разложения зависит от частоты и интенсивности нарушений: распределение по классам разложения более выровнено, чем в нарушенном древостое. Соотношение крупных древесных остатков и древостоя в старовозрастном лесу за 20 лет сместилось от 1:2–1:3 к 1:1; баланс углерода положителен, что свидетельствует о наступлении фазы распада некоторых древостоев. На пробных площадях, где произрастает вторичный древостой, баланс положителен за счет интенсивного роста молодых деревьев, который, однако, снижается за счет низового отпада, представленного преимущественно сухостоем тонкомерных деревьев.

Полученные данные могут быть использованы для оценки устойчивости и роли в углеродном балансе коренных и нарушенных биогеоценозов, а также при разработке мероприятий по сохранению необходимого уровня биологического разнообразия в лесных экосистемах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Антанайтис В.В., Загребев В.В. Прирост леса. М.: Лесн. пром-сть, 1969. 240 с. Antanaitis V.V., Zagreev V.V. *Forest Crop*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1969. 240 p. (In Russ.).
2. Громтцев А.Н. Производные леса на западе таежной зоны России: понятия, происхождение, идентификация // Тр. КарНЦ РАН. 2019. № 5. С. 5–16.
Gromtsev A.N. Secondary Forests in the West of the Russian Boreal Zone: Concepts, Genesis, Identification. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* = Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, 2019, no. 5, pp. 5–16. (In Russ.). <https://doi.org/10.17076/ecco900>
3. Замолодчиков Д.Г., Уткин А.И., Коровин Г.Н. Определение запасов углерода по зависимым от возраста насаждений конверсионно-объемным коэффициентам // Лесоведение. 1998. № 3. С. 84–93.
Zamolodchikov D.G., Utkin A.I., Korovin G.N. Determination of Carbon Stocks by Volume-Conversion Coefficients Dependent on Stand Age. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 1998, no. 3, pp. 84–93. (In Russ.).
4. Капица Е.А., Шорохова Е.В., Кузнецов А.А. Пул углерода крупных древесных остатков в коренных лесах северо-запада Русской равнины // Лесоведение. 2012. № 5. С. 36–43.
Kapitsa E.A., Shorokhova E.V., Kuznetsov A.A. Carbon Pool of Large Wood Residues in Native Forests of the Northwestern Russian Plain. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2012, no. 5, pp. 36–43. (In Russ.).
5. Лиханова Н.В., Бобкова К.С. Пулы и потоки углерода в экосистемах вырубки ельников средней тайги Республики Коми // Теорет. и приклад. экология. 2019. № 2. С. 91–100.
Likhanova N.V., Bobkova K.S. Pools and Carbon Fluxes in Felling Ecosystems Spruce Forests of the Middle Taiga of the Komi Republic. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya* = Theoretical and Applied Ecology, 2019, no. 2, pp. 91–100. (In Russ.). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2019-2-091-100>
6. Мелехов И.С. Основы типологии вырубок // Основы типологии вырубок и ее значение в лесном хозяйстве: сб. ст. / АН СССР. Ин-т леса и лесохимии; под ред. акад. ВАСХНИЛ И.С. Мелехова. Архангельск, 1959. С. 5–33.
Melekhov I.S. Basics of Felling Typology. *Osnovy tipologii vyrubok i ee znachenie v lesnom khozjajstve*: Collection of Articles. Ed. by acad. Of VASKhNIL I.S. Melekhov. Arkhangelsk, Academy of Sciences of the Soviet Union, Institute of Forestry and Wood Chemistry, 1959, pp. 5–33. (In Russ.).
7. Мухортова Л.В., Ведрова Э.Ф. Вклад крупных древесных остатков в динамику запасов органического вещества послерубочных лесных экосистем // Лесоведение. 2012. № 6. С. 55–62.
Mukhortova L.V., Vedrova E.F. Contribution of Coarse Woody Debris to the Dynamics of Organic Matter Stocks in Postharvest Forest Ecosystems. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2012, no. 6, pp. 55–62. (In Russ.).
8. Попова Т.А., Березкина Л.И., Бычкова И.А., Леонтьева Е.В., Семенова Н.Н., Шубина М.А. Природный парк «Вепский лес». СПб.: Вести, 2005. 344 с.
Popova T.A., Berezkina L.I., Bychkova I.A., Leont'yeva E.V., Semenova N.N., Shubina M.A. *Nature Park "Vepssky Forest"*. St. Petersburg, Vesti Publ., 2005. 344 p. (In Russ.).
9. Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 192 с.
Skvortsova E.B., Ulanova N.G., Basevich V.F. *The Ecological Role of Windfalls*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1983. 192 p. (In Russ.).
10. Федорчук В.Н., Кузнецова М.Л., Андреева А.А., Моисеев Д.В. Резерват «Вепский лес». Лесоводственные исследования. СПб.: СПбНИИЛХ, 1998. 208 с.
Fedorchuk V.N., Kuznetsova M.L., Andreeva A.A., Moiseev D.V. *"Vepssky forest" Reserve. Lesovodstvennyye issledovaniya*. St. Petersburg, Saint Petersburg Forestry Research Institute Publ., 1998. 208 p. (In Russ.).

11. Федорчук В.Н., Шорохова Е.В., Шорохов А.А., Кузнецова М.Л. Возрастная динамика еловых древостоев северо-западной части Русской равнины // Лесоведение. 2011. № 3. С. 3–13.

Fedorchuk V.N., Shorokhova E.V., Shorokhov A.A., Kuznetsova M.L. Dynamics of Spruce Forest Stands in the Northwestern Part of Russian Plain. *Lesovedenie* = Russian Journal of Forest Science, 2011, no. 3, pp. 3–13. (In Russ.).

12. Швиденко А.З., Щепашенко Д.Г., Нильссон С. Оценка запасов древесного детрита в лесах России // Лесн. таксация и лесоустройство. 2009. Вып. 1(41). С. 133–147. Shvidenko A.Z., Schepaschenko D.G., Nilsson S. Assessment of Woody Detritus in Forests of Russia. *Lesnaya taksatsiya i lesoustrojstvo*, 2009, iss. 1(41), pp. 133–147. (In Russ.).

13. Шорохова Е.В., Шорохов А.А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Тр. СПбНИИЛХ. 1999. Вып. 1. С. 17–23.

Shorokhova E.V., Shorokhov A.A. Features of the Woody Debris Decomposition Classes of Spruce, Birch and Aspen in Spruce Forests of Subdomain of Middle Taiga. *Trudy Sankt-Peterburgskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaistva* = Proceedings of the Saint Petersburg Forestry Research Institute, 1999, iss. 1, pp. 17–23. (In Russ.).

14. Ярошенко А.Ю. Об оставлении при сплошных рубках малоценных лиственных деревьев // Лесн. бюл. 2005. № 28. С. 27–32.

Yaroshenko A.Yu. On Abandonment of Low-Value Deciduous Trees during Continuous Logging. *Lesnoy bulletin* = Forestry Bulletin, 2005, no. 28, pp. 27–32. (In Russ.).

15. Bobiec A., Gutowski J.M., Laudenslayer W.F., Pawlaczyk P., Zub K. *The Afterlife of a Tree*. Warszawa, Hajnowka, WWF Poland, 2005. 252 p.

16. Gustaffson L., Hannerz M., Koivula M., Shorohova E., Vanha-Majamaa I., Weslien J. Research on Retention Forestry in Northern Europe. *Ecological Processes*, 2020, vol. 9, art. no. 3. <https://doi.org/10.1186/s13717-019-0208-2>

17. Harmon M.E. The Role of Woody Detritus in Biogeochemical Cycles: Past, Present, and Future. *Biogeochemistry*, 2021, vol. 154, pp. 349–369. <https://doi.org/10.1007/s10533-020-00751-x>

18. Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D., Anderson N.H., Cline S.P., Aumen N.G., Sedell J.R., Lienkaemper G.W., Cromack K.Jr., Cummins K.W. Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 1986, vol. 15, pp. 133–302.

19. Puletti N., Canullo R., Mattioli W., Gawryś R., Corona P., Czerepko J. A Dataset of Forest Volume Deadwood Estimates for Europe. *Annals of Forest Science*, 2019, vol. 76, art. no. 68. <https://doi.org/10.1007/s13595-019-0832-0>

20. Shorohova E., Kapitsa E. The Decomposition Rate of Non-Stem Components of Coarse Woody Debris (CWD) in European Boreal Forests Mainly Depends on Site Moisture and Tree Species. *European Journal of Forest Research*, 2016, vol. 135, pp. 593–606. <https://doi.org/10.1007/s10342-016-0957-8>

21. Siitonen J. Forest Management, Coarse Woody Debris and Saproxylic Organisms: Fennoscandian Boreal Forests as an Example. *Ecological Bulletins*, 2001, no. 49, pp. 11–41.

22. Siitonen J., Martikainen P., Punttila P., Rauh J. Coarse Woody Debris and Stand Characteristics in Mature Managed and Old-Growth Boreal Mesic Forests in Southern Finland. *Forest Ecology and Management*, 2000, vol. 128, iss. 3, pp. 211–225. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(99\)00148-6](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(99)00148-6)

23. Ståhl G., Ringvall A., Fridman J. Assessment of Coarse Woody Debris – a Methodological Overview. *Ecological Bulletins*, 2001, no. 49, pp. 57–70.

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The authors declare that there is no conflict of interest

Вклад авторов: Все авторы в равной доле участвовали в написании статьи
Authors' Contribution: All authors contributed equally to the writing of the article