

УДК 630*884+630*114.6+630*884/845+630*181.9

БАЛАНС БИОМАССЫ ДРЕВЕСНЫХ ФРАКЦИЙ КОРЕННЫХ ЕЛЬНИКОВ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

© 2024 г. В. Г. Стороженко^{а, *}

^аИнститут лесоведения РАН,

ул. Советская, д. 21, с. Успенское, Одинцовский р-он, Московская обл., Россия 143030

*E-mail: lesoved@mail.ru

Поступила в редакцию 28.06.2022 г.

После доработки 02.08.2023 г.

Принята к публикации 10.10.2023 г.

Изучение структурных особенностей древесных фракций коренных девственных лесов тайги позволяет оценить балансовый процесс накопления и разложения древесной биомассы в лесных сообществах. Цель исследований — на примере лесов еловых формаций европейской тайги изучить процессы и организмы, участвующие в формировании баланса биомассы древесных фракций коренных разновозрастных биогеоценозов различных динамических характеристик. Объекты исследований располагались в массивах еловых лесов северной, средней и южной тайги Европейской России. На постоянных пробных площадях (ППП) определялись диаметры стволов и возраст деревьев, строились возрастные ряды по возрастным поколениям, вычислялись объемы деревьев, древостоев и древесного отпада. В возрастных поколениях возрастных рядов и древостоев в целом определялась пораженность дереворазрушающими грибами (ДРГ) биотрофного и ксилотрофного комплексов гнилевыми фаунами деревьев. Коренные ельники тайги имеют сложное абсолютно разновозрастное строение, но различаются по объемам и пораженности деревьев ДРГ биотрофного комплекса в возрастных поколениях возрастных рядов и древостоев в целом, что определяет различное фазовое положение биогеоценозов. Тенденция увеличения пораженности деревьев в возрастных поколениях от младших к старшим возрастам трактуется как закономерность. Для расчета баланса биомассы древесных фракций лесного биогеоценоза необходимо соединить в едином временном процессе древесные фракции древостоя и древесного отпада — валежа и текущего древесного отпада (ТДО). Основным фактором формирования баланса биомассы елового сообщества является скорость процессов накопления и разложения древесины. В коренных разновозрастных ельниках таежной зоны скорость процесса ксилотрофного разложения древесины древесного отпада ДРГ в несколько раз выше скорости накопления биомассы древостоем. Баланс интенсивности процессов накопления и разложения биомассы представляется как балансовый коэффициент (БК) биомассы древесных фракций елового сообщества, показывающего, во сколько раз скорость процесса разложения древесного отпада грибами ксилотрофного комплекса превосходит скорость процесса накопления биомассы живой части древостоя. ДРГ ксилотрофного комплекса, обладая огромной ксилотрофической активностью, осуществляют разложение древесного отпада со скоростью, превосходящей скорость накопления древесной биомассы фитоценозом, тем самым подерживая баланс биомассы лесного сообщества и его устойчивость.

Ключевые слова: коренные ельники, структуры биогеоценозов, дереворазрушающие грибы, баланс биомассы древесных фракций.

DOI: 10.31857/S0024114824010022, EDN: SMHSDA

Ход развития коренного девственного разновозрастного лесного сообщества представляется как эволюционно упорядоченный, сбалансированный по объемным показателям процесс воспроизводства и отмирания живой материи в едином организме. На каждом временном этапе онтогенеза лесного сообщества одновременно с процессом накопления биомассы протекает процесс ее отпада и разложения. Понятно, что любому лесному сообществу в жестких природных условиях достичь идеального баланса процессов накопления

и разложения биомассы практически невозможно из-за постоянного воздействия различных дестабилизирующих его структуры и консортивные связи абиотических и биотических факторов. Тем не менее при анализе экспериментальных данных структур коренных биогеоценозов различных динамических состояний баланс процессов накопления и разложения биомассы древесных фракций явно прослеживается (Стороженко, 2007). В свою очередь, этот баланс формируется различиями временных периодов (скоростью) накопления

биомассы в процессе построения возрастных рядов древостоев и скоростью разложения древесного отпада.

В осуществлении этого процесса огромную роль играют гетеротрофные организмы, в частности — дереворазрушающие грибы, осуществляющие первичное разложение древесины как живых деревьев дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса, так и древесного отпада ДРГ ксилотрофного комплекса (Illman et al., 1989; Стороженко, 1990; Tagasov, Birdsey, 2001; Yatskov et al., 2003; Стороженко, 2012; Стороженко и др., 2018; Шорохова, 2018; и др.). Соотношение временных периодов (скоростей) обоих процессов может достигать 4–6-кратных значений, то есть динамика накопления древесной биомассы протекает в 4–6 раз медленнее, нежели ее разложение комплексами дереворазрушающих грибов порядков *Aphyllophorales* и *Agaricales* и грибов других группировок, сменяющих друг друга в процессе разложения древесного отпада до состояния гумуса почвы, а также организмами других таксономических групп.

Теория баланса биомассы в устойчивом лесу обоснована и принята лесным сообществом довольно давно (Морозов, 1928; Clements, 1936; Selleck, 1960; Корчагин, 1976; Дыренков, 1984; Восточноевропейские леса..., 2004; и др.), но до сих пор подвергается обсуждению (Стороженко и др., 2018; Шорохова, 2020) и в практическом экспериментальном оформлении до сих пор полностью не разработана. Не совсем понятен алгоритм формирования баланса биомассы древесных фракций коренных биогеоценозов. Не обозначена роль гетеротрофных организмов, участвующих в формировании этого процесса, не определены временные периоды формирования баланса биомассы в динамике биогеоценозов, не представлены в цифровых и объемных показателях физические величины этого процесса, далеко не завершены исследования по запасам древесного отпада (детрита) в лесах различного происхождения и его значение в оценке полного углеродного баланса (Усольцев, 2001; Усольцев, 2007; Шорохова, 2020; Стороженко, 2022; и др.).

Для экспериментальных исследований приняты леса еловых формаций как наиболее отвечающие целям изучения сложных в структурном отношении лесных сообществ различных динамических характеристик.

Цель работы — на примере лесов еловых формаций таежной зоны Европейской России изучить процессы и организмы, участвующие в формировании баланса биомассы древесных фракций коренных разновозрастных биогеоценозов различных динамических характеристик.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

В качестве объектов исследований рассмотрены эволюционные формирования подзон северной, средней и южной тайги Европейской России, не затронутые никакими антропогенными воздействиями различных динамических показателей. В регионе северной тайги — ельники Национального парка “Паанаярви” Республики Карелии (П) (66°39'45"; 30°32'37") и Северодвинского лесничества Архангельской обл. (А) (64°49'91"66; 39°83'82"41); средней тайги — ельники резервата “Вепский лес” Ленинградская обл. (Л) (60°64'70"25; 34°72'10"37) и ельники урочища “Атлека” Андомского лесничества Вологодской обл. (В) (61°30'45"82; 36°80'83"53); южной тайги — ельники заповедника “Кологривский лес” Костромской обл. (К) (58°86'02"40; 43°84'07"90) и Центрально-Лесного биосферного заповедника Тверской обл. (Ц) (56°45'88"40; 32°96'71"30). Маршрутными обследованиями выделялись участки лесов, отвечающие условиям коренных девственных ельников, типичных для ели наиболее производительных условий роста. Закладывались ППП различной величины от 0.3 до 0.6 га, включающие не менее 100–120 деревьев коренной эдификаторной породы — ели. Проводился учет и сплошная нумерация деревьев, начиная с диаметра 6 см на высоте груди, определялось их состояние (Правила..., 2020). Для определения возраста деревьев и присутствия гнилевых фаутов осуществлялось бурение стволов возрастным буром Пресслера у шейки корня. На ППП и в окрестных ельниках проводился сбор плодовых тел дереворазрушающих грибов биотрофного комплекса, поражающих живые деревья ели, и ксилотрофного комплекса, разлагающих древесный отпад. На ППП проводился учет стволов древесного отпада (валежа) с измерением их диаметров, длины и определением стадии разложения (Стороженко, 1990). В камеральный период по собранным образцам авторами, д.б.н. М. А. Бондарцевой и к.б.н. В. М. Котковой (БИН РАН), идентифицировались виды ДРГ (Storozhenko., Vondartseva, 1997; Стороженко, Коткова, 2013; Стороженко и др. 2014). Вычислялись объемы деревьев в составе древостоев и древесного отпада по таблицам объемов стволов (Третьяков и др., 1952). Строились возрастные ряды древостоев, определялась величина пораженности деревьев дереворазрушающими грибами в возрастных поколениях возрастных рядов и в целом древостоев (Стороженко, 2011). По структуре возрастных рядов и объемам деревьев в возрастных поколениях определялось динамическое положение биогеоценозов — демулационное, дигрессивное, климаксное (Дыренков, 1984; Стороженко, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Важным условием достоверности получаемых в ходе исследований результатов является оптимальный выбор участков для закладки ППП, абсолютно отвечающих условиям коренных разновозрастных лесных сообществ эволюционного формирования без всяких признаков антропогенных воздействий. Эти условия тщательно соблюдались. В табл. 1 приведены краткие лесоводственные описания принятых для анализа биогеоценозов.

Представленные ельники отвечают типичным для каждой подзоны тайги показателям основных лесоводственных характеристик. Все они имеют сложное абсолютно разновозрастное вертикальное строение, но различаются по длине возрастных рядов, объемам деревьев в возрастных поколениях, пораженности деревьев в возрастных поколениях возрастных рядов и в целом древостоев ДРГ биотрофного комплекса. Структура возрастных рядов определяет различное фазовое положение биогеоценозов — от демулационных до климаксовых и дигрессивных (табл. 2).

По содержанию табл. 2 можно сделать некоторые выводы. Распределение деревьев по возрастным поколениям возрастных рядов во всех биогеоценозах определяет их как абсолютно разновозрастные сообщества различных динамических показателей. Ельники Архангельска, Вологодской обл. уверенно можно отнести к сообществам дигрессивных фаз динамики, имеющих преобладание

объемов деревьев в возрастных поколениях старше среднего возраста древостоев.

Ельники Карелии и Кологрива также можно отнести к сообществам дигрессивных фаз динамики, к которым они приблизятся в недалекой перспективе, примерно через 40 лет. Более всего это относится к ельнику Кологрива, у которого сумма объемов деревьев трех первых поколений составляет 57.7% от запаса древостоя. В настоящее время они находятся в последней стадии перехода от климакса к дигрессии. Несколько необычную структуру возрастного ряда имеет биогеоценоз “Вепсского леса”, в котором примерно 160 лет в ретроспективе выпали почти все деревья этого поколения. В настоящее время он характеризуется редкой для разновозрастных ельников прерывисто разновозрастной структурой демулационно-дигрессивной фазы динамики. Ельник Центрально-Лесного государственного заповедника, находящийся в фазе демулации, напротив, через 40 лет должен войти в фазу климакса, и по динамической характеристике его можно отнести к демулационно-климаксовой фазе.

Можно также заметить, что наивысшие показатели пораженности древостоев в целом характерны для ельников дигрессивных и близких к ним фаз динамики — Архангельска и Кологрива. Еще раз подтверждается отмеченная ранее уверенная тенденция увеличения пораженности деревьев в возрастных поколениях от младших к старшим возрастам, характеризующаяся коэффициентом корреляции — $r = 0.91$ при $m_r = 0.28$ и $t = 45.2$, которая трактуется как закономерность (Стороженко, 2007).

Таблица 1. Лесоводственные характеристики коренных ельников по подзонам тайги Европейской России

Регион	Состав, тип леса	Запас, $m^3/га^{-1}$	Бонитет	Полнота	Подрост	Подлесок	Покров	Средняя высота	Средний диаметр	Средний возраст
Северная тайга										
А	8Е1Б1С, чер-мш	122.7	V	0.6	Е, С, Б	Рб, Мж, Б	Чер, бр, мхи, лиш	10.0	8.5	222
П	10Е+С, Б, бр-чер	112.3	IV	0.6	Е, Б, С.	Рб, Мж, Ив	Чер, бр, мхи	9.0	15.0	177
Средняя тайга										
Л	10Е+Ос, кис-май	306.4	II	0.8	Е, Ос	Рб, Мж, Б	Кис, май, мхи, пап	14.3	19.7	121
В	8Е1Б1Ос, кис-чер	348.2	II	0.7	Е, Б	Рб, Мж, Б	Кис, чер, бр, мхи	17.0	27.8	196
Южная тайга										
К	10Е+Б, Пх, кис-чер	438.8	I	0.8	Е, Лп, Б, Пх	Рб, Мж	Чер, кис, пап, ос	18.8	20.7	128
Ц	8Е2Ос + Б, чер-бр-пап	408.8	I	0.8	Е, Б	Рб, Мж, Б	Чер, бр, кис, пап	19.1	26.1	140

Обозначения. Регионы: П — Республика Карелия (Нац. парк “Паанаярви”); А — Архангельская обл. (Северодвинское лесничество); Л — Ленинградская обл. (резерват “Вепсский лес”); В — Вологодская обл. (Андомское лесничество, урочище “Атлека”); К — Костромская обл. (заповедник “Кологривский лес”); Ц — Тверская обл., (Центрально-Лесной биосферный государственный заповедник).

Примечание. Запас древостоя включает деревья всех категорий состояния, в том числе усыхающие, свежий и старый сухостой, относящиеся к текущему древесному отпаду.

Таблица 2. Возрастная структура и пораженность ДРГ анализируемых ельников таежной зоны

Регион	Запас, м ³ /га ⁻¹	Распределение деревьев по возрастным поколениям: числитель — объемы, м ³ /га ⁻¹ ; знаменатель — пораженность ДРГ, %										Пораженность древостоя в целом, %	Фаза динамики	
		До 40	41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321–360	361–400			
Северная тайга														
А	122.7	ПДР	6.1 13.3	3.8 15.7	15.5 39.3	7.6 42.8	30.3 70.5	22.4 50.0	12.1 76.9	24.9 63.1	42.6	Дг		
П	112.3	ПДР	1.9 16.6	8.3 21.4	44.0 20.8	57.0 20.0	1.1 30.3	—	—	—	17.2	Кл-Дг		
Средняя тайга														
Л	306.4	ПДР	18.1 9.0	150.0 7.3	33.1 23.5	17.1 40.0	37.7 44.4	49.2 38.4	—	—	18.6	Дм-Дг		
В	348.2	ПДР	1.0 0	4.4 6.0	6.4 9.0	43.2 10.0	176.6 17.0	104.0 29.0	—	—	15.2	Дг		
Южная тайга														
К	438.8	ПДР	16.7 18.1	40.3 26.8	89.9 32.2	114.3 58.3	113.7 46.6	25.5 53.3	—	—	30.8	Кл-Дг		
Ц	408.8	ПДР	3.8 15.6	120.7 20.9	117.0 18.9	75.3 9.1	27.0 66.0	—	—	—	18.5	Дм-Кл		

Обозначения. ПДР — подрост. Фаза динамики: Дм — демуляция; Дг — дигрессия; Кл — климакс. Примечание. Запас древостоя включает деревья всех категорий состояния, в том числе усыхающие, свежий и старый сухой, относящиеся к текущему древесному отпаду.

Объясняется этот факт тем, что в предельных для ели возрастных поколениях присутствуют деревья физиологически ослабленные, теряющие жизнеспособность, как правило, пораженные дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса, задача которых — освободить место для появления новых поколений в структуре лесного биогеоценоза. Незначительные уровни пораженности древостоя в урочище “Атлека” Вологодской обл., находящегося также в фазе дигрессии, можно объяснить только очень благоприятными для ели условиями произрастания или одним из исключений, которые всегда могут встречаться в функционировании лесных сообществ.

Выше показаны характеристики объемов деревьев в возрастных рядах коренных ельников древесной фракции фитоценозов анализируемых ельников.

Для определения балансовых показателей воспроизводимой и разлагаемой биомассы биогеоценозов необходимо определить также в объемных величинах параметры фракций древесного отпада из состава валежа и текущего древесного отпада, относящегося к мортценозу (табл. 3).

Из данных табл. 3 можно видеть, что объемы валежа в некоторых биогеоценозах могут составлять более половины запаса древостоя. Например, в ельнике Кологрива (К) большие объемы деревьев трех первых поколений (табл. 2) согласуются с большими объемами древесного отпада (валеж + ТДО) и составляют 60.7% от запаса древостоя. Можно заметить, что такие величины относятся к ельникам климаксово-дигрессивных фаз динамики, то есть к сообществам с повышенными объемами усыхающих и усохших деревьев в составе древостоев (ТДО). Для лесов искусственного происхождения, особенно регулярных посадок, такие величины ТДО определяют необходимость проведения санитарных рубок, но для коренных разновозрастных лесов они отвечают нормальной динамике развития биогеоценоза.

Баланс биомассы древесных фракций предположительно можно рассчитывать двумя методами: во-первых, по процентному соотношению величин текущего прироста древостоев и текущего разложения древесного отпада. В том случае, когда эти величины имеют близкие показатели или уравниваются, биогеоценоз можно относить к абсолютно климаксным сообществам, сбалансированным по накоплению и разложению биомассы. Если объемы текущего прироста биомассы превышают объемы текущего разложения, то можно предположить, что биогеоценоз в моменте находится в фазе, близкой к дигрессии,

Таблица 3. Объемы валежа и текущего древесного отпада в ельниках тайги Европейской России

№ ППП	Запас, м ³ /га ⁻¹	Объемы валежа по стадиям разложения, м ³ /га ⁻¹					Всего валежа, м ³ /га ⁻¹	Объемы ТДО по категориям состояния, м ³ /га ⁻¹			Всего ТДО, м ³ /га ⁻¹	Валеж от запаса, %	Общий древесный отпад от запаса, %
		1	2	3	4	5		Ус	Св	Ст			
Северная тайга													
А	109.9	2.2	10.1	7.8	6.6	9.4	36.1	7.2	1.2	4.4	12.8	29.4	39.8
П	91.0	0.8	16.1	16.8	8.5	5.6	47.8	15.3	—	6.0	21.3	45.6	61.5
Средняя тайга													
Л	296.9	9.8	25.7	17.6	17.2	—	70.3	1.2	0.1	8.2	9.5	22.9	26.0
В	345.2	6.6	39.0	15.1	26.2	28.2	115.1	0.9	0	2.1	3.0	33.1	33.9
Южная тайга													
К	392.8	5.0	41.4	27.5	41.9	104.7	220.5	2.6	5.4	38.0	46.0	50.3	60.7
Ц	396.5	5.2	24.9	56.5	33.8	19.6	140.0	4.2	—	8.1	12.3	34.2	37.3

Обозначения. ТДО — текущий древесный отпад. Категории состояния: Ус — усыхающие, Св — свежий сухой, Ст — старый сухой. Примечание. Из запаса древостоя исключены объемы ТДО.

если наоборот, — в стадии демутации. Применение первого метода возможно только при наличии рассчитанных на настоящий период данных текущих приростов анализируемых коренных биогеоценозов, которые для модальных сообществ мы рассчитать не можем. Второй метод основан на соотношении показателей объемов биомассы древесных фракций живой части древостоев (без объемов ТДО) и объемов древесного отпада, включающих объемы валежа и ТДО. Для расчета искомого величин по второму методу необходимо соединить в едином временном процессе обе древесные фракции — древостоя и древесного отпада (валежа и ТДО) (табл. 2 и 3). В табл. 4 приведены объемы древесных фракций изучаемых биогеоценозов в едином временном пространстве функционирования от начала разложения валежа для разных подзон (табл. 3) до предельных возрастов живой части древостоев для ельников (табл. 2).

Продолжительность периода накопления биомассы коренным ельником соответствует длине возрастного ряда биогеоценоза и предельному возрасту деревьев первого поколения.

Период разложения древесного отпада до настоящего времени является предметом обсуждения ксилобиологов и лесоведов (Стороженко, 1990; Шорохова, Шорохов, 1999; Tarasov, Birdsey, 2001; Тетюхин и др., 2004; Шорохова, Капица, 2017; и др.). Можно отметить, что, несмотря на некоторые различия в оценках длительности периодов разложения валежа разными исследователями, общие тенденции градаций этого процесса близки и приведены в соответствующих графах табл. 4 (Стороженко, 1990; Шорохова, 1999; Tarasov, Birdsey, 2001; Стороженко, Шорохова, 2012).

Сравнение продолжительности этих двух периодов показывает значительно больший временной период формирования биомассы древостоя,

нежели период разложения древесного отпада: от 4.6–7.0-кратных значений для биогеоценоза с наименьшим возрастным рядом (Ц) до 6.3–9.5-кратных значений для биогеоценоза с наиболее длинным возрастным рядом (А) (табл. 4). Скорость разложения древесного отпада зависит от ряда факторов: древесной породы, положения ствола относительно земли, диаметра стволов валежа в стадиях разложения, лесорастительной зоны и т.д.), запасы древостоев и распределение их по возрастным поколениям связаны с типологическими характеристиками биогеоценозов и их динамическими показателями, то есть с длиной возрастного ряда и объемами древесины в возрастных поколениях. Приблизительно в таком алгоритме природе удается сохранять баланс накопления и разложения биомассы лесного сообщества. “Ведущей” древесной фракцией в этом процессе является древостой, “ведомой” — древесный отпад.

Понятно, что в период формирования биомассы древостоем от состояния подростка до предельных возрастов первого поколения постоянно происходит отпад деревьев в структуру ТДО и валежа по разным причинам, в том числе под влиянием гнилевых фаутов деревьев, вызванных дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса. Отмершая биомасса в виде стволов деревьев ели разного диаметра разлагается грибами в разных подзонах тайги Европейской России с разной скоростью — от 3–5 лет для деревьев с диаметром подростка 5–7 см до 40–60 лет для деревьев с диаметром стволов ели до 40 см (Стороженко, 2007). Но в целом соотношение деревьев разных диаметров в биомассе живой части древостоя и в составе древесного отпада в сбалансированном климаксом ельнике должно быть близким.

Таким образом, основным фактором, определяющим условие формирования баланса биомассы елового сообщества, является скорость процессов

Таблица 4. Объединенная таблица объемов древесных фракций коренных разновозрастных слухов биогеоценозов тайги Европейской России

Рег-он	Объемы валежа по стадиям разложения, м³/га¹ — временной период стадий разложения, лет					Всего валежа, м³/га¹		Объемы ТДО по категориям состояния, м³/га¹			Всего ТДО, м³/га¹	Распределение объемов деревьев по возрастным поколениям, м³/га¹								Общий древесный отпад: м³/га¹ — % от запаса	Балансовый коэффициент — БК	Фаза динамики		
	1	2	3	4	5	Ус	Св	Ст	До 40	41—80		81—120	121—160	161—200	201—240	241—280	281—320	321—340	341—380					
	1—3	4—20	21—30	31—40	41—50																			
Северная тайга																								
А	109.9	2.2	10.1	7.8	6.6	9.4	36.1	7.2	1.2	4.4	12.8	ПРД	6.1	3.8	15.5	7.6	30.3	22.4	12.1	24.9	48.9—39.8	0.50	Дг	
П	91.0	0.8	16.1	16.8	8.5	5.6	47.8	15.3	—	6.0	21.3	ПДР	1.9	8.3	44.0	57.0	1.1	—	—	—	69.1—61.5	0.98	Кл-Дг	
Средняя тайга																								
Л	296.9	9.8	25.7	17.6	17.2	—	70.3	1.2	0.1	8.2	9.5	ПДР	18.1	150.0	33.1	1.1	17.1	37.7	49.2	—	—	79.8—26.0	0.27	Дм-Дг
В	345.2	6.6	39.0	15.1	26.2	28.2	115.1	0.9	0	2.1	3.0	ПДР	1.0	4.4	12.6	43.2	176.6	104.0	—	—	—	118.1—33.9	0.34	Дг
Южная тайга																								
К	392.8	5.0	41.4	27.5	41.9	104.7	220.5	2.6	5.4	38.0	46.0	ПДР	1.0	4.4	6.4	12.6	43.2	176.6	104.0	—	—	266.5—67.8	0.77	Кл-Дг
Ц	396.5	5.2	24.9	56.5	33.8	19.6	140.0	4.2	—	8.1	12.3	ПДР	3.8	120.7	117.0	65.0	75.3	27.0	—	—	—	152.3—37.3	0.39	Дм-Кл
Периоды формирования древесных фракций, лет	0—40—60 лет Период разложения древесной фракции валежа					0—10—15 лет Период формирования древесной фракции ТДО			0 + 280—380 лет Период формирования древесной фракции живой части дровостоя								Периоды формирования древесных фракций дровостоя, лет							

накопления и разложения древесины, регламентируемая, с одной стороны, процессами физико-химических реакций фотосинтеза при накоплении биомассы, с другой — физико-химическими процессами при ксилотрофном разложении древесины древесного опада.

Не касаясь описания самих процессов ксилотрофного разложения древесного опада, формирования биомассы древостоев и сопровождающих их физических величин, можно представить общий вид баланса интенсивности процессов накопления и разложения биомассы как некоего коэффициента биомассы древесных фракций климаксового елового сообщества — БК, показывающего, во сколько раз скорость процесса разложения древесного опада грибами ксилотрофного комплекса превосходит скорость процесса накопления биомассы живой части древостоя в коренных, сбалансированных по биомассе древесины, разновозрастных ельниках таежной зоны Европейской России:

$$BK = V_v + V_{\text{ТДО}},$$

где V_v — объем древесной фракции валежа; $V_{\text{ТДО}}$ — объем древесной фракции ТДО; $V_{\text{др}}$ — объем древесной фракции живой части древостоя без ТДО.

Кроме того, балансовый коэффициент биомассы показывает, во сколько раз объемы древесного опада меньше объемов древостоев фитоценоза, исчисленных без объемов ТДО (табл. 4). Эта позиция равносильна тому утверждению, что ДРГ ксилотрофного комплекса, обладая огромной ксилотрофической активностью, осуществляют разложение древесного опада со скоростью, во много раз превосходящей скорость накопления древесной биомассы фитоценозом. Этот неоспоримый факт указывает на то, что именно ксилотрофные ДРГ, как наиболее активный и подвижный комплекс организмов в структуре коренного лесного биогеоценоза, являются основным консорцием, поддерживающим баланс биомассы лесного сообщества.

Из вышесказанных соображений можно сделать заключение, что балансовый коэффициент (БК) можно использовать для диагностики степени “выработанности” лесного сообщества (Сукачев, 1964), степени его приближения к состоянию климакса: чем ближе КБ к 1, тем ближе лесное сообщество к состоянию климакса (П и К). Все другие значения КБ указывают на степень его отдаленности от состояния баланса биомассы независимо в область демуляции или дигрессии (А, Л, В, Ц).

Необходимо отметить, что все представленные выше мнения относятся только ко времени сбора экспериментальных данных и не могут быть перенесены даже на самый короткий период времени, так как динамика изменений любых параметров биогеоценозов в коренных девственных лесах чрезвычайно интенсивна.

Все вышеизложенное позволило обосновать следующий важный тезис функционирования сбалансированного устойчивого лесного сообщества — накопление биомассы древесных фракций фитоценозом, ослабление деревьев в составе древостоя, отмирание их определенной части в период формирования возрастных рядов и перевод в структуру текущего древесного опада и валежа, накопление объемов древесного опада, скорость его разложения дереворазрушающими грибами различных таксономических групп и перевод его в категорию верхних слоев почвы составляют единый сбалансированный по объемам биомассы процесс функционирования коренного устойчивого лесного сообщества (Стороженко, 2007, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные ельники отвечают типичным для каждой подзоны тайги показателям основных лесоводственных характеристик. Все они имеют сложное абсолютно разновозрастное строение, но различаются по объемам и пораженности деревьев в возрастных поколениях возрастных рядов и в целом древостоев ДРГ биотрофного комплекса, что определяет различное фазовое положение биогеоценозов.

Подтверждена отмеченная ранее уверенная тенденция увеличения пораженности деревьев в возрастных поколениях от младших к старшим возрастам, характеризующаяся коэффициентом корреляции — $r = 0.91$ при $m_r = 0.28$ и $t = 45.2$, которая трактуется как закономерность.

Объемы валежа в еловых биогеоценозах могут составлять более половины запаса древостоя. Объемы ТДО также могут иметь значительные величины, достигая в сумме с объемами валежа более 60% от запаса древостоя. Такие величины относятся к ельникам климаксово-дигрессивных фаз динамики, то есть к сообществам с повышенными объемами усыхающих и усохших деревьев в составе древостоев.

Предложен метод определения баланса биомассы древесных фракций еловых биогеоценозов, основанный на соотношении показателей объемов биомассы древесных фракций живой части древостоев (без объемов ТДО) и объемов древесного опада, включающих объемы валежа и ТДО. Для расчета искомых величин необходимо соединить в едином временном процессе обе древесные фракции — древостоя и древесного опада (валежа и ТДО).

Основным фактором, определяющим условие формирования баланса биомассы елового сообщества, является скорость процессов накопления и разложения древесины, регламентируемая, с одной стороны, процессами физико-химических реакций фотосинтеза при накоплении биомассы, с другой — физико-химическими процессами при ксилотрофном разложении древесины древесного опада. При этом

скорость процесса ксилотрофии древесины древесного опада ДРГ в несколько раз выше скорости накопления биомассы древесной фракции живой части древостоя.

Таким образом, коэффициент баланса биомассы показывает, во сколько раз объемы древесного опада меньше объемов древостоев фитocenоза, исчисленных без объемов ТДО. Этот факт равносильно утверждению, что ДРГ ксилотрофного комплекса, обладая огромной ксилотрофической активностью, осуществляют разложение древесного опада со скоростью, во много раз превосходящей скорость накопления древесной биомассы фитocenозом, тем самым поддерживая баланс биомассы лесного сообщества.

Коэффициент баланса биомассы (КБ) можно использовать для диагностики степени “выработанности” лесного сообщества (Сукачев, 1964), степени его приближения к состоянию климакса: чем ближе КБ к 1, тем ближе лесное сообщество к состоянию климакса. Все другие значения КБ указывают на степень его отдаленности от состояния баланса биомассы независимо в область демультипликации или дигрессии.

Обосновано положение, при котором в коренном разновозрастном лесном биогеоценозе накопление и разложение объемов биомассы составляет единый сбалансированный процесс в динамике функционирования коренного устойчивого лесного сообщества (Стороженко, 2007, 2011).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Под ред. О. В. Смирновой. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с. Кн. 2. 575 с.
- Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 176 с.
- Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. М.—Л.: Наука, 1976. Т. 5. 283 с.
- Морозов Г.Ф. Избранные труды. Т. 1. М.: Лесная промышленность, 1970. С. 459–474.
- Правила санитарной безопасности в лесах. Утверждены постановлением Правительства Российской Федерации от 9 декабря 2020 г. № 2047. 18 с.
- Стороженко В.Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. № 6. 1990. С. 66–69.
- Стороженко В.Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. Тула: Гриф и К., 2007. 190 с.
- Стороженко В.Г. Древесный опад в коренных лесах Русской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 122 с.
- Стороженко В.Г., Коткова В.М. Состояние коренных ельников и дереворазрушающие грибы (Basidiomycota) заповедника “Кологривский лес” (Костромская область) // Известия вузов. Лесной журнал. 2013. № 3. С. 17–25.
- Стороженко В.Г., Шорохова Е.В. Биогеоэкологические и ксилотрофические параметры устойчивых таежных ельников // Грибные сообщества лесных экосистем. Петрозаводск, 2012. Т. 3. С. 22–41.
- Стороженко В.Г. Микоценоз и микоценология. Теория и эксперимент. Тула: Гриф и К., 2012. 192 с.
- 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., 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. Структуры древесных фракций и объемы компонентов древесины еловых биогеоценозов тайги Европейской России // Сибирский лесной журнал. 2022. № 2. С. 29–40. DOI: 10.15372/SJFS20220204
- Сукачев В.Н. Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. 458 с.
- Тетюхин С.В., Минаев В.Н., Богомолова Л.П. Лесная таксация и лесоустройство: Нормативно-справочные материалы по Северо-Западу Российской Федерации. СПб.: СПбГЛТА, 2004. 360 с.
- Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г. Справочник таксатора. М.—Л.: Гослесбумиздат, 1952. 853 с.
- Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии. База данных и география. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 708 с.
- Усольцев В.А. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 636 с.
- Шорохова Е. В., Шорохов А. А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Труды СПбНИИЛХ. 1999. Вып. 1. С. 17–23.
- Шорохова Е. В., Каница Е. А. Пути и скорость биогенного ксилотрофия в таежных лесах. // Теоретические и прикладные аспекты лесного почвоведения: Материалы докладов VII Всероссийской научной конференции по лесному почвоведению с международным участием. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2017. С. 118–121.
- Шорохова Е.В. Запасы и экосистемные функции крупных древесных остатков в таежных лесах: дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08. СПб., 2020. 299 с.
- Clements F.E. Nature and structure of the climax // Journal of Ecology. 1936. V. 21. № 1. P. 252–284.
- Selleck G.H. The climax concept // Botan. Rev. 1960. V. 26. № 4. P. 535–546.
- Illman B.L., Highley T.L. Decomposition of wood by brown-rot fungi // Biodeterior. Res. 1989. № 2. P. 465–484.
- 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. P. 88–90.
- Tarasov M.E., Birdsey R.A. Decay rate and potential storage of coarse woody debris in the Leningrad region // Ecological Bulletins. 2001. № 49. P. 137–149.
- Yatskov M., Harmon M., Krankina O. A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia // Canadian Journal of Forest Research. 2003. V. 33. № 7. P. 1211–1226.

The Balance of the Woody Fraction of the Indigenous Spruce Forests' Biomass in the European Russia's Taiga

V. G. Storozhenko^{1, *}

¹*Institute of Forest Science of the RAS,
Sovetskaya st. 21, Uspenskoe, Moscow Oblast, 143030 Russian Federation*

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

The study of the structural features of indigenous taiga's woody fractions allows us to evaluate the balance process of accumulation and decomposition of woody biomass in forest communities. The purpose of the research is to study, using the example of European taiga's spruce forests, the processes and organisms involved in forming the balance of biomass of woody fractions in indigenous ecosystems of different ages and with different dynamic characteristics. The research objects were located in the spruce forests of the northern, middle and southern taiga of European Russia. On permanent study plots (PSP), the diameters of trunks and the age of trees were determined, age series were put together by generations, and the total volumes of trees, forest stands and woody waste were calculated. Within the generations of the aforementioned age series and the forest stands overall, infestations by wood-decaying fungi (WDF) of biotrophic and xylophilic complexes were determined. Indigenous spruce forests of the taiga have a complex multi-aged structure, differing in volume and trees infestation rate by WDF of the biotrophic complex within both the generations and the forest stands as a whole. It determines the different phase position of ecosystems. The trend of increasing tree infestation rate from younger to older generations is interpreted as a pattern. To calculate the balance of woody fractions biomass in a forest ecosystem, it is necessary to combine within a single time process the woody fractions of the forest stand and woody waste — dead wood and the current woody waste. The main factor in the formation of the biomass balance of a spruce community is the rate of wood accumulation and decomposition processes. In native spruce forests of different ages in the taiga zone, the rate of xylolysis of wood waste by WDF is several times higher than the rate of biomass accumulation in the forest stand. The balance of the biomass accumulation and decomposition processes intensity is presented as the balance coefficient of the spruce community's woody fractions biomass, showing how much does the rate of the woody waste decomposition process performed by the xylophilic complex fungi exceeds the rate of the biomass accumulation process in the living part of the forest stand. Possessing an enormous xylolytic activity, the WDF of the xylophilic complex decompose woody waste at a rate exceeding the rate of woody biomass accumulation by the phytocenosis, thereby maintaining the balance of the biomass of the forest community and its stability.

Keywords: indigenous spruce forests, ecosystems structure, xylophilic fungi, woody biomass balance.

REFERENCES

- Clements F.E., Nature and structure of the climax, *Journal of 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.
- Illman B.L., Highley T.L., Decomposition of wood by brown-rot fungi, *Biodeterior. Res.*, 1989, No. 2, pp. 465–484.
- Korchagin A.A., Stroenie rastitel'nykh soobshchestv (Structure of plant communities), In: *Polevaya geobotanika* (Field geobotany), Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1976, Vol. 5, pp. 5–319.
- Morozov G.F., *Izbrannye trudy* (Selecta), Moscow: Lesnaya prom-st', 1970, Vol. 1, 459–474 p.
- Pravila sanitarnoi bezopasnosti v lesakh* (Sanitary safety rules in forests. Approved by Decree of the Government of the Russian Federation dated 09.12.2020 No. 2047), 2020, 09.12.2020, 18 p.
- Selleck G.H., The climax concept, *Botan. Rev.*, 1960, Vol. 26, No. 4, pp. 535–546.
- Shorokhova E.V., Kapitsa E. A., Puti i skorost' biogenogo ksiloliza v taezhnykh lesakh (Pathways and rates of biogenic xylolysis in taiga forests), *Teoreticheskie i prikladnye aspekty lesnogo pochvovedeniya* (Theoretical and applied aspects of forest soil science), Petrozavodsk, Proc. of 7th All-Russian Sci. Conf. on forest soil science with international participation, Petrozavodsk: Karel'skii nauchnyi tsentr RAN, 2017, pp. 118–121.
- Shorokhova E.V., Shorokhov A.A., Kharakteristika klassov razlozheniya drevesnogo detrita eli, berezy i osiny v el'nikakh podzony srednei taigi (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*, 1999, No. 1, pp. 17–23.
- Shorokhova E.V., *Zapasy i ekosistemnye funktsii krupnykh drevesnykh ostatkov v taezhnykh lesakh. Diss. d-ra biol. nauk* (Stocks and ecosystem functions of large woody residues in taiga forests. Doctor's biol. sci. thesis), Saint Petersburg: 2020, 299 p.
- Storozhenko V.G., Bondartseva M.A., The occurrence of wood-destroying fungi on the fallen logs in the spruce wild-life forest of the Central-Forest Reserve, In: *Problems of forest phytopathology and mycology*, Moscow, 1997, pp. 88–90.

- 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), Moscow: 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., *Drevesnyi otpad v korennykh lesakh Russkoi ravniny* (Woody debris in primary forests of the East European plain), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2011, 122 p.
- Storozhenko V.G., Kotkova V.M., Sostoyanie korennykh el'nikov i derevorazrushayushchie griby (Basidiomycota) zapovednika "Kologrivskii les" (Kostromskaya oblast') (The condition of indigenous spruce forests and wood-destroying fungi of the "Kologriv Forest" reserve (Kostroma Region)), *Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal*, 2013, No. 3, 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), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014, 195 p.
- Storozhenko V.G., *Mikotsenoz i mikotsenologiya. Teoriya i eksperiment* (Mycocoenosis and mycocoenology. The theory and experiment), Tula: Grif i K, 2012, 192 p.
- Storozhenko V.G., Shorokhova E.V., Biogeotsenoticheskie i ksiloliticheskie parametry ustoichivykh taezhnykh el'nikov (Biogeocoenotic 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., *Struktury drevesnykh fraktsii i ob'emnykh komponentov drevesiny elovykh biogeotsenozov taigi Evropeiskoi Rossii* (Structures of wood fractions and volumes of wood components in spruce biogeocoenoses of the taiga of European Russia), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2022, No. 2, pp. 29–40. DOI: 10.15372/SJFS20220204
- Storozhenko V.G., *Ustoichivye lesnye soobshchestva: teoriya i eksperiment* (Sustainable forest communities: theory and experiment), Moscow: Grif i K, 2007, 190 p.
- Sukachev V.N., Dylis N.V., *Osnovy lesnoi biogeotsenologii* (Fundamentals of forest biogeocoenology), Moscow: Nauka, 1964, 574 p.
- Tarasov M.E., Birdsey R.A., Decay rate and potential storage of course woody debris in the Leningrad region, *Ecological Bulletins*, 2001, No. 49, pp. 137–149.
- Tetyukhin S.V., Minaev V.N., Bogomolova L.P., *Lesnaya taksatsiya i lesoustroistvo. Normativno-spravochnye materialy po severo-zapadu RF* (Forest taxation and forest management. Regulatory and reference materials for the north-west of the Russian Federation), Saint Petersburg: LTA, 2004, 369 p.
- Tret'yakov N.V., Gorskii P.V., Samoilovich G.G., *Spravochnik taksatora* (Handbook for taxators), Moscow-Leningrad: Goslesbumizdat, 1952, 854 p.
- Usol'tsev V.A., *Biologicheskaya produktivnost' lesov Severnoi Evrazii: metody, baza dannykh i ee prilozheniya* (Biological production of the forests of Northern Eurasia: methods, database and applications), Ekaterinburg: Izd-vo UrO RAN, 2007, 636 p.
- Usol'tsev V.A., *Fitomassa lesov Severnoi Evrazii. Baza dannykh i geografiya* (Forest biomass of Northern Eurasia. Database and geography), Ekaterinburg: UrO RAN, 2001, 708 p.
- Vostochnoevropayskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* (Eastern European forest in the Holocene and modern history), Moscow: Nauka, 2004, Vol. 1, 479 p.
- Yatskov M., Harmon M., Krankina O., A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia, *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, Vol. 33, No. 7, pp. 1211–1226.