

На правах рукописи

 —

Капица Екатерина Александровна

МИКОГЕННЫЙ КСИЛОЛИЗ ПНЕЙ И ВАЛЕЖА В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ

03.00.16 – “Экология”

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург - 2008

Работа выполнена на кафедре общей экологии, анатомии и физиологии растений
Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии имени С.М. Кирова

Научный руководитель доктор биологических наук,
профессор Соловьев Виктор Александрович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Стороженко Владимир Григорьевич

кандидат сельскохозяйственных наук
Рябинин Борис Николаевич

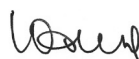
Ведущая организация: Институт леса Карельского научного центра
Российской академии наук

Защита состоится «10» декабря 2008 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета
Д 002.211.02 при Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН по адресу: 197376 г.
Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д.2. Факс: (812)346-36-43

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического института
им. В.Л. Комарова РАН.

Автореферат разослан «___» ноября 2008 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



О.С. Юдина

Введение

Актуальность темы. Биологическое разложение древесины, или микогенный ксилолиз (ферментативное разложение древесного вещества клеточных стенок, окисление его в метаболизме мицелия до CO_2 и H_2O с освобождением энергии), - сложный биохимический процесс, зависящий как от биотических, так и от абиотических факторов. Особое внимание, уделяемое изучению данного процесса в последние годы, обусловлено рядом причин, основные из которых - интерес к круговороту углерода в связи с глобальным изменением климата (Кудеяров и др., 2007); и все возрастающая роль крупных древесных остатков (КДО) в сохранении биоразнообразия (Harmon et al., 1986; Bobiec, 2002). До сих пор скорость ксилолиза в таежных лесах изучалась, главным образом, на региональном уровне, без учета характеристик экосистем (Yatskov et al., 2003) и разделения крупных древесных остатков (КДО) на фракции (древесину и кору). Остается неизученным влияние различных факторов (лесорастительных условий, сукцессионного состояния экосистемы, вида отпада и др.) на скорость микогенного ксилолиза пней и валежа в коренных и эксплуатируемых лесах.

Цель и задачи исследования микогенного ксилолиза пней и валежа в лесных экосистемах Европейской части таежной зоны. Целью данного исследования является определение скорости микогенного ксилолиза пней и валежа ели (*Picea abies*), сосны (*Pinus sylvestris*), березы (*Betula pendula*, *B. pubescens*) и осины (*Populus tremula*), а также выявление важнейших факторов, влияющих на разложение крупных древесных остатков в лесных биогеоценозах южной и средней тайги.

В процессе работы решались следующие задачи: 1) разработка метода определения скорости разложения и фрагментации древесной коры, прикрепленной к стволу; 2) определение базисной плотности древесины, удельной массы коры и общей массы пней и валежа разной давности отмирания в биогеоценозах различного структурно-динамического состояния; 3) сравнительная оценка влияния древесной породы, фракции фитомассы (древесина: стволовая часть, кора), типа образования (усыхание, ветровал, бурелом, рубка), лесорастительных условий и сукцессионного состояния экосистемы на потерю массы древесины и коры; 4) расчет параметров экспоненциальной модели разложения и фрагментации древесины и коры.

Научная новизна. Впервые проведены исследования скорости ксилолиза в нарушенных и ненарушенных таежных лесах. Получены экспериментальные данные, характеризующие микогенный ксилолиз различных фракций (стволовой части, коры) КДО. Исследовано влияние различных факторов (лесорастительных условий, сукцессионного состояния экосистемы, вида отпада, степени нарушенности экосистемы, методов лесоправления,

регулируемого пала и др.) на скорость микогенного ксилолиза пней и валежа в коренных и эксплуатируемых лесах.

Впервые показано, что значимость факторов ксилолиза валежа и пней ели убывала в ряду: 1) природная зона; 2) диаметр КДО; 3) лесорастительные условия / вид отпада. Влияние исследуемых факторов на скорость ксилолиза валежа и пней лиственных пород статистически недостоверно. Установлено снижение скорости микогенного ксилолиза пней сосны при увеличении их диаметра и при воздействии на них регулируемого пала. Не доказано влияние степени сомкнутости полога на разложение пней основных лесобразующих пород средней и южной подзон тайги.

Оценено, что в зависимости от состояния древостоя, средний процент разлагающейся на стволе коры ели изменялся от 29 до 86%, оставшаяся часть коры фрагментируется насекомыми и разлагается в подстилке. Впервые установлено достоверное отличие скорости разложения удельной массы коры ели (масса на единицу площади поверхности) нижней и остальных секций ствола. На скорость процесса влияли диаметр дерева и характеристики экосистемы.

Теоретическая и практическая ценность работы. Полученные значения скорости микогенного ксилолиза позволяют решить фундаментальную задачу оценки пула углерода КДО и потока углерода в связи с ксилолизом на каждой стадии сукцессионного развития экосистемы в коренных и эксплуатируемых ельниках средней и южной тайги. Данные могут быть использованы при оценке роли лесов в глобальном цикле углерода. Используя модель, описывающую процесс микогенного ксилолиза, можно прогнозировать изменения запасов КДО, а, следовательно, оценить их роль как доступного субстрата для различных организмов и резервуара органического вещества.

Данные о скорости ксилолиза пней и валежа различных древесных пород, в зависимости от вида отпада, режимов лесопользования, лесорастительных условий и размера КДО позволяют определить оптимальное количество и качество мортмассы, необходимое для устойчивого развития лесных экосистем.

Обоснованность и достоверность результатов. С целью изучения скорости разложения и фрагментации древесины и коры для лесов средней и южной тайги, а также для выявления влияния различных факторов на данный процесс отобрано 862 образца коры и 1139 образца древесины различных классов разложения. Подобраны методы статистического анализа (ANCOVA, тест Дункана), позволяющие оценить различия дисперсии в величине базисной плотности в зависимости от факторов с рассмотрением времени как ковариаты. Тест Дункана позволяет разбить данные на группы с аналогичными параметрами ксилолиза для дальнейшего их анализа. Составленные из опытных данных временные ряды покрывают

40-летний период ксилолиза пней и валежа ели, сосны, березы и осины, что практически полностью охватывает периоды разложения исследуемых пород.

Апробация работы. Результаты исследований доложены на международном семинаре «Disturbances at the landscape level: ecology and management», Норвегия, 2006 г., на международной научно-практической конференции молодых ученых «Современные проблемы и перспективы рационального лесопользования в условиях рынка», Санкт-Петербург, 2006 г., на международном совещании «Disturbance regimes in changing environment. VI international meeting of SNS network Natural Disturbance Dynamics Analysis for Forest Ecosystem Management», Швеция, 2007 г., на «Морозовских чтениях», Санкт-Петербург, 2007 г., а также на международном семинаре «Изменения в использовании лесных земель и хозяйственная деятельность в Финляндии и на северо-западе России», Санкт-Петербург, 2008 г.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 8 работ.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 144 страницах машинописного текста, состоит из введения, 6 глав, заключения и 3 приложений. Список литературы включает 206 наименований, в том числе 103 на иностранных языках. Текст иллюстрирован 19 таблицами и 24 рисунками.

Глава 1. Обзор литературы по изучаемой проблеме

В главе анализируются работы отечественных и зарубежных авторов, посвященных изучению процессов ксилолиза, разложения и фрагментации коры, а также факторов, влияющих на них. Анализ литературы показал, что процессы разложения и фрагментации коры, а также факторы, влияющие на них в природных условиях, практически не изучены. При расчете динамики минеральных веществ в экосистеме в результате ксилолиза кора либо не учитывается вообще, либо учитывается как фракция древесины, в то же время строение коры и древесины различно и, как следствие, скорость разложения также отличается для данных фракций (Рипачек 1967; Parameswaran et al., 1976; Ganjegunte et al., 2004).

Процесс ксилолиза в природных экосистемах описывается с помощью экспоненциальной модели (Sollins et al., 1982; Yoneda, 1982; Olsen, 1963; Harmon, 1986; Mattson et al., 1987; Onega, Eickemer, 1991; Krankina, Harmon, 1995; Tarasov, 1999; Naesset, 1999; Wirth et al., 2000; Knohl et al, 2002). Также можно встретить описание данного процесса с помощью уравнения Гомперца (Шорохова, Гирфанов, 2004; Makinen et al, 2006) или уравнения S-образной кривой (Сушкова, 1987; Soloviev, 1981; Laiho, Prescott, 1999; Krankina et al, 1999).

Разложение древесных остатков протекает при участии целой группы организмов, образующих в совокупности ксилофильное сообщество. Однако, важнейшую роль в нем играют дереворазрушающие грибы, активность которых, а, следовательно, и скорость ксилолиза, определяет ряд факторов: биотических, абиотических, антропогенных, характеристик разлагаемого субстрата. Влияние размера КДО, сомкнутости полога, регулируемого пала на разложение до сих пор противоречивы.

Глава 2. Объекты исследования

Для выявления закономерностей протекания микогенного ксилолиза пней и валежа в эксплуатируемых лесах, а также для сравнения скорости микогенного ксилолиза в эксплуатируемых и неэксплуатируемых лесах, исследовались: 1) леса, не затронутые хозяйственной деятельностью и являющиеся эталонами природы южной (Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник, ЦЛГПБЗ) и средней (резерват природного парка «Вепский лес») подзон тайги; 2) вырубки разной давности и древостой естественного происхождения после сплошных рубок в буферной зоны резервата «Вепский лес»; 3) леса южно-таежной подзоны, где на протяжении длительного срока ведется активное лесопользование (Финляндия).

Резерват «Вепский Лес» (ВЛ). Резерват «Вепский лес» расположен на территории Ленинградской области. Среди лесных экосистем преобладают чрезвычайно редкие на северо-западе России коренные ельники в возрасте 200-270 лет, находящиеся в разных фазах сукцессионной динамики. Древостой представляет собой результат длительного естественного развития, в ходе которого происходило усложнение возрастной и ярусной структуры. Сбор экспериментального материала проводили на 13-ти пробных площадях (ПП) разных типов леса, возрастной структуры и фаз возрастной динамики.

Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник (ЦЛГПБЗ). Центрально-лесной государственный биосферный заповедник расположен в центральном районе Европейской части России (Тверская область), в юго-западной части Валдайской возвышенности. Еловые насаждения в заповеднике занимают 46% покрытой лесом площади, березовые - 28%, осиновые - 14%, сосновые - 10%. Район ЦЛГПБЗ является водоразделом двух крупных рек Русской равнины - Волги и Западной Двины. Речная сеть заповедника имеет слабо врезанные русла, ограниченный водосбор и плохо дренирует территорию, что является причиной широкого развития процессов поверхностного заболачивания (Пояснительная, 1984). Сбор экспериментального материала проводили на 7-ти ПП, заложенных в ельниках относительно разновозрастной структуры (Дыренков, 1984) в

фазе дигрессии запаса с активным возобновлением ели в подлеске (Федорчук и др., 1998), различных типов леса.

Финляндия. Объекты исследования для изучения влияния регулируемого пала и различных видов рубок на скорость ксилолиза и фрагментации пней расположены в юго-западной части Финляндии в районах Orivesi, Längelmäki и Kuorevesi (61°N, 25°E). На всех ПП до рубки преобладали типичные для южной тайги ельники черничные на почвах с умеренным увлажнением, местами слабо-заболоченных. Сопутствующие ели (*Picea abies*) породы в основном представлены сосной (*Pinus sylvestris*) и березой (*Betula pubescens* и *B. pendula*). Возраст древостоя на момент рубки составлял 100-120 лет.

Объекты исследования для изучения скорости разложения и фрагментации пней после воздействия регулируемого пала. Экспериментальные данные собраны на ПП с давностью рубки 0, 5, 10, 20, 30 и 40 лет. ПП закладывали на вырубках, как подвергшихся воздействию регулируемого пала, так и без него.

Объекты исследования для сравнения скорости разложения пней при рубках различных видов. Материал был собран на 4 ПП по 3 повторности каждая. В 1996 году на ПП были проведены следующие виды рубок:

1. Выборочная рубка (ВР). В результате рубки было удалено примерно 33% общего запаса древостоя. Оставшийся древостой имеет одновозрастную структуру.
2. Рубка «окнами» (ОР). Сплошная вырубка 50% запаса древостоя в трех изолированных друг от друга окнах (группово-выборочная).
3. Рубка с оставлением семенников (ОС). Оставлено 7% общего запаса древостоя в трех группах по 0,01-0,02 га в каждой группе.
4. Сплошная рубка (СР). Весь древостой был удален в один прием.

На момент сбора данных возраст пней составлял 10 лет.

Глава 3. Методика исследований

Полевые и лабораторные работы. С целью изучения скорости ксилолиза КДО нами была использована методика, успешно применяемая для изучения биологических процессов - замена временных рядов пространственными, в нашем случае - подбор объектов разной давности отмирания (Тарасов, 2002). Точность определения времени, прошедшего с момента отпада дерева, составляла в среднем 2,5 года.

С валежа и пней отбирали 2-3 образца правильной геометрической формы с участков разных стадий (Вакин и др., 1980) и типов разложения (коррозия, деструкция). Количество участков и их процентное соотношение оценивали визуально. Отобранные образцы замеряли

с целью определения объема. Сильно разложившиеся фракции отбирали при помощи почвенного бура.

Объекты датировали по данным учетов на ПП, по году ветровала, известному из лесотаксационной базы данных или по году рубки на ПП (для пней). Объем образцов определяли геометрически с использованием формул параллелепипеда, усеченного конуса и куба, для сильно разложившихся образцов объем принимался равный объему бура. Для валежа и пней измеряли длину (высоту) и диаметр: для валежа - на высоте 1,3 м; для пней - средний диаметр основания и вершины.

Разложение и фрагментацию коры стволов оценивали на 3-метровых секциях и на 2-метровых секциях по всей длине каждого датированного ствола. Для определения потери массы коры с каждой секции отбирали образцы правильной геометрической формы и измеряли их площадь. Во всех случаях первая секция стволов – приземная. Процент коры, оставшейся в каждой секции, оценивали визуально.

В качестве контроля использовали образцы, собранные с ветровала текущего года.

Все образцы высушивали в сушильном шкафу при температуре 103 °С до абсолютно-сухого состояния и взвешивали после их остывания в эксикаторе с хлористым кальцием.

Камеральная обработка и статистический анализ данных.

Древесина. Объем каждого пня (V_{St} , м³) рассчитывали по формуле усеченного конуса:

$$V_{St} = \pi h (R^2 + Rr + r^2)/3, \quad (3.1)$$

где: h - высота пня, м; R и r - радиусы основания и вершины, соответственно, м.

Базисную плотность древесины (ρ , г*см⁻³) рассчитывали по формуле:

$$\rho = \frac{m}{V}, \quad (3.2)$$

где: m - масса в абсолютно-сухом состоянии, г; V - объем образца при его влажности выше предела гигроскопичности, точнее, предела насыщения клеточных стенок, см³.

Базисную плотность для фракции одного ствола рассчитывали, как средневзвешенную из 3-5 образцов. Базисную плотность использовали как основную переменную, характеризующую скорость микогенного ксилолиза (Соловьев, 1992), т.е. расчет потери массы (δ) каждого образца производился по формуле:

$$\delta = (1 - \frac{m}{m_0})100 \% = (1 - \frac{\rho}{\rho_0})100 \% , \quad (3.3)$$

где: m_0 – начальная масса древесины, г; m – масса древесины, соответствующая времени, прошедшему с момента отмирания дерева, г; ρ_0 - начальная базисная плотность древесины, г см⁻³; ρ – плотность, соответствующая времени, прошедшему с момента отмирания дерева, г см⁻³.

Кора без учета фрагментации. Удельную массу коры, или массу на единицу площади (M , Мг м⁻²) рассчитывали по формуле:

$$M = t_b S_{обр}^{-1}, \quad (3.4)$$

где: $S_{обр}$ - площадь образца, см²; t_b – масса коры, Мг.

Затем рассчитывали потерю массы на единицу площади (δ_b , %), принимая в качестве контроля (M_0 , Мг м⁻²) образцы коры деревьев отпада текущего года.

$$\delta_b = \left(1 - \frac{M}{M_0}\right) 100 \% , \quad (3.5)$$

Кора с учетом фрагментации. Чтобы получить площадь сохранившейся коры (S_f , м²), площадь поверхности каждой секции ствола (S , м²) умножали на процент оставшейся коры (f , %). Процент оставшейся коры оценивали визуально.

Площадь поверхности отдельных секций рассчитывали по формуле площади поверхности усеченного конуса.

$$S = \pi L(R+r), \quad (3.6)$$

где: R , r – радиусы оснований усеченного конуса, м; L - его образующая, м.

Массу коры пня с учетом фрагментации (M_s , Мг) рассчитывали как:

$$M_s = S_f M, \quad (3.7)$$

Масса всего пня. Массу древесины (M_w , Мг) рассчитывали по формуле:

$$M_w = V_{St} \rho, \quad (3.8)$$

Массу всего пня (M_{St} , Мг) рассчитывали как сумму масс древесины (M_w , Мг) и коры (M_s , Мг). Константы разложения массы всего пня (k_{Mst} , год⁻¹), массы коры без учета фрагментации (k_M , год⁻¹) и массы коры с учетом фрагментации (k_{Ms} , год⁻¹), а также константы ксилолиза (k_w , год⁻¹) рассчитывали на основе экспоненциальной модели.

Все распределения проверяли на нормальность, в случае несоответствия, распределения приводили к нормальному путем извлечения корня или логарифмирования. Далее данные обрабатывали с использованием ковариационного анализа (ANCOVA, ППП Statistica 6.0), теста на гомогенность Дункана и непараметрического теста Краскела-Уоллиса с целью установления влияния на скорость разложения породы, вида отпада (сухостой, ветровал, бурелом, вырубка), категории субстрата (валеж, пни), диаметра, сомкнутости древесного полога и регулируемого пала. По результатам анализа в ППП Statistica 6.0 данные разбивали на группы. Для построения экспоненциальных кривых изменения удельной массы коры и базисной плотности во времени и нахождения коэффициентов регрессии использовали программу Curve Expert. Расчет максимальной потери массы и времени, соответствующего

потере массы 30, 50 и 70%, проводился при помощи авторской программы, написанной на языке Visual Basic.

Предложенный в данной работе метод изучения потери удельной массы коры основанный на расчете потери массы коры на единицу площади поверхности, позволяет рассчитать константы разложения коры и подобрать модель, наиболее точно описывающую данный процесс для любого этапа разложения. Подобный подход, в отличие от использования базисной плотности, позволяет оценить скорость разложения сильно разложившихся образцов, у которых трудно определить базисную плотность, и более точно оценить потери, связанные с фрагментацией.

Глава 4. Фрагментация и разложение еловой коры в ельниках южной и средней тайги

Фрагментация. Процент оставшейся коры по секциям сильно варьировал, изменяясь от 0 до 100%. При анализе различий в проценте оставшейся коры по секциям ствола явно выделялась лишь первая секция (табл. 1). Покрытие корой первой секции варьировало на разных ПП и составляло в среднем 65,6%, остальных секций – 45,8%.

Таблица 1

Результаты статистического анализа данных Краскела-Уоллиса для удельной массы коры ели (M , Мг м^{-2})

Группировка	Факторы	χ^2	p	df
Все данные	Фрагментация коры на ПП	116,18	<0,0001	2
	Различия в % оставшейся коры по секциям	16,300	0,091	10
ПП 8	Первая (приземная) секция и остальные	9,730	0,018	1
	Первая (приземная) секция и остальные	5,620	0,018	1
ПП 9	Первая (приземная) секция и остальные	0,000	1,000	1
ПП 12	Первая (приземная) секция и остальные	12,800	0,0003	1

Примечания: жирным шрифтом выделено статистически достоверное влияние фактора в рассматриваемой группе. χ^2 – критерий Пирсона, p – уровень значимости, df – число степеней свободы.

Изменение средней удельной массы в процессе разложения. После проверки распределения величины удельной массы на нормальность (тест Колмогорова-Смирнова: $d=0,07328$, $p<0,15$) данные анализировали с помощью ковариационного анализа ANCOVA, для проверки групповых отличий использовали тест Дункана. Результаты анализа в табл. 2.

Как видно из табл. 2, ковариационный анализ показал достоверное влияние времени, принадлежности образцов к первой или остальным секциям, состояния древостоя (ПП), а также произведения двух последних факторов на варьирование удельной массы коры по секциям. Различия в удельной массе коры разных секций ствола незначительны и статистически недостоверны, выделяется лишь первая секция, где вариабельность и средние значения оказываются выше по сравнению с остальными.

Изменчивость массы коры объяснялась временем, диаметром дерева и характеристиками древостоя (ПП). Тест Дункана показал достоверное отличие только

образцов коры с объектов ПП 8 (табл. 2). Динамику разложения усредненной по стволу удельной массы коры первой (приземной) и остальных секций описывали с помощью экспоненциальной кривой ($y = 0,233e^{-0,043x}$, $r^2=0,277$ для приземной секции) (рис. 1).

Таблица 2

**Результаты статистического анализа данных (ANCOVA)
для удельной массы коры ели (M , Мг м^{-2})**

Группировка	Факторы	F	p	df
Все данные	Время	17,509	<0,0001	1
	Различия между секциями	1,270	0,259	8
	Первая (приземная) секция и остальные	12,140	0,0004	1
	Состояние древостоя*	24,230	<0,0001	3
Первая (приземная) секция	Совместное влияние расположения секции (приземная и остальные) и состояния древостоя	3,301	0,021	3
	Время	10,360	0,0001	1
	Диаметр	8,970	0,005	1
	Состояние древостоя*	4,820	0,014	3

Примечания: жирным шрифтом выделено статистически достоверное влияние фактора в рассматриваемой группе. F – критерий Фишера, p – уровень значимости, df – число степеней свободы. * ПП 12 – древостой в фазе дигрессии, подфазе формирования нового поколения; ПП 8 – древостой находится в фазе нарастания запаса; ПП 9 – древостой переходит в фазу зрелости.

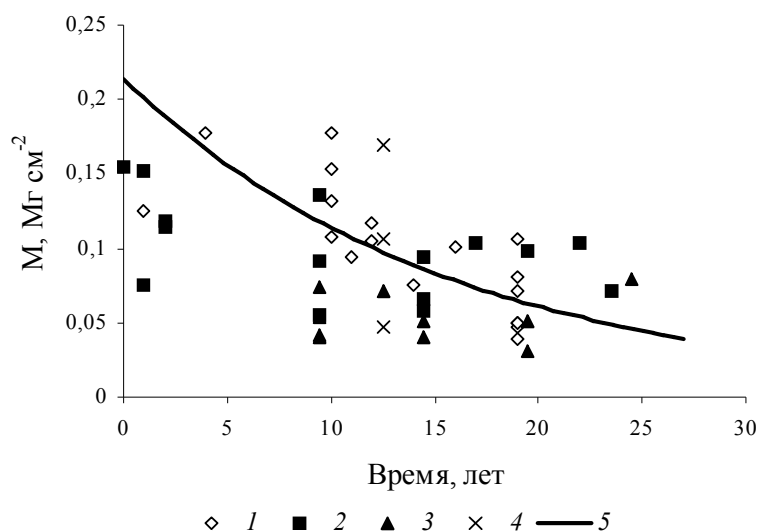


Рис. 1. Изменение средней удельной массы коры в процессе разложения всех секций ствола, за исключением первой в ельниках черничных и неморально-кисличных, на ПП 8, 9, 12 и 100: 1 - 12, 2 - 9, 3 - 8, 4 - 100, 5 - экспоненциальная кривая, описывающая изменение средней удельной массы коры в процессе разложения на ПП 12 ($y = 0,2137e^{-0,0628x}$, $r^2 = 0,586$).

Потеря массы в результате ксиллиза. На основании экспоненциальной модели была рассчитана потеря массы:

$$\delta = \delta_{\max} (1 - e^{-kt}) \quad (1)$$

Как видно из табл. 3, начальная удельная масса образцов первой секции оказалась выше, по сравнению с остальными, процесс разложения коры первой секции ствола протекал медленнее.

Динамическое состояние древостоя и тип отпада (усыхание/ветровал или бурелом) влияли на активность стволовых насекомых, и, следовательно, на процент оставшейся коры.

Так на исследованных объектах ПП 12, поврежденных ветровалом 1987 г., активность стволовых насекомых была наибольшей и как следствие, среднее покрытие стволов корой было минимальным (28,8%). В древостое ПП 8, наиболее вероятным видом отпада являлся сухостой. При постепенном усыхании активность стволовых насекомых не столь высока, поэтому значительная часть коры сохранялась (в среднем 39,3%). Древостой ПП 9 переходит в фазу зрелости, все виды отпада (усыхание, ветровал и бурелом) равновероятны. Кора ветровала и бурелома, как правило, сохранялась полностью и разлагалась непосредственно на стволе (86,2%). У большей части стволов процент оставшейся коры уменьшался от основания к вершине.

Таблица 3

Параметры разложения еловой коры							
Части ствола	M_0 , Мг см ⁻²	M_{min} , Мг см ⁻²	t_{30} , лет	t_{50} , лет	t_{70} , лет	δ_{max} , %	k , год ⁻¹
Весь ствол, кроме первой (приземной) секции	0,214	0,024	6	12	20	88,8	0,063
Первая (приземная) секция	0,233	0,024	9	17	28	89,7	0,043

Примечание. M_0 – начальная удельная масса коры; M_{min} – остаточная масса при достижении максимальной потери массы; t_{30} , t_{50} , t_{70} – время, соответствующее потере массы 30, 50 и 70% соответственно; δ_{max} – максимальная потеря массы; k – удельная скорость разложения.

Заключение. Динамическое состояние древостоя, и, следовательно, вид и скорость отпада, оказывают влияние на фрагментацию коры. Скорость разложения коры отличается для нижней и остальных секций ствола, - для нижней части ствола разложение протекает медленнее. Средний процент оставшейся на стволе коры изменялся от 29 до 86% в зависимости от состояния древостоя. У большей части деревьев процент оставшейся коры уменьшался от основания к вершине, наиболее ярко эти отличия проявлялись при постепенном усыхании деревьев. Изменение удельной массы коры в процессе разложения описывается экспоненциальной кривой, зависит от диаметра дерева и состояния экосистемы. Время, соответствующее потере массы 30, 50 и 70%, составляет 6, 12 и 20 лет соответственно.

Глава 5. Влияние породы, диаметра, вида отпада и лесорастительных условий на микогенный ксилолиз пней и валежа

Так как различие в скорости ксилолиза пней и валежа статистически недостоверно ($F=2,451$; $p=0,086$), данные по пням и валежу анализировались вместе. Как видно из табл. 4, наиболее значимым фактором, влияющим на изменчивость базисной плотности древесины (основной характеристики ксилолиза), оказалась древесная порода.

Значимость факторов ксилолиза ели убывала в ряду: 1) природная зона и территория исследований; 2) диаметр КДО; 3) трофность почвы / вид отпада. На скорость ксилолиза

сосны влияние оказал только диаметр КДО. Ксилолиз валежа и пней лиственных пород не зависел от влияния рассматриваемых факторов.

Таблица 4

**Ранжирование факторов изменчивости базисной плотности валежа и пней.
Результаты ковариационного анализа (ANCOVA) и теста на гомогенность Дункана**

Группировка	Факторы	N	F	p	df
Все данные	Порода	1130	29,795	<0,001	3
	Природная зона и изучаемая территория	1130	10,948	<0,001	2
	Лесорастительные условия (богатые, средние, бедные)	1130	8,256	<0,001	2
	Вид отпада (сухостой, бурелом, ветровал, рубка)	1130	0,941	0,420	3
	Диаметр (группировка: <20 см; 21-40 см; >41 см)	1130	10,283	<0,001	3
Береза	Природная зона	149	0,302	0,740	2
	Лесорастительные условия	149	1,428	0,243	2
	Вид отпада	149	0,337	0,799	3
	Диаметр*	149	3,506	0,033	2
Осина	Природная зона	76	2,889	0,093	1
	Лесорастительные условия	76	0,0858	0,771	1
	Вид отпада	76	2,238	0,091	3
	Диаметр	76	0,535	0,588	2
Сосна	Природная зона	166	0,647	0,422	1
	Лесорастительные условия	166	0,332	0,718	2
	Вид отпада	166	0,561	0,642	3
	Диаметр	166	3,057	0,049	2
<20	Природная зона	17	0,648	0,432	1
	Лесорастительные условия	17	3,327	0,062	2
	Вид отпада	17	3,327	0,062	2
>21	Природная зона	146	0,521	0,471	1
	Лесорастительные условия	146	0,053	0,818	1
	Вид отпада	146	0,438	0,726	3
Ель	Природная зона	729	23,105	<0,001	2
	Лесорастительные условия	729	12,425	<0,001	2
	Вид отпада	729	6,451	<0,001	3
	Диаметр	729	16,873	<0,001	2
Финляндия	Диаметр*	197	5,264	0,006	2
ВЛ	Лесорастительные условия	314	3,511	0,031	2
	Вид отпада	314	8,152	<0,001	3
	Диаметр	314	19,433	<0,001	2
d<20	Лесорастительные условия	136	1,764	0,175	2
	Вид отпада	136	1,411	0,242	3
d=21-40	Лесорастительные условия	137	5,884	0,004	2
	Вид отпада	137	2,248	0,086	3
Бедные, средние	Вид отпада	118	1,836	0,144	3
	Вид отпада	13	0,479	0,702	3
d>40	Лесорастительные условия	33	0,383	0,684	2
	Вид отпада	32	2,737	0,597	3
	Лесорастительные условия	211	1,664	0,198	1
ЦЛГПБЗ	Вид отпада	211	4,413	0,013	2
	Диаметр	211	4,190	0,016	2
	Лесорастительные условия	192	0,218	0,641	1
d<40	Вид отпада	191	6,385	0,002	2
	Лесорастительные условия	114	3,861	0,052	1
Бурелом, ветровал	Лесорастительные условия	75	1,661	0,201	1
Сухостой	Лесорастительные условия	16	0,029	0,867	1
d>40	Лесорастительные условия	16	0,029	0,867	1
	Вид отпада*	16	3,766	0,047	2

Примечания: жирным шрифтом выделено статистически достоверное влияние фактора в рассматриваемой группе. F – критерий Фишера, p – уровень значимости, N – объем выборки (количество объектов), df – число степеней свободы. * Тест Дункана не показал различий между группами.

Подбор модели, описывающей процесс ксилолиза пней и валежа, осуществлялся путем сравнения коэффициентов детерминации исследуемых моделей. Так как, точность описания процесса ксилолиза при использовании экспоненциальной, линейной и модели Гомпертца

приблизительно одинакова, мы выбрали наиболее простую и удобную для сравнения экспоненциальную модель. Коэффициент детерминации (r^2) экспоненциальной модели изменялся от 0,428 до 0,992 (рис. 2).

Зависимость скорости ксилолиза пней и валежа от породы объясняется различием в химическом составе и анатомическом строении ели, сосны, березы и осины (Рипачек, 1967). Однако, теоретические предпосылки и экспериментальные данные, полученные М. Тарасовым и Р. Бердси (2001), о том, что лиственные породы разлагаются быстрее хвойных, не нашли подтверждение в нашем исследовании: средние константы разложения ели, сосны, березы и осины составили 0,045; 0,043; 0,039 и 0,058 год⁻¹, соответственно.

Лесорастительные условия являются одним из факторов, влияющих на скорость микогенного ксилолиза (табл. 4). Однако, при разделении образцов на группы по породе и другим признакам, влияние лесорастительных условий статистически достоверно только для пней и валежа ели с диаметрами от 21 до 40 см в ВЛ: скорость ксилолиза возрастала с увеличением богатства почв. Ксилолиз сосны, березы, осины не зависел от лесорастительных условий.

Скорость ксилолиза либо не зависела от вида отпада, либо была выше у сухостоя, по сравнению с буреломом и ветровалом (ель, диаметр до 40 см, ЦЛГПБЗ). Возможно, это связано с тем, что разложение сухостоя ели у основания, в основном, под воздействием гриба *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) P.Karst., начинается до падения дерева. Слом ствола у сухостоя происходит ближе к корневой шейке, поэтому после падения дерева сразу происходит контакт ствола с почвой, в отличие от ветровала и бурелома, когда ствол некоторое время находится в зависшем состоянии. При контакте ствола с почвой повышается влажность субстрата, ускоряется процесс освоения древесины грибами.

Влияние природной зоны и изучаемой территории на скорость ксилолиза лиственных пород и сосны не выявлено. Скорость микогенного ксилолиза ели увеличивалась в ряду ВЛ - Финляндия - ЦЛГПБЗ. Отличия в ксилолизе ели ВЛ от ЦЛГПБЗ и Финляндии можно объяснить различиями в составе сообщества ксилотрофов, обусловленных климатическими факторами; тогда как различия ЦЛГПБЗ и Финляндии связаны с историей лесопользования.

Скорость ксилолиза лиственных пород, в отличие от хвойных, не зависела от диаметра КДО (табл. 4). С увеличением диаметра пней сосны их микогенный ксилолиз замедлялся. Зависимость ксилолиза валежа и пней ели имела обратную тенденцию: по мере увеличения диаметра ели ускорялся ксилолиз.

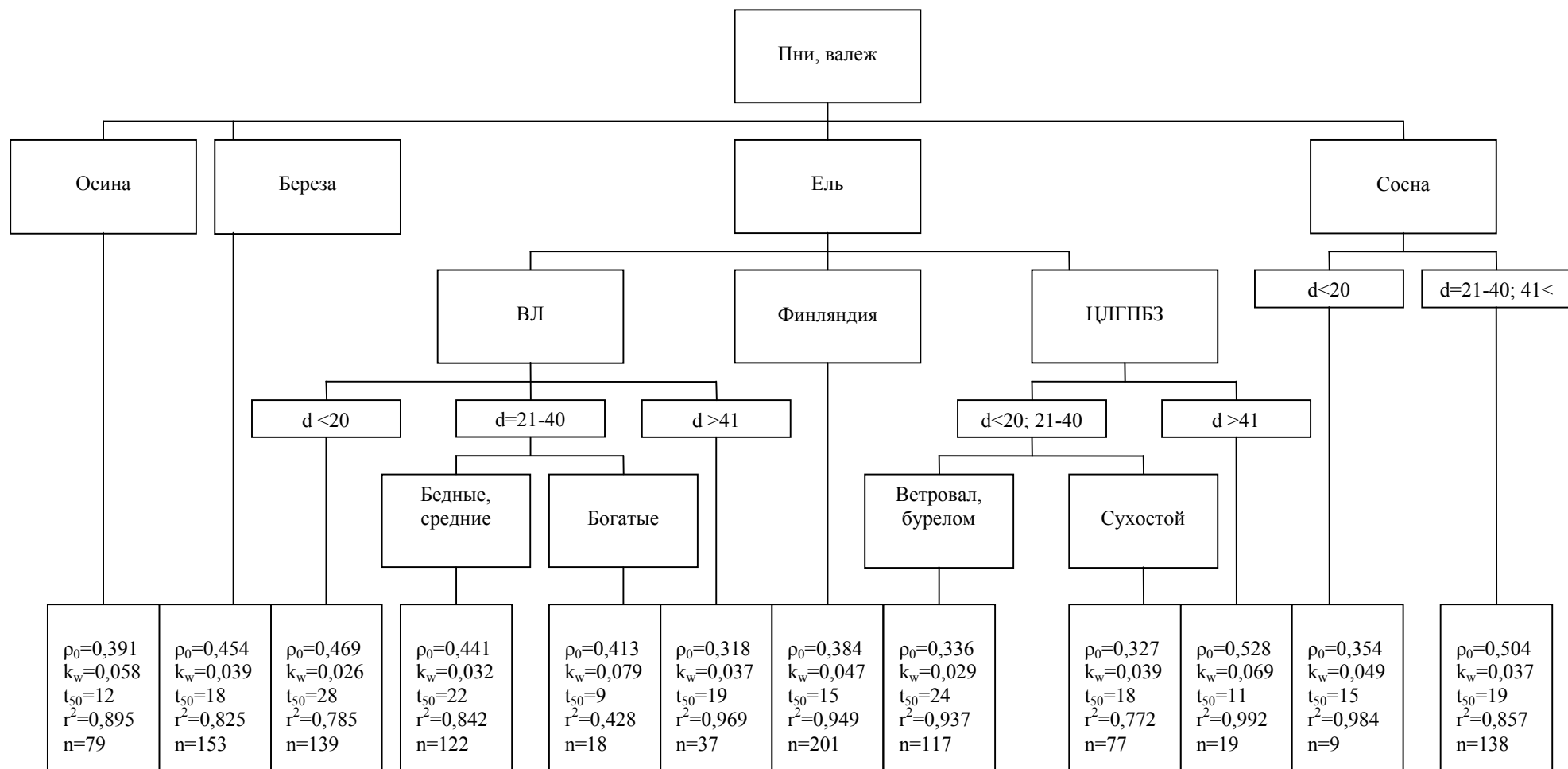


Рис. 2. Ранжирование факторов по степени влияния на ксилотиз пней и валежа на основании результатов ковариационного анализа (ANCOVA) и анализа на гомогенность Дункана для базисной плотности (ρ) березы (*Betula pendula*, *B. pubescens*), осины (*Populus tremula*), ели (*Picea abies*) и сосны (*Pinus sylvestris*), а также параметры экспоненциальной модели, описывающей процесс ксилотиза: ρ_0 - начальная базисная плотность, г м^{-3} ; k_w - константы разложения, год^{-1} ; t_{50} - время, соответствующее потере массы на 50%; r^2 - коэффициент корреляции; n - количество исследуемых объектов.

Заключение. Результаты исследования показали высокую вариабельность констант микогенного разложения под воздействием взаимосвязанных факторов. Значимость факторов ксилолиза валежа и пней ели убывала в ряду: 1) природная зона; 2) диаметр крупных древесных остатков; 3) лесорастительные условия / вид отпада. Скорость микогенного ксилолиза пней сосны уменьшалась при увеличении их диаметра. Скорость ксилолиза валежа и пней лиственных пород не зависела от изучаемых факторов.

Глава 6. Скорость разложения и фрагментации пней под влиянием антропогенной деятельности

6.1 Скорость разложения и фрагментации пней после воздействия регулируемого пала

Древесина. Анализ в ППП Statistica показал достоверное различие потери базисной плотности в зависимости от породы. Базисная плотность уменьшалась в ряду береза > ель > сосна. Результаты статистического анализа представлены в табл. 5.

Таблица 5

Результаты статистического анализа данных (ANOVA) для базисной плотности (ρ) пня

Группировка	Факторы	F	p	df
Все данные	Порода	11,874	<0,001	2
Ель	Влияние регулируемого пала	0,113	0,737	1
	Диаметр (группировка: <20 см; >20 см)	0,708	0,401	1
	Различие в начальной базисной плотности обожженных и необожженных пней	0,669	0,418	1
Сосна	Влияние регулируемого пала	8,954	0,003	1
	Диаметр (группировка: <20 см; >20 см)	0,284	0,295	1
	Различие в начальной базисной плотности обожженных и необожженных пней	0,028	0,869	1
Береза	Влияние регулируемого пала	1,769	0,184	1
	Диаметр (группировка: <20 см; >20 см)	4,170	0,044	1
	Различие в начальной базисной плотности обожженных и необожженных пней	0,010	0,922	1

Примечания: жирным шрифтом выделено статистически достоверное влияние фактора. F – критерий Фишера, p – уровень значимости, df – число степеней свободы.

Модель, описывающую процесс ксилолиза, подбирали на основании коэффициента детерминации, значение которого наиболее приближено к 1. Наиболее подходящей моделью является экспоненциальная (r^2 изменялся от 0,626 до 0,949).

Регулируемый пал влияет только на ксилолиз сосны. Влияние диаметра статистически достоверно только для древесины березы (табл. 5). Потеря массы на 30, 50 и 70% снижалась в ряду береза – ель – сосна – обожженная древесина сосны (табл. 6).

Кора. Динамика разложения удельной массы коры и массы всего пня в целом с учетом фрагментации достоверно различалась в зависимости от породы, поэтому далее данные

анализировались для каждой породы по-отдельности. Результаты статистического анализа представлены в табл. 7.

Таблица 6

Параметры экспоненциальной модели, описывающей процесс ксилолиза пней: начальная базисная плотность (ρ_0 , г м⁻³); удельная константа разложения (k_W , год⁻¹); время, соответствующее потере массы на 30 (t_{30}), 50 (t_{50}) и 70 (t_{70})%; и максимальная потеря массы (δ_{max} , %)

Субстрат	N^*	ρ_0	k_W	t_{30}	t_{50}	t_{70}	δ_{max}	r^2
Обожженная древесина сосны	59	0,479	0,013	28	53	76	63	0,626
Древесина сосны	100	0,492	0,032	12	23	39	91	0,767
Древесина ели	311	0,436	0,043	9	17	29	96	0,949
Древесина березы, диаметр < 20 см	25	0,521	0,084	5	9	15	100	0,842
Древесина березы, диаметр > 20 см	86	0,522	0,089	5	8	14	100	0,914

Таблица 7

Результаты статистического анализа данных (ANOVA) по пням для удельной массы коры (M , Мг м⁻²) и массы коры с учетом фрагментации (M_S , Мг)

Группировка	Факторы	F	p	df
Удельная масса коры (M)				
Все данные	Порода	74,460	< 0,0001	2
Ель	Влияние регулируемого пала	15,009	0,0004	1
	Диаметр (группировка: <20 см; >20 см)	25,180	< 0,0001	1
Сосна	Различие в начальной удельной массе обожженных и необожженных пней	15,028	0,0004	1
	Влияние регулируемого пала	5,525	0,020	1
	Диаметр (группировка: <20 см; >20 см)	9,079	0,003	1
Береза	Различие в начальной удельной массе обожженных и необожженных пней	14,221	0,001	1
	Влияние регулируемого пала (для всех данных по березе)	0,010	0,922	1
	Диаметр (для всех данных по березе: группировка: <20 см; >20 см)	0,830	0,365	1
	Влияние регулируемого пала (для свежих и 5-ти летних вырубков)	7,357	0,013	1
	Диаметр (для свежих и 5-ти летних вырубков: группировка: <20 см; >20 см)	12,104	0,002	1
	Различие в начальной удельной массе обожженных и необожженных пней	3,078	0,093	1
Масса коры с учетом фрагментации (M_S)				
Все данные	Порода	37,455	< 0,001	2
Ель	Влияние регулируемого пала	12,311	0,001	1
	Диаметр (группировка: <20 см; >20 см)	7,403	< 0,0001	1
Сосна	Различие в начальной массе коры с учетом фрагментации обожженных и необожженных пней	12,341	0,001	1
	Влияние регулируемого пала	10,445	0,001	1
	Диаметр (группировка: <20 см; >20 см)	15,243	0,001	1
Береза	Различие в начальной массе коры с учетом фрагментации обожженных и необожженных пней	13,759	0,001	1
	Влияние регулируемого пала	2,273	0,135	1
	Диаметр (группировка: <20 см; >20 см)	26,037	< 0,0001	1
	Различие в начальной массе коры с учетом фрагментации обожженных и необожженных пней	0,431	0,519	1

Примечания: жирным шрифтом выделено статистически достоверное влияние фактора. F – критерий Фишера, p – уровень значимости, df – число степеней свободы.

Параметры экспоненциальной модели, которую использовали для описания процессов разложения коры с учетом и без учета фрагментации, приведены в табл. 8.

Регулируемый пал влияет на скорость разложения сосновой и еловой коры. Влияние диаметра на данный процесс статистически достоверно для всех пород. Кора всех древесных видов разлагается медленнее по мере увеличения размера пней (табл. 8).

Таблица 8

Параметры экспоненциальной модели, описывающей процесс разложения коры пней с учетом и без учета фрагментации

Удельная масса коры (M)								
Субстрат	N^*	M_0	k_M	t_{30}	t_{50}	t_{70}	δ_{max}	r^2
Кора березы, диаметр пней < 20 см	25	0,820	0,065	6	11	19	97	0,923
Кора березы, диаметр пней > 20 см	85	0,355	0,023	16	31	53	93	0,477
Кора сосны, диаметр пней < 20 см	7	0,501	0,068	6	11	18	95	0,933
Кора сосны, диаметр пней >20 см	93	0,603	0,034	11	21	36	96	0,695
Кора ели, диаметр пней < 20 см	31	0,203	0,068	6	11	18	88	0,665
Кора ели, диаметр пней > 20 см	171	0,419	0,058	7	12	21	94	0,977
Обожженная кора сосны, диаметр пней < 20 см	12	0,552	0,097	4	8	13	96	0,848
Обожженная кора сосны, диаметр пней >20 см	48	0,456	0,033	11	21	37	95	0,539
Обожженная кора ели, диаметр пней < 20 см	28	0,150	0,040	10	18	31	84	0,460
Обожженная кора ели, диаметр пней >20 см	82	0,320	0,048	8	15	25	92	0,589
Масса коры с учетом фрагментации (M_S)								
Субстрат	N^*	M_{0S}	k_{MS}	t_{30}	t_{50}	t_{70}	δ_{max}	r^2
Кора березы, диаметр пней < 20 см	25	0,060	0,130	3	6	10	60	0,889
Кора березы, диаметр пней > 20 см	85	0,231	0,111	4	7	11	90	0,969
Кора сосны, диаметр пней < 20 см	7	0,138	0,068	6	11	18	83	0,813
Кора сосны, диаметр пней >20 см	93	0,157	0,075	5	10	17	85	0,984
Кора ели, диаметр пней < 20 см	31	0,153	0,081	5	9	15	84	0,482
Кора ели, диаметр пней > 20 см	171	0,121	0,103	4	7	12	80	0,947
Обожженная кора сосны, диаметр пней < 20 см	12	0,044	0,193	2	4	7	45	0,960
Обожженная кора сосны, диаметр пней >20 см	48	0,063	0,026	14	27	47	62	0,424
Обожженная кора ели, диаметр пней < 20 см	28	0,102	0,079	5	9	16	76	0,164
Обожженная кора ели, диаметр пней >20 см	82	0,041	0,049	8	15	25	42	0,504
Надземная часть пней (M_{St})								
Субстрат	N^*	M_{0St}	k_{St}	t_{30}	t_{50}	t_{70}	δ_{max}	r^2
Надземная часть пней березы	110	0,012	0,068	6	11	18	99	0,908
Надземная часть пней сосны	153	0,015	0,048	8	15	25	97	0,739
Надземная часть пней ели	306	0,011	0,052	7	14	24	98	0,896

Примечание. M_0 – начальная удельная масса коры, Мг 10^2 м⁻²; M_{0S} – начальная удельная масса коры с учетом фрагментации, Мг; t_{30} , t_{50} , t_{70} – время, соответствующее потере массы 30, 50 и 70% соответственно; δ_{max} – максимальная потеря массы; k_M , k_{MS} , k_S – константы разложения, год⁻¹. * N – количество исследуемых объектов.

Аналогичная тенденция прослеживается в динамике разложения коры с учетом фрагментации (M_S). Скорость разложения коры ели и сосны с учетом и без учета фрагментации несколько снижается после воздействия регулируемого пала. Исключением является кора пней сосны, диаметр которых не превышает 20 см (табл. 8). Разложение березовой коры с учетом фрагментации не зависит от регулируемого пала, но зависит от диаметра пней.

Надземная часть пней. Константы разложения всего пня увеличивались в том же ряду, что и для древесины: береза – ель – сосна (табл. 8). Константы разложения для надземной части пней ниже в сравнении с константами разложения для древесины и коры по отдельности.

Базисная плотность пней выше по сравнению с базисной плотностью стволовой части дерева, полученной Ятсковым и др. (Yatskov et al., 2003), на 36% для сосны, на 18% для ели и на 17% для березы. Аналогичная тенденция прослеживается и с константами разложения. Полученные нами, константы разложения надземной части пней выше по сравнению с константами разложения стволовой древесины (Yatskov et al., 2003) на: 23%; 15% и 21% для сосны, ели и березы соответственно. Это связано с тем, что пни, соприкасаясь с поверхностью земли, сохраняют влажность лучше, чем стволы.

Влияние диаметра КДО на константы разложения противоречиво (Mackensen et al., 2003). Это объясняется перекрывающим влиянием других факторов на сложный процесс разложения.

Заключение. Константы разложения увеличиваются в ряде: сосна – ель – береза. Для пней начальная масса и константы разложения выше по сравнению со стволовой частью дерева. Влияние регулируемого пала на скорость ксилолиза пней сосны, так же как и на скорость разложения коры ели и сосны статистически достоверно. Диаметр пней влияет на константы разложения коры всех исследуемых нами пород, а также оказывает незначительное влияние на скорость ксилолиза пней березы.

6.2. Скорость разложения и фрагментации пней при рубках различной интенсивности

Древесина. Распределение базисной плотности не отличалось от нормального (критерий Колмогорова-Смирнова варьировал от 0,040 до 0,081, $p = n.s.$). Статистический анализ показал достоверное различие базисной плотности древесины пней ели, березы и сосны ($F = 15,911$, $p < 0,001$). Однако, различий в зависимости от вида рубки выявлено не было (табл. 9).

Таблица 9

Результаты статистического анализа данных (ANOVA) для базисной плотности (ρ , $Mg\ m^{-3}$)			
Порода	Средние $\rho \pm SE$	Влияние вида рубки ($df = 3$)	
		F	p
Сосна	0,385±0,017	0,828	0,486
Ель	0,257±0,011	1,686	0,176
Береза	0,321±0,028	0,456	0,714

Как видно из табл. 9, базисная плотность уменьшалась в ряду: сосна > береза > ель. Влияние диаметра на скорость ксилолиза всех пород не установлено. Константы ксилолиза

уменьшались в ряду: береза > ель > сосна, и составили 0,066; 0,053 и 0,029 для березы, ели и сосны соответственно.

Кора. Установлено достоверное отличие удельной массы коры и массы коры с учетом фрагментации в зависимости от породы ($F = 36,813$, $p < 0,001$; $F = 8,529$, $p < 0,001$ для M и M_s , соответственно). Статистический анализ не показал достоверных различий в скорости разложения M и M_s в зависимости от вида рубки (табл. 10).

Таблица 10

Результаты статистического анализа данных (ANOVA) для удельной массы коры (M) и общей массы коры пня (M_s)			
Порода	Средние \pm SE	Влияние вида рубки (df = 3)	
		F	p
M , Мг м ⁻²			
Сосна	0,0042 \pm 0,000226	0,515	0,674
Ель	0,0024 \pm 0,000122	1,069	0,366
Береза	0,0042 \pm 0,000276	0,152	0,928
M_s , Мг			
Сосна	0,00072 \pm 0,000087	1,043	0,375
Ель	0,00052 \pm 0,000053	1,716	0,170
Береза	0,00109 \pm 0,000136	0,925	0,439

Удельная масса коры уменьшалась в ряду: береза > сосна > ель. Константы разложения коры уменьшались в ряду береза (0,061), ель (0,013), сосна (0,012). С учетом фрагментации константы разложения следующие: 0,041 для ели; 0,081 для сосны и 0,089 для березы. Средний процент покрытия пней корой составил 54, 64 и 68% для сосны, ели и березы, соответственно. Влияние диаметра на скорость разложения коры установлено не было.

Для всего пня. Кора занимает от 5-15% объема всего пня, что оказывает ощутимое влияние на скорость разложения (табл. 11). Кора сосны и березы разлагается быстрее по сравнению с древесиной, в то время как для ели тенденция противоположна.

Таблица 11

Константы разложения древесины и коры основных лесообразующих пород через 10 лет после рубки, год ⁻¹			
Порода	Для всего пня	Древесина	Кора
Сосна	0,041	0,029*	0,034* [†] 0,081* [#]
Ель	0,052	0,053*	0,012* [†] 0,041* [#]
Береза	0,071	0,066*	0,061* [†] 0,089* [#]

* влияние вида рубки статистически не достоверно [†] без учета фрагментации [#] с учетом фрагментации

Влияние сомкнутости полога на разложение всего пня (M_{st}) также как для древесины и коры по отдельности, статистически не достоверно ($F = 0,814$, $p = 0,501$; $F = 0,931$; $p = 0,435$; $F = 0,940$; $p = 0,425$ для березы, сосны и ели, соответственно) (рис. 3).

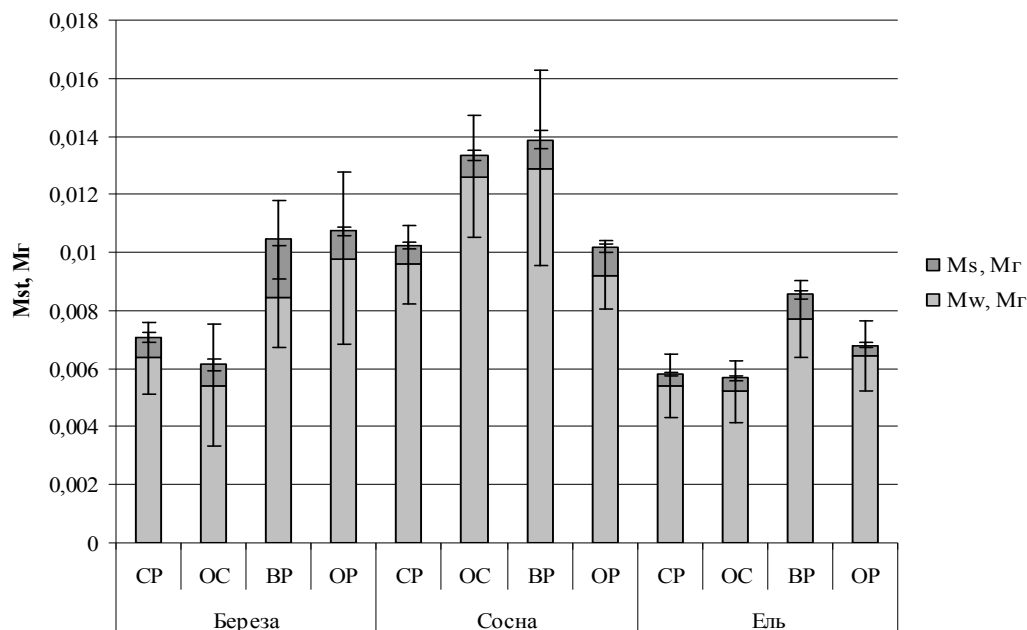


Рис. 3. Масса всего пня (M_{st}), масса древесины (M_w) и коры (M_s), Mg, основных лесообразующих пород через 10 лет после рубки (BP - выборочная рубка; OP - рубка «окнами»; OC - рубка с оставлением семенников; CP - сплошная рубка). На графике показаны средние значения для каждого периода и стандартные ошибки.

Зависимость между скоростью разложения КДО и сомкнутостью полога не выявлено. Возможно, это связано с тем, что данные были собраны в пределах узкого диапазона климатических условий. Другое объяснение – возраст исследуемых пней. Вероятно, влияние влажности субстрата более четко прослеживается на ранних стадиях ксилолиза (в период заселения КДО дереворазрушающими организмами); спустя 10 лет после рубки влияние влажности субстрата на процессы ксилолиза и фрагментации коры не установлено. Из этого следует, что различие в разложении КДО в зависимости от условий значительно ниже, чем это предполагалось на основании краткосрочных наблюдений.

Заключение. Удельные константы разложения для древесины и всего пня уменьшались в ряду береза > ель > сосна. Кора сосны и березы разлагается быстрее древесины, тогда как кора ели демонстрирует противоположную тенденцию, т.е. разлагается медленнее древесины ели. Разложение коры и древесины ели, сосны и березы не зависит от степени сомкнутости полога и диаметра исследуемых пней.

Выводы

1. Предложен новый метод оценки скорости разложения и фрагментации древесной коры, прикрепленной к стволу. Метод основан на расчете потери массы коры на единицу площади поверхности. Подобный подход, в отличие от использования базисной плотности, позволяет оценить скорость разложения сильно

разложившихся образцов, у которых трудно определить базисную плотность, и более точно оценить потери, связанные с фрагментацией.

2. Выявлено, что кора нижней части ствола разлагается медленнее по сравнению с корой остальной части дерева.
3. Установлены различия в скорости разложения и фрагментации древесины и коры. Кора сосны и березы разлагается быстрее по сравнению с древесиной, в то время как для ели тенденция противоположна.
4. Сравнительный анализ показал высокую вариабельность параметров экспоненциальных моделей микогенного разложения древесины и коры основных лесобразующих пород средней и южной тайги для различных видов отпада, лесорастительных условий, диаметров.
5. Исследование не показало влияния характеристик субстрата, характеристик экосистемы и природной зоны на скорость деструкции валежа и пней лиственных пород в исследуемых подзонах.
6. Скорость микогенного ксилолиза пней и валежа ели увеличивалась по мере продвижения с севера на юг, а также по мере улучшения условий местопроизрастания (трофности почвы), в которых происходит микогенный ксилолиз КДО.
7. Влияние степени сомкнутости полога на скорость микогенного разложения древесины и коры не установлено.
8. Разложение обожженной коры пней хвойных, а также обожженной сосны протекает медленнее необожженных.
9. Влияние регулируемого пала на разложение коры и древесины березы не установлено.
10. Значимость факторов, влияющих на скорость микогенного ксилолиза валежа и пней ели, уменьшалась в ряду: природная зона, диаметр, вид отпада (сухостой, бурелом, ветровал) / трофность почвы.
11. Выявлено, что КДО больших диаметров разлагаются быстрее в сравнении с КДО малых диаметров.

Результаты данного исследования можно использовать для оценки скорости разложения КДО, пула углерода в лесной экосистеме и разработки соответствующих планов лесоправления, с целями увеличения сроков «хранения» углерода в экосистеме и сохранения биоразнообразия.

Список публикаций по теме диссертации

1. Капица Е.А. Сравнение скорости разложения пней при рубках различных видов в ельниках черничных Европейской части таежной зоны // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии: вып.181. Статьи молодых ученых, отобранные по итогам ежегодной научной конференции СПб ГЛТА. (№13). СПб.: СПбЛТА, 2007. с. 52-58.
2. Капица Е.А., Шорохова Е.В. Скорость микогенного ксилолиза крупных древесных остатков основных лесообразующих пород южной тайги// Заповедники России и устойчивое развитие. Материалы конференции. Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Выпуск 5. Великие Луки, 2007. с. 346-353.
3. Капица Е.А., Шорохова Е.В., Ванха-Майамаа И. Скорость разложения и фрагментации пней после сплошных рубок в сосняках черничных европейской части южной тайги // Сборник материалов Международной научно-практической конференции молодых ученых «Современные проблемы и перспективы рационального лесопользования в условиях рынка», проходившей 15-16 ноября 2006 г. В Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии / Под общей ред. А.А. Егорова. СПб.: Изд-во Политехн. ун-та, 2007. с. 54-60.
4. Кузнецов А.А., Капица Е.А. Динамика углерода при разложении и фрагментации пней на вырубках в среднетаежных лесах // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. Сборник докладов молодых ученых на ежегодной научной конференции лесотехнической академии. Вып. 12 / Под общей ред. А.С. Алексеева, Э.М. Лаутнера. СПб.: СПбГЛТА, 2007, с. 57-63.
5. Кузнецов А.А., Шорохова Е.В., Тумасова О.Н., Капица Е.А. Запасы и потоки углерода в коренных лесах южной тайги // Заповедники России и устойчивое развитие. Материалы конференции. Труды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. Выпуск 5. Великие Луки, 2007. с. 338-345.
6. Шорохова Е.В., Капица Е.А. Фрагментация и разложение еловой коры в лесах средней и южной тайги // Лесоведение, 2007, №5, с. 22-26.
7. Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I. Decomposition of stumps in a chronosequence after clear-felling vs. clear-felling with prescribed burning in southern boreal forest in Finland // For. Ecol. Manage., v. 255, 2008, pp. 3606-3612.
8. Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I. Decomposition of stumps 10 years after partial and complete harvesting in southern boreal forest in Finland // Can. J. For. Res., v. 81, № 9, 2008, pp. 2414-2421.