



ШОРОХОВА Екатерина Владимировна

**ЗАПАСЫ И ЭКОСИСТЕМНЫЕ ФУНКЦИИ КРУПНЫХ ДРЕВЕСНЫХ
ОСТАТКОВ В ТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ**

03.02.08 – «Экология» (в биологии)

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Санкт-Петербург - 2020

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова»

Научный консультант доктор биологических наук, профессор
Соловьев Виктор Александрович

Официальные оппоненты: **Замолодчиков Дмитрий Геннадиевич**, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук, главный научный сотрудник

Уланова Нина Георгиевна, доктор биологических наук, доцент, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова», профессор

Шварц Евгений Аркадьевич, доктор географических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт географии Российской академии наук, ведущий научный сотрудник

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт лесоведения Российской академии наук

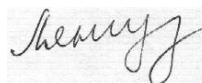
Защита состоится 10 декабря 2020 года в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.211.02, созданного при федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, Санкт Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2
Тел. (812) 372-54-42, факс. (812) 372-54-43, dissovet.d00221102@binran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук.

Автореферат разослан « »

2020 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук



И.В. Лянгузова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Исследование направлено на решение фундаментальной экологической проблемы поиска и количественной оценки факторов регуляции структурно-функциональной организации и устойчивости лесных биогеоценозов (БГЦ). В рамках этой проблемы наименее изученными являются вопросы, связанные с крупными древесными остатками (КДО) и сообществами организмов, ассоциированных с ними, или ксилофильными сообществами. Проведение исследования в одном из самых обширных биомов планеты – в бореальных (таежных) лесах – позволит в еще одном аспекте обосновать их важнейшую биосферную, в особенности климаторегулирующую роль (Gauthier et al., 2015). Для России, около 90% лесного фонда которой покрыто таежными лесами (Швиденко, 2012; Shvidenko et al., 2013), актуальность исследования обусловлена также необходимостью научного обоснования ряда мероприятий по переходу к устойчивому развитию.

КДО - сухостой, валеж, зависшие стволы, пни и крупные ветви и корни - играют ключевую роль в функционировании таежных лесов (Stokland et al., 2012) и в целом в биосферной функции леса (Пулы и потоки, 2007; Устойчивость, 2018). Масса КДО сравнима с фитомассой (Пулы и потоки, 2007); скорость их разложения определяет величины чистой продукции экосистем (Janisch and Harmon, 2002, Bradford et al., 2009), скорости круговоротов углерода (Замолодчиков, 2009; Russell et al. 2015; Magnússon et al. 2016) и минеральных элементов (Laiho and Prescott, 2004; Mackensen et al., 2003). В глобальном аспекте, эмиссия при разложении древесных остатков является весьма значительным источником поступления углекислого газа в атмосферу (Matthews, 1997; Luysaert et al., 2007; Hagemann et al., 2010a; Молчанов и др. 2011; Harmon et al., 2020). Недостаток КДО в лесах с высокой интенсивностью ведения хозяйства приводит к исчезновению многих видов мхов, лишайников, грибов, насекомых и др. (Bader et al., 1995; Ulikzka and Angelstam, 2000; Nilsson et al., 2001; Junninen et al., 2006; Koivula and Vanha-Majamaa, 2020). В литературе последних лет КДО предложены в качестве индикатора интенсивности ведения лесного хозяйства (Kahl and Bauhus, 2014) и качества экосистемных услуг (Helfenstein and Kienast, 2014).

Приведенные в литературе величины запасов и разнообразия КДО или их отдельных типов (сухостоя, валежа) в лесах отдельных регионов России и страны в целом (Krankina et al., 2001; Швиденко и др., 2009; Стороженко, 2011; Замолодчиков и др., 2009, 2013; Малышева и др., 2019) отличаются высокой вариабельностью, исследование причин которой актуально как с фундаментальной, так и с практической точек зрения. Факторы, определяющие вариабельность этих величин в коренных лесах, до сих пор не определены. Это, в свою очередь, затрудняет возможности применения КДО, как индикатора качества экосистемных услуг таежных лесов.

Понимание основных механизмов, регулирующих процессы накопления и расхода углерода экосистемами, является теоретической основой управления углеродным бюджетом и, следовательно, важнейшей предпосылкой разработки рациональных стратегий перехода к адаптивному лесному хозяйству и обоснованию системы мероприятий по смягчению нежелательных климатических изменений средствами лесного хозяйства (Швиденко, Щепаченко, 2014; Schaphoff et al., 2016). Однако неполнота сведений о скорости образования и разложения КДО порождает неопределенности в оценках бюджета углерода (Russell et al., 2015; Harmon et al., 2020).

Грамотная разработка стратегии устойчивого лесопользования и охраны природы диктует необходимость оценки вариабельности видового разнообразия

ксилофильных сообществ в ходе сукцессий БГЦ и факторов, его определяющих, а также выявления путей взаимодействия биотических и абиотических факторов в процессе биогенного ксилолиза (Stokland et al., 2012).

Таким образом, постановка задач данного исследования продиктована необходимостью восполнения пробелов в наших знаниях о роли КДО в формировании механизмов устойчивости БГЦ, в частности, о запасах, структурном разнообразии и функциях КДО в таежных лесах.

Цель и задачи исследования. Основной целью работы являлась оценка факторов, определяющих размер, структуру и динамику пула КДО и связанных с ними ксилофильных синузий в таежных лесах. Задачи включали:

- 1) оценку вариабельности запасов и структурного разнообразия КДО в БГЦ и массивах лесов, находящихся в различных природных условиях с различными режимами естественных и антропогенных нарушений,
- 2) расчет запасов и углеродного баланса КДО в коренных и вторичных таежных лесах и количественную оценку факторов, их определяющих,
- 3) характеристику состава, структуры и динамики ксилофильных синузий в среднетаежном лесу,
- 4) оценку субстратной приуроченности ксилофильных видов,
- 5) разработку практических рекомендаций по управлению КДО в целях повышения качества экосистемных услуг лесов.

Научная новизна. Рассчитаны значения запасов КДО со сравнительной характеристикой их породного и структурного разнообразия в БГЦ различных типов леса и сукцессионного состояния для лесов, расположенных по градиентам природных условий и хозяйственной деятельности, а также в массивах коренных таежных лесов. Оценены пулы и потоки углерода, связанные с КДО, а также баланс углерода КДО (соотношение входящего и исходящего потоков) в БГЦ коренных и вторичных таежных лесов. Верифицированы методики оценки потока углерода в связи с отпадом древостоя в коренных лесах. Оценена доля КДО в общем пуле углерода в нескольких массивах таежных лесов. На основании разработанных моделей разложения различных фракций КДО и системы классов разложения КДО предложена методика пересчета объемов КДО в массу углерода в них и расчета потока углерода в связи с биогенным ксилолизом. Количественно оценено влияние различных факторов на запасы и структурное разнообразие КДО, пул углерода КДО и определяющие его потоки; проведена комплексная оценка баланса пула углерода КДО. Впервые количественно охарактеризованы структура и динамика ксилофильного сообщества в старовозрастном таежном лесу.

Теоретическая и практическая значимость. Восполнены пробелы в оценке экологической роли КДО в таежных лесах. Обоснована возможность применения КДО в качестве индикатора устойчивости БГЦ и качества экосистемных услуг лесов.

Полученные результаты характеризуют роль КДО в круговороте углерода лесов, находящихся в разных ландшафтно-экологических условиях и отличающихся по интенсивности ведения лесного хозяйства. Рассчитанные параметры круговорота углерода позволят повысить точность оценок роли российских лесов в глобальном круговороте углерода. Регрессионные модели зависимости запаса углерода КДО и потока углерода в связи с ксилолизом от объема КДО применимы для расчета пулов

углерода КДО в сходных БГЦ на основании инвентаризации запасов КДО. Проведенная верификация методик оценки потока углерода в связи с отпадом древостоя увеличит точность оценок углеродного баланса в коренных лесах. Показана региональная специфичность пула углерода КДО, обосновывающая необходимость разработки региональных моделей углеродного цикла.

Выявленные закономерности характеристик КДО в коренных таежных лесах могут быть использованы в качестве эталона при планировании устойчивого лесопользования и восстановления нарушенных лесных БГЦ и ландшафтов. При определении нормативов необходимых запасов КДО в ельниках для реализации целей устойчивого лесопользования нужно учитывать климатические условия, в частности, среднегодовую температуру. Принимая во внимание динамическую природу пула КДО, нормативы должны устанавливаться не только по запасу, но и по его отношению к запасу древостоя. В ельниках эти нормативы должны быть выше в древостоях, приуроченных к ландшафтно-экологическим условиям, для которых характерна естественная ветровальная динамика, по сравнению с теми условиями, для которых характерна мелкоконтурная оконная динамика. В интенсивно эксплуатируемых лесах создание структурного разнообразия КДО требует создания специальных программ, предусматривающих многократные лесохозяйственные мероприятия. Для сохранения разнообразия ксилофильных видов и формирования разнообразных и полночленных ксилофильных сообществ в БГЦ необходимо обеспечить наличие КДО разных древесных пород разной давности отмирания дерева.

Результаты исследования используются в учебном процессе по дисциплинам «Экология заповедных территорий», «Устойчивое развитие», «Биогеоэкология», «Углеродный цикл в лесных экосистемах», «Современные проблемы экологии», «Carbon cycling in forest ecosystems».

Положения, выносимые на защиту.

1. Запасы и структурное разнообразие КДО отражают климат, сукцессионное состояние таежных лесов и вековую историю естественных нарушений и лесохозяйственных мероприятий в них.
2. Интенсивность ведения лесного хозяйства и сукцессионное состояние БГЦ определяют динамику пула углерода КДО.
3. КДО играют решающую роль в формировании устойчивости таежного лесного сообщества, определяя его видовое разнообразие и структурно-функциональную организацию.

Апробация работы. Основные результаты работы обсуждались на различных российских и международных совещаниях и конференциях, начиная с 1998 года. Основной перечень включает: международный семинар «Роль девственной наземной биоты в современных условиях глобальных изменений окружающей среды: биотическая регуляция окружающей среды» (Петрозаводск, 1998); конференцию молодых ученых Лесотехнической академии, посвященную 200-летию Лесного департамента России (Санкт-Петербург, 1998); международную научно-практическую конференцию «Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения» (Петрозаводск, 1999); международную конференцию «Экология таежных лесов» (Сыктывкар, 1999); международный научный симпозиум «Nordic Symposium on the Ecology of Coarse Woody Debris (CWD) in Boreal Forests» (Umea, Sweden, 1999); международную научную конференцию «The Role of Boreal

Forests and Forestry in the Global Carbon Budget” (Edmonton, Alberta, Canada, 2000); серию международных научных конференций “Disturbance Dynamics in Boreal Forests: Restoration and management of biodiversity” (Kuhmo, Finland, 2000; Prince George, BC, Canada, 2002; Дубна, 2004); международное совещание «Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы» (Москва, 2001); школу-конференцию «Актуальные проблемы геоботаники. Современные направления исследований в России: методологии, методы и способы обработки материалов» (Петрозаводск 2001); серию международных научных конференций «Problems of Forest Mycology and Phytopathology» (Москва, 2002; Петрозаводск, 2005; Ульяновск, 2012; Минск, 2015; Петрозаводск, 2018); международную конференцию “The Stationary Forest Ecological Research: Methods, Results, Perspectives” (Сыктывкар, 2003); IV международный симпозиум "Properties and Quality of Wood" (Санкт Петербург, 2004); международный семинар северных стран SNS “The scale of disturbances: from tree to stand” (Vilnius, Lithuania, 2005); международную научную конференцию “Climate Change – Forest Ecosystems and Landscape” (Zvolen, Slovakia, 2005); международный семинар северных стран SNS “Disturbances at the landscape scale: ecology and management” (Tromsø, Norway, 2006); международную конференцию IUFRO 'Wind and Trees' (Vancouver, British Columbia, Canada, 2007); 53-й международный симпозиум "Changing gradients in vegetation and environment", IAVS - International Association of Vegetation Science" (Ensenada, Baja California, Mexico, 2010); международную научную конференцию "Northern primeval forests: ecology, conservation and management" (Sundsvall, Sweden, 2010); 7-ю общеевропейскую конференцию SER (Society for Ecological Restoration) "Ecological Restoration and Sustainable Development: Establishing Links across Frontiers" (Avignon, France, 2010); всероссийскую конференцию, посвященную 80-летию кафедры геоботаники и экологии растений Санкт-Петербургского (Ленинградского) государственного университета и юбилейным датам ее преподавателей "Развитие геоботаники: история и современность" (Санкт Петербург, 2011); серию общеевропейских конгрессов «European Congress of Conservation Biology» (Glasgow, Scotland, 2012; Montpellier, France, 2015; Yuväskylä, Finland, 2018), международную конференцию «Современные проблемы лесного хозяйства и лесоустройства», посвященную памяти классиков отечественного лесоводства Г.Ф. Морозова и М.М. Орлова (Санкт Петербург, 2012); международную конференцию «Green belt of Fennoscandia» (Петрозаводск, 2013); международную конференцию «Forest landscape mosaics: disturbance, restoration and management at times of global change» (Tartu, Estonia, 2014); международную конференцию «Systems ecological perspectives on sustainability» (Helsinki, Finland, September, 2014); всероссийскую научную конференцию с международным участием, посвященную 70-летию создания Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН «Лесные биогеоценозы бореальной зоны: география, структура, функции, динамика» (Красноярск, 2014), V всероссийскую геоботаническую школу-конференцию с международным участием (Санкт-Петербург, 2015), серию всероссийских научных конференций с международным участием «Научные основы устойчивого управления лесами» (Москва, 2016, 2018), серию научно-технических конференций «Леса России: политика, промышленность, наука, образование» (Санкт Петербург, 2016, 2017, 2018), международную конференцию “The challenge of global change: disturbance and risk in forest ecosystem management” (Narva, Estonia, 2016), научную конференцию с международным участием, посвященную 60-летию Института леса Карельского научного центра РАН «Бореальные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги»

(Петрозаводск, 2017), всероссийскую научную конференцию по лесному почвоведению с международным участием «Теоретические и прикладные аспекты лесного почвоведения» (Петрозаводск, 2017), всероссийскую научно-практическую конференцию «Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения» (Киров, 2017), X Чтения памяти О. А. Катаева. «Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах» (Санкт Петербург, 2017), вторую международную конференцию «Temperate and Boreal Forest Conservation in a rapidly changing world «New scientific findings and implications for future management»» (Bavarian Forest National Park, Germany, 2018), международную конференцию "Climate Change: Impacts and Responses" (Rome, 2018), всероссийскую научную конференцию с международным участием «Лесные почвы и функционирование лесных экосистем» (Москва, 2019).

Личный вклад соискателя. Автором были сформулированы задачи исследования, разработан методический подход к их решению, разработаны новые и адаптированы существующие методики оценки потока углерода в связи с отпадом и в связи с биогенным ксилолизом, а также изучения структуры и динамики ксилофильного сообщества, составлены планы полевых и лабораторных работ, созданы базы данных. В период работы по теме диссертации с 1998 по 2020 гг. автор принимала участие в планировании, организации и проведении всех полевых и лабораторных работ, закладке пробных площадей, компьютерной обработке и анализе данных, обсуждении и публикации результатов.

Организация исследований. Работа выполнена на кафедре общей экологии, анатомии физиологии растений СПбГЛТУ. Часть данных собрана в ходе подготовки кандидатских диссертаций Е.А. Капица, А.А. Кузнецова, Е.В. Кушневской и ряда магистерских и дипломных работ совместно с авторами этих работ. Большая часть экспериментальных работ проведена в рамках проектов: PD02-1.4-119 (2002); PD03-2.0-162 (2003); Программы поддержки и развития ООПТ Ленинградской области (2003-2008; 2004-2005; 2004-2005); гранта президента РФ, МК-3550.2004.4 (2004-2007); РФФИ 05-04-48476-а, 06-04-63039-к, 07-04-10010-к (2005-2007); PD06-2.0-60, (2006); Sustainable Forest Management Network, Canadian Forest Service (2006); Forest Research Institute, Finland (2006-2007); SNS Network "Natural Disturbance Dynamics Analysis for Forest Ecosystem Management" (2006-2007; 2009-2012); SNS Network "Nordic working group on the history of primeval forests" (2007-2012); EU, SUFONAMA (2008); EU, 6th Framework, Marie-Curie International Incoming Fellowships, (2009-2011), EU ENPI CBC КА401 (2012-2014), РФФИ (№ 15-14-10023, 2015-2017), РФФИ (19-04-01282).

Публикации. Основное содержание диссертации и защищаемые положения отражены в 168 публикациях, среди которых: 22 статьи в рецензируемых научных журналах, входящих в перечень ВАК, а также 33, входящих в базы Web of Science и Scopus, одна коллективная монография и пять глав в монографиях, 107 работа – в других изданиях.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы, включающего 513 наименований, из которых 352 - на иностранных языках, и приложения. Работа изложена на 299 стр. машинописного текста, содержит 49 рисунков, 32 таблицы и 1 приложение.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность своему учителю В.А. Соловьеву за постоянное вдохновение и консультационную поддержку на всех этапах исследования. В.Н. Федорчук вовлек автора в полевые работы в природном парке «Вепсский лес», подарив непреходящую радость познания лесов, развивающихся без влияния человека. Под влиянием П. Ангельстама (P. Angelstam) сформировались представления о природопользовании и лесной политике Запада и Востока. Многочисленные дискуссии с И. Ванха-Маямаа (I. Vanha-Majamaa) расширили горизонты практической значимости результатов исследования.

Самые теплые и искренние слова благодарности хочется выразить другу, единомышленнице и соавтору большинства публикаций, Е.А. Капице за постоянную помощь в проведении полевых работ, обработке данных и подготовке публикаций. Благодаря поддержке А.М. Крышени собран коллектив специалистов разного профиля, и реализована идея системного подхода к изучению ксилофильного сообщества. Автор благодарит всех коллег, друзей и студентов, разделивших радости полевых работ, обработки полученных данных, обсуждения планов и результатов исследований и совместного решения методологических вопросов. Особая благодарность А.А. Андреевой, Е.А. Боровичеву, Г. Брумелису (G. Brūmelis), Н.А. Галибиной, С. Гаутие (S. Gauthier), В.Г. Горшкову, Ставровой Н.И., К. Йогисте (K. Jõgiste), Б. Г. Йонссону (B.G. Jonsson), И.А. Казарцеву, А. Корепину, М.Л. Кузнецовой, И.Н. Кургановой, Т. Куулувайнену (T. Kuuluvainen), Е.В. Кушневской, О. Лисицыной, В.О. Лопес де Гереню, А.В. Мамай, Д.М. Мирину, Е.В. Мошкиной, Д. Ниешоу (D. Kneeshaw), Р. Пенттиля (R. Penttilä), А.В. Полевому, И.В. Ромашкину, А.В. Руоколайнен, В. Г. Стороженко, С.В. Тетюхину, А.А. Шорохову, Чан Тхи Тху Няи, К.В. Шелковская помогала в оформлении результатов исследования. Атмосфера, царившая в коллективах кафедры общей экологии, анатомии и физиологии растений СПбГЛТУ, Института Леса Карельского Научного Центра РАН, а также Финского Научно-Исследовательского Института Леса (ныне Института Природных Ресурсов) благоприятствовала проведению данного исследования. Отдельная благодарность семье за терпение и поддержку.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Крупные древесные остатки (КДО) и их экологическая роль в лесах Европейской части таежной зоны

КДО, определяемые как сухостой и валеж, включающие крупные ветви и корни диаметром более 4 см (Russell et al., 2015), являются важным структурным компонентом экосистем, представляя собой местообитание и источник питания для позвоночных и беспозвоночных животных; являясь звеном круговорота энергии и биогеохимических круговоротов и регулятором водного режима (Harmon et al., 1986; Stokland et al., 2012).

В конце прошлого столетия оценка КДО была включена в национальные системы лесоустройства в Швеции и Норвегии в 1994 г., в Финляндии в 1996 г. (Fridman and Walheim, 2000; Siitonen, 2001). Однако точность этих оценок во многом оставляет желать лучшего по причине лесозаготовительных приоритетов целей лесоустройства (Chojnacku and Heath, 2002). Разработаны методики оценки КДО при лесоустройстве в России (Методика, 2002; Государственные, 2008). С различной точностью оценены запасы КДО в нескольких регионах (Тарасов и др., 2000; Krankina et al., 2001; Трейфельд, 2001; Климченко и др., 2011; Мошников, Ананьев, 2013) или

России в целом (Швиденко и др., 2009; Малышева и др., 2019). Эмпирические данные по запасам сухостоя и валежа в лесах России составляют постоянно пополняемую базу (Пулы и потоки, 2007). Получены некоторые результаты, отражающие количественные и качественные характеристики КДО в коренных или старовозрастных (Kuuluvainen et al., 1998; Jonsson, 2000; Siitonen et al., 2000; Kuuluvainen et al., 2001; Стороженко, 2002, 2012; Бобкова и др., 2015) и управляемых (Krankina and Harmon, 1995; Rouvinen and Kuuluvainen, 2001; Мошников, Ананьев, 2013) таежных лесах. В некоторых работах сравнивается количество КДО в исключенных из хозяйственной деятельности и интенсивно эксплуатируемых лесах (Sippola et al., 1998; Siitonen et al., 2000; Uotila et al., 2000). Однако только несколько работ проведено на уровне лесного массива (под лесным массивом понимается пространственно единый комплекс лесных биогеоценозов на территории однородной в ландшафтном и хозяйственно-историческом отношениях или ландшафта, Федорчук и др., 2012) (Karjalainen and Kuuluvainen, 2002). Нерешенными остаются вопросы изменения общего запаса и качественных характеристик КДО в зависимости от применения различных сценариев лесопользования, а также влияния прошлой и современной практик лесного хозяйства на распределение КДО во времени и в пространстве. Необходимость определения объемов и структурных показателей КДО, оставляемых на лесосеке для сохранения экосистемных функций, диктуются требованиями лесной сертификации, и, в более широком смысле, переходом к устойчивому лесопользованию (Harmon, 2001).

Динамика пула КДО определяется балансом скорости их образования и разложения. Образование КДО происходит в результате рубки или естественного отпада древостоя, происходящего в результате естественного старения деревьев, конкуренции между деревьями и различных нарушений (Дыренков, 1984; Esseen et al., 1997; Shawn et al., 2008; Алесенков и др., 2010; Kneeshaw et al., 2011). Отпад деревьев связан с климатическими и погодными условиями, лесорастительными условиями, составом, структурой и сукцессионным статусом древостоев (Дыренков, 1984; Brassard and Chen, 2008; Shorohova et al., 2011; Федорчук и др., 2012; Stokland et al., 2012), а также, в управляемых лесах, - с объемами и видами рубок главного (Ананьев и др., 2005; Сергиенко и др., 2015) и промежуточного (Беляева и др., 2011; Данилов и др., 2014) пользования. Уточнение оценок объемов древесного отпада в таежных лесах, в особенности в контексте естественной возрастной динамики БГЦ, необходимо для решения многих фундаментальных и прикладных задач, в частности, для прогнозирования пула КДО и биоразнообразия организмов, связанных с ними, моделирования потока углерода в связи с отпадом древостоя, и наконец, для разработки лесохозяйственных мероприятий, направленных на формирование устойчивых лесных насаждений.

Разложение КДО представляет собой сложный комплекс физических, химических и биологических процессов, включающих микробиологическую трансформацию (ксилолиз), физическое разрушение (фрагментацию и эрозию) и биологическую трансформацию (Соловьев, Малышева, 2004; Harmon et al., 1986; Laiho and Prescott, 2004). Наибольшую важность представляет биогенный ксилолиз - ферментативное разложение древесного вещества клеточных стенок, окисление его в процессе метаболизма до CO_2 и H_2O с освобождением энергии (Соловьев, 1992; Chambers et al. 2001; Bond-Lamberty and Gower 2008). По некоторым оценкам на долю ксилолиза приходится 76% всех потерь углерода, обусловленных трансформацией древесных остатков (Chambers et al., 2001). Несмотря на значительное количество

публикаций, где рассчитана скорость скорости ксилолиза в таежных лесах (Krankina and Harmon 1995; Harmon et al. 2000; Yatskov et al. 2003; Карелин, Уткин, 2005; Mäkinen et al. 2006; Пулы и потоки, 2007; Shorohova and Kapitsa, 2014; Palvianen and Finer 2015; Shorohova et al., 2016), до обобщений еще далеко (Harmon et al., 2020). Неопределенности в оценках скорости потери массы и объема на уровне одного объекта КДО приводят, в свою очередь, к неопределенности в оценках потока углерода в связи с ксилолизом на уровнях лесных БГЦ и массивов.

Процессы образования и разложения КДО неразрывно связаны с циклами биогенных элементов (Graham and Cromack 1982; Laiho and Prescott 1999), наибольшее внимание из которых уделено циклу углерода. С одной стороны, проблема носит фундаментальный характер, т.к. углеродный бюджет является одним из наиболее информативных показателей, отражающих физиологическое состояние, продуктивность и жизнеспособность лесных экосистем, а также степень влияния на них основных факторов внешней среды и антропогенного воздействия (Швиденко, Щепаченко, 2014). С другой стороны, проблема круговорота углерода в лесных экосистемах в последние десятилетия вызывает особый интерес в связи с их ролью в глобальном изменении климата. Одной из их важнейших функций является регулирование баланса углерода в атмосфере (Пулы и потоки, 2007; Аккумуляция, 2018). Интерес к проблеме вышел за рамки фундаментальных научных исследований, распространившись на область практического лесоуправления (Замолотчиков, 2012). К настоящему времени накоплен достаточно большой объем знаний о круговороте углерода в таежных лесах (Gower et al., 2001; Комаров и др., 2006, Пулы и потоки, 2007; Усольцев, 2007; Pan et al., 2011; Бобкова и др., 2014; Швиденко, Щепаченко, 2014). Однако, несмотря на значительный объем экспериментального материала и разработанные на его основе модели (Карелин, Уткин, 2006; Кудеяров, 2006, Замолотчиков и др., 2000; Milakovsky et al., 2012), роль таежных лесов, в особенности в России, в глобальном круговороте углерода остается недостаточно изученной. Помимо методических сложностей (Houghton, 2003), основные проблемы, порождающие неопределенность в оценках и требующие дальнейшего исследования, связаны с процессами формирования и разложения мертвого органического вещества, в том числе в результате естественных нарушений (пожаров, ветровалов и др.) (Harden et al. 2000; Пулы и потоки, 2007; Kukavskaya et al., 2013; Кутявин, Бобкова, 2017; Надпорожская и др., 2017; Трефилова, Ведрова, 2018; Harmon et al., 2020). Запасы углерода в валеже, сухостое и корневых остатках в лесах России «плохо определены», несмотря на то, что пул углерода КДО является вторым по величине наземным пулом после живой фитомассы лесов (Пулы и потоки, 2007; Малышева и др., 2019). Решение данной проблемы как нельзя своевременно в связи с тем, что повышение температуры при изменении климата приведет к увеличению скорости разложения КДО, и возможному превращению некоторых лесных экосистем из источников в поглотителей углерода (Hamilton et al., 2002; Woodall and Liknes, 2008; Woodall, 2010).

КДО являются незаменимым пищевым ресурсом и экологической нишей для множества лесных видов во всем мире (Lonsdale et al., 2008; Lassauce et al., 2011). Как минимум, 4000 таежных лесных видов используют КДО, как источник питания, субстрат или укрытие, и, так или иначе, способствуют их разложению (Siitonen, 2001; Hanski, 2005; Tikkanen et al., 2006; Lonsdale et al., 2008; Stokland et al., 2012; Koivula and Vanha-Majamaa, 2020). Разнообразие ксилофильных сообществ и присутствие в них редких видов в интенсивно управляемых таежных лесах ограничено недостатком ресурса – КДО (Andersson, Nytteborn, 1991; Penttilä et al., 2004; Rassi et al., 2010;

Rondeux, Sanchez, 2010; Junninen & Komonen, 2011), в особенности крупного размера (Renvall, 1995; Hottola et al., 2009; Pouska et al., 2010, 2011; Bässler et al., 2012; Penttilä et al., 2013). В связи с этим особую актуальность приобретают исследования, направленные на изучение связей между структурой и динамикой ксилофильных синузий, и особенностями самих КДО (Söderström, 1988; Jansova and Soldan, 2006; Jönsson et al., 2008; Botting and DeLong, 2009; Heilmann-Clausen et al., 2014; Müller et al., 2015; Preikša et al., 2016; Koivula and Vanha-Majamaa, 2020). Сложность подобных исследований связана с антропогенной нарушенностью большинства лесов, и, следовательно, возможным нарушением естественной субстрат-специфичности видов, а также с взаимодействием многих факторов – характеристик субстрата и БГЦ в целом. Так, характеристики ксилофильных группировок в лесах Фенноскандии получены либо в интенсивно управляемых лесах, либо на «островках» сохранившихся старовозрастных лесов, где значительная часть видов относится к краснокнижным (Gårdenfors, 2005; Rassi et al., 2010; Hyvärinen et al., 2019). Однако именно изучение экологических ниш и сукцессионного статуса видов в условиях высокой доступности субстрата всех типов как на уровне БГЦ, так и на уровне лесных массивов поможет ответить на такой животрепещущий с природоохранной точки зрения вопрос: что определяет видовое богатство ксилофильных видов, помимо количества КДО?

Вопрос о том, насколько связаны между собой организмы, в той или иной степени зависимые от КДО, остается открытым. Термин «сообщество» используется при описании совокупности организмов, зависящих от КДО (Stokland et al., 2012). Однако в мировой литературе отсутствуют работы, где объектом изучения являлось бы именно сообщество в целом. Существует ряд работ, где изучены связи, чаще всего пищевые, между популяциями одного или нескольких видов насекомых и грибов (Stokland et al., 2012). Несколько реже объектами совместного изучения являются грибы и мохообразные (Ódor et al., 2006; Brūmelis et al., 2017).

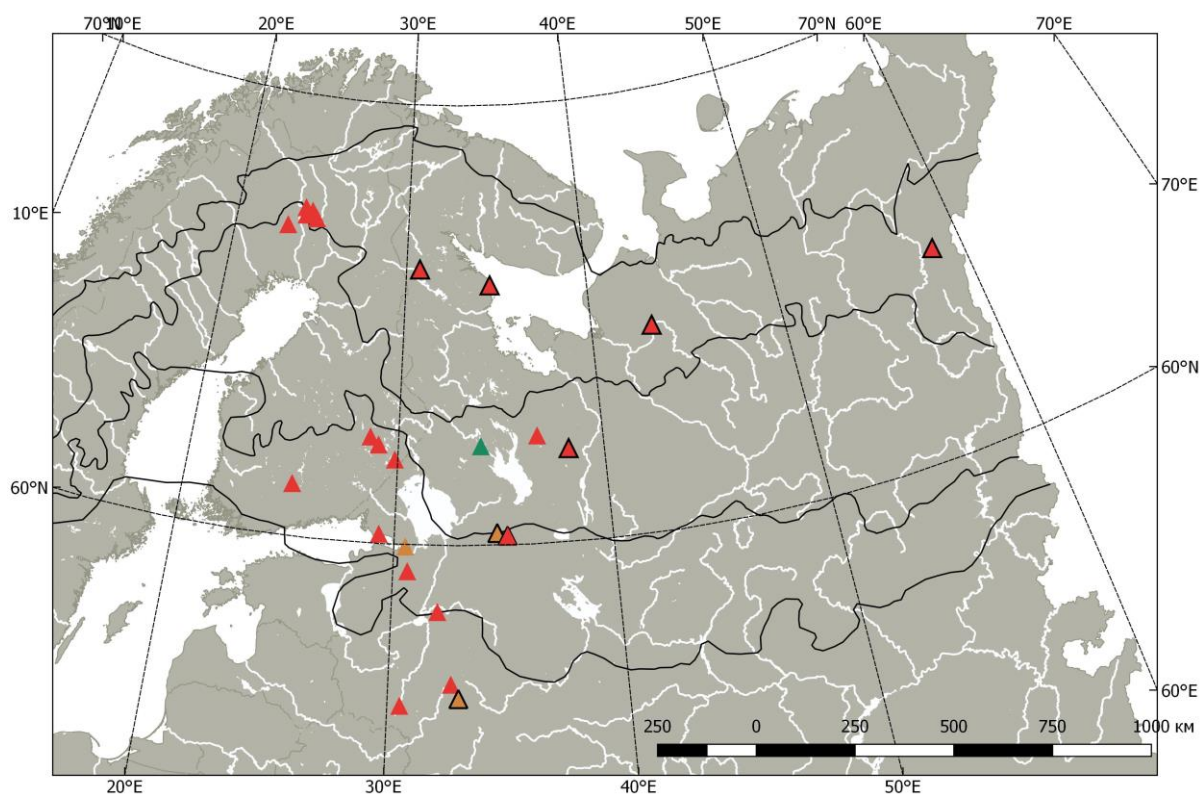
Роль КДО в сохранении многих лесных видов обуславливает их использование в качестве индикатора биологического разнообразия лесов (Humphrey et al., 2004; Müller and Bütler, 2010; Rondeux and Sanchez, 2010; Lassauce, 2011). При этом, однако, открытыми остаются вопросы о том, какие именно показатели КДО в наибольшей степени отражают природоохранную ценность лесов (Kunttu et al., 2015). Важная роль КДО в биогеоценотических круговоротах и биоразнообразии обуславливает важность определения диапазонов устойчивости их характеристик, если следовать ее классическому определению, согласно которому устойчивость экосистем определяется, как их способность выдерживать внешние нарушения и восстанавливаться после них (Holling, 1973; Устойчивость, 2018). Определение характеристик КДО и связанных с ними ксилофильных сообществ в коренных лесах и в лесах, различающихся по интенсивности хозяйственной деятельности в них – первый шаг к решению этой проблемы.

Таким образом, для лесов России недостаточно информации ни о запасах, ни о структурном разнообразии КДО и факторов, их обуславливающих. С точки зрения неопределенности, связанной с ролью КДО в круговороте углерода в лесах России необходим как сбор эмпирических данных, так и поиска и анализа закономерностей формирования пула КДО. В изучении структуры и динамики ксилофильного сообщества важна концептуальная новизна поставленных задач, состоящая в комплексном междисциплинарном подходе к изучению процессов фрагментации и разложения древесных остатков и их компонентов – древесины и коры - в связи с живыми организмами, участвующими в этих процессах. Обобщая вышесказанное,

можно сделать заключение о необходимости проведения комплексных исследований КДО и связанных с ними ксилофильных синузий. Результаты этих исследований помогут в определении устойчивости пулов КДО, и, следовательно, устойчивости лесных экосистем и предоставляемых ими услуг. Результаты, о запасах, структурном разнообразии КДО и их функциональной роли в коренных лесах России могут служить эталоном при формировании программ восстановления нарушенных сообществ (<http://www.ser.org/>; Palme et al., 2013; Koivula and Vanha-Majamaa, 2020), поскольку массивы коренных лесов таежной зоны Европы сохранились только в России (Aksenov et al., 1999).

Глава 2. Объекты и методы исследований

Полевые исследования проводили в период с 1997 по 2019 гг. Подбор районов исследований был продиктован задачами выявления влияния климата, режимов хозяйственной деятельности и естественных нарушений на экологическую роль КДО. Для решения поставленных задач выбраны леса северной, средней и южной подзон тайги, представляющие собой градиент интенсивности ведения лесного хозяйства: от незатронутых хозяйственной деятельностью коренных лесов до интенсивно управляемых. В данном исследовании под **коренным** понимается лес, развивающийся без существенного воздействия человека в течение времени, сопоставимого с предельным биологическим возрастом преобладающей древесной породы. Районы исследований различались по климатическим и ландшафтно-экологическим характеристикам (Рис. 1).



▲	Учтены запасы, структурное разнообразие КДО, а также пулы и потоки углерода КДО. Черная обводка показывает, что исследованы сообщества коренных лесов.
▲	Проведен учет пула углерода экосистемы в целом. Черная обводка показывает сообщества коренных лесов.
▲	Изучены состав, структура и динамика ксилофильного сообщества
—	Границы природных зон(в соответствии с Bohn et al., 2000, 2003). Природные зоны обозначены с севера на юг: тундра, северная тайга, средняя тайга, южная тайга, зона смешанно-широколиственных лесов

Рис. 1. Районы исследований

Полевые работы проводили на существующих постоянных или вновь заложенных постоянных и временных пробных площадях (ПП). Подбор ПП был основан на принципе репрезентативности по основным преобладающим в древостое породам, типам леса, группам возраста, а в коренных лесах также вариантам возрастной структуры древостоя и фазам возрастной динамики. Данные о запасах и структуре КДО в коренных лесах собраны на 194-х ПП, заложенных в лесах резерватов «Вепсский лес» (ВЛ1) и «Ащозерский» (Ащ) природного парка «Вепсский лес» Ленинградской области, Центрально-Лесного природного государственного биосферного заповедника Тверской области, заказника «Гридино» и Пяозерского лесничества республики Карелия, государственного природного заповедника «Пинежский» и национального парка «Кенозерский» (Кен) Архангельской области и национального парка Югыд Ва республики Коми. Исследования КДО на уровне лесного массива проводили в трех массивах, обозначенных, как ВЛ1, Ащ и Кен. Данные о запасах и структуре КДО во вторичных лесах собраны на 350-ти ПП: 154-х ПП, заложенных в четырех лесничествах Новгородской области и 196-и ПП, заложенных в Охтинском учебно-опытном лесхозе г. Санкт-Петербурга.

Данные о роли КДО в круговороте углерода собраны с 646-ти ПП, расположенных в республике Карелия, в республике Коми, Архангельской, Ленинградской, Тверской и Псковской областях, а также в юго-западной и северной Финляндии.

Данные о структуре и составе ксилофильного сообщества собраны с трех ПП в заповеднике «Кивач».

В полевых условиях на ПП проводили таксационное описание древостоя, описания растительных сообществ и почвы, датировали давность пожаров и сильных ветровальных нарушений (Методы, 2002), определяли тип леса (Федорчук и др., 2005). Историю нарушений в БГЦ реконструировали с помощью анализа архивной информации, материалов лесоустройства, аэрофотоснимков и данных других исследований на территории (Федорчук и др., 1998; Сукцессионные, 1999; Таскаев, 2001; Громцев и др., 2003; Торхов, 2003). Регистрировали все следы прошлых нарушений (Lorimer, 1985). Вариант возрастной структуры древостоя определяли по классификации, предложенной С.А. Дыренковым (1984). Фазы возрастной динамики древостоя коренных лесов определяли в соответствии с классификацией, предложенной в работе В.Н. Федорчука и др. (2011).

Для оценки запасов и структурного разнообразия КДО использовали данные инвентаризации КДО на трансектах. Структурное разнообразие КДО, или их распределение по породам, положению (валеж, зависшее, сухостой, пень) и классам разложения оценивали по формуле Шеннона.

Для определения **массы углерода КДО** объем по породам умножали на базисную плотность по классам разложения (Шорохова, Шорохов, 1999; Шорохова, 2004). Массу углерода других фракций (корней, ветвей, коры) вычисляли с помощью конверсионных коэффициентов (Замолодчиков и др., 1998), среднего времени для каждого класса разложения и моделей разложения древесины и коры с учетом фрагментации (Shorohova and Kapitsa, 2014a,б, 2016). Для количественной оценки роли КДО в общем пуле углерода лесных БГЦ и массивов оценивали также пулы углерода фитомассы и почвы.

Для оценки **баланса углерода КДО** оценивали значения потоков углерода в связи с отпадом древостоя и в связи с разложением КДО (биогенным ксилолизом и фрагментацией). Объем отпада оценивали с использованием нескольких различных

методик: (1) по данным учетов на постоянных пробных площадях за разные периоды, (2) с помощью дендрохронологических методов датировкой каждого объекта КДО и оценкой объемов отпада, усредненного за последние 5 лет, (3) оценкой объемов отпада, усредненного за последние 5 лет на площадках размером 20-40 м с определением возраста каждого дерева отпада, (4) то же с использованием в расчетах среднего возраста для поколения живых деревьев и (5) с использованием запасов КДО 1-го класса разложения по породам, деленного на среднее время нахождения каждой породы в 1-ом классе разложения и (6) проценту отпада, вычисленному на основании уравнений изменения процента отпада по породам в зависимости от возраста, рассчитанных по таблицам (Антанайтис, Загреев, 1969), с учетом преобладающей породы и ее возраста. Отпад, выраженный в $\text{м}^3 \text{га}^{-1}$ умножали на базисную плотность древесины для вычисления массы углерода. Далее, для вычисления отпада по фитомассе корней и ветвей, отпад по запасу по породам умножали на соответствующие конверсионные коэффициенты (Замолодчиков и др., 1998). Отпад коры по фитомассе получали умножением отпада коры по объему по породам (составляющего определенный процент от отпада по запасу стволовой древесины) на базисную плотность коры. Общий отпад древостоя по фитомассе вычисляли как сумму отпада стволовой древесины, ветвей, корней и коры. При этом фитомассу в Мг га^{-1} переводили в МгС га^{-1} с коэффициентом 0.5 (Кобак, 1988).

Для оценки потока углерода, связанного с разложением КДО, использовали данные о распределении КДО по породам, классам разложения и категориям (сухостой, валеж, зависшие деревья, пни), конверсионные коэффициенты отношения фитомассы корней и ветвей к объему стволовой части (Замолодчиков и др., 1998) и модели разложения КДО по фракциям. Поток углерода рассчитывали, как разность процента потери массы данной фракции данного класса разложения данной породы, умноженного на запас углерода, за 1 год, прошедший со среднего времени для данного класса разложения.

Состав, структуру и динамику ксилофильных синузий анализировали в ходе комплексного эксперимента в заповеднике «Кивач». Было выбрано 83 валежных ствола диаметром от 16 до 80 см на расстоянии 1.3 м от комля основных лесообразующих пород: ели, березы, осины и сосны. Стволы датировали (определяли время, пошедшее с момента отмирания дерева) с использованием дендрохронологических методов кросс-датировки, увеличения радиального прироста и механического повреждения соседних деревьев (Dynesius and Jonsson, 1991) за период до 66 лет.

Состав синузий грибов и грибоподобных организмов изучали с использованием традиционных методов повторных учетов плодовых тел, а также, для коры, молекулярными методами с помощью технологии секвенирования нового поколения (Kazartsev et al., 2018). Виды грибов были классифицированы по морфологическим и функциональным группам.

Для сборов насекомых использовали специализированные ловушки – стволовые эклекторы. Корреляционные связи между ксилотрофными грибами и ксилофильными насекомыми изучали на примере валежа осины (Polevoi et al., 2018).

Состав эпиксильных синузий и субстратных групп на валежных стволах изучали обследованием всех доступных микроместообитаний флористическим методом. Субстратную приуроченность анализировали отдельно для лишайников, мхов, печеночников и сосудистых растений, а также для эпиксильной синузии в целом.

Данные о запасах КДО, их структурном разнообразии, запасах и потоках углерода, а также константах разложения фракций КДО обрабатывали с использованием простого однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) или факторного дисперсионного анализа (factorial ANOVA) с последующими тестами на гомогенность Дункана, а также линейного регрессионного анализа.

Связь между видовым разнообразием микосинузий и характеристиками валежных стволов оценивали с помощью обобщенных линейных (glm) моделей с распределением Пуассона и логарифмической функцией связи. Для группы микоризообразователей применяли распределение квази-Пуассона. Эффекты (а) древесной породы, (б) диаметра ствола, (в) класса разложения, (г) времени, прошедшего с момента отмирания дерева, (д) покрытия коры и е) стадии эпиксильной сукцессии на число видов грибов на ствол, а также число видов, принадлежащих к различным морфологическим и функциональным группам оценивали с помощью показателя Вальда (Wald χ^2 test). Скоррелированность факторов (независимых переменных) времени и класса разложения, а также стадии эпиксильной сукцессии оценивали с помощью коэффициента корреляции Спирмена. Модели с только одним фактором использовали по причине относительного небольшого объема выборки, скоррелированности факторов, характеризующих абсолютное или «относительное» время разложения: время, прошедшее с момента отмирания дерева, класса разложения, стадии эпиксильной сукцессии, покрытия коры. Моделирование и построение соответствующих графиков проводили в программной среде R (R Core Team, 2013).

Зависимость общего числа видов и числа видов эпиксильных группировок по систематическим и субстратным группам от характеристик субстрата анализировали с помощью обобщенных линейных моделей (glms) в пакете SPSS (SPSS Inc., Chicago IL, version 23.0).

Лучшую модель для каждой зависимой переменной выбирали на основании теста максимального правдоподобия (likelihood ratio tests) и значения информационного критерия (Akaike's information criteria (AIC)) (Burnham and Anderson, 2002).

Субстратную приуроченность видов грибов, растений и лишайников и их групп на основе встречаемости анализировали с использованием нормализованного индекса специализации d' . Индекс специализации d' был предложен как один из показателей для характеристики экологических сетей, преимущественно мутуалистических взаимодействий между организмами различных групп, например, растений и их опылителей (Olesen et al., 2002; Ollerton and Cranmer, 2002). В ее основу положена стандартизированная форма расстояния Кульбака–Лейблера, взятая из теории информации. Индекс принимает значения от 0 до 1, при этом 1 показывает очень узкую специализацию (Blüthgen et al., 2006). Индекс двусторонний, что позволяет использовать его для характеристики, как ширины ниши видов, так и специфичности самого фактора (микроместообитания).

Также для оценки специализации ксилофильной синузии в целом к характеристикам субстрата была рассчитана двумерная энтропия Шеннона (Blüthgen et al., 2006). Индекс H'_2 принимает значения от 0 до 1, уменьшается при увеличении специализации (Blüthgen et al., 2006). Все расчеты d'_i и H'_2 произведены в приложении <http://rxc.sys-bio.net/>.

Данные о наличии-отсутствии видов а) грибов и б) эпиксильных растений и лишайников анализировали с помощью непараметрического шкалирования, реализуемого в пакете vegan с использованием коэффициента Брея-Куртиса (NMDS,

Oksanen et al. 2013). Данные о встречаемости видов стандартизировали (the square root transformation and Wisconsin double standardization). Для поиска наилучшего решения применяли Прокрустову ротацию (Procrustes rotation). Влияние факторов (вышеперечисленных характеристик валежных стволов) на состав синузид анализировали с помощью процедуры наложения векторов (the vector fitting procedure) в том же пакете в среде R (R Core Team 2013).

Связи ксилофильных грибов и насекомых оценивали с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена в программе PAST (Hammer et al., 2001).

Глава 3. Вариабельность запасов и структурного разнообразия наземных КДО в коренных таежных лесах

В коренных ельниках запас КДО линейно увеличивался с увеличением среднегодовой температуры (Рис. 2). В диапазоне средних температур от -3 до +3°C разница в средних объемах КДО достигала 30%. В коренных сосняках в температурном интервале -0.2 - + 2.6° С подобной зависимости не найдено. Возможными объяснения этому являются пожары, в результате которых сгорает значительная часть КДО, недостаточный диапазон варьирования температур, а также возможно недостаточный объем выборки.

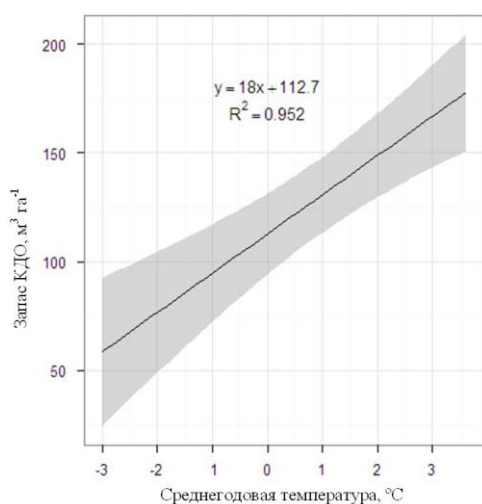


Рис. 2. Зависимость усредненных для районов исследований запасов КДО в коренных ельниках, включающих также стадии сукцессии с доминированием лиственных пород, а также в смешанных темнохвойных лесах с примесью сосны кедровой сибирской, пихты и лиственницы от среднегодовой температуры. Серая область показывает стандартную ошибку модели. По: Shorohova and Kapitsa (2015).

Запас КДО и его отношение к запасу древостоя зависели от взаимно сопряженных факторов – подзоны тайги, преобладающей в древостое породы, возрастной структуры древостоев и характера их возрастной динамики (Табл. 1). Запасы КДО увеличивались от севера к югу и были выше в ельниках по сравнению с сосняками, и в богатых лесорастительных условиях по сравнению с бедными. Самые высокие объемы КДО наблюдались в условно-одновозрастных ельниках, возникших, в большинстве случаев, на месте сильных ветровалов и в относительно-разновозрастных сосняках, развивающихся под воздействием периодических низовых пожаров. Вариабельность запасов КДО была выше в сосняках по сравнению с ельниками. В целом, вариабельность запасов КДО уменьшалась по мере усложнения вариантов возрастной структуры древостоя от условно-одновозрастных к абсолютно-разновозрастным (Табл. 1).

В ельниках наименьшее **отношение запаса КДО к запасу древостоя** было характерно для абсолютно-разновозрастных древостоев. Запасы КДО превышали запасы древостоя в условно-одновозрастных и относительно-разновозрастных ельниках (Табл. 1). Запас КДО был ниже, чем запас древостоя в относительно-разновозрастных сосняках. В абсолютно-разновозрастных и условно-одновозрастных

сосняках запас КДО превышал запасы древостоя (Табл. 1). При режиме нарушений сильной и низкой интенсивности, т.е. сплошных ветровалах и мелкоконтурной оконной динамике, вариабельность отношения запаса КДО к запасу древостоя оказалась выше таковых при режиме нарушений средней интенсивности, т.е. частичных ветровалов и периодически повторяющихся низовых пожаров.

Таблица 1.

Средние значения (стандартная ошибка (SE)) характеристик КДО в коренных лесах в зависимости от преобладающей древесной породы и возрастной структуры древостоя. УО – условно-одновозрастный (древостой): представлены в основном деревья, различающиеся по возрасту не более, чем на 40 лет, ОР – относительно-разновозрастный (древостой): представлены две или несколько 40-летних возрастных групп деревьев, АР – абсолютно-разновозрастный (древостой): представлены все возможные возрастные группы («поколения») деревьев до предельного возраста.

По: Shorohova and Kapitsa (2015).

Переменная	УО	ОР	АР	Среднее
<u>Запас КДО, м³ га⁻¹</u>	199.5 (30.3)	139.2 (10.3)	73.0 (5.5)	132.1 (8.97)
Ельники	210.5 (36.0)	128.4 (8.1)^		147.7 (10.8)
Сосняки	152.1 (32.6)	68.0 (13.5)^		74.4 (13.1)
<u>Запас КДО: Запас древостоя, %</u>	134.9 (21.2)	78.5 (9.2)^		90.6 (8.65)
Ельники	115.3 (10.8)^		39.1 (4.3)	89.6 (7.86)
Сосняки	178.8 (51.3)^	34.1 (5.6)	178.8 (51.3)^	73.2 (17.58)
<u>Индекс Шеннона, породы</u>	0.76 (0.08)	0.52 (0.04)^		0.56 (0.04)
Ельники	0.61 (0.04)^			0.61 (0.04)
Сосняки	0.73 (0.14)^	0.19 (0.10)	0.73 (0.14)^	0.34 (0.09)
<u>Индекс Шеннона, классы разложения</u>	1.71 (0.03)^			1.71 (0.03)
Ельники	1.43 (0.10)^			1.43 (0.10)
Сосняки	1.78 (0.03)^			1.78 (0.03)
<u>Индекс Шеннона, положение</u>	1.47 (0.03)^			1.47 (0.03)
Ельники	1.54 (0.03)^			1.54 (0.03)
Сосняки	1.16 (0.09)^	1.28 (0.09)	1.16 (0.09)^	1.25 (0.07)
<u>Средний диаметр на высоте 1.3 м, см</u>	12.5 (0.5)	17.4 (0.3)	14.2 (0.3)	15.6 (0.2)
Ельники	12.0 (0.5)	19.6 (0.3)	16.2 (0.3)	15.9 (0.2)
Сосняки	24.0 (1.2)	15.2 (0.6)	12.7 (0.8)	14.3 (0.5)

^ Различия между древостоями различной возрастной структуры статистически недостоверны на уровне $p < 0.05$.

Запасы КДО и их отношение к запасам древостоя превысили ранее известный диапазон этих величин в старовозрастных таежных лесах Финноскандии и Русской Равнины (Siitonen, 2001; Hahn and Christensen, 2004; Junninen et al., 2006; Стороженко, 2011, 2012; Aakala, 2010, 2011), однако были близки к таковым в бореальных хвойных и смешанных старовозрастных лесах Северной Америки (Hély et al., 2000; Pedlar et al., 2002; Harper et al., 2003). Аналогично результатам, полученным Merganičová и Merganič (2010), запасы КДО более 400 м³ га⁻¹ обнаружены после значительных нарушений, в древостоях, находящихся на стадии распада. Более высокие значения объемов КДО и большая доля сухостоя в частности на наших ПП, и в целом в БГЦ коренных лесов России и в Северной Америке, в сравнении со старовозрастными лесами Европы можно объяснить разницей в структуре лесных массивов. В России, и, в некоторой степени, в Северной Америке исследуемые БГЦ находятся в ненарушенных лесных массивах с естественным режимом нарушений. В Европе, в особенности, в Западной Европе, старовозрастные леса представляют собой

«островки» в сильно фрагментированных ландшафтах с интенсивным ведением лесного хозяйства и редкими сильными нарушениями.

Как и запас КДО, **разнообразие их породного состава** увеличивалось по мере увеличения благоприятности лесорастительных условий. Самое низкое разнообразие породного состава КДО отмечено в относительно-разновозрастных сосняках. Вариабельность породного состава КДО была выше в ельниках, чем в сосняках, и в условно-одновозрастных древостоях, по сравнению с относительно- и абсолютно-разновозрастными. Распределение КДО по породам зависело, в основном, от преобладающей в древостое породы; преобладали КДО хвойных пород. Низкая доля КДО лиственных пород в составе КДО отражает таковую в древостое коренных таежных лесов (Федорчук и др., 2012; Kneeshaw et al., 2011).

Разнообразие КДО по классам разложения было выше в сосняках по сравнению с ельниками, независимо от лесорастительных условий и варианта возрастной структуры древостоя (Табл. 1). Распределение запаса КДО по классам разложения было наиболее равномерным в абсолютно-разновозрастных ельниках и сосняках (Рис. 3). Высокая вариабельность представленности КДО ранних или поздних стадий разложения в естественных таежных старовозрастных лесах Европы отмечена в также работах Sippola et al. (1998), Kuuluvainen et al. (2001), Karjalainen and Kuuluvainen (2002), Rouvinen and Kouki (2002), Стороженко (2011) и Aakala (2010). Вариабельность форм кривых распределения КДО по классам разложения отражает различия в истории нарушений и скорости отпада древостоя, а также различия в скорости разложения КДО разных древесных пород и различающихся по положению субстрата

Разнообразие КДО по положению зависело от породного состава и возрастной структуры древостоя (Табл. 1). В относительно-разновозрастных сосняках с периодическими низовыми пожарами разнообразие КДО по положению было выше, по сравнению с таковым в условно-одновозрастных сосняках, развивающихся после сильных нарушений и в абсолютно-разновозрастных сосняках с мелкоконтурной оконной динамикой. Валеж преобладал среди типов КДО в относительно- и абсолютно-разновозрастных ельниках, а также в условно-одновозрастных и относительно-разновозрастных сосняках. В ельниках доля зависших стволов уменьшалась, а доля сухостоя и пней увеличивалась по мере усложнения возрастной структуры древостоя. Наибольшее количество сухостоя было зарегистрировано в абсолютно-разновозрастных сосняках (Рис. 3). Вариация доли сухостоя в коренных лесах от 0 до 70% на уровне древостоя и от 20 до 30% на уровне массива согласуется с данными, полученными для старовозрастных лесов (Sturtevant et al., 1997; Siitonen, 2001; Nilsson et al., 2002; Karjalainen and Kuuluvainen, 2002; Pedlar et al., 2002; Harper et al., 2003; Трефилова, Ведрова, 2018)..

Распределение КДО по диаметру зависело от всех изучаемых факторов (Табл. 1). Пики КДО небольших размеров отмечены в одновозрастных ельниках и абсолютно-разновозрастных сосняках. КДО среднего размера преобладали в относительно- и абсолютно-разновозрастных ельниках и в условно-одновозрастных и относительно-разновозрастных сосняках (Рис. 3). Распределение КДО по диаметру сильно отклонялось от обратно экспоненциальной кривой, описанной для старовозрастных таежных лесов Европы (Nilsson et al., 2002) и теоретически предсказанной для лесов, находящихся в стационарном состоянии (Ranius et al., 2003). Различные по форме распределения КДО по диаметру характерны для некоторых

таежных старовозрастных лесов Европы (Karjalainen and Kuuluvainen, 2002; Rouvinen and Kouki, 2002).

Характеристики структурного разнообразия КДО, полученные для коренных российских лесов, близки к характеристикам КДО в бореальных лесах Северной Америки (Hély et al., 2000; Pedlar et al., 2002; Harper et al., 2003).

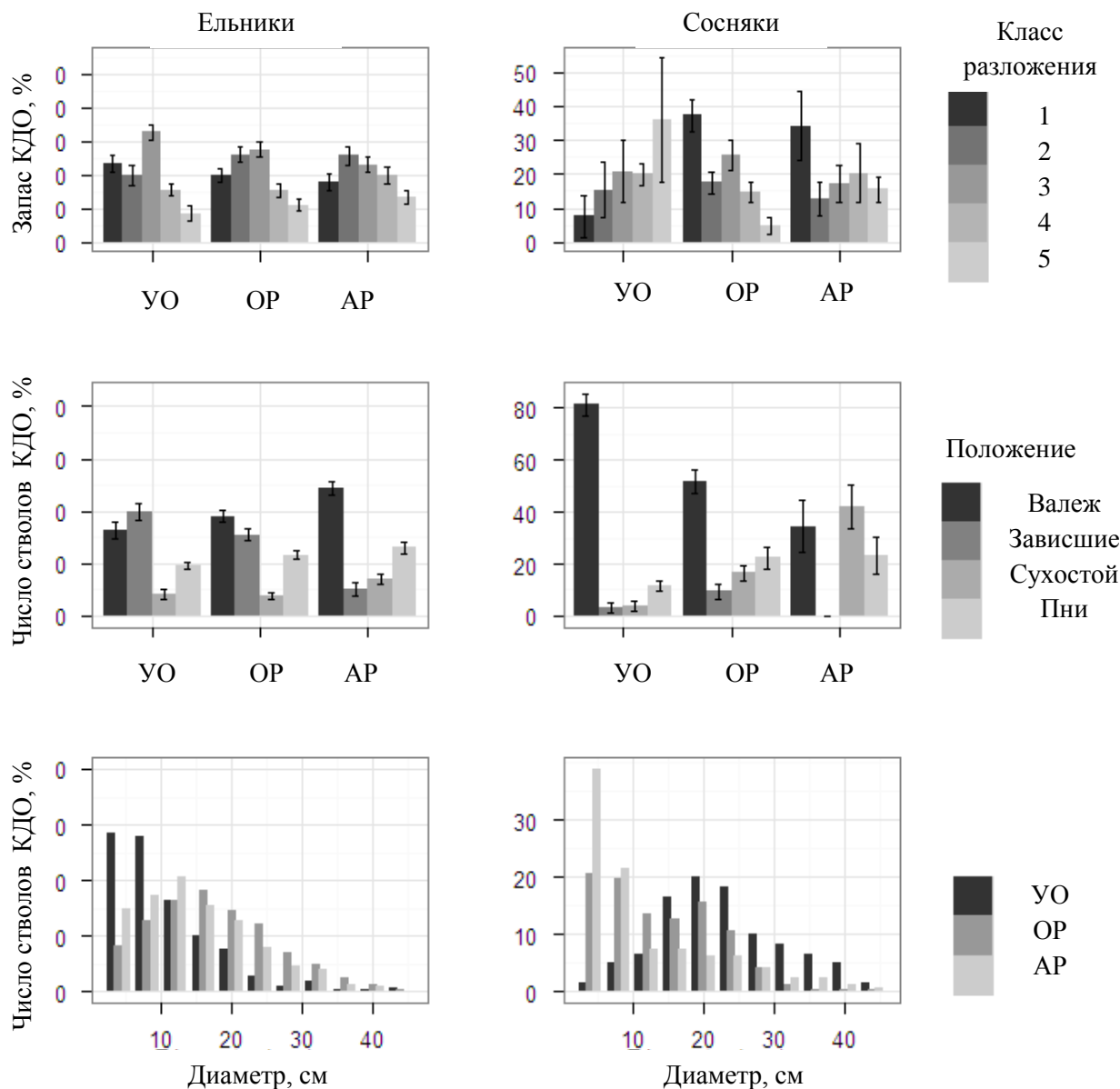


Рис. 3. Распределение запаса КДО по классам разложения и числа объектов КДО по положению и диаметру в коренных таежных сосняках и ельниках, включающих также стадии сукцессии с доминированием лиственных пород, а также смешанных темнохвойных лесах с примесью сосны кедровой сибирской, пихты и лиственницы. Показаны средние величины и стандартная ошибка (SE). Сокращения вариантов возрастной структуры древостоя см. в Табл. 1. По: Shorohova and Kapitsa (2015).

Несмотря на значительную изменчивость скорости отпада древостоя, **равновесные, или стационарные уровни запасов КДО** можно попытаться предсказать, основываясь на данных о средней скорости образования КДО и средней скорости их разложения (Siitonen, 2001; Ranius et al., 2003). БГЦ с абсолютно-разновозрастной структурой древостоя и мелкоконтурной оконной динамикой теоретически наиболее близки к состоянию равновесия. Среднегодовой отпад

древостоя абсолютно-разновозрастных ельников, находящихся в фазе стабилизации запаса по данным постоянных ПП в массиве ВЛ 1 составляет $3 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ (Shorohova et al., 2008). Средняя скорость разложения валежа ели для этих же ПП составляет 0.032 г^{-1} (Shorohova and Kapitsa, 2014). В соответствии с равновесной моделью Ю. Сиитонена (Siitonen, 2001) объем КДО должен составлять $94 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. Эта величина превышает средние величины запаса КДО для АР ельников ВЛ 1 ($68 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$, диапазон изменчивости $42\text{-}123 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$). В то же время, это меньше, по сравнению со средними значениями объемов КДО в АР ельниках всех ПП, представленных в данном исследовании ($128 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$, диапазон изменчивости $11\text{-}196 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$). Средняя скорость отпада в северотаежных сосняках заказника «Гридино» (Грид) составляет $0.1 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$, средняя скорость разложения соснового валежа составляет 0.011 г^{-1} . В соответствии с моделью (Siitonen, 2001), равновесный запас КДО составляет $9 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. По нашим данным запас КДО в сосняках заказника «Гридино» составляют в среднем $76 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$, изменяясь от 47 до $112 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$. Подобные различия между экспериментально определенными и теоретически предсказанными значениями подтверждают заключение, сделанное Ranius et al. (2003), о том, что предсказание стационарных значений запасов КДО возможно для крупных ненарушенных лесных массивов и невозможно на уровне отдельных древостоев.

Запас КДО и отношение запаса КДО к запасу древостоя в исследованных **массивах коренных таежных лесов** уменьшались в ряду: массив ельников с выраженной ветровальной динамикой (ВЛ 1) > массив ельников с преобладанием мелкоконтурной оконной динамики (Кен) > массив сосняков, развивающихся под воздействием периодических лесных пожаров (Ащ) (Табл. 2). Самое высокое разнообразие КДО по породам, классам разложения и положению, а также максимальный средний диаметр КДО отмечены в массиве Кен (Табл. 2).

Значения запаса КДО и его отношения к запасу древостоя для массива коренных сосновых лесов резервата «Ащозерский» (Ащ), находящегося на территории Русской Равнины оказались почти равными таковым в массиве коренных сосновых лесов в Восточной Финляндии (Karjalainen and Kuuluvainen, 2002). Запас КДО в массиве еловых лесов в Кенозерском национальном парке (Кен) в Архангельской области с преобладанием абсолютно-разновозрастных древостоев с мелкоконтурной оконной динамикой оказался выше, по сравнению с запасом КДО в массиве еловых лесов с похожими возрастной структурой и динамикой в республике Коми (Kuuluvainen et al., 2001).

Таблица 2.

Характеристики КДО в исследуемых лесных массивах, характеризующихся следующей структурой древостоя и режимами естественных нарушений: преобладанием относительно-разновозрастных сосняков, развивающихся под воздействием периодических низовых пожаров (Ащ), преобладанием относительно-разновозрастных ельников и ветровальной динамики (ВЛ1), а также преобладанием абсолютно-разновозрастных ельников с эндогенной динамикой (Кен).

По: Shorohova and Kapitsa (2015).

Переменная	Ащ	ВЛ1	Кен
Запас КДО, $\text{м}^3 \text{ га}^{-1}$	52.3	207.0	146.8
Запас КДО: Запас древостоя, %	29	102	60
Индекс Шеннона, породы	0	0.46	0.52
Индекс Шеннона, классы разложения	1.73	2.17	2.30
Индекс Шеннона, положение	1.70	1.82	1.91
Средний диаметр на высоте 1.3 м, см	14.4	17.6	19.7

Режим нарушений, определяемый лесорастительными условиями, являлся основным фактором, влияющим на динамику КДО в масштабе БГЦ. Как средние величины, так и вариация запасов КДО и их отношения к запасу древесины уменьшались по мере усложнения возрастной структуры древостоя, или по мере продвижения БГЦ в сукцессионном ряду.

Из-за различий в продуктивности, отношение запаса КДО к запасу древостоя является более надежным показателем, характеризующим историю нарушений, чем просто запас КДО. Высокое отношение запаса КДО к запасу древостоя в условно-одновозрастных и относительно-разновозрастных ельниках объясняется высокой ветровальностью ели в относительно продуктивных условиях, к которым приурочены эти БГЦ. В относительно-разновозрастных сосняках, где это отношение достигает лишь 13%, значительная часть КДО, скорее всего, сгорела при последнем пожаре. Высокие значения этого отношения, до 179%, в условно-одновозрастных и абсолютно-разновозрастных сосняках обусловлены накоплением медленно разлагающихся КДО сосны.

Связь характеристик КДО и режима нарушений в таежных лесах неоднозначна. Мы не нашли связи между временем, прошедшим после последнего ветровала или пожара, и запасом КДО. Karjalainen и Kuuluvainen (2002) также не нашли зависимости между пожарным режимом: временем последнего пожара и средней частотой пожаров и запасом КДО в сосняках Карелии. В старовозрастных лесах Северной Америки время, прошедшее после последнего пожара является лимитирующим фактором в накоплении КДО (Hély et al., 2000; Harper et al., 2003). В отличие от лесов Северной Америки, где-либо преобладают сильные нарушения, либо эндогенная динамика, для коренных лесов Европейской тайги характерны разнообразные режимы нарушений с преобладанием частичных ветровалов или пожаров средней интенсивности, приводящих к формированию относительно-разновозрастных древостоев (Kneeshaw et al., 2011; Shorohova et al., 2011).

На уровне лесного массива как запас КДО, так и его отношение к запасу древостоя уменьшались в ряду: массив с преобладанием относительно-разновозрастных ельников с выраженной ветровальной динамикой > массив с преобладанием абсолютно-разновозрастных ельников и мелкоконтурной оконной динамики > массив относительно-разновозрастных сосняков, развивающихся под воздействием периодических низовых пожаров. В Европейской тайге ветровальная динамика характерна для более продуктивных ельников, по сравнению с менее продуктивными (Сукцессионные, 1999). Богатство лесорастительных условий приводит к формированию менее плотной древесины, увеличивает парусность кроны и ветровальный риск деревьев ели с их поверхностной корневой системой (Скворцова и др., 1983). Низкие запасы КДО в массивах сосновых лесов можно объяснить как низкой продуктивностью этих лесов, так и действием повторяющихся пожаров.

Распределение КДО по классам разложения отражало историю нарушений. Так, в Ащозерском лесном массиве пик КДО первого класса разложения является следствием пожара давностью 71 год. Пик КДО 3-го класса разложения со средним временем разложения преобладающей в Вепском массиве древесной породы – ели – в 25 лет (Шорохова, 2004) отражает последствия сильных ветров 1983-84 гг. и последующих постепенных вывалов. Относительно равномерное распределение КДО по классам разложения в Кенозерском лесном массиве отражает равномерную эндогенную динамику древостоев, относительно постоянную скорость отпада.

Разнообразие КДО по положению зависело от породного состава древостоя. В сосняках более высокое разнообразие КДО по положению в условно одновозрастных и абсолютно-разновозрастных древостоях, по сравнению с таковым в относительно-разновозрастных древостоях, отражает особенности отпада, или более высокое разнообразие форм отпада в двух первых случаях, по сравнению с третьим. В ельниках формы отпада равно разнообразны в древостоях всех вариантов возрастной структуры и форм динамики. В отдельных БГЦ распределение КДО по положению отражает, например, равную представленность всех типов КДО в абсолютно-разновозрастных ельниках с эндогенной динамикой; преобладание валежа и зависших стволов в относительно-разновозрастных ельниках с ветровальной динамикой и преобладание медленно разлагающегося сухостоя в сосняках, где доминирующей формой отпада является усыхание деревьев.

Распределение КДО по диаметру также связано с возрастной структурой и формой динамики древостоя. Пики КДО небольших размеров в условно-одновозрастных ельниках и в абсолютно-разновозрастных сосняках связаны интенсивными процессами самоизреживания древостоя. Преобладание КДО средних размеров в разновозрастных ельниках отражает повышенную ветровальность и отмирание деревьев среднего диаметра под воздействием энтомо- и фитопатогенных факторов. Преобладание КДО средних размеров в условно-одновозрастных и относительно-разновозрастных сосняках отражает коротко- и долговременные последствия пожаров. Средние и крупные деревья сосны переживают пожар, но часто впоследствии постепенно отмирают по причине повреждения пожаром корневой системы.

Таким образом, КДО в изучаемых коренных лесных БГЦ и массивах Европейской тайги отличаются большими запасами и широким диапазоном варибельности по породному составу, классам разложения, положению и размеру. Режимы естественных нарушений в сочетании с ландшафтно-экологическими условиями и породным составом древостоя определяют пределы естественной изменчивости запасов КДО, их отношения к запасам древостоя и структурного разнообразия КДО. Подобное разнообразие КДО обеспечивает разнообразие экологических ниш и, в конечном счете, **устойчивость экосистем таежных лесов.**

Выявленные закономерности могут быть использованы в качестве эталона при **планировании устойчивого лесопользования** и восстановления нарушенных БГЦ и ландшафтов. При определении нормативов необходимых запасов КДО в ельниках для реализации целей устойчивого лесопользования нужно учитывать климатические условия, в частности, среднегодовую температуру. Принимая во внимание динамическую природу пула КДО, нормативы должны устанавливаться не только по запасу, но и по его отношению к запасу древостоя. В ельниках эти нормативы должны быть выше в древостоях, приуроченных к ландшафтно-экологическим условиям, для которых характерна естественная ветровальная динамика, по сравнению с теми условиями, для которых характерна мелкоконтурная оконная динамика. В сосняках нормативы могут быть выше в условиях, при которых естественными формами динамики являются поступательная динамика условно-одновозрастных древостоев после сильных нарушений и мелкоконтурная оконная динамика абсолютно-разновозрастных древостоев. В интенсивно эксплуатируемых лесах создание структурного разнообразия КДО требует создания специальных программ, предусматривающих многократные лесохозяйственные мероприятия.

Глава 4. Характеристики КДО во вторичных лесах

Запасы КДО отличались очень высокой изменчивостью – от 0.5 до 112.6 м³ га⁻¹, составляя в среднем 32.0 м³ га⁻¹, т.е. практически совпадали со средними запасами на лесных землях России (Швиденко и др., 2009), и оказались чуть выше средних для таежной зоны России (28.0 м³ га⁻¹; Малышева и др., 2019). Основными факторами, влияющими на запасы крупных древесных остатков, оказались преобладающая порода (74.6% объяснённой изменчивости) и группа возраста древостоя.

В лесах с низкой интенсивностью ведения лесного хозяйства средний объем КДО изменялся в древостоях разных групп возраста от 20.7 ± 9.64 м³ га⁻¹ в молодняках, до 51.4 ± 3.04 м³ га⁻¹ в спелых и перестойных древостоях (Рис. 4). Доля сухостоя и пней увеличивалась с возрастом древостоя от 4 до 10% от общего объема КДО.

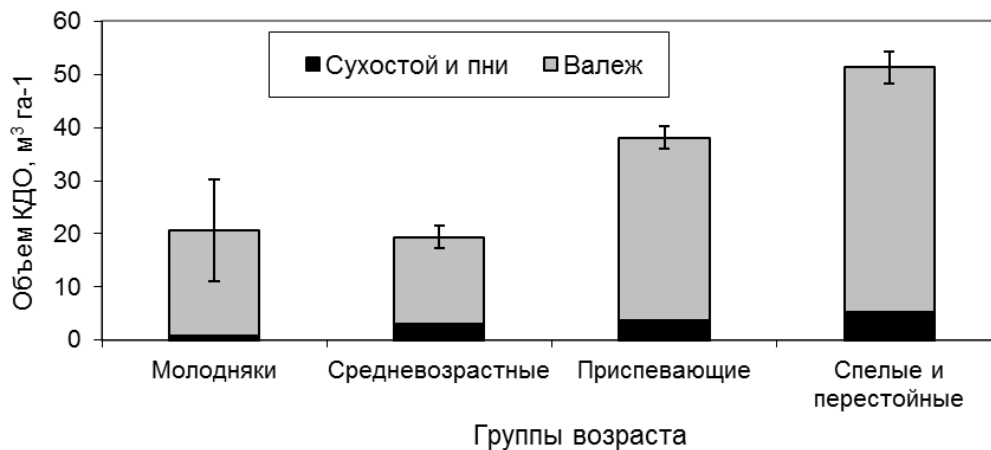


Рис. 4. Объем КДО в БГЦ по группам возраста древостоя, средние и стандартные ошибки. По: Шорохова и др. (2003).

Запасы КДО в древостоях, пройденных пожарами, были в среднем на 86.4% выше, чем в тех древостоях, где следов пожаров не было зафиксировано. При этом наиболее выражено влияние пожаров оказалось в молодняках и средневозрастных древостоях, особенно в сосняках и березняках.

Распределение КДО по классам разложения зависело, главным образом, от группы возраста, или стадии сукцессии. На ранних стадиях сукцессии большая часть КДО относилась к 3 – 5 классам разложения, тогда как в древостоях старшего возраста преобладали крупные древесные остатки ранних (1–3) классов разложения. В молодняках наличие значительного объема КДО поздних классов разложения объясняется тем, что они остались от предыдущего древостоя. По мере увеличения возраста от молодняков к средневозрастным древостоям эти древесные остатки постепенно разлагаются. В приспевающих древостоях начинают накапливаться новые КДО. Максимальный общий объем КДО и объем КДО 1–3-х классов разложения достигались в спелых и перестойных древостоях.

В управляемых лесах запасы КДО в значительной степени зависят от уровня интенсивности ведения лесного хозяйства и рекреационной нагрузки. Так, в южной Финляндии средние объемы КДО варьируют от 1.2 до 2.9 м³ га⁻¹ (Tomppo et al., 1998, 1999). Запасы КДО в южной подзоне тайги в Швеции зависят от возраста древостоя и изменяются от 2.0 м³ га⁻¹ в молодняках до 11.7 м³ га⁻¹ в перестойных древостоях. Объем сухостоя изменяется от 1.5 до 2.0 м³ га⁻¹ (Fridman and Walheim, 2000). Чем более интенсивное ведение лесного хозяйства в регионе, тем менее выражено влияние других, «естественных» факторов на КДО. Например, Фридман и Валхейм (2000) не обнаружили влияния типа леса на запасы КДО, зависящие только от

возраста и породного состава древостоя. О.Н. Кранкина с соавторами (2001) и Р.Ф. Трейфельд (2001) также не выявили значительного влияния продуктивности условий местопроизрастания на объем КДО и отношение запаса КДО к запасу древостоя.

Близкие к коренным и коренные леса сохраняют примерно в 10 раз больше КДО, по сравнению со спелыми эксплуатируемыми лесами. Эффект лесопользования наиболее ярко проявляется в молодняках, если сравнивать вырубки с экосистемами после пожара или ветровала. Система ведения лесного хозяйства наиболее существенно влияет на объем сухостоя и КДО поздних стадий разложения. Режим естественных нарушений, связанный со стадией сукцессионного развития древостоя в значительной степени определяет объем и качество КДО в естественных лесах. При интенсивном ведении лесного хозяйства это влияние малозаметно вследствие проведения значительного объема различных лесохозяйственных мероприятий.

Глава 5. Пулы и потоки углерода в связи с КДО

Расчитанные значения **запасов углерода КДО** варьировали от 0 до 277.8 Мг Сга⁻¹. Эти значения в среднем выше, и отличаются значительно большей вариабельностью, по сравнению с ранее определенными для лесов Ленинградской области (Krankina et al., 2001), Костромской области (Замолодчиков и др., 2013), Енисейской равнины (Трефилова и др., 2009; Климченко и др., 2011), Центральной Сибири (Ведрова и др., 2018) и России в целом (Пулы и потоки, 2007; Швиденко и др., 2009; Малышева и др., 2019).

В **коренных лесах** наибольшие значения запасов углерода КДО характерны для фазы оконной динамики, характеризующей дигрессию условно-одновозрастных древостоев, т.е. после интенсивных естественных нарушений (в изучаемых БГЦ, в основном ветровалов и буреломов) (Шорохова, Соловьев (2002), Shorohova, Soloviev (2002), Shorohova (2005), Шорохова и др. (2007), Шорохова (2008), Капица и др. (2012а,б)). Наиболее значимым фактором, влияющим на запас углерода КДО являлось сукцессионное состояние древостоя, выраженное как обобщенная фаза динамики древостоя. При этом запас углерода в КДО для БГЦ, находящихся в фазах нарастания и стабилизации запаса, достоверно не различался. Влияния класса бонитета, типа леса, фазы динамики, возраста преобладающей породы и запаса древостоя на запас углерода КДО не выявлено. Запас углерода КДО в БГЦ коренных лесов, находящихся в фазе дигрессии различался для: 1) условно-одновозрастных древостоев, ветровальных окон и 2) относительно- и абсолютно-разновозрастных древостоев.

Наши данные о запасах углерода КДО в ельниках, находящихся в фазах нарастания и стабилизации запаса (около 22 МгС га⁻¹) сопоставимы с данными о запасах углерода валежа в коренных средне- и северотаежных черничных ельниках республики Коми (Коренные, 2006). Запасы углерода в КДО среднетаежных сосняков лишайниково-зеленомошных (около 11 МгС га⁻¹) близки к запасам углерода в КДО восточно-европейских среднетаежных сосняков лишайниковых (Осипов, Кутявин, 2017).

Во вторичных лесах наиболее значимыми факторами, влияющими на запас углерода КДО являлись географическое положение и лесохозяйственная деятельность (лесхоз или регион). Наибольшие значения запасов углерода КДО

характерны для лесов Новгородской области. Наименьшие значения отмечены для древостоев, находящихся в интенсивно эксплуатируемых лесах Финляндии.

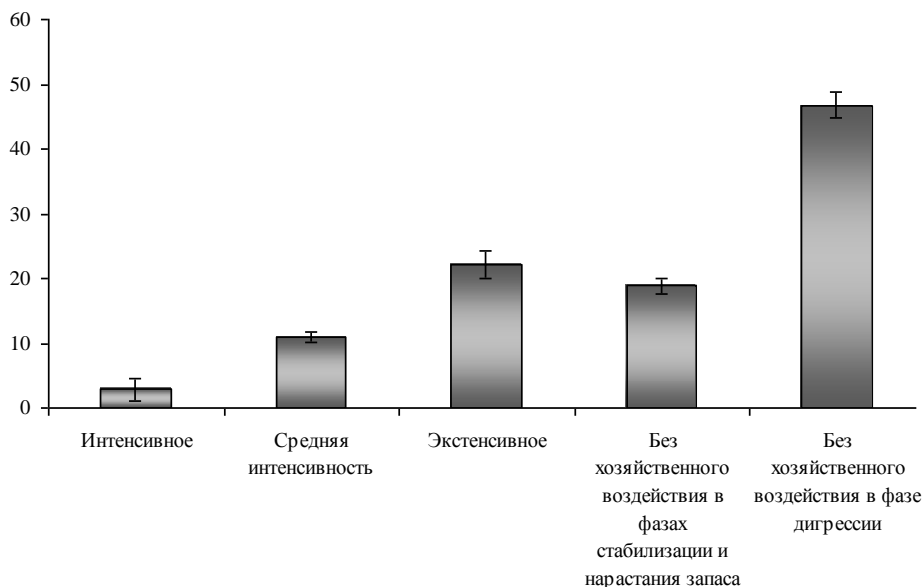


Рис. 5. Зависимость запаса углерода КДО (MgC га⁻¹) от интенсивности ведения лесного хозяйства и возрастной динамики лесов в БГЦ таежных лесов, средние и стандартные ошибки

При анализе всего массива данных использовали обобщенный фактор, комбинирующий естественные нарушения и хозяйственную деятельность с градациями: интенсивное хозяйство; средняя интенсивность; экстенсивное; без хозяйственной деятельности, фазы динамики нарастания запаса и стабилизация, без хозяйственной деятельности, фаза дигрессии (Рис. 5). Эффект этого фактора на запас углерода КДО был значимым ($F=105.8$, $p<0.001$) и объяснил 46% изменчивости запаса углерода КДО при достоверных отличиях только в БГЦ в фазе дигрессии и при интенсивном ведении лесного хозяйства. Таким образом, наиболее значимыми факторами, влияющими на запас углерода КДО являлись естественные нарушения и хозяйственная деятельность.

Запас углерода КДО имел линейную зависимость от объема КДО ($y = 0.231x + 0,607$, $r^2=0.846$ во вторичных и $y = 0.202x + 0,071$, $r^2=0.884$ в коренных лесах). Меньший угол наклона прямой в коренных лесах (ANCOVA $F=117.7$, $p<0.001$), по сравнению со вторичными, связан с накоплением больших объемов КДО поздних классов разложения, имеющих более низкую базисную плотность, по сравнению со слабо разложившимися КДО, и, как следствие, более низкие значения запасов углерода при тех же значениях объемов.

Оценки общего пула углерода БГЦ таежных лесов на автоморфных почвах, полученные в нашем исследовании, сопоставимы оценками, приведенными К.С. Бобковой с соавторами (2014): 179-284 MgC га⁻¹, хотя и отличались большей вариабельностью: от 77 до 451 MgC га⁻¹. Полученные величины варьирования процента углерода в КДО в коренных лесах – от 0.7 до 84.2 с варьированием средних величин от 6.8 до 23.5% показывает значительную роль КДО в формировании углеродного пула коренных лесов. Для таежных старовозрастных лесов ранее было показано, что КДО составляют от 7 до 58% углеродного пула (Seedre, 2011).

Роль КДО в формировании **углеродного пула** таежных лесных БГЦ зависит от ряда взаимно сопряженных факторов: типа почв, лесорастительных условий и режима нарушений. В эксплуатируемых лесах, находящихся в зоне интенсивной рекреационной нагрузки, доля КДО не превышает двух процентов. Наибольшую роль КДО играют в высокопродуктивных южнотаежных ельниках, подверженных

периодическим ветровалам, где их доля составляет в среднем 23.5%, но может достигать и 84-х %. В целом, лесные экосистемы покрытых лесом земель лесного фонда России (776.1 x 106 га) содержат 188.8 Пг С, из которых 77.8 % находится в почве (в т.ч. 7.2% в подстилке), 18.2 % в фитомассе и 4.0 % в древесном детрите (КДО) (Швиденко и др., 2009). По разным оценкам в разные годы пул КДО лесов России составлял от $4,9 \cdot 10^9$ до $9,5 \cdot 10^9$ т (Пулы и потоки, 2007; Замолотчиков, 2009; Швиденко и др., 2009) с долей в углеродном пуле от 3.3 до 5.4% (Schaphoff et al., 2016).

Поток углерода в связи с отпадом древостоя варьировал от 0 до 19.6 МгС га⁻¹ год⁻¹. Поток сильно отличался в коренных и вторичных лесах и зависел, в основном, от интенсивности ведения лесного хозяйства и стадии сукцессионной динамики БГЦ. Среднее значение потока углерода, связанного с отпадом древостоя, в коренных лесах Архангельской, Ленинградской областях и республики Коми составило 0.806 МгС га⁻¹ год⁻¹. Во вторичных лесах поток углерода в связи с отпадом древостоя варьировал от 0 до 2.6 МгС га⁻¹ год⁻¹. Среднее значение потока углерода, связанного с отпадом древостоя, составило 0.7 МгС га⁻¹ год⁻¹, что является почти в два раза выше величины потока для покрытых лесом земель Северо-Западного района РФ – 0.40 МгС га⁻¹ год⁻¹ (Пулы и потоки, 2007). Поток зависел от региона, возраста древостоя, преобладающей в древостое породы и класса бонитета. При анализе всего массива данных использовали обобщенный фактор, комбинирующий естественные нарушения и хозяйственную деятельность с вышеперечисленными градациями. Эффект этого фактора на поток углерода в связи с отпадом древостоя был значимым ($F=23.6$, $p<0.001$), хотя объяснил всего 17% изменчивости запаса углерода КДО при достоверных отличиях только в БГЦ в фазе дигрессии. Влияние запаса древостоя на поток углерода в связи с отпадом не выявлено ($r=0.063$). Поток углерода в связи с отпадом слабо ($y = 0.007x + 0.176$) и с низкой достоверностью ($r=0.259$) увеличивался в зависимости от возраста преобладающей породы. Подобные результаты не согласуются с классическими лесотаксационными закономерностями, выраженными в таблицах хода роста. В качестве возможных причин можно перечислить естественную вариацию древесного запаса и состава древостоев пробных площадей, влияние возраста деревьев на отпад по запасу корней и ветвей, максимум которых приходится на средневозрастные древостои, а также неопределенность, связанную с применением нескольких различных методик оценки потока углерода в связи с отпадом древостоя. Для коренных лесов метод расчета отпада древостоя по среднему проценту отпада, вычисленному по таблицам хода роста и фактическому запасу, в большинстве случаев дает заниженные результаты. Теоретически самым точным, но и самым трудоемким является метод определения запаса отпада по фактическому отпаду, усредненному за последние 5 лет с определением точного возраста отпада. Тот же метод, но со средним для поколения живых деревьев возраста, дает небольшие отклонения. Однако метод все же требует дополнительного времени для закладки площадок. Метод вычисления объема отпада по запасу КДО 1-го класса разложения по породам дает завышенные результаты в тех случаях, когда в отпаде много сухостоя 1-го класса разложения. Это связано с тем, что среднее время для классов разложения в ходе ксилолиза рассчитано без учета периода сухостоя (Шорохова, 2004). Другим возможным источником неопределенностей является применение региональных зависимых от возраста конверсионных коэффициентов

при учете запасов корней и ветвей, сглаживающих естественную вариацию этих коэффициентов на отдельных пробных площадях.

Расчитанные значения **потока углерода, связанного с разложением КДО**, варьировали от 0 до т 5.2 МгС га⁻¹ год⁻¹. Эти значения в среднем выше и отличаются значительно большей вариабельностью, по сравнению с таковыми для вторичных лесов Ленинградской области (Krankina et al., 2001) и России в целом (Пулы и потоки, 2007). Высокая вариабельность потока порождает 25%-ю неопределенность в его оценке в масштабах страны (Швиденко, Щепаченко, 2014). Среднее значение потока углерода в связи с разложением КДО в БГЦ фазе дигрессии было практически в 3 раза выше, по сравнению со средним значением потока в БГЦ, находящихся в фазах стабилизации и нарастания запаса древостоя: 0.5 и 0.2 МгС га⁻¹ год⁻¹, соответственно. Предположительно, максимальные значения потока углерода в связи с разложением КДО будут наблюдаться спустя 10 лет с момента нарушения в древостое, по прошествии периода освоения древесного субстрата (лаг-периода) дереворазрушающими грибами (Вакин, 1964). Во вторичных лесах значения потока углерода, связанного с разложением КДО, варьировали от 0 до 1.9 МгС га⁻¹ год⁻¹. Среднее значение составило 0.2 МгС га⁻¹ год⁻¹. Наиболее значимым фактором, влияющим на вариабельность величин потока, являлась природная зона. При разделении на подзоны, поток углерода в связи с разложением КДО зависел от тех же факторов, что и запас углерода КДО. При анализе всего массива данных также использовали обобщенный фактор, комбинирующий естественные нарушения и хозяйственную деятельность. Эффект этого фактора на поток углерода в связи с разложением КДО был значимым ($F=91.3$, $p<0.001$) и объяснил 43% изменчивости при достоверных отличиях только в БГЦ в фазе дигрессии и при интенсивном ведении лесного хозяйства.

Поток углерода в связи с разложением КДО имел линейную зависимость от их запаса ($y = 0.002x + 0.015$, $r^2=0.532$ во вторичных и $y = 0.003x + 0.002$, $r^2=0.676$ в коренных лесах). Тенденция различий углов наклона прямых зависимости потока углерода в связи с разложением КДО от их запасов противоположна тенденции различий углов наклона прямых зависимости запасов углерода КДО от их объемов в коренных и вторичных лесах. В коренных лесах угол наклона больше по сравнению со вторичными (ANCOVA $F=93.1$, $p<0.001$), т.к. разложение КДО поздних классов разложения, преобладающих в коренных лесах, протекает более интенсивно, по сравнению со слабо разложившимися КДО. Следовательно, для коренных лесов характерны более высокие значения потока углерода в связи с разложением КДО, чем для вторичных при тех же значениях объемов КДО. Поток углерода в связи с ксилолизом не зависел от запаса древостоя ($r=0.036$) и слабо ($y = 0.001x + 0.067$), и с низкой достоверностью ($r=0.303$) увеличивался в зависимости от возраста преобладающей в древостое породы.

Баланс потоков углерода КДО варьировал от -1.0 до +19.0 МгС га⁻¹ год⁻¹. В большинстве БГЦ баланс был положительным, и, соответственно, зависел от факторов отпада древостоя. В коренных северо- и среднетаежных лесах баланс потоков углерода: отпад древостоя - разложение КДО варьировал от -0.634 в ветровальном окне до +2.483 МгС га⁻¹ год⁻¹ в абсолютно-разновозрастном ельнике сфагново-черничном в фазе стабилизации запаса. Во вторичных лесах баланс углерода КДО варьировал от -1.5 до +3.8 Мг С га⁻¹год⁻¹ в зависимости от региона, возраста древостоя и класса бонитета. Среднее значение баланса углерода КДО составило 0.5 МгС га⁻¹год⁻¹. В большинстве БГЦ баланс был положительным. При

анализе всего массива данных эффект естественных нарушений и лесохозяйственной деятельности на баланс углерода КДО был значимым ($F=32.9$, $p<0.001$), хотя объяснил всего 24% изменчивости при достоверных отличиях только в БГЦ в фазе дигрессии. Баланс потоков слабо ($y = 0.007x + 0.193$) и с низкой достоверностью ($r=0.408$) возрастал в зависимости от запасов КДО. Зависимости баланса потоков углерода отпад древостоя - ксилолиз от запаса древостоя не выявлено ($r=0.076$).

Таким образом, среди факторов, контролирующих динамику углеродного пула КДО, на первом месте стоят факторы естественных нарушений и хозяйственной деятельности. В БГЦ, находящиеся в фазах нарастания и стабилизации запаса, независимо от возрастной структуры древостоя, значение годового баланса потоков углерода незначительно выше нуля, что показывает, что пул углерода КДО медленно растет; эмиссия углерода при ксилолизе не превышает отпад древостоя. В БГЦ, находящихся в фазе дигрессии, годовой баланс пула углерода КДО отрицателен, что означает эмиссию углерода в атмосферу. Долговременная роль пула КДО зависит от ландшафтно-экологических условий: запас углерода КДО, в отличие от изучаемых потоков, более зависит от климатических условий (подзона тайги), преобладающей в древостое породы, а в сильно нарушенных древостоях (дигрессия) - от положения в сукцессионном ряду (возрастной структуры древостоя).

Регрессионные модели зависимости запаса углерода КДО и потока углерода в связи с ксилолизом от их объема применимы для расчета пулов углерода КДО на основании инвентаризации КДО.

Региональная специфичность пула углерода КДО указывает на необходимость разработки региональных моделей углеродного цикла.

Основные задачи дальнейших исследований в данном направлении, помимо расширения географии, можно сформулировать следующим образом:

- Для таежных лесов недостаточно данных о пулах и потоках углерода КДО на свежих гарях, в ветровальных окнах и на вырубках, в молодняках и средневозрастных древостоях, а также в смешанных по породному составу лесах с различной интенсивностью ведения хозяйства.
- Необходимо провести оценку динамики углеродного пула КДО в коренных лесах с выраженной пирогенной динамикой, в БГЦ с разной давностью и интенсивностью пожара, что позволит оценить роль пожаров в формировании пула углерода КДО.
- Недостающим звеном в оценке динамики углерода КДО является поток углерода из КДО в подстилку (при опадании хвои, крупных и мелких ветвей, коры) и поток, связанный с трансформацией неразложившихся остатков в лабильный гумус почвы. Необходима разработка методической базы и проведение исследований для оценки этих потоков.
- Необходима дальнейшая апробация методик оценки потока углерода в связи с отпадом древостоя: определение площади учета и числа площадок при инвентаризации отпада за последние 5 лет; уточнение среднего времени для классов разложения по породам с учетом зонального климата и периода сухостоя.
- При моделировании пула углерода КДО в эксплуатируемых лесах необходимо знать процент древесины: 1) оставленной на лесосеке; 2) изъятый в ходе рубок

ухода и 3) использованной на дрова в лесах с высокой рекреационной нагрузкой.

Результаты данной работы представляют определенный интерес в свете задач устойчивого развития. На данном этапе исследований можно сформулировать несколько рекомендаций по планированию лесохозяйственных мероприятий.

- Ландшафтное планирование лесопользования подразумевает создание оптимальной возрастной и породной структуры лесного фонда. С точки зрения углеродного цикла необходимо соблюдать оптимальное соотношение вырубок, молодняков, и продуктивных древостоев, активно поглощающих атмосферный углерод, и разновозрастных лесов, не являющихся ни стоком, ни источником углерода, но запасующих его в фитомассе древостоя, древесных остатков и почве.
- Роль коренных лесов заключается в биотической регуляции окружающей среды, долговременном аккумулировании углерода. Поэтому для соблюдения углеродного баланса региона необходимо сохранять такие леса.
- Крупные древесные остатки играют очень важную роль в круговороте углерода лесных экосистем. Недопустимо назначение в эксплуатируемых лесах таких мероприятий, как уборка валежа и сухостоя, а в коренных лесах недопустимо проведение расчистки ветровальников и «очистки захламленности».
- Отрицательный опыт скандинавских стран и данные экспериментальных исследований показывают, что необходимо сохранять в составе древостоя некоторую долю лиственных пород для сохранения биоразнообразия экосистем и более активного поглощения атмосферного углерода.

Глава 6. Состав, структура и динамика ксилофильных синузий в старовозрастном смешанном таежном лесу

На исследованных объектах найдено 144 вида **грибов**, что составляет 50% от общего числа видов афиллофоровых грибов заповедника «Кивач» (Руоколайнен, Коткова, 2016, 2017). Общее (среднее на ствол) число видов на валеже ели, осины, сосны и березы составило соответственно 60 (6.9), 56 (20.0), 48 (28.8) и 36 (6.6). Большая часть видов относилась к вызывающим коррозионную гниль (115 видов, встреченных 315 раз). Грибы, вызывающие деструктивную гниль (26 видов), встречены 94 раза, микоризообразующие грибы - (4 вида) встречены 16 раз. На валеже хвойных пород встречено 59 видов коррозионной гнили и 25 видов деструктивной гнили. На валеже лиственных пород встречено 63 вида коррозионной гнили и 7 видов деструктивной гнили. Морфологически 62 вида относились к полипоровым, 65 – к кортициодным, 17 – к видам смешанной группе.

В общей сложности найдено 6 видов, входящих в **Красную книгу** республики Карелия (RL) (Ивантер, Кузнецов, 2007) и 14 **видов индикаторов старовозрастных и девственных таежных лесов** (ind.) (Niemelä 2016). Сильноразложившийся валеж хвойных пород, преимущественно еловый валеж, а также крупные осиновые стволы с сохранившимися ветвями представляли собой наиболее важный субстрат для краснокнижных и индикаторных видов. Высокое видовое богатство грибов вообще и редких, или включенных в красные книги и индикаторных видов, в частности, (Ivanter & Kuznetsov, 2007; Niemelä, 2016) связано со значительными запасами и высоким структурным разнообразием КДО, что обеспечивает разнообразие грибных сообществ на локальном уровне (Penttilä et al., 2004; Heilmann-Clausen, 2005;

Heilmann-Clausen et al., 2005; Hottola et al. 2009). Расположение исследуемого БГЦ в массиве старовозрастных лесов также способствует высокому разнообразию микобиоты (Siitonen et al., 2001; Penttilä et al., 2006; Hottola et al., 2009; Norden et al., 2013; Abrego et al., 2015).

Наиболее важным индикатором видového разнообразия грибных синузий в пределах одного валежного ствола, а также видového разнообразия всех функциональных групп и всех морфологических групп явилась стадия эпиксильной сукцессии. Для грибов деструктивной и коррозионной гнили эта связь зависела от породы валежа. Наибольшее число видов на ствол для всех групп видов, кроме микоризообразователей было ассоциировано с первой стадией эпиксильной сукцессии. Разнообразие кортициоидных грибов статистически значимо зависело от класса разложения, описывалось кривой параболоидной формы. Время, прошедшее с момента отмирания дерева, положительно влияло на разнообразие грибов кортициоидной группы среди морфологических групп и на разнообразие микоризообразователей среди функциональных групп. Стадия эпиксильной сукцессии положительно коррелировала со временем (коэффициент корреляции составил 0.823) и классом разложения (коэффициент корреляции составил 0.599). Коэффициент корреляции между временем и классом разложения составил 0.660.

Стадия эпиксильной сукцессии оказалась более значимым индикатором разнообразия микосинузий, чем класс разложения и «возраст» валежа, или время, прошедшее с момента отмирания дерева. В большинстве случаев видовое богатство несколько уменьшалось по мере эпиксильной сукцессии, за исключением группы микоризообразователей, разнообразие которых достигало максимума на последней стадии. Максимальное число видов, зарегистрированное на начальной стадии эпиксильной сукцессии, отражает возможный негативный эффект мохового покрытия на колонизацию субстрата грибами и спороношение (Bader et al., 1995). Влияние эпиксильной растительности, и, в частности, мохового покрова на КДО, на сообщества деревообитающих грибов отмечено ранее (Pouska et al., 2016; Heilmann-Clausen et al., 2005, 2014). На уровне отдельных стволов класс разложения влиял на разнообразие только некоторых групп видов. В противоположность нашей гипотезе, время, прошедшее с момента отмирания дерева, сыграло незначительную роль в формировании разнообразия грибных синузий. Варьирующая история колонизации КДО грибами с различной дереворазрушающей способностью (Renvall, 1995), вариация микроклиматических условий в пределах одного лесного массива для валежа одинакового возраста приводит к высокой вариации классов разложения древесины и состава грибных сообществ.

Диаметр ствола не оказал влияния на разнообразие ни синузий деревообитающих грибов в целом, ни на разнообразие их морфологических и функциональных групп. Полученные результаты противоречат выявленной ранее тенденции об увеличении числа видов с увеличением размера КДО (Bader et al. 1995; Renvall 1995; Høiland & Bendiksen 1997; Pouska et al. 2011; Stokland & Larsson 2011). Различия можно объяснить высоким минимальным диаметром КДО в нашем исследовании (16 см), а также возможно тем, что при высокой доступности и разнообразии субстрата в заповедных условиях, по сравнению с «островками» старовозрастных лесов, окруженных вторичными лесами, его размер не играет роли в формировании сообществ деревообитающих грибов.

Приуроченность видов грибов к породе валежа сильно варьировала. Только два вида - *Fomitopsis pinicola* и *Amphinema byssoides* – найдены на валеже всех

древесных пород. 68 видов (47%) найдены только на валеже хвойных пород и 58 видов (40%) – только на валеже лиственных пород. 33 (23%) найдены только на осине; 28 (19%) видов – только на ели; 23 (16%) видов – только на сосне; 13 (9%) видов – только на березе.

Разные виды демонстрировали различные предпочтения с точки зрения сукцессий грибных синузий. Например, виды *Exidia saccharina*, *Inonotus obliquus*, *Peniophora incarnata*, *Stereum hirsutum* и *S. sanguinolentum* специализировались на валеже возраста 0-5 лет. Такие часто встречающиеся виды, как *Bjerkandera adusta*, *Chondrostereum purpureum*, *Trametes ochracea* и *Trichaptum abietinum*, а также некоторые индикаторные виды *Fomitopsis rosea*, *Lentaria afflata* и *Phlebia centrifuga* были приурочены к валежу возраста 0-25 лет. Значительная часть видов (42 %) встречена на валеже со временем разложения 6-25 лет. Эта группа включала большую часть краснокнижных видов республики Карелия. Около 20 % видов характеризовались очень широкой (0->46 лет), широкой (0-45 или 5->46 лет) или довольно широкой (5-45 лет) амплитудой предпочтений к возрасту валежа. Так, *Antrodia serialis*, *Armillaria cepistipes*, *Coniophora olivaceae*, *Fomitopsis pinicola*, *Ganoderma applanatum*, краснокнижный вид *Tomentella crinalis* и *Xylodon brevisetus* принадлежали к этой группе. Индикаторный вид *Phellinus nigrolimitatus* предпочитал стволы возраста 26-45 лет. Самые старые бревна (> 46 лет) были заселены индикаторами старовозрастных лесов *Crustoderma corneum*, *Phellinus viticola*, *Postia sericeomollis* и *Rhodonia placenta*.

Порода валежа оказалась наиболее специализированной, по сравнению с другими характеристиками субстрата. Важность характеристик субстрата, оцененная по предпочтениям отдельных видов, уменьшалась в ряду: порода валежа > класс разложения > покрытие коры > время, прошедшее с момента отмирания дерева > стадия эпиксильной сукцессии > часть (фракция) ствола > диаметр. После древесной породы, самой высокой специализированностью отличались стволы пятого класса разложения заключительных стадий эпиксильной сукцессии. Большая часть видов грибов, чувствительных к покрытию коры, встречалась на стволах без коры. Валеж как начальной, так и сильной степени разложения отличался относительно высоко специализированностью. Среди динамических атрибутов КДО, класс разложения, как отражающий состояние древесины, отличался наиболее высокой специализированностью для отдельных видов. Большая часть видов строго предпочитала либо свежий, либо сильно разложившийся валеж. Подобный результат продемонстрирован во многих исследованиях (Renvall, 1995; Heilmann-Clausen 2001; Stokland & Larsson 2011; Pouska et al. 2011; Rajala et al. 2015). Ранее было отмечено, что пионерные виды, поселившиеся на живых, либо только отмерших деревьях, присутствуют в составе синузий до тех пор, пока физические характеристики древесины не изменятся (Jönsson et al. 2008). Однако точная датировка валежа, проведенная в нашем исследовании, позволила выявить, что эти виды могут оставаться активными до 14 (*Phellinus chrysoloma*), 21 (*Fomes fomentarius*), 26 (*Phellinus tremulae*), 38 (*Ganoderma lipsiense*), 41 (*Fomitopsis pinicola*) и даже 45 (*Armillaria cepistipes*) лет после отмирания дерева. Ферментный комплекс некоторых видов позволяет им разлагать древесину с разными физическими характеристиками (Rayner & Boddy 1988). Кроме этого, неоднородность процессов ксилолиза в пределах ствола создает предпосылки для длительного присутствия пионерных видов в составе синузий.

Состав микосинузий на исследуемых стволах зависел от таких их характеристик, как порода валежа, покрытие корой, время, прошедшее с момента отмирания дерева, стадия эпиксильной сукцессии, класс разложения и диаметр ствола (Рис. 6), среди которых наиболее важной была порода. Самой высокой вариабельностью отличались синузии, ассоциированные с еловым валежом (Рис. 6). Результаты подтвердили нашу гипотезу о динамичности микосинузий на изучаемых стволах. Вывод согласуется также о ранее показанной первостепенной роли процесса разложения КДО в формировании микосинузий, ассоциированных с ними (Renvall 1995; Lindblad 1998; Heilmann-Clausen & Christensen 2005; Pouska et al. 2011; Stokland & Larsson 2011; Rajala et al. 2011). Интересно, что векторы всех «динамических, или сукцессионных» характеристик (время разложения, стадия эпиксильной сукцессии, класс разложения) однонаправлены, сходным образом объясняя видовой состав грибных синузий (Рис. 6). Стадия эпиксильной сукцессии, наряду с классом разложения, может служить индикатором состава синузий деревообитающих грибов. Эпиксильная растительность, в особенности, мхи, стабилизируя влажностный режим внутри КДО, таким образом сохраняя виды грибов с небольшими плодовыми телами, чувствительными к иссушению (Heilmann-Clausen et al., 2005). Направленность векторов диаметра в сторону эллипса осинового валежа показывает, что стволы осины были намного крупнее стволов других древесных пород. В целом, диаметр валежных стволов явился довольно слабым предсказателем состава грибных синузий. Аналогичный вывод был получен в старовозрастном горном ельнике (Pouska et al., 2016) и в смешанных широколиственных лесах (Heilmann-Clausen et al. 2005). В последнем случае отсутствие эффекта диаметра КДО на состав сообществ деревообитающих грибов авторы объясняют гумидным климатом, в условиях которого влагорегулирующая роль крупных древесных остатков не настолько важна. Возможно также, что в лесах с высокой доступностью и разнообразием КДО их размер не является таким же важным фактором, обеспечивающим разнообразие ксилотрофной микофлоры, как во вторичных интенсивно эксплуатируемых лесах с недостатком КДО. В целом, состав микосинузий характеризовался высоким числом локально редких видов и незначительным числом часто встречающихся видов, что подтверждает ранее отмеченные закономерности (Renvall 1995; Heilmann-Clausen et al. 2005).

Таким образом, наши результаты демонстрируют важность континуума КДО различных древесных пород, предоставляющего такие экологические ниши, как ветви, оголенная древесина, участки с полным и фрагментированным покрытием корой и куртинами эпиксильной растительности для поддержания видового разнообразия синузий деревообитающих грибов.

При изучении таксономического состава **грибов, ассоциированных с еловой корой**, было идентифицировано три сукцессионные стадии, которые были также взаимосвязаны с параметрами субстрата. В начальной стадии преобладали аскомицетные дрожжи, фитопатогены, сапротрофные грибы космополиты с широкой субстратной специализацией. В промежуточной стадии в коре обнаружены сапротрофы, характерные для разлагающейся древесины, симбионты эпиксильной растительности и хищные грибы-нематофаги, образующие ловчие петли. Дереворазрушающие грибы обнаруживались на всех стадиях спорадически, что позволяет предположить их необязательное участие в разложении древесной коры в природных экосистемах. *Picea abies* обладала наиболее выраженными отличиями таксономического состава грибов от других пород (Kazartsev et al., 2018). Образцы

кору остальных изученных пород (*Populus tremula*, *Betula* spp., *Pinus sylvestris*) не отличались характерной для ели выраженной сукцессионной динамикой грибов. На первых стадиях разложения для них были практически несвойственны аскомицетные дрожжи, в изобилии встречающиеся в еловой коре на подобных стадиях. Из аскомицетных дрожжей довольно редко в коре осины и сосны обнаруживались *Candida* sp. и *Martiniozyma* sp. Напротив, другой базидиомицетный гриб *Hamamotoa* sp. регистрировали исключительно на лиственных древесных породах. С увеличением давности на всех породах микобиота была представлена сапротрофами, а на финальных сроках разложения - микоризными грибами. При анализе взаимосвязи между совокупной структурой микосинузий коры и независимыми переменными наиболее значимыми факторами оказались порода дерева, время разложения, стадия эпиксильной сукцессии, класс разложения, влажность, удельная масса, плотность коры и отношение азота к углероду. Наименее взаимосвязанными со структурой синузии оказались диаметр, процент фрагментации и рН.

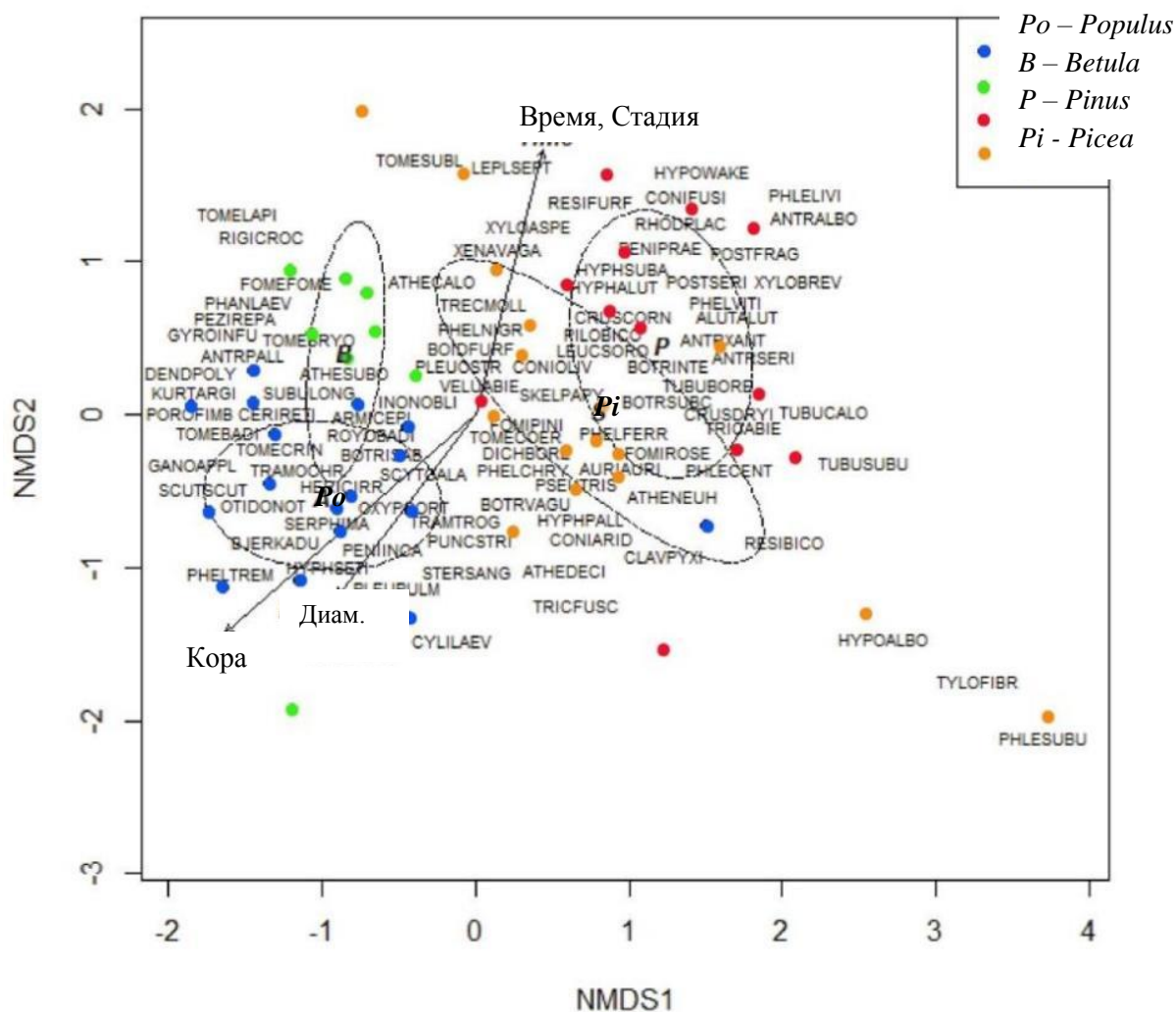


Рис. 6. Состав синузий деревообитающих грибов по данным многомерного шкалирования о встречаемости видов. Эллипсы показывают стандартное отклонение средних координат сообществ, ассоциированных с различными древесными породами ($r^2 = 0.486$, $p < 0.001$). Векторы показателей субстрата, оказавших значимое влияние на состав сообществ на уровне $p < 0.05$:

покрытие корой ($r^2 = 0.375$), стадия эпиксильной сукцессии ($r^2 = 0.281$), время ($r^2 = 0.205$) и диаметр ствола ($r^2 = 0.114$). По: Ruokolainen et al. (2018).

Исследование с помощью ловушек эклекторов позволило выявить редкие виды **насекомых** отряда Diptera, которые трудно обнаружить традиционными методами (Полевой и др., 2017). Получены результаты корреляции встречаемости этих видов с деревообитающими грибами. Результаты подчеркивают важность наличия крупного валежа осины для поддержания разнообразия ксилофильных синузий.

В **эпиксильных синузиях** отмечено 115 видов: 17 видов сосудистых растений, 34 вида мхов, 28 видов печеночников и 36 видов макролишайников. Из вышеперечисленных видов, 19 отнесены к эпигейным, 30 – к генералистам, 16 – к настоящим эпиксилам, 11 – к факультативным эпиксилам, 22 – к эпифитам. Число видов на валежный ствол зависело от древесной породы, положения ствола и слоя опада на его поверхности. На валеже ели найдено максимальное число видов печеночников. Наибольшее число видов мхов было найдено на валеже березы, наибольшее число видов лишайников – на валеже сосны. На валеже сосны было встречено наименьшее число видов мхов и сосудистых растений.

Общее число видов и число видов листостебельных мхов уменьшалось с увеличением высоты зависания ствола и увеличивалось с увеличением слоя опада на поверхности ствола (Рис. 7). Число видов печеночников уменьшалось по мере зависания ствола. Число видов лишайников уменьшалось по мере увеличения степени разложения древесины. Число видов сосудистых растений увеличивалось по мере накопления слоя опада. Встречаемость настоящих и факультативных эпиксильных видов возрастала на КДО ели. Настоящие эпиксилы были наиболее чувствительными к высоте зависания стволов. Число эпигейных видов и генералистов возрастало, а число эпифитов уменьшалось с увеличением слоя опада на поверхности КДО.

Основным фактором формирования **состава эпиксильных синузий** была древесная порода, в определенной степени влияющая также на размеры (диаметр) КДО, покрытие корой и кислотность коры, возрастающими в ряду сосна < ель < береза < осина. Группировки, ассоциированные с валежом ели и осины, отличались наибольшей вариабельностью. Вторая по значимости группа взаимно скоррелированных факторов включала время, прошедшее с момента отмирания дерева, процент опада, степень разложения древесины и позицию ствола, или степень его зависания. Интересно отметить, что векторы всех «динамичных» показателей - времени, степени разложения древесины, количества опада и влажности коры однонаправлены. Вектор положения ствола имеет противоположное направление. Положение раннесукцессионных видов варьирует, тогда как поздне-сукцессионные виды более сгруппированы.

Индекс общей специализации эпиксильной синузии по древесным породам валежа, рассчитанный для всех систематических групп, составил $H'_2=0.27$ ($H_2 = 5.11$). Это совпадает со значениями, приведенными в работе J. Müller et al. (2015), где общая специализация составила $H'_2=0.27$ ($H_2 = 3.74$), что указывает на схожий уровень энтропии в эпиксильных синузиях. При расчете общего уровня специализации отдельно для систематических групп были получены следующие результаты: H'_2 лишайников = 0.33, H'_2 печеночников = 0.26, H'_2 мхов = 0.21, H'_2 сосудистых = 0.14. N. Blüthgen et al. (2006) указывают, что значения H'_2

уменьшаются по мере увеличения специализации, следовательно распределение сосудистых растений более структурировано, по сравнению, с распределениями криптогамных видов. В данной работе это объясняется приуроченностью сосудистых растений к более разложившимся, покрытым опадом стволам.

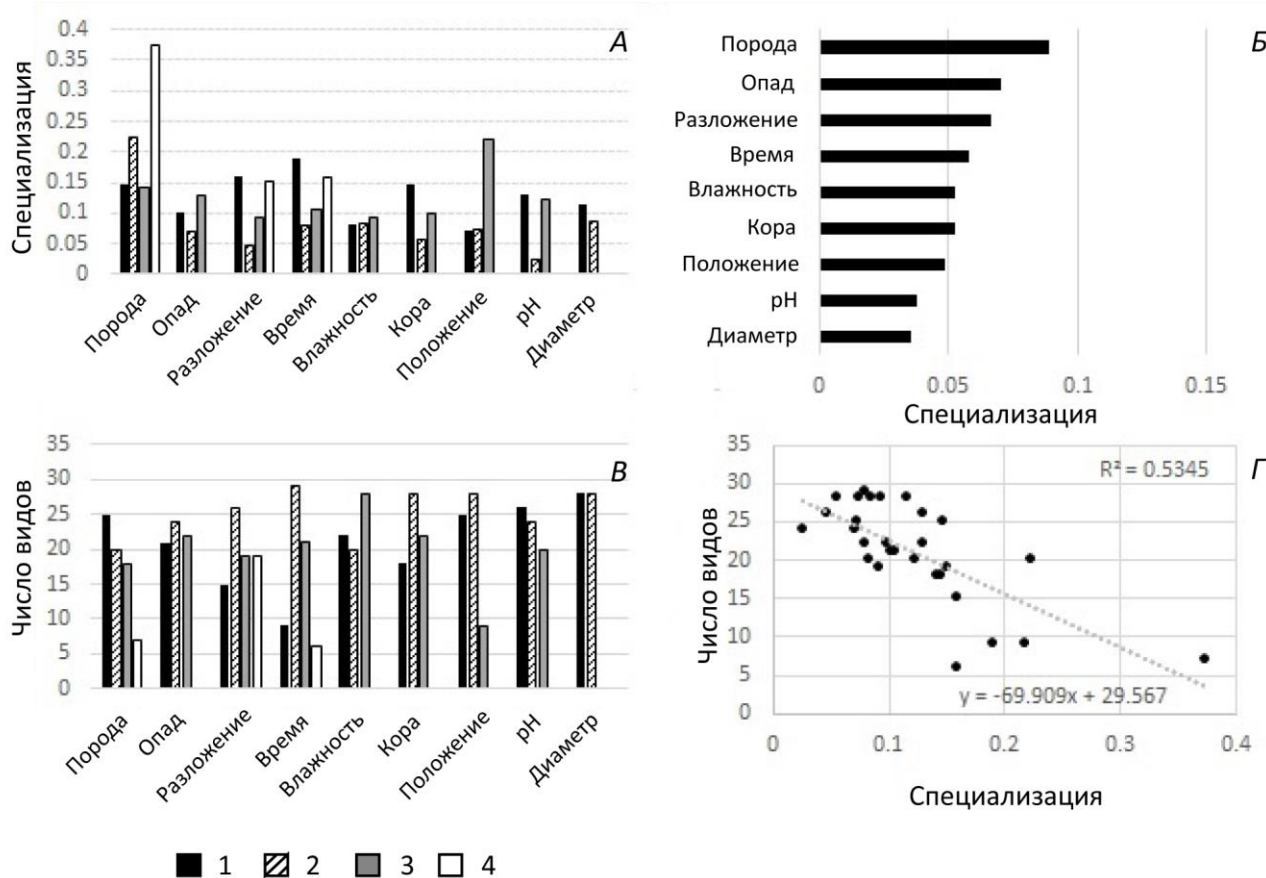


Рис. 7. Видовое богатство и специализация видов мхов. А – индекс специализации d' по каждой градации фактора; Б – индекс специализации d' средний для всех видов группы; В – общее число видов, отмеченных в каждой градации фактора; Г – связь числа видов в каждой градации фактора и уровня специализации (d') этой градации. Древесные породы: Е – ель, Б – береза, С – сосна, О – осина. рН коры: 1 – 4-4.7, 2 – 4.8-5.3, 3 – 5.4-6.3. Положение относительно поверхности земли, см: 1 – 0-3, 2 – 3-20, 3 – >20. Диаметр, см: 1 – ≤ 40 , 2 – >41. Степень покрытия коры на стволе в %: 1 – <10, 2 – 11-90, 3 – >91. Время – давность отпада дерева, лет: 1 – 0-5, 2 – 6-25, 3 – 26-45 и 4 – > 46. Проективное покрытие опада на стволе, %: 1 – 0-19, 2 – 20-39, 3 – >40. Влажность коры в %: 1 – 0-100, 2 – 101-200, 3 – 201-300. Стадия разложения древесины, выраженная через глубину проникновения ножа, см: 1 – <1, 2 – 1-3, 3 – 3.1-10, 4 – >10. По: Кушневская и др. (2019).

Ассиметричная оценка специализации градаций фактора дала возможность оценить степень отличий для групп видов и связать этот показатель с числом видов, встреченных на различных вариантах субстрата. Общая закономерность, выявленная нами для трех из четырех систематических групп, выглядит следующим образом: чем выше значения d' для определенной субстратной категории, тем меньше видов на ней было зарегистрировано. Таким образом, для мхов потенциально наиболее богатым субстратом является еловый валеж средних стадий разложения с фрагментированной корой (Рис 7А, В), для печеночников – еловый и березовый валеж средних стадий разложения, но со значениями рН, превышающими средние для данных пород. Для сосудистых растений вышеописанная тенденция менее выражена, для них наиболее важно высокое количество опада. Отсутствие подобной закономерности у лишайников, возможно, объясняется тем, что

лишайники, в основном, представлены эпифитными или напочвенными видами, для которых эпиксильные сообщества – неоптимальное местообитание.

Лишайники, мхи и печеночники оказались наиболее специализированными к древесной породе валежа. Это отчасти объясняется наличием в эпиксильных синузиях на ранних стадиях зарастания эпифитных видов с высокой специализацией к определенной породе, как, например, лишайника *Lobaria pulmonaria*, мха *Orthotrichum speciosum* или печеночника *Radula complanata*, которые были приурочены исключительно к осине. Однако высокая значимость породы характерна и для эпиксильных печеночников и, что несколько неожиданно, для мхов с очень широкой субстратной амплитудой. Например, *Sciuro-hypnum starkei* значительно чаще встречался на ели, а *Plagiomnium cuspidatum* – на осине, хотя оба отмечены на трех древесных породах.

Стадия разложения древесины – важный фактор, занимающий по значимости 2-3-ю позицию для печеночников, мхов и сосудистых растений; наравне со временем, прошедшим с момента отмирания дерева, влияет на смену видов в процессе сукцессии. Стадию разложения можно рассматривать, как фактор «относительного времени», влияющий на ход эпиксильной сукцессии. Его влияние на специализацию отдельных видов оказалось сильнее влияния «абсолютного времени», поскольку влажность и другие параметры стволов, упавших в одно и то же время, могут различаться в зависимости от положения над земной поверхностью и характеристик парцелл, в которых они находятся. Среднее значение d' по стадии разложения для видов лишайников было минимальным. Валеж первой стадии разложения оказался и наиболее специализированным, и наиболее богатым видами субстратом, что объясняется значительным числом эпифитных видов, в изобилии встречающихся на твердой древесине, но уступающих место мохообразным по мере разложения субстрата.

Оценивая субстрат-специфичность мохообразных, следует отметить преобладание видов с относительно низкой специализацией, т.е. встречающиеся на большом градиенте субстрата по разложению или накоплению опада. Это отличается от выявленных ранее более высоких значениях специализации отдельных видов (Brümelis et al., 2017, Müller et al., 2015) в лесах, нарушенных лесохозяйственной деятельностью. Возможно, в условиях старовозрастных лесов с постоянным уровнем атмосферной влажности, постоянно значительным количеством подходящего для заселения субстрата эпиксильные виды демонстрируют более широкую экологическую амплитуду.

Вторым по важности фактором для лишайников и третьим для печеночников являлась рН коры. Мхи и сосудистые растения, напротив, оказались наименее специализированными к рН коры и диаметру ствола. У лишайников наименее специализированным был центральный класс рН коры (рН 4.8-5.3). Группа видов, более обильная на коре первого класса кислотности, – это виды рода *Cladonia* spp. и широко распространенные эпифитные виды, например, *Parmeliopsis ambigua*, *Platismatia glauca*. При повышенной рН коры встречались виды, характерные для осины (*Lobaria pulmonaria*, *Nephroma parile* и др.), поскольку ее кора в норме имеет практически самую высокую щелочную реакцию среди листовых древесных пород (Werth et al., 2005). Однако приуроченность рассматриваемых нами видов к определенной кислотности коры была выражена слабее, чем к древесной породе, что, возможно, объясняется изменением рН при разложении коры.

На обследованных стволах выявлено **14 индикаторных и специализированных к старовозрастным лесам видов** (Конечная и др., 2009): три вида лишайников (*Cladonia norvegica*, *Leptogium saturninum* и *Nephroma parile*), три вида мхов (*Eurhynchiastrum pulchellum*, *Hylocomiastrum umbratum* и *Orthotrichum obtusifolium*), семь видов печеночников (*Crossocalyx hellerianus*, *Lophozia ascendens*, *Syzygiella autumnalis*, *Neoorthocaulis attenuatus*, *Riccardia latifrons*, *R. palmata*, *Scapania apiculata*) и один вид цветковых растений (*Galium triflorum*). Согласно методике выявления и обследования биологически ценных лесов на Северо-западе Европейской части России (Конечная и др., 2009), часть найденных видов маркирует старовозрастные леса, в основном, еловые: *Cladonia norvegica*, *Crossocalyx hellerianus*, *Galium triflorum*, *Hylocomiastrum umbratum*, *Neoorthocaulis attenuatus*, *Scapania apiculata*. Другая часть является индикаторами лесных местообитаний с постоянным высоким уровнем атмосферной влажности: *Syzygiella autumnalis*, *Riccardia latifrons*, *R. palmata* и, наконец, третья группа – индикаторы лиственных лесов с участием широколиственных видов деревьев: *Eurhynchiastrum pulchellum*, *Leptogium saturninum*, *Nephroma parile*, *Orthotrichum obtusifolium*. Основываясь на результатах настоящего исследования, можно рекомендовать в группу индикаторов старовозрастных лесов в условиях подзоны средней тайги еще 3 вида: *Cephalozia macounii*, *Schistochilopsis incisa*, *Tritomaria exsecta*.

Из встреченных нами видов в **Красную книгу** Республики Карелии (2007) внесены четыре печеночника: *Cephalozia macounii*, *Lophozia ascendens*, *Syzygiella autumnalis*, *Scapania apiculata* и один лишайник: *Lobaria pulmonaria*. Последний также включен в Красную книгу России (2008). Среди охраняемых в регионе, наиболее редким является печеночник *Cephalozia macounii*. Это второе достоверное указание для Карелии после находки в Муезерском районе (Потемкин, 2005); известное ранее местонахождение из Кемского района (Junninen et al., 1996), возможно, является сомнительным (Бакалин, 1999). *Tritomaria exsecta* впервые зарегистрирована для флоры печеночников Карелии в рамках выполнения настоящего проекта (Ellis et al., 2016). Находка в заповеднике «Кивач» – единственная изолированная от ближайших местонахождений популяция на северной границе распространения вида. Рекомендуется включить вид в третье издание Красной книги Карелии с категорией 1 – «Critically endangered».

Изучение субстратной приуроченности эпиксильных видов показало, что важнейшим фактором, влияющим на их состав, является древесная порода валежа. Наиболее богатые группировки формируются на еловом валеже, наиболее специфичные – на осиновом. Валеж березы с нефрагментированной медленно разлагающейся корой является наименее специфичным и наименее привлекательным для специализированных эпиксильных видов. Полученные закономерности следует учитывать, как при оценке, так и при разработке стратегии сохранения биоразнообразия в лесах таежной зоны. Максимально полночленные эпиксильные сообщества могут формироваться только в лесах с КДО хвойных и лиственных пород. При наличии только КДО березы, что характерно для определенных стадий лесовосстановительных сукцессий, будут возникать обедненные группировки, без специализированных и редких эпиксильных видов. Вторым важным фактором формирования полночленных эпиксильных сообществ в фитоценозе является наличие КДО разных стадий разложения, необходимые для поддержания постоянного пула различных микроэкониш. При сочетании этих двух

факторов КДО являются важным субстратом для большого числа редких и охраняемых видов лишайников и мохообразных.

В процессе разложения валежа на каждой породе наблюдается один или несколько всплесков появления видов, предположительно характеризующих определенные стадии сукцессии. В целом процесс **динамики ксилофильных синузий** можно описать следующим образом.

В течение первых трех лет, ксилофильная синузия представлена, преимущественно, видами, обитавшими на стволах еще живых деревьев. Исключением являются насекомые, которые непосредственно в год отмирания дерева заселяют появившийся субстрат. В первую волну поселяющихся насекомых на валеже ели и березы входят преимущественно короеды (*Ips typographus*, *Trypodendron lineatum* и др.) и сопутствующие им двукрылые (роды *Medetera*, *Toxoneura*, *Lonchaea*), на валеже осины - усачи. Эти виды значительно преобразуют физико-химические параметры субстрата, фрагментируя кору, сокращая долю флоэмы, изменяя свойства древесины, и изменяют состав ксилофильной биоты, заноса споры патогенных и сапротрофных грибов, создавая микрониши пригодные для заселения автотрофами и пр. В свою очередь, эпифитные группировки, сохраняющиеся на валежных стволах, некоторое время способствуют увеличению разнообразия насекомых. В первую очередь это касается листовенных пород, поскольку эпифитная растительность на хвойных породах в таежных лесах представлена преимущественно несомкнутым лишайниковым покровом. Так, в мохово-лишайниковых группировках на осине были выявлены виды, обитающие в слое детрита (отмеченная корреляция *Tipula apicispina* – *Nephroma parile*). Эпифитные виды мохообразных могут длительное время сохраняться на валеже, до 10-15 лет по нашим данным. Для коры ели на начальной стадии разложения характерно присутствие аскомицетных дрожжей, фитопатогенов, сапротрофных грибов космополитов с широкой субстратной специализацией. Плодовые тела дереворазрушающих грибов отмечаются редко, в основном на листовенных породах.

Приблизительно со второго года начинает постепенно расширяться видовой состав всех групп организмов, достигая пика на 7-9 год. Среди насекомых на данном этапе преобладают мицетофаги, в том числе обитатели плодовых тел грибов, а также хищники, способные развиваться за счет широкого круга жертв. Для древесины и коры валежных стволов всех пород характерно наличие видов микро- и макромикетов сапротрофного комплекса. В коре обнаруживаются виды симбионты эпиксильной растительности и хищные грибы-нематофаги, образующие ловчие петли. Скорость развития эпиксильных автотрофных группировок несколько ниже, по сравнению с насекомыми и грибами. Массовое поселение неэпифитных видов отмечается только с 5-7 года после отмирания дерева; до этого момента сохраняются эпифитные группировки. С развитием эпиксильной синузии, на стволе поселяются виды различных субстратных групп – эпиксилы, генералисты, эпигейные виды. Структура эпиксильной синузии определяется в большей степени параметрами ствола. В наших исследованиях было установлено, что большой процент сохранившейся коры будет способствовать поселению генералистов (*Sanionia uncinata*, *Sciurohypnum* spp., *Dicranum scorarium* и др.). Наличие фрагментированной коры способствует поселению и разрастанию напочвенных видов (*Pleurozium shreberi*, *Hyloconium splendens* и др.). Оголенная древесина благоприятна для узкоспециализированных эпиксильных видов (*Lophozia* spp., *Lophocolea heterophylla* и др.). Поскольку фрагментация коры в значительной

степени определяется деятельностью насекомых в первые годы после отмирания ствола, то логично предположить, что именно они частично предопределяют ход эпиксильной сукцессии. Однако для подтверждения этого предположения требуется больше длительных наблюдений на постоянных модельных стволах.

Далее видовой состав насекомых постепенно беднеет, остаются виды, развивающиеся за счет грибного мицелия. Среди дереворазрушающих грибов преобладают виды, предпочитающие сильно разложившиеся стволы; появляются микоризообразователи и подстилочные сапротрофы (*Amphinema*, *Pseudotomentella*, *Resinicium*, *Sistotremastrum*, *Tomentella*, *Tylospora*, *Cortinarius*, *Hypholoma*, *Lactarius*, *Mycena*, *Xeromphalina* и др.) Этот период характеризуется максимальным разнообразием эпиксильных группировок. Доминирование того или иного вида определяется параметрами ствола, но в большинстве случаев на стволах 10-20-летней давности можно одновременно встретить виды всех субстратных групп. Именно к этому короткому периоду приурочено развитие группировок с доминированием специализированных эпиксильных видов. К концу периода такие группировки, если они развивались, вытесняются более крупными напочвенными видами. Также к концу этого периода валежные стволы начинают активно заселяться сосудистыми растениями, чему, вероятно, способствует формирование подстилочного слоя под куртинами крупных напочвенных видов. После поселения напочвенных видов наступает сильное обеднение эпиксильных группировок, постепенно исчезают специализированные эпиксильные виды.

Можно выделить еще один пик заселения видов, и, соответственно, стадию сукцессии на валеже хвойных пород примерно через 30-50 лет после отмирания дерева. На лиственных породах стадия не выделяется. В эпиксильной синузии этот период характеризуется массовым поселением большого числа напочвенных видов, например, *Plagiomnium* spp., за исключением более раннего *Plagiomnium cuspidatum*, *Plagiochilla asplenioides*, *Majantemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, однако многие эпиксильные виды сохраняются в куртинах напочвенных видов.

Таким образом, состав ксилофильных синузий определялся, в первую очередь, древесной породой КДО. Среди показателей субстрата, изменяющихся в процессе разложения, самыми важными для состава ксилотрофного компонента оказались покрытие ствола корой и время, прошедшее с момента отмирания дерева. Состав эпиксильных группировок изменялся в наибольшей степени по мере накопления слоя опада на поверхности КДО и увеличения степени разложения поверхностных слоев древесины.

КДО различных древесных пород, в особенности, осины и ели в широком диапазоне времени, прошедшего с момента отмирания дерева, предоставили экологическую нишу для большей части встреченных редких ксилофильных видов насекомых, грибов, лишайников и мохообразных.

Старые стволы хвойных пород, особенно стволы ели, а также крупные стволы осины с ветвями представляли собой наиболее важные субстраты для краснокнижных и индикаторных видов грибов старовозрастных таежных лесов. Древесная порода оказалась наиболее значимым параметром, определяющим состав грибных синузий коры. В большинстве случаев состав синузий коры разных пород четко отличался по выделяемым в них операционным таксономическим единицам. Из физико-химических параметров исследуемой коры самыми значимыми факторами оказались влажность, удельная масса, плотность коры и соотношение азота к углероду.

Микроместообитания с наиболее высоким числом эпиксильных видов характеризовались наименьшей субстратной специализацией. Показано, что наиболее богатые эпиксильные группировки формируются на еловом валеже, наиболее специфичные – на осиновом. Валеж березы с нефрагментированной медленно разлагающейся корой является наименее специфичным и наименее привлекательным для специализированных эпиксильных видов. Эпиксильные синузии продемонстрировали зависимость от древесной породы валежных стволов и динамичность. Накопления опада на поверхности валежа ускоряет сукцессию, в то время как зависание ствола над землей замедляет ее.

Таким образом, для формирования разнообразных и полночленных ксилофильных сообществ в БГЦ необходимо наличие КДО разных древесных пород разной давности отмирания дерева. Полученные результаты демонстрируют целостность ксилофильного сообщества. Эпиксильные группировки играют индикаторную роль в видовом разнообразии ксилотрофных грибов. Данные о совместной встречаемости насекомых и грибов представляют основу для дальнейшего изучения взаимодействий между видами разных таксономических групп в ксилофильном сообществе. Выявлена синхронность пиков в числе ксилофильных видов, появляющихся в ксилофильной синузии, и исчезающих из нее по мере разложения и фрагментации субстрата. Динамика ксилофильных синузий требует дальнейшего изучения, начиная со стадии отмирания живого дерева.

ВЫВОДЫ

1. Запасы КДО в БГЦ коренных таежных лесов, составляя, в среднем, $132.1 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ и 91% от запаса древостоя, уменьшаются по мере усложнения вариантов возрастной структуры древостоя от условно-одновозрастных ($199.5 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$) и относительно-разновозрастных ($139.2 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$) к абсолютно-разновозрастным ($73.0 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$) древостоям.
2. В коренных ельниках запас КДО линейно увеличивается с увеличением среднегодовой температуры. В диапазоне средних температур от -3 до $+3^\circ\text{C}$ разница в средних объемах КДО достигает 30%.
3. Режимы естественных нарушений, в сочетании с ландшафтно-экологическими условиями и породным составом древостоя, определяют пределы естественной изменчивости запасов КДО, их отношения к запасам древостоя и структурного разнообразия КДО в БГЦ коренных таежных лесов.
4. Во вторичных лесах запасы КДО зависят, в первую очередь, от уровня интенсивности ведения лесного хозяйства и рекреационной нагрузки. В таежных лесах с низкой и средней интенсивностью ведения лесного хозяйства их средняя величина в зоне интенсивной рекреационной нагрузки составляет $32.0 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$, в ее отсутствии – $40.3 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$, являясь, тем не менее, на порядок выше запасов КДО в интенсивно управляемых таежных лесах.
5. Во вторичных лесах объем валежа преобладает над объемом сухостоя, КДО начальных классов разложения доминируют в БГЦ ранних стадий сукцессии, тогда как сильно разложившиеся КДО преобладают в древостоях старшего возраста. С увеличением объема и интенсивности лесохозяйственных мероприятий уменьшаются объемы сухостоя и КДО поздних стадий разложения.

6. Запасы углерода КДО варьируют в зависимости от интенсивности ведения лесного хозяйства, естественных нарушений и географического положения БГЦ. Средние величины увеличиваются от 3 МгС га⁻¹ в интенсивно управляемых лесах до 47 МгС га⁻¹ в лесах без хозяйственного воздействия, находящихся в фазе дигрессии.
7. Роль КДО в формировании углеродного пула таежных лесных БГЦ зависит от ряда взаимно сопряженных факторов: мощности органогенных горизонтов почвы, режима нарушений и хозяйственной деятельности. Наибольшую роль КДО играют в высокопродуктивных южнотаежных ельниках, подверженных периодическим ветровалам, где их доля составляет в среднем 24%. В эксплуатируемых лесах, находящихся в зоне интенсивной рекреационной нагрузки, доля КДО не превышает двух процентов.
8. Поток углерода в связи с отпадом древостоя составляет, в среднем, 0.8 МгС га⁻¹ год⁻¹, отличается сильной вариабельностью, и слабо зависит от таксационных характеристик древостоя.
9. Значение потока углерода, связанного с ксилолизом, составляет, в среднем, 0.2 МгС га⁻¹ год⁻¹.
10. Среди факторов, контролирующих динамику углеродного пула КДО, на первом месте стоят факторы естественных нарушений и хозяйственной деятельности. Баланс потоков углерода КДО в большинстве случаев положителен; варьирует от -1.0 до +19.0 МгС га⁻¹ год⁻¹ в зависимости, в основном, от годового отпада древостоя.
11. Ксилофильные синузии в целом и редкие и охраняемые виды в частности в смешанном старовозрастном таежном лесу специфичны по отношению к древесной породе КДО и их характеристикам, изменяющимся в процессе разложения.
12. Состав ксилофильных синузий определяется, в первую очередь, древесной породой КДО. Среди показателей субстрата, изменяющихся в процессе разложения, самыми важными для состава ксилотрофного компонента являются покрытие ствола корой и время, прошедшее с момента отмирания дерева. Состав эпиксильных группировок изменяется в наибольшей степени по мере накопления слоя опада на поверхности КДО и увеличения степени разложения поверхностных слоев древесины.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых изданиях, входящих в перечень ВАК:

1. **Шорохова Е.В.**, Соловьев В.А. Динамика углерода древостоев коренных ельников средней тайги (резерват «Вепский лес») // Лесоведение. 2002. № 1. С. 10–17.
2. **Шорохова Е.В.**, Тумасова О.Н., Мурадова Е.К. Микогенный ксилолиз в коренных лесах южной тайги // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2006. Вып. 10. С. 17–20.
3. Федорчук В.Н., Кузнецова М.Л., Шварц А.А., Шорохов А.А., **Шорохова Е.В.**, Тетюхин С.В. Изучение структуры и естественной динамики лесных экосистем на стационарах природного парка «Вепский лес» // Труды СПбНИИЛХ. 2006. Вып. 3 (16). С. 5–15.
4. **Шорохова Е.В.**, Капица Е.А. Фрагментация и разложение еловой коры // Лесоведение. 2007. № 5. С. 22–26.

5. Соколова В.Е., **Шорохова Е.В.**, Соловьев В.А., Гринькова Е.Я., Алексеева С.А. Динамика минеральных элементов при ксилолизе крупных древесных остатков в ельниках кисличных южной тайги // Лесоведение. 2007. № 5. С. 32–38.
6. **Шорохова Е.В.**, Капица Е.А., Кузнецов А.А. Микогенный ксилолиз пней и валежа в таежных ельниках // Лесоведение. 2009. № 4. С. 24–33.
7. Кузнецов А.А., **Шорохова Е.В.**, Капица Е.А. Скорость микогенного ксилолиза крупных древесных остатков основных лесообразующих пород средней тайги // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2009. Вып. 186. С. 49–57.
8. Шорохов А.А., **Шорохова Е.В.**, Федорчук В.Н. Лесной массив, как объект лесоводственно-экологических исследований // Труды СПбНИИЛХ. 2009. Вып. 1 (18). С. 75–86.
9. **Шорохова Е.В.**, Шорохов А.А., Федорчук В.Н., Кузнецова М.Л. Изменение в структуре естественно развивающегося лесного массива по данным периодической выборочной таксации древостоев // Труды СПбНИИЛХ. 2009. Вып. 3 (20). С. 47–59.
10. Капица Е.А., **Шорохова Е.В.**, Кузнецов А.А., Левченко И.А., Матвеевская Д.Н., Омельченко А.А. Сравнение методик определения потока углерода в результате отпада древостоя на примере коренных темнохвойных лесов национального парка «Югыд ва» // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2010. Вып. № 193. С. 95–106.
11. Чан Тхи Тху Няи, **Шорохова Е.В.**, Соловьев В.А. Динамика углерода в лесном массиве Охтинского учебно-опытного лесхоза // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2011. Вып. № 197. С. 88–98.
12. Федорчук В.Н., **Шорохова Е.В.**, Шорохов А.А., Кузнецова М.Л. Возрастная динамика еловых древостоев северо-западной части Русской равнины // Лесоведение. 2011. №3. С. 3–13.
13. Капица Е.А., Трубицына Е.А., **Шорохова Е.В.** Ксилолиз стволов, ветвей и корней лесообразующих пород северотаежных лесов // Лесоведение. 2012. № 3. С. 51–58.
14. Капица Е.А., **Шорохова Е.В.**, Кузнецов А.А. Пул углерода крупных древесных остатков в коренных лесах Северо-Западной части Русской равнины // Лесоведение. 2012. № 5. С. 36–43.
15. Чан Тхи Тху Няи, Соловьев В.А., **Шорохова Е.В.** Распределение углерода по фракциям фитомассы различных древостоев и лесных массивов // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2012. Вып. № 198. С. 33–40.
16. Капица Е.А., **Шорохова Е.В.** Пулы и потоки углерода крупных древесных остатков в лесах Европейской части таежной зоны // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2012. Вып. № 201. С. 41–49.
17. **Шорохова Е.В.** Взаимосвязь структурных показателей ценопопуляций сосны *Pinus sylvestris* L. В коренных северотаежных сосняках Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2013. № 6. С. 158–165.
18. Федорчук В.Н., Шорохов А.А., **Шорохова Е.В.**, Кузнецова М.Л. Динамика коренных лесов Европейской России // Лесоведение. 2014. № 2. С. 11–19.
19. Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Мякшина Т.Н., Сапронов Д.В., Савин И.Ю., **Шорохова Е.В.** Баланс углерода в лесных экосистемах Южного Подмосковья в условиях усиления засушливости климата // Лесоведение. 2016. № 5. С. 332–345.
20. Боровичев Е.А., **Шорохова Е.В.**, Ильина О.В., Максимов А.И., Потемкин А.Д., Максимова Т.А. Новые данные о распространении редких и охраняемых видов печеночников в Республике Карелия. // Труды Карельского научного центра РАН, 2017. № 1. С. 1-7.
21. Капица Е. А., **Шорохова Е.В.**, Ромашкин И. В., Галибина Н. А., Никерова К. М., Казарцев И. А. Разложение коры в составе порубочных остатков после сплошных рубок в среднетаежных лесах // Лесоведение. 2019. № 1. С. 38–48.
22. Кушневская Е.В., Боровичев Е.А., **Шорохова Е.В.** Субстрат-специфичность эпиксильных видов в старовозрастных ельниках заповедника «Кивач» // Лесоведение. 2019. № 3. С. 228–240.

Статьи в международных рецензируемых изданиях, индексируемых в Scopus и Web of Science

23. **Shorohova E.**, Shorohov A. Coarse woody debris dynamics and stores in the boreal virgin spruce forest // Ecological Bulletins. 2001. V. 49. P. 129–135.
24. **Shorohova E.**, Tetioukhin S. Natural disturbances and the amount of large trees, deciduous trees and coarse woody debris in the forests of Novgorod Region, Russia // Ecological Bulletins. 2003. V. 51. P. 137–147.

25. Bergeron Y., Macdonald E., Engelmark O., Kuuluvainen T. **Shorohova E.** Disturbance dynamics in boreal forests // *EcoScience*. 2006. 13(2).
26. Kushnevskaya A., Mirin D., **Shorohova E.** Patterns of epixylic vegetation on spruce logs in late-successional boreal forests // *Forest Ecology and Management*. 2007. V. 250. P. 25–33.
27. **Shorohova E.**, Kapitsa E., Vanha-Majamaa I. Decay rate of stumps in a chronosequence after clear-felling vs. clear-felling with prescribed burning in a southern boreal forest in Finland // *Forest Ecology and Management*. 2008. V. 255. P. 3606–3612.
28. **Shorohova E.**, Kapitsa E., Vanha-Majamaa I. Decomposition of stumps 10 years after partial and complete harvesting in a southern boreal forest in Finland // *Canadian Journal of Forest Research*. 2008. V. 38, № 9. P. 2414–2421.
29. **Shorohova E.**, Fedorchuk V.N., Kuznetsova M.L., Shvedova O. Wind induced successional changes in pristine boreal *Picea abies* forest stands: evidence from long-term permanent plot records // *Forestry*. 2008. V. 81. P. 335–359.
30. **Shorohova E.**, Kuuluvainen T., Kangur A., Jõgiste K. Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies // *Annals of Forest Science*. 2009. V. 66. P. 1–20.
31. Palviainen M., Finér L., Laiho R., **Shorohova E.**, Kapitsa E., Vanha-Majamaa I. Carbon and nitrogen release from decomposing Scots pine, Norway spruce and Silver birch stumps // *Forest Ecology and Management*. 2010. V. 259. P. 390–398.
32. Palviainen M., Finér L., Laiho R., **Shorohova E.**, Kapitsa E., Vanha-Majamaa I. Phosphorus and base cation accumulation and release patterns in decomposing Scots pine, Norway spruce and silver birch stumps // *Forest Ecology and Management*. 2011. V. 260. P. 1478–1489.
33. **Shorohova E.**, Kneeshaw D., Kuuluvainen T., Gauthier S. Variability and dynamics of old-growth forests in the circumboreal zone: implications for conservation, restoration and management // *Silva Fennica*. 2011. V. 45(5). P. 785–806.
34. Brūmelis G., Jonsson B.G., Kouki J., Kuuluvainen T., **Shorohova E.** Forest naturalness in northern Europe: perspectives on processes, structures and species diversity // *Silva Fennica*. 2011. V. 45(5). P. 807–821.
35. **Shorohova E.**, Ignatyeva O., Kapitsa E., Kauhanen H., Kuznetsov A., Vanha-Majamaa I. Stump decomposition rates after clear-felling with and without prescribed burning in southern and northern boreal forests in Finland // *Forest Ecology and Management*. 2012. V. 263. P. 74–84.
36. Halme P., Allen K.A., Auniņš A., Bradshaw R. H.W., Brūmelis G., Čada V., Clear J., Eriksson A-M., Hannon G., Hyvärinen E., Ikauniece S., Iršēnaitė R., Jonsson B. G., Junninen K., Kareksela S., Komonen A., Kotiaho J. S., Kouki J., Kuuluvainen T., Mazziotta A., Mönkkönen A M., Nyholm K., Oldén A., **Shorohova E.**, Strange N., Toivanen T., Vanha-Majamaa I., Wallenius T., Ylisirniö A-L., Zin E. Challenges of ecological restoration: Lessons from forests in northern Europe // *Biological Conservation*. 2013. V. 167. P. 248–256.
37. **Shorohova E.**, Kapitsa E. Influence of the substrate and ecosystem attributes on the decomposition rates of coarse woody debris in European boreal forests // *Forest Ecology and Management*. 2014. V. 315. P. 173–184.
38. **Shorohova E.**, Kapitsa E. Mineralization and fragmentation rates of bark attached to logs in a northern boreal forest // *Forest Ecology and Management*. 2014. V. 315. P. 185–190.
39. **Shorohova E.**, Kapitsa E. Stand and landscape scale variability in the amount and diversity of coarse woody debris in primeval European boreal forests // *Forest Ecology and Management*. 2015. V. 315. P. 273–284.
40. **Shorohova E.**, Kapitsa E., Kazartsev I., Romashkin I., Polevoj A., Kushnevskaya H. Tree species traits are the predominant control on the decomposition rate of tree log bark in a mesic old-growth boreal forest // *Forest Ecology and Management*. 2016. Vol. 377. P. 36–45.
41. **Shorohova E.**, Kapitsa E. The decomposition rate of non-stem components of coarse woody debris (CWD) in European boreal forests mainly depends on site moisture and tree species // *European Journal of Forest Research*. 2016. Vol. 135. P. 593–606.
42. Vanha-Majamaa I., **Shorohova E.**, Kushnevskaya H., Jalonen J. Resilience of understory vegetation after variable retention felling in boreal Norway spruce forests – A ten-year perspective // *Forest Ecology and Management*. 2017. Vol. 393. P. 12–28.

43. Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Galibina N., Kapitsa E., **Shorohova E.** Coupled effect of temperature and mineral additions facilitates decay of aspen bark // *Geoderma*. 2018. Vol. 316. P. 27–37.
44. Polevoi A, Ruokolainen A, **Shorohova E.** Eleven remarkable *Diptera* species, emerged from fallen aspens in Kivach Nature Reserve, Russian Karelia // *Biodiversity Data Journal*. N6. e22175.
45. Kazartsev I., **Shorohova E.**, Kapitsa E., Kushnevskaya E. Decaying *Picea abies* log bark hosts diverse fungal communities // *Fungal Ecology*. 2018. Vol. 33. P. 1–12.
46. Kushnevskaya E., **Shorohova E.** Presence of bark influences the succession of cryptogamic wood-inhabiting communities on conifer fallen logs // *Folia Geobotanica*. 2018. Vol. 53 (2). P. 175–190.
47. Romashkin I., **Shorohova E.**, Kapitsa E., Galibina N., Nikerova K. Carbon and nitrogen dynamics along the log bark decomposition continuum in a mesic old-growth boreal forest // *European Journal of Forest Research*. 2018. Vol. 137(5). P. 643–657.
48. Ruokolainen A., **Shorohova E.**, Penttilä R., Kotkova V., Kushnevskaya H. Carbon and nitrogen dynamics along the log bark decomposition continuum in a mesic old-growth boreal forest // *European Journal of Forest Research*. 2018. Vol. 137(5). P. 643–657.
49. Mamai A.V., Moshkina E.V., Kurganova I.N., **Shorohova E.V.**, Romashkin I.V., Lopes de Gerenyu V.O. Partitioning of CO₂ Fluxes from Coarse Woody Debris: Adaptation of the Component Integration Method // *Baltic Forestry*. 2018. Vol. 24(2). P. 249–260.
50. **Shorohova E.**, Kapitsa E., Ruokolainen A., Romashkin I., Kazartsev I. Types and rates of decomposition of *Larix sibirica* trees and logs in a mixed European boreal old-growth forest // *Forest Ecology and Management*. 2019. Vol. 439. P. 173–180.
51. **Shorohova E.**, Sinkevich S., Kryshen A., Vanha-Majamaa I. Variable retention forestry in European boreal forests in Russia // *Ecological Processes*. 2019. N8.
52. Borovichev E., **Shorohova E.** The liverwort flora of Karelian part of the Vodlozersky National Park (Russia) // *Folia Cryptogamica Estonica*. 2019. Vol. 56. P. 77–85.
53. Gustafsson L., Hannerz M., Koivula M., **Shorohova E.**, Vanha-Majamaa I., Weslien J. Research on retention forestry in Northern Europe // *Ecological Processes*. 2020. N8.
54. Seidl R., Honkaniemi J., Aakala T., Aleinikov A., Angelstam P., Bouchard M., Boulanger Y., Burton P. J., De Grandpré L., Gauthier S., Hansen W.D., Jepsen J.U., Jögiste K., Kneeshaw D.D., Kuuluvainen T., Lisisyna O., Makoto K., Mori A. S., Pureswaran D. S., **Shorohova E.**, Shubnitsina E., Taylor A. R., Vladimirova N., Vodde F., Senf C. Globally consistent climate sensitivity of natural disturbances across boreal and temperate forest ecosystems // *Ecography*. 2020. doi: 10.1111/ecog.04995.
55. **Shorohova, E.V.**, Mamai, A.V. Moshkina, E.V., Romashkin, I.V., Lopes de Gerenyu, V.O., Kurganova, I.N. Comparing measurement approaches for quantifying CO₂ flux from downed woody debris with a dynamic chamber method. // *Russian Journal of Ecology*. 2020. Vol. 51 (4). P. 351–362.

Монографии и главы в монографиях

1. Федорчук В.Н., Шорохов А.А., **Шорохова Е.В.**, Кузнецова М.Л., Тетюхин С.В. Массивы коренных еловых лесов: структура, динамика, устойчивость. СПб.: СПбНИИЛХ, 2012. 136 с.
2. **Шорохова Е.В.** Роль крупных древесных остатков в лесных экосистемах // *Ксилобиология и биологическое лесоведение*. / Под ред. В.А. Соловьева. СПб.: СПбГЛТА, 2003. С. 68–76.
3. **Шорохова Е.В.** Запасы и потоки углерода в коренных лесах южной тайги на примере Центрально-Лесного заповедника // *Центрально-Лесной заповедник – вклад в отечественную и мировую науку*. Пос. Заповедный, 2008. С. 48–51.
4. Ананьев В.А. Мошников С.А., **Шорохова Е.В.** Углерод // *Леса и их многоцелевое использование на северо-западе Европейской части таежной зоны России*. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 96–112.
5. **Шорохова Е.В.**, Громцев А.Н. Концепция экосистемных услуг и планирование многоцелевого лесопользования. 9.1 Общие положения // *Леса и их многоцелевое использование на северо-западе Европейской части таежной зоны России*. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. С. 167–170.
6. **Shorokhova E.** Hiilensidonta ja ekosysteemin palautumiskyky // *Metsä. Monikäyttö ja ekosysteemipalvelut*. Helsinki: Luonnonvarakeskus (Luke), 2015. S. 301–304.

Публикации в других изданиях

1. **Шорохова, Е.В.**, Тетюхин С.В., Минаев В.Н. Запасы крупных древесных остатков в зависимости от таксационных показателей древостоев и различных нарушений. // Вестник МАНЭБ, т. 8, № 2, 2003 г., с. 94-99.
2. **Shorohova, E.**, Tetiukhin S., Pussinen A. Coarse Woody Debris in the Forests of the Novgorod Region, Russia. // EFI Proceedings, 2003. No 48, pp. 111-124.
3. **Шорохова, Е.В.**, Гирфанов М.И. Ксилолиз крупных древесных остатков в коренных среднетаежных ельниках. // Грибные сообщества лесных экосистем. Под ред. Стороженко В.Г., Крутова В.И., т. 2, Карельский научный центр РАН, 2004, с. 255-271.
4. **Шорохова, Е.В.** Классы разложения крупных древесных остатков. // Тетюхин С.В., Минаев В.Н., Богомолова Л.П. Лесная таксация и лесоустройство: Нормативно-справочные материалы по Северо-Западу Российской Федерации. СПб: СПбГЛТА, 2004, с. 158.
5. **Шорохова, Е.В.** Базисная плотность крупных древесных остатков основных лесобразующих пород по классам разложения. // Тетюхин С.В., Минаев В.Н., Богомолова Л.П. Лесная таксация и лесоустройство: Нормативно-справочные материалы по Северо-Западу Российской Федерации. СПб: СПбГЛТА, 2004, с. 159.
6. Стороженко, В.Г., **Шорохова, Е.В.** Биогеоценотические и ксилолитические параметры устойчивых таежных ельников. // Грибные сообщества лесных экосистем. 2012, Т.3. Под ред. В.И. Крутова и В.Г. Стороженко. С. 22-41.
7. Химич Ю.Р., **Шорохова, Е.В.** Шкалы разложения крупных древесных остатков (КДО) и их использование в микологических исследованиях. // Грибные сообщества лесных экосистем. Том 5. Москва; Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2018. С. 136-140.
8. Руоколайнен, А.В., **Шорохова, Е.В.**, Капица, Е.А. Коткова, В.М., Ромашкин, И.В. Сообщества базидиальных грибов, участвующих в биогенном ксилолизе валежа лиственницы в условиях НП «Водлозерский» (Республика Карелия). // Грибные сообщества лесных экосистем. 2018. Т. 5, Москва – Петрозаводск, Стр. 98-105.

99 работ опубликовано в сборниках материалов российских и международных конференций и др. изданиях.