

*На правах рукописи*



**РОМАШКИН Иван Вадимович**

**ДИНАМИКА БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ПРОЦЕССЕ  
РАЗЛОЖЕНИЯ ВАЛЕЖА В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКАХ**

1.5.15. Экология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2021

Работа выполнена в Институте леса – обособленном подразделении Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук»

Научный руководитель

доктор биологических наук  
**КРЫШЕНЬ Александр Михайлович**

Официальные оппоненты:

**СТОРОЖЕНКО Владимир Григорьевич**, доктор биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт лесоведения Российской академии наук», главный научный сотрудник

**МИРИН Денис Моисеевич**, кандидат биологических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный Университет», доцент с возложенными обязанностями заведующего кафедрой

Ведущая организация

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук»

Защита состоится 29 сентября 2021 года в 14:00 на заседании диссертационного совета 24.1.002.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2.

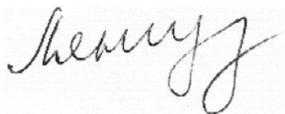
Тел. (812)372-54-42, факс (812)372-54-43, [dissovet.24100202@binran.ru](mailto:dissovet.24100202@binran.ru)

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

[www.binran.ru/dissertatsionnyye-sovety/dissovet-02/](http://www.binran.ru/dissertatsionnyye-sovety/dissovet-02/)

Автореферат разослан «    » \_\_\_\_\_ 2021 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
доктор биологических наук



Лянгузова Ирина Владимировна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность работы.** Леса предоставляют множество экосистемных услуг, среди которых помимо обеспечения древесиной и недревесной продукцией в последнее время становятся наиболее актуальными климаторегулирующая услуга и сохранение биологического разнообразия (Лукина и др., 2020). В этом аспекте наибольшую ценность представляют старовозрастные леса, неотъемлемым компонентом которых является древесный детрит, представленный древесными остатками различной размерности и степени разложения (Harmon et al., 2020). Крупные древесные остатки (КДО) в значительной степени влияют на биогеохимические круговороты углерода (Замолотчиков, 2009; Pan et al., 2011) и других биогенных элементов (Laiho, Prescott, 2004; Palviainen et al., 2010a,б), а также потоков энергии (Ganjegunte et al., 2004; Yang et al., 2010). КДО важны для сохранения биологического разнообразия (Соловьев, Шорохова, 2003; Müller, Bütler, 2010; Kushnevskaia et al., 2018). Около 20-25% видов лесных организмов в той или иной степени зависят от запасов и структуры КДО (Siitonen, 2001; Lindenmayer et al., 2002), и, в свою очередь, обеспечивают существование других видов животных и растений.

Различия в методических подходах, в строении и химическом составе древесных видов, а также в макро- и микроклиматических условиях (Bond-Lamberty, 2002; Gough et al., 2007; Harmon, 2011, 2021) приводит к тому, что имеющиеся данные о закономерностях динамики биогенных элементов в процессе разложения КДО фрагментарны и трудно сопоставимы (Krankina et al., 1999; Laiho, Prescott, 2004; Mukhortova, 2012; Gorgolewski et al., 2019). Несмотря на масштабные исследования КДО, предпринятые в последние десятилетия (Krankina, Harmon, 1995; Krankina et al., 1999; Yatskov et al., 2003; Johnson et al., 2014; Shorohova et al., 2016; Harmon et al., 2020), особенности разложения и динамики элементного состава отдельных фракций валежа – коры и древесины нельзя назвать изученными в достаточной мере (Shorohova, Kapitsa, 2014).

**Цель работы** – исследовать динамику разложения и химического состава валежа основных лесообразующих видов в условиях старовозрастного среднетаежного ельника.

### Задачи:

1. определить влияние полога леса, положения валежа и его параметров на интенсивность фрагментации коры и разложения древесины;
2. исследовать динамику физико-химических характеристик валежа в условиях среднетаежных ельников черничных и кислично-черничных;
3. оценить запасы основных биогенных элементов и выявить закономерности их распределения в коре и древесине валежа.

**Научная новизна и практическая значимость работы.** Впервые дана оценка влияния различных факторов на скорость фрагментации и разложения коры и древесины валежа в среднетаежных ельниках. Изучена динамика элементного состава валежа, а также концентраций целлюлозы и лигнина в его древесине в процессе разложения. Предложены статистические модели, описывающие динамику содержания основных биогенных элементов в валеже на разных уровнях организации – от единичного образца до отдельного ствола. Уточнен вклад валежа в общие запасы углерода (С), азота (N) и фосфора (P) в масштабе лесного биогеоценоза в

условиях среднетаежных ельников. Полученные результаты могут быть использованы при решении проблем, связанных с сохранением экосистемных функций таежных лесов, при моделировании их динамики в условиях изменения климата, а также при планировании лесохозяйственных мероприятий и выделении участков леса высокой природоохранной ценности.

### **Основные положения, выносимые на защиту**

1. Комплексность, многофакторность и видоспецифичность процессов разложения коры и древесины валежа обуславливают динамику его элементного состава, являющегося важной составляющей общего запаса биогенных элементов в биогеоценозе.

2. Модели разложения, а также динамики содержания и запасов основных биогенных элементов для коры и древесины валежа *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Betula* spp., *Populus tremula* и *Larix sibirica* в условиях среднетаежных ельников черничных и кислично-черничных.

**Личный вклад автора.** Автор принимал непосредственное участие в постановке цели и задач исследований, а также в планировании, организации и проведении полевых работ, закладке пробных площадей, компьютерной обработке и анализе данных, обсуждении результатов, их апробации и написании научных статей.

**Апробация работы.** Основные результаты диссертационной работы представлены на: всероссийской научной конференции с международным участием, «Роль науки в решении проблем региона и страны: фундаментальные и прикладные исследования» (г. Петрозаводск, 24-27 мая 2016 г.); всероссийской научной конференции с международным участием «Стационарные исследования лесных и болотных биогеоценозов: экология, продукционный процесс, динамика» (г. Сыктывкар, 14-23 сентября 2016 г.); 9-м международном симпозиуме «BIOGEOMON» (Чехия, г. Литомышль, 20-24 августа 2017 г.); всероссийской научной конференции с международным участием «Старовозрастные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги» (г. Петрозаводск, 11-15 сентября 2017 г.); 3-й международной научно-технической конференции «Леса России: политика, промышленность, наука, образование» (г. Санкт-Петербург, 23-24 мая 2018 г.); 10-й международной конференции «Проблемы лесной фитопатологии и микологии» (г. Петрозаводск, 15-19 октября 2018 г.).

**Степень достоверности.** Достоверность результатов обеспечена проведением исследований с использованием современных методик на научном оборудовании Центра коллективного пользования ФИЦ «Карельский научный центр Российской академии наук». Результаты исследования опубликованы в рецензируемых журналах и воспроизводимы.

**Связь работы с научными программами.** Исследования проводились в период с 2015 по 2020 гг. в рамках темы «Воспроизводство и повышение продуктивности лесов Восточной Фенноскандии на основе естественных процессов и интенсивных методов лесовыращивания», государственного задания ИЛ КарНЦ РАН, грантов РФФИ 15-14-10023 «Процессы фрагментации и разложения древесной коры: биотические и абиотические факторы» и РФФИ 19-04-01282\19 «Роль крупных древесных остатков в круговороте биогенных элементов в старовозрастных таежных лесах» (рук. Е.В. Шорохова).

**Публикации.** По материалам диссертационного исследования опубликовано 16 работ, в том числе 8 статей в журналах, включенных в международные базы Web of Science Core Collection и Scopus.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, обзора литературы, описания объектов и методов исследования, результатов экспериментальной работы и их обсуждения, выводов, списка цитируемой литературы и трех приложений. Диссертация изложена на 167 страницах машинописного текста, содержит 30 таблиц и 44 рисунка. Список литературы включает 425 наименований, из них 310 – на иностранном языке.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность всему коллективу исполнителей проектов грантов РНФ и РФФИ, в частности, работникам СПбГЛТУ Е.А. Капице, Е.В. Кушневской, И.А. Казарцеву, сотрудникам ИЛ КарНЦ А.В. Полевому, Е.В. Мошкиной, А.В. Мамай, Н.В. Гениковой, Н.И. Рыжковой, Р.П. Обабко, С.А. Мошникову, В.А. Харитонову, А.Н. Пеккоеву, В.А. Ананьеву, принимавшим непосредственное участие в организации и проведении совместных полевых работ, а также за их ценные комментарии и советы. Автор признателен коллективу Аналитической лаборатории ИЛ КарНЦ и лично К.М. Никеровой и Н.А. Галибиной за всестороннюю помощь в обработке материала и поддержку на всех этапах работы. Автор выражает благодарность научному руководителю А.М. Крышеню и Е.В. Шороховой за всестороннюю помощь в проведении исследования.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Крупные древесные остатки в лесных экосистемах таежной зоны (литературный обзор)

Рассмотрены вопросы экологической роли КДО в лесных экосистемах таежной зоны. Описаны особенности протекания процессов разложения КДО и факторы, регулирующие их интенсивность. Дана характеристика шкал стадий разложения и рассмотрены основные принципы количественной оценки скорости разложения КДО. Обобщена информация о роли дереворазрушающих и ксилофильных видов организмов и их сукцессий в разложении КДО. Обсуждены имеющиеся данные по динамике биогенных элементов в процессе разложения КДО.

### Глава 2. Объекты и методы исследования

#### 2.1 Общая характеристика пробных площадей

Основная часть исследования выполнена в Государственном природном заповеднике «Кивач» (Кондопожский район Республики Карелия: 62°16'05" с.ш., 33°58'49" в.д.) в среднетаежных ельниках черничных и кислично-черничных, приуроченных к подзолам иллювиально-железистым и элювиально-метаморфическим глееватым почвам.

Основные характеристики постоянных пробных площадей (ПП):

ПП №1. Площадь – 0,30 га. Тип леса – ельник черничный (*Piceetum myrtillosum*). Видовой состав древостоя – 8Е<sub>140-180</sub>1Б<sub>40-60</sub>1Ос<sub>70-80</sub>. Запас древостоя – 340 м<sup>3</sup>/га. Запас КДО – 97 м<sup>3</sup>/га, в том числе валежа – 87 м<sup>3</sup>/га.

ПП №2. Площадь – 0,38 га. Тип леса – ельник кислично-черничный (*Piceetum oxalidoso-myrtillosum*). Видовой состав древостоя – 6Е<sub>40-160</sub>3Ос<sub>70-80</sub>1Б<sub>70-80</sub>. Запас древостоя – 319 м<sup>3</sup>/га. Запас КДО – 162 м<sup>3</sup>/га, в том числе валежа – 138 м<sup>3</sup>/га.

ПП №3. Площадь – 0,38 га. Тип леса – ельник кислично-черничный (*Piceetum oxalidoso-myrtillosum*). Видовой состав древостоя – 5Е<sub>40-120</sub>5С<sub>120-220</sub>+Б<sub>10-50</sub>. Запас

древостоя – 478 м<sup>3</sup>/га. Запас КДО – 147 м<sup>3</sup>/га, в том числе валежа – 121 м<sup>3</sup>/га. Давность низового пожара – около 120 лет.

Исследование динамики физико-химических характеристик коры и древесины валежа *L. sibirica* проведено на территории Национального парка «Водлозерский», расположенном в средней тайге (Пудожский район Республики Карелия: 62°24'41" с.ш., 37°05'58" в.д.). Заложено девять временных круговых ПП постоянного радиуса. Общая площадь исследованной территории – 7 га. Тип леса – ельник кислично-черничный (*Piceetum oxalidoso-myrtillosum*). Видовой состав древостоя – 7Е<sub>90-220</sub> 2ЛЦ<sub>160-250</sub> 1С<sub>180-250</sub>+Б<sub>50-60</sub>+Ос<sub>50-60</sub>. Запас древостоя – 264 м<sup>3</sup>/га. Запас КДО – 167 м<sup>3</sup>/га, в том числе валежа – 118 м<sup>3</sup>/га. Почвы – подзолы иллювиально-гумусовые и иллювиально-железистые. Установленная давность двух последних пожаров – 119 и 111 лет.

## 2.2. Объекты исследования

В качестве объекта исследования выступал валеж основных лесообразующих видов среднетаежной подзоны – *Picea abies* Karst. (22 модельных ствола), *Pinus sylvestris* L. (18 стволов), *Betula* spp. (15 стволов), *Populus tremula* L. (18 стволов) и *Larix sibirica* Ledeb. (30 стволов). Давность валежа варьировала от 0 до 90 лет. Длина стволов варьировала от 10 до 30 м, диаметр ствола ( $D_{1,3м}$ ) – от 23 до 76 см.

## 2.3. Методика исследования

Сбор материала осуществляли в течение четырех полевых сезонов (2016-2019 гг.). Таксационные работы проводили в соответствии с общепринятой методикой (Анучин, 1982). На постоянных ПП производили сплошной пересчет всех типов КДО – лежащих и зависших стволов, сухостоя, пней, крупных ветвей. Запас валежа, сухостоя и пней на временных ПП измеряли трансектами длиной 50 м (Ståhl et al., 2001). Для сухостоя определяли высоту и диаметр на высоте 1,3 м.

Вычисление объема валежа (общего и отдельно в зависимости от видовой принадлежности и класса разложения) производили по формуле:

$$V_l = \left(\frac{\pi^2}{8} \sum d_i S\right) / L_j \quad 1)$$

где  $V_l$  – объем ствола валежа,  $d_i$  – диаметр ствола в месте пересечения трансекты (см),  $L_j$  – длина трансекты (в данном случае 50 м),  $S$  – площадь (в нашем случае 10000 м<sup>2</sup>).

Вычисления объема сухостоя производили по формуле:

$$V_{sn} = SHF \quad 2)$$

где  $V_{sn}$  – объем сухостоя,  $S$  – площадь поперечного сечения ствола на высоте 1,3 м (м<sup>2</sup>),  $H$  – высота ствола (м),  $F$  – видовое число ствола вида древесного растения (Кофман, 1986; Тетюхин и др., 2004).

Вычисления объема пней производили по формуле:

$$V_{st} = \frac{\pi h}{3} (R^2 + Rr + r^2) \quad 3)$$

где  $V_{st}$  – объем пня,  $h$  – высота пня (м),  $R$  и  $r$  – верхний и нижний диаметры пня (м), соответственно.

При исследовании скорости разложения валежа использовали метод «замены временных рядов пространственными» (Shorohova, Kapitsa, 2014). Датировку момента отмирания дерева и его перехода в состояние валежа осуществляли дендрохронологическими методами (Dynesius, Jonsson, 1991).

Модельные стволы валежа были условно разделены на секции длиной 1 м, каждая из которых анализировалась как отдельный объект. Для оценки влияния полога леса и положения валежа по отношению к поверхности почвы на показате-

ли его разложения для каждой секции определяли: а) положение относительно проекций крон деревьев полого леса (три категории – «крона», «край кроны», «окно») и подроста (две категории – «крона», «окно»), б) положение секции в модельном стволе (комель, средняя часть, вершина), в) положение относительно поверхности почвы, г) процент проективного покрытия коры, д) класс разложения древесины (по шкале Е.В. Шороховой с соавторами (2015)). Для каждой секции модельного ствола визуально оценивали тип гнили и процент повреждения коры и древесины валежа. Фиксировали наличие и положение других стволов валежа, имеющих контакт с модельными стволами.

#### 2.4. Отбор и анализ образцов

Образцы коры и древесины отбирали в нескольких повторностях с трех частей ствола (комель, средняя часть и вершина). Массу образца определяли в полевых условиях и после высушивания при  $+105^{\circ}\text{C}$ . Определяли базисную плотность коры и древесины в абсолютно сухом состоянии ( $\text{г/см}^3$ ). Объем абсолютно сухого образца рассчитывали методом гидростатического взвешивания (Полубояринов, 1976). Химический анализ образцов проведен в Центре коллективного пользования «Аналитическая лаборатория» ИЛ КарНЦ РАН. Концентрацию углерода и азота определяли с помощью анализатора CHNS/O Perkin Elmer 2400 Series II CHNS/O. Концентрацию фосфора определяли методом Дениже-Аткинса (СФ-2000), содержание целлюлозы и лигнина – гравиметрическим методом (TAPPI protocol, 2011). Концентрацию элемента на единицу объема рассчитывали делением значений его концентрации на единицу массы на значения объем образца.

#### 2.5 Статистический анализ данных

Статистическая обработка данных, а также создание графических материалов выполнены в программном пакете R (R Core Team, 2020). Все данные были проверены на нормальность распределения. Зависимости параметров разложения валежа и динамики его физико-химических характеристик от: а) фракции ствола (кора или древесина), б) видовой принадлежности, в) продолжительности разложения, г) диаметра ствола, д) части ствола (комель, средняя часть или вершина), е) типа валежа (ветровал или бурелом), ж) класса разложения и комбинаций этих параметров определяли с использованием теста ранговой корреляции Спирмена, дисперсионного анализа, обобщённых линейных моделей (*GLM*) и многогранового теста Дункана. Влияние полого леса на параметры разложения валежа определяли с использованием обобщенных линейных смешанных моделей (*GLMM*) с классом разложения в качестве фактора случайного влияния. Оптимальные модели отбирали на основе критериев отношения правдоподобия и информационных критериев Akaike (*AIC*). Скорость разложения коры и древесины, выраженную в значении константы разложения ( $k$ ,  $\text{год}^{-1}$ ), рассчитывали на основе экспоненциальной модели (Olson, 1963). Для анализа и группировки факторов, определяющих показатели разложения валежа, использовали метод «дерево классификации» (*CHAID*) (Wolter, Menzel, 2005) в статистическом пакете *ANSWERTREE* программы SPSS (SPSS Statistics, 2019).

### Глава 3. Влияние полого леса и положения валежа на показатели его разложения в среднетаежном еловом лесу

**Класс разложения древесины валежа.** Класс разложения древесины закономерно возрастал с увеличением продолжительности разложения ( $p < 0,001$ ) и зависел от положения ствола относительно поверхности почвы ( $p < 0,001$ ) (рис. 3.1).

Наиболее сильная зависимость от положения ствола относительно поверхности почвы проявлялась у валежа *P. abies* ( $R=-0,64$ ;  $p<0,001$ ), самая слабая – у *P. tremula* ( $R=-0,33$ ;  $p<0,001$ ). У валежа всех древесных видов, кроме *P. abies*, при схожей продолжительности разложения класс разложения древесины в вершинной части ствола был выше по сравнению с таковым в комлевой и средней частях ствола.

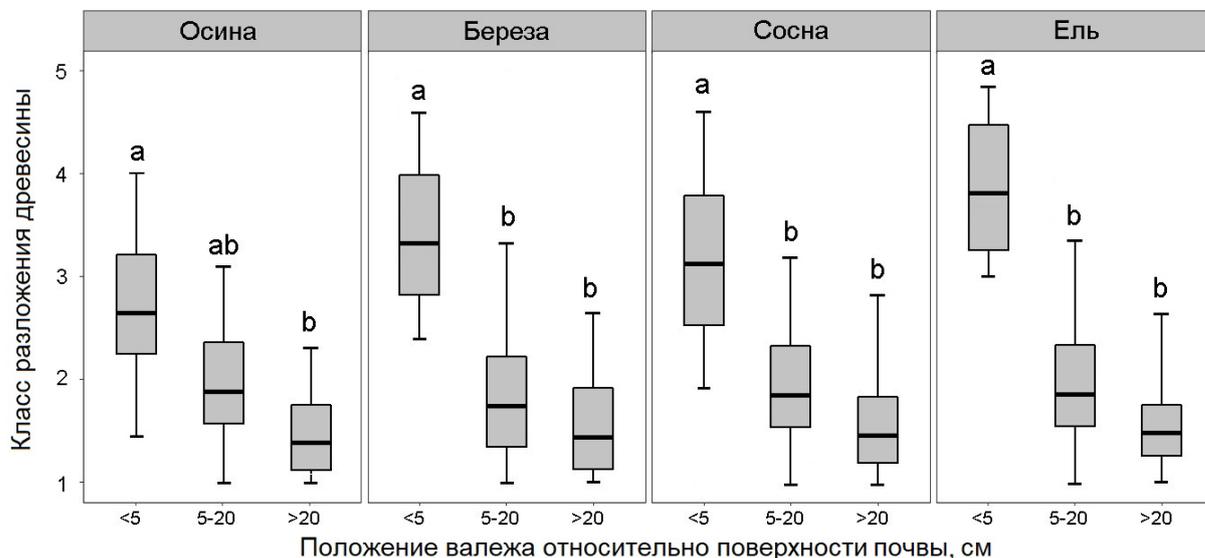


Рис. 3.1. Связь между положением секции валежа относительно поверхности почвы и классом разложения ее древесины. Буквами обозначены статистически значимые отличия между группами на основе дисперсионного анализа и теста Дункана. Показаны стандартная ошибка среднего и доверительный интервал.

На основе анализа CHAID установлено, что продолжительность разложения – наиболее значимый фактор, определяющий класс разложения древесины валежа ( $p<0,001$ ). Выделено семь этапов разложения: < 4 лет, 4-7 лет, 8-12 лет, 13-18 лет, 19-23 года, 24-40 лет, > 40 лет. На этапе 13-18 лет наблюдались различия между древесными видами ( $p<0,01$ ): периферические слои древесины валежа *Betula* spp. и *P. abies* разлагались быстрее по сравнению с таковыми у *P. tremula* и *P. sylvestris*. На этапе 19-23 лет статистически значимо влияние положения валежа относительно поверхности почвы ( $p<0,001$ ). На других этапах значимое влияние этого фактора не выявлено.

**Степень фрагментации коры валежа.** Степень фрагментации коры валежа *Betula* spp. была слабо связана с продолжительностью и классом разложения древесины валежа (рис. 3.2), а также его положением относительно поверхности почвы. Для валежа *P. tremula* ( $R=0,33$ ;  $p<0,001$ ) и *P. abies* ( $R=0,62$ ;  $p<0,001$ ) была характерна сопряженность процессов разложения древесины и фрагментации коры: с увеличением класса разложения площадь проективного покрытия коры постепенно уменьшалась (рис. 3.2). Фрагментация коры свежего валежа *P. tremula* в вершинной части ствола была связана с ее объеданием млекопитающими. Фрагментация коры валежа *P. abies* происходила относительно равномерно по длине ствола и зависела от положения ствола относительно поверхности почвы ( $R=-0,50$ ;  $p<0,001$ ). Валеж *P. sylvestris* терял значительную часть коры в течение первых 5-10 лет с момента отмирания дерева. При этом степень фрагментации коры была в среднем выше в вершинной части ствола ( $R=0,35$ ;  $p<0,001$ ).

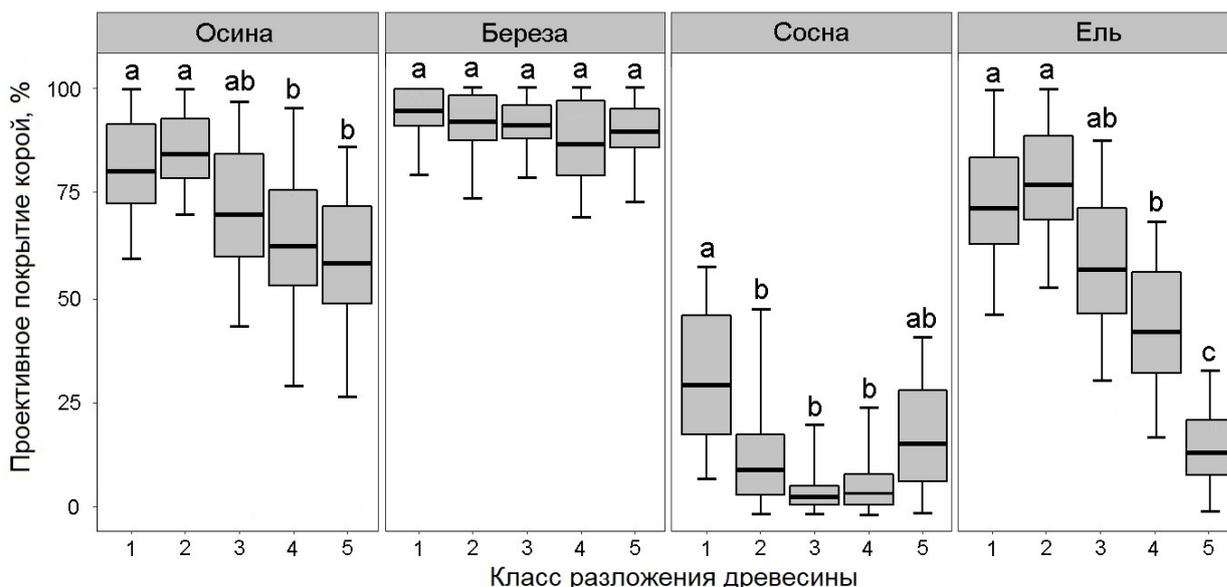


Рис. 3.2. Связь между степенью фрагментации коры и классом разложения древесины валежа. Буквами обозначены статистически значимые отличия между группами на основе дисперсионного анализа и теста Дункана. Показаны стандартная ошибка среднего и доверительный интервал.

Влияние полога леса на степень фрагментации коры было статистически значимым для валежа всех древесных видов, кроме *Betula* spp. Степень фрагментации коры валежа *P. tremula* была значимо выше в окнах полога леса ( $p=0,001$ ). У валежа *P. sylvestris* наибольший процент коры сохранялся под низкорасположенными кронами подроста ( $p=0,003$ ). У валежа *P. abies* наибольшая интенсивность фрагментации коры отмечена под пологом леса ( $p=0,001$ ).

На основе анализа CHAID установлено, что видовая принадлежность – наиболее значимый фактор, влияющий на степень фрагментации коры валежа ( $p<0,001$ ). Для валежа *P. tremula* выделено три этапа – < 5 лет, 5-12 лет и > 12 лет, характеризующиеся последовательным процессом потери коры по мере разложения валежного ствола. Для валежа *P. sylvestris* выделены следующие этапы: < 7 лет, 7-23 года, > 23 лет. Положение валежа относительно поверхности почвы оказывало значимое влияние на процесс фрагментации коры на начальном этапе ( $p<0,001$ ): на зависших стволах отслаивание коры происходило более крупными фрагментами. На более поздних этапах на валеже *P. sylvestris* сохранялось не более 10% от исходного количества коры ствола. Для валежа *P. abies* выделено четыре этапа – < 4 лет, 4-8 лет, 8-23 года, > 23 лет. На этапе 8-23 года значимым фактором становилось положение валежа относительно поверхности почвы ( $p<0,001$ ) – зависшие стволы имели бóльший процент оставшейся коры. На всех рассмотренных этапах влияние полога леса и крон подроста не было статистически значимым и не было включено в модель.

#### Глава 4. Изменение физико-химических характеристик коры и древесины в процессе разложения валежа

**Базисная плотность.** Значения базисной плотности коры до начала разложения убывали в ряду: *Betula* spp. ( $0,721 \text{ г/см}^3$ ) > *P. abies* ( $0,660 \text{ г/см}^3$ )  $\geq$  *P. tremula* ( $0,634 \text{ г/см}^3$ ) > *L. sibirica* ( $0,549 \text{ г/см}^3$ ) > *P. sylvestris* ( $0,498 \text{ г/см}^3$ ). Вариация этого параметра по длине ствола не была статистически значимой. Контрольные значения базисной плотности древесины были ниже таковых в коре у всех рассматрива-

емых видов, кроме *L. sibirica*. Значения этого показателя убывали в ряду: *L. sibirica* (0,582 г/см<sup>3</sup>) ≥ *Betula* spp. (0,518 г/см<sup>3</sup>) > *P. abies* (0,447 г/см<sup>3</sup>) > *P. tremula* (0,431 г/см<sup>3</sup>) > *P. sylvestris* (0,418 г/см<sup>3</sup>).

В процессе разложения базисная плотность коры валежа *Betula* spp., *P. sylvestris* и *P. abies* практически не изменялась (рис. 4.1). Снижение этого показателя на 25% наблюдалось в коре валежа *P. tremula* 4-го и 5-го классов разложения. Базисная плотность коры валежа *L. sibirica* постепенно снижалась в процессе разложения. Базисная плотность древесины снижалась у валежа всех видов (рис. 4.1). Наибольшая ее потеря отмечена в древесине валежа *P. tremula* 4-го и 5-го классов разложения. В валеже *Betula* spp. этот показатель снижался на 50%, в древесине валежа *P. sylvestris* и *L. sibirica* – на 65% в 5-м классе разложения. В валеже *P. abies* базисная плотность древесины снижалась на 50% и 75% в 4-м и 5-м классах разложения, соответственно. У валежа поздних классов разложения всех древесных видов, кроме *P. abies*, наблюдалась широкая вариация значений базисной плотности древесины как по длине, так и поперечному сечению валежного ствола.

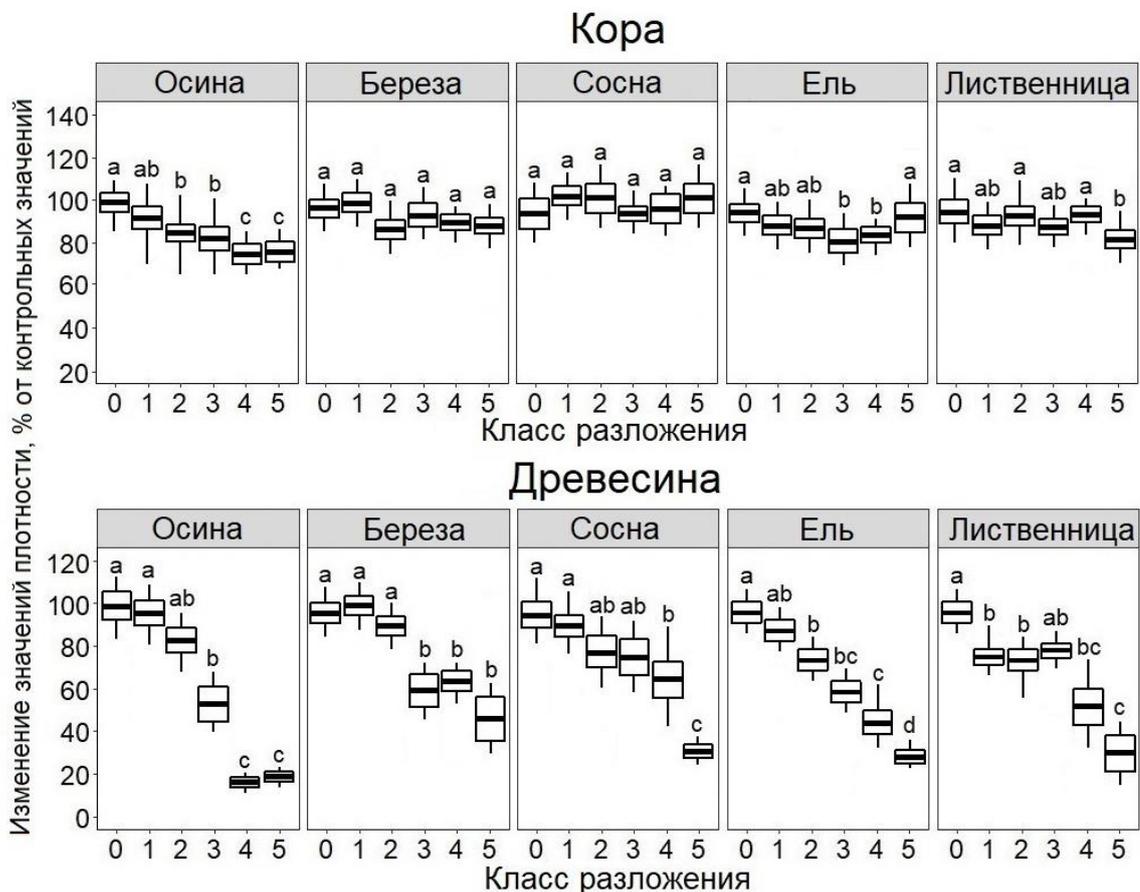


Рис. 4.1. Изменение базисной плотности коры и древесины валежа рассматриваемых видов в зависимости от класса разложения. Буквами обозначены статистически значимые различия по классам разложения.

**Углерод (C).** Кора *L. sibirica* имела наименьшие исходные значения концентрации C на единицу массы и объема (39,3 и 21,6%, соответственно). Для коры *P. tremula* эти значения составили 41,7 и 26,4%, соответственно. Различия в значениях концентрации C на единицу массы между корой *Betula* spp., *P. sylvestris* и *P. abies* не были статистически значимыми (в среднем ~47%). Значения концентрации C на единицу объема в коре *P. sylvestris* были меньше (23,6%) по сравнению с таковыми

у *Betula* spp. и *P. abies* (~32%). Значения концентрации С в расчете на единицу массы и объема в древесине распределились в следующем порядке: *L. sibirica* (49,0 и 28,5%, соответственно) > *Betula* spp. (45,8 и 23,3%) > *P. sylvestris* (44,0 и 18,0%) ≥ *P. tremula* (43,3 и 18,3%) ≥ *P. abies* (42,7 и 19,4%).

В процессе разложения концентрация С на единицу массы не изменялась в коре валежа *P. tremula* и *P. abies* и лишь незначительно возрастала у *Betula* spp. и *L. sibirica* (рис. 4.2). В валеже *P. sylvestris* этот показатель уменьшался на 20% во 2-м классе разложения и в дальнейшем оставался без изменений. Концентрация С на единицу объема достоверно не изменялась в коре валежа *Betula* spp., *P. sylvestris* и *L. sibirica*. В валеже *P. tremula* и *P. abies* наблюдалось снижение этого показателя. Концентрация С на единицу массы значимо не изменялась в древесине валежа всех рассматриваемых видов, кроме *Betula* spp. (рис. 4.2). В расчете на единицу объема этот показатель уменьшался в валеже *Betula* spp., *P. sylvestris* и *P. abies* на 60%, в валеже *L. sibirica* – на 70%, в валеже *P. tremula* – на 80% (рис. 4.2).

**Азот (N).** Контрольные значения концентрации N на единицу массы и объема убывали в следующем ряду: *Betula* spp. (0,95 и 0,69%, соответственно) > *P. tremula* (0,74 и 0,46%) > *P. sylvestris* и *P. abies* (0,61 и 0,31%) > *L. sibirica* (0,20 и 0,11%). Содержание N в коре увеличивалось при увеличении доли флоэмы. Значения концентрации N на единицу массы и объема древесины были значительно ниже, чем в коре, и убывали в ряду: *Betula* spp. (0,08 и 0,04%, соответственно) ≥ *L. sibirica* (0,07 и 0,04%) ≥ *P. sylvestris* и *P. abies* (0,05 и 0,02%) > *P. tremula* (0,03 и 0,01%).

В процессе разложения концентрация N на единицу массы коры валежа возрастала (рис. 4.2). В коре валежа *P. tremula* этот показатель увеличивался двукратно на начальном этапе разложения. В коре валежа *Betula* spp. отмечалось увеличение этого показателя на 80% в 5-м классе разложения. В коре валежа *P. sylvestris*, *P. abies* и *L. sibirica* увеличение концентрации N на единицу массы достигало 280, 370 и 440%, соответственно. Концентрация N на единицу объема незначительно изменялась в коре валежа лиственных видов, демонстрируя высокую вариацию значений. Возрастание концентрации N на единицу объема в коре валежа 4-го и 5-го классов разложения отмечено у *P. sylvestris* (на 80%), *P. abies* (на 130%) и *L. sibirica* (на 260%). В древесине наиболее интенсивное увеличение концентрации N на единицу массы наблюдалось в валеже *P. tremula* (рис. 4.2). В валеже *L. sibirica* отмечено 3-кратное увеличение этого показателя, в валеже *Betula* spp. – до 4-х раз, в валеже *P. sylvestris* и *P. abies* – до 8-ми раз. Концентрация N на единицу объема значимо не изменялась в древесине валежа *L. sibirica* и 2-кратно возрастала в древесине валежа *P. tremula* и *P. sylvestris*. В валеже *Betula* spp. увеличение этого показателя достигало 2,5 раз, в валеже *P. abies* – 3-х раз (рис. 4.2). Полученные закономерности с высокой вероятностью указывают на то, что увеличение концентраций N в процессе разложения валежа обусловлено не только потерями С, но и в значительной степени транслокацией N дереворазрушающими грибами (Boddy, Watkinson, 1995), а также деятельностью азотофиксирующих бактерий, ассоциированных с эпиксильной растительностью (Rinne et al., 2016).

**Фосфор (P).** Наибольшие контрольные значения концентрации P в коре на единицу массы отмечены у *P. tremula* (0,051%), различия между остальными видами не были статистически значимы и составили 0,035, 0,036 и 0,042% для *Betula* spp., *P. sylvestris* и *P. abies*, соответственно. Контрольные значения концентрации P в коре в расчете на единицу объема убывала в ряду: *P. tremula* (0,032%) > *Betula* spp. (0,026%) ≥ *P. abies* (0,024%) ≥ *P. sylvestris* (0,021%). Наибольшие контрольные

значения концентрации Р в древесине отмечены у *Betula* spp. и *P. sylvestris* (в среднем 0,015 и 0,007% для значений на единицу массы и объема, соответственно), несколько меньшие – у *P. abies* (0,011 и 0,004%, соответственно) и *P. tremula* (0,008% и 0,003%).

В процессе разложения концентрация Р в коре на единицу массы достоверно не изменялась в валеже *P. tremula* и *P. sylvestris*, широко варьировала с общей тенденцией к повышению в валеже *Betula* spp. и постепенно увеличивалась в валеже *P. abies* (рис. 4.2). Динамика концентрации Р в коре в расчете на объем, в целом, соответствовала тенденциям, описанным выше. Исключением являлась кора валежа *P. tremula* – в процессе разложения этот показатель снижался на 50%. Наибольшее увеличение концентрации Р на единицу массы (до 6-ти раз) наблюдалось в древесине валежа *Betula* spp. и *P. tremula* (рис. 4.2). В древесине валежа *P. sylvestris* и *P. abies* прирост составил 2,5 и 5 раз, соответственно. Концентрация Р на единицу объема в древесине валежа *P. tremula* увеличилась в 3,5 раза в 3-м классе разложения и впоследствии снижалась до исходного уровня. В древесине валежа *Betula* spp. и *P. sylvestris* это показатель практически не изменялся, в древесине валежа *P. abies* – увеличивался 2-кратно.

**Значения С:N, С:Р и N:Р.** Контрольные значения С:N в коре было наибольшими у *L. sibirica* (235:1) и значимо не различались у других видов (61:1, 51:1, 82:1, 77:1 для *P. tremula*, *Betula* spp., *P. sylvestris* и *P. abies*, соответственно). По сравнению с корой, в древесине всех рассматриваемых видов значения С:N были ниже. Этот показатель был наименьшим у *Betula* spp. (622:1) и *L. sibirica* (813:1), несколько выше у *P. sylvestris* и *P. abies* (1453:1 и 1590:1, соответственно) и наибольшим у *P. tremula* (2358:1). Контрольные значения С:Р в коре уменьшались в ряду: *Betula* spp. (1498:1)  $\geq$  *P. abies* (1343:1)  $>$  *P. sylvestris* (1145:1)  $>$  *P. tremula* (928:1). В древесине наибольшие исходные значения С:Р отмечены у *P. tremula* (6995:1) и *P. abies* (4628:1) и несколько меньшие – у *Betula* spp. и *P. sylvestris* (3396:1 и 3442:1, соответственно). Контрольные значения N:Р в коре *Betula* spp. и *P. tremula* составили 14,4:1 и 12:1, соответственно. В коре хвойных видов этот показатель был ниже – 9,9:1 и 8,9:1 у *P. sylvestris* и *P. abies*, соответственно. В древесине исходные значения N:Р убывали в ряду: *Betula* spp. (5,3:1)  $\geq$  *P. abies* (4,1:1)  $>$  *P. tremula* (3,8:1)  $>$  *P. sylvestris* (3,1:1).

В процессе разложения значения С:N в коре валежа лиственных видов изменялись незначительно. У хвойных видов этот показатель уменьшался в среднем на 60%. По истечению 45-летнего периода разложения значения С:N в коре валежа лиственных и хвойных видов составили около 27:1 и 36:1. Значения С:Р значимо не изменялись в коре валежа *P. tremula* и *P. sylvestris* и достоверно уменьшались в коре валежа *Betula* spp. 5-го класса разложения. В валеже *P. abies* уменьшение значений С:Р в коре наблюдалось еще на начальном этапе разложения. В древесине валежа всех рассматриваемых видов значения С:N и С:Р снижались в процессе разложения. В противоположность этому, значения N:Р увеличивались в процессе разложения – до 2-х раз в коре и от 1,5 до 2,7 раза в древесине валежа. Полученные результаты позволяют предположить, что на начальном этапе разложения интенсивность этого процесса в коре в большей степени лимитирована исходно низкими концентрациями N, на более позднем этапе – недостаточной концентрацией Р. В то же время, интенсивность разложения древесины в большей степени ограничена относительно низкими концентрациями N, накопление которого происходит на протяжении практически всего периода существования валежа.

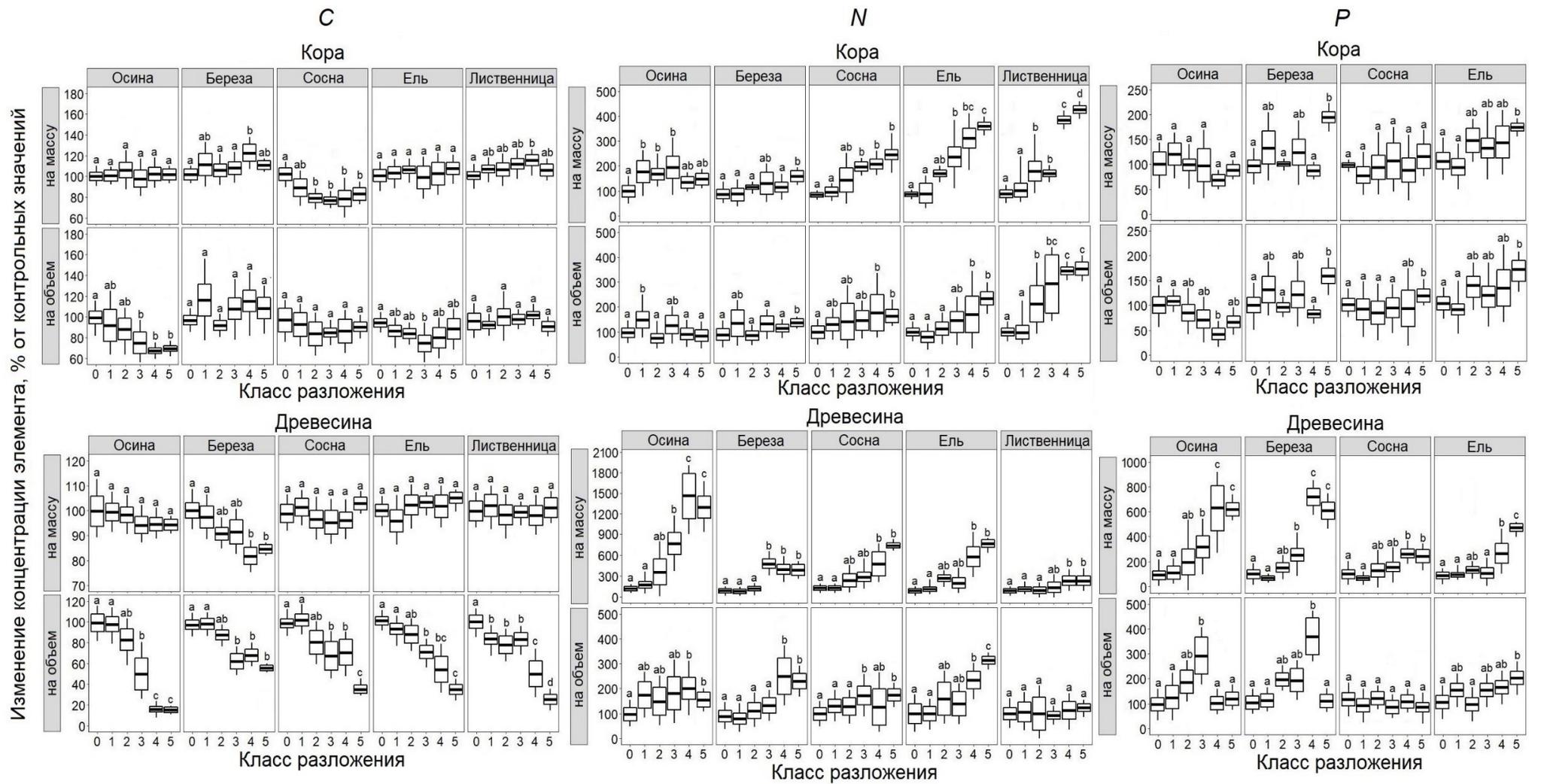


Рис. 4.2. Динамика содержания С, N и Р в коре и древесине валежа рассматриваемых видов в зависимости от класса разложения. Буквами обозначены статистически значимые различия по классам разложения на основе анализ *GLM*.

**Целлюлоза и лигнин.** Контрольные значения концентрации целлюлозы в древесине на единицу массы были выше у хвойных видов по сравнению с лиственными. Значения убывали в ряду: *P. abies* (51,8%) > *P. sylvestris* (49,6%) ≥ *P. tremula* (48,1%) > *Betula* spp. (44,9%). В расчете на единицу объема, этот показатель значительно не различался у *Betula* spp. и *P. abies* (~23,3%) и был выше по сравнению с таковым у *P. tremula* и *P. sylvestris* (~20,5%). Контрольные значения концентрации лигнина на единицу массы древесины были выше у хвойных (25,8 и 26,4% для *P. sylvestris* и *P. abies*, соответственно) по сравнению с лиственными (20,0 и 21,7% для *P. tremula* и *Betula* spp., соответственно). В расчете на единицу объема, концентрация лигнина имела сходные значения в древесине *Betula* spp., *P. sylvestris* и *P. abies* (~11%) и была ниже у *P. tremula* (8,6%).

В процессе разложения концентрации целлюлозы на единицы массы и объема снижались в древесине валежа всех видов (рис. 4.3). На начальном этапе разложения (1-2 классы разложения) этот показатель значительно не изменялся. В 4-м и 5-м классах разложения он уменьшался в валеже *P. tremula* на 50 и 45%, *Betula* spp. – на 30 и 18%, *P. sylvestris* – на 40 и 80%, *P. abies* – на 60 и 80%, соответственно. Концентрация целлюлозы в древесине в расчете на единицу объема уменьшалась в валеже *P. tremula*, *P. sylvestris* и *P. abies* в среднем на 90%. В валеже *Betula* spp. наблюдалось снижение этого показателя на 50% и 30% в 3-м и 5-м классах разложения, соответственно.

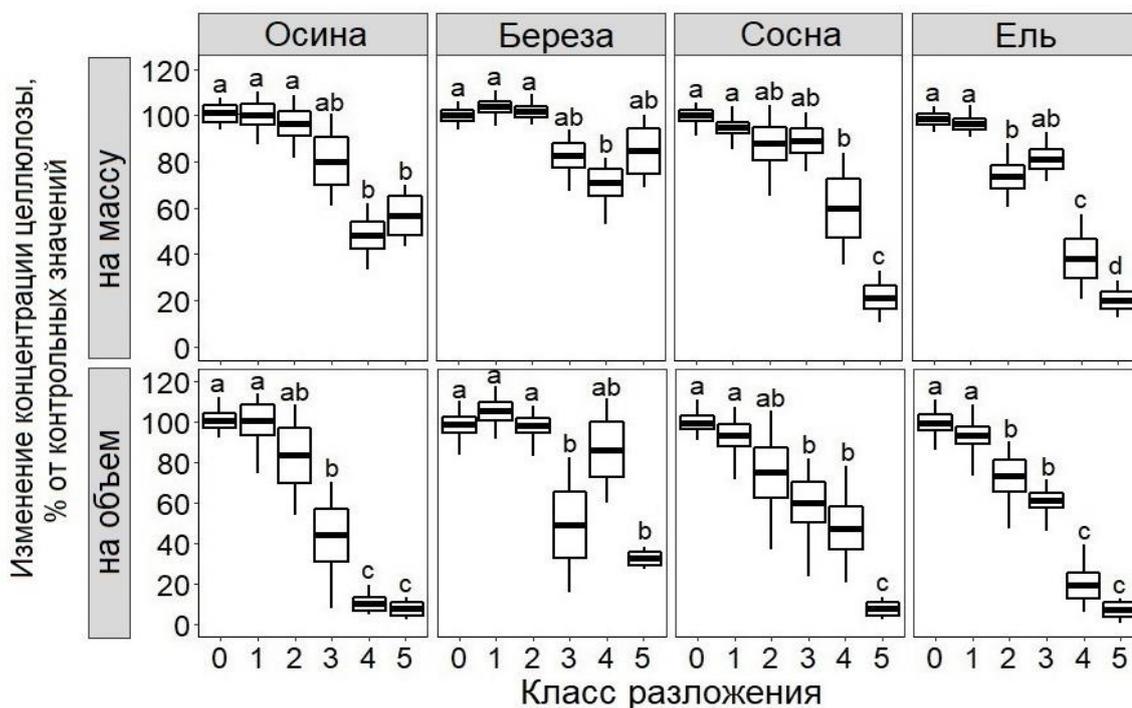


Рис. 4.3. Динамика содержания целлюлозы в древесине валежа рассматриваемых видов в зависимости от класса разложения. Буквами обозначены статистически значимые различия по классам разложения

В процессе разложения концентрация лигнина на единицу массы в валеже *Betula* spp. увеличивалась незначительно, в древесине валежа *P. tremula* – возрастала 2-кратно. Увеличение концентрации лигнина на единицу массы в древесине валежа хвойных видов 5-го класса разложения составило 140 и 175% для *P. sylvestris* и *P. abies*, соответственно. Концентрация лигнина на единицу объема значительно

снижалась (на 70%) в древесине валежа *P. tremula*. В валеже *Betula* spp. снижение этого показателя (на 30%) отмечено только в 3-м классе разложения. В древесине *P. sylvestris* концентрация лигнина на единицу объема снижалась на 30% в 5-м классе разложения. В валеже *P. abies* изменения этого показателя обнаружено не было (рис. 4.4).

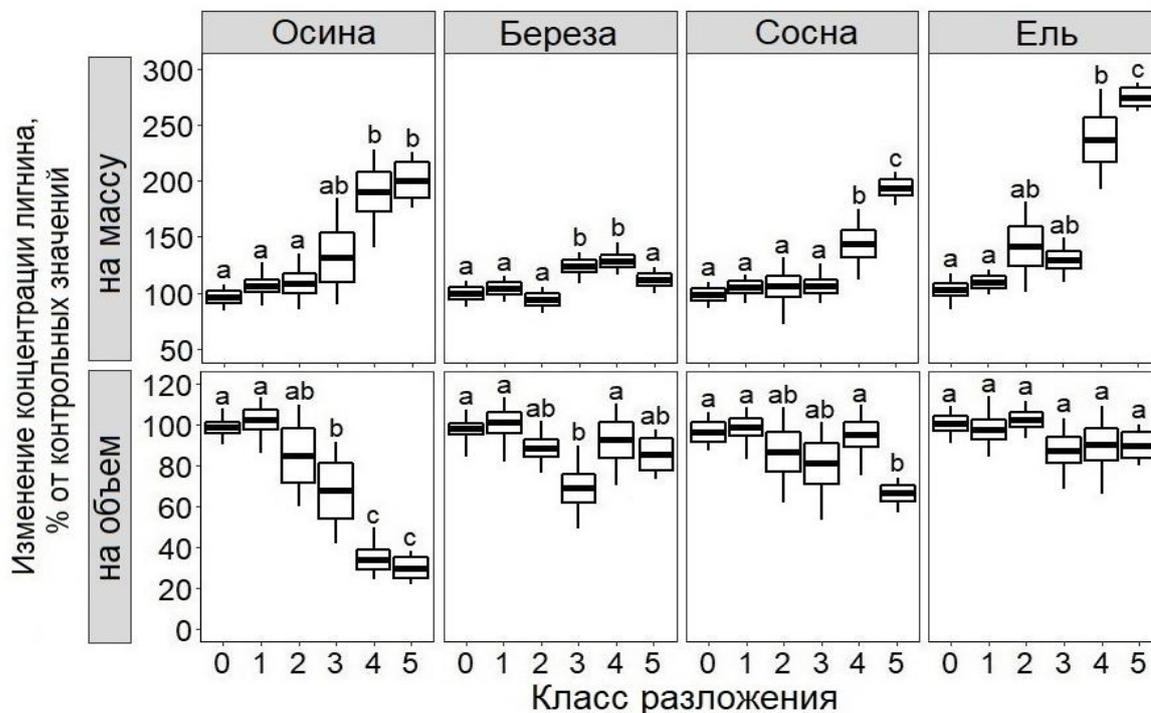


Рис. 4.4. Динамика содержания лигнина в древесине валежа рассматриваемых видов в зависимости от класса разложения. Буквами обозначены статистически значимые различия по классам разложения

**Взаимосвязь физико-химических характеристик валежа.** Изменение базисной плотности древесины, а также динамика содержания N, P, целлюлозы и лигнина были в значительной степени взаимосвязаны между собой. У валежа всех рассматриваемых видов концентрация N в древесине отрицательно коррелировала со значениями базисной плотности ( $R=-0,57$ ;  $p<0,001$ ) и концентрацией целлюлозы ( $R=-0,64$ ;  $p<0,001$ ) и положительно – с концентрацией лигнина ( $R=0,50$ ;  $p<0,001$ ). Схожие закономерности были отмечены для концентрации P. Содержание целлюлозы отрицательно коррелировало с содержанием лигнина ( $R=-0,84$ ;  $p<0,001$ ). Отношение содержания целлюлозы к лигнину в древесине уменьшалось в процессе разложения параллельно со снижением ее базисной плотности ( $R=0,56$ ;  $p<0,001$ ) и относительным увеличением содержания в ней N ( $R=-0,55$ ;  $p<0,001$ ) и P ( $R=-0,39$ ;  $p<0,001$ ). В коре валежа описанных выше закономерностей обнаружено не было.

В древесине *P. abies* было обнаружено увеличение скорости потери базисной плотности параллельно с увеличением концентрации N ( $p=0,017$ ). В валеже других видов схожих закономерностей не наблюдалось, что, вероятно, связано с меньшей интенсивностью накопления N в древесине. Скорость потери базисной плотности коры валежа исследуемых видов не изменялась и не зависела от рассматриваемых физико-химических характеристик. Скорость потери C в коре снижалась совместно с увеличением концентраций N и P в ней у валежа только хвойных видов ( $p=0,015$ ).

и 0,011 для *P. sylvestris* и *P. abies*, соответственно), что не было характерно для коры валежа лиственных, а также для древесины валежа всех видов.

**Модели динамики запасов биогенных элементов на уровне ствола.** Значения констант потери массы коры ствола увеличивались в ряду: *L. sibirica* ( $-0,070 \text{ год}^{-1}$ )  $\leq$  *Betula* spp. ( $-0,080 \text{ год}^{-1}$ )  $\leq$  *P. tremula* ( $-0,092 \text{ год}^{-1}$ )  $<$  *P. abies* ( $-0,140 \text{ год}^{-1}$ )  $<$  *P. sylvestris* ( $-0,290 \text{ год}^{-1}$ ). Этот показатель в наибольшей степени определялся фрагментацией, отслаиванием и опадением коры с поверхности валежа. Период потери 95% массы коры валежа составил для *L. sibirica* – 43 года, для *Betula* spp. – 37 лет, для *P. tremula* – около 33 лет, для *P. abies* – 21 год, для *P. sylvestris* – около 10 лет. Константа потери массы древесины ствола увеличивалась в следующем порядке: *L. sibirica* ( $-0,017 \text{ год}^{-1}$ )  $<$  *P. sylvestris* ( $-0,025 \text{ год}^{-1}$ )  $\leq$  *P. abies* ( $-0,028 \text{ год}^{-1}$ )  $\leq$  *Betula* spp. ( $-0,032 \text{ год}^{-1}$ )  $<$  *P. tremula* ( $-0,037 \text{ год}^{-1}$ ). Период потери 95% массы древесины валежа составил для *L. sibirica* – 175 лет, *P. sylvestris* – 120 лет, *P. abies* – 110 лет, *Betula* spp. – 95 лет, *P. tremula* – 80 лет. Эти данные позволяют предположить более важную роль хвойных видов древесных растений в долговременном депонировании углерода в сравнение с лиственными видами.

Скорость потери С в коре валежа в процессе разложения соответствовала скорости потери массы этой фракции валежного ствола. Скорость потери С в древесине либо соответствовала, либо была несколько выше скорости потери массы древесины на уровне ствола. Константы потери запаса С в древесине валежа *P. tremula* и *Betula* spp. составили около  $-0,040 \text{ год}^{-1}$ . В валеже *P. abies*, *P. sylvestris* и *L. sibirica* этот показатель был ниже и составил  $-0,029$ ,  $-0,023$  и  $-0,020 \text{ год}^{-1}$ , соответственно (рис. 4.5).

Динамика запасов N и P в процессе разложения валежа существенно различалась между фракциями ствола. В коре наблюдалась экспоненциальное уменьшение запасов этих элементов с интенсивностью, схожей с таковой для потери массы коры (рис. 4.5). Несмотря на относительно небольшой вклад коры в массу и объем древесного ствола, ее вклад в запасы N и P до начала разложения был достаточно велик и составлял для *P. tremula* – 80 и 44%, *Betula* spp. – 63 и 26%, *P. sylvestris* – 60 и 19%, *P. abies* – 66 и 42%, соответственно. В процессе разложения запас N в древесине валежа *P. tremula*, *P. sylvestris* и *L. sibirica* увеличивался незначительно и составил в среднем 0,11, 0,22 и 0,41 кг/м<sup>3</sup>, соответственно. В древесине валежа *Betula* spp. этот показатель увеличивался от исходных 0,29 до 0,56 кг/м<sup>3</sup>, у *P. abies* – от исходных 0,13 до 0,60 кг/м<sup>3</sup>. Запас P в древесине валежа *P. tremula* сохранялся на уровне 0,04 кг/м<sup>3</sup>, у *P. sylvestris* – снижался от исходных 0,07 до 0,04 кг/м<sup>3</sup>. Запас P в древесине возрастал в валеже *Betula* spp. от исходных 0,06 до 0,18 кг/м<sup>3</sup>, в валеже *P. abies* – от исходных 0,02 до 0,14 кг/м<sup>3</sup> (рис. 4.5).

Фрагментация коры и ее переход в горизонт подстилки не позволяют рассматривать древесную кору в качестве долговременного пула N и P, несмотря на относительно высокие исходные концентрации и интенсивное накопление этих элементов в процессе разложения. Вероятно, в рамках биогеохимического круговорота кора валежа, в частности, хвойных видов имеет большее значение в качестве составной части лесной подстилки. Длительное высвобождение С, а также накопление и сохранение N и P в древесине валежа позволяет предположить значимую роль этой фракции ствола в качестве долговременного пула биогенных элементов в валеже в масштабе лесного биогеоценоза.

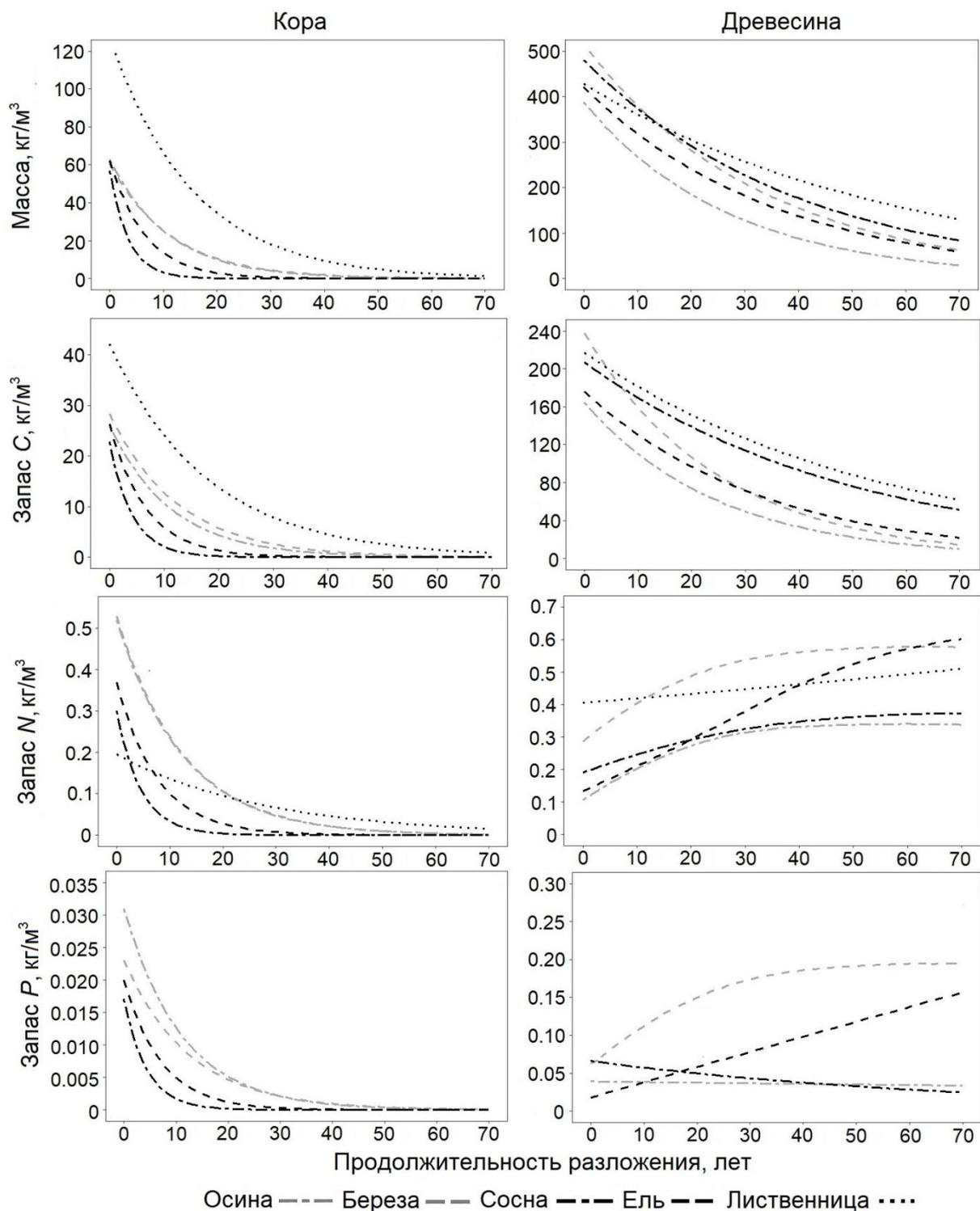


Рис. 4.5. Модели потери массы коры и древесины, а также динамики запасов С, N и P в них в процессе разложения валежа на уровне ствола (в пересчете на 1 м<sup>3</sup>).

### Глава 5. Запасы биогенных элементов в валеже в условиях среднетаежного ельника

В среднетаежных относительно разновозрастных ельниках заповедника «Кивач» валеж являлся наиболее представленным типом КДО по запасу – его вклад варьировал от 82 до 91% в зависимости от ПП. Соотношение запасов лежащих и за-

висших стволов в составе валежа на разных ПП отличалось: №1 – 5,7/1, №2 – 3,6/1, №3 – 0,6/1 (рис. 5.1).



Рис. 5.1. Запасы (м³/га) различных типов КДО (валеж, включая валежные и зависшие стволы, пни и сухостой) на исследуемых пробных площадях (заповедник «Кивач»).

Распределение запасов валежа по видовой принадлежности и классам разложения определялось составом древостоя, его возрастной структурой, а также историей естественных нарушений. На всех исследованных ПП значительный вклад по запасу вносил валеж *P. abies* 5-го класса разложения, что подтверждает доминирование этого вида в составе древостоя на протяжении длительного периода его существования (рис. 5.2).

Распределение запасов С, N и P в валеже отражало закономерности распределения соотношений запасов коры и древесины, зависящих от вида дерева и класса разложения. При увеличении запасов валежа поздних классов разложения вклад коры в запасы биогенных элементов закономерно уменьшался. Распределение по древесным видам имело меньшее значение: его влияние было обусловлено видоспецифичными закономерностями фрагментации и опадения коры. Запасы С в коре валежа были значительно ниже таковых в древесине: с каждым последующим классом разложения эти различия возрастали у всех рассматриваемых видов (рис. 5.2). Вклад коры в запасы N и P также уменьшался по мере увеличения доли сильноразложившихся стволов валежа.

В условиях среднетаежного старовозрастного ельника общие запасы С в валеже в зависимости от ПП варьировали от 15065 до 20843 кг/га, запасы N – от 45 до 62 кг/га, запасы P – от 6,4 до 8,3 кг/га. Эти значения, в целом, были ниже таковых, отмеченных для стволовой части живых деревьев древостоя. Запасы С в коре и древесине валежа были, соответственно, в 13,9 и 4,7 раза ниже по сравнению с этими показателями в стволах живых деревьев. Схожие различия были характерны и для других элементов: для N различия составили 10,6 и 2,1 раза, для P – 10,0 и 2,9 раза для коры и древесины, соответственно. Вклад коры в общие запасы С, N и P в валеже был 3, 5 и 3,6 раза ниже по сравнению с этим показателем у живых деревьев из состава древостоя. Это было обусловлено значительными запасами валежа поздних классов разложения с сильно фрагментированной корой или полным ее отсутствием.

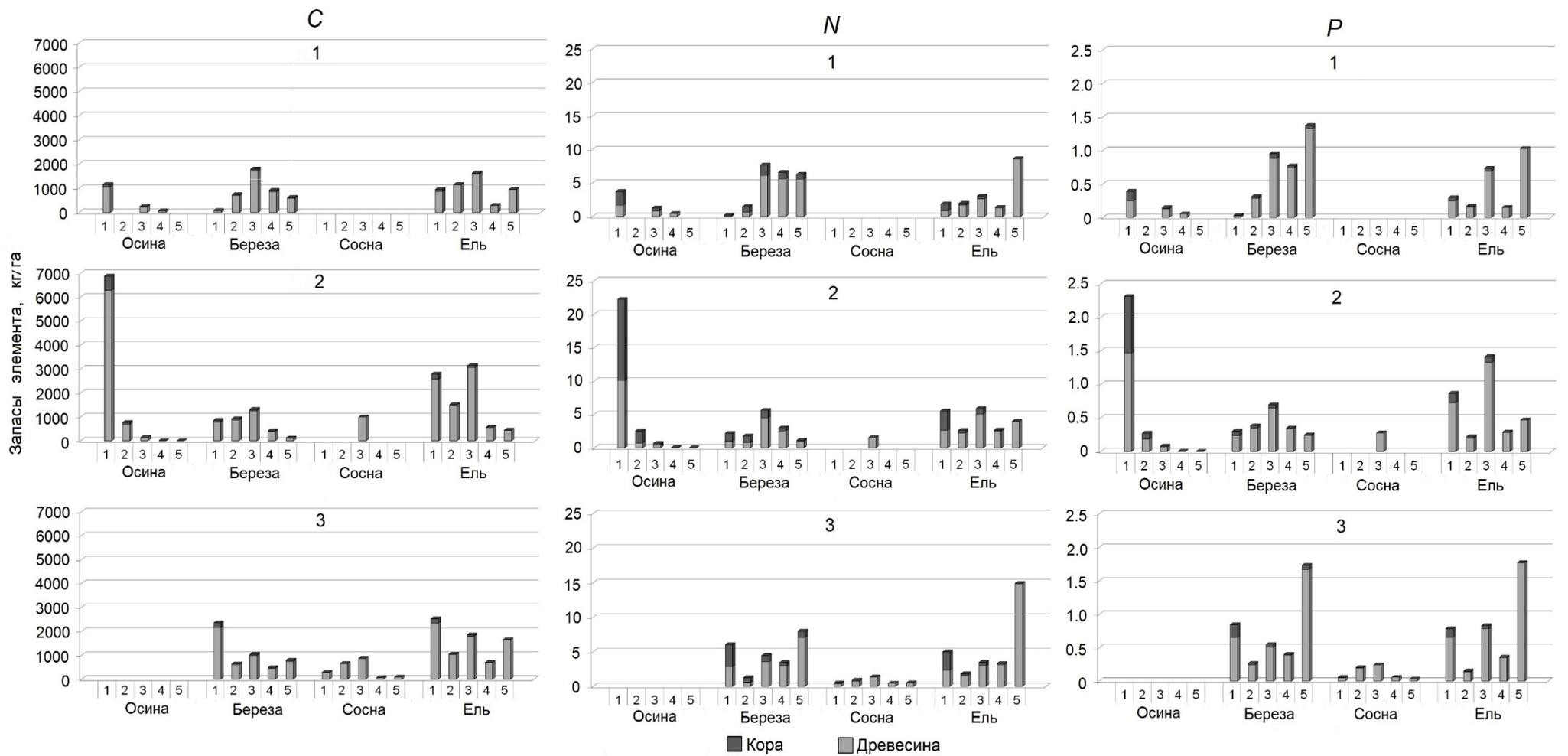


Рис. 5.2. Запасы C, N и P (кг/га) в коре и древесине валежа с распределением по древесным видам и классам разложения в масштабе лесного биогеоценоза (заповедник «Кивач»). Цифрами 1, 2, 3 показан номер пробной площади (ПП), цифрами 1, 2, 3, 4, 5 по оси абсцисс – класс разложения валежа.

Общие запасы С, N и Р в основных компонентах биогеоценоза – валеже, стволовой части живых деревьев древостоя, а также лесной подстилке и 25-сантиметровом слое почвы (по данным Н.Г. Федорец и др. (2006)), составили приблизительно 185,7, 6,5 и 0,51 т/га, соответственно (рис. 5.3). Вклад валежа в общие запасы рассматриваемых биогенных элементов на уровне биогеоценоза был значительно ниже по сравнению с другими его компонентами: значения составили 8,4%, 0,8% и 1,7% от общих запасов С, N и Р, соответственно. Валеж имел значительно меньшие запасы указанных элементов по сравнению с лесной подстилкой: различия составили в среднем 2, 17 и 2,3 раза для запасов С, N и Р, соответственно.

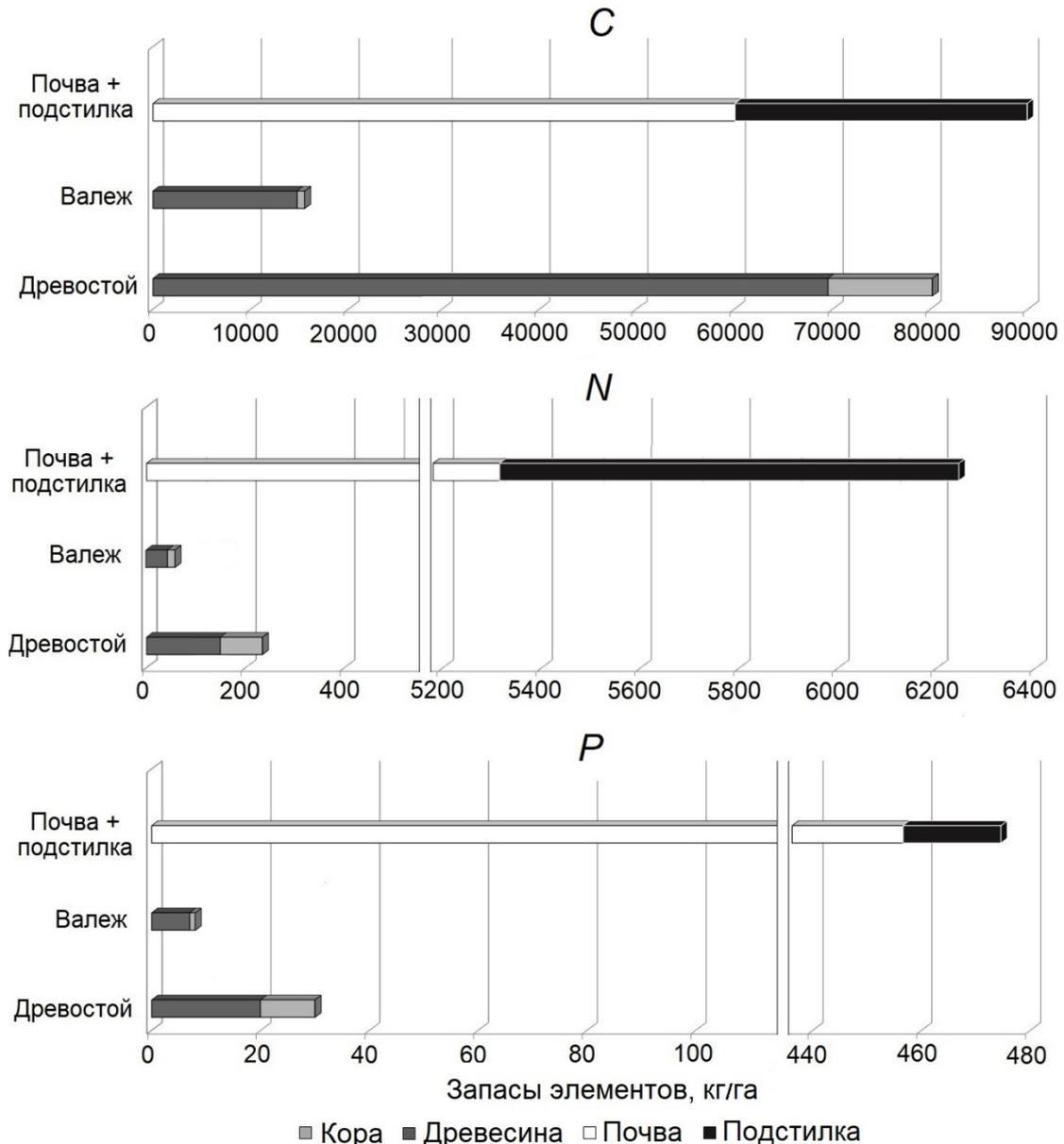


Рис. 5.3. Запасы С, N и Р (кг/га) в коре и древесине валежа и стволовой части живых деревьев древостоя, в подстилке и почве (по данным Н.Г. Федорец и др. (2006)) в масштабе лесного биогеоценоза.

Полученные результаты показали, что вклад валежа в общие запасы биогенных элементов в лесном биогеоценозе относительно невелик, что связано с меньшими абсолютными запасами валежа по сравнению с древостоем и меньшей пло-

щадью его проективного покрытия по сравнению с почвой. Тем не менее, валеж выступает в качестве важного компонента леса, представляющим собой многообразие мозаично расположенных по площади биогеоценоза субстратов, сформированных стволами различной размерности, видовой принадлежности и класса разложения. Аккумуляция и концентрирование в них биогенных элементов, в частности, N и P является одним из важных аспектов формирования естественного возобновления и сохранения биологического разнообразия лесов таежной зоны.

## ВЫВОДЫ

Проведенные исследования продемонстрировали комплексность, многофакторность и видоспецифичность процессов разложения коры и древесины валежа, обуславливающих динамику его элементного состава. На основе полученных результатов можно сделать следующие выводы:

1. Скорость и закономерности фрагментации и разложения коры валежа определяются видоспецифичными особенностями ее строения и химического состава и обусловлены уменьшением доли флоэмы в связи с потерей легкоразлагаемых углеродосодержащих соединений, а также ее фрагментацией и опадением с поверхности ствола. Предложены модели разложения коры валежа и установлено, что потеря 95% исходной массы коры у валежа *P. sylvestris* происходит в течение 10 лет, *P. abies* – 21 года, *P. tremula* – 33 лет, *Betula* spp. – 37 лет, *L. sibirica* – 43 лет.

2. Скорость и закономерности разложения древесины валежа различных видов древесных растений определяются видоспецифичной структурой целлюлозы и лигнина, их количественным соотношением и устойчивостью к дереворазрушающим грибам, а также содержанием N и P. Предложены модели разложения древесины валежа и установлено, что потеря 95% исходной массы древесины ствола происходит у валежа *P. tremula* в течение 80 лет, *Betula* spp. – 95 лет, *P. abies* – 110 лет, *P. sylvestris* – 120 лет, *L. sibirica* – 175 лет. Это подчеркивает важную роль хвойных видов в долговременном депонировании C.

3. Исходное содержание N и P в валеже определяют интенсивность биогенного разложения на его начальных этапах. В процессе разложения валежа увеличение концентрации этих элементов происходит за счет деятельности ксилотфильных организмов. Нетто-накопление N (в расчете на единицу объема) в коре и древесине в процессе разложения валежа *P. tremula* составляет 1,1 и 1,5 раза, *Betula* spp. – 1,5 и 2,5 раза, *P. sylvestris* – 1,5 и 1,8 раза, *P. abies* – 2,5 и 3,2 раза, *L. sibirica* – 3,6 и 1,2 раза, соответственно. Содержание P увеличивается 2-кратно в коре валежа *Betula* spp. и в коре и древесине валежа *P. abies*, а также до 3,5 раз – в древесине рассмотренных лиственных видов.

4. Вклад коры в запасы N и P на уровне древесного ствола до начала разложения достаточно велик и составляет для *P. tremula* – 80 и 44%, *Betula* spp. – 63 и 26%, *P. sylvestris* – 60 и 19%, *P. abies* – 66 и 42%, соответственно. Фрагментация коры и ее быстрый переход в горизонт лесной подстилки обуславливают низкие значения запасов этих элементов в валеже в масштабе биогеоценоза.

5. В условиях среднетаежного старовозрастного ельника валеж – наиболее представленный по запасу тип КДО. Запасы и структура валежа зависят от возраста, видового состава древостоя и истории его естественных нарушений. В исследованных сообществах запасы C в валеже варьируют от 15065 до 20843 кг/га, запасы N – от 45 до 62 кг/га, запасы P – от 6,4 до 8,3 кг/га. Эти значения относительно невелики по сравнению с таковыми в древесной фитомассе и почве.

## СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

*Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ:*

1. Shorohova E.V., Kapitsa E.A., Kazartsev I.A., **Romashkin I.V.**, Polevoi A.V., Kushnevskaya H.V. 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. V. 377, № 1. P.36-45. (WoS, Scopus).
2. **Romashkin I.V.**, Shorohova E.V., Kapitsa E.A., Galibina N.A., Nikerova K.M. Carbon and nitrogen dynamics along the log bark decomposition continuum in a mesic old-growth boreal forest. *European Journal of Forest Research*. 2018. V. 137, № 5. P.1-15. (WoS).
3. Mamai A.V., Moshkina E.V., Kurganova I.N., Shorohova E.V., **Romashkin I.V.**, Lopes de Gerenyu V.O. Partitioning of CO<sub>2</sub> fluxes from coarse woody debris: adaptation of «component integration method». *Baltic Forestry*. 2019. V. 24, № 2. P. 249-260. (Scopus).
4. Shorohova E.V., Kapitsa E.A., Ruokolainen A.V., Kazartsev I.A., **Romashkin I.V.** Types and rates of decomposition of *Larix sibirica* trees and logs in a mixed European boreal old-growth forest. *Forest Ecology and Management*. 2019. V. 439, № 1. P.173-180. (WoS, Scopus).
5. 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. (Scopus, РИНЦ).
6. 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 CO<sub>2</sub> Flux from Downed Woody Debris with a Dynamic Chamber Method. *Russian Journal of Ecology*. 2020. V. 51, № 4. P. 351-362. (WoS, Scopus, РИНЦ).
7. Мошников С.А., Ананьев В.А., **Ромашкин И.В.** Структура и динамика запасов крупных древесных остатков в сосняках черничных средней тайги. *Экология*. 2021. №2. С. 123-133. (WoS, Scopus, РИНЦ).
8. **Romashkin I.V.**, Shorohova E.V., Kapitsa E.A., Galibina N.A., Nikerova K.M. Substrate quality regulates density loss, cellulose degradation and nitrogen dynamics in downed woody debris in a boreal forest. *Forest Ecology and Management*. 2021. V. 491, 119143. (WoS, Scopus).

*Другие публикации:*

1. Мортценоз как объект комплексных исследований. Шорохова Е.В., Боровичев Е.А., Галибина Н.А., Казарцев И.А., Капица Е.А., Крышень А.М., Курганова И.Н., Кушневская Е.В., Лопес де Гереню В., Мамай А.В., Мошкина Е.В., Окунь М.В., Полевой А.В., **Ромашкин И.В.**, Руоколайнен А.В. Роль науки в решении проблем региона и страны: фундаментальные и прикладные исследования. Материалы Всероссийской научной конференции, посвященной 70-летию КарНЦ РАН (г. Петрозаводск, 24–27 мая 2016 г.). Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2016. С. 70-73. (РИНЦ).
2. Шорохова Е.В., Боровичев Е.А., Галибина Н.А., Казарцев И.А., Капица Е.А., Кушневская Е.В., Мамай А.В., Мошкина Е.В., Окунь М.В., Полевой А.В., **Ромашкин И.В.**, Руоколайнен А.В. Реализация системного подхода в комплексных исследованиях крупных древесных остатках (КДО) в лесах заповедника «Кивач». В книге: Научные исследования в заповедниках и национальных парках России. Тезисы Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 25-летию биосферного резервата ЮНЕСКО "Национальный парк "Водлозерский" / ред. В.Н. Мамонтов, О.О. Предтеченская. 2016. С. 262-263.
3. Сердюк Л.Д., Ливитчук А.Д., Шорохова Е.В., Курганова И.Н., Лопес Де Гереню В.О., Мамай А.В., Мошкина Е.В., **Ромашкин И.В.** Методические подходы в оценке интенсивности потоков углерода в процессе разложения КДО. В книге: Актуальные вопросы в лесном хозяйстве Материалы молодежной международной научно-практической конференции. 2017. С. 55-57.
4. **Romashkin I.V.**, Shorohova E.V., Kapitsa E.A., Galibina N.A., Kushnevskaya N.V. Carbon and nitrogen dynamics along the log bark decomposition continuum in an old-growth boreal forest. BIOGEOMON 2017 / Book of Abstract (Edited by Martin Novak, Pavel Kram and Marketa Stepanova). Krakov, Czech Republic. 2017. P. 287-288.
5. Kurganova I.N., Mamai A.V., Moshkina E.V., Shorohova E.V., **Romashkin I.V.**, Lopes de Gerenyu V.O. Bark contribution to the total CO<sub>2</sub> fluxes from coarse woody debris in middle taiga: methodological aspect. BIOGEOMON 2017 / Book of Abstract (Edited by Martin Novak, Pavel Kram and Marketa Stepanova). Krakov, Czech Republic. 2017. P. 279-280.
6. Сироткина Н.В., Капица Е.А., Шорохова Е.В., **Ромашкин И.В.**, Коржова М.А. Динамика важнейших биогенных элементов в ходе ксилолиза листовенницы. Материалы III международной конференции "Леса России: политика, промышленность, наука, образование". Том 1. под ред. В.М. Гедьо. СПбЛГТУ. 2018. С. 10-12. (РИНЦ).
7. Шорохова Е.В., Капица Е.А., Руоколайнен А.В., **Ромашкин И.В.** Пути и скорость биогенного ксилолиза валежа листовенницы в Национальном парке «Водлозерский». Проблемы лесной фитопатологии и микологии: материалы X международной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения д.б.н. В. И. Крутова, Петрозаводск, 15-19 октября 2018 г. Петрозаводск, 2018. С. 235-238.
8. Руоколайнен А.В., Шорохова Е.В., Капица Е.А., Коткова В.М., **Ромашкин И.В.** Сообщества базидиальных грибов, участвующих в биогенном ксилолизе валежа диственницы в условиях НП "Водлозерский". В сборнике: Грибные сообщества лесных экосистем Петрозаводск, 2018. С. 98-105.