

ОБЪЕМЫ СТВОЛОВОЙ ФРАКЦИИ ДРЕВОСТОЕВ КОРЕННЫХ ЕЛОВЫХ ФОРМАЦИЙ ЧЕРНИЧНОЙ ГРУППЫ ТИПОВ ЛЕСА СЕВЕРНОЙ ПОДЗОНЫ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

В.Г. Стороженко

Институт лесоведения РАН, с. Успенское Московской обл.

E-mail: lesoved@mail.ru

Аннотация. Рассмотрены особенности распределения объемных показателей стволов деревьев в возрастных структурах коренных девственных биогеоценозов в регионах северной подзоны тайги и показателей их пораженности грибами биотрофного комплекса. Проанализирована возрастная структура биогеоценозов северных регионов. Определены показатели поражения насаждений дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса.

Ключевые слова: ельники северной тайги, объемы деревьев, пораженность древостоеv, дереворазрушающие грибы

Введение

Массивы коренных девственных лесов еловых формаций северной подзоны тайги европейской России можно рассматривать как уникальный природный объект. Существует реальная угроза их утраты из-за непрекращающихся рубок. Это приведет к сокращению возможностей изучения структуры и динамики лесных экосистем на разных этапах их формирования, в частности, выявления закономерностей коэволюционного развития консортов автотрофных и гетеротрофных комплексов таежных биогеоценозов. Основой исследований функционирования коренных разновозрастных девственных лесов стали фундаментальные научные разработки выдающихся отечественных лесоводов недалекого прошлого – Г.Ф. Морозова (1970), В.Н. Сукачева, П.В. Воропанова (1949), И.И. Гусева, С.А. Дыренкова, А.Д. Волкова (2003), А.В. Побединского (1988), Н.И. Казимирова (1971) и многих других. В настоящее время, к большому сожалению, этому направлению уделяется недостаточно внимания. Структура девственных лесов рассмотрена в ряде публикаций отечественных ученых (Чмыр, 2001; Ярошенко, 2001; Добринин, 2008; Моделирование ..., 2008; Столповский, 2008; Ivantsov, 2009; Дёгтева, 2019). Среди опубликованных работ по данной тематике выделяются монографии коллектива авторов Центра экологии и продуктивности лесов (ЦЭПЛ) с участием и под редакцией О.В. Смирновой (Восточноевропейские леса ..., 2004), коллектива авторов Института биологии ФИЦ Коми НЦ РАН под ред. К.С. Бобковой (Коренные еловые ..., 2006).

Таким образом, актуальность исследований различных аспектов функционирования коренных разновозрастных девственных лесов эволюционного развития не вызывает сомнения.

Цель исследований, проведенных автором настоящей статьи – выявить и рассмотреть особенности распределения объемных показателей стволовой фракции деревьев в возрастных структурах коренных девственных биогеоценозов в реги-

онах северной подзоны тайги и показателей пораженности их грибами биотрофного комплекса.

Объекты и методы исследований

В качестве объектов изучения приняты коренные еловые разновозрастные биогеоценозы северной подзоны тайги в различных регионах. В каждом регионе в типичных для него условиях произрастания еловых формаций черничной группы типов леса и близких к наиболее «выработанным» (Сукачев, 1964) фазам динамики или климакса (Clements, 1936) выбран для исследований один биогеоценоз. В модельных биогеоценозах изучали структурные элементы древостоеv и некоторые характеристики грибного дереворазрушающего комплекса. В регионе западной части северной подзоны тайги исследования проводили в ельниках Кандалакшского лесхоза Мурманской области ($67^{\circ}09'43''$ с.ш.; $40^{\circ}32'35''$ в.д.); в центральной части северной подзоны тайги изучали ельники Северодвинского лесхоза Архангельской области ($64^{\circ}32'24''$ с.ш.; $32^{\circ}24'44''$ в.д.); в восточной части северной подзоны тайги – ельники национального парка «Югыд ва» (отроги Урала, Вуктыльский лесхоз, Подчертское лесничество; $63^{\circ}52'$ с.ш.; $57^{\circ}19'$ в.д.). Все исследования проведены в разные годы в рамках государственного задания по тематике «Структура, динамика и состояние лесов хвойных формаций таежной зоны». На постоянных пробных площадях проводили цикл работ, включавший в себя следующие виды исследований: лесоводственное описание некоторых таксационных характеристик биогеоценозов; сплошное бурение пронумерованных деревьев (с диаметром стволов 6 см и более) возрастным буром Пресслера у шейки корня с определением возраста и наличия гнилевых фаутов по типам гнилей с последующей идентификацией видов дереворазрушающих грибов биотрофного комплекса (Устойчивость лесов ..., 2018 и др.). Измеряли диаметры на уровне 1.3 м высоты деревьев высотомером SUUNTO RM-5. В камеральных условиях данные измерений диаметра и возраста

деревьев объединяли по группам диаметров. Для каждой группы диаметров вычисляли средние значения возраста и определяли объемы стволов деревьев по таблицам объемов стволов для ели северных территорий с учетом высот деревьев в каждой группе диаметров для определения разряда высот (Третьяков, 1952). По данным объемов стволов деревьев в каждой группе диаметров и показателей среднего возраста для группы определяли динамические показатели древостоев (Гусев, 1964; Дыренков, 1984).

Результаты исследований

В табл. 1 представлены основные лесоводственные характеристики принятых для анализа древостоев. Для вычисления объемов стволов деревьев по группам диаметров в изучаемых древостоях необходимо было определиться с разрядом высот, которые характерны для ельников северной подзоны тайги и конкретно для каждого биогеоценоза в каждом регионе (Третьяков, 1952). Существенные различия в условиях роста древостоев между биогеоценозом Мурманской области и биогеоценозами других регионов определяли и различия в показателях средних высот деревьев, относящихся к каждой группе диаметров, и различия показателей разряда высот для расчета объемов стволов деревьев. Для этого биогеоценоза характерно значительное снижение показателя разряда высот от VI (деревья старших возрастов) до VIII (деревья младших возрастов). Объемы стволов древостоев в Архангельской области

и Республике Коми имеют близкие значения, их рассчитывали по показаниям одного разряда высот – IV.

Из данных табл. 1 видно, что все представленные коренные девственные биогеоценозы имеют близкие характеристики по типам леса, составу пород древостоев, полнотам, подлеску, травяно-кустарниковому ярусу и напочвенному покрову. По составу видов древостоя отличается только биогеоценоз предгорий Урала, в котором присутствуют кедр и пихта. Прослеживаются значительные различия производительности древостоев, о причинах которых сказано выше. По этим же причинам (более суровые экологические условия роста) запасы древесины древостоя в Мурманской области более чем в два раза уступают запасам древостоев в Архангельской области и Республике Коми.

В табл. 2 приведены сведения об объемах стволов деревьев в принятых для анализа еловых биогеоценозах, распределенных по группам диаметров с показателями среднего возраста для каждой группы диаметров. Характеристики динамических показателей биогеоценозов (табл. 1) хорошо описываются значениями объемов стволов деревьев, распределенных по группам диаметров, представленных в табл. 2. В биогеоценозах Мурманской и Архангельской областей наибольшие значения объемов стволов деревьев приходятся на диаметры середины возрастного ряда, что соответствует характеристикам биогеоценоза, близкого по структуре древостоя к климаксу

Таблица 1
Лесоводственные характеристики биогеоценозов северной подзоны тайги по регионам

Регион	Лесоводственная характеристика биогеоценозов							ФД
	Состав, запас; м ³ /га	Тип леса	Полнота	Бонитет	Подлесок	Покров		
М	10Е+С, Б; 60.0	Чер-баг-мор	0.5–0.6	V	Рб, Б, Мж	Мхи, чер, мор, баг	Кл	
А	10Е+С, Б; 143.2	Чер-бр-сф	0.6	IV	Б, Рб, Мж	Мхи, бр, чер, сф, вод	Кл	
К	8Е2Б+Пх, Кд; 143.7	Чер-бр-мш	0.6	IV	Б, Рб, Мж, Кдстл	Мхи, чер, бр, плаун	Дг	

Обозначения. Здесь и в табл. 2: М – Мурманская обл.; А – Архангельская обл.; К – Республика Коми. ФД – фаза динамики: Кл – климакс; Дг – дигressия. Тип леса: мш – мшистый; чер – черничный; баг – багульниковый; мор – морошковый; бр – брусличный; сф – сфагновый. Подлесок: Рб – рябина, Б – береза, Мж – можжевельник, Кдстл – кедровый стланник, вод – водяника.

Таблица 2
Объемы стволовой фракции деревьев в биогеоценозах северной подзоны тайги по диаметрам деревьев возрастного ряда древостоев и по регионам, м³/га

Регион	Группа диаметров (см) возрастного ряда															Всего на 1 га		
	До 6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	34	36-40	>40	
М	0.36 115.6	0.83 146.2	1.39 155.2	1.73 178.9	3.15 175.7	5.44 180.4	6.37 194.5	7.09 200.1	3.64 205.7	4.80 186.3	4.44 221.1	3.40 210.0	4.0 208.3	3.06 250.0	3.46 250.0	1.97 230.0	5.25 240.0	60.4
А	0.78 122.8	3.58 128.7	10.83 189.2	9.80 233.3	14.0 235.2	17.2 260.0	12.8 292.0	17.84 300.0	12.0 346.6	4.96 380.0	8.83 280.0	13.97 290.0	4.1 300.0	4.7 380.0	7.77 380.0	–	143.16	
К	0.17 100.0	5.58 103.3	5.4 112.3	9.08 140.0	12.0 140.0	14.3 156.0	13.4 168.6	14.6 180.0	3.0 170.0	14.9 180.0	8.83 180.0	5.25 180.0	18.5 220.0	7.1 200.0	11.6 220.0	–	143.71	

Примечание. В числителе – объемы деревьев по группам диаметров возрастного ряда, м³/га; в знаменателе – средний возраст, лет.

(Гусев, 1964). При этом надо учитывать, что значительные объемы в группах наивысших диаметров имеет наименьшее число деревьев. В биогеоценозе Республики Коми значение этого показателя смещено в область больших диаметров и числа деревьев, а следовательно – в область дигрессии. Однако по числу деревьев он также имеет один экспесс в середине возрастного ряда.

Анализируя данные табл. 2, можно также отметить, что в северных ельниках у деревьев с диаметром стволов от 6 см средний возраст превышает 100 лет; максимальный возраст в этой группе диаметров в биогеоценозе из Мурманской области достигает 260 лет, из Архангельской области – 300 лет, из Республики Коми – 110 лет. Плавное увеличение возраста для всех биогеоценозов происходит до значений диаметра стволов деревьев 22 см. Деревья с диаметром более 22 см могут иметь разные величины возраста, но при этом деревья с максимальным диаметром стволов имеют самый большой возраст.

Ошибки значений среднего возраста для биогеоценоза Мурманской области – от 23.2 года для деревьев более малых групп диаметров до 13.2 для деревьев более крупных групп диаметров. При этом связь между возрастом и диаметром для этого биогеоценоза практически отсутствует – $r = 0.12$ при $m_r = 13.9$ и $t = 0.008$. Для биогеоценоза Архангельской области ошибки среднего возраста имеют значения соответственно от 27.1 до 16.3, связи между этими показателями – $r = 0.53$ при $m_r = 0.05$ и $t = 10.6$; для биогеоценоза Республики Коми – от 9.3 до 13.3, $r = 0.71$ $m_r = 0.04$ и $t = 17.7$. Представленные данные могут характеризовать степень разновозрастности древостоев и их вертикального расчленения. Чем больше ошибка, тем больше степень разновозрастности и вертикального расчленения древостоя, меньше связь между возрастом и диаметром деревьев и наоборот. Этот тезис подтверждается данными коэф-

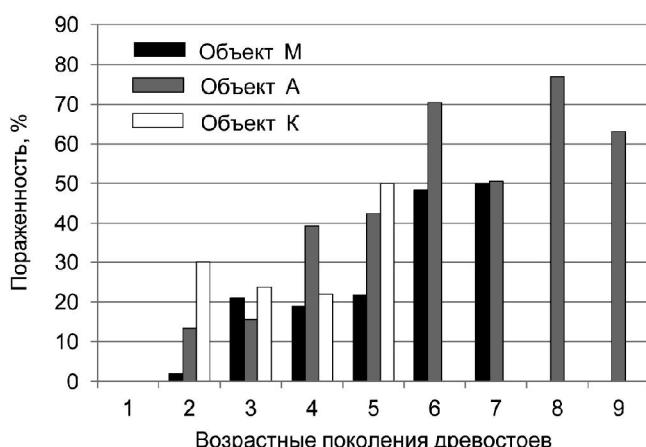
фициентов корреляции для биогеоценозов Мурманской области и Республики Коми. Но могут быть и промежуточные ситуации, когда при больших ошибках связь между предикторами имеет средние значения, как в биогеоценозе Архангельской области.

Данная особенность имеет определенное значение для объяснения одной из важных закономерностей распределения величин пораженности растущих деревьев грибами биотрофного дереворазрушающего комплекса, заселяющих живые деревья и вызывающих гнилевые фауны стволов.

Древоразрушающие грибы комплексов биотрофов и ксилотрофов – один из важнейших консортов гетеротрофных организмов лесных сообществ. Эта группа грибов запрограммирована эволюционным развитием лесов в их длительном филогенезе как эндогенный «механизм», выполняющий двуединую функцию формирования устойчивости лесных сообществ. Здесь мы не рассматриваем организмы других таксономических объектов, занимающих различное положение в системе гетеротрофного комплекса лесов. Основная функция биотрофных дереворазрушающих грибов – деструкция накапливаемой автотрофами биомассы, в нашем случае – стволовой биомассы древостоя. Производная от основной функции данной группы грибов – корректировка структур древостоя путем отбора и вывода из их состава определенного числа физиологически ослабленных деревьев предельных и меньших возрастных категорий, необходимого для поддержания баланса биомассы лесного сообщества. Эта функция реализуется через механизм развития в насаждениях гнилевых фаутов и ослабления механических свойств древесины стволов (Стороженко, 2007, 2013, 2014; Устойчивость ..., 2018 и др.).

В настоящей работе мы анализируем только грибы биотрофного комплекса, определяющие своей деятельностью развитие гнилей в растущих деревьях. Пораженность деревьев мы рассматриваем в градациях возрастных поколений, т.е. в границах 40-летних поколений, каждое из которых включают две возрастные группы. На рисунке горизонтальной шкалы возрастных поколений индексу 1 соответствует поколение деревьев до 80 лет (подрост), пораженность которого единичная; индексу 9 соответствует поколение деревьев 361–400 лет с максимальными значениями пораженности деревьев.

По данным, представленным на рисунке, можно сделать следующие выводы. Во-первых, пораженность деревьев биотрофными грибами дереворазрушающего комплекса начинает проявляться в еловых древостоях северных территорий с возрастом более 80 лет. Во-вторых, отчетливо видна очень тесная, почти функциональная, зависимость между увеличением возраста деревьев в воз-



Показатели пораженности древостоев грибами биотрофного дереворазрушающего комплекса (1–9 – числовые обозначения 40-летних возрастных поколений древостоев: 1 – подрост; 9 – предельные значения возраста деревьев).

растных поколениях и уровнем пораженности формирующих их деревьев дереворазрушающими грибами: $r = 0.91$ при $m_r = 0.28$ и $t = 45.2$.

В-третьих, уровни поражения деревьев в возрастных поколениях биогеоценоза в Архангельской области значительно выше, чем в биогеоценозах Мурманской области и Республики Коми. Можно предположить, что причина – в наличии гнилевых фаутов стволов у большего количества деревьев старших возрастов в составе древостоя. Пораженность древостоев в целом имеет следующие показатели: для Мурманской области – 18.2 %, причем гнили коррозионного типа составляют 41.8% от всех гнилей, деструктивного типа – 58.2 %; в Архангельской области – 42.6 %, гнили коррозионного типа составляют 54.0 %, деструктивного типа – 45.0 %; в Республике Коми – 18.7 %, гнили коррозионного и деструктивного типов имеют равные соотношения – по 50 % от всех деревьев с гнилевыми фаутами.

Видовой состав дереворазрушающих грибов биотрофного комплекса в древостоях всех регионов северной подзоны тайги не слишком разнобразен и по основным видам схож в изучаемых ельниках. К видам группы биотрофного комплекса можно отнести *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouzar – трутовик северный, *Onnia triquetus* (Lenz) Imazeki – губка еловая комлевая, трутовик еловый, *Phellinus chrysoluma* (Fr.) Donk [= *Poroedalea chrysoluma* (Fr.) Fiasson et Niemela] – губка еловая, *Heterobasidion parviporum* Niemela et Korhonen – губка корневая еловая, *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) – трутовик Швейница.

Видовой состав дереворазрушающих грибов ксилотрофного комплекса значительно более обширен. К основным видам этого комплекса можно отнести несколько видов семейства *Antrodia* (*A. seriales*, *A. hantha*, *A. sinuosa*, *A. sitchensis*); *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) Karst. – трутовик окаймленный; *F. rosea* (Alb. et Schwein.) Karst. – трутовик розовый; *Phellinus nigrolimitatus* (Romell) Bourd. et Galzin – феллинус черноограниченный; *Phellinus viticola* (Schwein. et Fr.) Donk. – феллинус виноградный; *Phellinus ferrugineofuscus* (P. Karst.) Bourdot [= *Phellinidium ferrugineofuscum* (P. Karst.) Fiasson et Niemela и многие другие. Более полный список видов дереворазрушающих грибов приводится в коллективной монографии (Атлас-определитель ..., 2014).

Заключение

Коренные еловые леса северных территорий европейской России представляют собой рефугиумы немногочисленных сохранившихся девственных эволюционно сформированных лесных сообществ, требующих заповедания.

Все выбранные для анализа еловые биогеоценозы наиболее типичных для северной тайги условий произрастания черничной группы типов

леса имеют близкие лесоводственные характеристики, но различаются по структуре возрастных рядов и динамическим показателям.

В северных ельниках у деревьев с диаметром стволов 6 см средние значения возраста превышают 100 лет, максимальный возраст в этой группе диаметров достигает 260–300 лет.

Данные о величине ошибок среднего возраста деревьев могут характеризовать степень разновозрастности древостоев и их вертикального расчленения. Чем больше ошибка среднего возраста деревьев в группах возраста древостоя, тем больше степень его разновозрастности и вертикального расчленения и меньше связь между возрастом и диаметром деревьев и наоборот.

В северных ельниках отчетливо прослеживается высокая, почти функциональная, зависимость между увеличением возраста деревьев по возрастным поколениям и уровнем их пораженности дереворазрушающими грибами.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас-определитель дереворазрушающих грибов лесов Русской равнины / В. Г. Стороженко, В. И. Крутов, А. В. Руоколайнен, В. М. Коткова, М. А. Бондарцева. – Тула : Аквариус, 2016. – 198 с.

Волков, А. Д. Биоэкологические основы эксплуатации ельников северо-запада таежной зоны России / А. Д. Волков. – Петрозаводск, 2003. – 250 с.

Воропанов, П. В. Естественная история ельников Севера и их внутренняя структура / П. В. Воропанов // Сборник трудов Поволжского лесотехнического института. – 1949. – № 6. – С. 3–38.

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / под ред. О. В. Смирновой. – Москва : Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с.; Кн. 2. – 575 с.

Гусев, И. И. Строение и особенности таксации ельников Севера / И. И. Гусев. – Москва : Лесная промышленность, 1964. – 76 с.

Дёгтева, С. В. Сеть особо охраняемых природных территорий на северо-востоке европейской части России / С. В. Дёгтева, В. И. Пономарев // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. – 2019. – № 3 (210). – С. 2–18. – doi: 10.31140/j.vestnikib.2019.3 (210).1

Добрынин, Д. А. Эффективность сохранения естественных лесных ландшафтов в системе особо охраняемых природных территорий Архангельской области / Д. А. Добрынин // Лесной журнал. – 2008. – № 3. – С. 51–56.

Дыренков, С. А. Структура и динамика таежных ельников / С. А. Дыренков. – Ленинград : Наука, 1984. – 176 с.

Казимиров, Н. И. Ельники Карелии / Н. И. Казимиров. – Ленинград : Наука, 1971. – 139 с.

Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / под ред. К. С. Бобковой – Санкт-Петербург : Наука, 2006. – 337 с.

Моделирование лесообразовательного процесса: феноменологический подход / А. С. Исаев, В. Г. Суховольский, Р. Г. Хлебопрос, А. И. Бузыкин, Т. М. Овчинникова // Мониторинг биологического разнообразия лесов России. – Москва : Наука, 2008. – 451 с.

Морозов, Г. Ф. О лесоводственных устоях / Г. Ф. Морозов // Избранные труды. Т. 1. – Москва : Лесная промышленность, 1970. – С. 459–474.

Побединский, А. В. Сравнительная оценка одновозрастных и разновозрастных древостоев / А. В. Побединский // Лесное хозяйство. – 1988. – № 2. – С. 40–43.

Столповский, А. П. Ландшафтное разнообразие и система особо охраняемых природных территорий Архангельской области / А. П. Столповский, Д. А. Добрынин. – Архангельск : WWF, 2008. – 36 с.

Стороженко, В. Г. Микоценоз и микоценология / В. Г. Стороженко. – Москва : Гриф и К, 2013. – 191 с.

Стороженко, В. Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент / В. Г. Стороженко. – Москва : Гриф и К, 2007. – 190 с.

Стороженко, В. Г. Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах / В. Г. Стороженко. – Москва : Гриф и К, 2014. – 180 с.

Сукачев, В. Н. Основы лесной биогеоценологии / В. Н. Сукачев. – Москва : Наука, 1964. – 458 с.

Третьяков, Н. В. Справочник таксатора / Н. В. Третьяков, П. В. Горский, Г. Г. Самойлович. – Москва : Гослесбумиздат, 1952. – 853 с.

Устойчивость лесов. Теория и практика биогеоценотических исследований / В. Г. Стороженко, А. В. Быков, О. А. Бухарева, А. В. Петров. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2018. – 171 с.

Чмыр, А. Ф. Плавная смена поколений еловых лесов boreальской зоны России / А. Ф. Чмыр. – Санкт-Петербург : СПбНИИЛХ, 2001. – 127 с.

Ярошенко, А. Ю. Малонарушенные лесные территории европейского севера России / А. Ю. Ярошенко, П. В. Потапов, С. А. Турбанова. – Москва : Гринпис России, 2001. – 75 с.

Clements, F. E. Nature and structure of the climax / F. E. Clements // Journal of Ecology. – 1936. – Vol. 21, N. 1. – P. 252–284.

Ivantsov, S. Structures in old growth forest stands in the Yula River basin / S. Ivantsov, T. Bjelkasen, O. J. Sorensen // Tema Nord. – 2009. – N 523. – P. 67–75.

VOLUME INDICATORS OF TREES OF INDIGENOUS SPRING FORMATIONS OF THE NORTH TAIGA SUBZONE OF EUROPEAN RUSSIA

V.G. Storozhenko

Institute of Forest sciences of the Russian Academy of Sciences

Summary. The article discusses the scientific and environmental value of preserving the indigenous forests of the North of Russia. The objects of research are indigenous spruce biogeocenoses of different ages in different regions of the latitudinal gradient of the northern taiga subzone: the western region is spruce forests of the Kandalaksha forestry in the Murmansk region; Central region – spruce forests of the Severodvinsk forestry of the Arkhangelsk region; eastern region – spruce forests Park «Yugyd Va», Vuktylsky forestry, Podcherskoye forestry. A series of studies was carried out at constant sample plots, which included the following types of research: forestry description of some biogeocenoses, continuous drilling of trees with the Presler age drill with determination of ages and presence of rotten fouts. In office conditions, average ages and volumes of trees, average ages and dynamic indicators of stands were calculated. All spruce biogeocenoses selected for analysis, the most typical growing conditions for the northern taiga, have similar forestry characteristics, but differ in volume and quantity structures of the age series and dynamic indicators of biogeocenoses. In northern spruce forests, starting from tree diameters of 6 cm, the average ages exceed 100 years; the maximum age in this group of diameters reaches from 260 to 300 years. Data on the magnitude of errors in the average age of trees of stands of biogeocenoses can characterize the degree of different age of stands and their vertical partition. The larger the error of the average age of the trees and in the age groups of the stand, the greater the degree of different age and vertical partition of the stand, the less the relationship between the age and diameter of the trees and vice versa. In northern spruce forests, there is a distinct, almost functional, high dependence, between the increase in the age of trees by age generations and the level of damage of trees in them by wood-destroying fungi – $r = 0.91$ with $mr = 0.28$ and $t = 45.2$.

Key words: spruce forests of the northern taiga, volumes of trees, affliction of stands, wood-destroying fungi