

Минобрнауки России  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр Российской академии наук»  
(КарНЦ РАН)

На правах рукописи



Ромашкин Иван Вадимович

### НАУЧНЫЙ ДОКЛАД

об основных результатах научно - квалификационной работы (диссертации)  
на тему: **«Крупные древесные остатки в коренных среднетаежных  
ельниках черничных: процессы разложения и роль в формировании  
структуры биогеоценоза»**

подготовленной в соответствии с требованиями  
Федерального государственного образовательного стандарта  
высшего образования по направлению 35.06.02. Лесное хозяйство  
(уровень подготовки кадров высшей квалификации)

Научный руководитель:  
ст. н. с., д.б.н. А.М. Крышень

## **ВВЕДЕНИЕ**

### **Актуальность темы**

Крупные древесные остатки (КДО) играют ключевую роль в функционировании лесных биогеоценозов и сохранении их видового разнообразия и устойчивости (Harmon et al., 1986; Шорохова и Соловьев, 2003; Stokland et al., 2012), в значительной степени определяя интенсивность круговоротов углерода (С) (Замолотчиков, 2009) и других биогенных элементов (Laiho and Prescott, 2004; Palviainen et al., 2010, 2011), потоков энергии (Ganjegunte et al., 2004; Yang et al., 2010), а также скорость и характер сукцессий сообществ организмов, связанных с разлагающейся древесиной (Соловьев, 1992; Müller and Bütler, 2010; Kushnevskaya et al., 2018).

В старовозрастных таежных лесах запасы КДО могут достигать  $1267 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ , а пул углерода в них –  $278 \text{ тС га}^{-1}$  (Замолотчиков, 2009; Капица и др., 2012). Несмотря на это, до недавнего времени КДО не отмечались как при описании круговоротов биогенных элементов (Родин и Базилевич, 1965; Казимиров и Морозова, 1973), так и в качестве значимого пула С (Кобак, 1988; Isaev et al., 1995, Karjalainen, 1996). В течение последних десятилетий число научных работ, посвященных КДО, значительно возросло (Разумовский, 1981; Стороженко и др., 1992; Alexeyev and Birdsey, 1998; Shorohova and Shorohov, 2001; Shorohova et al., 2008, 2016, 2019; Shorohova and Kapitsa, 2014a, 2014b; Harmon et al., 1986, 2000, 2008, 2013; Laiho and Prescott, 1999, 2004; Siitonen, 2001; Gough et al., 2007; Стороженко, 2012, 2018). Повышенный интерес научного сообщества к изучению КДО связан, прежде всего, с несколькими фундаментальными вопросами:

- какова роль лесов и, в частности, КДО в глобальном изменении климатического баланса (Кудеяров и др., 2007; Курганова и др., 2011, 2016);

- каков вклад КДО в углеродный бюджет лесных биогеоценозов (Замолотчиков и др., 2009) и их роль в биогеохимическом круговороте элементов (Laiho and Prescott, 1999, 2004);

- каково значение КДО в структуре и функционировании лесных биогеоценозов (Стороженко, 2012; Шорохова и др., 2016), а также в сохранении их биоразнообразия (Harmon et al., 2011; Lombardi et al., 2013; Bantle et al., 2014; Shorohova et al., 2016; Стороженко, 2018).

КДО являются сложным объектом для изучения, поскольку их качественные и количественные характеристики, а также скорость разложения широко варьируют (Harmon et al., 1986; Shorohova and Kapitsa, 2014a) в зависимости от климатических факторов и лесорастительных условий (Yatkov, 2003; Makinen, 2006; Shorohova and Kapitsa, 2015). Значение имеют исходные физико-химические характеристики их

структурных компонентов – коры и древесины (Shorohova et al., 2012, 2014b; Shorohova and Kapitsa, 2013), а также состава дереворазрушающей биоты (Стороженко и др., 1992; Стороженко, 2010, 2018).

Предполагается, что динамика физико-химических характеристик КДО в процессе их разложения напрямую зависит от скорости разложения составных структурных компонентов древесного растения – коры и древесины, и во многом определяется рядом следующих факторов:

- субстратных, обусловленных принадлежностью к определенной древесной породе (Krankina et al., 1999) и, как следствие, составом и строением компонентов древесного ствола, его геометрическими параметрами (длина, диаметр), влажностью коры и древесины, видом отпада (ветровал и бурелом);

- биотических, проявляющихся в деятельности различных видов организмов, главным образом грибов-ксилотрофов, разрушающих полисахариды и лигнин (Olsson, 2008; Preston et al., 2012) и осуществляющих транслокацию макро- и микроэлементов из подстилки и почвы (Filipiak et al., 2018); широкого спектра организмов ксилофильных сообществ, в разной степени связанных с разлагающейся древесиной (Siitonen, 2001), в том числе организмов-азотофиксаторов (Rousk et al., 2013; Rudz, 2013). К этой группе факторов также следует отнести влияние сомкнутости основного полога, подроста и подлеска, проявляющееся в регулировании режимов освещенности, увлажнения и теплового обмена, что оказывает непосредственное влияние на активность ксилофильных организмов и их видовой состав;

- абиотических, представленными сезонной динамикой температуры приземного слоя воздуха и количества осадков, обусловленными климатическими условиями региона (Mukhortova, 2012), а также особенностями рельефа разного уровня (Shorohova and Kapitsa, 2015), прежде всего экспозиции склона, микро- и нанорельефа, а также почвенно-гидрологическими условиями местности, что в целом определяет тип лесорастительных условий и ландшафта и, как следствие, режим естественных нарушений (Дыренков, 1984).

В связи с высокими пространственно-временными различиями в скоростях разложения КДО, темпах и закономерностях их накопления в лесах (Bond-Lamberty, 2002; Harmon, 2011), количественная оценка роли КДО в глобальном круговороте С до сих пор остается приблизительной (Кудеяров и др., 2007; Gough et al., 2007; Курганова и др., 2016). Имеющиеся сведения о закономерностях динамики биогенных элементов в процессе разложения коры и древесины КДО различных древесных пород трудно сопоставимы и зачастую противоречивы (Krankina et al., 1999; Laiho and Prescott, 2004; Ganjegunte et al., 2004; Mukhortova, 2012; Johnson et al., 2014; Gorgolewski et al., 2019).

Отсутствие количественных данных о специфичной функциональной роли коры и древесины КДО в качестве пулов основных макро- и микроэлементов в таежных лесах бореальной зоны (Laiho and Prescott, 2004) затрудняет моделирование динамики круговоротов этих элементов, в особенности, в связи с влиянием изменения климата и естественных нарушений (Brais et al., 2006).

### **Цели и задачи исследования**

Цель работы – исследовать биогеоценотическую роль валежа основных лесообразующих пород таежной зоны в условиях среднетаежных ельников.

Были поставлены следующие задачи:

- 1) оценить скорость разложения и динамику физико-химических характеристик коры и древесины валежа основных лесообразующих пород таежной зоны с учетом процессов фрагментации и разложения его структурных компонентов – коры и древесины;
- 2) выявить факторы, определяющие скорость и направленность процессов разложения коры и древесины валежа;
- 3) оценить динамику содержания основных макро- и микроэлементов в коре и древесине валежа в процессе его разложения в качестве составной части биогеохимического круговорота в лесном биогеоценозе;
- 4) оценить роль ксилофильных сообществ в динамике физико-химических характеристик и элементного состава валежа, как функционального компонента биогеохимического круговорота в лесном биогеоценозе;
- 5) оценить пулы основных биогенных элементов, содержащихся в коре и древесине валежа, в масштабе лесного биогеоценоза.

### **Научная новизна**

Новизна исследования состоит в комплексном подходе к изучению биогеохимических процессов, связанных с разложением коры и древесины валежа в естественных условиях. Впервые проведена оценка скорости разложения КДО на основании сопряженного исследования динамики физико-химических характеристик отдельно для древесной коры и древесины валежа основных лесообразующих пород в условиях коренного среднетаежного ельника. Даны качественная и количественная оценки влияния различных факторов на скорость фрагментации и разложения коры и древесины валежа различных древесных пород. Изучена динамика содержания основных макро- и микроэлементов, а также целлюлозы и лигнина в коре и древесине валежа в процессе его разложения. Разработаны статистические модели, описывающие динамику

элементного состава КДО при его разложении в условиях среднетаежного коренного елового леса.

### **Теоретическая и практическая ценность работы**

Работа соответствует приоритету научно-технологического развития Российской Федерации и может способствовать повышению возможности эффективного ответа общества на вызовы, связанные с глобальным изменением климата, необходимостью сохранения роли заповедных лесов в формировании национального бюджета С, сокращением биологического разнообразия, а также важностью устойчивого развития лесопромышленного комплекса и лесного хозяйства страны и региона. Полученные данные результаты могут быть использованы при разработке рекомендаций по планированию различных лесохозяйственных мероприятий в эксплуатационных лесах и лесах высокой биологической ценности, а также при моделировании сценариев динамики таежных лесов в условиях изменения климата, а также позволят глубже охарактеризовать роль КДО в качестве важного компонента устойчивого функционирования таежных лесов.

### **Личный вклад автора**

Автор принимал непосредственное участие постановке цели и задачи исследования, в планировании и проведении экспедиционных и лабораторно-аналитических работ, сборе, обработке и анализе экспериментальных данных, представлении результатов на конференциях и написании статей, опубликованных по результатам исследования.

### **Апробация работы**

Основные результаты научно-квалификационной работы представлены на Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 70-летию КарНЦ РАН «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-ом Международном симпозиуме «BIOGEMON» (г. Литомысль, Чехия, 20-24 августа 2017 г.); Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 60-летию КарНЦ РАН «Бореальные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги» (г. Петрозаводск, 11-15 сентября 2017 г.); 3-ей Международной научно-технической конференции «Леса России: политика, промышленность, наука, образование» (г. Санкт-Петербург, 23-24 мая 2018 г.); 10-ой Международной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения д.б.н. Виталия Ивановича Крутова «Проблемы лесной фитопатологии и микологии» (г. Петрозаводск, 15-19 октября 2018 г.).

## **Публикации**

По материалам исследования опубликовано 10 работ, в том числе 3 статьи в журналах, включенных в базы Web of Science и Scopus.

Работа выполнена в Лаборатории динамики и продуктивности таежных лесов Института леса – обособленного подразделения Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» с использованием оборудования Центра коллективного пользования «Аналитическая лаборатория ИЛ КарНЦ РАН».

## ТЕРРИТОРИЯ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование проведено в подзоне средней тайги на территории Восточной Фенноскандии. Всего было заложено три постоянные пробные площади (ПП) на территории государственного природного заповедника «Кивач» и девять временных ПП на территории национального парка «Водлозерский».

Основные характеристики пробных площадей следующие:

1) ПП №1. Заповедник «Кивач». Площадь 0.30 га. Ельник черничный. Смешанное еловое насаждение (7Е2Ос1Б); возраст 140-180 лет (Е), 70 лет (Ос), 40-60 лет (Б); класс бонитета III; полнота 0.7; почвы – поверхностно-элювиально-глеевые, песчано-суглинистые и суглинистые на волнистых глинах; запас древостоя – 439 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>; запас КДО – 148 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>; запас валежа – 47 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>.

2) ПП №2. Заповедник «Кивач». Площадь 0.38 га. Ельник кисличный. Смешанное еловое насаждение (5Е4Ос1Б); возраст 40-160 лет (Е), 80 лет (Ос), 40-60 лет (Б); класс бонитета III; полнота 0.7; почвы – поверхностно-элювиально-глеевые, песчано-суглинистые и суглинистые на волнистых глинах; запас древостоя – 473 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>; запас КДО – 104 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>; запас валежа – 57 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>.

3) ПП №3. Заповедник «Кивач». Площадь 0.38 га. Ельник кислично-черничный. Смешанное елово-сосновое насаждение (6С3Е1Б); возраст 120-200 лет (С), 40-120 лет (Е), 40-50 лет (Б); класс бонитета III; полнота 0.8; почвы – подзолистые песчано-суглинистые. запас древостоя – 556 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>; запас КДО – 178 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>; запас валежа – 38 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>.

4) Временные ПП. НЦ «Водлозерский». Общая площадь 7 га. Ельник черничный. Смешанное елово-лиственничное насаждение (7Е2Лц1С+Б+Ос); возраст 100-220 лет (Е), 160-250 лет (Лц), 180-250 лет (С), 60 лет (Ос), 40-70 лет (Б); класс бонитета III, полнота 0.8; почвы – дерно-подзолистые и подзолистые супесчаные и суглинистые, местами оглееные, на моренных отложениях; запас древостоя – 268 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>; запас КДО – 163 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>; запас валежа – 87 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>.

Таксационные работы на постоянных пробных площадях проводились в соответствии с общепринятой методикой. Производился сплошной пересчет растущей части древостоя и сухостоя, все деревья были пронумерованы. Диаметр ствола на высоте 1.3 м определялся с помощью мерной вилки с точностью до 0.1 см. Высота деревьев определялась с помощью высотомера Suunto в соответствии с их распределением по ступеням толщины. С помощью возрастного бурава Пресслера у 25-30% деревьев определялся возраст. Производилось описание подраста, подлеска, живого напочвенного покрова и почвы. На основе этих характеристик определялся тип леса.

На территории НЦ «Водлозерский» производилась закладка круговых реласкопических площадок равномерно на территории выдела. Определялись сумма площадей поперечных сечений с использованием реласкопа-полнотомера. Средняя сумма площадей поперечных сечений определялась как среднее арифметическое из значений, полученных на всех площадках в пределах выдела.

Запас древостоя (породы) на 1 га определялся по формуле:

$$M = G_{cp} H_{cp} F$$

где  $G_{cp}$  – средняя сумма площадей поперечных сечений (породы),  $H_{cp}$  – средняя высота деревьев (породы),  $F$  – видовое число ствола определенной породы (Кофман, 1986; Тетюхин и др., 2004).

Запас валежа, сухостоя и пней на площади ПП измерялся трансектами шириной 4 м и длиной 50 м (Ståhl et al., 2001). Для сухостоя определялись высота и диаметр на высоте 1.3 м. Для пней измерялись высота, верхний и нижний диаметры. Класс разложения КДО оценивался по шкале Шороховой и Шорохова (1999).

При камеральной обработке рассчитывались основные таксационные показатели насаждения (породный состав, сумма площадей сечения, запас, полнота, бонитет насаждения) и запас КДО. Обработка производилась на основании общепринятых принципов таксации (Анучин и др., 1982). Объем деревьев, относительная полнота, класс бонитета определялись по справочникам (Третьяков и др., 1965; Казимиров и др., 1976)

Вычисления объема валежа производились по формуле:

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

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

Вычисления объема сухостоя производились по формуле:

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

где  $V_{sn}$  – объем сухостоя определенного класса разложения,  $S$  – площадь поперечного сечения ствола на высоте 1.3 м (м<sup>2</sup>),  $H$  – высота ствола (м),  $F$  – видовое число ствола определенной породы (Кофман, 1986; Тетюхин и др., 2004).

Вычисления объема пня производились по формуле:

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

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



В качестве объектов исследования были подобраны и проанализированы валежные стволы (ВС) основных лесообразующих пород – ели обыкновенной (*Picea abies*) (22 ствола), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) (18 стволов), березы повислой и пушистой (*Betula sp.*) (15 стволов), осины (*Populus tremulae*) (18 стволов) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica*) (30 стволов). Давность валежа варьировала от 0 до 90 лет. Длина ВС варьировала от 10 до 30 м, диаметр на расстоянии 1.3 м от основания ствола – от 23 до 76 см.

Датировка давности валежа осуществлялась дендрохронологическими методами – по повреждению камбиального слоя рядом расположенных деревьев и кросс-датировкой по реакции прироста рядом расположенных деревьев в связи с отпадом дерева (Dynesius and Jonsson, 1991).

Каждый ВС был условно размечен и разделен на секции длиной 1 м, каждую из которых анализировалась как отдельный объект. Для каждой секции определялись: расстояние от основания ствола, высота над поверхностью земли, степень фрагментации коры как процент проективного покрытия относительно поверхности ствола, стадия разложения периферийных слоев древесины (по шкале Вакина и др. (1980)), класс разложения (по шкале Шороховой и Шорохова (1999)), степень зарастания ствола эпиксильной растительностью как процент проективного покрытия относительно поверхности ствола. Стадия сукцессии эпиксильной растительности определялась по шкале Кушневской и др. (Kushnevskaya et al., 2007). Визуально оценивались объем и тип гнили. Все ВС были закартированы по общей схеме с размещением ствола относительно сторон света и проекций крон деревьев всех ярусов и подроста.

Образцы коры и древесины отбирались в нескольких повторностях с трех частей ствола (основание, средняя часть и вершина). Контрольные образцы отбирались с валежа текущего года отпада или живых деревьев. Масса образца определялась дважды - в полевых условиях и после высушивания при 103°C. Определялись следующие показатели: удельная массы коры ( $\text{г см}^{-2}$ ), толщина коры (см), соотношение корки (ритидома) и флоэмы. Базисная плотность ( $\text{кг м}^{-3}$ ) коры и древесины определялась методом гидростатического взвешивания (Полубояринов, 1976).

Химический анализ образцов коры и древесины проведен в Центре коллективного пользования «Аналитическая лаборатория» Института леса КарНЦ РАН. Образцы были лиофильно высушены при температуре -30...-40°C. Для фиксации тканей производилось механическое растирание образцов с использованием жидкого азота. Концентрация углерода (C) и азота (N) определялись с помощью анализатора CHNS/O Perkin Elmer 2400 Series II CHNS/O. Концентрация фосфора (P) определялась методом Дениже-Аткинса

(СФ-2000). Концентрация серы (S) определялась методом Ринькиса (СФ-2000). Концентрации металлов (Mg, Ca, K, Na, Fe, Mn, Cu, и Zn) определялись с помощью атомно-абсорбционных спектрофотометров Shimadzu серий AA-6800 и AA-7000. Содержание лигнина определялось гравиметрическим методом на основе разложения материала методом сернокислого гидролиза. Содержание целлюлозы определялось гравиметрическим методом на основе разложения материала методом Кюршнера-Хоффера. Объемная концентрация элемента (концентрация на объем образца) рассчитывалась делением массовой концентрации (концентрация на сухую массу образца) на объем образца.

### **Статистический анализ данных**

Статистическая обработка данных начиналась с выделения факторов, определяющих вариацию исходных физико-химических характеристик структурных компонентов ВС до начала его разложения от факторов, определяющих изменение эти характеристик в процессе разложения.

Для определения зависимости исходных физико-химических характеристик контрольных образцов коры и древесины от комплекса факторов использовались дисперсионный анализ (ANOVA) (Shaw and Mitchell-Olds, 1993), обобщённые линейных моделей (GLM) и многогранговый тест Дункана (Duncan). Зависимости показателей разложения ВС и динамики его физико-химических характеристик от комплекса факторов определялись с использованием обобщённые линейных моделей (GLM). Оптимальные модели отбирались на основе критериев отношения правдоподобия и информационных критериев Akaike (AIC). Для определения взаимосвязей между параметрами ВС и показателями его разложения использовались тест ранговой корреляции Спирмена и многогранговый тест Дункана. Статистическая обработка данных, а также создание графических материалов производилось в программном пакете R (R Core Team, 2019).

Для анализа и группировки факторов, определяющих показатели разложения ВС, использовался метод «дерево классификации» (CHAID) (Kass, 1980; Wolter and Menzel, 2005) в статистическом пакете ANSWERTREE программы SPSS (SPSS Statistics, 2019).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### Скорость разложения структурных компонентов валежа лиственных и хвойных пород в условиях коренного среднетаежного ельника

Известно, что скорость разложения коры и древесины КДО различна, независимо от их принадлежности к древесной породе и фракции КДО (Harmon et al., 1986). Эти различия во многом обусловлены исходными физико-химическими свойствами субстрата и условиями аэрации и увлажненности, влияющих на способность деструктивных организмов осваивать и разлагать субстрат, а также большей скоростью фрагментации коры по сравнению с древесиной (Ganjegunte et al., 2004; Shorohova et al., 2012; Shorohova and Kapitsa, 2014b, 2016). Тем не менее, в большинстве ранних исследований, посвященных разложению КДО, древесная кора либо игнорировалась, либо объединялась с древесиной (Krankina and Harmon, 1995, Næsset, 1999, Harmon et al., 2000, Yatskov et al., 2003, Mäkinen et al., 2006). В данной главе представлена попытка определения скорости разложения валежа с учетом исходных характеристик коры и древесины основных лесобразующих древесных пород таежной зоны и особенностей динамики изменения этих характеристик в процессе разложения.

Полученные значения исходных характеристик коры и древесины исследуемых пород в целом соответствует ранее полученным данным для древесных пород таежной зоны (Симонов, 1962; Леонтьев, 1967; Сосунов, 1967; Цывин, 1973; Полуобяринов и Сорокин, 1992, 1997; Stängle et al., 2016). Наименьшие исходные значения удельной массы коры (в расчет на единицу площади) отмечены у хвойных пород ( $0.257 \text{ г см}^{-2}$ ), в то время как наибольшие были характерны для комлевой части осины ( $0.836 \text{ г см}^{-2}$ ) и лиственницы ( $1.010 \text{ г см}^{-2}$ ) (Таблица 1). Исходные значения средней толщины коры увеличивались в ряду: ель ( $0.35 \text{ см}$ ) < береза = сосна ( $0.61 \text{ см}$ ) < осина ( $1.10 \text{ см}$ ) < лиственница ( $1.41 \text{ см}$ ). Средние значения исходной пропорции флоэмы относительно общей толщины коры были следующие: лиственница (13%) < сосна (21%) < ель (32%) < осина (56%) < береза (71%). Кора осины и ели имела более высокую влажность (88%) в сравнении с корой других пород (среднее значение 61%). Плотность коры была выше плотности древесины у всех исследуемых древесных пород. Исходные значения плотности коры увеличивались в ряду: ель ( $0.499 \text{ г см}^{-3}$ ) < лиственница ( $0.549 \text{ г см}^{-3}$ ) < осина ( $0.634 \text{ г см}^{-3}$ ) < сосна ( $0.660 \text{ г см}^{-3}$ ) < береза ( $0.721 \text{ г см}^{-3}$ ). Исходные значения плотности древесины березы ( $0.518 \text{ г см}^{-3}$ ) были ниже средних значений плотности лиственницы ( $0.552 \text{ г см}^{-3}$ ), но выше по сравнению со значениями плотности древесины других пород ( $0.408, 0.431, 0.447 \text{ г см}^{-3}$  для ели, осины и сосны, соответственно).

Из отобранных в качестве контроля деревьев лиственницы более половины из них (52%) были поражены сердцевинной гнилью. Белая коррозионная и бурая деструктивная гнили встречались в 53 и 47% случаев, соответственно. Наличие гнили отрицательно коррелировало с диаметром ствола на высоте 1.3 м ( $R = -0.58$ ,  $p = 0.004$ ) и не было связано с высотой дерева. Плотность древесины деревьев лиственницы, пораженных сердцевинной гнилью, была ниже по сравнению с этим показателем для древесины здоровых деревьев без гнили (484 кг м<sup>-3</sup> и 637 кг м<sup>-3</sup>, соответственно). Наличие гнили не оказывало значимого влияния на характеристики коры лиственницы.

Таблица 1. Исходные характеристики коры и древесины исследуемых пород

Параметры	Средние значения (ст. ошиб. ср.) характеристик коры и древесины исследуемых пород				
	Осина <sup>1</sup>	Береза <sup>1</sup>	Сосна <sup>1</sup>	Ель <sup>1</sup>	Лиственница <sup>2</sup>
Удельная масса коры (г см <sup>-2</sup> )	0.389 (0.009)* 0.836 (0.160)**	0.446 (0.057)	0.262 (0.021)	0.253 (0.020)	0.435 (0.053)* 1.017 (0.137)**
Базисная плотность коры (г см <sup>-3</sup> )	0.634 (0.025)	0.721 (0.027)	0.498 (0.007)	0.660 (0.024)	0.549 (0.024)
Толщина коры (см)	1.100 (0.179)	0.614 (0.050)	0.614 (0.050)	0.353 (0.010)	1.41 (0.04)
Пропорция флоэмы (%)	56 (6)	71 (3)	21 (10)	32 (5)	13 (6)
Масса коры (в расчете на 1 м <sup>3</sup> ствола)	86 (5)	94 (7)	63 (5)	47 (7)	110 (15)
Базисная плотность древесины (г см <sup>-3</sup> )	0.431 (0.003)	0.518 (0.007)	0.408 (0.031)	0.447 (0.046)	0.637 (0.038) a 0.484 (0.088) b
Масса древесины (в расчете на 1 м <sup>3</sup> ствола)	372 (23)	451 (17)	405 (20)	369 (13)	510 (29) a 387 (45) b
Масса всего ствола (в расчете на 1 м <sup>3</sup> )	458 (32)	544 (28)	467 (30)	417 (23)	620 (45) a 497 (50) b

Условные обозначения: <sup>1</sup> – заповедник «Кивач», <sup>2</sup> – НП «Водлозерский»; а – здоровые деревья, b – деревья, пораженные сердцевинной гнилью; \* – основание ствола (0-3 м), \*\* – средняя часть ствола (> 3 м).

Общая масса коры ствола в расчете на 1 м<sup>3</sup> стволовой части дерева увеличивалась в ряду: ель (47 кг) < сосна (63 кг) < осина (86) < береза (94) < лиственница (110 кг). Наибольшая масса древесины ствола в расчете на 1 м<sup>3</sup> стволовой части была обнаружена у здоровых деревьев лиственницы, в то время как наименьшие значения были характерны для ели, осины и лиственницы с сердцевинной гнилью. Общая масса 1 м<sup>3</sup> стволовой части с учетом массы коры и древесины увеличивалась в ряду: ель (417 кг) < осина (458 кг) < сосна (467 кг) < лиственница с сердцевинной гнилью (497 кг) < береза (544 кг) < лиственница без гнили (620 кг).

Скорость изменения исследуемых характеристик коры и древесины в процессе разложения преимущественно зависела от принадлежности валежа к определенной древесной породе. Скорость потери удельной массы коры, обусловленной ее частичным отслаиванием и деятельностью насекомых, была выше в средней части ствола. Наибольшая скорость потери массы и толщины коры была характерна для средней части ствола валежа сосны ( $0.155 \text{ год}^{-1}$ ). Скорость потери базисной плотности коры была наибольшей у крупномерного валежа осины ( $0.022 \text{ год}^{-1}$ ) и значительно ниже у валежа осины меньшего диаметра и остальных древесных пород. Потеря флоэмы происходила медленнее у коры валежа березы ( $0.03 \text{ год}^{-1}$ ) в сравнении с валежем других пород ( $0.14 \text{ год}^{-1}$ ). Влажность коры валежа увеличивалась по мере сукцессии эпиксильной растительности, которая одинаковым образом прогрессировала с увеличением давности валежа у всех исследуемых пород. Общая скорость разложения коры увеличивалась в ряду: лиственница ( $0.056 \text{ год}^{-1}$ ) < осина, береза, ель ( $0.147 \text{ год}^{-1}$ ) < сосна ( $0.291 \text{ год}^{-1}$ ). Скорость потери массы коры с учетом ее фрагментации и разложения увеличивалась в ряду: береза, лиственница ( $0.069 \text{ год}^{-1}$ ) < осина ( $0.110 \text{ год}^{-1}$ ) < ель ( $0.197 \text{ год}^{-1}$ ) < сосна ( $0.312 \text{ год}^{-1}$ ).

Скорость разложение древесины валежа исследуемых древесных пород сильно варьировала, но в целом экспоненциально уменьшалась в процессе разложения. У каждой из исследуемых пород наблюдались видоспецифичные особенности этого процесса. Так, для валежа осины и сосны 2-4 классов разложения было характерно наличие сильно разложившейся сердцевины при сохранении плотной структуры заболони в средней части сечения ВС и умеренно разложившегося периферийного слоя древесины, преимущественно с гнилью коррозионного типа. У валежа березы наблюдалась бессистемная дифференциация древесины по стадиям разложения, независимо от расположения по сечению ВС. У валежа ели древесина разлагалась относительно равномерно как по сечению, так и длине ствола. Анализ вариации значений базисной плотности древесины по секциям ВС показал увеличение различий в значениях базисной плотности в процессе разложения, что говорит об относительно неравномерном разложении древесины по длине ВС у всех исследуемых древесных пород, кроме ели. В целом, скорость потери базисной плотности древесины в процессе разложения валежа была выше у лиственных пород ( $0.037$  и  $0.029 \text{ год}^{-1}$  у осины и березы, соответственно) по сравнению с хвойными ( $0.028$ ,  $0.015$  и  $0.008-0.011 \text{ год}^{-1}$  у сосны, ели и лиственницы, соответственно).

Для лиственницы характерной чертой являлось наличие сердцевиной гнили древесины (Любарский и Васильева, 1975, Schulze et al., 2012) и наличие двух типов

ксилолиза – биотрофного (начавшегося в живом дереве) и сапротрофного (начавшегося после гибели и отпада дерева) (Schwarze et al., 2000; Стороженко, 2015). При биотрофном типе ксилолиза средняя скорость потери базисной плотности древесины лиственницы была выше по сравнению с сапротрофным типом (0.011 год<sup>-1</sup> и 0.008 год<sup>-1</sup>, соответственно).

Таблица 2. Среднегодовые константы разложения коры и древесины в зависимости от изменения их характеристик. Статистически значимые факторы выделены жирным шрифтом (ANOVA, *F* значимо при *p*<0.05).

Параметр	Фактор	<i>F</i>	<i>p</i>	Средние значения (ст. ошиб. ср.) для групп, статистически значимых при <i>p</i> < 0.05				
				Лиственница <sup>2</sup>	Комель*, осина, береза, сосна, ель <sup>1</sup>	Сред. часть ствола**, осина, береза, ель <sup>1</sup>	Сред. часть ствола**, сосна <sup>1</sup>	Осина 0-40 см; береза, ель, сосна <sup>1</sup>
Потеря удельной массы коры	<b>Порода</b>	<b>4.1</b>	<b>0.009</b>					
	Диаметр ствола	0.1	0.776					
	<b>Секция ствола</b>	<b>5.7</b>	<b>0.019</b>	0.046 (0.002)	0.060 (0.007)	0.074 (0.010)	0.153 (0.032)	
Потеря базисной плотности коры	<b>Порода</b>	<b>5.1</b>	<b>0.003</b>	Лиственница <sup>2</sup>				
	<b>Диаметр ствола</b>	<b>4.7</b>	<b>0.034</b>					
	Секция ствола	0.1	0.855	0.005 (0.001)	0.010 (0.001)		0.022 (0.005)	
Потеря толщины коры	<b>Порода</b>	<b>2.4</b>	<b>0.072</b>	Комель*				
	Диаметр ствола	2.4	0.128					
	<b>Секция ствола</b>	<b>9.0</b>	<b>0.003</b>	0.052 (0.008)		Сред. часть ствола**, осина, береза, ель <sup>1</sup>	Сред. часть ствола**, сосна <sup>1</sup>	
						0.076 (0.011)	0.157 (0.034)	
Уменьшение пропорции флоремы	<b>Порода</b>	<b>8.3</b>	<b>0.001</b>	Осина, сосна, ель <sup>1</sup> , лиственница <sup>2</sup>				Береза <sup>1</sup>
	Диаметр ствола	0.1	0.730					
	Секция ствола	0.1	0.969	0.140 (0.020)			0.030 (0.008)	
Разложение, как потеря массы и объема коры	<b>Порода</b>	<b>11.1</b>	<b>0.001</b>	Лиственница <sup>2</sup>				Осина <sup>1</sup>
	<b>Диаметр ствола</b>	<b>5.7</b>	<b>0.019</b>					
	Секция ствола	0.7	0.400	0.056 (0.002)		Осина, береза, ель <sup>1</sup>		Сосна <sup>1</sup>
						0.147 (0.015)		0.291 (0.071)
Потеря массы коры ствола с учетом фрагментации	<b>Порода</b>	<b>8.2</b>	<b>0.010</b>	Осина <sup>1</sup>	Береза <sup>1</sup>	Сосна <sup>1</sup>	Ель <sup>1</sup>	Лиственница <sup>2</sup>
	Диаметр ствола	2.2	0.140	0.110 (0.019)	0.068 (0.023)	0.312 (0.045)	0.197 (0.028)	0.070 (0.004)
	Секция ствола	3.9	0.050					
Потеря базисной плотности древесины	<b>Порода</b>	<b>7.1</b>	<b>0.001</b>	Осина <sup>1</sup>	Береза <sup>1</sup>	Сосна <sup>1</sup>	Ель <sup>1</sup>	Лиственница <sup>2</sup>
	Диаметр ствола	1.7	0.134	0.037 (0.003)	0.061 (0.003)	0.028 (0.002)	0.015 (0.001)	0.011 (0.002) a
	Секция ствола	0.1	0.855					0.008 (0.002) b
Потеря массы древесины ствола	<b>Порода</b>	<b>6.9</b>	<b>0.010</b>	Осина <sup>1</sup>	Береза <sup>1</sup>	Сосна <sup>1</sup> Ель <sup>1</sup>		Лиственница <sup>2</sup>
	Диаметр ствола	0.2	0.100	0.034 (0.008)	0.015 (0.003)	0.027 (0.006)		0.010 (0.002)
	Секция ствола	0.9	0.500					
Потеря общей массы ствола	<b>Порода</b>	<b>5.2</b>	<b>0.01</b>	Осина <sup>1</sup> Ель		Сосна <sup>1</sup> Береза <sup>1</sup>		Лиственница <sup>2</sup>
	Диаметр ствола	2.2	0.14	0.030 (0.005)		0.023 (0.005)		0.010 (0.001) a
	Секция ствола	1.9	0.07					0.026 (0.008) b

Условные обозначения: <sup>1</sup> – заповедник «Кивач», <sup>2</sup> – НП «Водлозерский»; а – здоровые деревья, b – деревья, пораженные сердцевинной гнилью; \* – основание ствола (0-3 м), \*\* – средняя часть ствола (> 3 м).

Скорость потери массы древесины в процессе разложения была значительно ниже этого показателя для коры у валежа всех исследуемых пород и увеличивалась в следующем порядке: лиственница ( $0.010 \text{ год}^{-1}$ ) < береза ( $0.015 \text{ год}^{-1}$ ) сосна, ель < ( $0.027 \text{ год}^{-1}$ ) < осина ( $0.034 \text{ год}^{-1}$ ).

Средняя скорость разложения валежа с учетом массовых и объемных потерь древесины и фрагментации коры составила  $0.030 \text{ год}^{-1}$  для осины и ели и  $0.023 \text{ год}^{-1}$  для березы и сосны. Для валежа лиственницы эти значения составили  $0.010$  и  $0.026 \text{ год}^{-1}$  при биотрофном и сапротрофном типах ксилолиза, соответственно. Таким образом, период времени, в течение которого происходит полное разложение 95% массы ВС, составило для осины и ели – 100 лет, для сосны и березы – 130 лет, для лиственницы – 300 и 117 лет при биотрофном и сапротрофном типах ксилолиза, соответственно.

### **Влияние полога леса и микрорельефа на показатели разложения валежа в условиях коренного среднетаежного ельника**

Валеж является одной из наиболее крупных фракций КДО (Harmon et al., 2008) и включает в себя выпавшие ветровальные и буреломные деревья, вышедшие из состава древостоя и находящиеся в горизонтальном положении на площади лесного биогеоценоза (Стороженко, 2011). Каждый отдельный валежный ствол (ВС) имеет определенные экобиологические свойства - линейные размеры, принадлежность к определенной древесной породе, физико-химические характеристики его структурных компонентов – коры и древесины, стадию их разложения, средний класс разложения ВС, положение относительно поверхности земли, видовой состав грибной биоты (Harmon et al., 1986; Стороженко, 2011). Значения большинства из вышеперечисленных параметров могут сильно различаться между секциями ВС, находящихся в участках леса с различными условиями теплообмена и влагообеспеченности и неоднородным микрорельефом, что обуславливает различия в скорости их разложения. В данной главе была предпринята попытка выявить и проанализировать влияние полога леса и микрорельефа на показатели разложения и фрагментации коры и древесины секций ВС основных древесных пород в условиях коренного среднетаежного ельника черничного.

*Разложение древесины.* По результатам анализа корреляционных взаимодействий показателей разложения установлено, что у ВС всех исследуемых древесных пород наблюдалась высокая степень корреляционной связи класса разложения секции ВС от давности гибели дерева ( $R > 0.6$ ,  $p = 0.05$ ). Показано, что процессы разложения древесины происходят активнее в секциях ствола, имеющих непосредственный контакт с поверхностью земли, где вероятно создаются более благоприятные условия для

жизнедеятельности деструктурирующих грибов (Ottosson et al., 2015). У ВС березы, осины и сосны класс разложения в зоне вершины был в среднем выше по сравнению с этим параметром в комлевой и средней частях ВС. У валежа ели подобных различий не отмечалось. Статистически значимого влияния крон деревьев и подроста на класс разложения секции ВС установить не удалось, что, вероятно, указывает на то, что анализ положения ВС относительно вертикальных проекций крон деревьев не позволяет оценить «истинный» режим освещенности и влагообеспеченности под пологом леса и учесть динамическое влияние этих факторов на разложение ВС как в краткосрочном, так и долгосрочном аспектах.

С помощью метода «дерево классификации» (CHAID) было установлено, что класс разложения секции ВС наиболее сильно зависит от времени, прошедшего с момента гибели и отпада дерева ( $p < 0.001$ ) (Рисунок 1). Отмечается, что в течение первых нескольких лет с момента начала разложения ВС ели разлагается несколько быстрее ВС других пород ( $p = 0.001$ ). По истечению 13-18 лет с момента начала разложения ВС ели и березы имеет в среднем больший класс разложения по сравнению с ВС осины и сосны ( $p = 0.01$ ). Наличие контакта секции ВС с поверхностью земли статистически значимо влияет на класс разложения секции ствола в интервале 19-23 лет с момента гибели дерева ( $p < 0.001$ ).

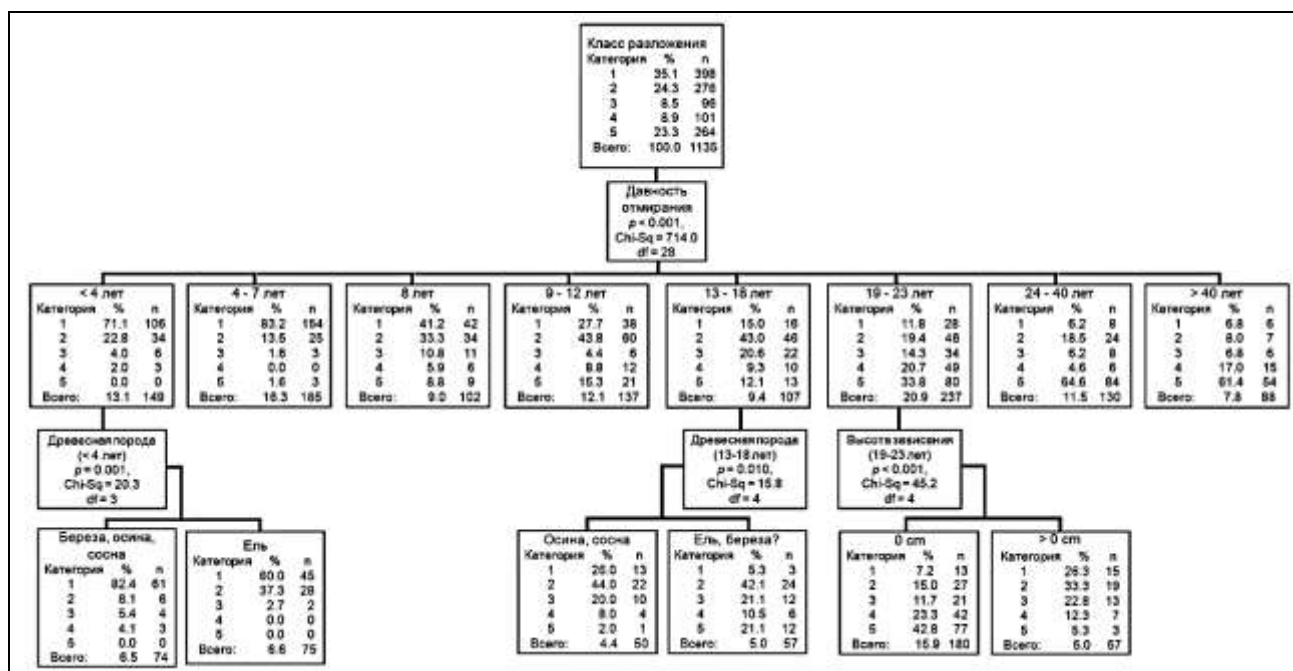


Рисунок 1. Схема классификации статистически значимых факторов, влияющих на класс разложения секции ВС



*Фрагментация коры.* Процессы фрагментации коры включают в себя ее механическое разрушение, отслаивание и опадение с поверхности ВС (Harmon et al., 1986; Стороженко и др., 1992; Shorohova et al., 2016). Подчеркнуто, что скорость фрагментации коры индивидуальна для каждой из исследованных древесных пород. Так, скорость фрагментации и разложения коры березы, в особенности ее внешнего слоя - ритидома, значительно ниже скорости разложения ее древесины и коры и древесины других пород (Shorohova et al., 2014; 2016). Это позволяет ей выполнять барьерную функцию, создавая благоприятные условия для быстрого разложения флоэмы и периферийных слоев древесины березы. Для ВС сосны характерна относительно быстрая потеря коры – основная ее масса отслаивается и опадает в течение первых 5-10 лет с момента гибели дерева (Shorohova et al., 2016; Romashkin et al., 2018), прежде всего, из-за утилизации ее флоэмы насекомыми и грибами (Ulyshen, 2014). Для ВС осины и ели характерна некоторая сопряженность процессов разложения древесины и фрагментации и разложения коры, что проявляется в наличии корреляционной связи между этими показателями ( $R = 0.33$  и  $R = 0.62$  при  $p < 0.001$  для осины и ели, соответственно). В отличие от других древесных пород у ели степень фрагментации коры ВС отрицательно коррелировала с высотой ВС над поверхностью земли ( $R = -0.50$ ,  $p < 0.001$ ), при этом степень фрагментации коры секции ствола, имеющей контакт с почвой, была статистически значимо выше по сравнению с секциями, расположенных на определенной высоте над землей. Установлено, что степень фрагментация коры ВС осины значимо ниже для секций, расположенных в окнах полога леса ( $p < 0.001$ ) и не изменяется в зависимости от расположения относительно крон деревьев и подроста, а также их границ. В то же время процессы фрагментации коры ВС березы не зависят или слабо зависят от расположения ствола относительно крон деревьев основного яруса и подроста. Степень фрагментация коры ВС сосны была значимо выше в окнах полога леса ( $p < 0.001$ ). Схожие закономерности применимы для ВС ели, однако они не являлись статистически значимыми ( $p = 0.07$ ).

Полученные с помощью метода CHAID результаты в целом сопоставимы с результатами, полученными при использовании других статистических методов. Так, наиболее значимое влияние на степень фрагментации коры ВС оказывает принадлежность к определенной древесной породе ( $p < 0.001$ ) (Рисунок 2). Скорость фрагментации коры березы слабо зависела от давности валежа и класса разложения секции – внешний слой коры (ритидом) оставался относительно целостным, по крайней мере, в рамках изученного нами временного интервала. Для ВС остальных древесных пород следующими по значимости факторами, определяющими степень фрагментации коры, являлись давность валежа и высота расположения его секций относительно поверхности земли.

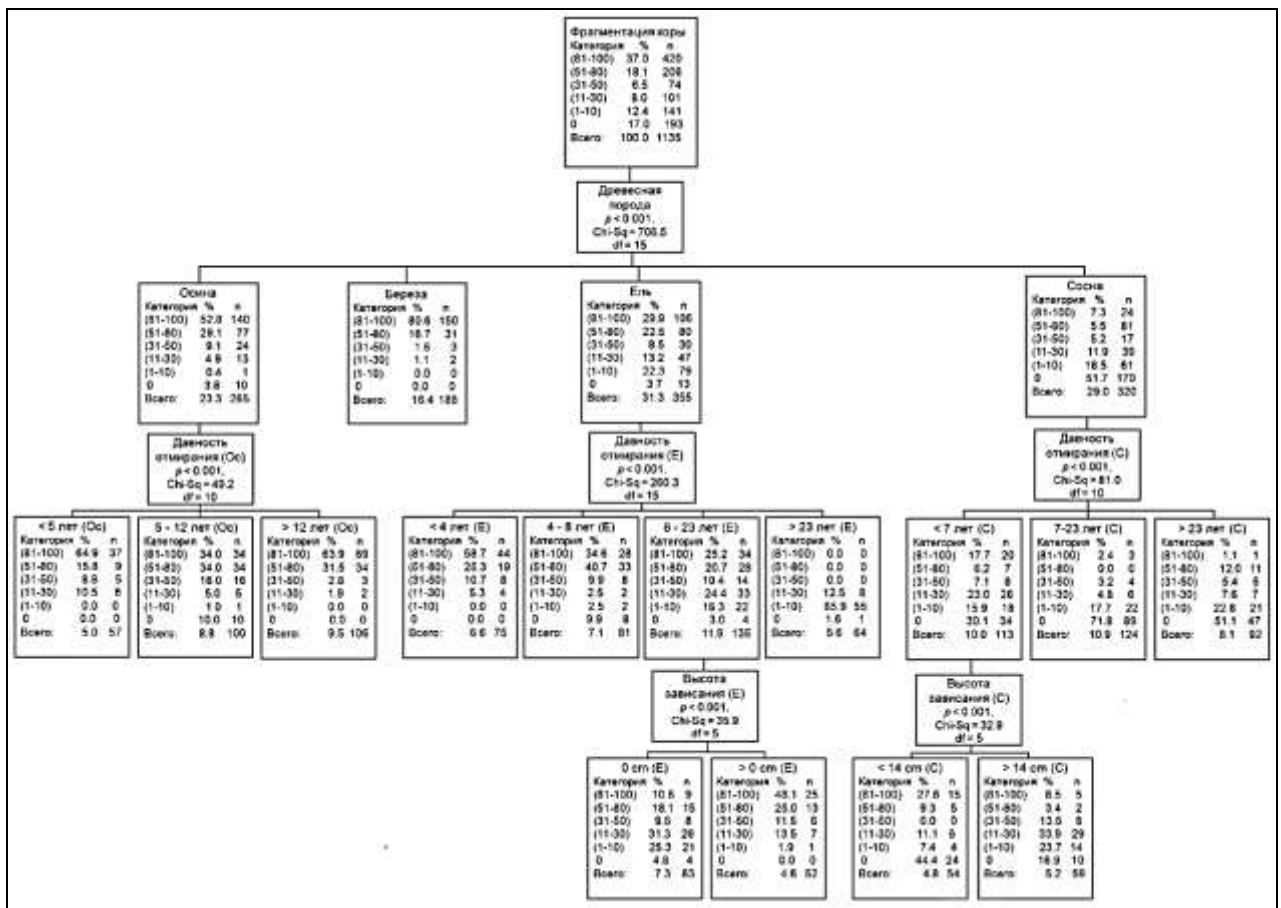


Рисунок 2. Схема классификации статистически значимых факторов, влияющих на степень фрагментации коры секции ВС

Степень зарастания валежа эпиксильной растительностью для ВС всех древесных пород положительно коррелировала с давностью валежа и классом разложения секции ствола ( $R > 0.65$  и  $R > 0.50$ , соответственно, при  $p < 0.001$ ) и отрицательно – с высотой зависания секции ВС над поверхностью земли ( $R = -0.42 \dots -0.64$ , при  $p < 0.001$ ). Для ВС ели была характерна корреляционная связь между степенью фрагментации коры и зарастанием поверхности ВС эпиксильной растительностью ( $R = 0.57$ ,  $p < 0.001$ ), что, однако, не наблюдалось у других древесных пород. Связь между степенью зарастания ВС эпиксильной растительностью и их расположением относительно крон деревьев основного яруса и подроста примененными методами обнаружить не удалось. С помощью метода CHAID также не удалось установить значимость ни одного из рассматриваемых факторов.

## **Динамика содержания биогенных элементов в валеже в процессе его разложения в условиях коренного среднетаежного ельника**

Отмечено, что динамика содержания биогенных элементов при разложении древесных остатков сильно различается в зависимости от свойств разлагающегося субстрата и его исходных физико-химических характеристик (Holub et al., 2001), обусловленных принадлежностью к определенной древесной породе (Krankina et al., 1999), структурному компоненту КДО (кора или древесина) (Palvianen et al., 2010, 2011), лесорастительной зоной (Mukhortova, 2012), комплексом других абиотических (Swift et al., 1979; Schwarz et al., 2000) и биотических факторов (Zhou et al., 2007).

На данный момент известно несколько механизмов, определяющих динамику биогенных элементов в процессе разложения КДО:

1) потеря С в связи с разложением структурных компонентов растительной клетки, что обуславливает относительное увеличение концентраций других элементов, в особенности на поздних стадиях разложения (Mattson et al., 1987);

2) фиксация N различными прокариотами - цианобактериями, живущими в ассоциации с эпиксильной растительностью, прежде всего мхами (Rousk et al., 2013);

3) транслокация биогенных элементов гифами грибов, обуславливающая динамику элементного состава разлагающейся древесины на начальных стадиях разложения, таким образом, подготавливая разлагающийся субстрат для других ксилофильных видов (Filipiak et al., 2018);

4) выветривание, выщелачивание и вымывание под действием ветра, осадков и инсоляции (Harmon et al., 1986; Стороженко и др., 1992);

5) механическая фрагментация коры и древесины, расслоение, ее растрескивание и опадение на поверхность лесной подстилки и почвы (Rudz, 2013; Shorohova et al., 2016).

В данной главе рассмотрена динамика элементного состава коры и древесины валежа основных лесообразующих пород таежной зоны условиях коренного среднетаежного ельника черничного.

Исходное содержание основных биогенных элементов – макро- (С, N, P, S, Mg, K, Ca, Na) и микроэлементов (Fe, Mn, Cu, Zn) до начала процесса разложения в целом различалось как у структурных компонентов древесного ствола – коры и древесины, так и в зависимости от их принадлежности к определенной древесной породе (Таблица 3).

Таблица 3. Массовые концентрации основных биогенных элементов в коре и древесине исследуемых пород. Показаны средние значения и стандартная ошибка среднего

Элемент	Средние значения (ст. ошиб. ср.) концентрации для компонентов ствола исследуемых древесных пород, %									
	Кора					Древесина				
	Осина <sup>1</sup>	Береза <sup>1</sup>	Сосна <sup>1</sup>	Ель <sup>1</sup>	Лиственница <sup>2</sup>	Осина <sup>1</sup>	Береза <sup>1</sup>	Сосна <sup>1</sup>	Ель <sup>1</sup>	Лиственница <sup>2</sup>
<b>C</b>	41.7 (0.99)	47.0 (1.08)	47.4 (1.47)	46.7 (1.71)	39.3 (0.86)	43.3 (1.41)	45.8 (0.97)	44.0 (1.31)	42.7 (0.71)	49.0 (1.09)
<b>N</b>	0.53 (0.06)	0.46 (0.04)	0.36 (0.03)	0.35 (0.05)	0.20 (0.03)	0.03 (0.00)	0.08 (0.01)	0.04 (0.01)	0.05 (0.01)	0.07 (0.02)
<b>P</b>	0.050 (0.006)	0.035 (0.004)	0.042 (0.002)	0.036 (0.004)	-	0.084 (0.013)	0.015 (0.002)	0.015 (0.002)	0.011 (0.001)	-
<b>S</b>	0.041 (0.005)	0.026 (0.004)	0.048 (0.007)	0.031 (0.006)	-	0.023 (0.004)	0.025 (0.004)	0.017 (0.006)	0.013 (0.002)	-
<b>Mg</b>	0.101 (0.012)	0.053 (0.006)	0.013 (0.002)	0.026 (0.004)	0.064 (0.005)	0.042 (0.006)	0.039 (0.004)	0.020 (0.002)	0.015 (0.007)	0.012 (0.001)
<b>Ca</b>	1.06 (0.08)	0.55 (0.04)	0.34 (0.04)	1.00 (0.06)	0.55 (0.07)	0.13 (0.01)	0.14 (0.01)	0.09 (0.01)	0.11 (0.01)	0.06 (0.01)
<b>K</b>	0.90 (0.11)	1.64 (0.37)	0.64 (0.06)	0.94 (0.11)	0.17 (0.02)	0.16 (0.023)	0.06 (0.013)	0.02 (0.002)	0.01 (0.008)	0.02 (0.010)
<b>Na</b>	0.0009 (0.0001)	0.0009 (0.0001)	0.0019 (0.0001)	0.0009 (0.0001)	0.0031 (0.0003)	0.0046 (0.0007)	0.0041 (0.0003)	0.0056 (0.0008)	0.0050 (0.0003)	0.0013 (0.0003)
<b>Fe</b>	0.0054 (0.0006)	0.0034 (0.0006)	0.0040 (0.0004)	0.0054 (0.0008)	0.0048 (0.0005)	0.0013 (0.0002)	0.0019 (0.0002)	0.0015 (0.0003)	0.0012 (0.0001)	0.0084 (0.0013)
<b>Mn</b>	0.009 (0.001)	0.060 (0.003)	0.012 (0.002)	0.061 (0.004)	0.060 (0.007)	0.002 (0.0003)	0.008 (0.001)	0.004 (0.0005)	0.005 (0.0006)	0.0044 (0.0012)
<b>Cu</b>	0.0005 (0.0001)	0.0008 (0.0001)	0.0008 (0.0001)	0.0005 (0.0000)	0.0004 (0.0000)	0.00008 (0.00001)	0.00009 (0.00001)	0.00006 (0.00001)	0.0001 (0.00001)	0.00019 (0.00003)
<b>Zn</b>	0.008 (0.0008)	0.012 (0.0007)	0.001 (0.0002)	0.010 (0.001)	0.003 (0.0006)	0.0013 (0.0002)	0.0021 (0.0003)	0.0004 (0.00003)	0.0007 (0.00005)	0.0002 (0.00008)

Условные обозначения: <sup>1</sup> – заповедник «Кивач», <sup>2</sup> – НП «Водлозерский»

Полученные значения содержания элементов в коре и древесине исследуемых пород были в целом сопоставимы с ранее опубликованными данными (Чудинов, 1964; Родин и Базилевич, 1964; Hakila and Winter, 1973; Казимиров и Морозова, 1973; Казимиров и др., 1977, 1978; Корбукова, 1996; Karlman et al., 2005; Ульянова и Тарабанько, 2009; Palviainen et al., 2010, 2011; Harmon et al., 2013; Skonieczna et al., 2014; Palviainen и Finer, 2015).

Установлено, что исходные значения концентрации С были ниже в коре лиственницы (39.3%) и осины (41.7%) и значимо не различались между собой в коре других пород (в среднем 47%). Концентрация С в древесине лиственницы (49%) была выше по сравнению с другими породами (в среднем 44%).

Концентрация N в коре осины составила 0.53%, что выше, чем в коре березы (0.46%) и значительно выше, чем в коре хвойных пород (0.35% для сосны и ели, 0.20% для

лиственницы). Концентрация N в древесине в целом была значительно ниже, чем в коре, и была наибольшей в древесине березы (0.08%) и лиственницы (0.07%) и ниже у других пород (0.03, 0.04, 0.05% для осины, сосны и ели, соответственно).

Отношение C/N в коре было выше у хвойных пород (235:1, 153:1 и 132:1 для лиственницы, ели и сосны, соответственно), чем у лиственных (106:1 и 88:1 для березы и осины, соответственно). Отношение C/N в древесине было значительно выше по сравнению с корой и составило 813:1 – для лиственницы, 622:1 – для березы, 1453:1 – для сосны, 1590:1 – для ели, 2359:1 – для осины.

Концентрация P в коре увеличивалась в ряду: береза (0.035%) < ель (0.036%) < сосна (0.042%) < осина (0.050%). Наибольшая концентрация P была отмечена в древесине осины (0.084%) и значительно меньшие значения – у березы, сосны (0.015%) и ели (0.011%).

Концентрация S в коре была наибольшей у сосны (0.048%) и осины (0.041%) и значительно меньше у ели (0.031%) и березы (0.026%). Концентрация S в древесине была ниже по сравнению этим показателем в коре у всех исследуемых пород за исключением березы (Таблица 3).

Наибольшие концентрации Mg в коре отмечены у осины (0.101%), лиственницы (0.064%) и березы (0.053%), в то время как в древесине – у лиственных пород (0.042 и 0.039% у осины и березы, соответственно). В целом концентрации Mg в коре были выше по сравнению с этим показателем в древесине у всех исследуемых пород, кроме сосны (0.013 и 0.020% для коры и древесины, соответственно) (Таблица 3).

Концентрация Ca в коре (0.34-1.06%) была значительно выше, чем в древесине у всех исследуемых пород (0.06-0.14%). Наибольшие значения были характерны для коры осины и ели (около 1%), несколько меньшие – для коры березы и лиственницы (0.55%), наименьшие – для коры осины (0.34%).

Концентрация K была значительно выше в коре (с наибольшими значениями для березы (1.64%) и ели (0.94%)), чем в древесине всех исследуемых пород, где концентрация K варьировала в пределах 0.01-0.16% в зависимости от древесной породы (Таблица 3).

Концентрация Na в коре была ниже, чем в древесине у всех исследуемых пород, кроме лиственницы, где наблюдалась обратная зависимость (Таблица 3).

Концентрация Fe была выше в коре у всех древесных пород, кроме лиственницы, где этот показатель в коре (0.0048%) был ниже, чем в древесине (0.0084%).

Концентрация Mn в коре увеличивалась в ряду: осина (0.009%) < сосна (0.012%) < береза, ель и лиственница (0.061%), что значительно выше по сравнению со значениями для древесины этих древесных пород (Таблица 3).

Концентрация Си в коре всех исследуемых пород имела низкие значения (0.0004-0.0008%), но была значительно выше по сравнению со значениями концентрации этого элемента в древесине (Таблица 3). Наибольшая концентрация Zn в коре отмечена у березы (0.012%), ели (0.010%), осины (0.008%), наименьшие – у лиственницы (0.003%) и сосны (0.001%).

Концентрация Zn в древесине была значительно ниже, чем в коре, с наименьшими различиями у сосны (0.0010 и 0.0004% для коры и древесины, соответственно).

Несмотря на наибольшие значения концентраций всех биогенных элементов в коре ствола, общее их содержание было ниже, чем в древесине ввиду ее большей массовой и объемной доли в стволе рассматриваемых древесных пород.

Концентрация целлюлозы в древесине исследуемых пород увеличивалась в ряду: береза (44.9%) < осина (48.1%) < сосна (49.6%) < ель (51.8%). Концентрация лигнина в древесине исследуемых пород увеличивалась в ряду: осина (20.0%) < береза (21.7%) < сосна (25.8%) < ель (26.4%).

В процессе разложения валежа массовая концентрация С увеличивалась в коре березы на 15%, уменьшилась в коре сосны на 25% и оставалась постоянной в коре осины, ели и лиственницы (Рисунок 3). Объемная концентрация С уменьшалась только в коре осины (примерно на 30%). Массовая концентрация С в древесине оставалась постоянной у всех исследуемых пород, в то время как объемная концентрация С экспоненциально уменьшалась в процессе разложения валежа.

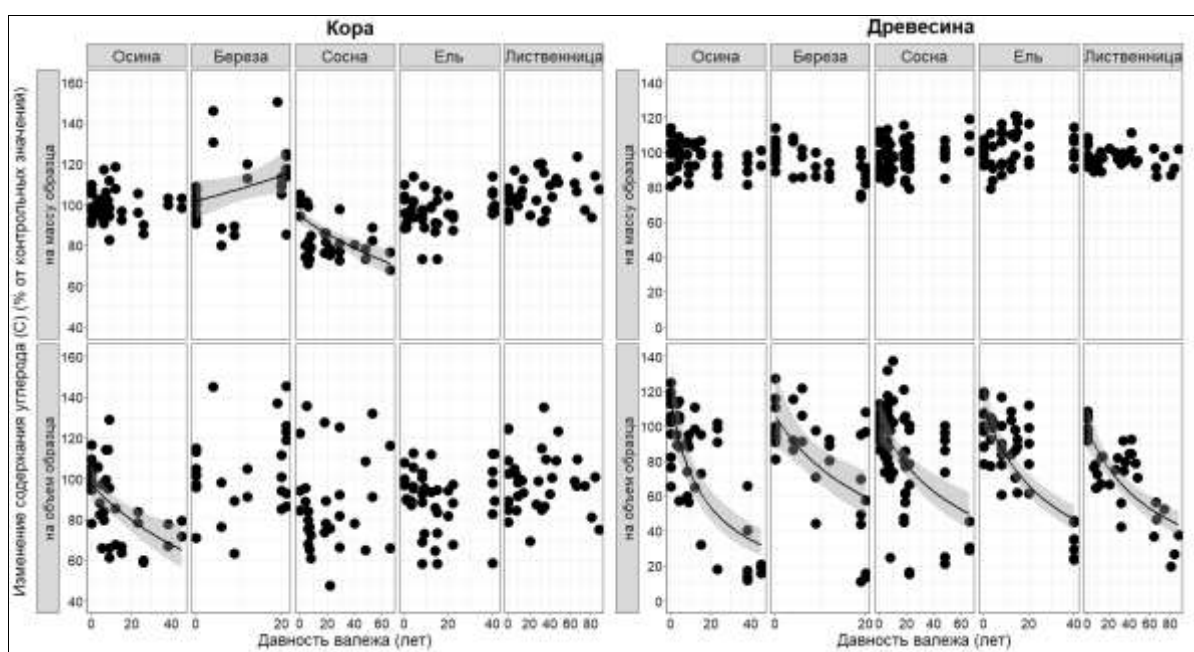


Рисунок 3. Динамика содержания С в коре и древесине валежа исследуемых пород в процессе его разложения

Массовая и объемная концентрации N в коре лиственных пород широко варьировали, но в целом незначительно увеличивались в процессе разложения валежа по сравнению с динамикой этого показателя в коре хвойных пород, где концентрация N увеличивалась в 3-4.5 раза в зависимости от древесной породы (Рисунок 4). В древесине валежа всех исследуемых пород, кроме лиственницы, наблюдалось еще более интенсивное увеличение концентрации N в сравнении с исходными значениями.

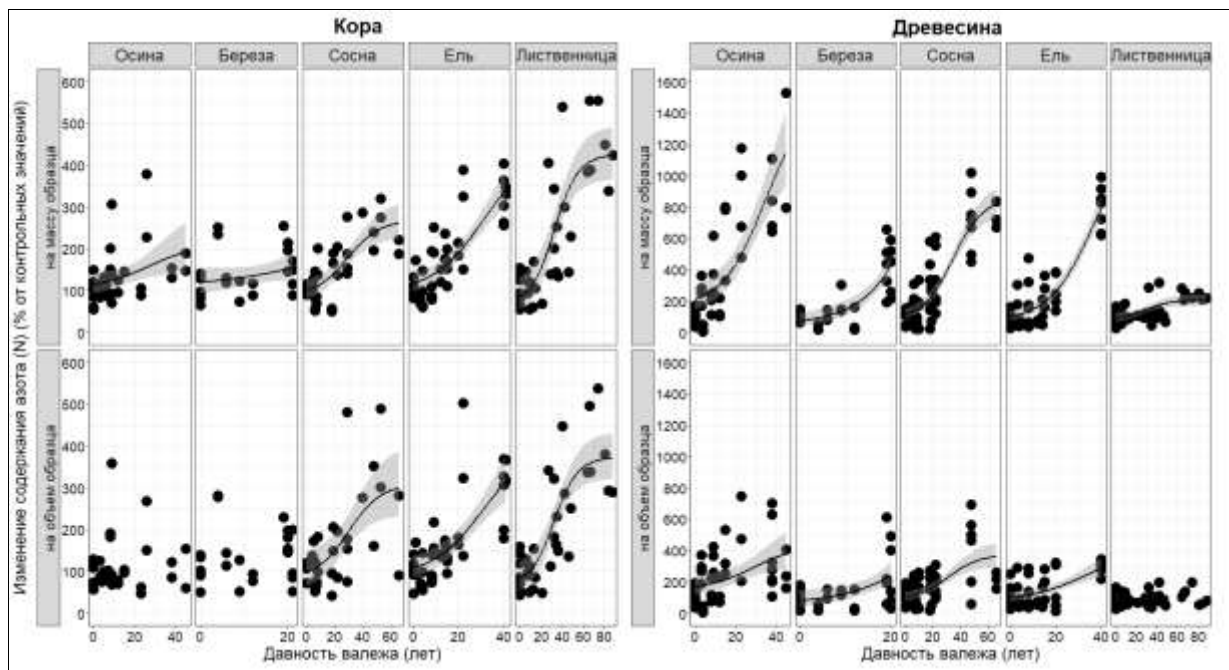


Рисунок 4. Динамика содержания N в коре и древесине валежа исследуемых пород в процессе его разложения

Отношение C/N в процессе разложения валежа закономерно уменьшалось как в коре, так и в древесине валежа всех исследуемых пород, за исключением коры березы.

Массовая и объемная концентрации P в коре валежа оставались постоянными на протяжении изучаемого периода разложения (Рисунок 5). Массовая концентрация P в древесине валежа увеличилась относительно исходных значений в 2.5-5.5 раз в зависимости от древесной породы. Объемная концентрация P в древесине валежа значимо не изменялась.

Массовая и объемная концентрации S увеличивались в коре березы (в два раза) и ели (в три раза) и значимо не изменялись в коре других пород (Рисунок 6). Массовая концентрация S увеличивалась только в древесине ели (примерно в четыре раза) и оставалась постоянной в древесине других древесных пород. Объемная концентрация S в древесине широко варьировала, но значимо уменьшалась (примерно на 60%) в древесине валежа осины в процессе его разложения.

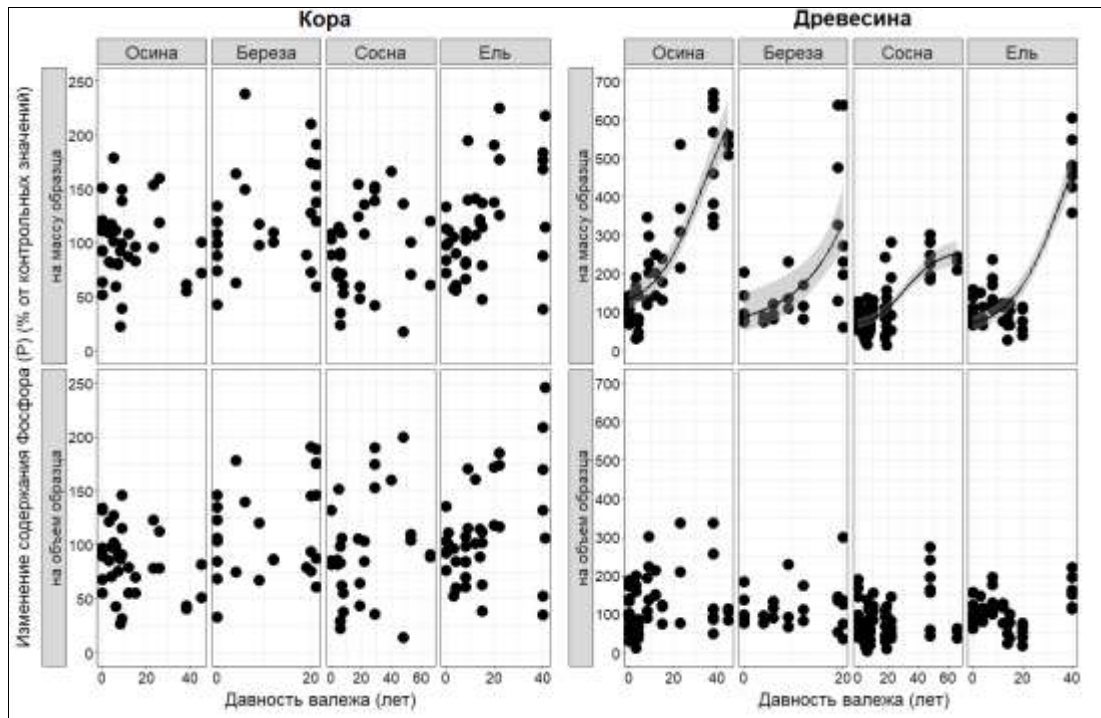


Рисунок 5. Динамика содержания Р в коре и древесине валежа исследуемых пород в процессе его разложения

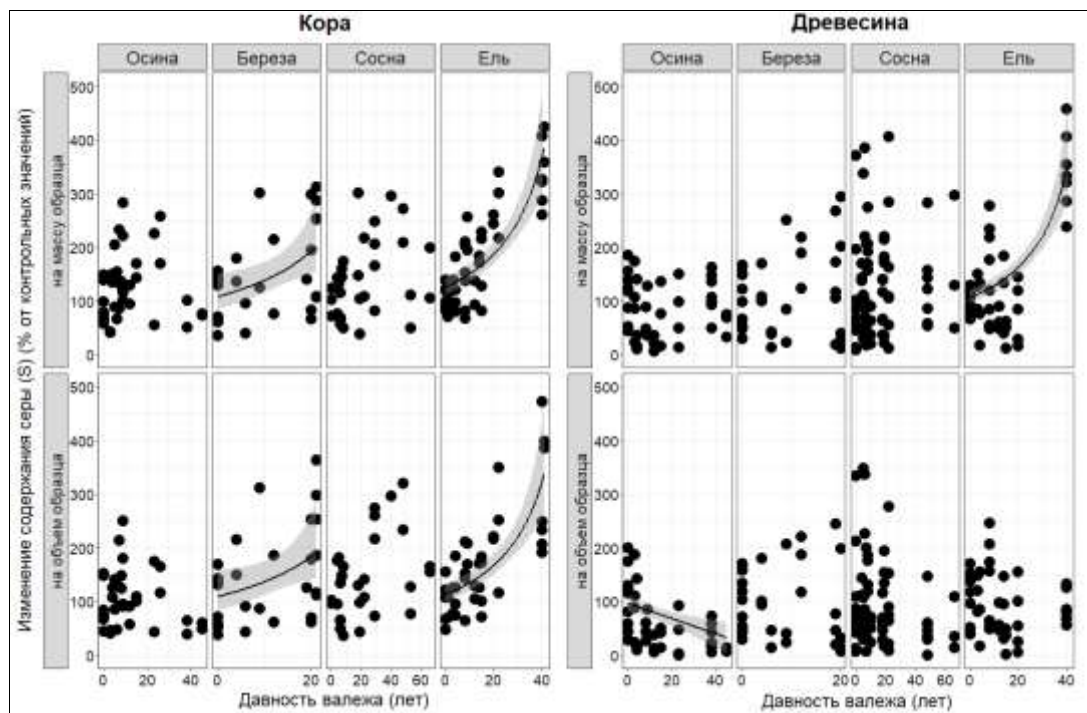


Рисунок 6. Динамика содержания S в коре и древесине валежа исследуемых пород в процессе его разложения

Массовая и объемная концентрации Mg в коре уменьшались в процессе разложения валежа осины и лиственницы и значимо не изменялись в коре валежа других пород (Рисунок 7). Массовая концентрация Mg в древесине валежа не изменялась ни у одной из



исследуемых пород в отличие от объемной концентрации Mg, которая экспоненциально уменьшалась в древесине валежа независимо от его принадлежности к древесной породе.

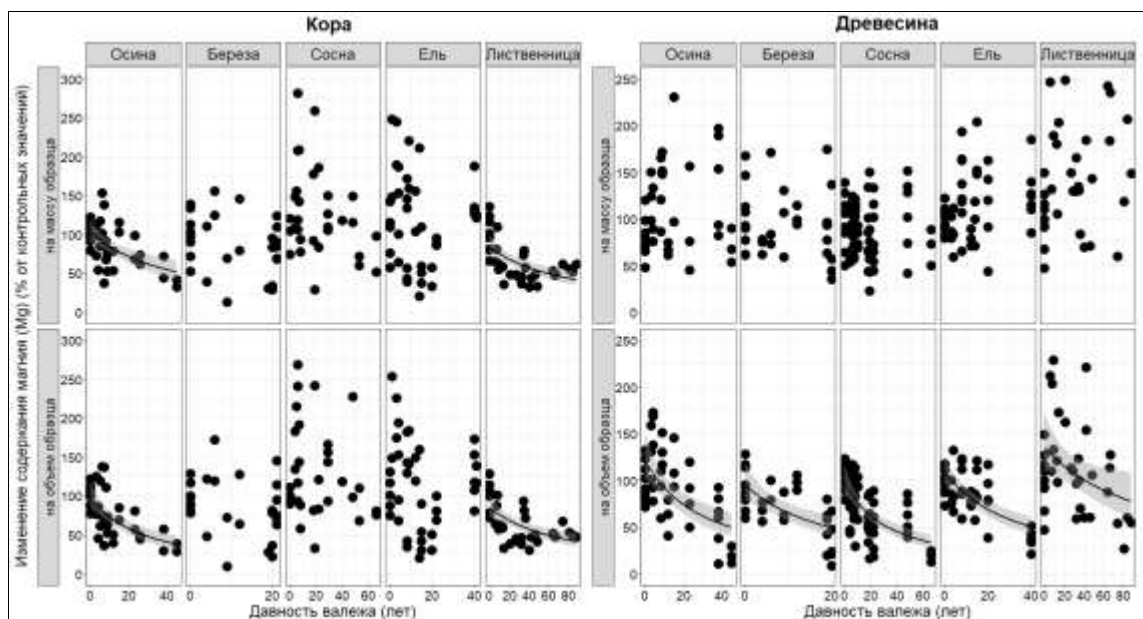


Рисунок 7. Динамика содержания Mg в коре и древесине валежа исследуемых пород в процессе его разложения

Массовая и объемная концентрации Ca увеличивались в коре березы (примерно 1.5 раза), уменьшались в коре ели (примерно на 30%) и не изменялись в коре осины, сосны и лиственницы (Рисунок 8). Массовая концентрация Ca увеличивалась в древесине всех исследуемых пород (примерно в 2.5-4.5 раза), в то время как объемная концентрация Ca оставалась относительно постоянной.

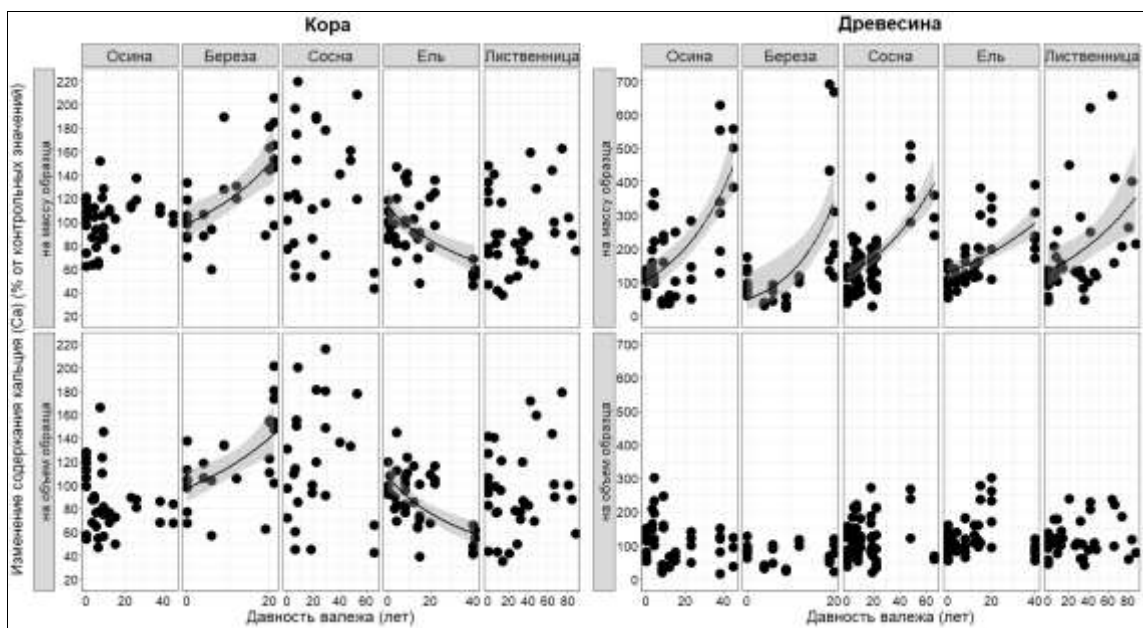


Рисунок 8. Динамика содержания Mg в коре и древесине валежа исследуемых пород в процессе его разложения

Массовая и объемная концентрации К уменьшались в коре и древесине валежа всех исследуемых пород, демонстрируя высокую степень мобильности этого элемента (Рисунок 9).

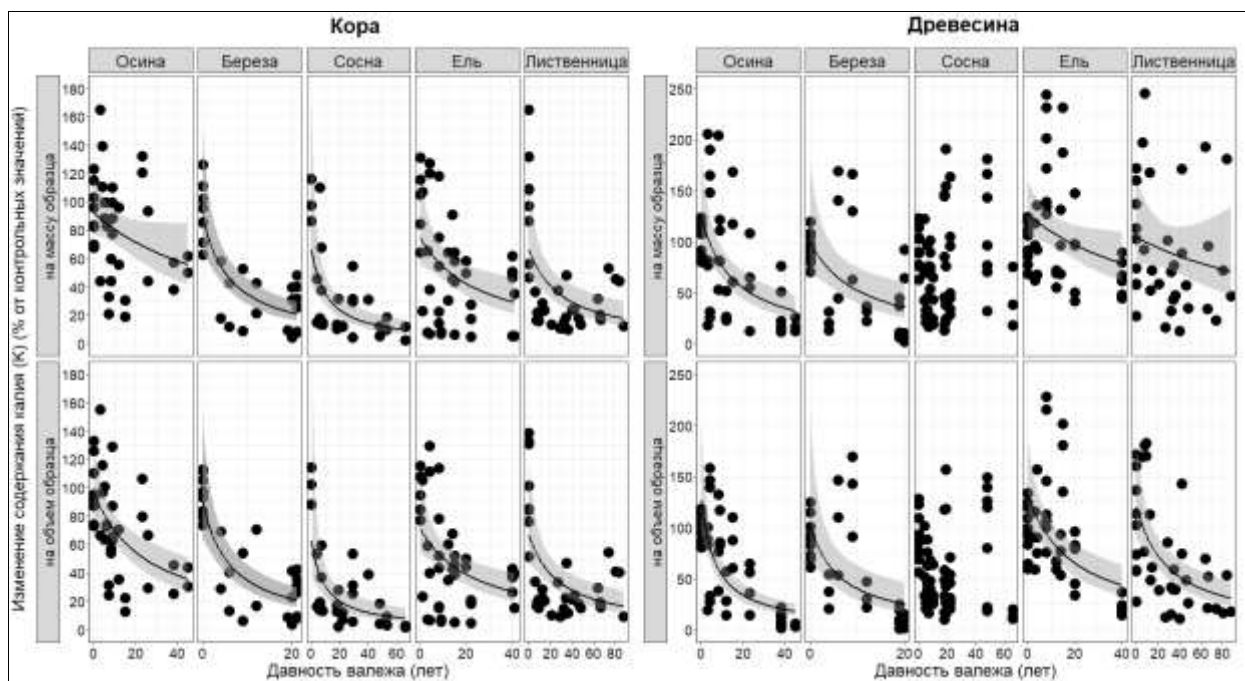


Рисунок 9. Динамика содержания К в коре и древесине валежа исследуемых пород в процессе его разложения

Массовая и объемная концентрации Na увеличивались в коре валежа березы (примерно на 20-30%), ели (на 50-70%) и лиственницы (в два раза) и оставались постоянными в коре валежа осины и сосны (Рисунок 10). Массовая концентрация Na в разной степени увеличивалась в древесине валежа всех исследуемых пород. Объемная концентрация Na в древесине значительно не изменялась у валежа березы, сосны и лиственницы и уменьшалась у валежа осины (на 25%) и ели (на 50%).

Массовая и объемная концентрации Fe значительно увеличивались в коре валежа хвойных пород (примерно в четыре-семь раз в зависимости от древесной породы), в меньшей степени в коре березы (в два раза) и оставались постоянными в коре осины (Рисунок 11). Массовая концентрации Fe в древесине увеличивалась у валежа осины, ели (в три раза), сосны (в четыре раза) и оставалась постоянной в древесине валежа березы и лиственницы. Объемная концентрация Fe уменьшалась в древесине валежа осины и лиственницы и значительно не изменялась в древесине валежа остальных древесных пород (Рисунок 11).

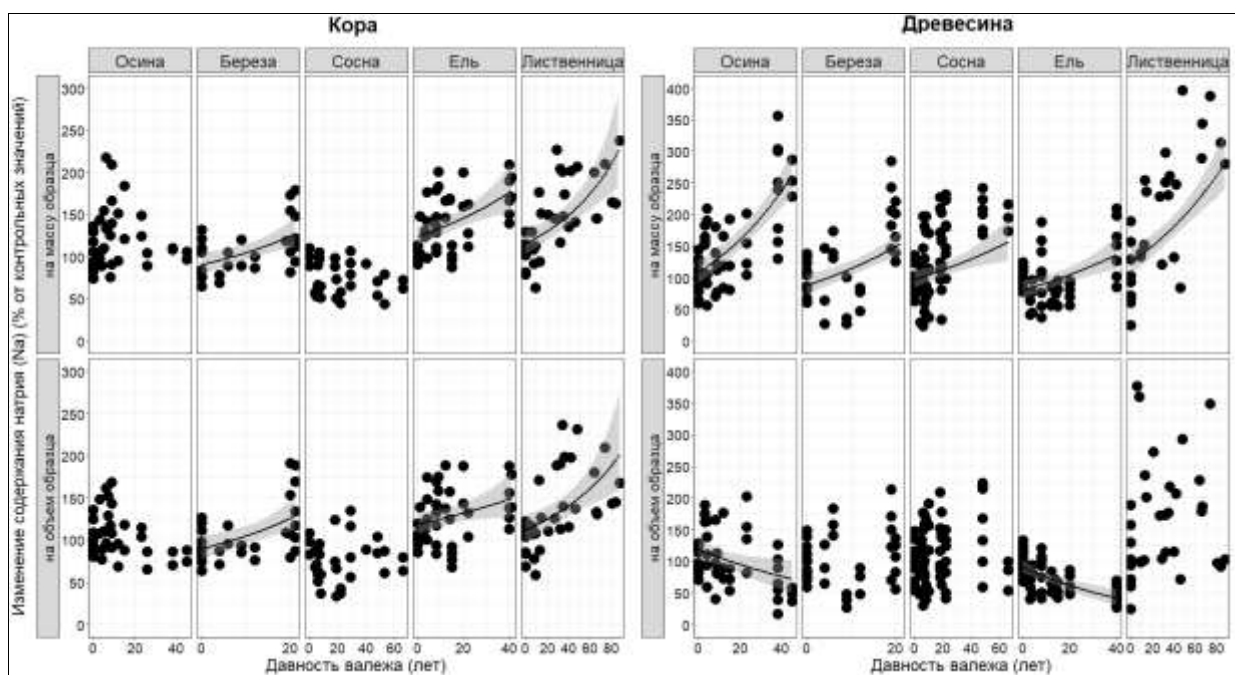


Рисунок 10. Динамика содержания Na в коре и древесине валежа исследуемых пород в процессе его разложения

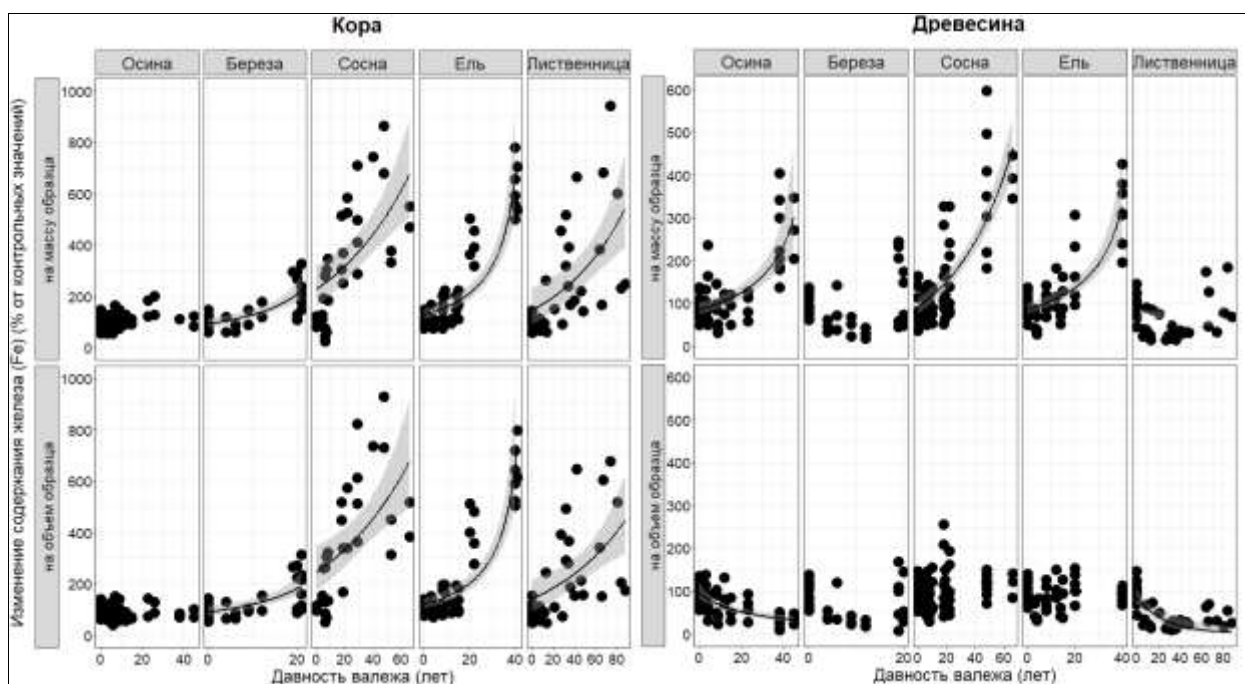


Рисунок 11. Динамика содержания Fe в коре и древесине валежа исследуемых пород в процессе его разложения

Массовая и объемная концентрации Mn в коре значимо не изменялись у валежа осины, березы и лиственницы, увеличивались в коре валежа сосны (примерно в 2.5 раза) и уменьшалась в коре валежа ели (на 50%) (Рисунок 12). Массовая концентрация Mn увеличивалась примерно в четыре раза в древесине валежа лиственных пород, уменьшалась в древесине валежа ели (на 50%) и не изменялась в древесине валежа сосны

и лиственницы. Объемная концентрация Mn значительно уменьшалась в древесине валежа осины и ели и незначительно в древесине валежа всех исследуемых пород.

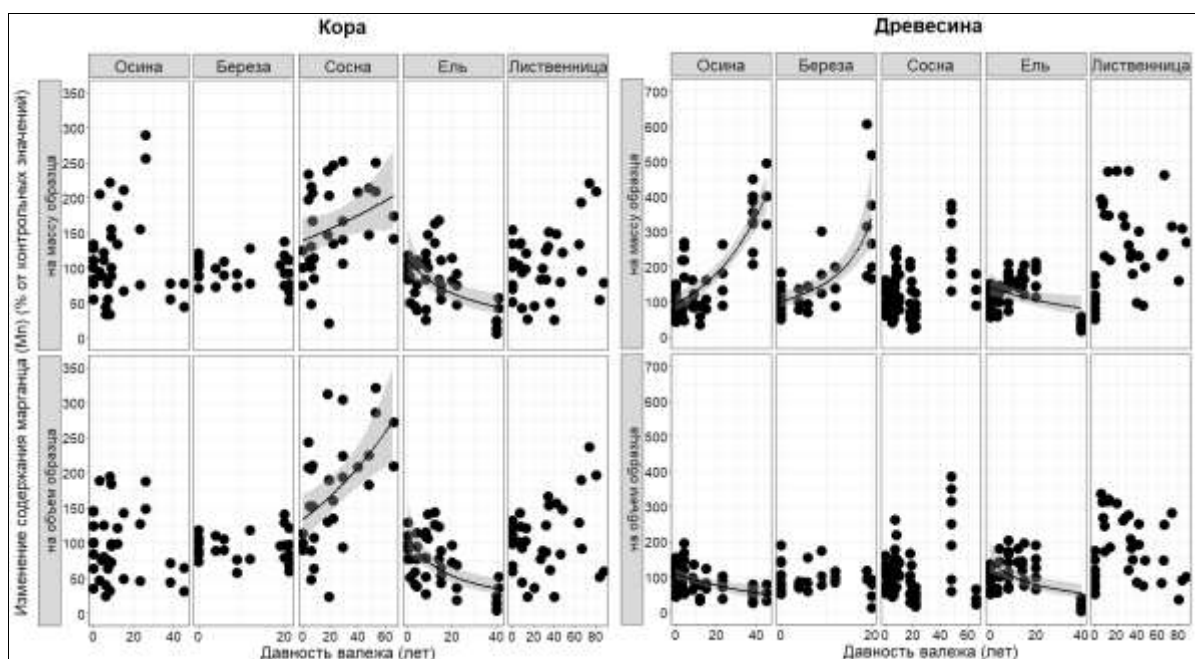


Рисунок 12. Динамика содержания Mn в коре и древесине валежа исследуемых пород в процессе его разложения

Массовая и объемная концентрации Si значительно не изменялись в коре валежа всех исследуемых пород, кроме коры валежа березы, где отмечалось уменьшение этих показателей на 50% (Рисунок 13). В древесине массовая концентрация Si увеличивалась у валежа всех древесных пород, кроме лиственницы, в то время как объемная концентрации Si широко варьировала, но оставалась относительно постоянной в древесине валежа всех исследуемых пород.

Массовая и объемная концентрации Zn в коре значимо не изменялись у валежа всех пород, кроме осины и ели, где наблюдалось снижение этих показателей на 40-50% относительно исходных значений (Рисунок 14). Массовая концентрация Zn в древесине увеличивалась у валежа всех исследуемых пород. Объемная концентрация Zn в древесине оставалась постоянной у всех древесных пород, кроме сосны, где отмечалось увеличение этого показателя примерно в три раза (Рисунок 14).

Массовая и объемная концентрация целлюлозы в древесине уменьшались в процессе разложения валежа всех исследуемых пород. Массовая концентрация лигнина в древесине увеличивалась у валежа всех пород, кроме березы. Объемная концентрация лигнина оставалась постоянной в древесине валежа хвойных пород, незначительно уменьшалась и широко варьировала у березы (примерно на 10%) и наиболее значительно – у осины (примерно на 60%).

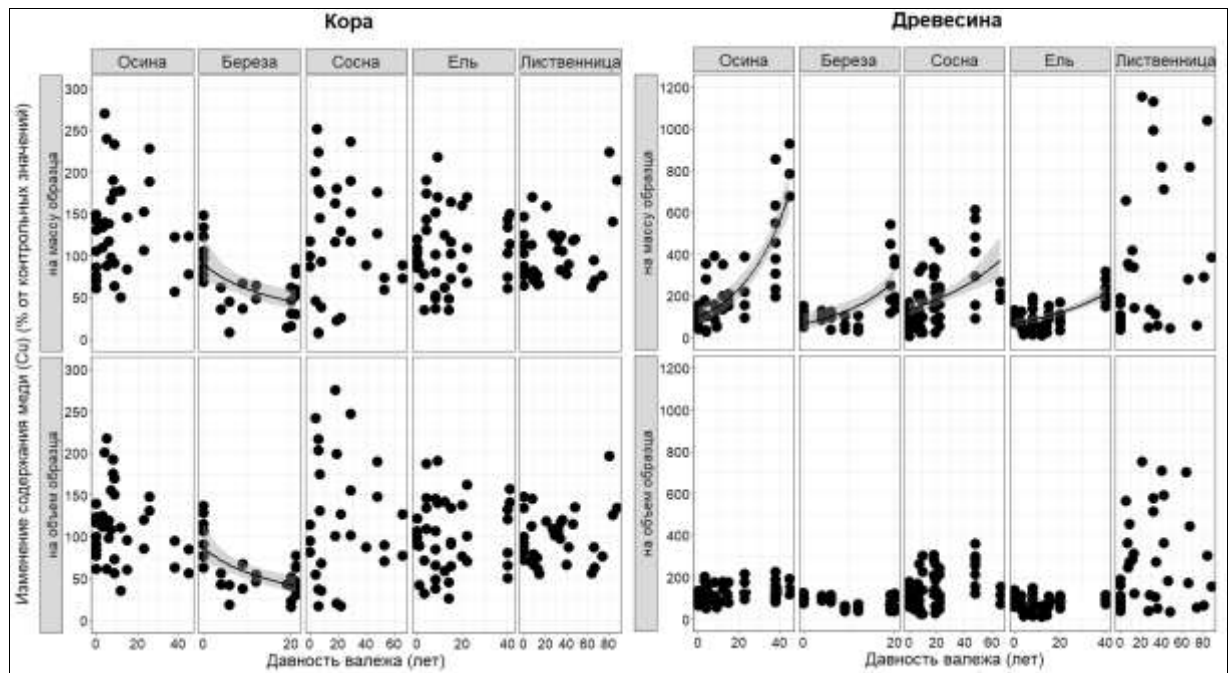


Рисунок 13. Динамика содержания Si в коре и древесине валежа исследуемых пород в процессе его разложения

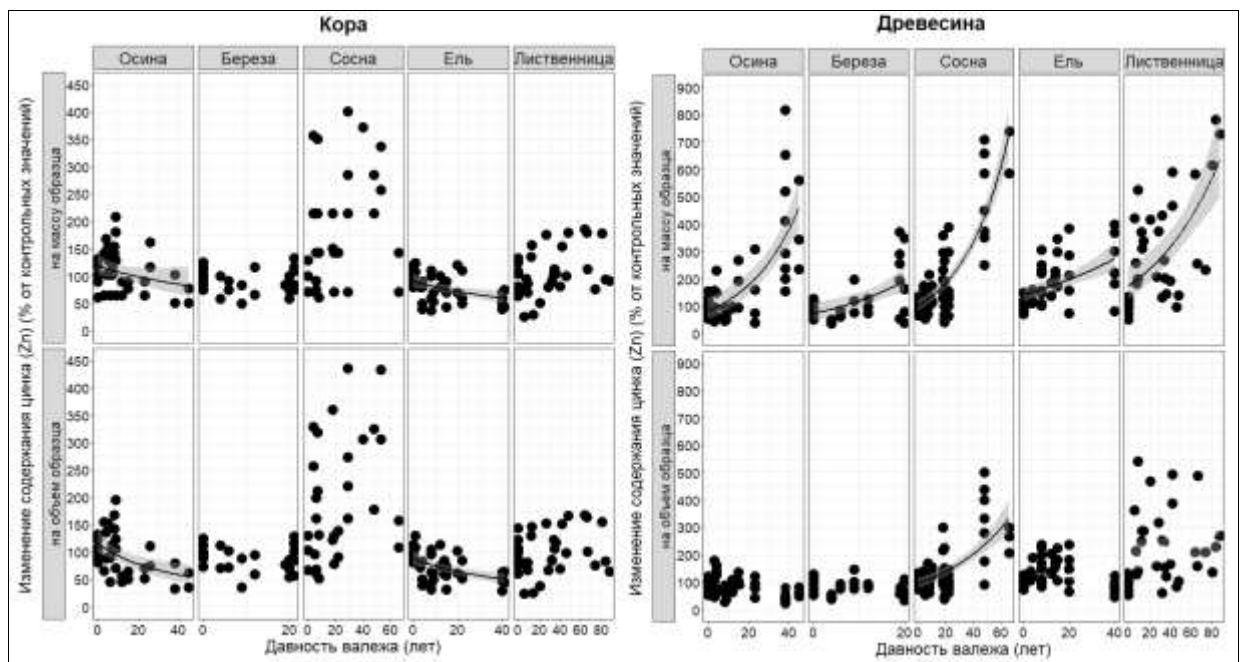


Рисунок 14. Динамика содержания Zn в коре и древесине валежа исследуемых пород в процессе его разложения

Анализ изменения содержания биогенных элементов в пересчете на 1 м<sup>3</sup> стволовой части ВС в валеже с учетом объемных и массовых долей коры и древесины, изменяющихся в процессе фрагментации и разложения показал, что фрагментация коры является определяющим фактором переноса основной массы биогенных элементов, содержащихся в коре ВС, в горизонт подстилки, таким образом, нивелируя накопление в

коре в процессе жизнедеятельности организмов-азотофиксаторов и дереворазрушающих грибов некоторых элементов, в частности N, S, Ca, Na, Fe (Таблица 4). В древесине общее содержание N и P увеличивалось в процессе разложения ВС практически у всех исследуемых пород. Общее содержание Cu и Zn в древесине ВС значимо не изменялось в процессе его разложения. Общее содержание K уменьшалось как в коре, так и в древесине ВС. Динамика изменения общего содержания других биогенных элементов в древесине ВС значительно варьировала в зависимости от рассматриваемой древесной породы (Таблица 4).

Таблица 4. Коэффициенты изменения общего содержания биогенных элементов в коре и древесине 1 м<sup>3</sup> стволовой части исследуемых древесных пород. Показаны коэффициенты: b – для модели экспоненциального снижения ( $y=e^{bx}$ ), a\* – для линейной модели ( $y=ax+b$ ).

Элемент	Коэффициенты изменения содержания биогенных элементов в коре и древесине валежа исследуемых пород									
	Кора					Древесина				
	Осина <sup>1</sup>	Береза <sup>1</sup>	Сосна <sup>1</sup>	Ель <sup>1</sup>	Лиственница <sup>2</sup>	Осина <sup>1</sup>	Береза <sup>1</sup>	Сосна <sup>1</sup>	Ель <sup>1</sup>	Лиственница <sup>2</sup>
<b>C</b>	-0.016	-0.068	-0.027	-0.210	-0.064	-0.030	-0.022	-0.027	-0.025	-0.018
<b>N</b>	-0.009	-0.050	-0.016	-0.180	-0.045	0.057*	0.038*	0.003*	0.009*	0.000*
<b>P</b>	-0.019	-0.066	-0.023	-0.200	-	0.000*	0.005*	-0.005	0.007*	-
<b>S</b>	-0.021	-0.045	-0.019	-0.180	-	-0.027	0.001*	-0.023	0.000*	-
<b>Mg</b>	-0.030	-0.099	-0.029	-0.200	-0.064	-0.033	-0.021	-0.031	-0.018	-0.018
<b>Ca</b>	-0.016	-0.068	-0.034	-0.230	-0.055	0.000*	0.057*	-0.024	-0.004	-0.009
<b>K</b>	-0.021	-0.198	-0.061	-0.220	-0.072	-0.070	-0.063	-0.034	-0.040	-0.026
<b>Na</b>	-0.015	-0.053	-0.025	-0.200	-0.052	-0.008	0.000*	-0.013	-0.013	0.000*
<b>Fe</b>	-0.012	-0.022	0.002	-0.160	-0.055	-0.012	0.000*	-0.012	0.000*	-0.010
<b>Mn</b>	-0.025	-0.07	-0.020	-0.280	-0.056	-0.007	0.003*	-0.028	-0.071	-0.009
<b>Cu</b>	-0.028	-0.012	-0.029	-0.210	0.000*	0.000*	0.000*	-0.023	0.000*	0.000*
<b>Zn</b>	-0.028	-0.083	-0.020	-0.220	-0.052	0.000*	0.001*	0.000*	0.000*	-0.006

Условные обозначения: <sup>1</sup> – заповедник «Кивач», <sup>2</sup> – НП «Водлозерский»; коэффициент b - для экспоненциальных моделей снижения и a\* - для линейных моделей роста

Динамика общего содержания биогенных элементов в коре и древесине валежа в зависимости от класса его разложения рассмотрена на примере лиственницы сибирской (Рисунок 15). Для коры валежа лиственницы была характерна потеря общего содержания

всех биогенных элементов в процессе разложения валежа, что в первую очередь связано с процессами ее фрагментации и опадения с поверхности ВС.

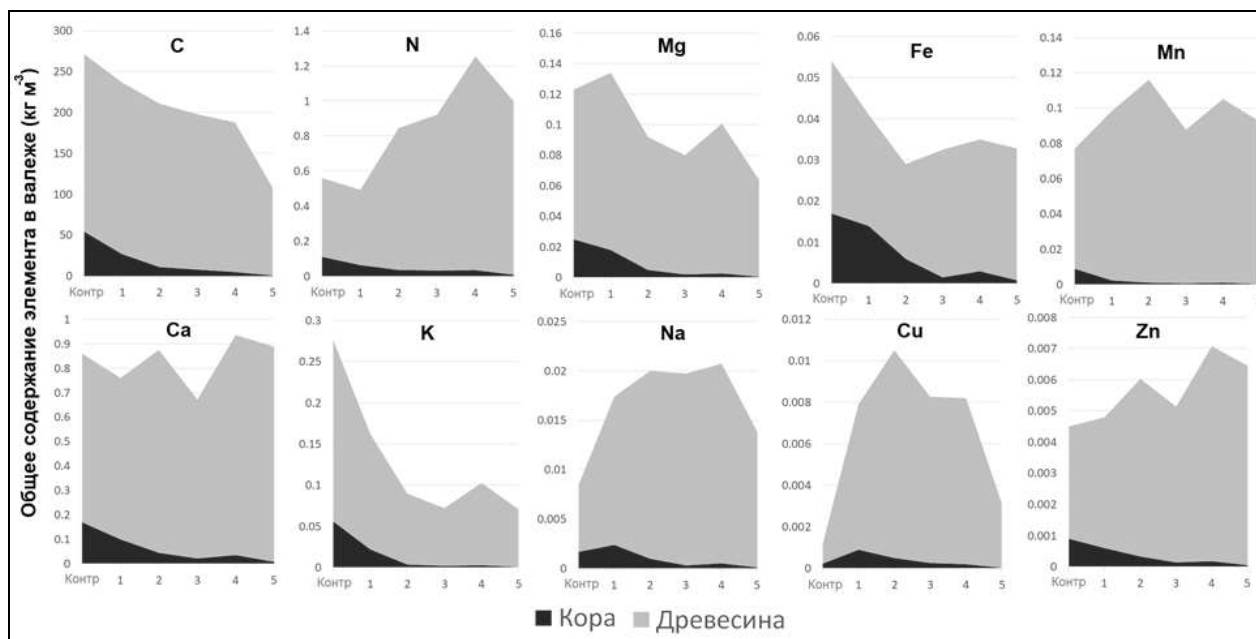


Рисунок 15. Динамика общего содержания биогенных элементов в коре и древесине валежа лиственницы сибирской в зависимости от класса разложения

Общее содержание C, Mg, K и Fe в древесине валежа лиственницы уменьшалось при переходе от 1-ого к 5-ому классу разложения. Общее содержание N в древесине валежа увеличивалось почти в два раза относительно исходных значений. Общее содержание Ca в древесине валежа не изменялось по классам разложения. Общее содержание Na в древесине валежа возрастало двукратно при переходе ко 2-ому классу разложения и далее оставалось относительно стабильным. Общее содержание Mn в древесине значимо не изменялось по классам разложения валежа. Общее содержание Cu и Zn в древесине валежа было относительно низким, но, тем не менее, имелась тенденция к увеличению содержания этих элементов по мере разложения валежа.

Общий объем КДО на участке исследуемых пробных участках в НП «Водлозерский» в среднем составил 163 (64) м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>. Объем КДО лиственницы сибирской составил 66 (5.1) м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup> или 41% от общего объема КДО. Общий объем валежа составил 87 (14) м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>, в то время как объем валежа лиственницы составил 33 (5) м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup> или 38% от общего объема валежа. На исследуемых участках основная часть валежа лиственницы была представлена валежом 5-ого класса разложения, на который приходилось 50-100% от общего объема валежа этой породы. На основе данных распределения содержания биогенных элементов в структурных компонентах валежа в зависимости от его класса разложения и объема валежа разных классов разложения рассчитаны пулы основных биогенных элементов в валеже лиственницы сибирской на исследуемых участках (Таблица 5).

Таблица 5. Пулы биогенных элементов в структурных компонентах валежа лиственницы сибирской на исследованных участках в расчете на 1 га. Показаны средние значения содержания элементов и стандартная ошибка среднего.

Компоненты валежа	Пулы биогенных элементов валежа лиственницы сибирской (кг га <sup>-1</sup> )									
	C	N	Mg	Ca	K	Na	Fe	Mn	Cu	Zn
<b>Кора</b>	97.6 (17.2)	0.45 (0.06)	0.04 (0.01)	0.47 (0.07)	0.04 (0.01)	0.010 (0.002)	0.018 (0.002)	0.06 (0.01)	0.023 (0.0003)	0.004 (0.001)
<b>Древесина</b>	4243 (569)	36.5 (5.0)	2.50 (0.3)	33.33 (4.5)	2.77 (0.4)	0.483 (0.07)	0.992 (0.16)	3.66 (0.5)	0.107 (0.009)	0.2400 (0.03)
<b>Валеж (кора+древесина)</b>	4341 (585)	36.95 (5.1)	2.54 (0.3)	33.80 (4.5)	2.81 (0.4)	0.493 (0.08)	1.010 (0.17)	3.72 (0.5)	0.130 (0.010)	0.2404 (0.03)



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты позволяют сделать некоторые выводы о процессах разложения коры и древесины в составе валежа основных лесообразующих пород в условиях среднетаежных ельников:

1. Исходные физико-химические характеристики древесной коры сильно различаются в зависимости от принадлежности к древесной породе. Эти различия в значительной степени определяют скорость разложения и фрагментации коры, поэтому должны обязательно учитываться при изучении этих процессов.

2. Скорость фрагментации коры валежа каждой из рассмотренных древесных пород принципиально отличается и является определяющей при оценке разложения этого компонента валежа. Наибольшая скорость потери коры наблюдается у валежа сосны обыкновенной, наименьшая – у валежа березы. Фрагментация коры ускоряет перенос биогенных элементов, содержащихся в ней, в подстилку и почву. При количественной оценке разложения коры также необходимо учитывать ее исходные характеристики, скорость потери ее массы и объема.

3. Исходные физико-химические характеристики древесины различны у рассмотренных древесных пород. Разложение древесины валежа всех исследуемых пород, кроме ели, происходит неравномерно как по сечению ВС, так и по его длине. Наибольшая скорость разложения древесины характерна для валежа осины, наименьшая – для валежа лиственницы. Скорость разложения древесины лиственницы различна при биотрофном и сапротрофном типах ксилолиза.

4. Скорость и взаимосвязь процессов разложения коры и древесины валежа значительно варьирует между рассмотренными древесными породами. Необходимость разделение этих компонентов ствола при изучении процессов разложения является важной методической особенностью данного объекта исследования.

5. Скорость разложения валежа в значительной степени определяется его расположением относительно поверхности земли. Участки ВС, имеющие контакт с почвой, имеют при прочих равных более высокий класс разложения в связи с установлением более благоприятных условий для жизнедеятельности дереворазрушающих организмов.

6. Исследование скорости разложения коры и древесины ВС в зависимости от расположения по отношению к кронам деревьев основного яруса и подроста не дали однозначных результатов. Это связано с различным характером воздействия крон деревьев на распределение осадков и регулирование светового и теплового режимов, а

также постоянным преобразованием полога леса и, соответственно, степени и характера его влияния на валеж.

7. Динамика содержания биогенных элементов в процессе разложения ВС различна для каждой из рассматриваемых древесных пород, что по всей видимости связано не только с особенностями строения и химического состава их структурных компонентов, но и специфичностью сообщества дереворазрушающих грибов и эпиксильной растительности, использующих валеж в качестве субстрата и источника питательных веществ.

8. Общее содержание биогенных элементов в коре, несмотря на их высокие удельные концентрации, ниже по сравнению с этим показателем в древесине, имеющей большую массовую и объемную долю в структуре ствола. Фрагментация коры обуславливает потерю основной массы биогенных элементов, что полностью нивелирует процессы их аккумуляции в связи с деятельностью ксилофильных организмов. Таким образом, основной пул биогенных элементов валежа составляет древесина и по мере разложения ВС ее доля возрастает.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анучин Н.П. Лесная таксация: [учеб.] / Н.П. Анучин. – 5-е изд., доп. – М. : Лесная промышленность, 1982. – 552 с.
2. Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. - Л.: Наука, 1984. - 174 с.
3. Замолодчиков Д.Г. Оценка пула углерода крупных древесных остатков в лесах России с учетом влияния пожаров и рубок // Лесоведение. № 4, 2009. с. 3-15.
4. Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С. и др. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: Наука, 1977. 304 с. 63.
5. Казимиров Н.И., Морозова Р.М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л.: Наука, 1973. 175 с.
6. Казимиров Н.И., Морозова Р.М., Куликова В.Н. Органическая масса и потоки веществ в березняках средней тайги. Л.: Наука, 1978. 216 с.
7. Капица Е.А., Шорохова Е.В., Кузнецов А.А. 2012. Пул углерода крупных древесных остатков в коренных лесах Северо-запада Русской равнины. Лесоведение. 2012. № 5. с. 36-43.
8. Кобак К.И. Биотические компоненты углеродного цикла / К.И. Кобак. М., Гидрометеиздат, 1988, 248 с.
9. Корбукова, И.В. Особенности химического состава корки и луба *Pinus silvestris* L. Дисс.канд. хим. наук./ И.В. Корбукова. СПб: СПбГЛТА, 1996 - 160 с.
10. Кофман Г. Б. Рост и форма деревьев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. 211 с.
11. Кудеяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А. и др. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России. М., 2007. 315 с
12. 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, № 5, 2016. с. 332-345.
13. Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Петров А.С., Мякшина Т.Н., Сапронов Д.В., Аблеева В.А., Кудеяров В.Н. Влияние наблюдаемых климатических изменений и экстремальных погодных явлений на эмиссионную составляющую углеродного цикла в различных экосистемах южно-таежной зоны. – Доклады РАН, т. 441. № 6, 2011. с. 845-849.
14. Леонтьев Н.Л. Влажность и плотность коры. Стандартизация лесной продукции, 84, 1967. 125 с.
15. Любарский Л.В., Васильева Л.Н. Дереворазрушающие грибы Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1975. 164 с.
16. Полубояринов О.И. Физические свойства осиновой коры и ее компонентов / О.И. Полубояринов, А.М. Сорокин // Лесной журнал. 1992. -№3. - с. 67-69.
17. Полубояринов О.И. Физические свойства сосновой коры и ее компонентов / О.И. Полубояринов, А.М. Сорокин // Лесной журнал. 1997. -№3. - с. 70-74.
18. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. - М.: Наука, 1981. - 231 с.
19. Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности земного шара. М, - Л.: Наука. 1965. 253 с.
20. Симонов М. Н. Некоторые физические и механические свойства коры основных древесных пород. - "Лесной журнал", № 5. 133.
21. Соловьев В.А. Микогенный ксилолиз, его экологическое и технологическое значение. // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. с. 140-171.

22. Соловьев В.А., Шорохова Е.В. Роль крупных древесных остатков в лесных экосистемах. / Ксилобиология и биологическое древесиноведение. Под ред. В.А. Соловьева. СПб, СПбГЛТА, 2003. с. 68-76.
23. Сосунов П.П. Исследование тепловых свойств коры./ Сосунов П.П. // Сборник трудов СвердНИИПДрев, вып. 2.1967. -С. 25-35.
24. Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьев В. А., Крутов В. И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с.
25. Стороженко В.Г. Древесный отпад в структурах лесного биогеоценоза. Хвойные бореальной зоны, 28, №3-4, 2010. с. 279-283.
26. Стороженко В.Г. Древесный отпад в коренных лесах Русской равнины. М. Товарищество научных изданий КМК. 2011.122 с.
27. Стороженко В.Г. Динамика древесного отпада в коренных ельниках Европейской тайги. Хвойные бореальной зоны, 30, №3-4, 2012. с. 205-210.
28. Стороженко В.Г. Объемы, структура и динамика разложения древесного отпада в коренных ельниках таежной зоны Европейской части России. Труды Карельского научного центра РАН, №5, 2018. с. 15-25.
29. Тетюхин С.В., Минаев В.Н., Богомолова Л.П. Лесная таксация и лесоустройство: Нормативно-справочные материалы по Северо-Западу Российской федерации. СПб: СПбГЛТА, 2004. 360 с.
30. Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г. Справочник таксатора. Таблицы для таксации леса. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1952. 560 с.
31. Цывин М.М. Использование древесной коры - Москва: Лесная промышленность, 1973 - с.96.
32. Чудинов Б. С., Тюриков Ф. Т., Зубань П. Е. Древесина лиственницы и ее обработка. – М.: Лесная промышленность, 1965. – 144 с.
33. Шорохова Е.В., Шорохов А.А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках средней подзоны тайги // Тр. СПбНИИЛХ. СПб. 1999. Вып. 1. с. 17-24.
34. Ульянова, О.А. Изучение биологической активности водных экстрактов из коры лиственницы и компостов на ее основе / О.А. Ульянова, В.Е. Тарабанько // Вестник КрасГАУ. -2009. -№.6. с. 93-97.
35. Bantle A., Borken W., Matzner E. 2014. Dissolved nitrogen release from coarse woody debris of different tree species in the early phase of decomposition. *Forest Ecology and Management*. Volume 334, 15 December 2014, pages 277-283.
36. Bond-Lamberty B., Wang C., Gower S. T. 2003. Annual carbon flux from woody debris for a boreal black spruce fire chronosequence. *J. Geophys. Res.* 108 D3, 8220.
37. Brais S., Paré D., Lierman C. 2006. Tree bole mineralization rates of four species of the Canadian eastern boreal forest: implications for nutrient dynamics following stand-replacing disturbances. *Canadian Journal of Forest Research* 36: 2331–2340.
38. Dynesius M., Jonsson B.G. 1991. Dating uprooted trees: comparison and application of eight methods in a boreal forest. *Can J For Res* 21: 655–665.
39. Filipiak M. 2018. Nutrient Dynamics in Decomposing Dead Wood in the Context of Wood Eater Requirements: The Ecological Stoichiometry of Saproxylophagous Insects. *Saproxylic Insects*. pp 429-469.
40. Ganjgunte GK, Condron LM, Clinton PW, Davis MR, Mahieu N. 2004. Decomposition and nutrient release from radiata pine (*Pinus radiata*) coarse woody debris. *For Ecol Manag* 187: 197-211.
41. Gorgolewski A.S., Rudz P., Jones T., Jones T. Caspersen J. Assessing Coarse Woody Debris Nutrient Dynamics in Managed Northern Hardwood Forests Using a Matrix Transition Model. *Ecosystems*. pp 1-14.

42. Gough C.M, Vogel C.S., Kazanski C., Nagel L., Flower C.E., Curtis P.S., 2007. Coarse woody debris and the carbon balance of a north temperate forest. *For. Ecol. Manage.* 244, 60-67.
43. Hakkila, P., Winter, A., 1973. On the properties of larch wood in Finland. *Comm. Inst For. Fennice* 79 (7), 1-45.
44. Harmon M.E., Fasth B., Woodall C., Sexton J. 2013. Carbon concentration of standing and downed woody detritus: Effects of tree taxa, decay class, position, and tissue type. *For Ecol Manag* 291: 259-267
45. Harmon ME, Franklin JF, Swanson FJ, Sollins P, Gregory SV, Lattin JD, Anderson NH, Cline SP, Aumen NG, Sedell JR, Lienkaemper GW, Cromack KJr, Cummins KW (1986) Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv Ecol Res* 15: 133-302\
46. Harmon, M.E., Bond-Lamberty, B., Tang, J.W., Vargas, R. 2011. Heterotrophic respiration in disturbed forests: a review with examples from North America. *J. Geophys. Res.-Biogeosci.* 116, 1–17
47. Harmon, M.E., Krankina, O.N., Sexton, J., 2000. Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus decomposition dynamics. *Can. J. Forest Res.* 30, 76–84.
48. Harmon, M.E., Woodall, C.W., Fasth, B., Sexton, J., 2008. Woody Detritus Density and Density Reduction Factors for Tree Species in the United States: A Synthesis. US For. Serv., Gen. Tech. Rep. 29, Northern Research Station, 65 pp.
49. Harmon, M.E., Woodall, C.W., Fasth, B., Sexton, J., Yatskov, M., 2011. Differences between Standing and Downed Dead Tree Wood Density Reduction Factors: A Comparison Across Decay Classes and Tree Species. Res. Pap. NRS-15. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station, 40 pp.
50. Holub, S.M., Lajtha, K., Spears, J.D.H., 2001. A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris. *Can. J. For. Res.* 31, 1894-1902.
51. Isaev, A., Korovin, G., Zamolodchikov, D., Utkin, A., Pryashnikov, A., 1995. Carbon stocks and deposition in Russian forests. *Water Soil Air Pollut.* 82, 247-256.
52. Johnson C.E., Siccama T.G., Denny E.G., Koppers M.M., Vogt D.J. 2014. In situ decomposition of northern hardwood tree boles: decay rates and nutrient dynamics in wood and bark. *Can J For Res* 44 (12): 1515-1524.
53. Karjalainen, T., 1996. Dynamics and potentials of carbon sequestration in managed stands and wood products in Finland under changing climatic conditions. *For. Ecol. Man.* 80, 113–132.
54. Karlman L., Morling T., Martinsson O. 2005. Wood Density, Annual Ring Width and Latewood Content in Larch and Scots Pine. *Eurasian Journal of Forest Research*, 8(2), 91-96.
55. Kass G.V. 1980. An Exploratory Technique for Investigating Large Quantities of Categorical Data. *Applied Statistics*, Vol. 29, No. 2. pp. 119-127.
56. Krankina O.N., Harmon M.E. 1995. Dynamics of the dead wood carbon pool in Northwestern Russian boreal forests. *Water Air Soil Pollut* 82: 227-238.
57. Krankina O.N., Harmon M.E., Griazkin A.V. 1999. Nutrient stores and dynamics of woody detritus in a boreal forest: modeling potential implications at the stand level. *Can J For Res* 29: 20-32.
58. Kushnevskaia H., Mirin D., Shorohova E. 2007. Patterns of epixylic vegetation on spruce logs in late successional boreal forests. *For Ecol Manag* 250 Is. 1-2: 25-33
59. Kushnevskaia H., Shorohova E. 2018. Presence of bark influences the succession of cryptogamic wood-inhabiting communities on conifer fallen logs. *Folia Geobot*: 1-16
60. Laiho R., Prescott C.E. 1999. The contribution of coarse woody debris to carbon, nitrogen and phosphorus cycles in three Rocky Mountain coniferous forests. *Can J For Res* 29: 1592-1603.
61. Laiho R., Prescott C.E. 2004. Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. *Can J For Res* 34: 763-777.

62. Lombardi F., Cherubini P., Tognetti R., Coccozza C., Lasserre B., Marchetti M. 2013. Investigating biochemical processes to assess deadwood decay of beech and silver fir in Mediterranean mountain forests. *Ann For Sci* 70: 101-111.
63. Mäkinen, H., Hynynen, J., Siitonen, J., Sievänen, R. 2006. Predicting the decomposition of Scots pine, Norway spruce, and birch stems in Finland. *Ecol.Appl.*16(5):1865–1879.
64. Mattson, K. G., Swank. W. T., and Waide, J. B. 1987. Decomposition of woody debris in a regenerating, clear-cut forest in the southern Appalachians. *Can. J. For. Res.* 17: 712-721.
65. Mukhortova, L.V. 2012. Carbon and nutrient release during decomposition of coarse woody debris in forest ecosystems of Central Siberia. *Folia Forestalia Polonica, A*, Vol. 54 (2), 71-83.
66. Müller, J. and Bütler, R. 2010. A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research* 129:981–992.
67. Naesset, E., 1999. Decomposition rate constants of *Picea abies* logs in southeastern Norway. *Can. J. For. Res.* 29, 372-381.
68. Olsson L., Ardö J., 2002. Soil carbon sequestration in degraded semiarid agroecosystems: perils and potentials. *Ambio* 31, 471–477.
69. Ottosson E., Norden J., Dahlberg, A., Edman M., Jonsson M., Larsson, K.H., 2014. Species associations during the succession of wood-inhabiting fungal communities. *Fungal Ecol.* 11, 17-28.
70. Palviainen M., Finér L. 2015. Decomposition and nutrient release from Norway spruce coarse roots and stumps - A 40-year chronosequence study. *For Ecol Manag* 358: 1-11
71. Palviainen M., Finér L., Laiho R., Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I. 2010. Carbon and nitrogen release from decomposing Scots pine, Norway spruce and silver birch stumps. *For Ecol Manage* 259: 390-398
72. Palviainen M., Finér L., Laiho R., Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I., 2011. Phosphorus and base cation accumulation and release patterns in decomposing Scots pine, Norway spruce and silver birch stumps. *For. Ecol. Manage.* 260, 1478-1489.
73. Preston CM, Trofymow JA, Nault JR (2012) Decomposition and change in N and organic composition of small-diameter Douglas-fir woody debris over 23 years. *Can J For Res* 42: 1153-1167
74. R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
75. 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 J. of For. Res.* Vol.137 I.5. 2018. pp. 1-15.
76. Rousk K., Jones D. L., DeLuca T. H. 2013. Moss-cyanobacteria associations as biogenic sources of nitrogen in boreal forest ecosystems. *Front. Microbiol.* 4:150.
77. Rudz P. 2013. Carbon and Nutrient Dynamics of Downed Woody Debris in a Northern Hardwood Forest.
78. Schulze, E.D., Wirth, C., Mollicone, D., von Lüpke, Ziegler, N. W. Achard, Mund, F. M., Prokushkin, A., Scherbina, S., 2012. Factors promoting larch dominance in central Siberia: fire versus growth performance and implications for carbon dynamics at the boundary of evergreen and deciduous conifers. *Biogeosciences* 9, 1405-1421.
79. Schwarze, F. W. M. R., Engels, J., Mattheck, C., 2000. *Fungal Strategies of Wood Decay in Trees*. Springer Publ., Verlag Berlin Heidelberg.
80. Shaw R.G., Mitchell-Olds T. 1993. ANOVA for unbalanced data: an overview. *Ecology*, 74, (6), 1638-1645.

81. Shorohova E, Kapitsa E, Kazartsev I, Romashkin I, Polevoi A, Kushnevskaia H. 2016. Tree species traits are the predominant control on the decomposition rate of tree log bark in a mesic old-growth boreal forest. *For Ecol Manag* 377: 36-45
82. Shorohova E, Shorohov A. 2001. Coarse woody debris dynamics and stores in a boreal virgin spruce forest. *Ecol Bull* 49: 129-137
83. Shorohova, E., Kapitsa, E., 2014a. Influence of the substrate and ecosystem attributes on the decomposition rates of coarse woody debris in European boreal forests. *For. Ecol. Manage.* 356, 273–284.
84. Shorohova, E., Kapitsa, E., 2014b. Mineralization and fragmentation rates of bark attached to logs in a northern boreal forest. *For. Ecol. Manage.* 315, 185-190.
85. Shorohova, E., Kapitsa, E., 2015. Stand and landscape scale variability in the amount and diversity of coarse woody debris in primeval European boreal forests. *For. Ecol. Manage.* 315, 185-190.
86. Shorohova, E., Kapitsa, E., 2016. The decomposition rate of non-stem components of coarse woody debris (CWD) in European boreal forests mainly depends on site moisture and tree species. *Eur. J. For. Res.* 135 (3), 593-606.
87. Shorohova, E., Kapitsa, E., Vanha-Majamaa, I. 2008. Decomposition of stumps 10 years after partial and complete harvesting in southern boreal forest in Finland. *Can. J. For. Res.* 38 (9), 2414–2421.
88. Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. – *Ecol. Bull.* 49: 11-41.
89. Skonieczna J, Małek S, Polowy K, Węgiel A. 2014. Element content of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands of different densities. *Drewno* 57 (192): 77-87
90. Ståhl G, Ringvall A, Fridman J. 2001. Assessment of coarse woody debris - a methodological overview. *Ecological Bulletins* 49: 57-70
91. Stångle SM, Weiskittel AR, Dormann CF, Brüchert F. 2016. Measurement and prediction of bark thickness in *Picea abies*: assessment of accuracy, precision and sample size requirements. *Can J For Res* 46 (1): 39-47
92. Stokland, J.N., Siitonen, J., Jonsson, B.G. 2012. Biodiversity in dead wood. Cambridge Univ. Press, 509 pp.
93. Storozhenko, V. G., 2015. Strategy of wood-destroying fungi behavior related to dynamics of forest biogeocenoses. *Contemp. Probl. Ecol.* 8, 879-884.
94. Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M. 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Berkeley: Univ. Calif. Press. pp 509.
95. Ulyshen M.D., Wagner T.L. 2013. Quantifying arthropod contributions to wood decay. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 345–352.
96. Wolter C, Menzel R. 2005. Using commercial catch statistics to detect habitat bottlenecks in large lowland rivers. *River Research and Applications* 21: 245–255.
97. Yang, L. H., Edwards, K. F., Byrnes, J. E., Bastow, J. L., Wright, A. N. & Spence, K. O. 2010. A meta-analysis of resource pulse–consumer interactions. *Ecological Monographs*, 80 (1): 125-151.
98. Yatskov M., Harmon M.E., Krankina O.N. 2003. A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia. *Can J For Res* 33: 1211-1226
99. Zhou L., Dai L., Gu H., Zhong L. 2007. Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem. *J For Res* 18: 48-54.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

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 с международным участием, посвященной 70-летию КарНЦ РАН (г. Петрозаводск, 24–27 мая 2016 г.). Петрозаводск: КарНЦ РАН. 2016. с. 70-73. (РИНЦ).

2. Реализация системного подхода в комплексных исследованиях крупных древесных остатках (КДО) в лесах заповедника «Кивач». 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. В книге: Научные исследования в заповедниках и национальных парках России. Тезисы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, посвященной 25-летию биосферного резервата ЮНЕСКО "Национальный парк "Водлозерский". Ответственные редакторы В.Н. Мамонтов, О.О. Предтеченская. 2016. с. 262-263. (РИНЦ).

3. Tree species traits are the predominant control on the decomposition rate of tree log bark in a mesic old-growth boreal forest Shorohova E., Kapitsa E., Kazartsev I., Romashkin I., Polevoi A., Kushnevskaya N. Forest Ecology and Management. Volume 377, 1 October 2016. 2016. pp. 36–45. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.06.036 (Web of Science и Scopus).

4. Методические подходы в оценке интенсивности потоков С в процессе разложения крупных древесных остатков. 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. В книге: Актуальные вопросы в лесном хозяйстве Материалы молодежной международной научно-практической конференции. 2017. с. 55-57. (РИНЦ).

5. Romashkin I., Shorohova E., Kapitsa E., Galibina N., Kushnevskaya N. 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. pp. 279-280.

6. Ромашкин И.В., Шорохова Е.В., Капица Е.А., Кушневская Е.В., Галибина Н.А. Динамика углерода и азота в процессе разложения коры валежных стволов в старовозрастном еловом лесу средней подзоны тайги // Бореальные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги: Тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 60-летию Института леса Карельского научного



центра РАН (Петрозаводск, 11–15 сентября 2017 года). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2017. с. 244-245.

7. 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.О., Мамай А.В., Мошкина Е.В., Окунь М.В., Полевой А.В., Ромашкин И.В., Руоколайнен А.В. Мортценоз таежного леса: как связаны видовое разнообразие и экосистемные функции? // Бореальные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги: Тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 60-летию Института леса Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, 11–15 сентября 2017 года). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2017. с. 325-327.

8. Carbon and nitrogen dynamics along the log bark decomposition continuum in a mesic old-growth boreal forest. Romashkin I., Shorohova E., Kapitsa E., Galibina N., Nikerova K. European J. of For. Res. Vol.137 I.5. 2018. pp. 1-15. DOI: 10.1007/s10342-018-1131-2 (Web of Science).

9. Пути и скорость биогенного ксилолиза валежа лиственницы в Национальном парке «Водлозерский». Шорохова Е. В., Капица Е. А., Руоколайнен А. В., Ромашкин И. В. // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: материалы X международной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения д.б.н. Виталия Ивановича Крутова, Петрозаводск, 15-19 октября 2018 г. Петрозаводск, 2018. С. 235-238. (РИНЦ).

10. Types and rates of decomposition of *Larix sibirica* trees and logs in a mixed European boreal old-growth forest. Shorohova E., Kapitsa E., Ruokolainen A., Kazartsev I., Romashkin I. Forest Ecology and Management. Volume 439, 1 March 2019. pp. 173–180. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.03.007 (Web of Science и Scopus).

## **СПИСОК ВСЕРОССИЙСКИХ И МЕЖДУНАРОДНЫХ КОНФЕРЕНЦИЙ, НА КОТОРЫХ БЫЛИ ПРЕДСТАВЛЕНЫ РЕЗУЛЬТАТЫ НАУЧНО-КВАЛИФИКАЦИОННОЙ РАБОТЫ**

1. Всероссийская научная конференция с международным участием, посвященная 70-летию КарНЦ РАН «Роль науки в решении проблем региона и страны: фундаментальные и прикладные исследования» (г. Петрозаводск, 24-27 мая 2016 г.);
2. Всероссийская научная конференция с международным участием «Стационарные исследования лесных и болотных биогеоценозов: экология, продукционный процесс, динамика» (г. Сыктывкар, 14-23 сентября 2016 г.);
3. Девятый международный симпозиум «BIOGЕOMON» (г. Литомышль, Чехия, 20-24 августа 2017 г.);
4. Всероссийская научная конференция с международным участием, посвященная 60-летию КарНЦ РАН «Бореальные леса: состояние, динамика, экосистемные услуги» (г. Петрозаводск, 11-15 сентября 2017 г.);
5. Третья международная научно-техническая конференция «Леса России: политика, промышленность, наука, образование» (г. Санкт-Петербург, 23-24 мая 2018 г.);
6. Десятая международная конференция, посвященная 80-летию со дня рождения д.б.н. Виталия Ивановича Крутова «Проблемы лесной фитопатологии и микологии» (г. Петрозаводск, 15-19 октября 2018 г.).

## **СПИСОК ПРОЕКТОВ, В РАМКАХ КОТОРЫХ ВЫПОЛНЯЛИСЬ ИССЛЕДОВАНИЯ**

1. Проект Российского научного фонда (РНФ). Процессы фрагментации и разложения древесной коры: биотические и абиотические факторы. РНФ 15-14-10023 (2015-2017 гг.).

2. Государственное задание ИЛ КарНЦ РАН. Воспроизводство и повышение продуктивности лесов Восточной Финноскандии на основе естественных процессов и интенсивных методов лесовыращивания. (2017-2019 гг.)

3. Проект Российского Фонда Фундаментальных Исследований (РФФИ). Роль крупных древесных остатков в круговороте биогенных элементов в старовозрастных таежных лесах. РФФИ 19-04-01282\19 (2019 г.)