

М.А. Шорохова, Г.В. Березин, Е.А. Капица, Е.В. Шорохова

**ХАРАКТЕРИСТИКИ КРУПНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ОСТАТКОВ
В ЛЕСНОМ МАССИВЕ «ВЕПСКИЙ ЛЕС» –
ЭТАЛОНЕ ПРИРОДЫ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ**

Введение. Крупные древесные остатки (КДО) – валеж, зависшие стволы, пни, сухойстой и крупные ветви диаметром более 6 см являются важным структурным компонентом лесных экосистем и играют ключевую роль в функционировании лесных экосистем [Harmon et al., 1986]. Многие, в том числе узкоспециализированные, редкие и находящиеся под угрозой исчезновения таежные виды позвоночных и беспозвоночных животных, растений и грибов. используют КДО как среду обитания или источник питания [Bobjes et al., 2005; Рай и др., 2008]. Длительный процесс разложения КДО обеспечивает долговременное связывание атмосферного углерода в них, а также постепенное обогащение почвы биогенными элементами [Harmon, 2021]. Низкий (редко превышающий $3 \text{ м}^3 \text{га}^{-1}$) объем КДО в интенсивно эксплуатируемых европейских лесах [Bobjes et al., 2005] ставит под угрозу их видовое разнообразие и устойчивость.

Для разработки стратегии лесоуправления с целью восстановления биологического разнообразия и экосистемных функций интенсивно эксплуатируемых лесов необходимо знать эталонные характеристики КДО, т. е. их характеристики в лесах, не затронутых хозяйственной деятельностью в течение продолжительного времени. В коренных лесах естественные нарушения (пожары, ветровалы и вспышки размножения насекомых) приводят к образованию значительных объемов КДО [Bobjes et al., 2005]. Широкий диапазон варьирования режимов естественных нарушений в коренных таежных лесах определяет высокую вариабельность запаса и структурного разнообразия КДО. Так, запас КДО может изменяться в отдельных биогеоценозах в пределах от 0 до более чем $1200 \text{ м}^3 \text{га}^{-1}$ [Shorohova, Kapitsa, 2015; Шорохова, 2020].

В России КДО все чаще становятся объектом исследований с целью оценки их запасов, экосистемных функций и значения для сохранения биоразнообразия [Стороженко, 2001; Замолотчиков, 2009; Капица и др., 2014; Бобкова и др., 2015; Шорохова, 2020]. Тем не менее многие вопросы остаются не до конца раскрытыми или вовсе неизученными: каков диапа-

зон естественной изменчивости запаса и разнообразия КДО в коренных лесах не только на уровне отдельных биогеоценозов, но и на уровне массива (пространственно единого комплекса лесных биогеоценозов на территории однородного ландшафта [Федорчук и др., 2012]), какие факторы влияют на изменчивость запаса и разнообразия КДО, какую роль играют КДО в формировании устойчивости лесных экосистем, как регулировать пул КДО при проведении лесохозяйственных мероприятий?

Цель данного исследования – оценить запас и структурное разнообразие КДО в массиве коренных среднетаежных лесов резервата «Вепсский лес» в Ленинградской области, признанного эталоном природы средней тайги. В задачи исследования входило: 1) рассчитать запас КДО и его распределение по древесным породам, категориям и классам разложения; 2) исследовать зависимость объемов КДО от лесорастительных условий и стадии естественной возрастной динамики отдельных древостоев, 3) проанализировать результаты данного исследования в сочетании с литературными данными о КДО как о субстрате для различных ксилофильных организмов.

Тестировали следующие гипотезы: 1) о более высоких объемах и структурном разнообразии КДО в древостоях черничного типа леса, по сравнению с древостоями долгомошно-черничного и чернично-сфагнового типов леса, и в древостоях, находящихся в фазе «дигрессии запаса», по сравнению с древостоями фаз «стабилизации» и «нарастания» запаса; 2) о преобладании зависших деревьев и валежа вследствие массовых ветровалов, начавшихся в 1980-х гг.; 3) о преобладании КДО средних классов разложения вследствие нелинейности процессов отпада древостоя и биогенного ксилолиза. Данные о структурном разнообразии КДО являются первым этапом в исследовании разнообразия ксилофильных сообществ (сообществ организмов, ассоциированных с КДО на всех этапах их разложения).

Методика исследования. Исследование проводили в 2020 г. в лесном массиве резервата «Вепсский лес», расположенного на Вепсовской возвышенности, в восточной части Ленинградской области на границе с Вологодской областью (60°12'19,8"N 35°08'04,7"E). Массив находится на высоте 220–260 м н.у.м. на приподнятом участке древнего карбонового плато. Почвы в основном дренированные на моренных суглинках, чаще всего встречаются грубогумусированные подзолы с практически отсутствующим гумусовым горизонтом, а также заболоченные торфянистые и болотные торфяные. В резервате «Вепсский лес» среднемесячные температуры низкие, а вегетационный период короткий (среднегодовая температура +2,6 °C). Летом выпадает повышенное количество осадков (среднегодовое количество осадков 750 мм), средняя мощность снежного покрова – 60 см, продолжительность его сохра-

нения достигает 110–120 дней и более. Более половины массива занимают ельники черничного (46,1%), долгомошно-черничного (10,1%) и сфагново-черничного (26,1%) типов леса. Возраст основного поколения еловых древостоев составляет 200–300 лет (некоторые ели достигают возраста 350–400 лет), сосновых 200–250, осиновых – 130–170 лет. В основном древостои относительно разновозрастные, реже – условно одновозрастные и абсолютно разновозрастные [Федорчук и др., 1998].

Учет КДО проводили на 74 круговых пробных площадях (КПП) по 0,1 га, заложенных регулярно и представляющих собой разнообразие возрастных и динамических состояний древостоев резервата «Вепский лес» (см. таблицу и рис. 1).



Рис. 1. Схема размещения учетных объектов на территории резервата «Вепский лес».

Белыми четырехугольниками обозначены постоянные пробные площади. Красными кругами показаны КПП постоянного радиуса

Fig. 1. Study plot layout on the territory of the «Vepssky Forest» reserve.

White squares are permanent sample plots. Red circles are permanent circular sample plots

Характеристика круговых пробных площадей (КПП)

Characteristics of permanent circular sample plots

Преобладающая в древостое порода*	Тип леса** (число КПП)	Фаза динамики древостоя*** (число КПП)	Запас древостоя: среднее (min – max), м ³ га ⁻¹	Запас КДО: среднее (min – max), м ³ га ⁻¹
Е	ЧЕРГ, ЧЕРП (19)	ФД2 (8)	265 (67–447)	306 (152–404)
		ФД1 (3)	250 (219–287)	339 (172–532)
		ФН (3)	309 (218–430)	237 (180–326)
		ФС (4)	346 (298–391)	168 (98–225)
Е	ДОЛЧ (17)	ФД2 (8)	202 (74–316)	220 (180–366)
		ФД1 (2)	250 (219–287)	231 (178–284)
		ФН (4)	274 (255–329)	217 (152–280)
		ФС (5)	343 (208–432)	120 (78–161)
Е	ЧСФ, МСФ (19)	ФД2 (4)	215 (121–308)	139 (91–245)
		ФД1 (4)	216 (49–415)	141 (130–150)
		ФН (6)	249 (208–299)	163 (74–305)
		ФС (5)	291 (254–359)	125 (98–152)
Е+Б,Ос,С	ЧЕРГ, реже ДОЛЧ (19)	ФД2 (6)	249 (166–376)	201 (137–289)
		ФД1 (3)	210 (188–232)	197 (98–294)
		ФН (6)	336 (38–501)	184 (62–263)
		ФС (4)	336 (38–536)	184 (62–263)

Примечания. * Преобладающая порода: Е – ель (*Picea abies* (L.) Н. Karst), Б – береза (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh.), Ос – осина (*Populus tremula* L.), С – сосна (*Pinus sylvestris* L.).

** Тип леса: ДОЛЧ – долгомошно-черничный; ЧЕРГ – черничные типы леса на дренированных суглинках и двучленных наносах, ЧЕРП – то же на дренированных песках и супесях; ЧСФ – чернично-сфагновый; МСФ – майниково-сфагновый.

*** Фаза динамики древостоя: фаза стабилизации (ФС) – величина запаса относительно постоянна, ежегодный отпад составляет не более 10–15% от запаса живых деревьев; фаза дигрессии (ФД) делится на две подфазы – дигрессию запаса (ФД1) и активное формирование нового поколения древостоя (ФД2). В ФД1 запас древостоя уменьшается за счет увеличения отпада, в основном преобладает «верховой» отпад. В ФД2 запас древостоя так же, как и в ФД1, уменьшается за счет увеличения отпада, которое в данном случае растянуто во времени. Зачастую средний диаметр деревьев отпада больше среднего диаметра живых деревьев. Одновременно с увеличением отпада происходит формирование нового поколения древостоя; фаза нарастания (ФН) – запас на участке увеличивается, в отпаде преобладает сухостой. В начале фазы численность деревьев может достигать максимальных значений, но потом постепенно снижается [Федорчук и др., 2011].

На каждой КПП запас КДО оценивали на двух трансектах (по 50 м), заложенных в направлениях с севера на юг и с запада на восток. Валеж и зависшие деревья учитывали на пересечении ходовой линии, сухостой и пни – вдоль ходовой линии на полосе шириной 4 м. Для валежа и зависших деревьев учитывали породу, диаметры на высоте 1,3 м и в месте пересечения ходовой линии; для сухостоя учитывали породу, диаметр на высоте 1,3 м, высоту; для пней – породу, высоту, диаметры основания и вершины. Класс разложения определяли для всех категорий субстрата, согласно классификации [Шорохова, Шорохов, 1999]:

1. Древесина интанктная или первой стадии биогенного ксилолиза, участков второй стадии не более 10%. Плодовых тел ксилотрофных грибов нет.

2. Ксилолиз второй стадии 10–100%, участков третьей стадии не более 10%. Возможно наличие плодовых тел грибов.

3. От 10 до 100% древесины с признаками третьей стадии ксилолиза. Встречаются плодовые тела ксилотрофных грибов. Поверхность КДО может быть на 100% покрыта эпиксильными мхами, лишайниками и высшими растениями. Могут быть всходы древесных растений.

4. На третьей стадии ксилолиза могут начинаться процессы гумификации, происходить окрашивание в бурый цвет, появляться микропустоты и расщепление древесины на отдельные волокна.

5. Тип и границы гнилей трудно различимы, форма стволов изменена. Растительность на стволах схожа с напочвенной.

Объем пней рассчитывали по формуле усеченного конуса. Для вычисления объема сухостойных деревьев умножали площадь сечения на высоте груди на видовую высоту. Для расчета объема КДО валежа и зависших деревьев использовали формулу [Ståhl et al., 2001]

$$V = (\pi^2/8 \sum d_i^2 S)/\Sigma L_j,$$

где V – объем КДО данного класса разложения, м^3 ; d_i – диаметр объекта в месте пересечения ходовой линии, см; L_j – длина ходовой линии, м; S – площадь (1 га). Все объемы суммировали по породам, категориям и классам разложения.

Анализ данных проводили в среде R (4.0.3). Влияние фаз динамики на общий запас КДО исследовали с помощью обобщенных линейных моделей (GLM).

Результаты исследования. Общий запас КДО на всех КПП (7,4 га) составил 14456 м^3 , варьируя на КПП от 30 до $532 \text{ м}^3 \text{га}^{-1}$, в среднем составляя $195 \text{ м}^3 \text{га}^{-1}$. Эта величина, например, в 2 раза больше, чем в южнотаежных

лесах Лисинского учебно-опытного лесхоза Ленинградской области и в 2–3 раза больше чем в старовозрастных лесах восточной Финляндии [Siitonen, 2001; Капица и др., 2014].

За счет большого объема отпада древостоя объем КДО увеличивался в древостоях, находящихся в фазе дигрессии запаса древостоя (рис. 2). В древостоях, находящихся в подфазе дигрессии, запас КДО варьировал от 30 до 532 м³га⁻¹, в среднем составляя 210 м³га⁻¹. В древостоях подфазы нарастания запаса объем КДО варьировал от 91 до 404 м³га⁻¹, в среднем составляя 230 м³га⁻¹. В древостоях, находящихся в фазе стабилизации, объем КДО был минимальным, варьируя от 78 до 225 м³га⁻¹, в среднем составляя 135 м³га⁻¹. В древостоях фазы нарастания объем КДО в среднем составлял 193 м³га⁻¹, варьируя от 62 до 327 м³га⁻¹.

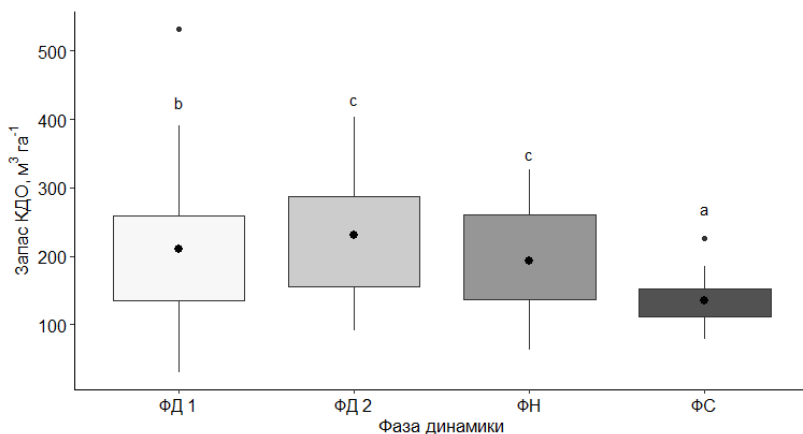


Рис. 2. Запас КДО в биогеоценозе различных фаз динамики древостоя.

ФС – фаза стабилизации запаса, ФД1– фаза дигрессии запаса 1, ФД2 – фаза дигрессии запаса 2, ФН – фаза нарастания запаса древостоя.

Буквы обозначают статистически достоверные отличия при $p < 0.05$ (GLM, Гамма-распределение, функция связи – логарифм), Компоненты boxplot: средние значения, верхний (75%) и нижний (25%) квартили и данные, выходящие за границы усов (выбросы)

Fig. 2. Coarse woody debris (hereinafter CWD) in a biogeocenose stored in forest stands related to different types of stand dynamics.

ФС – growing stock is stable, ФД1– growing stock decreases (initial phase), ФД2 – growing stock decreases (second phase), ФН – growing stock increases.

Letters indicate statistically significant differences at $p < 0.05$ (generalized linear model, Gamma distribution, link function log). Box plots show a median value (line), mean (black dot) first and third quartiles, maximum and minimum values, and outliers

Наибольший запас КДО отмечен в ельниках черничных на дренированных суглинках, в среднем $231 \text{ м}^3\text{га}^{-1}$. Наименьший запас КДО наблюдался в ельниках чернично-сфагновых (в среднем запас КДО для данного типа леса составлял $135 \text{ м}^3\text{га}^{-1}$), что может быть связано с режимом естественных нарушений: интенсивность ветровалов выше на дренированных почвах, по сравнению с недостаточно дренированными и заболоченными.

Преобладали КДО 2-го и 3-го классов разложения (рис. 3), составляя в среднем 52 и $42 \text{ м}^3\text{га}^{-1}$ соответственно. Предположительно это связано с ветровалами, начавшимися в конце 1980-х гг. Среднее время разложения КДО ели до 2-го и 3-го классов разложения составляет 10 и 25 лет соответственно [Шорохова, Шорохов, 1999]. Исходя из этого, можно предположить, что в настоящее время преобладают КДО, образовавшиеся в процессе ветровалов начала и конца 1990-х гг. Наименее представлены КДО 1-го класса разложения – в среднем $28 \text{ м}^3\text{га}^{-1}$. Запасы КДО 4-го и 5-го классов разложения представлены в массиве равнозначно – в среднем по $37 \text{ м}^3\text{га}^{-1}$.

Основную часть составляли КДО ели, запас которых варьировал от 30 до 532, в среднем составляя $174 \text{ м}^3\text{га}^{-1}$. Запас КДО березы и осины изменялся от 0 до 78 (в среднем 11) и от 0 до 143 (в среднем 8) $\text{м}^3\text{га}^{-1}$ соответственно. Запас КДО сосны был незначительным и варьировал от 0 до 48 $\text{м}^3\text{га}^{-1}$, составляя в среднем $2 \text{ м}^3\text{га}^{-1}$.

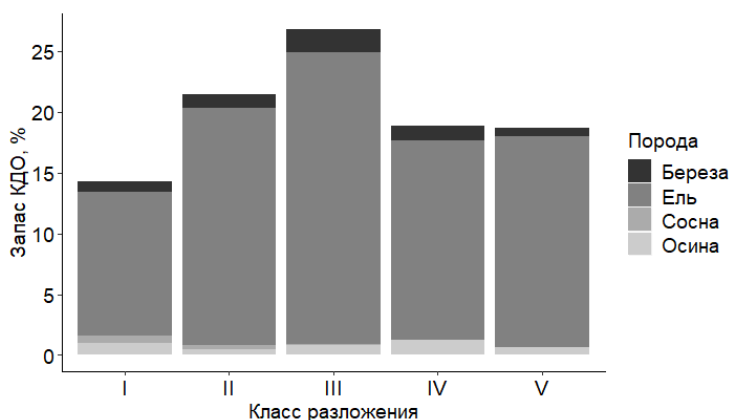


Рис. 3. Распределение запаса КДО на КПП по классам разложения и породному составу

Fig. 3. Distribution of CWD on permanent circular sample plots by decay classes and tree species

От общего запаса КДО 78% представлено валежом и зависшими деревьями, остальные 22% – пнями и сухостоем (рис. 4), что также связано с режимом естественных нарушений в лесном массиве – преобладанием постепенных ветровалов сильной и средней интенсивности [Федорчук и др., 2012; Шорохова, 2020]. Запас валежа КДО варьировал на отдельных КПП от 19 до 92% от общего запаса КДО и в среднем составлял 48%. Запас зависших деревьев составил в среднем 10%, с вариацией от 0 до 51%. Доля пней и сухостоя в запасе КДО отдельных КПП варьировала от 0 до 70 % (в среднем 33%) и 0 до 48% (в среднем 10%) соответственно.

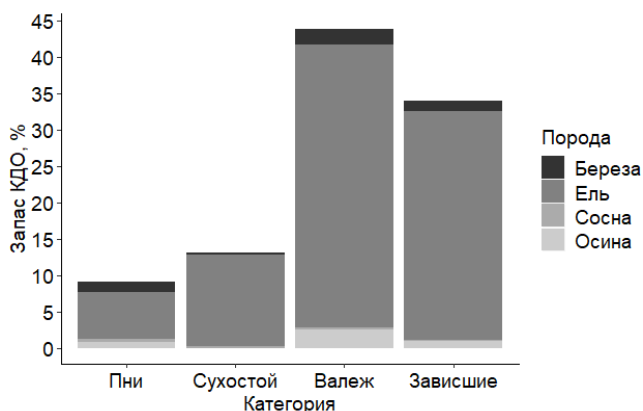


Рис. 4. Распределение запаса КДО на КПП по категориям и породному составу

Fig. 4. Distribution of CWD on permanent circular sample plots by positions and tree species

Наиболее важным субстратом для многих редких ксилофильных видов насекомых являются стволы осины и сильноразложившийся еловый валеж [Шорохова, 2020]. КДО 1-го класса разложения являются важным местообитанием короедов (Curculionidae: Scolytinae), усачей (Cerambycidae) и т. д. Вместе с короедами в мертвую древесину проникают нематоды, перепончатокрылые, одноклеточные грибы и грибы, вызывающие темное окрашивание заболони. Например, с короедом-типографом (*Ips typographus*) ассоциировано около 140 видов беспозвоночных животных [Siitonen, 2001]. Наличие елового валежа особенно важно для формирования микосинузий и их вариативности. Поскольку в исследуемых древостоях пре-

обладают КДО 2-го и 3-го классов разложения, можно предположить максимальное видовое разнообразие грибов-ксилотрофов [Siitonen 2001; Шорохова, 2020]. Также еловый валеж является важным местообитанием мхов печеночников и, в целом, богатых группировок эпиксильных мохообразных. Доля валежа осины не такая высокая, но, тем не менее, крупный валеж осины играет важную роль в сохранении биоразнообразия, в особенности ксилофильных синузий и специфичных эпиксильных видов [Шорохова, 2020].

Выводы. Итак, в резервате «Вепсский лес» выделено следующее:

1. Запас КДО отражает фазы динамики древостоя в связи с ветровальными нарушениями.

2. Породный состав древостоев массива и преобладание ели обусловили породный состав КДО, представленный, в основном, елью: на долю березы, осины и сосны приходилось в совокупности не более 12% от общего объема КДО.

3. Ветровальная динамика древостоев массива резервата обусловила структуру пула КДО, который представлен, в основном, валежом и зависшими деревьями.

4. Более высокие объемы КДО в древостоях черничного типа леса, по сравнению с древостоями долгомошно-черничного и чернично-сфагнового типов леса, и в древостоях, находящихся в фазе «дигрессии запаса», по сравнению с древостоями фаз «стабилизации» и «нарастания» запаса, отражают особенности возрастной динамики древостоев массива в связи с нарушениями.

5. Значительные запасы КДО, их разнообразие по древесным породам, категориям (положению субстрата) и степени разложения позволяет предположить наличие редких ксилофильных видов и высокое разнообразие ксилофильных сообществ в лесном массиве «Вепсский лес».

Авторы статьи благодарят Корепина А.А., Корепину П.М., Шорохова А.А., Чиркова Г.В. и Сергоманова А.П. за участие в полевых работах и помощь в сборе данных.

Библиографический список

Бобкова К.С., Кузнецов М.А., Осипов А.Ф. Запасы крупных древесных остатков в ельниках средней тайги Европейского Северо-Востока // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2015. №. 2. С. 9–20.

Замолотчиков Д.Г. Оценка пула углерода крупных древесных остатков в лесах России с учетом влияния пожаров и рубок // Лесоведение. 2009. №. 4. С. 3–15.

Капица Е.А., Шумских К.А., Зайцев Д.А., Щуровский С.Ю. Запас крупных древесных остатков в Лисинском учебно-опытном лесхозе // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. Вып. 209. С. 64–71.

Рай Е.А., Торхов С.В., Бурова Н.В., Рыкова С.Ю., Амосов П.Н., Корепанов В.И., Рыков А.М., Пучнина Л.В., Чуракова Е.Ю. Ключевые биотопы лесных экосистем Архангельской области и рекомендации по их охране. 2008. 30 с.

Стороженко В.Г. Датировка разложения крупных древесных остатков в лесах различных природных зон // Лесоведение. 2001. № 1. С. 49–53.

Федорчук В.Н., Шорохов А.А., Шорохова Е.В., Кузнецова М.Л., Тетюхин С.В. Массивы коренных еловых лесов: структура, динамика, устойчивость. СПб.: Изд-во Политехн. ун-та, 2012. 140 с.

Федорчук В.Н., Кузнецова М.Л., Андреева А.А., Моисеев Д.В. Резерват «Вепсский лес». Лесоводственные исследования. СПб.: Изд-во СПбНИИЛХ, 1998. 208 с.

Федорчук В.Н., Шорохова Е.В., Шорохова А.А., Кузнецова М.Л. Возрастная динамика еловых древостоев северо-западной части Русской равнины // Лесоведение. 2011. № 3. С. 3–13.

Шорохова Е.В. Запасы и экосистемные функции крупных древесных остатков в таежных лесах: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2020.

Шорохова Е.В., Шорохов А.А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Труды СПбНИИ лесн. хоз-ва. 1999. Вып. 1(2). С. 17–23.

Harmon M.E. The role of woody detritus in biogeochemical cycles: past, present, and future // Biogeochemistry, 2021. P. 1–21.

Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D., Anderson N.H., Cline S.P., Aumen N.G., Sedell J.R., Liencamper G.W., Cromack K. Jr., Cummins K.W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems // Adv. Ecol. Res. 1986. Vol. 15. P. 133–202.

Shorohova E., Kapitsa E. Stand and landscape scale variability in the amount and diversity of coarse woody debris in primeval European boreal forests // Forest Ecology and Management. 2015. Vol. 356. P. 273–284.

Siitonen J. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example // Ecological Bulletins, 2001. P. 11–41.

Ståhl G., Ringvall A., Fridman J. Assessment of coarse woody debris – a methodological overview // Ecol. Bull. 2001. Vol. 49. P. 57–70.

References

Bobkova K.S., Kuznetsov M.A., Osipov A.F. Coarse woody debris stores in spruce forests in the European north-eastern middle boreal forests. *Izvestiya Vysshih Uchebnyh Zavedenij. Lesnoj Zhurnal*, 2015, no. 2, pp. 9–20. (In Russ.)

Fedorchuk V.N., Kuznetsova M.L., Andreyeva A.A., Moiseyev D.V. «Vepssky Forest» reserve. Forestry research. SPb.: SPbNIILH. Publ, 1998. 208 p. (In Russ.)

Fedorchuk V.N., Shorokhov A.A., Shorokhova E.V., Kuznetsova M.L., Tetyukhin S.V. Primeval forests: structure, dynamics, resilience. SPb.: Polytechnic university press, 2012, 140 p. (In Russ.)

Fedorchuk V.N., Shorokhova E.V., Shorokhov A.A., Kuznetsova M. Dynamics of spruce forest stands in the northwestern part of Russian plain. *Forest Science (Lesovedenie)*, 2011, no. 3, pp. 3–13. (In Russ.)

Harmon M.E. The role of woody detritus in biogeochemical cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 2021, pp. 1–21.

Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D., Anderson N.H., Cline S.P., Aumen N.G., Sedell J.R., Liencamper G.W., Cromack K.Jr., Cummins K.W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Ecol. Res.*, 1986, vol. 15, pp. 133–202.

Kapitsa E.A., Shumsky K.A., Zaytsev D.A. Shchurovsky S.Y. Coarse woody debris stores in the Lisinsky experimental forestry enterprise. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhniceskoj Akademii*, 2014, iss. 209, pp. 64–71. (In Russ.)

Raj E.A., Torkhova S.V., Burowa N.V., Rykhova S.Y., Amosov P.N., Korepanov V.I., Rykhov A.M., Puchnina L.V., Churakova E.Y. Key biotopes of Archangelsk region forest ecosystems and recommendations for their protection. 2008, 30 p. (In Russ.)

Shorokhova E., Kapitsa E. Stand and landscape scale variability in the amount and diversity of coarse woody debris in primeval European boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 2015, vol. 356, pp. 273–284.

Shorokhova E.V. Coarse woody debris stores and ecosystem functions in boreal forests: abstract of Dr.Sci. Dissertation. SPb., 2020. (In Russ.)

Shorokhova E.V., Shorokhov A.A. Coarse woody debris decay class characteristics in boreal spruce forests. *Proceedings of the Saint-Petersburg Forestry Res. Inst.*, 1999, iss. 1(2), pp. 17–23. (In Russ.)

Siitonen J. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins*, 2001, pp. 11–41.

Ståhl G., Ringvall A., Fridman J. Assessment of coarse woody debris – a methodological overview. *Ecological Bulletins*, 2001, vol. 49, pp. 57–70.

Storozhenko V.G. Dating coarse woody debris in forests of different vegetation zones. *Forest Science (Lesovedenie)*, 2001, no. 1, pp. 49–53. (In Russ.)

Zamolodchikov D.G. Estimation of carbon pool of woody debris in Russian forests taking into account the impact of wildfires and harvesting. *Forest Science (Lesovedenie)*, 2009, no. 4, pp. 3–15. (In Russ.)

Материал поступил в редакцию 03.02.2021

Шорохова М.А., Березин Г.В., Капица Е.А., Шорохова Е.В. Характеристики крупных древесных остатков в лесном массиве «Вепский лес» – эталоне природы средней тайги // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2021. Вып. 236. С. 198–211. DOI: 10.21266/2079-4304.2021.236.198-211

Для разработки стратегии управления крупными древесными остатками с целью восстановления биологического разнообразия и экосистемных функций интенсивно эксплуатируемых лесов необходимо знать эталонные характеристики крупных древесных остатков, т. е. их характеристики в лесах, не затронутых хозяйственной деятельностью в течение продолжительного времени. В коренных лесах естественные нарушения (пожары, ветровалы и вспышки размножения насекомых) приводят к образованию значительных объемов крупных древесных остатков. Исследования осуществляли в 2020 г. в лесном массиве резервата «Вепсский лес», расположенного на Вепсовской возвышенности, в восточной части Ленинградской области. Учет крупных древесных остатков проводили на 74 круговых пробных площадях по 0,1 га, заложенных регулярно и представляющих собой разнообразие возрастных и динамических состояний древостоев резервата. Оценены запасы крупных древесных остатков (КДО) в массиве коренных среднетаежных лесов резервата «Вепсский лес». Общий запас крупных древесных остатков на всех круговых пробных площадях (7,4 га) составил 14456 м³, варьируя от 30 м³га⁻¹ до 532 м³га⁻¹, составляя в среднем 195 м³га⁻¹. Наибольший запас КДО, в среднем 231 м³га⁻¹, отмечен в ельниках черничных на дренированных суглинках. Преобладающую часть составляли КДО ели (*Picea abies*) 2-го и 3-го классов разложения. Ветровальная динамика древостоев массива резервата «Вепсский лес» обусловила структуру пула КДО, который представлен, в основном, валежом и зависшими деревьями. Значительные запасы КДО, их разнообразие по древесным породам, категориям (положению субстрата) и степени разложения позволяет предположить наличие редких ксилофильных видов и высокое разнообразие ксилофильных сообществ в лесном массиве «Вепсский лес».

Ключевые слова: древесный детрит, коренной лес, ветровалы, биоразнообразие, сухостой, валеж

Shorohova M.A., Berezin G.V., Kapitsa E.A., Shorohova E.V. Characteristics of coarse woody debris in the «Vepssky Forest» reserve, a reference of primeval middle boreal forests. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhnicheskoy Akademii*, 2021, iss. 236, pp. 198–211 (in Russian with English summary). DOI: 10.21266/2079-4304.2021.236.198-211

Developing sustainable forest management strategy targeted to preserve biodiversity and forest ecosystem functions in managed forests requires knowledge of the characteristics of coarse woody debris in primeval (reference) forests. Natural disturbances such as fires, windthrows, and insect outbreaks cause significant tree stand mortality and consequently lead to the high input of coarse woody debris (CWD) [in primeval forests]. The study was carried out in 2020 in the «Vepssky Forest» reserve, which is situated in the eastern part of Leningrad region, Russia. The data were collected from 74 permanent circular sample plots (0.1 ha each). The tree stands were

variable in terms of tree age structure, species composition, site type, and stage of successional dynamics. The stocks and diversity of CWD were evaluated in primeval forest ecosystems of the «Vepssky Forest» reserve. The volume of CWD varied from 30 to 532 m³ha⁻¹, and averaged 195 m³ha⁻¹. The highest amounts of CWD were found in the forest stands of *Myrtillosum* type (mean 231 m³ha⁻¹). Norway spruce (*Picea abies*) CWD in the second and third decay classes had the highest share of all CWD volume.

Keywords: dead wood, primeval forest, natural disturbances, windthrows, biodiversity, snags, downed logs

ШОРОХОВА Мария Алексеевна – студентка Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета имени С.М. Кирова по направлению «Лесное дело».

194021, Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: maria.shorohova99@gmail.com

SHOROHOVA Maria A. – bachelor student of forestry in St.Petersburg State Forest Technical University.

194021, Institutsky per. 5. St. Petersburg, Russia. E-mail: maria.shorohova99@gmail.com

БЕРЕЗИН Герман Владимирович – студент Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета имени С.М. Кирова по направлению «Лесное дело».

194021, Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: gera644.217@mail.ru

BEREZIN German V. – bachelor student of forestry in St.Petersburg State Forest Technical University.

194021, Institutsky per. 5. St. Petersburg, Russia. E-mail: gera644.217@mail.ru

КАПИЦА Екатерина Александровна – заведующая кафедрой общей экологии, анатомии и физиологии растений Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета имени С.М. Кирова, кандидат биологических наук. ORCID: 0000-0002-6729-482X, Scopus Author ID: 24068906200.

194021, Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: kapitsa@list.ru

KAPITSA Ekaterina A. – PhD (Biology), Head of the Department of general ecology, physiology and anatomy of plants, St.Petersburg State Forest Technical University. ORCID: 0000-0002-6729-482X, Scopus Author ID: 24068906200.

194021, Institutsky per. 5. St. Petersburg, Russia. E-mail: kapitsa@list.ru

ШОРОХОВА Екатерина Владимировна – доцент кафедры общей экологии, анатомии и физиологии растений Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета имени С.М. Кирова, старший научный сотрудник Института Леса КАР НЦ РАН, доктор биологических наук. ORCID: 0000-0002-8238-927X, Web of Science Researcher ID: T-6181-2017, Scopus Author ID: 21234507300.

194021, Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, Россия. E-mail: shorohova@ES13334.spb.edu

SHOROHOVA Ekaterina V. – DSc (Biology), Associate Professor of the Department of general ecology, physiology and anatomy of plants, St.Petersburg State Forest Technical University, researcher at the Forest Research Institute of the Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences. ORCID: 0000-0002-8238-927X, Web of Science Researcher ID: T-6181-2017, Scopus Author ID: 21234507300.

194021, Institutsky per. 5. St. Petersburg, Russia. E-mail: shorohova@ES13334.spb.edu