
ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 63*630*182.2

ЗАПАСЫ И ДЛИТЕЛЬНОСТЬ СТОЯНИЯ СУХОСТОЯ В КОРЕННЫХ СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКАХ РЕЗЕРВАТА “ВЕПССКИЙ ЛЕС”¹

© 2025 г. Е. А. Капица^а, *, А. А. Корепин^а, Е. В. Шорохова^а

^а Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова,
пер. Институтский, д. 5, Санкт-Петербург, 194021 Россия

*E-mail: kapitsa@list.ru

Поступила в редакцию 03.06.2024 г.

После доработки 25.10.2024 г.

Принята к публикации 15.11.2024 г.

В свете проблем изменения климата и сохранения биологического разнообразия особенно важны данные многолетних наблюдений в “выработанных” лесах, не затронутых хозяйственной деятельностью. Работа посвящена анализу динамики запаса и числа сухостойных деревьев, а также закономерностей скорости усыхания деревьев и времени стояния сухостоя в коренных среднетаежных ельниках. В основу исследования легла база данных поддеревного учета древостоя на 11 ПП в течение 25–46 лет. Запас сухостоя на ПП за период с 1971 по 2019 гг. варьировал от 0.4 до 164 м³ га⁻¹ со среднегодовой скоростью “оборота” (период от усыхания дерева до перехода сухостоя в категорию валежа) сухостоя от 0.07 до 32.7 м³ га⁻¹ год⁻¹. В нескольких биогеоценозах наблюдались периоды усыхания деревьев после ветровала и бурелома, в результате которых запасы крупных древесных остатков были сравнимы с запасами сухостоя. Скорость и характер отпада деревьев и породный состав сухостоя зависели от режима почвенного увлажнения, породного состава и возрастной структуры древостоя. До усыхания часть деревьев находилась в ослабленном состоянии в течение периода до 46 лет. Время ослабления дерева до усыхания (период с момента, когда для дерева отмечены механические повреждения, следы активности насекомых, болезней и др., до момента, когда дерево усохло) не оказалось значимого влияния на продолжительность стояния сухостоя. Время стояния сухостоя варьировало от 2 до 30 и более лет в зависимости от взаимно сопряженных факторов: породы и размера деревьев, условий увлажнения, породного состава древостоя и сукцессионного статуса биогеоценоза.

Ключевые слова: усыхание, ветровал, крупные древесные остатки, отпад.

DOI: 10.31857/S0024114825020057, **EDN:** FXUMUF

Крупные древесные остатки (КДО) — сухостой, валеж, зависшие деревья и пни — являются важным компонентом, обеспечивающим биоразнообразие и устойчивость лесных экосистем (Stokland et al., 2012; Löfroth et al., 2023). С начала отмирания дерева до полной гумификации древесные остатки являются местообитанием и пищевым ресурсом для комплекса организмов, состоящего из сотен видов грибов, растений, животных и микроорганизмов, субстратом для возобновления древесных пород (Stokland et al., 2012). Разлагающиеся древесина и кора являются звеном круговоротов углерода и питательных веществ, локусом асимибиотической фиксации азота и компонентом органических горизонтов почвы (Мухортова и др., 2009; Ханина и др., 2023).

В коренных лесах, помимо формирования КДО в ходе естественного отмирания отдельных деревьев и их небольших групп, происходит накопление КДО в связи с нарушениями: пожарами, ветровалами, усыханием древостоя — под влиянием абиотических и биотических факторов. В коренных таежных ельниках наиболее распространены ветровальные нарушения и усыхание древостоя различной интенсивности (Shorohova et al., 2008, 2019, 2023; Akala et al., 2011; Khakimulina et al., 2016). В последние десятилетия повышение частоты нарушений связывают с изменением климата. Например, в Архангельской области усыхание, вызванное перепадами температур в зимнее время, позднеосенними и ранневесенними заморозками, сильными холодными ветрами, избыточным увлажнением, бедностью и глубоким

¹ Работа выполнена в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения “Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации, обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах» (рег. № 123030300031-6).

промерзанием почвы, привело к развитию стволовых, корневых и комлевых гнилей (Селочник, 2008). Более теплая зима благоприятствует зимовке болезней и вредителей, а теплая осень способствует активному росту мицелия корневых патогенов (Павлов, 2015).

Разложение древесины дереворазрушающими организмами — насекомыми и биотрофными грибами — зачастую начинается еще при жизни дерева (Трубин и др., 2012; Полевой и др., 2016; Shorohova et al., 2019; Стороженко, 2022, 2023). Сведения о запасах (Замолодчиков, 2009; Мухортова и др., 2009; Капица и др., 2014; Иванов и др., 2020), времени стояния (Швиденко и др., 2009; Стороженко, 2012; Ложенко, 2022) и скорости разложения сухостоя (Селочник, 2008; Мухортова и др., 2009; Капица и др., 2012; Shorohova, Kapitsa, 2016; Shorohova et al., 2019) фрагментарны. Очевидна недостаточность информации, основанной на результатах долговременных комплексных стационарных исследований, позволяющая оценить вариабельность скорости и характера усыхания деревьев и времени стояния сухостоя в зависимости от факторов уровня отдельного дерева и биогеоценоза в целом.

Данное исследование является частью комплексных стационарных исследований в коренных еловых лесах на постоянных пробных площадях (ПП), заложенных в 1970-х гг. в резервате “Вепсский лес”, признанном на ботаническом конгрессе 1975 года эталоном природы средней тайги (Федорчук и др., 1998, 2012; Shorohova et al., 2008; Шорохова и др. 2022; Корепин и др., в печати). Целью работы являлась оценка скорости образования, объемов и времени стояния сухостоя основных лесообразующих пород в биогеоценозах коренных таежных ельников. В ходе работы решали следующие задачи: 1) выявить особенности деревьев отпада различных древесных пород в различных условиях; 2) оценить динамику запаса и числа сухостойных деревьев в зависимости от лесорастительных условий и сукцессионного состояния биогеоценозов; 3) оценить зависимость скорости “оборота” (разницы запаса усохших деревьев и упавшего на землю сухостоя за год) и времени стояния сухостоя от факторов на уровне отдельного дерева — древесной породы, диаметра и возраста дерева, а также периода его ослабления до усыхания и факторов на уровне БГЦ — лесорастительных условий и сукцессионного статуса биогеоценоза по данным 25—46-летних наблюдений на 11 постоянных пробных площадях.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследование проводили по данным сплошного переписа древостоя на 11 постоянных пробных площадях в резервате “Вепсский лес” одноименного природного парка, расположенного в восточной части Ленинградской области, на границе с Вологодской областью ($60^{\circ}12'19.8''$ N, $35^{\circ}08'04.7''$ E) (табл. 1).

Ценность объекта исследования заключается в практически полном отсутствии антропогенного воздействия на экосистемы. Высота территории природного парка над уровнем моря составляет в среднем 220—260 м, отдельные участки возвышаются до 300 м (Федорчук и др., 1998). Среднегодовая температура за период с 1950 по 2021 гг. составила $+2.8^{\circ}\text{C}$, среднегодовое количество осадков — 700 мм. Недостаточно дренированные и дренированные местообитания распространены примерно в равных долях. Наибольшие площади занимает холмисто-моренный рельеф, среди которого преобладает крупнохолмистый и холмисто-грядовый (Беляева, 2019).

Основные местообитания еловых лесов на ПП в резервате “Вепсский лес” — дренированные и недостаточно дренированные почвы на моренных суглинках и двучленных наносах (серии типов леса — черничная, долгомошно-черничная) и заболоченные торфянистые почвы (серия типов леса сфагново-черничная). Еловые и сосново-еловые леса черничной серии типов леса формируются также на моренных или зан드ровых песках (Дыренков, 1984; Федорчук и др., 1998).

Соотношение пород в составе древостоев лесного массива связано с интенсивностью нарушений, а также со скоростью восстановления сообществ после них (Шорохова и др., 2022). В доминирующих по площади дренированных ельниках основным видом нарушений являются ветровалы и буреломы средней и сильной интенсивности (Федорчук и др., 2012). С конца XX века (1990-е годы) отмечены множественные очаги усыхания, которые чаще всего приурочены к границам ветровальных окон. Массовые ветровалы на дренированных участках природного парка отмечены в 1983 г. Значительных нарушений в еловых биогеоценозах, приуроченных к недостаточно дренированным местообитаниям, выявлено не было (Федорчук и др., 1998; Корепин и др., в печати). Смешанные ельники сформированы на послепожарных участках (Федорчук и др., 2012). В связи с давностью пожарных нарушений (более 50 лет) такие участки находятся в процессе естественной сукцессии древесных видов — смены лиственных древесных пород и сосны елью. На данный момент разновозрастные ельники занимают около 80% лесопокрытой площади, сосняки — около 15% (Федорчук и др., 2012).

Пробные площади, на которых проводили исследование, закладывали в 1970-х годах в наиболее типичных местообитаниях, руководствуясь отраслевым стандартом “Пробные площади лесоустроительные. Метод закладки” (ОСТ 56-69-83). Размер пробной площади определяли по наличию на ней не менее 200—250 деревьев основного элемента леса (с диаметром более 6 см) (Дыренков, 1984; Федорчук и др., 1998). Для всех деревьев учетного размера измеряли длину окружности и определяли состояние (живые и ослабленные с определением причин ослабления:

Таблица 1. Характеристика лесорастительных условий и некоторых таксационных показателей древостоя в ПП

№ ПП	Год за-кладки ПП / пло-щадь (га)	Серия типов леса* / Вариант возрастной струк-туры древостоя*	Породный состав древостоя**	Средний диаметр, см**			Запас древостоя на 2019 год учета, м** момент закладки ПП М ³ га ⁻¹	Число деревьев на момент закладки ПП М ³ га ⁻¹
				С	Е	Б		
1	1994 / 0.8	ЧЕРП / Ор	6С ₁₉₀ 2Е ₂₀₀ 1Ос1Б ₁₉₀ II ярус: 10Е ₁₉₀₊₁₀₀	38.8 29.9	24.2 23.5	33.5 27.5	37.8 28.2	587 597
5	1977 / 0.55	ЧЕРГ / Уо	8Б ₁₄₀ 2Е ₁₄₀ +Е ₁₈₀ еп. Б ₁₄₀ II ярус: 9Е ₁₄₀ 1Е ₁₀₀	— —	20.5 19.2	28.1 29.0	— —	406 397
8	1977 / 0.2	ЧЕРГ / Ор	5Е ₁₀₀ 3Е ₂₆₀ 2Е ₆₀ +Е ₂₂₀ , Б ₁₀₀	— —	18.7 18.0	11.0 16.0	20.6 22.2	321 408
9	1977 / 0.4	СФЧ / Ар	9Е ₈₀₋₃₂₀ 1Б ₁₀₀	— —	17.5 15.0	15.9 16.7	— —	254 285
10	1977 / 0.35	ЧЕРП+ДОЛЧ / Ор	5Е ₁₂₀₋₂₀₀ 4Е ₂₂₀ 1Б ₁₄₀	— —	24.5 22.0	22.0 21.8	23.9 22.7	412 310
11	1981 / 0.19	ДОЛЧ / Ор	8Е ₁₄₀ 1Е ₂₀₀₋₃₀₀ 1Б ₈₀₋₁₆₀ +Е ₁₀₀ еп. Ос ₁₀₀	— —	20.0 19.5	15.6 21.6	16.0 21.0	385 147
91	1973 / 0.47	СФЧ / Ар	9Е ₈₀₋₃₆₀ 1Б ₈₀₋₁₆₀ +Б ₂₂₀	— —	19.7 16.2	18.4 17.8	— —	283 249
98	1973 / 0.46	СФЧ / Ар	9Е ₈₀₋₃₄₀ 1Б ₁₄₀	— —	15.6 13.0	16.7 15.5	— —	194 236
100	1973 / 0.78	ЧЕРГ / Уо	6Ос ₁₄₀ 3С ₁₄₀₋₁₈₀ 1Б ₁₄₀ +Е ₁₄₀ II ярус: 10Е ₁₄₀	33.1 28.3	18.1 17.5	26.0 27.3	38.2 29.5	580 460
103	1973 / 0.5	ЧЕРГ / Уо	9Е ₁₈₀ 1Б ₁₄₀	— —	31.1 25.4	37.7 24.2	— —	458 340
198	1981 / 0.18	СФЧ / Ор	7Е ₁₂₀₋₂₀₀ 2Е ₂₀₀₋₂₈₀ 1Б ₁₄₀	— —	19.0 17.9	16.5 19.0	— —	381 250
								1477 722

Примечание. Е — ель (*Picea abies* (L.) H. Karst), Б — береза (*Betula pendula* Roth, *B. riviereana* Ehrh.), Ос — осина (*Populus tremula* L.), С — сосна (*Pinus sylvestris* L.).

*Обозначения серий типов леса: ЧЕРГ — черничная на дренированных суглинках и дренированных насыпях; ЧЕРП — черничная на дренированных песках и супесях; ДОЛЧ — долгомошно-черничная на недостаточно дренированных местобитаниях; СФЧ — сфагново-черничная на слабо дренированных местобитаниях и пересохных торфах (Федорчук и др., 1998). *Обозначение вариантов возрастной структуры древостоя: Ар — абсолютно разновозрастные древостоки; Ор — относительно разновозрастные древостоки; Уо — условно одновозрастные древостоки (Дыренков, 1984). ** Породный состав, средний возраст основных элементов леса и таксационные показатели древостоя представлены на момент закладки ПП (Федорчук и др., 1998).

воздействия насекомых, дереворазрушающих грибов, механических повреждений). Высоту древесных пород определяли по графику высот, построенному по результатам измерения высоты и диаметра 25–55 деревьев. Запас древесины и другие показатели древостоя определяли по объемным таблицам (по ступеням толщины и разрядам высот) (Третьяков и др., 1952), расчет производили с помощью программы “Проба” (Смирнова, Филиппов, 1983), преобразованной для персонального компьютера (табл. 1). Возрастное поколение деревьев определяли глазомерно, с уточняющим бурением 2–3 деревьев у шейки корня. Периодичность поддеревного перечета древостоя составляла 4–6 лет. Из существующей базы данных поддеревного перечета на ПП создана отдельная база для деревьев отпада с учетом причин и периода ослабления. В качестве причин ослабления выделяли механические повреждения, наклон ствола более 45°, наличие рака, следы активности стволовых насекомых. Объем выборки составил 2610 деревьев отпада, из которых 1422 погибло в результате усыхания, 495 — в результате ветровала и снеговала и 693 — в результате бурелома и снеголома (табл. 2).

Таблица 2. Объем выборки за период 1973–2019 гг. (общее число деревьев по всем ПП) по породам и категориям отпада, шт.

Порода	Категория отпада		
	Сухостой	Ветровал и снеговал	Бурелом и снеголом
Ель	1234	394	502
Сосна	55	9	10
Береза	124	53	115
Осина	9	39	66
Итого	1422	495	693

Объем каждого сухостойного дерева, а также дерева, погибшего в результате ветровала или бурелома, рассчитан по формулам объема с использованием измеренного диаметра дерева и высоты дерева, рассчитанной по графику высот, построенному для каждой пробной площади и видового числа (Тетюхин и др., 2005). Суммарный запас отпада и численности деревьев отпада по категориям переводили на гектар с учетом площадей ПП. Зависимость запасов отпада от режима увлажнения (дренированные/слабо дренированные), категории (сухостой, ветровал, бурелом), времени ослабления, времени стояния (для сухостоя) тестировали с использованием обобщенных линейных моделей в среде R (4.0.3). Скорость оборота сухостоя рассчитывали путем деления суммарного запаса сухостоя за учетный период на число лет между учетами.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Объемы отдельных деревьев отпада изменились от 0.0001 до 5.02 м³ в зависимости от породного состава древостоя, лесорастительных условий и разнообразия сукцессионных процессов в отдельных биогеоценозах (табл. 3). Объемы сухостоя ели и березы отличались наибольшей вариабельностью, так как усыхали деревья различных размеров и возраста. Усыхание крупных деревьев, в особенности ели, отмечено в древостоях, частично затронутых ветровалом 1983 г., что мы связываем с ослаблением и повреждением корневых систем оставшихся деревьев, а также изменившимся водным режимом и воздействием биотических факторов, в частности короеда-тиографа. Мелкий сухостой часто образовывался в процессе самоизреживания групп деревьев, возобновившихся в ветровальных окнах. Отпад деревьев сосны и осины происходил в процессе сукцессионной смены пород, отмирали большей частью крупные деревья старших поколений. Средние объемы деревьев ветровала и бурелома практически на всех ПП превышали средние объемы сухостойных деревьев. Следовательно, в условиях многоярусных разновозрастных насаждений усыхание было более характерно для угнетенных деревьев, господствующие деревья были более подвержены ветровалу или бурелому.

Запас сухостоя на ПП за период с 1971 по 2019 гг. варьировал от 0.4 до 163.7 м³ га⁻¹. В конце 1980-х гг. в БГЦ, приуроченных к слабо дренированным местообитаниям, отмечены первые за исследуемый период пики отпада всех форм. Вследствие сильных ветров 1980-х гг. образовались массовые прорывы — окна — в пологе древостоя, в особенности в дренированных еловых и смешанных БГЦ (Федорчук и др., 1998). Дальнейшее расширение окон происходило в результате усыхания и вывала деревьев у границ окон. В слабо дренированных ельниках первый пик усыхания несколько смещен во времени и приурочен к 1990-м гг. Вторая “волна” отпада наблюдается начиная с 2015 г. и затрагивает как хорошо, так и недостаточно дренированные местообитания.

Динамика отпада выразилась в формировании в отдельные периоды высоких, в некоторых случаях сравнимых с запасами древостоя, запасов бурелома, ветровала и/или сухостоя. Так, в древостое ПП 11 в 2019 г. произошло массовое усыхание ели (рис. 1). Доля различных древесных пород в общем объеме сухостоя зависела от породного состава и сукцессионного состояния древостоя (рис. 1).

Полученные результаты о запасах сухостоя в лесных биогеоценозах в зависимости от типа лесорастительных условий и характеристик древостоя подтверждают известную по литературным данным высокую вариабельность и стохастичность этого показателя. Так, в елово-пихтовых и пихтово-еловых насаждениях предгорной части Восточного Саяна запасы сухостоя варьируют от 4.9 м³ га⁻¹ в ельниках крупнотравно-папоротниковых (80 лет) до 12.3 м³ га⁻¹ в пихтарниках

ТАБЛИЦА 3. Период ослабления усыхающих деревьев, время стояния сухостоя и объемы стволов отпада различных категорий и древесных пород (среднее, минимум, максимум)

ЗАПАСЫ И ДЛИТЕЛЬНОСТЬ СТОЯНИЯ СУХОСТОЯ В КОРЕННЫХ...

215

Параметр	Порода	Пробная площадь										
		1	5	8	9	10	11	91	98	100	103	198
Сухостой												
Время от ослабления до усыхания, лет	Ель	9.1 (0; 26)	7.3 (0; 26)	2.8 (0; 26)	3.6 (0; 26)	1.4 (0; 26)	6.0 (0; 26)	5.5 (0; 35)	5.5 (0; 35)	3.0 (0; 36)	2.5 (0; 26)	3.8 (0; 27)
	Сосна	5.4 (0; 21)	—	—	—	—	—	—	—	1.7 (0; 16)	—	—
	Береза	9.4 (0; 26)	3.2 (0; 27)	2.3 (0; 11)	—	—	—	17.2 (0; 46)	3.4 (0; 11)	1.9 (0; 15)	1.4 (0; 10)	2.6 (0; 11)
	Осина	10 (5; 15)	4	—	—	—	—	—	—	7 (0; 20)	—	—
Объем, м ³	Ель	0.34 (0.03; 1.66)	0.22 (0.02; 0.94)	0.19 (0.01; 1.56)	0.17 (0.002; 1.82)	0.64 (0.002; 3.90)	0.42 (0.004; 1.18)	0.27 (0.003; 1.76)	0.13 (0.004; 0.92)	0.18 (0.02; 1.01)	0.43 (0.0001; 4.03)	0.31 (0.02; 1.15)
	Сосна	1.10 (0.48; 2.15)	—	—	—	—	—	—	0.40 (0.05; 1.58)	0.5 (0.02; 0.27)	—	—
	Береза	1.04 (0.28; 2.28)	1.08 (0.19; 3.48)	0.04 (0.02; 0.13)	0.09 (0.02; 0.31)	0.43 (0.27; 0.6)	0.10 (0.05; 1.58)	0.49 (0.02; 0.27)	0.11 (0.16; 2.51)	0.7 (0.04; 0.36)	0.09 (0.04; 0.36)	0.11 (0.06; 0.02)
	Осина	1.98 (1.76; 2.19)	3.17	—	—	—	—	—	—	0.75 (0.25; 1.37)	—	—
	Ель	5.2 (4; 10)	4.7 (3; 7)	5.5 (3; 11)	4.9 (3; 6)	5.0 (3; 25)	4.5 (4; 6)	4.3 (2; 6)	4.6 (2; 15)	4.1 (2; 19)	6.8 (2; 30)	4.9 (4; 6)
	Сосна	5.8 (4; 10)	—	—	—	—	—	—	2	3.3 (2; 6)	—	—
	Береза	5.2 (4; 6)	5.3 (3; 11)	5.9 (5; 11)	4.6 (3; 5)	5	4	4.3 (3; 5)	4.5 (3; 5)	4.5 (2; 6)	5	5.2 (4; 6)
	Осина	6	6	—	—	—	—	—	—	3.8 (2; 6)	—	—
Ветровал, снеговал												
Объем, м ³	Ель	0.38 (0.03; 1.17)	0.39 (0.01; 1.39)	0.61 (0.03; 3.59)	0.16 (0.02; 0.46)	0.69 (0.01; 1.83)	0.47 (0.03; 1.6)	0.4 (0.004; 1.36)	0.07 (0.01; 0.36)	0.38 (0.02; 2.34)	0.88 (0.01; 2.65)	0.35 (0.04; 0.82)
	Сосна	1.42 (1.07; 1.7)	—	—	—	—	—	—	—	1.18 (0.56; 1.63)	—	—
	Береза	0.92 (0.36; 1.75)	1.0 (0.1; 1.83)	0.14 (0.06; 0.22)	0.13 (0.24; 0.69)	0.46 (0.04; 0.38)	0.16 (0.06; 0.45)	0.2 (0.4; 1.35)	—	0.73 (0.45; 2.53)	1.49 (0.45; 2.53)	—
	Осина	1.62 (1.03; 2.36)	—	—	—	—	—	—	—	2.45 (0.92; 4.55)	—	—
Бурелом, снеголом												
Объем, м ³	Ель	0.4 (0.01; 1.23)	0.36 (0.01; 1.24)	0.39 (0.02; 1.64)	0.14 (0.01; 0.52)	0.4 (0.005; 2.48)	0.46 (0.03; 1.15)	0.37 (0.005; 1.68)	0.22 (0.004; 1.27)	0.3 (0.03; 1.27)	1.07 (0.004; 3.29)	0.23 (0.03; 0.79)
	Сосна	1.26 (0.69; 1.89)	—	—	—	—	—	—	0.19 (0.44; 1.16)	0.72 (0.44; 1.16)	—	—
	Береза	0.75 (0.28; 1.66)	0.83 (0.11; 1.89)	0.09 (0.06; 0.11)	0.15 (0.07; 0.26)	0.34 (0.003; 1.69)	0.16 (0.06; 0.34)	0.3 (0.11; 0.49)	0.05 (0.02; 0.08)	0.88 (0.18; 2.16)	0.39 (0.06; 0.72)	0.31 (0.13; 0.53)
	Осина	1.48 (0.65; 2.44)	3.17	—	—	—	0.21	—	—	1.78 (0.3; 5.02)	—	—

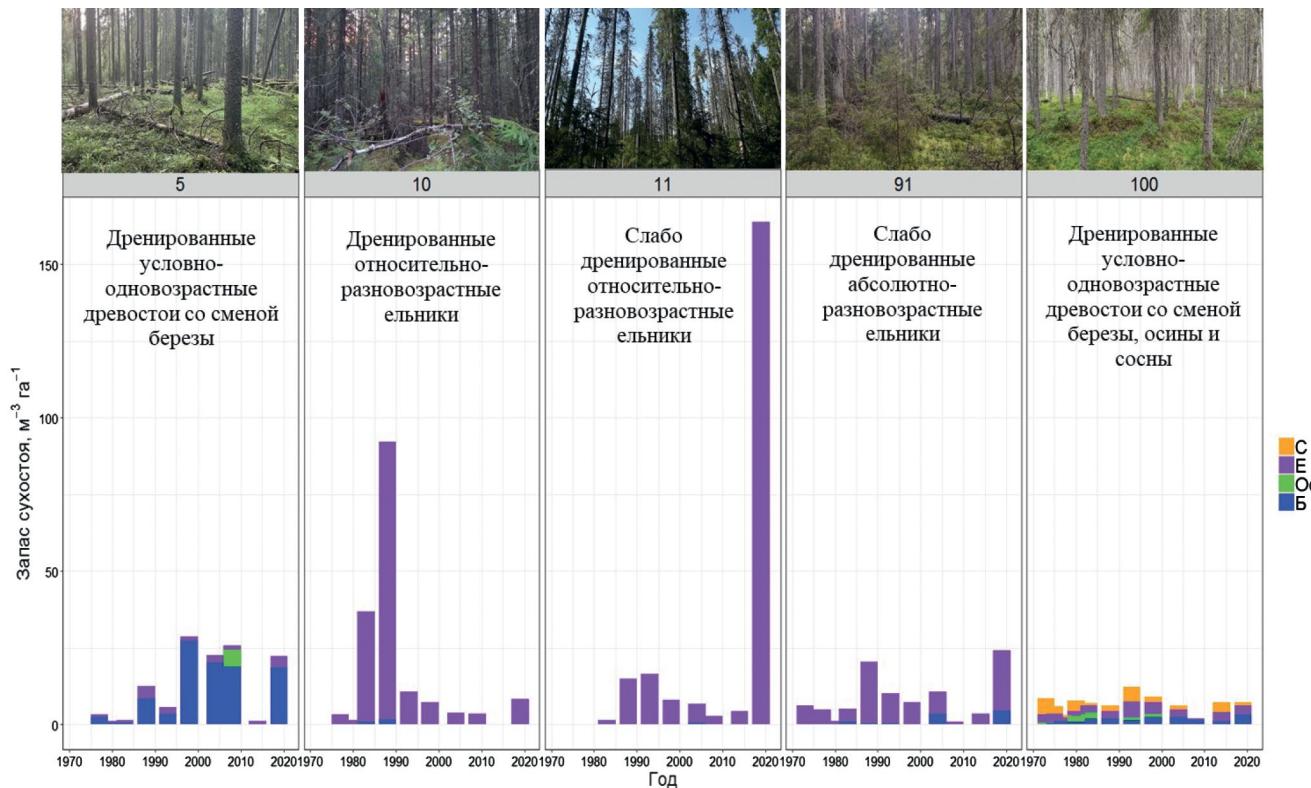


Рис. 1. Динамика запаса сухостояных деревьев в биогеоценозах различного сукцессионного статуса в различных лесорас- тительных условиях. Е — ель (*Picea abies* (L.) H. Karst.), Б — береза (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh.), Oc — осина (*Populus tremula* L.), С — сосна (*Pinus sylvestris* L.).

крупнотравных (110 лет) (Вайс и др., 2021). В еловых 84-летних культурах Пермского края в условиях богатых и бедных влажных суборей запасы сухостоя изменялись от $25 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ до $136 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ соответственно (Рогозин, Разин, 2015). В среднетаежных сосняках европейского Северо-Востока России объем сухостоя варьировал от $0.7 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ в чернично-сфагновом типе леса (45 лет) до $113.9 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ в черничнике свежем (170 лет) (Осипов, Кутягин, 2017). В спелых сосновых Карелии

наименьшие объемы сухостоя приурочены к лишайниковым и сфагновым сосновкам; наибольшие — к сосновкам черничным: $5.4 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ и $30.8 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ соответственно (Мошников и др., 2019). Результаты нашего исследования, проведенного в коренных таежных ельниках, подчеркивают динамичность усыхания деревьев в зависимости от сукцессионного состояния БГЦ.

Скорость “оборота” сухостоя значительно варьировала как во времени, так и в пространстве (табл. 4).

Таблица 4. Скорость «оборота» сухостоя, $\text{м}^3 \text{ га}^{-1} \text{ год}^{-1}$

Период	Пробная площадь										
	1	5	8	9	10	11	91	98	100	103	198
1973—1975								1.4	2.9	9.4	
1975—1977							0.6	0.6	1.5	1.9	
1977—1980		0.3	5.7	0.7	0.5		2.4	0.6	2.6		
1980—1983	0.4	0.7	1.0	1.2	12.2		0.4	0.7	2.3	1.3	
1983—1988	2.5	1.0	1.6	18.4	3.0	1.7	2.2	1.2	0.7	2.8	
1988—1993	1.1	1.3	3.0	2.1	3.3	4.1	1.5	2.5	8.4	8.0	
1993—1998	5.7	1.0	2.0	1.4	1.6	2.0	1.1	1.8		5.8	
1998—2004	2.2	3.8	1.3	1.2	0.6	1.1	1.4	2.5	1.0		5.8
2004—2008	2.3	6.4	4.4	2.1	0.7	0.6	0.2	0.4	0.5		0.07
2008—2014	0.6	0.2	1.7	2.3		0.7	0.6	0.7	1.2		2.3
2014—2019	2.3	4.4	0.2	2.1	0.8	32.7	4.8	1.9	1.4	1.6	0.9
											4.0

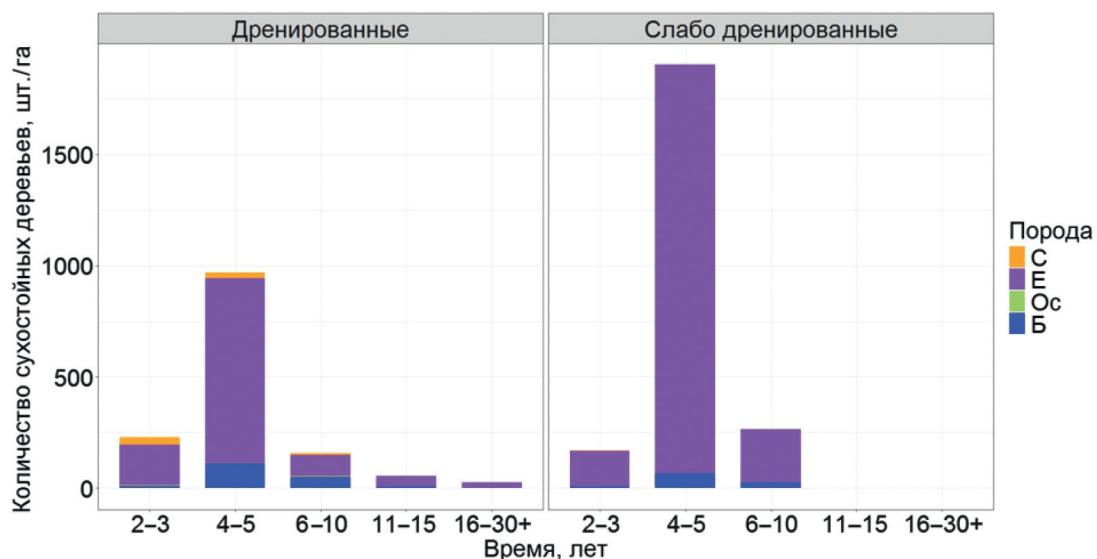


Рис. 2. Распределение числа сухостойных деревьев по скорости перехода из состояния «сухостой» в «валеж» в зависимости от лесорастительных условий. Количество сухостойных деревьев представлено суммарное (на га) для ПП за период учета с 1970-х годов по 2019-й. Е — ель (*Picea abies* (L.) H. Karst.), Б — береза (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh.), Ос — осина (*Populus tremula* L.), С — сосна (*Pinus sylvestris* L.).

Данный показатель по сути отражает скорость двух процессов: усыхания деревьев и продолжительности стояния сухостоя. В большинстве БГЦ динамика скорости «оборота» сухостоя отражает «волны» отпада деревьев.

Время стояния сухостоя варьировало от 2 до 30 и более лет (табл. 3, рис. 2). Максимальные величины времени стояния сухостоя не определены из-за ограниченности периода наблюдений. Взаимно сопряженные факторы: порода и размер деревьев, условия увлажнения и породный состав древостоя — влияли на продолжительность стояния сухостойных деревьев (табл. 3, 5). Большая часть сухостойных деревьев не оставалась на корню дольше пяти лет. На масштабном материале государственной инвентаризации

лесов Финляндии, Норвегии и Швеции показано, что время стояния сухостоя в интенсивно эксплуатируемых таежных лесах западной части Фенноскандии увеличивается по мере увеличения размера деревьев и степени влажности климата и уменьшается с увеличением суммы активных температур и продуктивности местообитаний, а также интенсивности рубок ухода (Aakala et al., 2024). В нашем исследовании в коренных ельниках характер влияния размера деревьев на время стояния сухостоя был аналогичным. Однако связь была слабо выражена и зависела от породы дерева (табл. 5). Также незначительный по величине эффект степени почвенного увлажнения и продуктивности местообитания на время стояния сухостоя был скорее противоположным: в более

Таблица 5. Параметры обобщенных линейных смешанных моделей* времени стояния сухостоя в зависимости от породы и диаметра дерева и режима увлажнения.

Фактор	Градации	Параметр z	Уровень значимости p
Режим увлажнения	Все древесные породы	20.523	<0.001
	Береза	0.720	0.471
	Ель	0.712	0.476
	Осина	NA	NA
Диаметр	Все древесные породы	4.839	***
	Береза, 20—40 см	-2.239	*
	Ель, 20—40 см	-2.253	*
	Осина, 20—40 см	0.541	0.588
	Береза, 41—60 см	-3.574	***
	Ель, 41—60 см	-1.046	0.296
	Осина, 41—60 см	-0.506	0.613

* glm, распределение Пуассона времени стояния сухостойных деревьев. Уровень значимости: *** — 0.001, ** — 0.01, * — 0.05, ns ≥ 0.05 .

дренированных ельниках сухостой стоял несколько дольше (табл. 5).

Сведения о продолжительности существования сухостоя в европейских таежных лесах немногочисленны. Приведены оценки этого периода от 1–20 до 20–50 лет с увеличением продолжительности при продвижении с севера на юг и с заметной изменчивостью в пределах, в том числе однородных лесных БГЦ (Krankina, Harmon, 1995; Storaunet, Rolstad, 2004; Швиденко и др., 2009; Aakala, 2010; Стороженко, 2012). В. Г. Стороженко (2012) установил, что деревья категории “усыхающие” обычно переходят в категорию свежего сухостоя за 2–4 года; из свежего сухостоя в старый сухостой — за 1–3 года. В категории старого сухостоя деревья могут находиться в среднем 10–15 лет, в редких случаях, в условиях северной тайги и в местообитаниях с незначительным почвенным увлажнением, до 20 лет (Стороженко, 2012).

Время ослабления дерева до усыхания не оказало значимого влияния на продолжительность стояния сухостоя (влияние фактора недостоверно). Этот результат можно интерпретировать как косвенное указание на преимущественно абиотические факторы, вызвавшие усыхание деревьев. Участившиеся засухи являются причиной массового усыхания европейских лесов, в особенности ельников.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты подтверждают ранее выявленную высокую вариабельность и стохастичность процессов отпада в коренных таежных лесах. Скорость и характер отпада: усыхание, ветровал или бурелом/снеголом, а также продолжительность стояния сухостоя в коренных среднетаежных лесах — варьировали в зависимости от режима почвенного увлажнения и сукцессионного статуса биогеоценоза. Период стояния большей части сухостойных деревьев в большинстве случаев не превышал пяти лет.

Полученные результаты позволяют предположить две основные группы экзогенных факторов, приводящих к пикам усыхания деревьев: (1) изменение светового и водного режима биогеоценоза вкупе с повреждениями корневой системы деревьев вследствие ветровала и (2) засушливые периоды.

Авторы выражают глубокую признательность одному из родоначальников исследований на территории “Вепсского леса” Виктору Николаевичу Федорчуку за идеальное руководство и вдохновение, Тетюхину Сергею Владимировичу — за помошь в расчете объемов стволов, а также коллегам, принимавшим участие в полевых и организационных работах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляева К.А. Ландшафтная приуроченность лесных сообществ юго-западной части Вепсовской возвышенности // Современные направления развития физической географии: научные и образовательные аспекты в целях устойчивого развития: Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 85-летию факультета географии и геоинформатики Белорусского гос. ун-та и 65-летию Белорусского геогр. о-ва (Минск, 13–15 ноября 2019 г.). Минск: БГУ, 2019. С. 340–343.
- Вайс А.А., Ануев Е.А., Шишмарева А.В. Запас сухостоя в пихтово-еловых насаждениях предгорной части Восточного Саяна // Успехи современного естествознания. 2021. № 7. С. 5–11.
- Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174 с.
- Замолодчиков Д.Г. Оценка пула углерода крупных древесных остатков в лесах России с учетом влияния пожаров и рубок // Лесоведение. 2009. № 4. С. 3–15.
- Иванов А.В., Замолодчиков Д.Г., Лошаков С.Ю., Комин А.Э., Косинов Д.Е., Браун М., Грабовский В.И. Вклад крупных древесных остатков в биогенный цикл углерода хвойно-широколиственных лесов юга дальнего востока России. Лесоведение. 2020. № 4. С. 357–366.
- Капица Е.А., Трубицына Е.А., Шорохова Е.В. Биогенное разложение стволов, ветвей и корней основных лесообразующих пород темнохвойных северотаежных лесов // Лесоведение. № 3. 2012. С. 51–58.
- Капица Е.А., Шумских К.А., Зайцев Д.А., Шуровский С.Ю. Запас крупных древесных остатков в учебно-опытном лесничестве ЛОГКУ “Ленобллес” // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. № 209. СПб.: СПбГЛТУ, 2014. С. 64–71.
- Корепин А.А., Капица Е.А., Шорохов А.А., Шорохова Е.В. Полувековая динамика структуры и производительности древостоев в коренных и производных первой генерации среднетаежных лесах. Лесоведение. 2024 (в печати).
- Ложенко М.Д. Скорость разложения крупных древесных остатков пихты (*Abies sibirica* Ledeb.) // Интеграция науки и образования: современные проблемы, достижения и инновации в области экологии и устойчивого развития: Материалы научной конференции (Красноярск, 01–03 ноября 2022 года). Красноярск: Сибирский федеральный университет, 2022. С. 66–68.
- Мошников С.А., Ананьев В.А., Матюшкин В.А. Особенности аккумуляции порубочных остатков в спелых сосняках средней тайги (на примере Республики Карелия) // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 2019. № 1. С. 40–51.
- Мухортова Л.В., Кирдянов А.В., Мыглан В.С., Гуггенбергер. Трансформация древесины сухостойных деревьев в условиях лесотундры Средней Сибири // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2009. № 1. С. 70–78.

- Осипов А.Ф., Кутягин И.Н.* Соотношение между запасами органического вещества в крупных древесных остатках и фитомассе древостоя среднетаежных сосновок европейского Северо-Востока России // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2017. № 221. С. 175–187.
- Павлов И.Н.* Биотические и абиотические факторы усыхания хвойных лесов Сибири и Дальнего Востока // Сибирский экологический журнал. 2015. Т. 22. № 4. С. 537–554.
- Полевой А.В., Никитский Н.Б., Мандельштам М.Ю., Хумала А.Э.* К познанию комплексов насекомых, заселяющих древесину на начальной стадии разложения // IX Чтения памяти О.А. Катаева. Дендробионтные беспозвоночные животные и грибы и их роль в лесных экосистемах: материалы Международной конференции (Санкт-Петербург, 23–25 ноября 2016 года). СПб.: Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова, 2016. С. 86–87.
- Пробные площади лесоустроительные. Метод закладки (ОСТ 56–69–83). М.: ЦБНТИ Гослесхоза СССР, 1983. 60 с.
- Рогозин М.В., Разин Г.С.* Развитие древостоев. Модели, законы, гипотезы. Пермь: ПГНИУ, 2015. 277 с.
- Селочник Н.Н.* Факторы деградации лесных экосистем // Лесоведение. 2008. № 5. С. 52–60.
- Смирнова А.А., Филиппов Г.В.* Обработка пробных площадей на ЭВМ ЕС. Л.: ЛенНИИЛХ, 1983. 30 с.
- Стороженко В.Г.* Древесный отпад в структурах еловых лесов Центрально-Лесного биосферного заповедника // Научные исследования и экологический мониторинг на особо охраняемых природных территориях России и сопредельных стран: сборник Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 90-летию организации Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника, 150-летию основателя и первого директора Григория Леонидовича Граве, 140-летию эколога, профессора Владимира Владимировича Станчинского (поселок Заповедный, 15–18 августа 2022 года). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2022. С. 80–87.
- Стороженко В.Г.* Санитарное состояние коренных ельников тайги Европейской России // Лесной вестник. 2023. Т. 27. № 1. С. 17–25.
- Стороженко В.Г.* Характеристика древесного отпада в коренных ельниках восточноевропейской тайги // Лесоведение. 2012. № 3. С. 43–50.
- Тетюхин С.В., Минаев В.Н., Богомолова Л.П.* Лесная таксация и лесоустройство. Нормативно-справочные материалы по Северо-Западу РФ // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2005. С. 369.
- Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г.* Справочник таксатора: Таблицы для таксации леса. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1952. 854 с.
- Трубин Ю.Г., Кленнева Т.В., Копейкин М.А.* Процесс усыхания в ельниках Архангельской области // Актуальные проблемы лесного комплекса. 2012. № 31. С. 61–63.
- Федорчук В.Н., Кузнецова М.Л., Андреева А.А., Мусеев Д.В.* Резерват “Вепсский лес”. Лесоводственные исследования. СПб: СПбНИИЛХ, 1998. 208 с.
- 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 Политехнического ун-та, 2012. 140 с.
- Ханина Л.Г., Волобуев С.В., Шелякин П.В., Бессонова Т.А., Бобровский М.В.* Разнообразие ксилиобионтных грибов на валеже в смешанном широколиственном лесу зависит от стадии разложения и видовой принадлежности упавших деревьев // Математическое моделирование в экологии: Материалы Восьмой Национальной научной конференции с международным участием (Пущино, 09–11 ноября 2023 года). Пущино: Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, 2023. С. 114–116.
- Швиденко А.З., Щепащенко Д.Г., Нильссон С.* Оценка запасов древесного детрита в лесах России // Лесная таксация и лесоустройство. № 1 (41). 2009. С. 133–147.
- Шорохова Е.В., Корепин А.А., Капица Е.А., Березин Г.В., Шорохов А.А., Шорохова М.А.* Ценотическое разнообразие и долговременная динамика массива коренных таежных лесов // Лесоведение. 2022. № 6. С. 643–657.
- Aakala T.* Coarse woody debris in late-successional *Picea abies* forests in northern Europe: variability in quantities and models of decay class dynamics // Forest Ecology and Management. 2010. V. 260. № 5. P. 770–779.
- Aakala T., Kuuluvainen T., Wallenius T., Kauhanen H.* Tree mortality episodes in the intact *Picea abies*-dominated taiga in the Arkhangelsk region of northern European Russia // Journal of Vegetation Science. 2011. V. 22. № 2. P. 322–333.
- Aakala T., Storaunet K.O., Jonsson B.G., Korhonen K.T.* Drivers of snag fall rates in Fennoscandian boreal forests // Journal of Applied Ecology. 2024. V. 61. P. 2392–2404.
- Khakimulina T., Fraver S., Drobyshev I.* Mixed-severity natural disturbance regime dominates in an old-growth Norway spruce forest of North-Western Russia // Journal of Vegetation Science. 2016. V. 27. № 2. P. 400–413.
- Krankina O.N., Harmon M.E.* Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests // Water Air Soil Pollut. 1995. № 82. P. 227–238.
- Löfroth T., Birkemoe T., Shorohova E., Dynesius M., Fenton N.J., Drapeau P., Tremblay J.A.* Deadwood Biodiversity // Boreal Forests in the Face of Climate Change. Advances in Global Change Research. 2023. V. 74.
- Shorohova E., Fedorchuk V., Kuznetsova M., Shvedova O.* Wind-induced successional changes in pristine boreal *Picea abies* forest stands: evidence from long-term permanent plot records // Forestry. V. 81. № 3. 2008. P. 335–359.

- Shorohova E., Kapitsa E. The decomposition rate of non-stem components of coarse woody debris (CWD) in European boreal forests mainly depends on site moisture and tree species // European Journal of Forest Research. 2016. V. 135. P. 593–606.
- Shorohova E., Kapitsa E., Ruokolainen A., Romashkin I., Kazartsev I. Types and rates of decomposition in *Larix sibirica* trees and logs in a mixed European boreal old-growth forest // Forest Ecology and Management. V. 439. № 3. 2019. P. 173–180.
- Shorohova E., Aakala T., Gauthier S., Ruel J.-C., Ulanova N. Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies // Advances in Global Change Research. 2023. № 74. P. 89–121.
- Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G. Biodiversity in Dead Wood. Cambridge: Cambridge University Press, 2012.
- Storaunet K.O., Rolstad J. How long do Norway spruce snags stand? Evaluating four estimation methods // Canadian Journal of Forest Research. 2004. V. 34. № 2. P. 376–383.

Amount and Fall Rates of Snags in the Primeval Middle Boreal Spruce Forests of the “Vepssky Forest” Reserve

E. A. Kapitsa¹, * A. A. Korepin¹, E. V. Shorokhova¹

¹ Saint-Petersburg Forestry University, Institutskiy ln. 5, Saint-Petersburg, 194021 Russia

*E-mail: kapitsa@list.ru

In view of global climate change and biodiversity decline, long-term research in primeval forests escaped from timber harvesting is especially important. We aimed at analysing the dynamics of number and volume of standing dead trees (snags), as well as the patterns of tree mortality and longevity of snags in primeval middle-boreal spruce forests. The study is based on a database of tree inventories on the eleven permanent sample plots over 25–46 years. The volume of snags during the period from 1971 to 2019 varied from 0,4 to 164 m³ ha⁻¹ with an average annual “turnover” rate (the period from tree death to snag fall) from 0,07 to 32,7 m³ ha⁻¹ year⁻¹. In several biogeocoenoses, the peaks in tree mortality through decline after windthrows were observed, resulting in the stock of coarse woody debris being comparable to the growing stock of a forest stand. The rate and mode of tree mortality and the species distribution of snags depended on the site moisture regime, tree species composition and age structure of the forest stand. Before death, some trees were weakened for a period of up to 46 years. The time of tree weakening before death (the period from the moment when mechanical damage, traces of insect activity, diseases, etc. were noted in the tree, until the moment when a tree died) did not have a significant effect on the duration of snag longevity. The duration of snag longevity varied from 2 to 30 years or more depending on interrelated factors: tree species and size, moisture conditions, tree species composition of forest stand, and successional status of the biogeocenosis.

Keywords: deadwood, mortality, windthrow, coarse woody debris.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the key innovative project of national importance “Development of a ground-based and remote monitoring system for the carbon pool and greenhouse gases’ fluxes in the Russian Federation; enabling the creation of data accounting for climatically active substances’ fluxes within carbon budget of forests and other terrestrial ecosystems” (No. 123030300031-6).

REFERENCES

- Aakala T., Coarse woody debris in late-successional *Picea abies* forests in northern Europe: variability in quantities and models of decay class dynamics, *Forest Ecology and Management*, 2010, Vol. 260, No. 5, pp. 770–779.
- Aakala T., Storaunet K.O., Jonsson B.G., Korhonen K.T., Drivers of snag fall rates in Fennoscandian boreal forests, *Journal of Applied Ecology*, 2024, Vol. 61, pp. 2392–2404.
- Aakala T., Kuuluvainen T., Wallenius T., Kauhanen H., Tree mortality episodes in the intact *Picea abies*-dominated taiga in the Arkhangelsk region of northern European Russia, *Journal of Vegetation Science*, 2011, Vol. 22, No. 2, pp. 322–333.
- Belyaeva K.A., Landshaftnaya priurochennost’ lesnykh soobshchestv yugo-zapadnoi chasti Vepsovskoi vozvyshennosti (Landscape distribution of forest communities of South-West part of Veps upland), *Sovremennye napravleniya razvitiya fizicheskoi geografii: nauchnye i obrazovatel’nye*

aspekty v tselyakh ustochivogo razvitiya (Current directions of development of physical geography: scientific and educational aspects for the purposes of sustainable development), International Scientific and Practical Conference, dedicated to the 85th anniversary of the Faculty of Geography and Geoinformatics of the Belarusian State University and the 65th anniversary of the Belarusian Geographical Society, Minsk, Conf. Proc., Minsk: BGU, 2019, pp. 340–343.

Dyrenkov S.A., *Struktura i dinamika taezhnykh el'nikov* (Structure and dynamics of the boreal spruce forest), Leningrad: Nauka, 1984, 174 p.

Fedorchuk V.N., Kuznetsova M.L., Andreeva A.A., Moiseev D.V., *Reservat "Vepsskii les". Lesovedstvennye issledovaniya* (Vepsian forest reserve. Forestry studies), Saint-Petersburg: Izd-vo SPbNIILKh, 1998, 208 p.

Fedorchuk V.N., Shorokhov A.A., Shorokhova E.V., Kuznetsova M.L., Tetyukhin S.V., *Massivy korennnykh elovykh lesov: struktura, dinamika, ustochivost'* (Massifs of indigenous spruce forests: structure, dynamics, stability), Saint Petersburg: Izd-vo Politekhn. un-ta, 2012, 140 p.

Ivanov A.V., Zamolodchikov D.G., Loshakov S.Y., Komin A.E., Kosinov D.E., Braun M., Grabovskii V.I., *Vklad krupnykh drevesnykh ostatkov v biogennyi tsikl ugleroda khvoino-shirokolistvennykh lesov yuga Dal'nego Vostoka Rossii* (Large wooden debris' contribution into a biogenic carbon cycle in coniferous-deciduous forests of the southern regions of Russian Far East), *Lesovedenie*, 2020, No. 4, pp. 357–366.

Kapitsa E.A., Shumskikh K.A., Zaitsev D.A., Shchurovskii S.Y., *Zapas krupnykh drevesnykh ostatkov v uchebno-opytnom lesnichestve LOGKU "Lenoblles"* (Coarse woody debris stores in the experimental forestry enterprise "LOGKU Lenoblles"), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2014, No. 209, pp. 64–71.

Kapitsa E.A., Trubitsyna E.A., Shorokhova E.V., *Biogennoe razlozhenie stvolov, vetvei i kornei osnovnykh lesobrazuyushchikh porod temnokhvoinykh severotaezhnykh lesov* (Biogenic xylolysis of trunks, branches, and roots of forest-forming species of dark coniferous forests in northern taiga), *Lesovedenie*, 2012, No. 3, pp. 51–58.

Khakimulina T., Fraver S., Drobyshev I., Mixed-severity natural disturbance regime dominates in an old-growth Norway spruce forest of North-Western Russia, *Journal of Vegetation Science*, 2016, Vol. 27, No. 2, pp. 400–413.

Khanina L.G., Volobuev S.V., Shelyakin P.V., Bessonova T.A., Bobrovskii M.V., *Raznoobrazie ksilobiontnykh gribov na valezhe v smeshannom shirokolistvennom lesu zavisit ot stadii razlozheniya i vidovoi prinadlezhnosti upavshikh derev'ev* (The diversity of xylobiontic fungi on fallen trees in a mixed broadleaf forest depends on the stage of decomposition and species of fallen trees), *Matematicheskoe modelirovaniye v ekologii* (Mathematical modeling in ecology), Pushchino, Proc. of 8th National Conf. with International participation, November 09–11, 2023, Pushchino: Institut fiziko-khimicheskikh i biologicheskikh problem pochvovedeniya RAN, 2023, pp. 114–116.

Korepin A.A., Kapitsa E.A., Shorokhov A.A., Shorokhova E.V., *Poluvekovaya dinamika korennnykh i proizvodnykh drevostoev v rezervate "Vepsskii les"* (Half-century dynamics of structure and productivity of forest stands in primeval and first time clear cut middle boreal forests), *Lesovedenie*, 2024, No. 1, pp. 26–37.

Krankina O.N., Harmon M.E., *Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests*, *Water Air Soil Pollut*, 1995, No. 82, pp. 227–238.

Löfroth T., Birkemoe T., Shorohova E., Dynesius M., Fenton N.J., Drapeau P., Tremblay J.A., *Deadwood Biodiversity, Boreal Forests in the Face of Climate Change*, *Advances in Global Change Research*, 2023, Vol. 74.

Lozhenko M.D., *Skorost' razlozheniya krupnykh drevesnykh ostatkov pikhty (Abies sibirica Ledeb.)* (Decomposition rate of large woody debris of fir (*Abies sibirica* Ledeb.)), *Integratsiya nauki i obrazovaniya: sovremennye problemy, dostizheniya i innovatsii v oblasti ekologii i ustochivogo razvitiya* (Integration of science and education: modern problems, achievements and innovations in the field of ecology and sustainable development), Krasnoyarsk, Proc. of Sci. Conf., November 01–03, 2022, Krasnoyarsk: 2022, pp. 66–68.

Moshnikov S.A., Anan'ev V.A., Matyushkin V.A., *Osnobnosti akkumulyatsii porubochnykh ostatkov v spelykh sosnyakakh srednei taigi (na primere Respubliki Kareliya)* (Accumulation Features of Debris in Mature Pine Forests of Middle Taiga in the Republic of Karelia), *Izvestiya vsshikh uchebnykh zavedenii. Lesnoi zhurnal*, 2019, No. 1, pp. 40–51.

Mukhortova L.V., Kirdyanov A.V., Myglan V.S., Guggenberger G., *Wood transformation in dead-standing trees in the forest-tundra of Central Siberia*, *Biology Bulletin*, 2009, Vol. 36, No. 1, pp. 58–65.

Osipov A.F., Kutyavin I.N., *Sootnoshenie mezdu zapasami organicheskogo veshchestva v krupnykh drevesnykh ostatkakh i fitomasse drevostoya srednetaezhnykh sosnyakov evropeiskogo Severo-Vostoka Rossii* (The relationship between organic matter stocks in coarse woody debris and the stand phytomass in middle taiga pine forests on the European North-East Russia), *Izvestiya Sankt-Peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii*, 2017, No. 221, pp. 175–187.

OST 56-69-83, (Industrial standard), Moscow: TsBNTI Gosleskhoza SSSR, 1983, 60 p.

Pavlov I.N., *Bioticheskie i abioticheskie faktory usykhaniya khvoinykh lesov Sibiri i Dal'nego Vostoka* (Biotic and Abiotic Factors as Causes of Coniferous Forests Dieback in Siberia and Far East), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, Vol. 22, No. 4, pp. 537–554.

Polevoi A.V., Nikitskii N.B., Mandel'shtam M.Y., Khumala A.E., *K poznaniyu kompleksov nasekomykh, zaseleyayushchikh drevesinu na nachal'noi stadii razlozheniya* (Towards the understanding of insect complexes inhabiting wood at the initial stage of decomposition), *IX Chteniya pamyati O.A. Kataeva. Dendrobiontnye bespozvonochnye zhivotnye i gribi i ikh rol' v lesnykh ekosistemakh* (IX Readings in memory of O.A. Kataev. Dendrobiont

- invertebrates and fungi and their role in forest ecosystems), Saint Petersburg, Proc. of International Conf., November 23–25, 2016, Saint Petersburg: Sankt-Peterburgskii gosudarstvennyi lesotekhnicheskii universitet im. S.M. Kirova, pp. 86–87.
- Rogozin M.V., Razin G.S., *Razvitiye drevostoev. Modeli, zakony, gipotezy* (Development of forest stands. Models, laws, hypotheses), Raleigh: Lulu Press, 2015, 196 p.
- Selochnik N.N., Faktory degradatsii lesnykh ekosistem (Factors of decline of forest ecosystems), *Lesovedenie*, 2008, No. 5, pp. 51–60.
- Shorohova E., Fedorchuk V., Kuznetsova M., Shvedova O., Wind-induced successional changes in pristine boreal *Picea abies* forest stands: evidence from long-term permanent plot records, *Forestry*, 2008, Vol. 81, No. 3, pp. 335–359.
- Shorohova E., Kapitsa E., Ruokolainen A., Romashkin I., Kazartsev I., Types and rates of decomposition in *Larix sibirica* trees and logs in a mixed European boreal old-growth forest, *Forest Ecology and Management*, Vol. 439, No. 3, 2019, pp. 173–180.
- Shorohova E., Kapitsa E., The decomposition rate of non-stem components of coarse woody debris (CWD) in European boreal forests mainly depends on site moisture and tree species, *European Journal of Forest Research*, 2016, Vol. 135, pp. 593–606.
- Shorohova E., Aakala T., Gauthier S., Ruel J.-C., Ulanova N., Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies, *Advances in Global Change Research*, 2023, No. 74, pp. 89–121.
- Shorokhova E.V., Korepin A.A., Kapitsa E.A., Berezin G.V., Shorokhov A.A., Shorokhova M.A., Tsenoticheskoe raznoobrazie i dolgovremennaya dinamika massiva korennykh taezhnykh lesov (Cenotic Diversity and the Long-Term Dynamics of the Primeval Middle Boreal Forests), *Lesovedenie*, 2022, No. 6, pp. 643–657.
- Shvidenko A.Z., Shchepashchenko D.G., Nilsson S., Otsenka zapasov drevesnogo detrita v lesakh Rossii (Assessment of woody detritus in forests of Russia), *Lesnaya taktsiya i lesoustroistvo*, 2009, Vol. 1, No. 41, pp. 133–147.
- Smirnova A.A., Filippov G.V., *Obrabotka probnykh ploshchadei na EVM ES* (Processing of trial plots on the YeS EVM), Leningrad: LenNIILKh, 1983, 31 p.
- Stokland J.N., Siiotonen J., Jonsson B.G., *Biodiversity in Dead Wood*, Cambridge: Cambridge University Press, 2012.
- Storaunet K.O., Rolstad J., How long do Norway spruce snags stand? Evaluating four estimation methods, *Canadian Journal of Forest Research*, 2004, Vol. 34, No. 2, pp. 376–383.
- Storozhenko V.G., Drevesnyi otpad v strukturakh elovykh lesov Tsentral'no-Lesnogo biosfernogo zapovednika (Tree decay in the structures of spruce forests of the Central Forest Biosphere Reserve), *Nauchnye issledovaniya i ekologicheskii monitoring na osobu okhranyaemykh prirodnnykh territoriyakh Rossii i sopredel'nykh stran* (Scientific research and environmental monitoring in specially protected natural areas of Russia and neighboring countries), Zapovednyi, Proc. of the All-Russian Conf. with international participation dedicated to the 90th anniversary of the organization of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve, the 150th anniversary of the founder and first director Grigory Leonidovich Grave, the 140th anniversary of the ecologist, professor Vladimir Vladimirovich Stanchinsky, August 15–18, 2022, Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2022, pp. 80–87.
- Storozhenko V.G., Kharakteristika drevesnogo otpada v korennykh el'nikakh vostochnoeuropeiskoi taigi (Characterization of current deadwood and slash in natural spruce forests of East European taiga), *Lesovedenie*, 2012, No. 3, pp. 43–50.
- Storozhenko V.G., Sanitarnoe sostoyanie korennykh el'nikov taigi Evropeiskoi Rossii (Sanitary condition of native taiga spruce in European Russia), *Lesnoi vestnik*, 2023, Vol. 27, No. 1, pp. 17–25.
- Tetyukhin S.V., Minaev V.N., Bogomolova L.P., *Lesnaya taktsiya i lesoustroistvo. Normativno-spravochnye materialy po Severo-Zapadu RF* (Forest taxation and forest management. Normative and reference materials for the North-West of the Russian Federation), Saint Petersburg: Sevzaplesproekt, 2005, 369 p.
- Tret'yakov N.V., Gorskii P.V., Samoilovich G.G., *Spravochnik taksona* (Handbook for taxators), Moscow-Leninograd: Goslesbumizdat, 1952, 854 p.
- Trubin Y.G., Klepneva T.V., Kopeikin M.A., Protsess usykhaniya v el'nikakh Arkhangelskoi oblasti (Drying process in the spruce forest Arkhangelsk region), *Aktual'nye problemy lesnogo kompleksa*, 2012, No. 31, pp. 61–63.
- Vais A.A., Anuev E.A., Shishmareva A.V., Zapas sukhostoya v pikhtovo-elovykh nasazhdennyakh predgornoi chasti Vostochnogo Sayana (Reserves and phytomass of large detritus (dead wood) in dark coniferous stands of the foothill part of the Eastern Sayan), *Uspekhi sovremennoego estestvoznaniya*, 2021, No. 7, pp. 5–11.
- Zamolodchikov D.G., Otsenka pula ugleroda krupnykh drevesnykh ostatkov v lesakh Rossii s uchetom vliyaniya pozharov i rubok (An estimate of the carbon pool of coarse woody debris in forests of Russia with fire and cuts impact included), *Lesovedenie*, 2009, No. 4, pp. 3–15.