

УДК 630*182.22

СТРУКТУРЫ ДРЕВЕСНЫХ ФРАКЦИЙ И ОБЪЕМЫ КОМПОНЕНТОВ ДРЕВЕСИНЫ ЕЛОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

В. Г. Стороженко*Институт лесоведения РАН**143030, Московская обл., Одинцовский р-он, с. Успенское, ул. Советская, д. 21*

E-mail: lesoved@mail.ru

Поступила в редакцию 31.08.2021 г.

Рассмотрены проблема оценки баланса накапливаемой и разлагаемой древесной биомассы в лесных сообществах и бюджет C , CO_2 , H_2O и Q в коренных девственных разновозрастных лесах еловых формаций таежной зоны Европейской России. Исследования проведены в конкретных биогеоценозах разных динамических характеристик в подзонах северной, средней и южной тайги. Изучены количество и объем структурных элементов возрастных рядов коренных девственных разновозрастных еловых биогеоценозов различного сукцессионного положения, динамика формирования стволовой фракции древесного опада (валежа), пулы и потоки компонентов, депонированных в древесине стволовой фракции фитоценозов, и древесный опад в едином сукцессионном ряду биогеоценозов различных динамических характеристик. На пробных площадях проведен цикл исследований, позволивших получить сведения о возрастных структурах древостоев, их динамических показателях, объемах деревьев в возрастных поколениях древостоев, текущего древесного опада и валежа. Все объемные показатели древостоев и древесного опада переведены в фитомассу. Объемы C , CO_2 , H_2O и Q (энергии), депонированные в древесине и выделяющиеся при ее разложении дереворазрушающими грибами, вычислены при помощи формулы микогенного ксилотолиза древесины. На примере елового биогеоценоза подзоны средней тайги климаксовой фазы динамики рассчитана масса углерода, разных фракций древесины, представленная в графическом изображении. Определено, что объемы пулов и потоков компонентов древесины в древостоях и при разложении древесины грибами-деструкторами определяются структурными особенностями возрастных рядов древостоев, объемами древесного опада в грациях стадий разложения. Совместный анализ возрастных структур древостоев, структур текущего древесного опада и валежа по стадиям разложения помогает более точно определить динамическое положение лесного биогеоценоза в расширенном пространстве его сукцессионного развития. В наиболее устойчивых (климаксовых) девственных еловых лесах тайги балансовые соотношения накопления и разложения биомассы представляют собой модель оптимального бюджета и могут расцениваться как эталонные в сравнении с лесами различного происхождения и структурных характеристик.

Ключевые слова: *структуры коренных еловых лесов тайги, пулы и потоки C , CO_2 , H_2O и Q (энергии), баланс биомассы устойчивых ельников.*

DOI: 10.15372/SJFS20220204

ВВЕДЕНИЕ

Глобальные проблемы масштабных сокращений площадей природных экосистем, продуцирующих кислород и поглощающих углекислый газ, нарушение баланса воспроизводства биомассы и ее утилизации, прогрессирующий техногенный пресс на природные комплексы, сопровождающийся их деградацией и зачастую

уничтожением, выбросы промышленных производств с выделением огромных объемов CO_2 и другие, следующие за ними неконтролируемые воздействия на экосистемы, напрямую связываются с изменением газового состава атмосферы, развивающимся «парниковым эффектом» и разнообразными природными катаклизмами. Осознание надвигающихся природных катастроф определяет актуализацию исследований,

связанных с определением объемов компонентов, содержащихся в биомассе древостоев лесных экосистем, входящих в то же время в состав парниковых газов и выделяющихся в атмосферу при разложении этой биомассы. Лесные экосистемы России составляют около 20 % лесов мира и значительный объем биомассы планеты. По некоторым данным (Замолодчиков и др., 2005; Zamolodchikov et al., 2005), запасы углерода в лесах России составляли на период до 2003 г. 34.17×10^9 т. При этом, как правило, расчеты этих показателей в масштабах России основываются на данных учета Государственного лесного фонда России (Исаев и др., 1993; Уткин и др., 2001; Швиденко и др., 2003, Замолодчиков и др., 2005; Zamolodchikov et al., 2005; Мониторинг..., 2008; и др.). Принимая эти сведения как ориентировочные из-за неопределенности оценок при учете запасов древесины в лесах с различными лесоводственными характеристиками на всей территории России, необходимо рассматривать и более мелкие лесные объекты – лесные биогеоценозы, на анализе которых возможно с большей точностью рассматривать пулы и потоки углерода (С), диоксида углерода (CO₂), воды (H₂O) и энергии (Q). Исследования в этом направлении связываются со следующей логикой эволюционного развития лесных сообществ.

Формирование структур девственных лесных биогеоценозов, развивающихся без вмешательства в их сукцессионную динамику каких-либо экзогенных факторов воздействия, подчинено эволюционным законам балансового равновесия воспроизводимой и разлагаемой биомассы в коадаптационной зависимости автотрофных и гетеротрофных консортов лесных сообществ (Selleck, 1960; Сукачев, 1964; Демаков, 2000; Стороженко, 2007; Стороженко и др., 2018). Эта парадигма определяет основное содержание понятия устойчивости лесных сообществ. Она рассматривается как базовая, созданная эволюцией платформа функционирования лесного сообщества, при которой весь цикл накопления и разложения биомассы с участием углерода, кислорода, водорода, энергии Солнца и минеральных элементов почвы сбалансирован на всех уровнях биосферы и атмосферы. Показатели биомассы древесины фитоценозов, пулов и потоков компонентов живой и отмершей структур биогеоценозов в объемном и числовом выражении также должны быть подчинены этой же парадигме формирования балансовых законов функционирования устойчивых лесных со-

обществ. Рассчитанные значения обозначенных компонентов в коренных девственных, эволюционно сформированных лесных сообществах могут служить базовыми в сравнительной оценке с лесами других структур и происхождения (Стороженко и др., 2018). В настоящее время оценкой таксономического, генетического, функционального, структурного разнообразия лесов озабочены ученые ведущих научных центров России и зарубежья. Их исследования создают основу для дальнейшего изучения коренных девственных лесных сообществ (Стороженко, 2002, 2007, 2014; Восточноевропейские леса..., 2004; Коренные еловые леса..., 2006; Мониторинг..., 2008; Cardinale et al., 2011; O'Connor et al., 2017; Стороженко и др., 2018; Лукина и др., 2020; Lukina et al., 2020; и др.).

В генезисе коренного эволюционно развивающегося лесного биогеоценоза его жизненное пространство определяется бесконечной сменой возрастных поколений возрастных рядов древостоя, даже если этот цикл может периодически повторяться от нулевого состояния (например, после сплошного ветровала или пожара) (Мониторинг..., 2008) до климакса. На пространстве этого генезиса наиболее сбалансированным по биомассе слагающих биогеоценозы консортов признается климаксовое динамическое положение лесного сообщества, которое характеризует его как наиболее устойчивое по структурным и функциональным параметрам в девственных еловых лесах тайги (Сукачев, 1964; Дыренков, 1984; Демаков, 2000; Стороженко и др., 2018; и др.).

В этой связи представляет фундаментальный интерес изучение числовых и объемных показателей, депонированных в древесине и выделяющихся при ее разложении компонентов на разных этапах сукцессионного развития малых объектов лесных сообществ, которые наиболее наглядно проводить в девственных лесах еловых формаций различных динамических показателей, наиболее устойчивых в сохранении структурных и функциональных особенностей древостоев. В лесах эволюционного формирования, близких или непосредственно относящихся к фазе климакса, можно рассмотреть следующую цепь преобразований в биогеоценозах – процессы накопления биомассы древостоями фитоценозов, процессы отмирания живых деревьев и перевода их в древесный отпад, процессы разложения древесного отпада до состояния гумуса дереворазрушающими грибами, согласованы во времени, протекают в одном временном

пространстве с одинаковой скоростью и должны быть эталонами структурных и функциональных показателей лесной биосистемы.

Цель настоящего исследования – изучить количественные и объемные показатели структурных элементов возрастных рядов коренных девственных разновозрастных еловых биогеоценозов различного сукцессионного положения, динамику формирования стволовой фракции древесного опада (валежа), пулы и потоки C , CO_2 , H_2O и Q (энергии), депонированные в древесине стволовой фракции фитоценозов и древесного опада в едином сукцессионном ряду на разных этапах развития биогеоценозов различных динамических характеристик.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В качестве объектов исследований приняты коренные разновозрастные девственные еловые древостои таежной зоны Европейской России, в подзоне северной тайги – еловые биогеоценозы Нямозерского лесничества Кандалакшского лесхоза Мурманской области (1) (66.944478 с. ш. 31.61376 в. д.), Северодвинского лесхоза Архангельской области (2) (64.499166 с. ш.; 39.838241 в. д.), национального парка «Югыд-Ва» Подчерского лесничества Коми Республики предгорий Урала (3) (63.940461 с. ш.; 57.585186 в. д.); в регионах средней тайги – ельники резервата «Вепский лес» Ленинградской области (4, 5) (60.647025 с. ш.; 34.721037 в. д.), Андомского лесничества Вологодской области, урочище «Атлека» (6) (61.304582 с. ш.; 36.808353 в. д.); в южной тайге – ельники заповедника «Кологривский лес» в Костромской области (7, 8) (58.860240 с. ш.; 43.840790 в. д.) и Центрально-лесного биосферного заповедника в Тверской области (9) (56.458840 с. ш. 32.967130 в. д.).

Все отобранные для анализа биогеоценозы расположены в наиболее типичных для подзон тайги условиях произрастания, как правило, черничной группы типов леса – от чернично-кисличных до чернично-сфагновых. На посто-

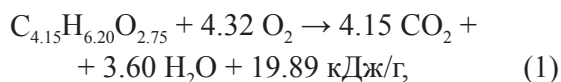
янных пробных площадях осуществлялся цикл исследований, включавший следующие виды работ. Лесоводственное описание биогеоценозов с определением состава древостоев (с последующей корректировкой по результатам переучетов), полноты, бонитета, подроста, подлеска, напочвенного покрова. После закладки пробных площадей (пп) вся площадь разбивалась на квадраты 10×10 м, проводились нумерация деревьев, сплошной переучет по диаметрам, ярусам и категориям состояния (Правила..., 2013). Керны отбирались у шейки корня деревьев возрастным буром Пресслера. По кернам бурения по годичным кольцам определялись возрасты деревьев. Фиксировались дефекты древесины, присутствие гнилей с разделением их по диаметрам, типам и степени развития в стволах деревьев. Картирование расположения деревьев и стволов древесного опада (валежа) на пробной площади проводилось по размеченным квадратам. Подрост всех пород учитывался с разбивкой его по грациям высоты через 0.5 м до диаметра 6 см. Деревья диаметром 6 см и более входили в общий переучет состава древостоя. Картирование и описание валежа проводилось по разработанной ранее методике с учетом морфометрических характеристик стволов валежа – порода, диаметр ствола, стадия его разложения (Стороженко, 1990; Стороженко, Шорохова, 2012; Шорохова, 2020) (табл. 1).

В камеральный период вычислялись количественные и объемные показатели деревьев в возрастных поколениях возрастных рядов древостоев (Третьяков и др., 1952), определялись динамические показатели биогеоценозов (Дыренков, 1984), состояние деревьев, количество и объемы текущего древесного опада и валежа по стадиям разложения (Стороженко, 1990). Объемы стволов деревьев и валежа рассчитывались по таблицам с использованием данных высот деревьев и разрядов высот для ели (*Picea A. Dietr.*), соответствующих условиям произрастания конкретных биогеоценозов каждой подзоны тайги, измеренных на пробных площадях в эксперименте (Третьяков и др., 1952). Запасы и объемы древесины переводились в фитомассу по

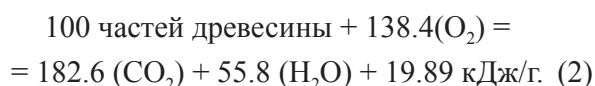
Таблица 1. Сокращенная шкала датировок процесса разложения валежа ели, лет

Показатель	Стадия разложения				
	1	2	3	4	5
Южная тайга	1 – 3	4 – 20	21 – 30	31 – 40	41 – 50
Северная тайга	1 – 5	6 – 25	26 – 35	36 – 45	46 – 60
Стадия ксилотлиза	Начальная	Максимальная	Затухающая	Конечная	Гумификация

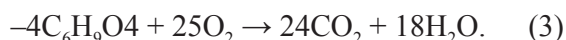
конверсионным коэффициентам в пределах широтных полос: для северной тайги – 0.75, средней – 0.68 и южной – 0.73 (Замолодчиков и др., 2003). Содержание в фитомассе древесины CO_2 , H_2O и Q (энергия) рассчитывалось по формуле микогенного ксилолиза древесины, предложенной В. А. Соловьёвым (1992). Масса углерода вычислялась отдельно как 49.9 % от фитомассы древостоя по формуле



в более упрощенном варианте:



После дальнейших преобразований формула микогенного ксилолиза приобретает следующий вид:



По утверждению В. А. Соловьева (1992), формулы 1 и 3 «имеют фундаментальное значение для решения многих задач, связанных с ксилолизом» (с. 157)

Полученные сведения позволили ответить на поставленные вопросы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Принятые для исследований коренные разновозрастные девственные ельники по географическому положению в широтных координатах наиболее рассредоточены в подзоне северной тайги – от западных границ России до предгорий Урала (около 1300 км), где в составе древостоев обычны кедр (*Pinus sibirica* Du Tour), лиственница (*Larix* Mill.), пихта (*Abies* Mill.) и кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel.). Наиболее компактно размещены биогеоценозы средней тайги, где между крайними объектами расстояние всего 280 км. Изучаемые ельники южной тайги отстоят друг от друга на 600 км, что определяет участие пихты в составе древостоев востока Костромской области.

Структура коренных разновозрастных ельников по многочисленным литературным источникам и нашим многолетним исследованиям в еловых массивах различных подзон тайги Европейской России имеет разнообразное строение возрастных рядов древостоев биогеоценозов (Воропанов, 1950; Гусев, 1964; Комин, Семечкин, 1970; Дыренков, 1984; Стороженко, 2007;

Мониторинг..., 2008; и др.). В свою очередь, это разнообразие связано с различным структурным содержанием биогеоценозов и их динамическими характеристиками, участием деструктивных комплексов в процессах накопления и разложения биомассы древостоев (табл. 2).

Разнообразное структурное строение еловых сообществ определяет и различные по объему и массе потоки поглощения газов из атмосферы древостоями и выделения их при разложении отмершей биомассы в основном комплексом деструктивных грибов и грибов различного таксономического состава на разных стадиях утилизации древесной массы. В концептуальной работе некоторых авторов ЦЭПЛ РАН и ИЛ РАН подробно представлены модели углеродного цикла в разных наземных экосистемах, в том числе в лесных сообществах, в которых рассмотрены схемы потоков углерода в пяти стратах различных уровней структуры биогеоценозов (Замолодчиков и др., 2005; Zamolodchikov et al., 2005) и к которым мы обратились в своих исследованиях.

В настоящем исследовании в качестве стратификационной модели уровня автотрофов приняты страта живых деревьев самого древостоя как объекта депонирования компонентов биомассы, текущего древесного отпада (ТДО) и валежа в качестве страт стока этих компонентов. Такой подход позволяет соединить потоки компонентов древесины в значительное по протяженности единое временное пространство. В свою очередь, это дает возможность представлять сукцессионное движение лесного сообщества на более широком временном отрезке, корректируя определение фазы его динамики.

В табл. 3 приведено распределение деревьев по возрастным поколениям и динамическому положению в еловых биогеоценозах таежной зоны (первая страта). На основе этих показателей определены фазы динамики биогеоценозов.

Структура второй страты, включающей показатели текущего древесного отпада – категории деревьев усыхающих, свежего и старого сухостоя, находящихся в составе древостоев, и валежа, распределенного по стадиям разложения, приведена в табл. 4.

Ельники северной тайги. Биогеоценоз пп 1 (Мурманская область) по географическому положению близок к северной границе подзоны северной тайги и обладает наименьшими запасами стволовой древесины. Распределение деревьев в возрастных поколениях возрастного ряда биогеоценоза по числовым и объемным показате-

Таблица 2. Основные лесоводственные характеристики изучаемых биогеоценозов

Номер пп	Регион	Состав	Тип леса	Полнота	Бонитет	Подрост	Подлесок	Покров	Положение	Запас, м ³ /га
<i>Северная тайга</i>										
1	Мурманская обл.	10Е + С, Б	Е. мш-бр-баг	0.6	V	Е, Б, С	Мж, Рб	Мхи, бр, чер-тол	Ровный	57.7
2	Архангельская обл.	10Е + Б	Е. чер-бр-баг	0.6	IV	Е, Б	Рб, Ив	Чер, бр, тол, мхи	Понижен	138.2
3	Республика Коми	8Е2Б + П, К	Е. чер-зм-бр,	0.6	IV	Е, К, П, Б	Кдст	Мхи, бр, чер, пл	Слабый склон	149.4
<i>Средняя тайга</i>										
4	Ленинградская обл.	10Е + Ос	Е. май-кис	0.8	II	Е, Ос,	Мж, Рб	Мхи, чер, бр, май	Гривка	382.1
5		10Е + Б	Е. чер-бр-сф	0.8	III	Е, Б	Мж, Рб	Чер, бр, мхи,	Понижен	363.5
6	Вологодская обл.	8Е1Б1Ос	Е. чер-кис-пап	0.7	II	Е, Ос, Б	Рб	Чер, кис, май	Склон	348.2
<i>Южная тайга</i>										
7	Костромская обл.	10Е + П, Б	Е. кис-чер-пап	0.8	II	Е, П, Б	Рб	Чер, кис, мхи,	Ровный	361.1
8		8Е1Б1Лп	Е. кис-щит	0.8	I-II	Е, Б, Лп	Рб	Кис, пап, чер	Ровный	367.8
9	Тверская обл.	8Е1Ос1Б	Е. чер	0.8	I-II	Е, Б, Ос	Мж, Рб	Чер, бр, май, мхи	Ровный	329.2

Примечание. Типы леса: баг – багульниковый; бр – брусничный; зм – зеленомошный; кис – кисличный; май – майниковый; мш – мшистый; пап – папоротниковый; сф – сфагновый; чер – черничный; щит – щитовниковый. Покров: бр – брусника; кис – кислица; май – майник; пап – папоротник; пл – плаун; тол – толокнянка; чер – черника. Древесные породы: Б – береза; Е – ель; К – кедр; Лп – липа; Ос – осина; П – пихта; С – сосна. Подлесок: Ив – ива; Кдст – кедровый стланик; Мж – можжевельник; Рб – рябина.

лям имеет один эксцесс возрастания значений в четвертом возрастном поколении (160–200 лет).

Согласованные показатели числа и объемов древостоев в середине возрастного ряда, по данным И. И. Гусева (1964), характеризуют биогеоценоз как климаксовое лесное сообщество. С такой характеристикой динамического положения биогеоценоза можно согласиться, принимая во внимание довольно низкие показатели объемов текущего древесного отпада и валежа по стадиям разложения (табл. 4). В то же время суммарные объемы валежа составляют 60.8 % от запаса древостоя, что свидетельствует об интенсивных вывалах деревьев из состава древостоя в период между 10–20 годами в ретроспективе (Стороженко, 1990). В структуру валежа выпадали деревья наиболее крупных диаметров, значительно превышающих средний диаметр древостоя (табл. 4). Можно предположить, что именно они способствовали достижению биогеоценозом состояния климакса.

Биогеоценоз пп 2 (Архангельская область) имеет самый длинный возрастной ряд из всех, взятых для анализа биогеоценозов, с возрастом деревьев первого поколения до 380 лет. Распределение деревьев в возрастных поколениях как по числу, так и по объемам стволовой древесины не имеет четко выраженных эксцессов возрастания значений в каких-либо возрастных поколениях. Большие значения среднего возраста деревьев древостоя (263 года) определяют биогеоценоз как сообщество, стремящееся из области, близкой к климаксу, в область дигрессии. Однако значительное число деревьев категорий текущего древесного отпада и относительно равномерные объемы валежа по стадиям разложения в ретроспективе от 5 до 60 лет свидетельствуют о том, что этот период еще не наступил.

Биогеоценоз пп 3 (Национальный парк «Югыд-Ва», предгорья Урала), напротив, имеет самый короткий возрастной ряд, что характерно для ельников возвышенного местоположения этого региона. Распределение числа и объемов деревьев в возрастных поколениях уверенно указывают на то, что биогеоценоз совсем недавно прошел фазу климакса и начал склоняться в область дигрессии. На такую сукцессионную динамику указывают незначительные объемы текущего древесного отпада и один эксцесс объемов валежа в ретроспективный период более 30 лет, когда почти распалось первое поколение, а древостой вошел в фазу, близкую к климаксу, и значительно большие средние диаметры валежа, нежели деревьев древостоя.

Таблица 3. Число стволов, запасы древостоев и объемы деревьев в возрастных поколениях по подзонам в еловых биогеоценозах европейской тайги

Номер пп	Число стволов, запас древостоя, шт. м ³ /га	Число стволов (шт., числитель) и объемы деревьев (м ³ /га, знаменатель) в возрастных поколениях*, лет									Фаза динамики**
		41–80	81–120	121–160	161–200	201–240	241–280	281–320	321–360	361–400	
<i>Северная тайга</i>											
1	$\frac{303}{57.7}$	$\frac{16}{0.3}$	$\frac{38}{1.9}$	$\frac{74}{7.3}$	$\frac{95}{20.3}$	$\frac{46}{16.3}$	$\frac{28}{9.0}$	$\frac{6}{2.6}$	–	–	Кл
2	$\frac{1056}{138.2}$	$\frac{56}{1.1}$	$\frac{167}{7.5}$	$\frac{111}{3.7}$	$\frac{178}{19.7}$	$\frac{66}{10.0}$	$\frac{178}{33.3}$	$\frac{133}{13.9}$	$\frac{67}{15.2}$	$\frac{100}{33.8}$	Кл-Дг
3	$\frac{759}{148.4}$	$\frac{170}{1.2}$	$\frac{130}{28.1}$	$\frac{167}{23.6}$	$\frac{267}{84.2}$	$\frac{25}{11.3}$	–	–	–	–	Кл-Дг
<i>Средняя тайга</i>											
4	$\frac{1133}{383.5}$	$\frac{280}{27.5}$	$\frac{554}{179.4}$	$\frac{186}{43.4}$	$\frac{5}{1.3}$	$\frac{22}{22.7}$	$\frac{38}{51.2}$	$\frac{48}{58.0}$	–	–	Дм-Дг
5	$\frac{1320}{363.5}$	$\frac{50}{0.6}$	$\frac{260}{22.3}$	$\frac{650}{189.2}$	$\frac{215}{68.8}$	$\frac{85}{39.6}$	$\frac{50}{35.8}$	$\frac{10}{7.2}$	–	–	Кл
6	$\frac{790}{348.2}$	$\frac{30}{1.0}$	$\frac{180}{4.4}$	$\frac{90}{6.4}$	$\frac{60}{12.6}$	$\frac{100}{43.2}$	$\frac{200}{176.6}$	$\frac{130}{104.0}$	–	–	Дг
<i>Южная тайга</i>											
7	$\frac{574}{322.1}$	$\frac{155}{11.2}$	$\frac{182}{28.4}$	$\frac{115}{63.5}$	$\frac{30}{4.3}$	$\frac{65}{155.0}$	$\frac{27}{59.7}$	–	–	–	Дг
8	$\frac{386}{367.8}$	$\frac{94}{7.2}$	$\frac{74}{29.6}$	$\frac{102}{100.8}$	$\frac{52}{78.8}$	$\frac{44}{91.4}$	$\frac{20}{60.0}$	–	–	–	Кл-Дг
9	$\frac{406}{329.2}$	$\frac{63}{4.1}$	$\frac{186}{104.9}$	$\frac{92}{86.9}$	$\frac{38}{64.2}$	$\frac{27}{69.1}$	–	–	–	–	Дм-Дг

* Поколение до 40 лет – подрост.

** Здесь и далее: Кл – климакс, Дм – демутиация, Дг – дигрессия.

Ельники средней тайги. Биогеоценоз пп 4 (Ленинградская область, резерват «Вепский лес») формировался с некоторым разрывом в возрастных поколениях, причина которого не ясна. Можно предположить, что в ретроспективе от 160 до 200 лет в биогеоценозе был период, в котором действовали неизвестные факторы, препятствовавшие появлению естественного возобновления ели, но с сохранением деревьев других возрастных поколений. Это послужило причиной формирования двух эксцессов объемов деревьев в возрастном ряду – в первых двух поколениях и в шестом поколении. Показатели древесного опада в категории валежа не могут прояснить причины формирования такой структуры возрастного ряда, так как временная шкала стадий разложения валежа примерно в 2 раза короче возраста четвертого поколения древостоя. Повышенное количество деревьев категории старого сухостоя, но при этом незначительная суммарная величина их объема объясняется малым средним диаметром деревьев – менее 10 см. По структуре возрастного ряда биогеоценоз

можно характеризовать как демутиационно-дигрессивный.

Биогеоценоз пп 5 (Резерват «Вепский лес») имеет один эксцесс числа деревьев и их объемов в пятом возрастном поколении с постепенно нисходящими значениями к первым поколениям. Можно отметить также довольно большие значения как по числу деревьев, так и по их объемам категории текущего древесного опада, что, безусловно, связано с повышенными объемами валежа. Незначительное превышение среднего диаметра валежа над средним диаметром древостоя свидетельствует о почти одинаковом по объемам вывале деревьев из средневозрастных и старовозрастных возрастных поколений. По структуре возрастного ряда, данным текущего опада и валежа можно характеризовать биогеоценоз как абсолютно разновозрастное лесное сообщество, близкое к фазе климакса.

Биогеоценоз пп 6 (Вологодская область, урочище «Атлека») имеет наибольшие значения объемов стволовой древесины в первых двух возрастных поколениях, что составляет почти

Таблица 4. Объемы древесного опада в еловых биогеоценозах европейской тайги

Номер пп	Запас древо-стоя, $\frac{\text{шт.}}{\text{м}^3/\text{га}}$	Текущий древесный опад*, $\frac{\text{шт.}}{\text{м}^3/\text{га}}$				Количество древесного опада от запаса древостоя, %	Валеж, $\frac{\text{шт.}}{\text{м}^3/\text{га}}$					Количество валежа от запаса древостоя, %	Средний диаметр, см		Фаза динамики	
		всего	усых.	св. сух.	ст. сух.		всего	по стадиям разложения					деревьев	валежа		
								5	4	3	2					1
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Северная тайга</i>																
1	$\frac{303}{57.7}$	$\frac{14}{3.3}$	$\frac{6}{1.0}$	$\frac{3}{1.7}$	$\frac{5}{0.6}$	$\frac{4.6}{5.7}$	$\frac{87}{35.1}$	$\frac{14}{5.0}$	$\frac{14}{6.3}$	$\frac{21}{9.6}$	$\frac{34}{13.6}$	$\frac{4}{0.6}$	$\frac{28.7}{60.8}$	16.5	24.7	Кл
2	$\frac{1056}{138.2}$	$\frac{88}{9.5}$	$\frac{22}{2.4}$	$\frac{5}{0.6}$	$\frac{61}{6.5}$	$\frac{8.3}{6.8}$	$\frac{167}{45.8}$	$\frac{39}{9.4}$	$\frac{28}{10.6}$	$\frac{33}{10.8}$	$\frac{50}{12.2}$	$\frac{17}{2.8}$	$\frac{15.8}{33.1}$	16.2	18.9	Кл-Дг
3	$\frac{759}{149.4}$	$\frac{6}{0.7}$	$\frac{1}{0.1}$	$\frac{1}{0.1}$	$\frac{4}{0.5}$	$\frac{0.8}{0.5}$	$\frac{176}{68.7}$	$\frac{17}{8.5}$	$\frac{21}{7.0}$	$\frac{83}{38.5}$	$\frac{38}{12.9}$	$\frac{17}{1.8}$	$\frac{23.2}{46.0}$	14.2	23.0	Кл-Дг
<i>Средняя тайга</i>																
4	$\frac{1133}{383.5}$	$\frac{226}{13.62}$	$\frac{27}{1.12}$	$\frac{11}{4.8}$	$\frac{188}{7.7}$	$\frac{19.9}{3.6}$	$\frac{236}{87.2}$	–	$\frac{27}{23.0}$	$\frac{32}{22.5}$	$\frac{118}{33.6}$	$\frac{59}{8.1}$	$\frac{20.8}{22.7}$	17.9	19.2	Дм-Дг
5	$\frac{1320}{363.5}$	$\frac{149}{18.9}$	$\frac{29}{6.3}$	$\frac{10}{2.1}$	$\frac{110}{10.5}$	$\frac{11.3}{5.2}$	$\frac{210}{72.2}$	$\frac{33}{20.3}$	$\frac{10}{8.7}$	$\frac{38}{12.3}$	$\frac{100}{23.6}$	$\frac{29}{7.3}$	$\frac{15.9}{19.9}$	17.3	19.1	Кл
6	$\frac{790}{348.2}$	$\frac{20}{2.43}$	$\frac{10}{2.32}$	–	$\frac{10}{0.11}$	$\frac{2.5}{0.7}$	$\frac{240}{130.2}$	$\frac{80}{33.7}$	$\frac{50}{29.1}$	$\frac{40}{16.8}$	$\frac{60}{43.2}$	$\frac{10}{7.4}$	$\frac{30.4}{37.4}$	19.8	26.6	Дг
<i>Южная тайга</i>																
7	$\frac{574}{361.1}$	$\frac{26}{37.9}$	$\frac{7}{2.2}$	$\frac{3}{4.5}$	$\frac{16}{31.2}$	$\frac{4.5}{10.5}$	$\frac{131}{204.6}$	$\frac{74}{108.9}$	$\frac{18}{34.4}$	$\frac{15}{23.0}$	$\frac{20}{34.2}$	$\frac{4}{4.1}$	$\frac{22.8}{56.7}$	20.7	39.8	Дг
8	$\frac{386}{367.8}$	$\frac{56}{16.3}$	$\frac{10}{1.7}$	$\frac{2}{2.1}$	$\frac{44}{12.5}$	$\frac{14.5}{4.4}$	$\frac{98}{101.2}$	$\frac{14}{15.4}$	$\frac{10}{12.5}$	$\frac{26}{22.2}$	$\frac{38}{48.2}$	$\frac{10}{2.9}$	$\frac{25.4}{27.5}$	26.2	28.9	Кл-Дг
9	$\frac{406}{329.2}$	$\frac{42}{12.2}$	$\frac{17}{4.3}$	–	$\frac{25}{7.9}$	$\frac{10.3}{3.7}$	$\frac{152}{136.0}$	$\frac{23}{28.4}$	$\frac{33}{29.2}$	$\frac{63}{51.0}$	$\frac{31}{22.7}$	$\frac{2}{4.7}$	$\frac{37.4}{41.3}$	25.4	29.2	Дм-Дг

Примечания. Текущий опад: усых. – усыхающие; св. сух. – свежий сухостой; ст. сух. – старый сухостой. Стадии разложения валежа см. в табл. 1.

52 % от запаса древостоя и характеризует биогеоценоз как дигрессивное лесное сообщество. Этот вывод подтверждают данные больших объемов валежа, особенно относящихся ко второй стадии разложения, т. е. появившегося в период примерно от 5 до 15 лет в ретроспективу, что уменьшило количество и объем деревьев первого поколения в возрастном ряду биогеоценоза и обозначило высокие значения среднего диаметра валежа в сравнении со средним диаметром древостоя. Таким образом, биогеоценоз можно с уверенностью отнести к абсолютно разновозрастным лесным сообществам дигрессивных фаз динамики. Можно отметить, что в ближайшие 100 лет в биогеоценозе будут продолжаться повышенные по объемам вывалы старовозрастных деревьев и средний диаметр древостоя снизится.

Ельники южной тайги. Биогеоценоз пп 7 (Заповедник «Кологривский лес») имеет в пер-

вых двух поколениях возрастного ряда 215 м³ стволовой древесины, что составляет 59.5 % от запаса древостоя. Можно отметить и значительные объемы валежа, больше половины которого приходится на 5-ю стадию разложения со сроком вывала деревьев примерно 50 лет в ретроспективу, т. е. в сроки формирования самых старших двух первых возрастных поколений. На это указывают и большие средние значения диаметров стволов валежа в сравнении со средними диаметрами деревьев древостоя. В ближайшие 40–80 лет в биогеоценозе будут происходить значительные поступления стволов в структуру валежа. Биогеоценоз уверенно определяется как абсолютно разновозрастное лесное сообщество дигрессивной фазы динамики.

Биогеоценоз пп 8 (Заповедник «Кологривский лес») имеет один эксцесс количества и объемов деревьев в четвертом возрастном поколении, чему соответствует и средний возраст де-

Таблица 5. Баланс по массе компонентов древесины при ее ксилолизе в изучаемых биогеоценозах

Номер пп	Запас древостоя, м ³ /га	Фитомасса древостоя, т/га	Поглощаемый кислород, т/га	Масса выделяющихся компонентов древесины			Фаза динамики
				СО ₂	Н ₂ О	Q, кДж · 10 ⁶	
				т/га			
<i>Подзона северной тайги</i>							
1	57.7	43.3	60.0	79.1	24.2	8.61	Кл
2	138.2	103.7	142.7	189.4	57.0	20.6	Кл-Дг
3	149.4	112.1	158.2	204.7	65.6	22.3	Кл-Дг
<i>Подзона средней тайги</i>							
4	382.1	259.8	359.6	474.4	144.9	51.5	Дм-Дг
5	363.5	247.2	342.1	451.4	137.9	49.0	Кл
6	348.2	236.8	327.7	432.4	132.1	47.0	Дг
<i>Подзона южной тайги</i>							
7	361.1	245.5	339.8	448.3	137.0	48.7	Дг
8	367.8	250.1	346.2	456.7	139.6	49.6	Кл-Дг
9	329.2	223.9	309.8	408.8	124.9	44.4	Дм-Дг

ревьев древостоя, и по этому признаку его можно было бы отнести к сообществу климаксовой фазы динамики (Гусев, 1964). Однако объемы деревьев в первых трех возрастных поколениях в сумме значительны – 230.2 м³, 62.6 % от запаса древостоя. За время движения к фазе климакса биогеоценоз одновременно набирал большие объемы деревьев старовозрастных поколений, что двигало его в область дигрессии. Следует так же обратить внимание на почти равные и высокие значения средних диаметров стволов валежа и деревьев древостоя, что свидетельствует о преимущественном отпаде деревьев из старших возрастных поколений. Таким образом, биогеоценоз можно характеризовать как абсолютно разновозрастное лесное сообщество климаксово-дигрессивной фазы динамики.

Биогеоценоз пп 9 (Центрально-лесной биосферный государственный заповедник) по структуре возрастного ряда и по показателям деревьев текущего древесного отпада и валежа по стадиям разложения близок к биогеоценозу пп 8. Некоторые различия имеются в возрастах эксцесса количества и объемов деревьев – здесь эксцесс расположен ближе к молодым поколениям более короткого возрастного ряда, что определяет и более молодой средний возраст древостоя. Именно поэтому биогеоценоз можно характеризовать как абсолютно разновозрастный демутационно-дигрессивной фазы динамики.

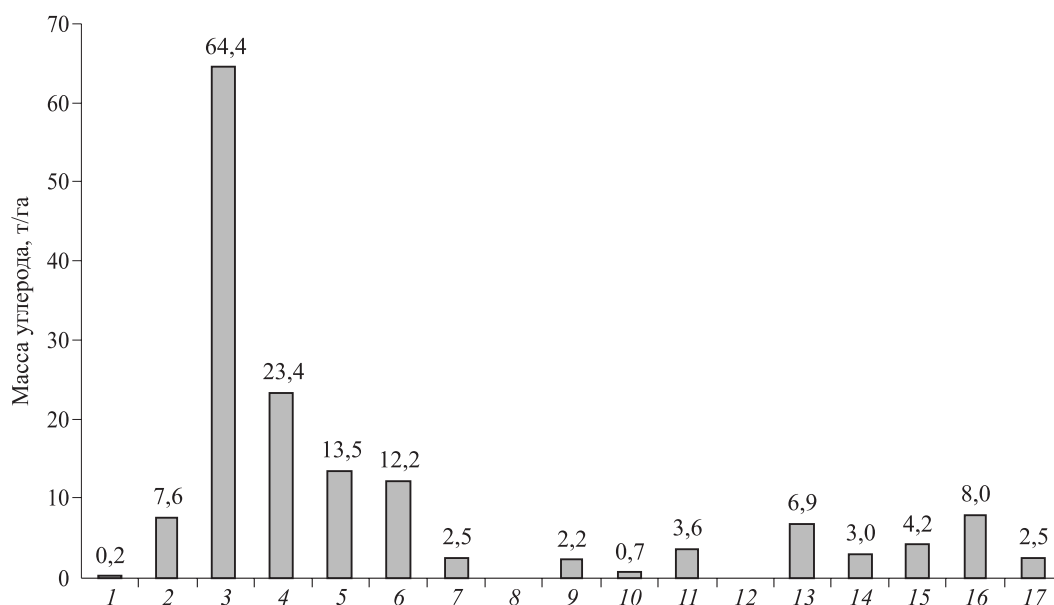
В целом все представленные для анализа биогеоценозы подзон таежной зоны можно рассматривать как один из примеров разнообразия структур коренных девственных, сформированных эволюцией и современной динамикой раз-

вития, лесных сообществ. При этом необходимо иметь в виду, что это разнообразие имеет ярко выраженный мозаичный характер, состоящий из мозаик разных возрастных поколений (Стороженко, 2007). Даже рядом находящиеся лесные сообщества имеют различные значения параметров возрастных рядов и других лесоводственных характеристик, они уникальны по своим структурам. Анализируя близкие по динамическим характеристикам показатели древостоев в определенных фазах динамики (демутация, дигрессия, климакс), всегда можно обнаружить различия в количестве и объемах деревьев в возрастных рядах, текущем древесном отпаде, валеже.

Имея это в виду, можно с уверенностью ожидать в таких лесах различные значения параметров дыхания лесных сообществ и, в частности, бюджета компонентов биомассы. Ниже представлена попытка показать масштаб этого бюджета в изучаемых коренных девственных ельниках (табл. 5).

Согласно результатам расчетов массы оксида углерода, воды и энергии, заключенных в фитомассе древесины ельников различных структурных показателей возрастных рядов и соответственно фаз динамики по подзонам тайги, базовой величиной, от которой рассчитываются все объемы компонентов древесины, является запас древостоя, что объясняет различия в их значениях по подзонам тайги.

В целом лесной биогеоценоз включает в себя и другие консорты древесной фракции – текущий древесный отпад и валеж, входящие в состав мортмассы биогеоценоза и включающие значительные объемы древесины.



Масса углерода в объединенной древесной фракции елового биогеоценоза пп 5.

Древесные фракции биогеоценоза: 1–7 – возрастные поколения древостоя, 9–11 – текущий древесный опад, 13–17 – валеж.

Эти фракции различаются по интенсивности выделения компонентов древесины. Деревья категории старого сухостоя в большинстве своем в значительной степени могут быть заселены дереворазрушающими грибами, разлагающими древесину стоящих на корню деревьев, способствующих их переводу в структуру валежа, и исключать их при учетах стока продуктов ксилолиза, как и объемы валежа, нельзя.

Стволы валежа, входящие так же в состав мортмассы биогеоценоза, представляют собой основной базисный трофотопический субстрат для грибного консорта лесного сообщества, выполняющего фундаментальную функцию по разложению древесного опада с выделением C , CO_2 , H_2O и энергии. На рисунке приведен пример расчета объемов углерода в объединенной древесной фракции древостоя, текущего древесного опада и валежа биогеоценоза пп 5, приближающегося по структурным параметрам к фазе климакса.

Биогеоценоз расположен в подзоне средней тайги и по градации Д. Г. Замолодчикова и др. (2003) входит во вторую широтную полосу с коэффициентом конверсии 0.68. Объем фитомассы этого древостоя при переводе запаса древесины в фитомассу для ели старших возрастов составляет 247.2 т/га.

Масса продуктов ксилолиза, выделяющихся при разложении древесной фракции биогеоценоза, определяется по приведенной выше упрощенной формуле микогенного ксилолиза (2) древесины В. А. Соловьева (1992).

Суммарная масса углерода объединенной древесной фракции анализируемого биогеоценоза, включающая объемы углерода древостоя (в том числе текущего древесного опада) и валежа, составляет 153.8 т/га, без объемов текущего древесного опада, который входит в состав древостоя – 147.5 т/га.

По той же формуле рассчитываются объемы объединенной древесной фракции диоксида углерода, воды и энергии (табл. 5). При этом необходимо понимать, что представленные расчеты проводятся в стационарном положении биогеоценоза, вне его динамики и в любой другой период расчета масса отдельных фракций и ее суммарное значение будут другими. Также другое оригинальное распределение компонентов древесины в позициях возрастных структур, текущего древесного опада и валежа будет и в биогеоценозах любых других фаз динамики, отвечающие объемам фитомассы.

Имея в виду все вышеизложенное, теоретически вполне возможно рассчитать показатели объемов компонентов древесины биогеоценозов самых разных динамических характеристик (не только коренных девственных лесов), на основе которых составить таблицы пулов и потоков C , CO_2 и H_2O , которые помогут в проектировании оптимальных структур лесов различного назначения и использования, функционального содержания, в том числе лесов, сбалансированных по бюджету биомассы, устойчивых, долговременного функционирования.

Методически имело бы большую научную ценность осуществить анализ структуры обширного по площади участка коренного девственного леса, включающего большое количество разнообразных по динамическим характеристикам биогеоценозов, на результатах которого можно было бы представить средние значения интересующих нас показателей как эталонов бюджета биомассы устойчивых, эволюционно сформированных лесных сообществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Коренные девственные еловые леса таежной зоны имеют разновозрастное строение древостоев, оригинальное для каждого биогеоценоза распределение количества и объемов деревьев в возрастных поколениях возрастных рядов, разнообразное динамическое положение в сукцессионном поле каждого биогеоценоза.

Объемы древесного опада в составе текущего опада и валежа также имеют разнообразные показатели, значение которых по грациям состояния и разложения стволов соответствуют динамическому положению биогеоценозов. При этом объемы валежа могут достигать более половины запаса древостоев, что определяется динамическим положением лесного сообщества, в котором грибной дереворазрушающий комплекс активно участвует в формировании возрастных структур биогеоценозов.

Объемы пулов и потоков компонентов древесины в древостоях и при разложении древесины грибами-деструкторами определяются структурными особенностями возрастных рядов древостоев, объемами древесного опада в грациях стадий разложения.

Совместный анализ возрастных структур древостоев, структур текущего древесного опада и валежа по стадиям разложения помогает в более точном определении динамического положения лесного биогеоценоза в расширенном пространстве его сукцессионного развития.

В наиболее устойчивых климаксовых девственных еловых лесах тайги балансовые соотношения накопления и разложения биомассы представляют собой модель ее оптимального бюджета как важнейшей характеристики устойчивых по структурным и функциональным параметрам лесных сообществ и могут расцениваться как эталонные значения в сравнении с лесами различного происхождения и структурных характеристик.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воропанов П. В. Ельники Севера. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1950. 179 с.
- Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: в 2-х кн. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с. Кн. 2. 575 с.
- Гусев И. И. Строение и особенности таксации ельников Севера. М.: Лесн. пром-сть, 1964. 76 с.
- Демаков Ю. П. Диагностика устойчивости лесных экосистем: методологические и методические аспекты. Йошкар-Ола: Периодика Марий-Эл, 2000. 414 с.
- Дыренков С. А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1984. 176 с.
- Замолодчиков Д. Г., Уткин А. И., Честных О. В. Коэффициенты конверсии запасов насаждений в фитомассу для основных лесообразующих пород России // Лесн. таксация и лесоустройство. 2003. Вып. 1 (32). С. 119–127.
- Замолодчиков Д. Г., Уткин А. И., Коровин Г. Н., Честных О. В. Динамика пулов и потоков углерода на территории лесного фонда России // Экология. 2005. № 5. С. 323–333.
- Исаев А. С., Коровин Г. Н., Уткин А. И., Пряжников А. А., Замолодчиков Д. Г. Оценка запасов и годичного депонирования углерода в фитомассе лесных экосистем России // Лесоведение. 1993. № 5. С. 3–10.
- Комин Г. Е., Семечкин И. В. Возрастная структура древостоев и принципы ее типизации // Лесоведение. 1970. № 2. С. 25–33.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / Под ред. К. С. Бобковой, Э. П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Лукина Н. В., Гераськина А. П., Горнов А. В., Шевченко Н. Е., Курпин А. В., Чернов Т. И., Чумаченко С. И., Шанин В. Н., Кузнецова А. И., Тебенькова Д. Н., Горнова М. В. Биоразнообразие и климаторегулирующие функции лесов: актуальные вопросы и перспективы исследований // Вопр. лесн. науки. 2020. Т. 3. № 4. С. 1–90.
- Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы. М.: Наука, 2008. 453 с.
- Правила санитарной безопасности в лесах. Утв. приказом Минприроды России от 24.12.2013. № 613.
- Соловьев В. А. Микогенный ксилолиз, его экологическое и технологическое значение // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. С. 140–171.
- Стороженко В. Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.
- Стороженко В. Г. Гнилевые фауны коренных лесов Русской равнины. М.: ВНИИЛМ, 2002. 156 с.
- Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. Теория и эксперимент. М.: Гриф и К, 2007. 192 с.
- Стороженко В. Г. Эволюционные принципы поведения реворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. М.: Гриф и К, 2014. 180 с.
- Стороженко В. Г., Быков А. В., Бухарева О. А., Петров А. В. Устойчивость лесов. Теория и практика биогеоценологических исследований. М.: Тов-во. науч. изд. КМК, 2018. 171 с.
- Стороженко В. Г., Шорохова Е. В. Биогеоценологические и ксилолитические параметры устойчивых таежных

- ельников / под ред. В. И. Крутова и В. Г. Стороженко // Грибные сообщества лесных экосистем. Петрозаводск, 2012. Т. 3. С. 22–41.
- Сукачев В. Н. Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. 574 с.
- Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г. Справочник таксатора. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 853 с.
- Уткин А. И., Замолодчиков Д. Г., Честных О. В., Коровин Г. Н., Зукерт Н. В. Леса России как резервуар органического углерода биосферы // Лесоведение. 2001. № 5. С. 8–23.
- Швиденко А. З., Ваганов Е. А., Нильссон С. Биосферная роль лесов России на старте третьего тысячелетия: углеродный бюджет и Протокол Киото // Сиб. экол. журн. 2003. № 6. С. 645–655.
- Шорохова Е. В. Запасы и экосистемные функции крупных древесных остатков в таежных лесах: дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08. СПб.: СПбЛТУ, 2020. 299 с.
- Cardinale B. J., Matulich K. L., Hooper D. U., Byrnes J. E., Duffy E., Gamfeldt L., Balvanera P., O'Connor M. I., Gonzalez A. The functional role of producer diversity in ecosystems // Amer. J. Bot. 2011. V. 98. N. 3. P. 572–592.
- Lukina N., Kuznetsova A., Tikhonova E., Smirnov V., Danilova M., Gornov A., Bakhmet O., Kryshen A., Tebenkova D., Shashkov M., Knyazeva S. Linking forest vegetation and soil carbon stock in Northwestern Russia // Forests. 2020. V. 11. N. 9. Article number: 979. 19 p.
- O'Connor M. I., Gonzalez A., Byrnes J. E. K., Cardinale B. J., Duffy J. E., Gamfeldt L., Griffin J. N., Hooper D., Hungate B. A., Paquette A., Thompson P. L., Dee L. E., Dolan K. L. A general biodiversity-function relationship is mediated by trophic level // Oikos. 2017. V. 126. Iss. 1. P. 18–31.
- Selleck G. W. The climax concept // Bot. Rev. 1960. V. 26. N. 4. P. 535–545.
- Zamolodchikov D. G., Utkin A. I., Korovin G. N., Chestnykh O. V. Dynamics of carbon pools and fluxes in Russia's forest lands // Rus. J. Ecol. 2005. V. 36. Iss. 5. P. 291–301 (Original Rus. Text © D. G. Zamolodchikov, A. I. Utkin, G. N. Korovin, O. V. Chestnykh, 2005, publ. in Ekologiya. 2005. N. 5. P. 323–333).

STRUCTURES OF WOOD FRACTIONS AND VOLUMES OF WOOD COMPONENTS IN SPRUCE BIOGECENOSES OF THE TAIGA OF EUROPEAN RUSSIA

V. G. Storozhenko

*Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences
Sovetskaya str., 21, Village of Uspenskoe, Odintsovsky District, Moscow Oblast,
143030, Russian Federation*

E-mail: lesoved@mail.ru

The problem of assessing the balance of accumulated and degraded woody biomass in forest communities, the budget of C, CO₂, H₂O, and Q (energy) in primary virgin forests of different ages of spruce formations in the taiga zone of European Russia is discussed. The studies were carried out in specific biogeocenoses of different dynamic characteristics in the subzones of the northern, middle and southern taiga. The purpose of the research is to study in quantitative and volumetric terms the structural elements of the age series of primary virgin spruce biogeocenoses of different ages of different successional positions, the dynamics of the formation of the stem fraction of wood waste (deadwood), pools and flows of components deposited in the wood of the stem fraction of phytocenoses and tree waste in a single succession series. biogeocenoses of various dynamic characteristics. A cycle of studies was carried out on the trial plots, which made it possible to obtain information about the age structures of forest stands, their dynamic indicators, the volume of trees in the age generations of forest stands, the current tree waste and fallen trees. All volume values of forest stands and wood waste are converted into phytomass. The volumes of C, CO₂, H₂O and Q (energy) deposited in wood and released during its decomposition by wood-destroying fungi were calculated using the formula for mycogenic wood xylolysis. On the example of the spruce biogeocenosis of the middle taiga subzone of the climax phase of dynamics, the mass of carbon, different fractions of wood, presented in a graphic image, was calculated. It has been determined that the volumes of pools and flows of wood components in forest stands and during the decomposition of wood by fungi – destructors are determined by the structural features of the age series of forest stands, the volumes of wood waste in gradations of decomposition stages. A joint analysis of the age structures of forest stands, the structures of current tree waste and deadwood by stages of decomposition helps in a more accurate determination of the dynamic position of forest biogeocenosis in the expanded space of its successional development. In the most stable (climax) virgin spruce forests of the taiga, the values of the balance ratios of accumulation and decomposition of biomass represent an optimal budget model and can be regarded as reference values in comparison with forests of different origin and structural characteristics.

Keywords: *structures of primary taiga spruce forests, pools and fluxes of C, CO₂, H₂O and Q (energy), biomass balance of sustainable spruce forests.*

How to cite: *Storozhenko V. G. Structures of wood fractions and volumes of wood components in spruce biogeocenoses of the taiga of European Russia // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2022. N. 2. P. 29–40 (in Russian with English abstract).*