

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 630*181.9

**БИОГЕННЫЙ КСИЛОЛИЗ СТВОЛОВ, ВЕТВЕЙ
И КОРНЕЙ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ПОРОД ТЕМНОХВОЙНЫХ
СЕВЕРОТАЕЖНЫХ ЛЕСОВ***

© 2012 г. Е. А. Капица, Е. А. Трубицына, Е. В. Шорохова

*Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет
194021 Санкт-Петербург, Институтский пер., 5
E-mail: kapitsa@list.ru, shorohova@mail.ru,
fcke05@mail.ru*

Поступила в редакцию 10.04.2011 г.

Исследовали скорость биогенного ксилолиза валежа основных лесобразующих пород в коренных темнохвойных северотаежных лесах на территории национального парка “Югд ва”. Для описания процесса ксилолиза использовали экспоненциальную модель, значение констант ксилолиза варьировало в интервале 0.002–0.032 год⁻¹. Время, соответствующее разложению валежа на 50% ($t_{50\%}$), уменьшалось в ряду: ветви кедра > ветви ели и пихты > стволы кедра > корни > стволы пихты > стволы ели > ветви березы > стволы березы. Значимыми факторами ксилолиза стволовой части оказались категория субстрата и древесная порода. Влияние типа леса, вида отпада, диаметра на скорость биогенного ксилолиза стволовой древесины, ветвей и корней выявлено не было.

Крупные древесные остатки, ксилолиз, северная тайга, ветви, корни, стволовая древесина, валеж.

Биологическое разложение древесины, или биогенный ксилолиз – сложный биохимический процесс, который зависит как от биотических, так и от абиотических факторов. Особое внимание, уделяемое изучению данного процесса в последние годы, обусловлено рядом причин, основные из которых – интерес к круговороту углерода в связи с глобальным изменением климата [2], а также все возрастающая роль крупных древесных остатков (КДО) в сохранении биоразнообразия [11, 12]. Крупные древесные остатки являются значимым хранилищем углерода и питательных веществ и таким образом участвуют в их круговороте. Для того чтобы оценить вклад КДО в цикл углерода, необходимо знать их запас и продолжительность оборота.

Запасы, динамика и экологическая роль КДО наиболее интенсивно изучались в лесах умерен-

ного пояса Северной Америки начиная с середины прошлого столетия. Наиболее значительные обзоры работ по этим проблемам также относятся, в основном, к Северной Америке [12, 13]. В европейских таежных лесах до 90-х годов прошлого века лишь в нескольких работах оценены объем, масса и/или проективное покрытие КДО. Затем число публикаций, посвященных КДО в лесных экосистемах европейской тайги, экспоненциально возрастает [7, 9, 10]. Исследования скорости ксилолиза достигли пика по объему экспериментальных данных, представленных, в основном, в виде констант экспоненциальной модели для стволовой части основных древесных пород [16]. Скорость разложения корней и прикрепленных ветвей, составляющих значительный процент массы КДО, практически не изучена. Комплексность процессов, связанных с разложением древесины [5], и методические сложности приводят к тому, что наши знания о факторах ксилолиза в естественных условиях крайне ограничены [3, 6, 15].

Целью данного исследования являлась характеристика биогенного ксилолиза валежа ели (*Picea obovata* Ledeb.), пихты (*Abies sibirica* Ledeb.),

* Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (гранты 09-04-00209-а, 09-04-10100-к), правительства Санкт-Петербурга (гранты для молодых ученых (27.05/082/34) и аспирантов вузов Санкт-Петербурга 2009 г.), а также проекта ЕС FP7, Marie-Curie International Incoming Fellowships (236030).

Таблица 1. Таксационная характеристика пробных площадей

Пробная площадь	Тип леса	Состав древостоя	Возраст, лет	$h_{ср}$, м	$d_{ср}$, см	Число стволов, шт. га ⁻¹	Сумма площадей сечения, см ² га ⁻¹	Полнога	Запас, м ³ га ⁻¹	
1	Ельник хвощево-папоротниковый	1К	180	17	40	20	2.5	0.1	75	
		5Е	200	18	33	103	8.8	0.3	55	
2	Всего по 1-му ярусу	4Б	100	15	19	282	8.0	0.3	18	
		ед.П	180	16	22	13	0.5	>0.1	4	
		7Е	140	13	20	418	19.8	0.7	152	
		3П	110	12	16	197	6.3	0.2	43	
3	Всего по 2-му ярусу	Всего чернично-сфагновый	2К	180	17	40	43	5.3	0.2	91
			6Е	200	18	33	125	10.7	0.3	38
			2Б	100	15	19	129	3.7	0.2	25
			+П	180	16	22	9	0.3	>0.1	3
			9Е	140	13	20	306	20.0	0.7	157
			1П	110	12	16	252	8.0	0.3	55
4	Всего по 2-му ярусу	Всего хвощево-папоротниковый	1К	230	21	45	20	3.2	0.2	115
			6Е	180	20	34	133	12.0	0.3	43
			2Б	180	16	18	216	5.5	0.2	26
			1П	230	16	23	32	1.3	>0.1	11
			6Е	150	13	21	401	22.0	0.7	195
			4П	100	14	17	176	6.2	0.1	43
4	Всего по 1-му ярусу	Всего чернично-сфагновый	2К	230	21	45	33	5.2	0.1	70
			4Е	180	20	34	82	7.3	0.2	48
			3Б	180	16	18	243	6.2	0.2	43
			1П	230	16	23	40	1.7	0.1	13
			9Е	150	13	21	398	20.3	0.6	174
			1П	100	14	17	281	9.8	0.3	69
4	Всего по 2-му ярусу	Всего	6Е	100	14	17	66	1.5	0.1	11
			4П	100	14	17	347	11.3	0.4	80
									254	

Примечание. Древесные породы: Е – ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), К – сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour), П – пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), Б – березы повислая и пушистая (*Betula* sp.).

кедра (*Pinus sibirica* Du Tour) и березы (*Betula* sp.) в лесных биогеоценозах северной тайги. Задачи исследования включали: 1) выявление наиболее значимых факторов и их ранжирование на основе выявленных отличий в динамике потери массы различных фракций ксилолиза; 2) построение экспериментальных кривых биогенного ксилолиза различных фракций КДО для биогеоценозов различных типов леса; 3) определение параметров ксилолиза.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые работы проводили в 2009 г. в национальном парке “Югид Ва” (Республика Коми, северная тайга), район д. Орловка, Подчерское лесничество. Леса рассматриваемой территории практически не затронуты хозяйственной деятельностью и являются эталонными для данного региона.

Для анализа были выпилены, а затем выколоты топором образцы правильной геометрической формы со стволовой древесины, корней и прикрепленных к стволу ветвей 453 датированных объектов валежа (ель 164, пихта 102, кедр 101, береза 86) на 4 временных пробных площадях в абсолютно-разновозрастных ельниках двух типов леса: чернично-сфагнового (I, III) и хвощево-папоротникового (II, IV) (табл. 1). Доминирующими видами дереворазрушающих грибов в национальном парке “Югид Ва” на валеже являются: *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr., *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) P. Karst., *Fomitopsis rosea* (Alb. et Schwein.: Fr.) P. Karst., *Gloeophyllum sepiarium* (Wulfen: Fr.) P. Karst., *Onnia leporina* (Fr.) H., *Phanerochaete sanguinea* (Fr.: Fr.) Pouzar, *Phellinus chrysoloma* (Pers.: Fr.) Donk, *Ph. igniarius* (L.: Fr.) QuéL., *Trichaptum abietinum* (Dicks.: Fr.) Ryvar den (Коткова, неопубл.).

У каждого объекта КДО измеряли длину (высоту) и диаметр на высоте 1.3 м. Объекты датировали с помощью дендрохронологических методов, а именно кросс-датировкой, по подсушинам на соседних деревьях, образовавшихся в результате падения объектов, и по реакции радиального прироста соседних деревьев на образование окна в пологе. В качестве контрольных использовали образцы, собранные с ветровала текущего года.

Все образцы высушивали в сушильном шкафу при температуре 103°C в течение 48 ч до абсолютно-сухого состояния и взвешивали после их остывания в эксикаторе с хлористым кальцием.

Базисную плотность древесины (ρ , гсм⁻³) рассчитывали по формуле:

$$\rho = \frac{m}{V}, \quad (1)$$

где m – масса в абсолютно-сухом состоянии, г; V – объем образца при его влажности выше предела гигроскопичности (предела насыщения клеточных стенок), см³.

Базисную плотность для фракции одного ствола рассчитывали как средневзвешенную из 2–3 образцов. Базисную плотность использовали как основную переменную, характеризующую скорость биогенного ксилолиза [5]. Таким образом, расчет потери массы (δ) каждого образца производили по формуле:

$$\delta = \frac{m_0 - m}{m_0} 100\% = \frac{\rho_0 - \rho}{\rho_0} 100\%, \quad (2)$$

где m_0 – начальная масса древесины, г; m – масса древесины, соответствующая времени, прошедшему с момента отмирания дерева, г; ρ_0 – начальная базисная плотность древесины, гсм⁻³; ρ – плотность, соответствующая времени, прошедшему с момента отмирания дерева, гсм⁻³.

Для установления наличия лаг-периода (периода освоения субстрата дереворазрушающими организмами) нами были рассчитаны значения начальной базисной плотности модели ($\rho_{0 \text{ мод.}}$) – точки пересечения экспоненциальной кривой с осью ОХ. Более низкие значения начальной базисной плотности, полученные экспериментальным путем по сравнению с начальной базисной плотностью экспоненциальной модели, указывают на замедленный ход ксилолиза, что связано с освоением субстрата ксилофильным сообществом.

Константы разложения (k_W , год⁻¹) рассчитывали на основе экспоненциальной модели [14] по формуле:

$$k = (\ln \rho_0 - \ln \rho) / t, \quad (3)$$

где t – время ксилолиза, год.

Все распределения проверяли на нормальность, и в случае несоответствия приводили к нормальному путем извлечения корня или логарифмирования. Далее данные обрабатывали с использованием ковариационного анализа (ANCOVA, программный пакет Statistica 6.0), теста на гомогенность Дункана и непараметрического теста Краскела-Уоллиса – с целью установления влияния на скорость разложения древесной породы, типа леса, вида отпада (ветровал, бурелом), категории субстрата (стволовая древесина, ветви, корни), диаметра (группы диаметра для стволовой древесины: 0–20, 21–40, <41).

По результатам анализа с помощью программного пакета Statistica 6.0 данные разбивали на группы. Для построения экспоненциальных кри-

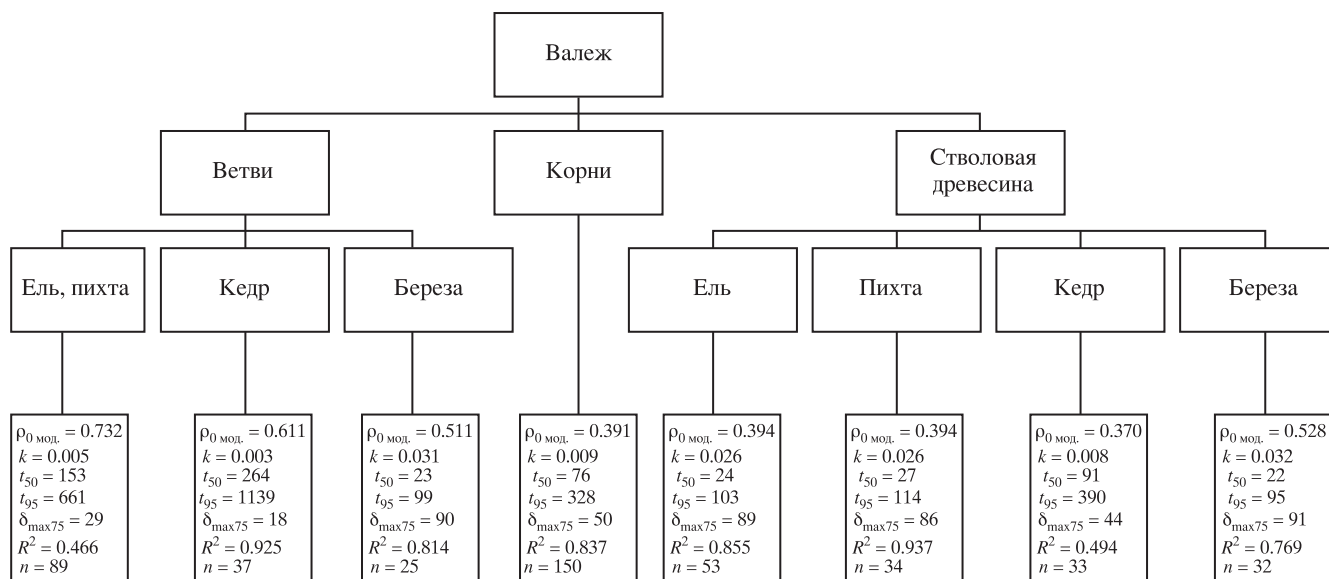


Рис. 1. Ранжирование факторов по степени влияния на ксилотиз крупных древесных остатков на основании ковариационного анализа (ANCOVA) и анализа на гомогенность Дункана для базисной плотности (ρ) корней, ветвей и валежа, а также параметры экспоненциальной модели, описывающей процесс ксилотиза: $\rho_{0 \text{ мод.}}$ – начальная базисная плотность экспоненциальной модели, гсм^{-3} ; k – константы разложения, год^{-1} ; δ_{max75} – максимальная потеря массы древесины (%) за 75-летний промежуток; t_{50} – время, соответствующее потере массы на 50%, лет; t_{95} – время, соответствующее потере массы на 95%, лет; R^2 – коэффициент детерминации; n – число исследуемых объектов.

вых базисной плотности во времени и нахождения коэффициентов регрессии использовали программу Curve Expert. Расчет максимальной потери массы и времени, соответствующей потере массы на 30, 50 и 70%, проводили при помощи авторской программы, написанной на языке Visual Basic.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение базисной плотности образцов достоверно не отличалось от нормального (критерий Колмогорова–Смирнова, $d = 0.099$; $p < 0.001$). Наиболее значимым фактором, влияющим на динамику базисной плотности древесины, являлась категория субстрата (табл. 2) с различиями между корнями, ветвями и стволовой древесиной.

У корней, как и у ветвей, скорость биологического разложения очень низка, в сравнении со стволовой древесиной (рис. 1). Это связано с расположением субстрата относительно поверхности земли. Деятельность и рост дереворазрушающих грибов зависят от физического состояния древесины, определяемого, прежде всего, соотношением двух компонентов – кислорода и воды [4]. В почве, под покровом сфагновых мхов, где отбирали образцы корней, снабжение гриба кислородом ограничено, формируются почти анаэробные условия, при которых биологическое разложение замедлено. Скорость ксилотиза ветвей ограниче-

на низкой влажностью субстрата при его высокой плотности.

Следующим по значимости фактором, влияющим на процесс ксилотиза фракций валежа, являлась древесная порода (табл. 2), что можно объяснить различиями в химическом составе и анатомическом строении ели, пихты, кедра и березы [3]. Береза относится к лиственным заболонным породам, неустойчивым к биологическому разложению. Сердцевинная часть ее древесины не отличается от периферической ни по цвету, ни по влажности, то есть древесина во всех частях ствола практически однородна. Экспериментальные данные М.Е. Тарасова и Р.А. Бердси [17], а также В.Н. Кудеярова с соавт. [2] о более высокой скорости разложения лиственных пород по сравнению с хвойными нашли подтверждение и в данном исследовании. Береза имела самый высокий показатель среди рассчитанных нами констант разложения ($k_W = 0.032$) (рис. 1) и практически не отличается от константы разложения, вычисленной В.Н. Кудеяровым с соавт. [2] ($k_W = 0.037$). Хвойные породы, в отличие от лиственных, пронизаны смоляными каналами, которые являются биологической защитой древесины от дереворазрушающих грибов. Кроме этого, у пихты, ели и кедров содержание трудноразлагаемого лигнина выше, чем у лиственных пород, что также негативно влияет на скорость колонизации древесины хвойных пород дереворазрушающими грибами

Таблица 2. Результаты ковариационного анализа данных (ANCOVA)

Группировка	Фактор	<i>F</i>	<i>p</i>	df
Все данные Стволовая древесина	Категория субстрата	296.545	< 0.001	2
	Порода	11.000	< 0.001	3
	Тип леса	4.078	0.045	1
	Диаметр	0.338	0.714	2
	Вид отпада	0.377	0.687	1
Ель	Тип леса	0.019	0.890	1
	Диаметр	0.580	0.564	2
	Вид отпада	0.153	0.697	1
Пихта	Тип леса	1.719	0.199	1
	Диаметр	0.073	0.790	2
	Вид отпада	0.857	0.434	1
Береза	Тип леса	1.689	0.204	1
	Диаметр	0.429	0.518	2
	Вид отпада	0.252	0.620	1
Кедр	Тип леса	0.564	0.459	1
	Диаметр	0.249	0.781	2
	Вид отпада	0.017	0.897	1
Корни	Порода	2.844	0.040	3
	Тип леса	3.222	0.075	1
	Диаметр	0.864	0.424	2
	Вид отпада	0.364	0.695	1
Ветви	Порода	50.666	< 0.001	3
	Тип леса	0.656	0.419	1
	Диаметр	0.119	0.888	2
	Вид отпада	0.939	0.393	1
Ель, пихта	Тип леса	0.026	0.873	1
	Диаметр	2.422	0.095	2
	Вид отпада	0.739	0.481	1
Кедр	Тип леса	1.124	0.296	1
	Диаметр	0.405	0.670	2
	Вид отпада	0.103	0.750	1
Береза	Тип леса	0.371	0.549	1
	Диаметр	0.162	0.691	2
	Вид отпада	2.278	0.127	1

Примечание. Жирным шрифтом выделено статистически достоверное влияние фактора в рассматриваемой группе. *F* – критерий Фишера, *p* – уровень значимости, df – число степеней свободы.

[8]. Скорости ксилолиза стволовой древесины ели и пихты достоверно не отличались ($k_{\text{ш}} = 0.026$) (рис. 1). Стволовая древесина кедра разлагалась с наименьшей скоростью ($k_{\text{ш}} = 0.008$) (рис. 1). В отличие от древесины остальных исследуемых пород, кедр имеет ядро и систему смоляных каналов, придающих древесине биостойкость.

Скорость биогенного ксилолиза валежа уменьшалась в ряду: береза, стволовая древесина > берёза, ветви > ель, стволовая древесина = пихта, стволовая древесина > корни > кедр, стволовая древесина > ель, пихта, ветви > кедр, ветви. Медленнее всего протекал биогенный ксилолиз ветвей

кедра, что связано с двумя основными факторами: анатомическим строением древесины и особенностями сбора данных. При используемом методическом подходе, основанном на подборе объектов с разной давностью отмирания, трудно находить и датировать объекты, погруженные в почву, поэтому наша выборка характеризует лишь прикрепленные к стволу ветви. Высокая плотность и низкая влажность ветвей, не соприкасающихся с почвой, а также природная устойчивость кедра к гниению обеспечивают близкую к нулю скорость биогенного ксилолиза данного субстрата. Однако полученные результаты не означают, что в естественных условиях ветви кедра сохраняют-

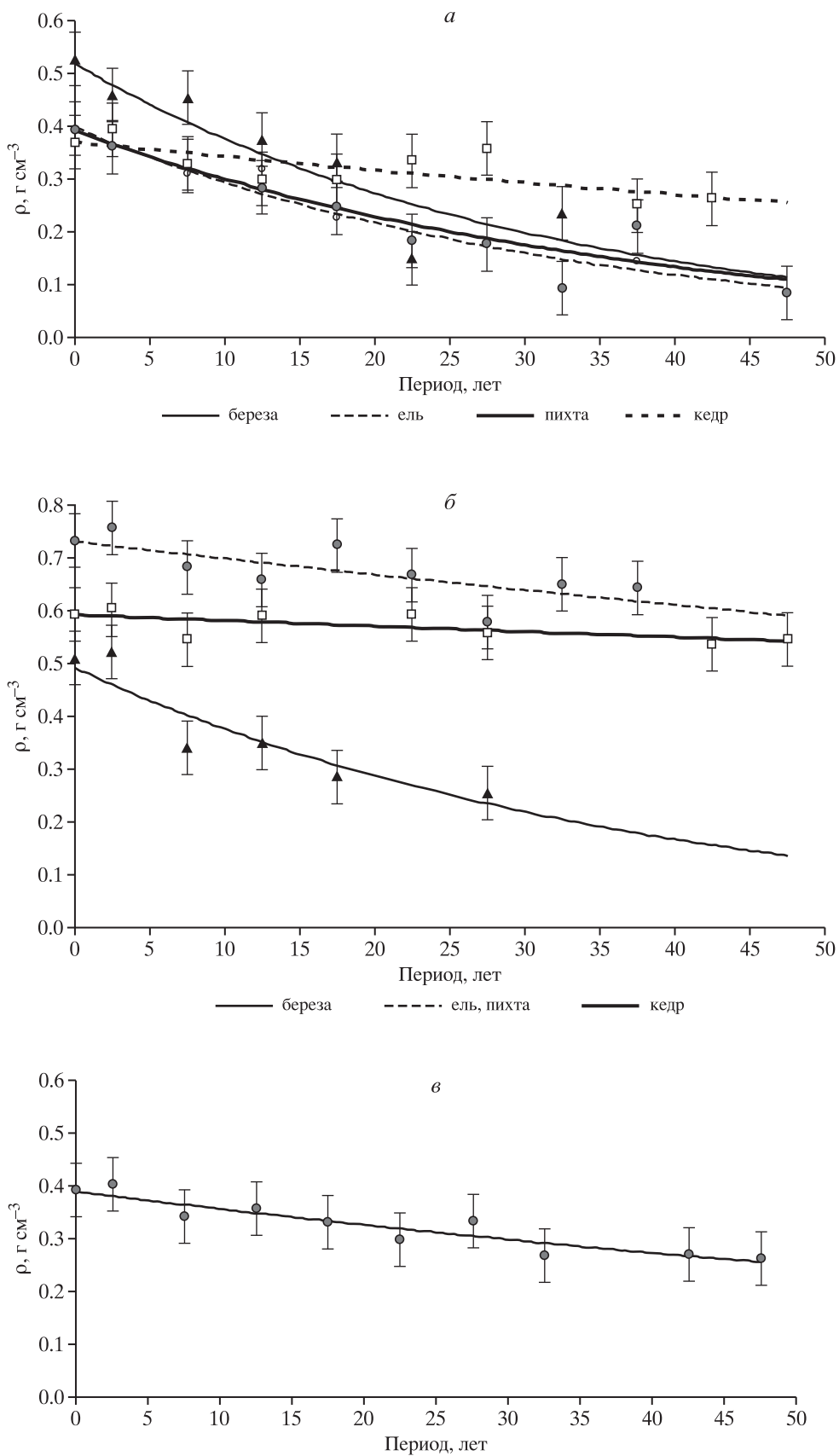


Рис. 2. Потеря базисной плотности (ρ) стволовой древесины (*a*), ветвей (*b*), корней (*в*). Показаны средние значения и стандартные ошибки.

ся тысячелетиями. По мере разложения ствола, к которому ветви прикреплены, меняются и условия ксилолиза самих ветвей. Резкая смена влажности и температурного режима ускоряет процесс ксилолиза ветвей на поверхности почвы [1].

Различия в типах леса и, соответственно, различия в водном режиме (пробные площади в хвощево-папоротниковых типах леса заложены на склоне холма, а чернично-сфагновых – на вершине) не оказали влияния на скорость ксилолиза. Скорее всего, это связано с незначительными различиями в исследуемых типах леса.

Статистический анализ данных не выявил различий в скорости ксилолиза стволовой древесины в зависимости от диаметра (табл. 2). Мы предполагали влияние диаметра объектов на скорость освоения древесины грибами и собственно ксилолиза прямо – через размер субстрата, и косвенно – через различия в плотности древесины, а следовательно, и в воздухо- и минеральном содержании, и других характеристиках древесины, важных для деструктирующих грибов. Начальная базисная плотность (ρ_0) уменьшалась в ряду: ель, пихта, ветви > кедр, ветви > береза, стволовая древесина > береза, ветви > ель, стволовая древесина > пихта, стволовая древесина > корни > кедр, стволовая древесина. Начальная базисная плотность не зависела от диаметра валежа и составила для березы, ели и пихты групп диаметра 0–20 и 20–40 см: 0.479 и 0.480 гсм⁻³ ($F=0.002$; $p=0.970$); 0.379 и 0.372 гсм⁻³ ($F=3.200$; $p=0.111$); 0.365 и 0.342 гсм⁻³ ($F=0.138$; $p=0.716$), соответственно. У кедра начальная базисная плотность групп диаметра 0–20, 20–40 и более 40 см составила 0.374, 0.427, 0.382 гсм⁻³ ($F=0.471$; $p=0.646$), соответственно. Отсутствие связи между диаметром и плотностью деревьев можно объяснить тем, что в исследуемых низкоплотных лесах скорость радиального прироста древесины а следовательно, и плотность древесины определяются погодными условиями и генотипом в большей степени, чем ценоотическими условиями. В лесах, где конкуренция является одним из основных факторов, влияющих на рост дерева, а, значит, и на плотность древесины (например, южная тайга), диаметр, несомненно, влияет на скорость биогенного ксилолиза. Это подтверждают исследования В.Н. Кудеярова с соавт. [2], М.Е. Тарасова и Р.А. Бердси [17], Е.В. Шороховой с соавт. [10].

Выбранная экспоненциальная модель удовлетворительно описывала процесс ксилолиза всех фракций валежа (корней, ветвей и стволовой части) (рис. 2). Коэффициент детерминации (R^2)

экспоненциальной модели изменялся от 0.466 до 0.925 (рис. 1).

Лаг-период (период освоения деструктирующими грибами субстрата) отмечен для стволовой древесины ели, пихты и березы: $\rho_{0\text{ мод.}} = 0.394$ гсм⁻³, $\rho_0 = 0.361$ гсм⁻³, $\rho_{0\text{ мод.}} = 0.394$, $\rho_0 = 0.365$, $\rho_{0\text{ мод.}} = 0.528$ гсм⁻³, $\rho_0 = 0.460$ гсм⁻³, соответственно. Для корней и ветвей скорость ксилолиза в первые пять лет с момента падения дерева не отличалась от последующей скорости биологического разложения субстрата. Неблагоприятные условия для заселения деструктирующими грибами ветвей (недостаточное увлажнение субстрата) и корней (пониженное содержание кислорода в почве) в течение всего процесса обусловили низкую выраженность лаг-периода.

Заключение. Результаты исследования скорости биогенного ксилолиза валежа в коренных темнохвойных северотаежных лесах на территории национального парка “Югыд Ва” показали высокую вариабельность констант разложения всех исследуемых пород. Для описания процесса ксилолиза использовали экспоненциальную модель, значение констант ксилолиза варьировало в интервале 0.002–0.032 год⁻¹. Время, соответствующее разложению валежа на 50% ($t_{50\%}$), уменьшалось в ряду: ветви кедра > ветви ели и пихты > стволы кедра > корни > стволы пихты > стволы ели > ветви березы > стволы березы.

Установлено, что скорость ксилолиза в условиях северной тайги зависит, прежде всего, от категории субстрата (ствол, корни, ветви). На биологическое разложение ветвей и стволовой части также оказывает влияние древесная порода. На скорость ксилолиза корней и ветвей исследованные факторы влияния не оказали. Влияния живого напочвенного покрова, вида отпада, диаметра на скорость биогенного ксилолиза выявлено не было.

* * *

Авторы признательны профессору В.А. Соловьеву за ценные советы и рекомендации, сотрудникам национального парка “Югыд Ва” за помощь в организации полевых работ, а также А. Загидуллиной, А. Кушневской, В. Котковой, А. Кузнецову, И. Казарцеву и О. Игнатъевой за помощь в сборе и обработке материалов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Грузкова А.Х. Скорость разложения мелких древесных остатков в различных условиях // Матер. 5-й

- международ. конф. "Проблемы лесной фитопатологии и микологии". М., 2002. С. 76–80.
2. Кудяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А., Борисов А.В., Воронин П.Ю., Демкин В.А., Демкина Т.С., Евдокимов И.В., Замолдчиков Д.Г., Карелин Д.В., Комаров А.С., Курганова И.Н., Ларионова А.А., Лопес де Гереню В.О., Уткин А.И., Чертов О.Г. Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России. М.: Наука, 2007. 315 с.
 3. Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесн. пром-сть, 1967. 258 с.
 4. Соловьев В.А. Дыхательный газообмен древесины. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. 300 с.
 5. Соловьев В.А. Микогенный ксилолиз, его экологическое и технологическое значение // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука. 1992. С. 140–171.
 6. Степанова Н.Т., Мухин В.А. Основы экологии дереворазрушающих грибов. М.: Наука. 1979. 98 с.
 7. Тарасов М.Е. Методические подходы к определению скорости разложения древесного детрита // Лесоведение. 2002. № 5. С. 32–38.
 8. Уголев Б.Н. Древесиноведение и лесное товароведение: учебник. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та леса, 2007. 351 с.
 9. Шорохова Е.В. Роль крупных древесных остатков в лесных экосистемах // Ксилобиология и биологическое древесиноведение. СПб.: СПбГЛТА. 2003. С. 68–75.
 10. Шорохова Е.В., Капица Е.А., Кузнецов А.А. Микогенный ксилолиз пней и валежа в таежных ельниках // Лесоведение. 2009. № 4. С. 24–33.
 11. Bobiec A. Living stands and dead wood in the Bialowieza forest: suggestions for restoration management // For. Ecol. Manage. 2002. V. 165. № 1. P. 125–140.
 12. Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D., Anderson N.H., Cline S.P., Aumen N.G., Sedell J.R., Liencamper G.W., Cromack K.Jr., Cummins K.W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems // Adv. Ecol. Res. 1986. V. 15. № 1. P. 133–202.
 13. Hunter M.L. Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge. Cambridge University Press, 1999. 698 p.
 14. Olson J.S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems // Ecology. 1963. V. 44. P. 322–330.
 15. Rayner A.D.M., Boddy L. Fungal decomposition of wood. Its biology and ecology. N.Y.: John Wiley. 1988. 356 p.
 16. Rock J., Badeck F.-W., Harmon M.E. Estimating decomposition rate constants for European tree species from literature sources // Europ. Jour. of For. Res. 2008. V. 127. № 4. P. 301–313.
 17. Tarasov M.E., Birdsey R.A. Decay rate and potential storage of coarse woody debris in the Leningrad region // Ecol. Bull. 2001. V. 49. P. 137–149.

Biogenic Xylolysis of Trunks, Branches, and Roots of Forest-Forming Species of Dark Coniferous Forests in Northern Taiga

E. A. Kapitsa, E. A. Trubitsyna, E. V. Shorokhova

The aim of this work was to assess the influence of different factors (type of forest-growing conditions, woody species, category of deadwood and substrate, and stem diameter) on biogenic xylolysis and to evaluate models of xylolysis. The studies were conducted on an undamaged area at the National Park "Yugyd Va" (Republic of Komi). An exponential model was applied; the rate of biogenic xylolysis was assessed according to a loss of wood mass and basic density. The values of xylolysis constants varied from 0.002 to 0.032 yr⁻¹. The time corresponding to 50% loss of wood mass (t_{50}) decreased in the following order: Siberian pine branches > spruce and fir branches > Siberian pine trunks > roots > fir trunks > birch branches > birch trunks. The substrate category and tree species were the significant factors responsible for biogenic xylolysis. The factors studied did not influence the decomposition of roots and branches. The forest type, the kind of deadwood, and the stem diameter did not affect the rate of biogenic xylolysis.

Large wood debris, xylolysis, northern taiga, branches, roots stem wood, slash.