ЛЕСОВЕДЕНИЕ, 2022, № 3, с. 297–311

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

*УДК 63*630*181.351*

КРУПНЫЕ ДРЕВЕСНЫЕ ОСТАТКИ В МУССОННЫХ ТРОПИЧЕСКИХ ЛЕСАХ ВЬЕТНАМА[1]

© 2022 г. Е. А. Капица[a, *], А. Н. Кузнецов[d, e], С. П. Кузнецова[d, e], В. О. Лопес де Гереню[f], В. В. Каганов[g], И. Н. Курганова[f], Е. В. Кушневская[a, h], Е. В. Шорохова[a, b, c]

[a]Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова, Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, 194021 Россия

[b]Институт леса КарНЦ РАН, ул. Пушкинская, д. 11, Петрозаводск, Республика Карелия, 185910 Россия

[c]Институт природных ресурсов Финляндии (Луке), ул. Лаатоканкартаноонкаари, д. 4, Хельсинки, FI-00790 Финляндия

[d]Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр, ул. Нгуен Ван Хуен, Нгиа До, Кау Зай, Ханой, Вьетнам

[e]Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Ленинский пр-т, д. 33, Москва, 119071 Россия

[f]Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, ул. Институтская, д. 2, стр. 2, Московская область, Пущино, 142290 Россия

[g]Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, ул. Профсоюзная, д. 84/32, стр. 14, Москва, 117997 Россия

[h]Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб., д. 7–9, Санкт-Петербург, 199034 Россия

**E-mail: kapitsa@list.ru*

Поступила в редакцию 03.11.2021 г.
После доработки 16.01.2022 г.
Принята к публикации 02.02.2022 г.

Для тропических лесов, в особенности для лесных экосистем Юго-Восточной Азии существуют лишь фрагментарные оценки пулов КДО и их динамики. В работе впервые исследовали запас и структурное разнообразие крупных древесных остатков (КДО) в лесах, не затронутых коммерческими рубками на территориях национальных парков (НП) Бидуп-Нуйба и Бу Зя Мап республики Вьетнам. В низкогорных диптерокарповых лесах НП Бу Зя Мап средний запас КДО был почти в два раза ниже среднего запаса в полидоминантных горных лесах НП Бидуп-Нуйба: 44 $м^3$ $га^{-1}$ против 78 $м^3$ $га^{-1}$. Масса КДО линейно зависела от их объема и составила в среднем 24 т $га^{-1}$. Проективное покрытие КДО составляло в среднем 269 $м^2$ $га^{-1}$. Среди категорий субстрата преобладал валеж, составляя 42 и 31% в лесах НП Бидуп-Нуйба и Бу Зя Мап соответственно. Доля крупных ветвей в горных лесах НП Бидуп-Нуйба составила 8%, тогда как в низкогорных лесах НП Бу Зя Мап она достигала 33% объема КДО. В НП Бу Зя Мап отмечена очень высокая активность термитов – на 73% исследованных объектов КДО. Процент термитных ходов, частично заполненных почвой, в среднем составил 32% объема КДО. Достаточно высокое проективное покрытие КДО с разнообразными путями потери их массы – потребления беспозвоночными, микогенного ксилолиза коррозионного и деструктивного типов позволяют предположить их существенную роль в почвообразовательных процессах. Выявлены сходства в запасах и размерах КДО в исследуемых муссонных тропических лесах Южного Вьетнама и в коренных таежных ельниках европейской части России с мелкоконтурной оконной динамикой. Преобладание валежа среди категорий КДО и близкая к колоколообразной форма распределения объема КДО по классам разложения дополняют сходство пула КДО в тропических низкогорных и горных полидоминантных лесах с таежными разновозрастными ельниками. Однако высокая доля ветвей в структуре КДО, в особенности в низкогорных лиственных полидоминантных лесах, отличает КДО тропических лесов от КДО лесов таежного и умеренного пояса.

Ключевые слова: древесный детрит, валеж, сухостой, отпад, ксилолиз, фрагментация, термиты.

DOI: 10.31857/S0024114822030081

Ключевая роль крупных древесных остатков (КДО) – сухостоя, валежа, зависших стволов, пней, крупных ветвей и корней – в функционировании таежных и широколиственных лесов продемонстрирована в многочисленных работах отечественных и зарубежных исследователей (Замолодчиков, 2009; Стороженко, 2011; Stokland et al., 2012; Иванов и др., 2020). Для тропических лесов существуют лишь фрагментарные оценки

[1] Исследование выполнено частично в рамках госзаданий ИЛ Кар НЦ ЛРАН ФИЦ ПНЦБИ РАН и ЦЭПЛ РАН (АААА-А18-118052590019-7).

Таблица 1. Характеристика районов исследования (Горбунов, 2019; Кузнецов, 2003)

Национальный парк	Географические координаты районов исследований	Среднегодовая температура, °С	Диапазон высот над уровнем моря, м	Среднегодовое количество осадков, мм
Бидуп-Нуйба	12°10.885′–11.235′ с.ш., 108°40.469′–41.406′ в.д.	+18.2	1470–1570	1860
Бу Зя Мап	12°11.788′–12.149′ с.ш., 107°12.248′–12.433′ в.д.	+26.2	387–737	2469

пулов КДО и их динамики (Chambers et al., 2000; Clark et al., 2002; Palace et al., 2012; Giardina, 2019). Соответственно, роль КДО в формировании биоразнообразия тропических лесов и их роли в почвообразовании и круговоротах биогенных элементов остается слабоизученной. Для лесных экосистем Юго-Восточной Азии некоторая информация о КДО представлена лишь в нескольких работах (Gale, 2000; Pfeifer et al., 2015). Для лесов этих регионов оценка экологической роли КДО начинается со сбора эмпирических данных, характеризующих их объем, массу и проективное покрытие в лесах различного породного состава древостоя и находящихся в разных ландшафтно-географических условиях.

Динамика пула КДО зависит от соотношения скорости отпада в результате отмирания деревьев или их отдельных фракций и разложения (Капица и др., 2012). В свою очередь, процессы разложения КДО включают биогенный ксилолиз, приводящий к потере массы и эмиссии CO_2 в атмосферу, фрагментацию и поедание беспозвоночными, а также выщелачивание. На глобальном уровне биогенный ксилолиз является основным процессом, приводящим к потере массы КДО (Russell et al., 2015). В таежных лесах длительность процесса ксилолиза зависит от климатических факторов, в основном, от температуры, а также от древесной породы, типа древесного отпада и других характеристик субстрата и варьирует от нескольких десятков до нескольких сотен лет (Shorohova, Kapitsa, 2016). *In vitro*, при оптимальных температуре и влажности, ксилолиз коррозионного типа, вызываемый грибом одного вида, приводит к полному разложению образца древесины (Соловьев, 1992). При деструктивном типе микогенного ксилолиза сохраняется остаток, составляющий по массе около 30% (Соловьев, 1992). Однако в природных условиях (*in situ*), при варьирующих условиях внешней среды и составе микоценоза, КДО разлагаются, по всей видимости, не полностью, а часть разложившегося древесного вещества переходит в почву (Magnússon et al., 2016). В северных широтах возможно также так называемое “захоронение” КДО под слоем сфагновых мхов с увеличением длительности процессов ксилолиза на неопределенно долгое время (Moroni et al., 2015).

В тропических лесах с влажным и теплым климатом не менее важная, по сравнению с грибами, роль в разложении КДО принадлежит термитам (Lopes de Gerenyu et al., 2015; Shorohova et al., 2021), деятельность которых может приводить к потере массы КДО на 70 и более процентов (Shorohova et al., 2021). Первыми шагами в изучении динамики КДО в муссонных тропических лесах можно считать оценку распределения их объема по классам разложения и категориям (сухостой, валеж, зависшие стволы, пни, ветви), а также диагностику путей потери массы и объема КДО.

Цель настоящего исследования состояла в определении вариабельности запасов и структурного разнообразия КДО в низкогорных лиственных полидоминантных и горных хвойно-широколиственных лесах Южного и Центрального Вьетнама. Задачи исследования включали оценку: (1) объема, массы, проективного покрытия и размеров КДО; (2) распределения КДО по классам разложения и категориям; (3) количественного соотношения путей потери массы КДО в результате ксилолиза коррозионного и деструктивного типов и потребления беспозвоночными, в первую очередь, термитами.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Полевые и лабораторные работы. Исследование выполнено на территории национальных парков Бидуп-Нуйба (Bidoup Nui Ba) и Бу Зя Мап (Bu Gia Map) Социалистической Республики Вьетнам в лесах, не затронутых коммерческими рубками (табл. 1). Все КДО образованы в результате естественного отпада отдельных деревьев или небольших групп в результате усыхания или реже ветровала и бурелома, а также отпада ветвей.

В ходе геоботанических описаний 14-ти растительных сообществ в НП Бидуп-Нуйба и пяти растительных сообществ в НП Бу Зя Мап был определен состав древесного яруса с определением принадлежности древесных пород с точностью до рода, и, где было возможно, до вида. Запасы стволовой древесины растущих деревьев были рассчитаны по данным сплошной перечислительной таксации на пробных площадях размером 0.1–0.125 га. К перечету принимались деревья с диаметром стволов 8 и более см на высоте 1.3 м.

После группировки по породной принадлежности (с точностью до вида, рода или семейства) выполнялось измерение высоты деревьев с последующим построением графика высот для каждой из групп. Объем древесины вычислялся по формуле:

$$M = \sum GH_{cp}F_{cp}, \quad (1)$$

где M – объемный запас древесины, м$^3 \cdot$ га$^{-1}$; ΣG – площадь или сумма площадей сечения, м$^2 \cdot$ га$^{-1}$; H_{cp} – средняя или текущая высота породы, м; F_{cp} – расчетное или среднее видовое число дерева или породной группы. Для определения видовых чисел проводили измерения диаметров стволов на половине высоты деревьев с последующим расчетом видовых чисел по формуле Шиффеля.

Запасы и структурное разнообразие КДО в лесных биогеоценозах (БГЦ) анализировали по результатам учетов на трансектах длиной 50 и шириной 4 м, заложенных в 2018–2019 гг. в направлениях с севера на юг и с запада на восток. В инвентаризацию были включены все объекты КДО более 6 см. В национальном парке Бидуп-Нуйба заложена 41 трансекта в полидоминантных горных лесах, образованных: 1) только покрытосеменными древесными породами семейств: буковых (Fagaceae), элеокарповых (Elaeocarpaceae), магнолиевых (Magnoliaceae), чайных (Theaceae), миртовых (Myrtaceae), сапиндовых (Sapindaceae), молочайных (Euphorbiaceae), березовых (Betulaceae), аннoновых (Annonaceae), ореховых (Juglandaceae), гамамелисовых (Hamamelidaceae), сапотовых (Sapotaceae), алтингиевые (Altingiaceae), бобовых (Fabaceae), лимонниковых (Schisandraceae), стираксовых (Styracaceae), кизиловых (Cornaceae), эбеновых (Ebenaceae), пентафилаксовых (Pentaphylacaceae), протейных (Proteaceae), мальвовых (Malvaceae), мареновых (Rubiaceae), пальмовых (Palmae); 2) покрытосеменными с участием голосеменных: сосны алеппской (*Pinus dalatensis*), дакрикарпуса *(Dacrycarpus imbricatus)*, дакридиума кипарисового (*Dacrydium elatum*) вышеперечисленных видов и сосны Кремпфа (*Pinus krempfii*) и фокиении (*Fokienia hodginsii*); 3) а также в лесах, образованных сосной кесия (*Pinus kesiya*). В горном массиве сформировались полидоминантные смешанные леса со сложной (4 подъяруса) и среднесложной (3 подъяруса) вертикальной структурой древостоев – на выположенных участках и пологих склонах, и с простой (1–2 подъяруса) структурой – на гребнях хребтов, вершинах и крутых склонах (Горбунов и др., 2018). Лиственные леса расположены в поймах рек и на пологих склонах на высотах 850–1600 м над уровнем моря. Смешанные хвойно-широколиственные леса приурочены к высотам 1500–1700 м. Горные леса, образованные древостоями сосны кесия, расположены на вершинах и открытых гребнях горных хребтов на высотах 1500–1700 м. На высотах 1700– 2000 м над у. м. произрастают моховые облачные леса и криволесья.

Почвенный покров НП Бидуп-Нуйба представлен двумя основными типами почв: зональными желтоземами (желтые феррсиаллитные, Haplic (или Umbric) Ferralsols согласно WRB, 2014) и интразональными аллювиальными почвами (Fluvisols) в пойме реки (Лебедев и др., 2019). В зависимости от почвообразующей (материнской) породы, которая в значительной степени зависит от положения в рельефе, желтоземы могут иметь различную мощность, минералогический и гранулометрический состав, а также отличаться по запасам органического углерода и других биогенных элементов. Так, на поверхности гребня структурной гряды под сосново-широколиственным лесом формируются желтоземы типичные маломощные легкосуглинистые на глинистой коре выветривания дацитов, а в верхней части склонов северной экспозиции под среднесомкнутым широколиственным лесом с развитым травяным ярусом формируются желтоземы лессивированные среднемощные супесчаные на щебнисто-каменном делювии дацитов (Лебедев и др., 2019). В средней части склона структурной гряды под среднесомкнутым широколиственным лесом с тремя древесными подъярусами и хорошо развитым травяным ярусом встречаются желтоземы типичные маломощные среднесуглинистые на щебнисто-каменном делювии дацитов. На холодных склонах северной экспозиции, где скорость биологического круговорота значительно ниже, чем на южных, происходит формирование более мощной подстилки с возможным формированием оторфованного горизонта (Лебедев и др., 2019).

На вершине гряды был заложен неполнопрофильный разрез с целью характеристики основных почвенных свойств в верхней 50-сантиметровой толще. Образцы почв отбирали послойно на глубинах: 0–5, 5–10, 10–20, 20–30 и 30–50 см, анализы проводили с использованием общепринятых в почвоведении методов[2]. Согласно классификации Качинского (Шеин, 2005), текстура почвы в слое 0–5 см соответствовала легкосуглинистой, а в слое 20–50 см постепенно становилась тяжелосуглинистой (табл. 2). Во всей 50-сантиметровой толще плотность почв невысока и варьировала от 0.84 до 1.01 г/см^3. Верхний 10-сантиметровый слой содержал значительное количество органиче-

[2] Гранулометрический состав определяли для каждого участка в смешанном образце из слоя 0–10 см методом пипетки с диспергацией пирофосфатом натрия (Шеин, 2005). Определение величины pH проводили в образцах почв, просеянных через сито 2 мм, в 1 М растворе KCl (соотношение почва : раствор = 1 : 2.5) на pH-метре Metler-Toledo (Швейцария).Содержание органического углерода (Сорг) и общего азота (Nобщ) определяли в образцах, растертых до состояния пудры на автоматическом CHNS-анализаторе (Leco, США) в трехкратной повторности.

Таблица 2. Характеристика основных свойств почв в национальных парках Бу Зя Мап и Бидуп-Нуйба

Глубина, см	Содержание фракций (%)			Плотность, г/см^3	pH(KCl)	C	N	C/N
	песок[1]	глина[2]	ил[3]			г/кг почвы		
Национальный парк Бидуп-Нуйба (хвойно-лиственный лес, желтозем)								
0–5	74.6	25.4	9.48	0.84	3.23	82.7	3.1	26.5
5–10	61.8	38.2	20.28	0.92	3.60	54.2	2.3	23.6
10–20	57.6	42.4	22.56	1.01	3.81	21.5	1.1	18.7
20–30	52.68	47.32	28.56	1.07	3.86	11.7	0.8	15.5
30–50	54.24	45.76	22.6	1.01	3.81	9.8	0.6	16.0
Национальный парк Бу Зя Мап (Диптерокарпусовый древостой, краснозем)								
0–5	22.84	77.16	48.20	0.99	3.82	39.8	3.2	12.4
5–10	18.24	81.76	54.40	0.93	3.84	33.3	2.8	12.0
10–20	8.89	91.11	60.27	0.97	3.88	27.1	2.3	12.0
20–30	5.90	94.10	64.27	0.92	3.88	23.6	1.8	12.9
30–40	6.26	93.74	68.63	0.87	4.02	19.9	1.4	14.3
40–50	7.34	92.66	67.78	0.91	4.08	16.9	1.4	12.4
Национальный парк Бу Зя Мап (Лагерстремиевый древостой, краснозем)								
0–5	52.72	47.28	19.32	0.84	4.24	58.1	4.5	13.0
5–10	43.68	56.32	25.84	0.86	3.74	38.0	3.5	10.7
10–20	40.18	59.82	29.31	0.99	3.62	30.1	2.8	10.9
20–30	26.86	73.14	40.19	1.10	3.58	22.6	2.1	10.6
30–40	24.11	75.89	45.23	1.10	3.57	21.4	2.0	10.9
40–50	17.99	82.01	49.83	1.10	3.62	18.9	1.9	9.7

Средний диаметр фракций: [1] > 0.01 мм; [2] < 0.01 мм; [3] < 0.001 мм.

ского углерода (54–83 г C/кг почвы), которое резко убывало с глубиной. Отношение C/N в верхней части профиля варьировало от 24 до 27, что свидетельствует о невысокой степени гумификации органического вещества (ОВ). Наиболее обогащенный углеродом слой 0–5 см отличался также повышенной потенциальной кислотностью (pH (KCl) = 3.2), с глубиной значения pH повышались на 0.4–0.6 единицы.

В национальном парке Бу Зя Мап в низкогорных высокоствольных диптерокарповых лесах на склонах и на пойменных террасах заложено 23 трансекты. Отдельные участки характеризовались преобладанием *Dipterocarpus costatus, D. turbinatus, D. alatus, Hopea odorata, Lagerstroemia calyculata, Swintonia floribunda*.

Наиболее распространенным типом почв в пределах исследуемой территории НП Бу Зя Мап являлись красные ферраллитные почвы (Ferralsols, согласно WRB, 2014). В разных типах древостоев (диптерокарповом – на вершине холма и лагерстремиевом – на относительно пологом участке) нами были заложены неполнопрофильные разрезы, и из верхних 0–50 см послойно отобраны почвенные образцы: с шагом 0–5 см в пределах первых 10 см, а далее каждые 10 см до глубины 50 см (табл. 2). Гранулометрический состав почв изменялся от тяжелосуглинистого до глинистого в пределах верхнего 5-сантиметрового слоя и затем постепенно утяжелялся вниз по профилю, свидетельствуя о процессах лессиважа (выноса илистой фракции из верхних слоев в нижние). Несмотря на тяжелый гранулометрический состав, плотность почв невысока: <1 г/см^3 в диптерокарпусовом насаждении и увеличивается от 0.84 до 1.10 г/см^3 – в лагерстремиевом, что, по-видимому, может быть связано с характерной псевдопесчаной структурой почв. Значения потенциальной кислотности почв в НП Бу Зя Мап оказались чуть выше, чем в почвах НП Бидуп Нуйба. и изменялись от 3.57 до 4.4 ед. pH. Верхний 5-сантиметровый слой почвы под лагерстремией содержал углерода и азота в 1.5 раз больше, чем тот же слой почвы в диптерокарпусовом насаждении (табл. 2). За исключением верхнего слоя, отношение C/N в почве лагерстремиевого насаждения несколько меньше по величине, чем в диптерокарпусовом, что свидетельствует о более глубокой гумификации ОВ в этих почвах.

Для валежа, зависших деревьев и крупных ветвей учитывали класс разложения (Shorohova et al., 2021, 2022) (табл. 3) и измеряли с помощью санти-

Таблица 3. Характеристика классов ксилолиза КДО на основании степени разложения древесины, определяемой по мягкости (глубине проникновения ножа) и влажности (Shorohova et al., 2021, 2022)

Класс разложения	Характеристика класса разложения	
	Национальный парк Бидуп-Нуйба	Национальный парк Бу Зя Мап
1	Объем разложившейся древесины составляет 0–10%; остальная древесина не затронута ксилолизом. Кора и ветви чаще всего присутствуют, плодовые тела дереворазрушающих грибов не наблюдаются, могут встречаться лишайники. Лезвие ножа проникает внутрь на несколько миллиметров	Объем разложившейся древесины составляет 0–10%; остальная древесина не затронута ксилолизом. Древесина относительно сухая. Лезвие ножа проникает внутрь на несколько миллиметров. Туннели термитов занимают не более 10% от объема ствола
	Среднее значение плотности древесины, г см$^{-3}$	
	0.56	0.628
2	Объем сильно разложившейся древесины составляет 0–10%; остальная древесина или не затронута ксилолизом вообще, или слегка размягчена. Кора и ветви присутствуют частично или полностью, появляются первые признаки заселения дереворазрушающих грибов (гифы) и мхов. Лезвие ножа проникает внутрь менее чем на 2 см	Древесина слегка разложившаяся. Лезвие ножа проникает внутрь менее чем на 2 см. Доля термитных ходов в КДО варьирует от 0 до 30% от объема ствола
	Среднее значение плотности древесины, г см$^{-3}$	
	0.490	0.501
3	Разложением затронуто от 11 до 100% древесины. Кора и ветви присутствуют частично, наблюдается активное освоение субстрата дереворазрушающими грибами и мхами, которые покрывают ствол частично или полностью	Древесина сильно разложившаяся, легко “режется” ножом, ее объем составляет 10–100%. В большинстве случаев древесина относительно влажная. Лезвие ножа проникает насквозь. Доля термитных ходов в КДО варьирует от 31 до 60%
	Среднее значение плотности древесины, г см$^{-3}$	
	0.370	0.332
4	Вся древесина сильно разложилась. Образцы древесины дробятся на отдельные волокна и могут быть измельчены пальцами. Кора и ветви отсутствуют, мхи покрывают ствол полностью	Вся древесина сильно разложилась. Образцы древесины дробятся на отдельные волокна и могут быть измельчены пальцами. Древесина очень влажная. Доля термитных ходов в КДО варьирует от 61 до 80%
	Среднее значение плотности древесины, г см$^{-3}$	
	0.280	0.169
5	Тип и границы гнилей трудно различимы. Активно идет процесс гумификации. Кора и ветви отсутствуют, мхи покрывают ствол полностью	Тип и границы гнилей трудно различимы. Активно идет процесс гумификации. Форма стволов сильно изменена. Туннели термитов занимают более 80% от объема ствола
	Среднее значение плотности древесины, г см$^{-3}$	
	0.150	0.071

метровой ленты окружность в месте пересечения ходовой линии. Использовали метод учета валежа на линейных трансектах (Грабовский, Замолодчиков, 2012).

Объем КДО классам разложения без учета объема древесины, потребленной термитами, рассчитывали по формуле (Stahl et al., 2001):

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

где V – объем КДО данного класса разложения, d_i – диаметр i-го объекта в месте пересечения ходовой линии, рассчитанный на основании измерения длины окружности объекта, L_j – длина j-й ходовой линии, S – площадь, в данном случае равная 1 га.

Для сухостоя и пней диаметром более 4 см регистрировали класс разложения, диаметр основания и вершины (или диаметр на высоте 1.3 м) и высоту. Объем пней рассчитывали по формуле усеченного конуса. Объем сухостойных деревьев рассчитывали умножением площади сечения на высоте 1.3 м на видовое число и высоту. Видовое число рассчитывали по формуле Шиффеля для каждой древесной породы по данным таксационных измерений на постоянных пробных площадях. Для каждого дерева измеряли диаметр на высоте 1.3 м, на половине высоты дерева и высоту. При неизвестности видовых чисел исследуемых древесных пород использовали видовые числа для осины, или, для голосеменных – сосны (Тетюхин и др., 2004).

Площадь проективного покрытия валежа, зависших деревьев и крупных ветвей рассчитывали для каждой трансекты делением их суммарного объема на средний диаметр. Для пней и сухостоя проективное покрытие считали равным площади сечения ствола.

Для перевода объема КДО в массу со всех КДО, попадающих в учет на трансекте, отбирали образцы правильной геометрической формы с участков разных стадий разложения. Объем выборки для КДО лесов Бидуп-Нуйба и Бу Зя Мапа составил 360 и 157 объектов соответственно. Количество и процент участков, разлагающихся по типам коррозии и деструкции и стадий разложения, а также пропорции древесины, потребленной беспозвоночными, включая термитные ходы, заполненные почвой, оценивали визуально на спилах. Отобранные образцы замеряли с целью определения объема. Сильно разложившиеся фракции отбирали при помощи почвенного бура. Объем образцов определяли геометрически с использованием формул параллелепипеда, усеченного конуса и куба, для сильно разложившихся образцов объем принимали равным объему бура. Все образцы высушивали в сушильном шкафу при температуре 103°C в течение 48 ч до абсолютно сухого состояния, взвешивали, рассчитывали базисную плотность древесины (ρ, г см$^{-3}$) по формуле (Полубояринов, 1976):

$$\rho = \frac{m}{V}, \quad (3)$$

где: m – масса в абсолютно сухом состоянии, г, V – объем образца, см^3.

Базисную плотность рассчитывали для каждого образца по отдельности, а затем переводили с ее помощью в массу всего ствола с учетом процентного соотношения по объему участков разных стадий разложения, пустот и термитных ходов.

Статистический анализ данных. Связь массы, проективного покрытия и объема КДО оценивали с помощью линейной регрессионной модели. Зависимости запаса КДО от типа биогеоценоза оценивали с использованием обобщенной линейной множественной регрессионной модели в среде *R* (R Core Team, 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Объем КДО

Объем КДО в двух изученных лесных массивах в среднем составил 66 м^3 га$^{-1}$. В лесах Бу Зя Мапа средний запас КДО составил 44 м^3 га$^{-1}$ (Min = 5 м^3 га$^{-1}$; Max = 144 м^3 га$^{-1}$) и был почти в два раза ниже среднего запаса в Бидуп-Нуйба – 78 м^3 га$^{-1}$ (Min = 13 м^3 га$^{-1}$; Max = = 226 м^3 га$^{-1}$) (рис. 1). Средние объемы стволов живых деревьев составили 502.9 м^3 га$^{-1}$ и 440.6 м^3 га$^{-1}$, соответственно. Ключевую роль в формировании запасов древесины в лесах НП Бу Зя Мап играют *Swintonia floribunda* и *Lagerstroemia calyculata*, для НП Бидуп-Нуйба наибольшую роль играют представители родов *Syzygium*, *Lithocarpus* и *Camellia*. Особенностью горных лесов НП Бидуп-Нуйба является наличие в древостоях представителей голосеменных – *Fokienia hodginsii* и *Pinus krempfii*, отличающихся долговечностью и значительными размерами. Старовозрастные экземпляры данных видов могут иметь объем ствола более 10 м^3, и их наличие или отсутствие на пробных площадях и учетных трансектах оказывает существенное влияние на получаемые данные о пространственном распределении запасов стволовой древесины и крупных древесных остатков.

Доля КДО в совокупных запасах древесины обследованных лесных массивов национальных парков составила, в среднем, 8.8% и 15%. Важной отличительной чертой рассматриваемых древостоев является очень малое количество сухостойных деревьев. В НП Бу Зя Мап средний объем сухостоя составил 0.3 м^3 га$^{-1}$, на одной из пробных площадей сухостой отсутствует полностью. В НП Бидуп-Нуйба средний запас сухостоя имеет величину 2.1 м^3 га$^{-1}$. В обоих случаях доля сухостоя со-

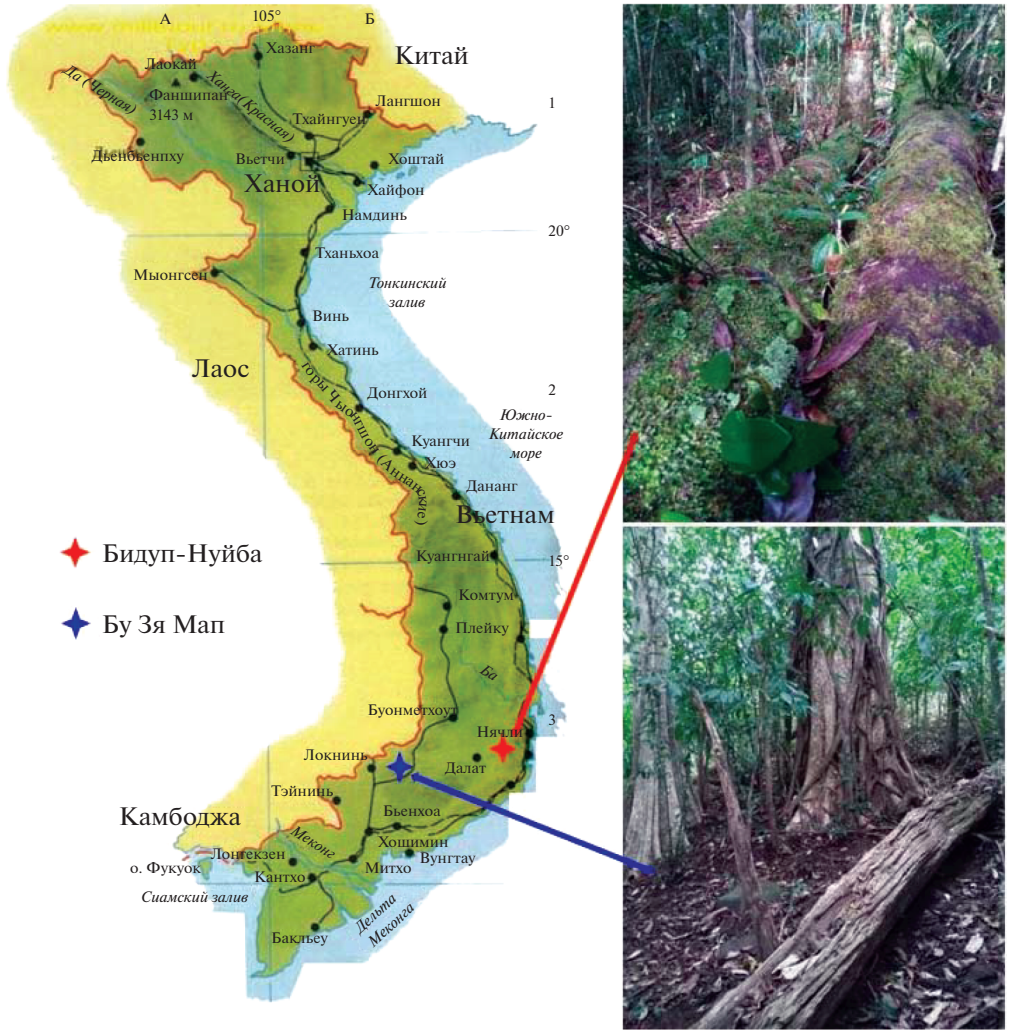

Рис. 1. Расположение объектов исследования.

ставляет менее 1% от общего запаса деревьев, находящихся на корню и еще меньшую долю в совокупном запасе живой и мертвой древесины на пробных площадях. Наиболее вероятной причиной этого является отмеченная ранее высокая активность термитов и дереворазрушающих грибов, использующих древесину погибших деревьев в качестве питательного субстрата. Наиболее доступные элементы деревьев – корни и комлевые части стволов разрушаются в первую очередь, в результате чего дерево теряет устойчивость и вскоре переходит в пул крупных древесных остатков. Следует отметить, что быстрому выпадению из древостоя погибших деревьев не препятствуют и хорошо развитые досковидные корни. На одной из пробных площадей в НП Бу Зя Мап крупный экземпляр *Swintonia floribunda*, в декабре 2018 года находившийся в составе древостоя, в марте 2019 года был отмечен, как сухостой, а уже в декабре 2019 года оказался в пуле КДО. Таким образом, различия в запасах КДО двух изучаемых лесных массивов обусловлены их географическим положением, породным составом древостоев и климатическими условиями. Более низкие температуры воздуха позволяют предположить более низкую скорость разложения КДО и, соответственно, более активное их накопление в лесах Бидуп-Нуйба, по сравнению с лесами Бу Зя Мапа.

Вариация запасов КДО в лесах Бидуп-Нуйба была обусловлена породным составом древостоя, положением в рельефе и почвенными условиями исследуемых БГЦ. Средние объемы КДО возрастали в ряду: туманные леса, расположенные на склонах на самых высоких отметках высот над уровнем моря (34 $м^3$ $га^{-1}$) > пойменные лиственные леса (61 $м^3$ $га^{-1}$) > смешанные хвойно-широколиственные леса (79 $м^3$ $га^{-1}$) > > кезиевые леса на вершинах холмов (88 $м^3$ $га^{-1}$) > > смешанные хвойно-широколиственные леса с

Таблица 4. Результаты статистического анализа данных и параметры обобщенной линейной модели для разных БГЦ в национальном парке Бидуп-Нуйба

Средние значения коэффициентов модели с распределением Пуассона (SE)	$Z(p)$
Свободный член (туманные леса): 3.51 (0.09)	40.65 (<0.001)
Смешанные хвойно-широколиственные леса: 0.78 (0.09)	8.55 (<0.001)
Смешанные хвойно-широколиственные леса с участием фокиении: 1.28 (0.09)	13.84 (<0.001)
Кезиевые леса: 0.99 (0.10)	9.55 (<0.001)
Пойменные лиственные леса: 0.64 (0.10)	6.54 (<0.001)

Примечание. Z – параметр моделей. В скобках указана ошибка среднего (SE) с уровнем значимости 0.000.

участием фокиении (109 м^3 га$^{-1}$) (рис. 2). Результаты обобщенной линейной модели показали достоверные отличия запасов КДО в разных БГЦ (табл. 4).

В национальном парке Бу Зя Мап статистически достоверных различий в вариабельности запасов КДО в зависимости от высоты над уровнем моря и положения в рельефе не выявлено. При относительно небольшом объеме выборки мы можем лишь с определенной долей вероятности назвать факторы, регулирующие объемы КДО в изучаемых низкогорных диптерокарповых лесах. Это может быть относительно равномерная скорость отпада древостоя и отмирания ветвей, а также относительно высокая скорость их разложения при активном участии термитов. Почти в три раза более высокие средние величины запасов КДО найдены в нескольких равнинных смешанных диптерокарповых лесах острова Борнео (117 м^3 га$^{-1}$; Gale, 2000) и острова Суматра (116 м^3 га$^{-1}$; Yoneda et al., 1990). В другом исследовании для равнинных лесов острова Суматра объем КДО оценен в 28 га$^{-1}$ (Meriem et al., 2016). Интересно, что при более низких высотах над уровнем моря (55–320 м над у. м. по сравнению с 387–737 м над у. м. в нашей работе) запасы КДО зависели от положения БГЦ в рельефе (Gale, 2000).

В горных лесах национального парка Бидуп-Нуйба более высокое разнообразие состава и структуры древесного яруса обусловливают более высокую вариабельность процессов отпада. Изучение качества КДО и их динамики в годы работ на территории парка Бидуп-Нуйба позволяют предположить их более низкую скорость разложения, чем в лесах Бу Зя Мапа. Ведущая роль в процессе ксилолиза в парке Бидуп-Нуйба принадлежит дереворазрушающим грибам, активность которых, возможно, варьирует в зависимости от сезона и древесной породы КДО. В результате происходит локальное накопление КДО.

Общий объем КДО и его вариабельность в лесах обоих национальных парков сравнимы с таковыми в коренных таежных ельниках европейской части России с мелкоконтурной оконной динамикой (Shorohova et al., 2016).

Масса, проективное покрытие и размеры КДО

Масса КДО составила в среднем 24 т га$^{-1}$ (29 и 15 т га$^{-1}$ в лесах Бидуп-Нуйба и Бу Зя Мап соответственно) и линейно зависела от их объема (рис. 3а). Средние величины массы КДО сравнимы с таковыми в нескольких старовозрастных лесах островов Борнео (21.6 и 57.1 т га$^{-1}$; Pfeifer et al., 2015) и Суматра (11 т га$^{-1}$; Meriem et al., 2016; 39 т га$^{-1}$; Yoneda et al., 1990). С позиций углеродного цикла важным отличием КДО коренных тропических лесов от таежных является более слабая связь массы с объемом КДО (Капица и др., 2012).

Проективное покрытие КДО изменялось от 32 до 1178 м^2 га$^{-1}$, в среднем составляя 269 м^2 га$^{-1}$ (рис. 3б). Таким образом, в изучаемых лесных экосистемах проективное покрытие КДО может достигать 12% площади поверхности, что указывает на значительную роль КДО в процессах почвообразования. Теснота связи между проективным покрытием и объемами КДО связана с существенной долей сухостоя и пней в их объеме.

Средний диаметр стволов КДО составил 26 см (30 и 24 см в лесах Бу Зя Мап и Бидуп-Нуйба соответственно). В таежной зоне средние диаметры КДО близки к таковым в муссонных тропических лесах. Средний диаметр КДО в ельниках средней тайги составил 24 см, в сосняках – 28 см, а в ельниках и сосняках северной тайги – 24 и 28 см, соответственно (Капица и др., 2012).

Структурное разнообразие КДО

Среди категорий субстрата преобладал валеж, составляя 42 и 31% в лесах Бидуп-Нуйба и Бу Зя Мап соответственно (рис. 4а). Особенностью древесного отпада в тропических лесах является отмирание отдельных ветвей живого дерева (Denslow, 1987; Кузнецов, 2003). Доля крупных ветвей в горных лесах Бидуп-Нуйба составила 8%, тогда как в низкогорных лесах Бу Зя Мап она достигла 33% объема КДО. В туманных лесах, где большинство дере-

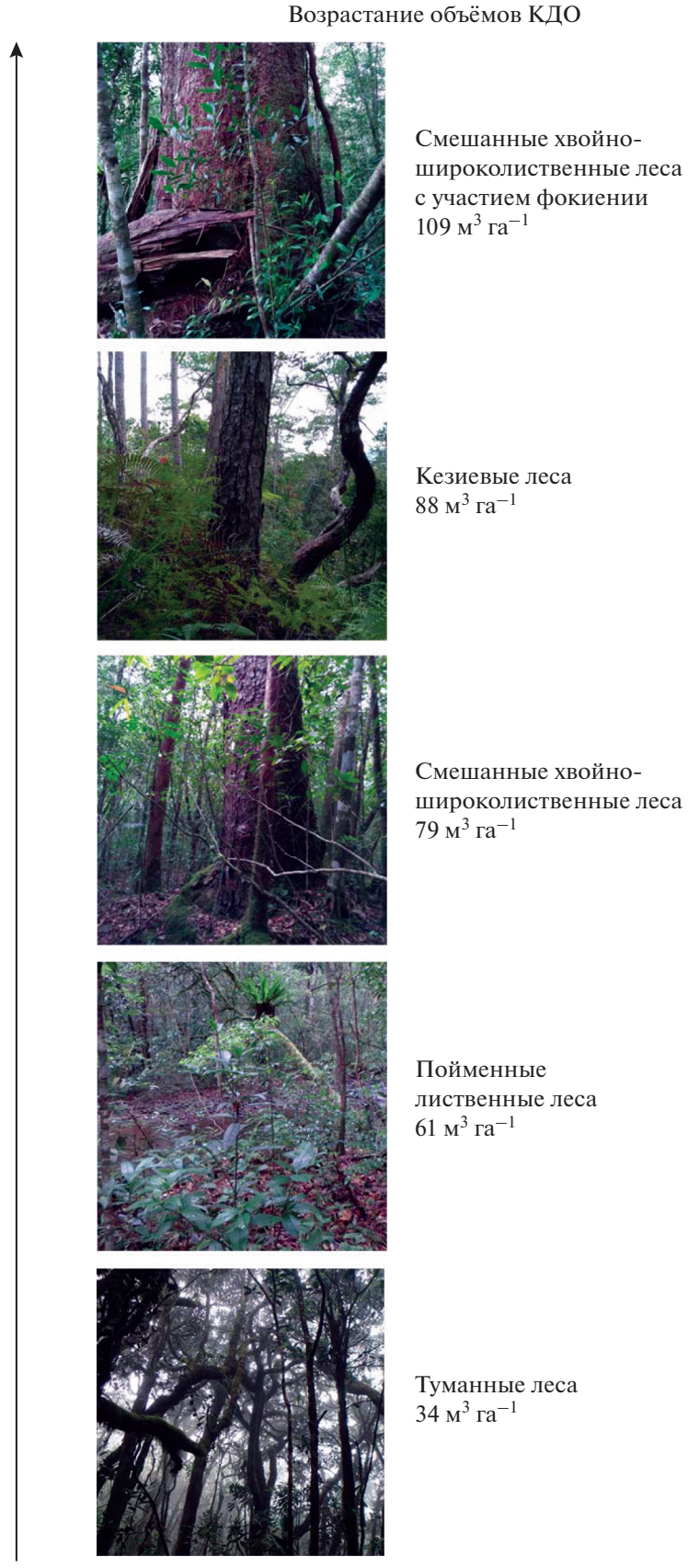

Рис. 2. Изменчивость средних запасов КДО в лесах национального парка Бидуп-Нуйба.

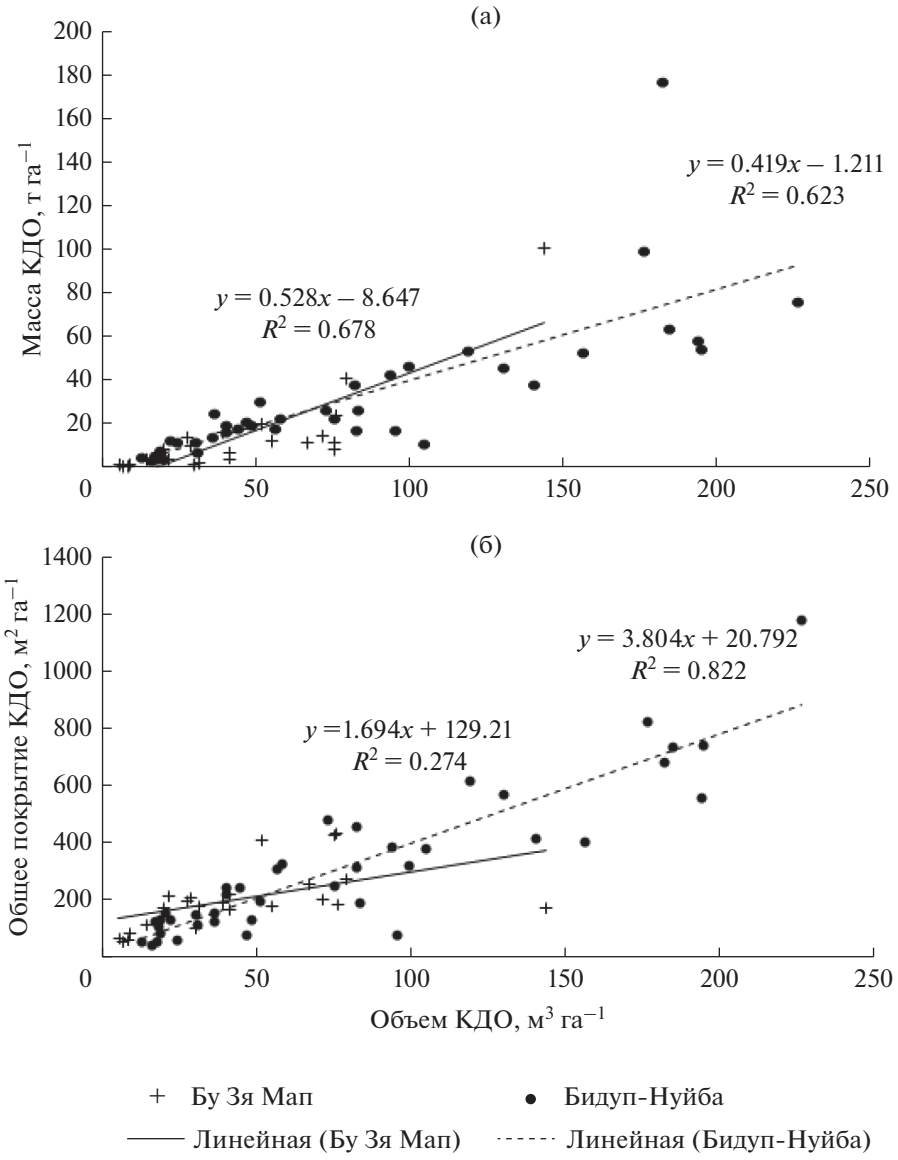

Рис. 3. Связь объема КДО с массой КДО (а) и проективным покрытием (б).

вьев были многоствольными, КДО могли представлять собой часть живого дерева.

Распределение объема КДО по классам разложения характеризовалось колоколообразной формой с максимумами во втором классе разложения. Леса Бу Зя Мапа отличались от лесов Бидуп-Нуйба практически полным отсутствием КДО 5-го класса разложения и более высокой долей КДО 1-го класса разложения (23% в национальном парке Бу Зя Мап в отличие от 10% в национальном парке Бидуп-Нуйба) (рис. 4б).

Преобладание валежа среди категорий КДО и близкая к колоколообразной форма распределения объема КДО по классам разложения дополняет сходство пула КДО тропических низкогорных и горных полидоминантных лесов и таежных разновозрастных ельников. Однако высокая доля ветвей в структуре КДО, в особенности в низкогорных диптерокарповых лесах, отличает КДО тропических лесов от КДО лесов таежного и умеренного пояса. Анализ перечисленных выше сходств и различий в проявлении экологических функций КДО в разных типах тропических лесов, в особенности их роли в круговоротах веществ и биоразнообразии, требует дальнейших исследований.

Активность термитов в национальном парке Бу Зя Мап очень высока. Согласно нашим наблюдениям, 73% всех исследованных объектов КДО подвергалось их воздействию (Shorohova et al., 2021).

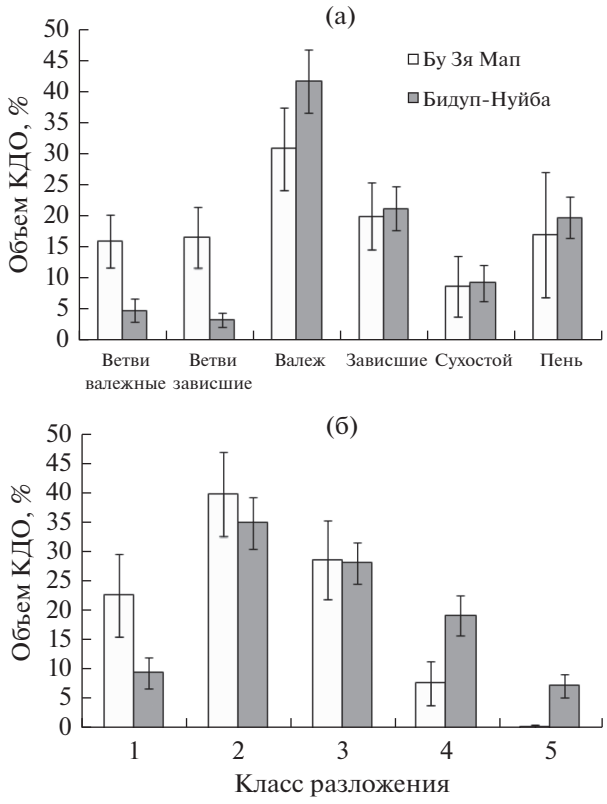

Рис. 4. Распределение объема КДО по категориям субстрата (а) и классам разложения (б). Приведены средние величины и стандартные ошибки.

Процент термитных ходов, частично заполненных почвой, по объему КДО в среднем составлял 32%. Объемная доля древесины, потребляемая термитами в КДО 1-го, 2-го, 3-го и 4-го классов разложения, составила в среднем 15, 32, 38 и 54% соответственно (рис. 5а). Доля древесины, потребляемая термитами, зависела от положения КДО и составляла в среднем 17% для зависших стволов и ветвей, 28% для пней и сухостоя и 49% для валежа и валежных ветвей (рис. 5б).

Микогенный ксилолиз, т.е. разложение древесины, не потребленной термитами, в низкогорных высокоствольных диптерокарповых лесах Бу Зя Мапа проходил исключительно по типу коррозии, случаев деструкции не выявлено. Для изучения причин подобной закономерности необходим анализ видового состава ксилотрофных грибов и их ферментных комплексов. В полидоминантных горных лесах Бидуп-Нуйба ведущую роль в процессах биогенного ксилолиза играют, по-видимому, дереворазрушающие грибы. Активность беспозвоночных отмечена лишь на 3-х процентах исследуемых объектов, которые потребили в среднем 8% объема древесины. Преобладающая часть исследованных КДО (88%) были поражены белой гнилью, 8% – бурой и лишь у 4% встречались участки как белой, так и бурой гнили. Доминирование белой гнили подтверждает важность грибов в процессах деградации лигнина в тропических лесах (Fujii, 2014). Большинство грибов бурой гнили активно участвуют в разложении голосеменных, в то время как грибы белой гнили предпочитают разлагать покрытосеменные (Krah et al., 2018). На наших участках преобладали КДО покрытосеменных видов. Преобладание микогенного пути ксилолиза над зоогенным в лесах Бидуп-Нуйба и высокая активность термитов, потребляющих КДО, в лесах Бу Зя Мапа, по-видимому, являются еще одной причиной почти двукратных различий

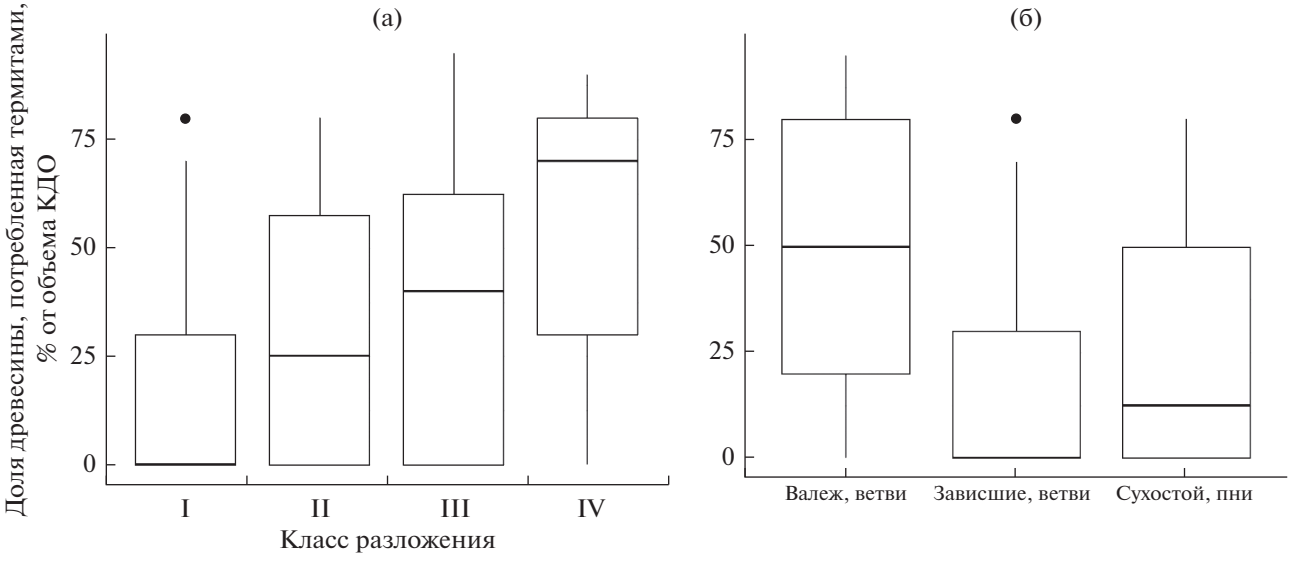

Рис. 5. Доля древесины, потребляемая термитами, в зависимости от класса разложения (а) и категории КДО (б). На графике показаны медианные, максимальные и минимальные значения.

в запасе КДО в двух изучаемых лесных массивах. Медленно разлагающиеся КДО в лесах Бидуп-Нуйба аккумулируются на более длительное время. Полученные результаты позволяют выдвинуть гипотезу о том, что климат и породный состав древостоя определяют пути потери массы КДО в изучаемых тропических лесах Южного Вьетнама.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлены сходства в запасах и размерах КДО в исследуемых муссонных тропических лесах Южного Вьетнама и в коренных таежных ельниках европейской части России с мелкоконтурной оконной динамикой. Преобладание валежа среди категорий КДО и близкая к колоколообразной форма распределения объема КДО по классам разложения дополняют сходство пула КДО тропических низкогорных и горных полидоминантных лесов и таежных разновозрастных ельников. Однако высокая доля ветвей в структуре КДО, в особенности в низкогорных лиственных полидоминантных лесах, отличает КДО тропических лесов от КДО лесов таежного и умеренного пояса.

Полученные результаты создают основу будущих исследований экосистемных функций КДО в муссонных тропических лесах Южного Вьетнама. Относительно высокие запасы КДО указывают на их значительную роль в круговороте основных биогенных элементов. Высокое структурное и породное разнообразие КДО создает множество различных экологических ниш, что позволяет предположить высокое разнообразие ксилофильных сообществ (сообществ, связанных с КДО на всех этапах их разложения). Достаточно высокое проективное покрытие КДО с разнообразными путями потери их массы – потребления беспозвоночными микогенного ксилолиза коррозионного и деструктивного типов определяют их существенную роль в почвообразовательных процессах.

***

Мы благодарим Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр за организацию полевых работ на территории национальных парков Бу Зя Мап и Бидуп-Нуйба.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горбунов Р.В., Горбунова Т.Ю., Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П., Лебедев Я.О., Нгуен Д.Н., Ву М. Особенности формирования элементов радиационного баланса среднегорных тропических лесов южного Вьетнама // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – Природного заповедника РАН. 2019. № 4(12). С. 3–16.

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.

Горбунов Р.В., Кузнецов А.Н., Лебедев Я.О., Горбунова Т.Ю., Котлов И.П., Хой Н.Д. О некоторых особенностях структуры и функционирования горных тропических лесных ландшафтов Центрального Вьетнама и необходимости создания ландшафтноэкологического стационара // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН. 2018. № 3(7). С. 43–67.

Грабовский В.И., Замолодчиков Д.Г. Модели оценки запасов валежа по данным учетов на трансектах // Лесоведение. 2012. № 2. С. 66–73.

Капица Е.А., Шорохова Е.В., Кузнецов А.А. Пул углерода крупных древесных остатков в коренных лесах северо-запада Русской равнины // Лесоведение. 2012. № 5. С. 36–43.

Кузнецов А.Н. Тропический диптерокарповый лес: на примере сомкнутого высокоствольного влажного равнинного диптерокарпового леса массива Ма Да, Южный Вьетнам // РАН, Совместный российско-вьетнамский тропический научно-исследовательский и технологический центр (тропический центр). М.: ГЕОС, 2003. 138 с.

Лебедев Я.О., Горбунов Р.В., Горбунова Т.Ю., Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П., Нгуен Т.В., Бобко Н.И., Капранов С.В. Некоторые особенности геохимических миграций в условиях соподчиненных ландшафтов среднегорных тропических лесов Южного Вьетнама // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – Природного заповедника РАН. 2019. № 3(11). С. 3–16.

Полубояринов О.И. Плотность древесины. М.: Лесная пром-сть, 1976. 159 с.

Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России / Под ред. Заварзина Г.А. М.: Наука, 2007. 315 с.

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. Древесный отпад в коренных лесах Русской равнины // М.: Тов-во КМК, 2011. 122 с.

Тетюхин С.В., Минаев В.Н., Богомолова Л.П. Лесная таксация и лесоустройство. Нормативно-справочные материалы по северо-западу РФ. Санкт-Петербург: ЛТА. 2004. 369 с.

Шеин Е.В. Курс физики почв. М.: Изд-во МГУ, 2005. 432 с.

Chambers J.Q., Higuchi N., Schimel J.P., Ferreira L.V., Melack J.M. Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon // Oecologia. 2000. V. 122. P. 380–388.

Clark D.B., Clark D.A., Brown S., Oberbauer S.F., Veldkamp E. Stocks and flows of coarse woody debris across a tropical rain forest nutrient and topography gradient // Forest Ecology and Management. 2002. V. 164. P. 237–248.

Denslow J.S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity // Annual Review in Ecology and Systematics. 1987. V. 18. P. 431–451.

Fujii K. Soil acidification and adaptations of plants and microorganisms in Bornean tropical forests // Ecol Res. 2014. V. 29. P. 371–381.

Gale N. The aftermath of tree death: coarse woody debris and the topography in four tropical rain forests // Canadian J. Forest Research. 2000. V. 30. P. 1489–1493.

Giardina C.P. Advancing Our Understanding of Woody Debris in Tropical Forests. Ecosystems. 2019. V. 22. P. 1173–1175.

Krah F.S., Bässler C., Heibl C., Soghigian J., Schaefer H., Hibbett D.S. Evolutionary dynamics of host specialization in wood-decay fungi // BMC Evolutionary Biology. 2018. V. 18. 119 p.

Lopes de Gerenyu V.O., Anichkin A.E., Avilov V.K., Kuznetsov A.N., Kurganova I.N. Termites as a factor of spatial differentiation of CO2 fluxes from the soils of monsoon tropical forests in southern Vietnam. Eurasian Soil Science. 2015. V. 48. № 2. P. 208–217.

Magnússon R.I., Tietema A., Cornelissen J.H.C., Hefting M.M., Kalbitz K. Tamm Review: Sequestration of carbon from coarse woody debris in forest soils // Forest Ecology and Management. 2016. V. 377. P. 1–15.

Meriem S., Tjitrosoedirjo S., Kotowska M.M., Hertel D., Triadiati T. Carbon and nitrogen stocks in dead wood of tropical lowland forests as dependent on wood decay stages and land-use intensity. Annals of Forest Research. 2016. V. 59. № 2. P. 299–310.

Moroni M.T., Morris D.M., Shaw C., Stokland J.N., Harmon M.E., Fenton N.J., Merganicová K., Merganic J., Okabe K., Hagemann U. Buried wood: a common yet poorly documented form of deadwood // Ecosystems. 2015. V. 18. P. 605–628.

Palace M., Keller M., Hurtt G., Frolking S. A review of above ground necromass in tropical forests. Tropical forests. 2012. P. 215– 252.

Pfeifer M., Lefebvre V., Turner E., Cusack J., Khoo M., Chey V.K., Peni M., Ewers R.M. Deadwood biomass: an underestimated carbon stock in degraded tropical forests? Environmental Research Letters. 2015. V. 10. № 4. P. 044019.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2013.

Russell M.B., Fraver S., Aakala T., Gove J.H., Woodall C.W., D'Amato A.W., Ducey M.J. Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: A review // Forest Ecology and Management. 2015. V. 350. P. 107–128.

Shorohova E., Kapitsa E., Kuznetsov A., Kuznetsova S., Lopes de Gerenuy V., Kaganov V., Kurganova I. Coarse woody debris density and carbon concentration by decay classes in mixed montane wet tropical forests // Biotropica. 2022 (в печати).

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., Kazartsev I., Romashkin I., Polevoj A., Kushnevskaya H. Tree species traits are the predominant control on the decomposition rate of tree log bark in a mesic old-growth boreal forest // Forest Ecology and Management. 2016. V. 377. P. 36–45.

Shorohova E., Kapitsa E., Kuznetsov A., Kuznetsova S., Lopes de Gerenuy V., Kaganov V., Kurganova I. Decay classes of coarse woody debris in a lowland Dipterocarp forest: implications for volume, density, and carbon estimates // Biotropica. 2021. V. 53. № 3. P. 879–887.

Ståhl G., Ringvall A., Fridman J. Assessment of coarse woody debris – a methodological overview // Ecological Bulletins. 2001. V. 49. P. 57–70.

Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G. Biodiversity in dead wood // Cambrigde Univ. Press. 2012. 509 p.

WRB. World Reference Base for Soil Resources 2014, Update 2015. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps. World Soil Resources Reports. 2014. V. 106. Rome: FAO.

Yoneda T., Tamin R., Ogino K. Dynamics of aboveground big woody organs in a foothill dipterocarp forest, West Sumatra, Indonesia. Ecological Research. 1990. V. 5. № 1. P. 111–130.

Coarse Woody Debris in Monsoon Tropical Forests of Vietnam

Ye. A. Kapitsa[1, *], A. N. Kuznetsov[4, 5], S. P. Kuznetsova[4, 5], V. O. Lopes de Gerenyu[6], V. V. Kaganov[7], I. N. Kurganova[6], Ye. V. Kushnevskaya[1, 8], and Ye. V. Shorohova[1, 2, 3]

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

[2]Forest Research Institute, Karelian Research Centre of the RAS, Pushkinskaya st., 11, Petrozavodsk, 185910 Russia

[3]Natural Resources Institute Finland (Luke), Latokartanonkaari, 9, Helsinki, FI-00790 Finland

[4]Vietnam-Russia Tropical Centre, Nguyen Van Huyen st., Nghia Do, Kaw Zai, Hanoi, Vietnam

[5]Severtsov institute of ecology and evolution, RAS, Leninsky ave., 33, Moscow, 119071 Russia

[6]Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Sciences, RAS, Institutskaya st., 2, Pushchino, Moscow Oblast, 142290 Russia

[7]Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS, Profsoyuznaya st., 84/32, bldg. 14, Moscow, 117997 Russia

[8]Saint Petersburg State University, Universitetskaya emb., 7–9, Saint Petersburg, 199034 Russia

**E-mail: kapitsa@list.ru*

For tropical forests, especially for the forest ecosystems of Southeast Asia, there are only fragmentary estimates of coarse woody debris (CWD) pools and their dynamics. This study examines the stocks and structural

diversity of CWD in forests not affected by commercial felling in the territories of the Bidoup Núi Bà and Bù Gia Mập National Parks of the Republic of Vietnam. In the low-mountain Dipterocarp forests of Bù Gia Mập National Park, the average stock of CWD was almost two times lower than the average stock in the polydominant mountain forests of Bidoup Núi Bà: 44 m^3 ha^{-1} versus 78 m^3 ha^{-1}. The mass of CWD depended linearly on their volume and averaged 24 t ha^{-1}. The projective cover of CWD averaged 269 m^2 ha^{-1}. Snags prevailed among the substrate categories, accounting for 42 and 31% in the Bidoup Núi Bà and Bù Gia Mập forests, respectively. The proportion of large branches in the mountain forests of Bidoup Núi Bà National Park was 8%, while in the low mountain forests of Bù Gia Mập it reached 33% of the CWD volume. Very high termite activity was noted in the Bù Gia Mập National Park – in 73% of the studied CWD items. The percentage of thermite tunnels partially filled with soil was, on average, 32% of the CWD volume. The high projective cover of CWD with various types of mass loss: consumption by invertebrates, white- and brown-rot mycogenic decay suggests a significant role of CWD in the soil-forming processes. Similarities were revealed in the stocks and sizes of CWD in the studied monsoon tropical forests of South Vietnam and in the primary spruce taiga forests of the European part of Russia with fine-scale gap dynamics. The predominance of snags among the CWD categories and the nearly bell-shaped distribution of the CWD volume by decay classes complement the similarity of the CWD pool in tropical low-mountain and mountainous polydominant forests with uneven-aged spruce taiga forests. However a high proportion of branches in the structure of CWD, especially in low-mountain deciduous polydominant forests distinguishes the CWD in tropical forests from the CWD in boreal and temperate forests.

Keywords: woody detritus, *logs*, *deadwood*, *snags*, *fallen branches*, *decay*, *fragmentation*, *decomposition*, *termites.*

Acknowledgements: The study has been conducted within the framework of State contracts with the Forest Research Institute, Karelian Research Centre of the RAS and the Pushchino Scientific Centre of the RAS.

REFERENCES

Chambers J.Q., Higuchi N., Schimel J.P., Ferreira L.V., Melack J.M., Decomposition and carbon cycling of dead trees in tropical forests of the central Amazon, *Oecologia*, 2000, Vol. 122, pp. 380–388.

Clark D.B., Clark D.A., Brown S., Oberbauer S.F., Veldkamp E., Stocks and flows of coarse woody debris across a tropical rain forest nutrient and topography gradient, *Forest Ecology and Management*, 2002, Vol. 164, pp. 237–248.

Denslow J.S., Tropical rainforest gaps and tree species diversity, *Annual Review in Ecology and Systematics*, 1987, Vol. 18, pp. 431–451.

Fujii K., Soil acidification and adaptations of plants and microorganisms in Bornean tropical forests, *Ecol Res.*, 2014, Vol. 29, pp. 371–381.

Gale N., The aftermath of tree death: coarse woody debris and the topography in four tropical rain forests, *Canadian J. Forest Research*, 2000, Vol. 30, pp. 1489–1493.

Giardina C.P., Advancing Our Understanding of Woody Debris in Tropical Forests, *Ecosystems*, 2019, Vol. 22, pp. 1173–1175.

Gorbunov R.V., Gorbunova T.Y., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P., Lebedev Y.O., Nguen D.N., Vu M., Osobennosti formirovaniya elementov radiatsionnogo balansa srednegornykh tropicheskikh lesov yuzhnogo V'etnama (Peculiarities of formation of radiation balance elements in the mid-mountain tropical forests of Southern Vietnam), *Trudy Karadagskoi nauchnoi stantsii imeni T.I. Vyazemskogo – Prirodnogo zapovednika RAN*, 2019, No. 4(12), pp. 3–16.

Gorbunov R.V., Kuznetsov A.N., Lebedev Y.O., Gorbunova T.Y., Kotlov I.P., Khoi N.D., O nekotorykh osobennostyakh struktury i funktsionirovaniya gornykh tropicheskikh lesnykh landshaftov Tsentral'nogo V'etnama i neobkhodimosti sozdaniya landshaftnoekologicheskogo statsionara (About some peculiarities of structure and functioning of mountain tropical forest landscapes of Central Vietnam and necessity of creation of landscape-ecological stationary), *Trudy Karadagskoi nauchnoi stantsii im. T.I. Vyazemskogo – prirodnogo zapovednika RAN*, 2018, No. 3(7), pp. 43–67.

Grabovskii V.I., Zamolodchikov D.G., Modeli otsenki zapasov valezha po dannym uchetov na transektakh (Models of estimating the stocks of fallen logs according to data obtained on transects), *Lesovedenie*, 2012, No. 2, pp. 66–73.

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 (Coarse woody 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., Shorohova E.V., Kuznetsov A.A., Pul ugleroda krupnykh drevesnykh ostatkov v korennykh lesakh severo-zapada Russkoi ravniny (Carbon pool of coarse woody debris in primeval forests of the Northwestern Russian Plain), *Lesovedenie*, 2012, No. 5, pp. 36–43.

Krah F.S., Bässler C., Heibl C., Soghigian J., Schaefer H., Hibbett D.S., Evolutionary dynamics of host specialization in wood-decay fungi, *BMC Evolutionary Biology*, 2018, Vol. 18, 119 p.

Kuznetsov A.N., *Tropicheskii dipterokarpovyi les: na primere somknutogo vysokostvol'nogo vlazhnogo ravninnogo dipterokarpovogo lesa massiva Ma Da, Yuzhnyi V'etnam* (Tropical Dipterocarp forest: a closed-canopy moist lowland Dipterocarp forest landscape Ma Da, South Vietnam), Moscow: GEOS, 2003, 138 p.

Lebedev Y.O., Gorbunov R.V., Gorbunova T.Y., Kuznetsov A.N., Kuznetsova S.P., Nguen T.V., Bobko N.I., Kapranov S.V., Nekotorye osobennosti geokhimicheskikh migratsii v usloviyakh sopodchinennykh landshaftov srednegornykh tropicheskikh lesov Yuzhnogo V'etnama (Peculiarities of formation of radiation balance elements in the mid-mountain tropical forests of Southern Vietnam), *Trudy Karadagskoi nauchnoi stantsii im. T.I. Vyazemskogo – Prirodnogo zapovednika RAN*, 2019, No. 3(11), pp. 3–16.

Lopes de Gerenyu V.O., Anichkin A.E., Avilov V.K., Kuznetsov A.N., Kurganova I.N., Termites as a factor of spatial differentiation of CO2 fluxes from the soils of mon-

soon tropical forests in southern Vietnam, *Eurasian Soil Science*, 2015, Vol. 48, No. 2, pp. 208–217.

Magnússon R.I., Tietema A., Cornelissen J.H.C., Hefting M.M., Kalbitz K., Tamm Review: Sequestration of carbon from coarse woody debris in forest soils, *Forest Ecology and Management*, 2016, Vol. 377, pp. 1–15.

Meriem S., Tjitrosoedirjo S., Kotowska M.M., Hertel D., Triadiati T., Carbon and nitrogen stocks in dead wood of tropical lowland forests as dependent on wood decay stages and land-use intensity, *Annals of Forest Research*, 2016, Vol. 59, No. 2, pp. 299–310.

Moroni M.T., Morris D.M., Shaw C., Stokland J.N., Harmon M.E., Fenton N.J., Merganicová K., Merganic J., Okabe K., Hagemann U., Buried wood: a common yet poorly documented form of deadwood, *Ecosystems*, 2015, Vol. 18, pp. 605–628.

Palace M., Keller M., Hurtt G., Frolking S., A review of above ground necromass in tropical forests, *Tropical forests*, 2012, pp. 215–252.

Pfeifer M., Lefebvre V., Turner E., Cusack J., Khoo M., Chey V.K., Peni M., Ewers R.M., Deadwood biomass: an underestimated carbon stock in degraded tropical forests?, Environmental Research Letters, 2015, Vol. 10, No. 4, pp. 044019.

Poluboyarinov O.I., *Plotnost' drevesiny* (The density of wood), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1976, 159 p.

Puly i potoki ugleroda v nazemnykh ekosistemakh Rossii, (Pools and fluxes of carbon in terrestrial ecosystems of Russia), Moscow: Nauka, 2007, 315 p.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2013.

Russell M.B., Fraver S., Aakala T., Gove J.H., Woodall C.W., D'Amato A.W., Ducey M.J., Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: A review, *Forest Ecology and Management*, 2015, Vol. 350, pp. 107–128.

Shein E.V., *Kurs fiziki pochv* (The course on soil physics), Moscow: Izd-vo Mosk. un-ta, 2005, 432 p.

Shorohova E., Kapitsa E., Kazartsev I., Romashkin I., Polevoj A., Kushnevskaya H., Tree species traits are the predominant control on the decomposition rate of tree log bark in a mesic old-growth boreal forest, *Forest Ecology and Management*, 2016, Vol. 377, pp. 36–45.

Shorohova E., Kapitsa E., Kuznetsov A., Kuznetsova S., Lopes de Gerenuy V., Kaganov V., Kurganova I., Coarse woody debris density and carbon concentration by decay classes in mixed montane wet tropical forests, *Biotropica*, 2022 (in press).

Shorohova E., Kapitsa E., Kuznetsov A., Kuznetsova S., Lopes de Gerenuy V., Kaganov V., Kurganova I., Decay classes of coarse woody debris in a lowland Dipterocarp forest: implications for volume, density, and carbon estimates, *Biotropica*, 2021, Vol. 53, No. 3, pp. 879–887.

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 J. Forest Research*, 2016, Vol. 135, pp. 593–606.

Solov'ev V.A., Mikogennyi ksiloliz, ego ekologicheskoe i tekhnologicheskoe znachenie (Mycogenic xylolysis, its ecological and technological importance), In: *Nauchnye osnovy ustoichivosti lesov k derevorazrushayushchim gribam* (Scientific grounds of forest resistance to wood-decaying fungi), Moscow: Nauka, 1992, pp. 140–171.

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

Stokland J.N., Siitonen J., Jonsson B.G., Biodiversity in dead wood, Cambrigde Univ. Press., 2012, 509 p.

Storozhenko V.G., *Drevesnyi otpad v korennykh lesakh Russkoi ravniny* (Woody debris in primary forests of the East European plain), Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdanii KMK, 2011, 122 p.

Tetyukhin S.V., Minaev V.N., Bogomolova L.P., *Lesnaya taksatsiya i lesoustroistvo. Normativno-spravochnye materialy po severo-zapadu RF* (Forest mensuration and forest management. Regulatory and reference materials for the northwest of the Russian Federation), Saint Petersburg: LTA, 2004, 369 p.

WRB. World Reference Base for Soil Resources 2014, Update 2015. International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps, World Soil Resources Reports, 2014, Vol. 106, Rome: FAO.

Yoneda T., Tamin R., Ogino K., Dynamics of aboveground big woody organs in a foothill dipterocarp forest, West Sumatra, Indonesia. *Ecological Research*, 1990, Vol. 5, No. 1, pp. 111–130.

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.