

Научная статья
УДК 630*181.9, 631.4
doi: 10.17223/19988591/62/2

Динамика запасов биофильных элементов в валеже и почве после массового ветровала в широколиственном лесу на флювиогляциальных песках

Лариса Геннадьевна Ханина¹, Максим Викторович Бобровский²,
Вадим Эдуардович Смирнов³

^{1,3} *Институт математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики им. М.В. Келдыша Российской академии наук, Пуцзино, Россия*

² *Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ Российской академии наук, Пуцзино, Россия*

³ *Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук, Москва, Россия*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-8937-5938>, khanina.larisa@gmail.com

² <https://orcid.org/0000-0002-3379-368X>, maxim.bobrovsky@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0003-4918-3939>, vesmirmov@gmail.com

Аннотация. Вклад древесного детрита в циклы биофильных элементов широкого спектра лесных экосистем плохо изучен, хотя эта тема весьма актуальна в связи с задачами углеродного регулирования экономики. В работе оценена динамика углерода, азота, кальция, калия, магния и фосфора в лежащих стволах и гумусовых горизонтах дерново-подзолов на флювиогляциальных песках через 14 лет после массового ветровала в полидоминантном широколиственном лесу. Выявлено снижение объема валежа в 1,5 раза при уменьшении запасов элементов в валеже в 1,7–2,5 (для N, Mg и K) и 2,7–3,5 раза (для C, P и Ca). Наблюдалось увеличение доли запасов элементов, содержащихся в валеже рингопорных видов (дуб, ясень, вяз), на фоне снижения их доли в валеже диффузнопорных видов (осина, береза, липа, клен). Состояние почв в отношении запасов анализируемых элементов оценено как стабильное при значимом уменьшении отношения C/N с 14 в фоновом лесу до 12 на ветровальном участке.

Ключевые слова: крупные древесные остатки, деструкция валежа, элементный состав древесины, дерново-подзолы, органическое вещество почвы, углеродное регулирование

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 22-24-01063).

Благодарности: авторы благодарят администрацию заповедника «Калужские засеки» за помощь в организации полевых работ, а также И.В. Жмайлова, М.Н. Стаменова и Д.А. Куприянова за помощь в сборе полевого материала.

Для цитирования: Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Смирнов В.Э. Динамика запасов биофильных элементов в валеже и почве после массового ветровала в широколиственном лесу на флювиогляциальных песках // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 62. С. 29–52. doi: 10.17223/19988591/62/2

Original article

doi: 10.17223/19988591/62/2

Dynamics of Element Stocks in Deadwood and Soil After a Mass Windthrow in a Broad-Leaved Forest on Sandy Soils

Larisa G. Khanina¹, Maxim V. Bobrovsky², Vadim E. Smirnov³

^{1,3} *Institute of Mathematical Problems of Biology of RAS – branch of the M.V. Keldysh Institute of Applied Mathematics of RAS, Pushchino, Russian Federation*

² *Institute of Physico-Chemical and Biological Problems in Soil Sciences of RAS, PSCBR RAS, Pushchino, Russian Federation*

³ *Center for Forest Ecology and Productivity of RAS, Moscow, Russian Federation*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-8937-5938>, khanina.larisa@gmail.com

² <https://orcid.org/0000-0002-3379-368X>, maxim.bobrovsky@gmail.com

³ <https://orcid.org/0000-0003-4918-3939>, vesmirnov@gmail.com

Summary. Mass windthrow leads to a sharp increase in the stocks of woody detritus in forest ecosystems. Although highly relevant in connection with the tasks of carbon regulation of the economy, contributions of wood detritus to element cycles are poorly studied. The aim of this study was to estimate the dynamics of carbon, nitrogen, calcium, potassium, magnesium, and phosphorus in downed trunks and humus soil horizon of Podzols and Arenosols, 14 years after a mass windthrow in a mesic broad-leaved forest located in the Kaluzhskie Zaseki State Nature Reserve (Russia, Kaluga Region).

At the 2006 windthrow area (53°30'N, 35°35'E), deadwood stocks were evaluated on transects in 2010 and 2020. In 2020, 167 samples at 5 decomposition stages were collected from 49 fallen logs and 24 standing live trees of seven species: *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Fraxinus excelsior*, *Populus tremula*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, and *Picea abies*. Sixty-two paired soil samples were collected from the upper 5 cm of soil beneath the overlying trunks of trees of different species and next to the trunks, and 10 soil samples were collected in the forest surrounding the windthrow area.

The volume of deadwood decreased by 1.5 times and the stocks of elements in deadwood decreased by 1.7-2.5 times (for N, Mg and K) and 2.7-3.5 times (for C, P and Ca) over 14 years after the windthrow (See Table 3). There was an increase in the proportion of element stocks contained in the deadwood of ring-porous species (*Quercus*, *Fraxinus*, and *Ulmus*), against a decrease in their proportion in the deadwood of diffuse-porous species (*Populus*, *Betula*, *Tilia*, and *Acer*). The state of soils with respect to the analysed elements was assessed as stable, with a significant decrease in the C/N ratio from 14 in the surrounding forest to 12 in the windthrow area (See Table 4).

Total stocks of elements both in deadwood and soil 14 years after a windthrow decreased not so much as their stock in deadwood: C, Ca and K by 2 times, N and Mg by 10 and 20%, respectively. Before the windthrow, the tree trunks had contained about 80% of total C stock and 20% of total N stock; after 14 years, these values decreased to 60% and 15% in lying trunks (See Fig. 3). In general, 14 years after the windthrow, the stocks of total N, mobile forms of Ca and Mg were higher in soil than in deadwood, and deadwood remained the main store of C, P and K.

Our study has shown that windthrows (including the mass ones) are important elements in the natural dynamics of forest ecosystems. A joint study of the processes of deadwood decomposition and the dynamics of soil characteristics, changes in the content and stocks of elements in wood, which pass into mobile forms of the soil stock in the process of wood decay, allows us to assess the quality of forests performing their ecosystem functions, such as regulating and supporting. The difference in the rate of loss of carbon and other elements by diffuse-porous and ring-porous tree species must

be taken into account in forest management aiming to regulate carbon in economy – planting of ring-porous species and preservation of their deadwood contribute to a relatively long-term deposition of carbon.

The article contains 3 Figures, 5 Tables, and 56 References.

Keywords: coarse woody debris, wood decay, deadwood decomposition, wood elements composition, soil organic matter, carbon regulation

Funding: This work was supported by the Russian Science Foundation, project No 22-24-01063.

Acknowledgments: Authors thank the administration of the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve for their help in organising the fieldwork, as well as Ivan V. Zhmaylov, Miroslav N. Stamenov, and Dmitry A. Kupriyanov for their help in collecting field data.

For citation: Khanina LG, Bobrovsky MV, Smirnov VE. Dynamics of Element Stocks in Deadwood and Soil After a Mass Windthrow in a Broad-Leaved Forest on Sandy Soils. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;62:29-52. doi: 10.17223/19988591/62/2

Введение

Ветровалы – падение деревьев в лесу – природное нарушение, происходящее, как правило, в результате сильных порывов ветра. Массовые ветровалы приводят к резкому увеличению запасов древесного детрита. При этом оценки вкладов древесного детрита в циклы биофильных элементов, общий баланс углерода, запас органического вещества почвы весьма противоречивы [1–5]. Ветровалы в равнинных широколиственных лесах Европы изучены довольно слабо, что отчасти является следствием относительной редкости этих лесов в настоящее время. Однако в условиях потепления климата площадь широколиственных лесов может заметно увеличиваться [6], что определяет особую важность и актуальность их изучения. Целью работы являлась оценка динамики биофильных элементов – углерода, азота, кальция, калия, фосфора и магния в валеже и минеральной почве через 14 лет после массового ветровала в мезофитном широколиственном лесу, расположенном в экотопе флювиогляциальных песков.

Материалы и методы

Исследование проводили в государственном природном заповеднике «Калужские засеки», находящемся в восточноевропейском регионе зоны широколиственных лесов [7]. Заповедник расположен в северо-западной части Среднерусской возвышенности. Рельеф эрозионный, образован пологохолмистым покровом ледниковой морены; преобладающие высоты 150–250 м н.у.м. [8]. Среднегодовая температура на ближайшей метеорологической станции Сухиничи с 1991 по 2020 г. составила 5,9 °С, а с 2006 по 2020 г. – 6,3 °С [9]. Среднегодовое количество осадков с устранением систематических погрешностей осадкомерных приборов с 1991 по 2015 г. составило 662 мм [10]. Массовый ветровал произошел на южном участке заповедника

летом 2006 г.; ветровал идентифицирован под номером 246 в спутниковой базе данных по лесным ветровалам европейской части России [11]. М.В. Бобровский и М.Н. Стаменов [12] определили, что ветровалом поврежден 291 участок площадью от 0,04 до 51 га; общая площадь поврежденных лесов 285 га. Лесохозяйственные мероприятия после ветровала в заповеднике не проводились.

Полевые исследования выполняли в 2020 г. на пробной площади 1 [12, табл. 1], заложенной в 2010 г. на участке массового ветровала у деревни Ягодное (53°30'N, 35°35'E); размер участка ветровала 9 га. До ветровала участок представлял собой осиново-широколиственный лес с участием дуба, клена, липы и ели. В 1999 г., по данным лесоустройства, возраст деревьев первого яруса составлял от 50 до 95 лет [12]. Почвы – дерново-подзолы на флювиогляциальных песках (Podzol и Arenosol по классификации WRB [13]).

Полевые исследования включали: 1) переучет валежа (лежащих стволов с диаметром ≥ 5 см) на трансектах, заложенных в 2010 г.; 2) отбор образцов древесины на 5 стадиях разложения из лежащих стволов и на нулевой стадии из стоящих живых деревьев и 3) отбор почвенных проб на массовом ветровале и вне участка ветровала.

Валеж был учтен на 7 трансектах, ориентированных перпендикулярно основному направлению падения деревьев; каждая по 20 м. В точке пересечения трансекты фиксировали вид упавшего дерева, его диаметр и стадию разложения. Последнюю определяли по методу падающего ножа в соответствии с разработанной ранее методикой [14] и с модификациями, предложенными для широколиственных видов [15], а также отдельной диагностикой стадий разложения для участков ствола и для образцов древесины (табл. 1). Образцы отбирали из валежа 7 видов лиственных деревьев: клен остролистный (*Acer platanoides* L.), береза повислая (*Betula pendula* Ehrh.), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.), осина европейская (*Populus tremula* L.), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.) и вяз шершавый (*Ulmus glabra* Huds.), а также одного хвойного вида дерева ель европейская (*Picea abies* (L.) Karst.). Образцы были взяты без коры с поперечных спилов лежащих стволов не менее чем в трехкратной повторности на вид и стадию разложения (143 образца из 49 лежащих стволов). Образцы на последней стадии отбирали в цилиндрический бюкс путем накрывания субстрата и смещения его на твердую поверхность. Контрольные образцы на нулевой стадии разложения были взяты с помощью торцевой фрезы из 24 стоящих живых деревьев тех же видов. Объем всех образцов фиксировался. Подробная информация о стволах валежин и живых деревьев приведена в работе [17] (см. табл. 1).

На участке ветровала собрано 62 парных почвенных образца из верхних 5 см горизонта А: под лежащими стволами деревьев разных видов и рядом со стволами (не менее чем в трехкратной повторности на вид дерева). Десять контрольных смешанных образцов почвы собраны методом конверта вне ветровального участка, в лесу, окружающем ветровал. В месте отбора образцов определена мощность горизонта А почвенным буром.

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Характеристики стадий разложения древесины (из [14, 15] с модификациями)
 [Scale used for rating log sections and wood samples into different stages of wood decay
 (from [14, 15] with modifications)]

Стадия раз- ложения [Decay stage]	Характеристики участка ствола [Log section characteristics]	Характеристики образца [Wood sample characteristics]
1	Древесина твердая; нож проникает только на несколько миллиметров [Wood hard; pushed knife penetrates only a few mm into wood]	
	Кора почти не повреждена [Bark ± intact]	
2	Древесина довольно твердая; нож проникает на 1–2 см [Wood fairly hard; knife penetrates ca. 1-2 cm into wood]	
	Кора обычно присутствует, местами начинает отваливаться [Bark is usually present; it begins to break down in spots]	
3	Древесина довольно мягкая; нож проникает на 3–5 см; есть небольшие разложившиеся фрагменты [Wood fairly soft; knife penetrates ca. 3-5 cm into wood; small decomposed patches]	
	Верхняя часть ствола сохраняет твердые участки. На нижней части ствола кора в основном отсутствует [Upper trunk with distinctly harder areas. Bark mostly absent on lower trunk]	Образец можно резать ножом [The sample can be cut with a knife]
4	Древесина мягкая; лезвие ножа полностью входит в древесину; древесина связная, но при поднятии рассыпается [Wood soft; knife blade fully penetrates into wood; wood is cohesive, but when lifted, falls apart]	
	Ствол в целом держит форму; в ос- новном без коры; небольшие фраг- менты коры сохранены на верхней части ствола [Trunk keeps its shape; usually without bark; only small patches left in upper trunk]	Образец держит форму, но часто распадается при извлечении; легко режется ножом [Sample keeps its shape, but often falls apart when taken out; easy to cut with a knife]
5	Древесина очень мягкая, слабо связная, легко распадается на мелкие фрагменты [Wood very soft and disintegrates easily between fingers]	
	Ствол значительно уменьшился, потерял форму [Trunk considerably shrunken; its shape is lost]	Для отбора образца требуется пинцет или ложка [Tweezers or a spoon are required to take the sample]

В лаборатории образцы древесины были высушены в сушильном шкафу при температуре 60 °С в течение 96 ч (до прекращения потерь в массе) и взвешены. Объемная плотность была рассчитана путем деления сухой массы на объем свежего образца. После измельчения образцов проводили определение содержания (концентрации) элементов: содержания С и N (%) были определены на автоматическом CHNS-анализаторе; Са, К, Mg и Р (мг кг⁻¹ сухой массы) – методом атомно-абсорбционной спектрометрии (ICP-OES). Массовую концентрацию элемента (г м⁻³) рассчитывали путем умножения массовой доли элемента на плотность образца. Запасы элементов на участке ветровала в валеже (кг га⁻¹) оценивали на основе его объема

($\text{м}^3 \text{га}^{-1}$), измеренного на трансектах. Для этого объем валежа, распределенный по видам и стадиям разложения, умножали на среднюю массовую концентрацию элемента, определенную для соответствующего вида соответствующей стадии разложения [16, 17]. Объем валежа ($\text{м}^3 \text{га}^{-1}$) получали путем умножения суммарной площади поперечных сечений отмеченных на трансектах лежащих и зависших стволов на 10^4 м^2 (1 гектар) и делили на 140 – суммарную длину трансект, умноженную на условную ширину трансекты 1 м. Для оценки динамики запасов использовали данные по трансектам 2010 и 2020 гг. Запас элементов в древостое в 2006 г. определяли по объему валежа на трансектах 2010 г. [12], умноженному на массовую концентрацию соответствующего элемента, определенную для живых деревьев. Исходили из предположений, что деревья падали живыми, и объем упавших стволов не сильно изменился за первые 4 года после ветровала [12, 18]. При расчетах дополнительно различали диффузнопорные (*Acer*, *Betula*, *Populus*, *Tilia*) и рингопорные виды (*Fraxinus*, *Quercus*, *Ulmus*) отдела Angiospermae [19]. У видов первой группы сосуды достаточно однородны по диаметру и равномерно распределены в древесине, а у видов второй группы в древесине различаются более крупные сосуды, формирующиеся в начале вегетационного сезона, и более мелкие, формирующиеся летом и осенью [20, 21]. Как показали наши предыдущие исследования, виды этих групп различаются по скорости разложения валежа [17]: она выше у диффузнопорных видов.

Почвенные образцы были высушены до воздушно-сухого состояния и просеяны через сито с диаметром ячеек 0,25; 1 и 2 мм. Для каждого образца были определены плотность сложения, содержания подвижных форм фосфора и калия (P_2O_5 и K_2O фотометрически по Кирсанову), содержание обменных катионов Ca^{2+} и Mg^{2+} [22], содержание углерода и азота (CHNS-анализатор). С целью дополнительной характеристики почвы были также определены pH (водный) и гранулометрический состав методом пипетки с обработкой пирофосфатом натрия [23]. Запасы элементов в минеральной почве (С и N валовые; Р, К, Са и Mg подвижные) оценивали путем умножения доли каждого элемента на плотность образца и на мощность горизонта А. Массовые доли (%) подвижных Са и Mg рассчитывали путем умножения числа миллимолей эквивалентов в 100 г почвы на молярную массу эквивалента (0,02 и 0,012 г ммоль⁻¹ соответственно); массовые доли (мг кг⁻¹) подвижных Р и К рассчитывали через их оксиды путем умножения содержания оксидов в вытяжке на массовые доли элементов (0,44 и 0,83 соответственно) [24]. Динамику почвенных характеристик оценивали путем сравнения содержания и запаса элементов в почвах на участке ветровала и в фоновых почвах, последние предполагали неизменившимися за 14 лет после ветровала.

Статистический анализ выполняли в среде R [25] путем проведения серии однофакторных дисперсионных анализов и оценки ν -критерия [26]. В качестве факторов, влияющих на запас элементов и свойства почвы, рассматривали место взятия пробы (биотоп) – под / рядом с валежом / вне ветровала,

и вид упавшего дерева. Однородность дисперсий проверяли с помощью критерия Левина.

Результаты исследования и обсуждение

Анализ показал, что за 14 лет в ходе деструкции средняя плотность древесины уменьшилась почти в 10 раз относительно исходных значений: от $465 \pm 26 \text{ кг м}^{-3}$ (стандартная ошибка здесь и далее, если не оговорено иначе) у живых деревьев до $53 \pm 3 \text{ кг м}^{-3}$ на пятой стадии разложения. Для обсуждаемых биофильных элементов виды деревьев значительно различались по содержанию и массовой концентрации Mg, Ca, K, а также массовой концентрации N и содержанию C (R^2 от 36 до 15%, $p < 0,001$). Содержание и массовая концентрация Mg были максимальны у клена остролистного и массовая концентрация – у вяза; минимальны оба показателя были у ели и дуба. Минимальные значения Ca также наблюдались у ели и дуба; максимальные значения массовой концентрации – у вяза. Для K максимальные значения были у вяза, а минимальные – у ели; кроме того, у липы содержание K было значительно выше общего среднего значения. Массовая концентрация N была также максимальна у вяза, а минимальна у ели. Содержание C было значительно выше у липы и ели. Стадии разложения древесины были значимым фактором вариации для содержания N, P и Ca (R^2 от 45 до 16%, $p < 0,001$), которые значительно увеличивались на пятой стадии, и тренд был преимущественно линейным, за исключением P, для которого наиболее значимым был квадратичный тренд. Содержание C варьировало между 41 и 52%, по стадиям значительно не менялось и в среднем составляло $45,8 \pm 0,2\%$. N% изменялся от $0,2 \pm 0,02\%$ на начальной стадии до $0,9 \pm 0,08\%$ на пятой стадии. Отношение C/N варьировало от 829 (ель, нулевая стадия) до 16 (вяз, пятая стадия) со средними значениями 286 ± 30 и 75 ± 8 на начальной и последней стадиях соответственно. Массовая концентрация элементов в ходе разложения сначала, как правило, росла, потом уменьшалась по мере потери массы древесины; наиболее яркое возрастание концентраций наблюдалось для Mg, Ca и N (табл. 2).

Переучет валежа на трансектах (рис. 1) показал, что за 14 лет после массового ветровала наблюдалось снижение объема валежа в 1,5 раза (с 463 до $317 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$) при снижении запасов углерода и азота в 2,7 и 1,7 раза; магния, калия, фосфора и кальция в 1,9; 2,5; 3,4 и 3,5 раза соответственно (табл. 3). Следует отметить, что на трансектах, заложенных в 2010 г., отсутствовал валеж ели, но присутствовал валеж всех других семи видов, встречающихся на участке ветровала. Из них диффузнопорные виды (береза, осина, липа и клен) в 2006 г. содержали в среднем 80% анализируемых биофильных элементов от их запасов в живых деревьях, а в 2020 г. – 70%. Наиболее сильно уменьшились доли азота, углерода и кальция, содержащиеся в диффузнопорных видах. Соответственно, вырос вклад рингопорных видов (дуба, ясеня и вяза) в запасы анализируемых элементов в валеже.

Массовые концентрации элементов (г м⁻³) в древесное (стадия 0) и валеже разных стадий разложения: среднее значение (ср.) и стандартное отклонение (с.о.)

[Mass concentrations of elements (g cm⁻³) in living wood (stage 0) and dead wood of different decay stages: mean value and standard deviation, SD]

Виды [Species]	Стадии [Stages]	C		N		Ca		K		Mg		P	
		ср. [mean]	с.о. [SD]										
<i>Acer platanoides</i>	0	254 412	40 344	657,5	217,2	639,4	121,8	496,9	41,3	59,9	11,9	52,0	1,3
	1	199 798	26 051	721,9	117,7	1770,6	624,3	448,2	489,7	383,8	98,9	40,1	15,6
	2	124 769	30 296	873,0	395,2	2218,4	492,0	266,7	285,1	274,6	72,6	43,4	38,3
	3	54 556	6 380	905,9	632,3	558,4	288,5	287,9	74,0	145,9	135,9	35,4	29,2
	4	32 811	4 524	315,0	53,4	430,9	177,4	103,6	64,1	32,2	2,0	23,2	6,0
<i>Betula pendula</i>	5	17 522	1 234	290,3	159,3	744,7	NA	13,4	NA	24,2	NA	13,3	NA
	0	196 196	9 584	734,4	145,4	492,4	310,7	318,0	90,2	67,0	20,0	60,6	33,4
	1	173 290	14 654	1 131,3	544,6	675,7	260,6	529,0	198,0	126,3	73,3	86,1	30,8
	2	125 818	13 064	918,9	387,9	856,4	18,5	472,9	6,0	118,7	4,7	40,2	23,5
	3	97 223	7 830	974,9	768,8	813,3	165,5	355,3	205,6	85,8	15,2	34,0	35,7
<i>Fraxinus excelsior</i>	4	48 010	8 042	669,5	197,4	1150,2	257,5	63,2	4,8	110,6	75,6	50,1	1,0
	5	28 305	2 434	722,7	377,9	557,0	380,0	68,3	44,9	38,8	34,1	24,8	5,9
	0	294 840	29 475	1 229,2	229,3	9275,1	1664,0	1545,9	625,0	253,4	25,6	223,1	28,7
	1	178 262	24 236	967,4	316,0	733,3	419,1	350,8	114,4	101,8	25,4	31,7	4,9
	2	104 952	7 254	671,2	105,7	550,9	239,7	126,6	45,0	36,2	17,9	22,5	17,7
<i>Picea abies</i>	3	77 628	4 732	596,6	112,8	302,1	103,4	66,3	21,0	30,6	16,4	25,1	0,2
	4	43 313	6 734	445,1	313,5	183,9	35,9	27,1	12,7	12,4	6,1	7,7	5,8
	5	31 256	2 371	481,7	313,5	157,1	27,6	25,1	15,2	9,4	6,2	8,6	6,9
	0	142 955	6 181	401,8	222,4	1 251,2	1 521,3	1 643,2	1 800,9	111,1	131,0	1062,9	1448,8
	1	160 802	6 337	710,3	401,3	308,2	3,4	118,6	9,8	28,4	6,9	24,7	11,6
<i>Picea abies</i>	2	110 374	12 980	317,2	97,5	266,7	28,9	27,2	12,1	21,0	1,1	5,9	5,2
	3	81 922	8 581	292,2	105,7	204,5	118,8	40,9	21,5	17,1	3,6	13,3	8,9
	4	51 773	12 851	341,0	174,3	221,4	13,2	70,6	2,6	24,4	1,9	22,2	11,8
	5	23 368	6 079	251,0	127,4	146,1	63,6	16,8	7,5	20,3	11,5	11,4	4,9

	0	148 947	45 479	1002,1	447,4	1307,9	1585,9	557,7	393,5	97,0	56,9	187,6	217,3
<i>Populus tremula</i>	1	166 628	21 019	368,7	123,8	899,9	86,0	364,5	117,1	83,0	60,7	19,5	2,5
	2	94 133	25 301	590,0	312,8	1249,3	900,0	542,5	646,2	174,9	107,3	66,4	73,8
	3	56 016	7 847	705,7	253,3	365,9	53,4	93,0	51,2	34,0	12,4	25,3	20,5
	4	35 907	6 354	436,2	249,7	500,9	274,8	159,6	139,6	48,5	28,1	39,9	24,0
	5	14 839	2 908	303,2	86,7	239,7	86,1	30,2	11,6	19,5	10,4	21,8	10,2
<i>Quercus robur</i>	0	221 385	23 205	918,7	128,0	340,8	184,7	443,8	175,8	34,8	5,8	71,3	46,8
	1	203 132	18 618	2145,9	1092,2	1203,4	1252,0	227,0	29,9	49,7	33,7	53,6	47,5
	2	130 646	NA	1115,4	NA	267,9	NA	282,6	NA	20,9	NA	13,5	NA
	4	47 816	11 238	712,6	285,8	103,5	25,9	123,1	13,5	7,9	1,6	27,0	1,8
<i>Tilia cordata</i>	0	190 301	62 816	891,0	528,1	2312,8	3564,9	551,6	434,5	131,6	161,0	73,0	56,2
	1	163 931	19 154	500,6	82,6	1080,4	677,7	401,3	22,9	64,7	10,2	39,9	8,5
	2	127 207	18 347	773,7	245,9	652,2	168,3	732,4	493,0	87,9	59,9	199,6	213,6
	3	83 821	13 260	519,0	120,6	578,1	260,0	623,2	190,3	77,6	48,6	40,1	29,1
	4	53 907	11 721	341,7	75,3	449,2	428,2	195,1	128,8	40,8	5,6	12,5	2,6
<i>Ulmus glabra</i>	5	24 556	4 657	625,2	214,4	362,3	104,1	53,6	19,3	19,0	2,9	34,9	11,7
	0	253 232	6 841	1449,1	950,4	2517,8	911,8	954,5	146,5	167,2	47,7	136,4	12,8
	1	194 244	17 530	1090,6	245,3	2384,4	13,2	1492,7	643,3	266,5	82,0	102,4	36,4
	2	161 612	23 554	962,8	136,3	1420,1	NA	275,4	NA	215,9	NA	73,1	NA
	3	80 328	2 936	545,9	78,2	458,2	27,3	175,0	22,2	30,0	1,3	22,4	5,9
	4	52 610	11 702	908,2	697,5	899,1	112,6	152,7	16,9	87,0	16,0	63,0	10,4

Примечание. NA указано для вариантов, когда имеется одно значение в группе (вид-стадия).

[Note: NA not available].

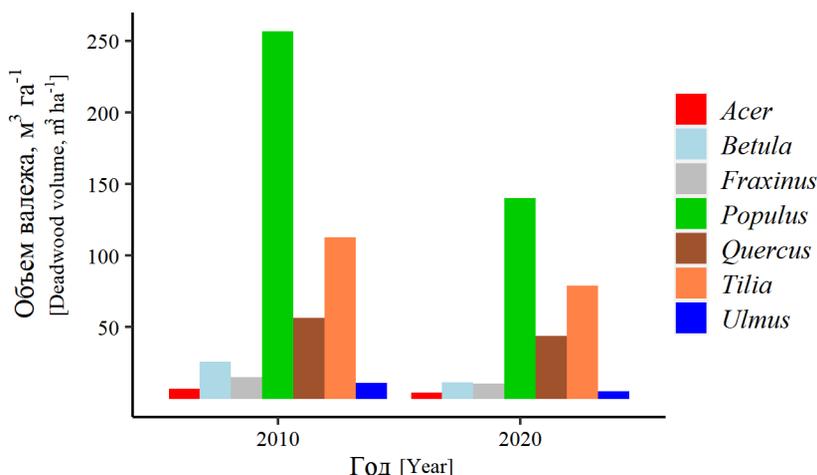


Рис. 1. Объем валежа разных видов на трансектах в 2010 и 2020 гг. на участке массового ветровала 2006 г. в экотопе флювиогляциальных песков в заповеднике «Калужские засеки»
 [Fig. 1. Volume of deadwood of different tree species measured at transects in 2010 and 2020 in the 2006 mass windthrow area on fluvioglacial sands in the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve]

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Оценки запасов элементов (кг га⁻¹) в валежной древесине в разные годы наблюдений и в почве (горизонт А) на участке массового ветровала в экотопе флювиогляциальных песков в заповеднике «Калужские засеки»
 [Estimates of elements stocks (kg ha⁻¹) in dead woods in different years of observations and in soil (A horizon) in the mass windthrow area on fluvioglacial sands in the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve]

Элементы [Elements]	Древесина [Wood]						Гумусовый горизонт почвы [Soil humus horizon]
	2006 г.		2010 г.		2020 г.		
	запас [stock]	дифф. *, % [diff. *, %]	запас [stock]	дифф. *, % [diff. *, %]	запас [stock]	дифф. *, % [diff. *, %]	
Валовый С [Total C]	81 430	78	68 609	81	30 157	63	18 962
Валовый N [Total N]	450	80	325	71	261	61	1536
Ca [#]	786	82	553	81	224	69	589
K [#]	248	79	209	83	100	77	73
Mg [#]	44	85	49	90	23	80	55
P [#]	58	86	24	83	17	83	5

Примечание. * – доля запаса элементов в диффузнопорных видах (*Acer*, *Betula*, *Populus*, *Tilia*); # – валовый запас для древесины и подвижной фракции для почв.
 [Note. * share of elements stocks in diffuse-porous species (*Acer*, *Betula*, *Populus*, and *Tilia*); # total stock for wood and mobile fraction for soil].

В почвенных образцах содержание физического песка (частиц > 0,01 мм) составило 91,8 ± 0,3% (n = 6); pH 5,4 ± 0,07 (n = 72). В образцах, отобранных в разных биотопах (внутри и вне участка ветровала, под лежащими

стволами и рядом с ними), не было выявлено значимых различий в содержании и запасах анализируемых элементов – валовых С, N и подвижных фракций Са, К, Mg и P (табл. 4).

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

**Результаты дисперсионного анализа и характеристики почвы на участке
массового ветровала и в фоновом лесу в экотопе флювиогляциальных песков
в заповеднике «Калужские засеки»**

[ANOVA results and soil characteristics in the mass windthrow site and in the surrounding forest
on fluvio-glacial sands in the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve]

Почвенные характери- стики [Soil characteristics]	R^2	p -зна- чение [p -value]	На участке ветровала [Within the windthrow area] ($n = 62$)		Фоновая почва [Surrounding forest] ($n = 10$)		Вся выборка [Total] ($n = 72$)	
			Ср. [Mean]	С. ош. [Standard Error]	Ср. [Mean]	С. ош. [Standard Error]	Ср. [Mean]	С. ош. [Standard Error]
C/N	0,132	0,002	12,2	0,21	14,1	0,62	12,5	0,21
кг С га ⁻¹ (валовый) [kg C ha ⁻¹ , total]	0,004	0,586	18517,6	2245,46	21718,0	4200,26	18962,1	2014,49
кг N га ⁻¹ (валовый) [kg N ha ⁻¹ , total]	0,000	0,933	1541,3	184,61	1501,5	259,40	1535,8	162,48
кг Са га ⁻¹ (подвижный) [kg Ca ha ⁻¹ , mobile]	0,004	0,611	602,4	74,26	503,0	146,87	588,6	66,91
кг К га ⁻¹ (подвижный) [kg K ha ⁻¹ , mobile]	0,016	0,295	76,4	8,06	55,0	6,03	73,4	7,03
кг Mg га ⁻¹ (подвижный) [kg Mg ha ⁻¹ , mobile]	0,003	0,630	56,6	8,05	46,7	11,01	55,3	7,08
кг P га ⁻¹ (подвижный) [kg P ha ⁻¹ , mobile]	0,008	0,458	4,7	0,71	3,4	0,50	4,6	0,62
мг Са кг ⁻¹ (подвижный) [mg Ca kg ⁻¹ , mobile]	0,040	1	1202,1	94,7	786,0	136,3	1144,3	85,2
мг К кг ⁻¹ (подвижный) [mg K kg ⁻¹ , mobile]	0,040	1	155,9	12,0	104,4	9,7	148,8	10,6
мг Mg кг ⁻¹ (подвижный) [mg Mg kg ⁻¹ , mobile]	0,016	1	110,9	10,5	81,9	13,9	106,9	9,3
мг P кг ⁻¹ (подвижный) [mg P kg ⁻¹ , mobile]	0,049	1	8,7	0,6	5,9	0,3	8,3	0,5

Почвенные характеристики [Soil characteristics]	R^2	p -значение [p -value]	На участке ветровала [Within the windthrow area] ($n = 62$)		Фоновая почва [Surrounding forest] ($n = 10$)		Вся выборка [Total] ($n = 72$)	
			Ср. [Mean]	С. ош. [Standard Error]	Ср. [Mean]	С. ош. [Standard Error]	Ср. [Mean]	С. ош. [Standard Error]
C%	0,000	0,940	3,7	0,21	3,6	0,39	3,7	0,19
N%	0,015	0,314	0,3	0,02	0,3	0,03	0,3	0,02
Ca ²⁺ , ммоль экв. /100 г [mmol eqv. / 100 g]	0,040	0,091	6,0	0,47	3,9	0,68	5,7	0,43
Mg ²⁺ , ммоль экв. /100 г [mmol eqv. / 100 g]	0,016	0,286	0,9	0,09	0,7	0,12	0,9	0,08
K ₂ O, мг кг ⁻¹ [mg kg ⁻¹]	0,040	0,092	187,9	14,41	125,7	11,73	179,2	12,75
P ₂ O ₅ , мг кг ⁻¹ [mg kg ⁻¹]	0,049	0,061	19,8	1,32	13,4	0,67	18,9	1,17
Плотность почвы, кг м ⁻³ [Bulk density, kg m ⁻³]	0,000	0,935	807,0	28,7	813,4	73,5	807,9	26,5
Мощность горизонта А, см [Horizon A, cm]	0,009	0,416	6,0	0,4	6,8	0,4	6,1	0,3

Примечание. Ср. – среднее значение, С. ош. – стандартная ошибка.

Средние значения запасов С были выше вне ветровального участка, а средние значения содержания и запасов подвижных форм Са, К, Mg и Р были выше на ветровальном участке. Однако вариация характеристик была так высока, что различия были не значимы. Только отношение С/Н в почвах на ветровале ($12,5 \pm 0,2$) было значимо ниже, чем в фоновых почвах ($14,1 \pm 0,6$). Вид лежащего дерева внутри ветровального участка определял от 20 до 50% вариации общего N, подвижных форм К, Са и Mg (табл. 5). Зависимость почвенных характеристик от видовой принадлежности валежа в основном наблюдалась за счет низких значений всех указанных характеристик в почве, отобранной под и рядом со стволами ели; максимальные значения подвижных Mg и Са наблюдались под и рядом с валежом клена, а К – под и рядом с валежом осины.

Отсутствие значимых различий между свойствами почв на участке ветровала и вне ветровала позволило предположить, что почва на ветровальном участке мало изменилась за 14 лет после ветровала. Как следствие суммарные запасы биофильных элементов в валеже и почве за годы после ветровала уменьшились не так сильно, как их запас в валеже: С, Са и К – в 2 раза, N и Mg – на 10 и 20% соответственно (рис. 2). В стволах деревьев до ветровала содержалось около 80% запасов общего С и 20% запасов общего N; через 14 лет в лежащих стволах эти показатели уменьшились до 60 и 15% (рис. 3). По сравнению с подвижными формами в почве стволы живых деревьев отличались высокой долей общего Р (90%), К (80%) и Са (60%); доля

Mg в стволах составила 40%. В ходе разложения процентная концентрация всех биофильных элементов (кроме С и К) в древесине увеличивалась [16, 17], но плотность древесины уменьшалась, поэтому запасы, соответственно, тоже упали. В целом через 14 лет после ветровала запасы валового N, подвижных форм Са и Mg были выше в почве, чем в валеже, а основным хранилищем С, Р и К оставался валеж.

Т а б л и ц а 5 [Table 5]

Характеристики почв, значительно различающиеся между валежом разных видов, на участке массового ветровала в экотопе флювиогляциальных песков в заповеднике «Калужские засеки»: результаты дисперсионного анализа и средние значения (полужирный шрифт – максимальные, подчеркивание – минимальные значения, значимо различающиеся по ν -критерию)

[Soil characteristics significantly differing by species of downed trees in the mass windthrow area on fluvio-glacial sands in the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve: ANOVA results and mean values (bold – maximum, underlining – minimum values significantly differing by ν -test)]

	R^2	p -значе- ние [p -value]	<i>Acer plat-</i> <i>anoides</i> ($n = 6$)	<i>Betula</i> <i>pendula</i> ($n = 10$)	<i>Picea</i> <i>abies</i> ($n = 10$)	<i>Populus</i> <i>tremula</i> ($n = 20$)	<i>Tilia</i> <i>cordata</i> ($n = 12$)
Mg ²⁺ , ммоль экв. /100 г [mmol eqv. / 100 g]	0,50	< 0,001	2,0 ± 0,26	1,3 ± 0,23	<u>0,3 ± 0,06</u>	1,0 ± 0,12	<u>0,5 ± 0,09</u>
Ca ²⁺ , ммоль экв. /100 г [mmol eqv. / 100 g]	0,41	< 0,001	9,7 ± 1,59	8,4 ± 1,22	<u>2,5 ± 0,74</u>	6,7 ± 0,69	<u>3,6 ± 0,58</u>
C/N	0,29	0,002	12,0 ± 0,28	11,6 ± 0,19	14,0 ± 0,65	11,7 ± 0,31	11,9 ± 0,42
N%	0,22	0,015	0,4 ± 0,03	0,4 ± 0,05	<u>0,2 ± 0,02</u>	0,3 ± 0,03	0,3 ± 0,04
K ₂ O, мг кг ⁻¹ [mg kg ⁻¹]	0,20	0,023	177,1 ± 22,9	195,2 ± 19	<u>92,2 ± 15,2</u>	244,6 ± 33,6	177,4 ± 28,8

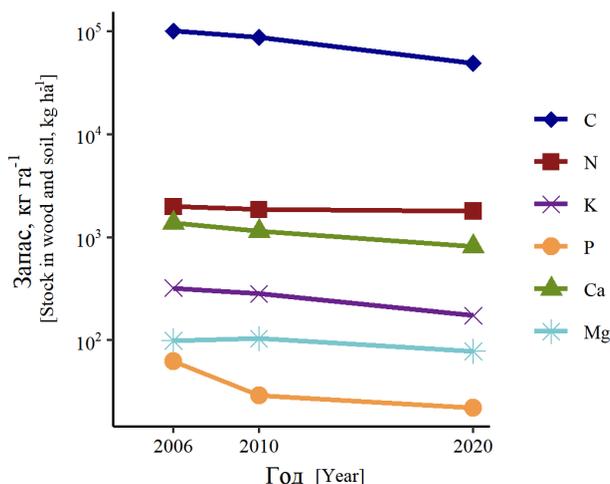


Рис. 2. Суммарный запас биофильных элементов в валеже и почве на участке массового ветровала в экотопе флювиогляциальных песков в заповеднике «Калужские засеки» в год ветровала и спустя 4 и 14 лет после ветровала

[Fig. 2. Total stock of the elements in deadwood and soil in the mass windthrow area on fluvio-glacial sands in the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve in the year of the windthrow and 4 and 14 years after event]

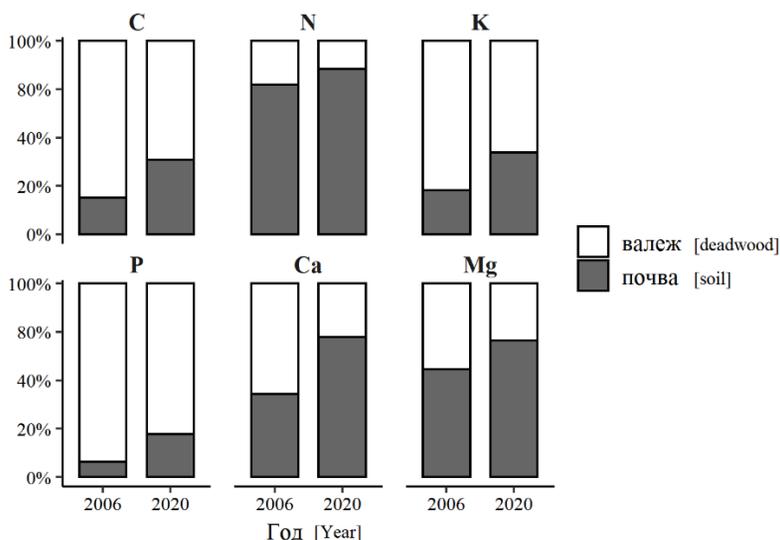


Рис. 3. Процентное соотношение между валежом и почвой по запасу биофильных элементов на участке массового ветровала в экотопе флювиогляциальных песков в заповеднике «Калужские засеки» в год ветровала и спустя 14 лет после ветровала:

С и N валовый; К, Р, Са, Mg – подвижный запас для почв и валовый для валежа
 [Fig 3. Percentage ratio between deadwood and soil by the elements stock in the mass windthrow area on fluvioglacial sands in the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve in the year of the windthrow and 14 years after event: C and N total stock; K, P, Ca, and Mg – mobile stock for soils and total stock for deadwood]

Таким образом, через 14 лет после массового ветровала произошло ожидаемое уменьшение объема, массы валежа и запасов элементов в валеже. Потери массы и запасов всех анализируемых элементов в валеже были заметно выше, чем сокращение его объема: при уменьшении объема в 1,5 раза запасы элементов в валеже уменьшились в 2–3 раза и более. Наши исследования подтвердили выводы, полученные ранее, что для корректной оценки запасов углерода в валеже (так же, как и других элементов) необходимо учитывать стадию разложения валежа и вид упавшего дерева [27–30]. Результаты переучета валежа на трансектах подтвердили более высокую скорость разложения диффузнопорных видов отдела Angiospermae по сравнению с рингопорными видами, что было выявлено нами ранее [17]. Разная скорость разложения валежа деревьев разных групп со временем ведет к увеличению доли запасов элементов, содержащихся в валеже рингопорных видов, на фоне снижения этой доли в валеже диффузнопорных видов. Этот вывод можно использовать при разработке рекомендаций для лесного хозяйства, а именно: для достижения целей углеродного регулирования экономики предпочтительны посадка и сохранение насаждений из рингопорных видов деревьев (дуб, вяз, ясень). Отметим, что трансектный метод учета валежа (line intersect sampling, LIS approach) – учет диаметра ствола, стадии его разложения и вида дерева в точке пересечения линии трансекты – является достаточно простым в применении, но при этом довольно эффективным и

точным. Его предлагают использовать для инвентаризации и мониторинга валежа, оценки различных экосистемных функций лесов не только на локальном, но и на региональном и глобальном уровнях [31, 32].

Примененный нами способ оценки общих запасов элементов в древесине одновременно с оценкой подвижной фракции запасов элементов в почве встречается в литературе: в частности, его использовали Calvaruso et al. [33] и Baek et al. [34] для исследования зависимости между почвенными свойствами и содержанием – запасом биофильных элементов в живых деревьях бука (*Fagus sylvatica* L.) и дуба (*Quercus glauca* Thunb.) соответственно. Одновременные оценки общих запасов углерода и азота в древостое, валеже и почве также выполнялись в последние годы [5, 35, 36]. Оценки запасов углерода в валеже и древостое (без оценок запасов в почве) достаточно часто встречаются в работах [18, 28–30, 37, 38]. Также обычны оценки валовых и подвижных запасов элементов в почве в связи с состоянием растительности [39–43]. Полученные нами оценки содержания и запасов элементов в древостое, валеже и почве в основном близки к опубликованным ранее, при этом можно отметить некоторые особенности.

Наши оценки содержания элементов в живых деревьях близки к литературным по абсолютным значениям. Оценки запасов элементов в древостое, приведенные в литературе, сильно разнятся между собой не только вследствие различия изучаемых экосистем, но и в результате использования различных конверсионных коэффициентов и аллометрических уравнений [5, 33]. Однако порядок величин запасов и соотношения элементов, как полученные нами, так и отмеченные в литературе, совпадают: среди всех исследованных элементов запасы углерода и кальция в древостое максимальны, а запасы магния и фосфора минимальны [33, 34]. В валеже в ходе разложения запасы элементов, как правило, сначала растут вслед за их массовой концентрацией (см. табл. 2), а потом падают. Этот результат отмечен в литературе [37, 44]; его подтверждают и наши исследования: так, запасы Mg в валеже на ветровале оказались выше в 2010 г. по сравнению с 2006 г. (см. табл. 3).

Для почвы отсутствие значимых различий в процентном содержании и запасе элементов между фоновым лесом и участком массового ветровала свидетельствует о достаточно стабильном ее состоянии, о важных буферных свойствах почвы при нарушениях лесных экосистем. Содержания C и N в почве, как и подвижных фракций Ca, K и Mg, были сравнимы с литературными оценками [5, 33–36], хотя наше исследование было проведено на потенциально более бедных песчаных почвах. Бедность субстрата в нашем исследовании проявилась в низком содержании подвижного фосфора; такую особенность песчаных почв отмечают многие исследователи [39–41]. Низкие значения содержания фосфора при нормальных значениях содержания калия отмечены для лесных почв, прошедших через интенсивное сельскохозяйственное использование в прошлом [42, 43], что в целом подтверждается и в нашем случае [45]. Оценки запасов элементов в почве напрямую зависят от плотности почвы и толщины слоя, на которую рассчитывается

запас; наши оценки совпали с оценками, приведенными для лесных почв при сравнимой толщине почвенного слоя 0–5 см [34, 36].

Важно отметить, что существует целый ряд работ, в которых изучается непосредственное влияние валежа на почвенные характеристики. Показано увеличение содержания растворимых форм органического углерода под лежащими бревнами любых стадий разложения [46–48]. Значимое увеличение содержания углерода, азота и других биофильных элементов, возрастание активности почвенных энзимов, микробной активности наблюдается под бревнами на высоких стадиях разложения [4, 49–54]. Мы не наблюдали значимой разницы в свойствах почвенных образцов, отобранных под и рядом с лежащими стволами, хотя средние значения демонстрировали эту разницу. Возможно, причина в том, что мы исследовали почву под и рядом с бревнами, в основном находившимися на третьей стадии разложения (среднее значение стадии $3,1 \pm 0,1$). Вместе с тем на ветровальном участке по сравнению с фоновыми почвами наблюдалось значимое увеличение микробной активности [55], а также уменьшение отношения C/N. Этот факт, как и уменьшение отношения C/N в валеже на поздних стадиях разложения, по сути, свидетельствует о переходе органического вещества из крупных древесных остатков в органическое вещество почвы. Высокие значения подвижных Mg и Ca в почве под стволами и рядом со стволами клена остролистного при максимальной массовой концентрации Mg и высоких значениях Ca в стволах этого вида также косвенно свидетельствуют о непосредственном вкладе валежа в увеличение почвенного богатства. Значимый эффект влияния видовой принадлежности валежа на свойства почв, отмеченный нами, соответствовал результатам, полученным другими авторами [47, 50].

Заключение

За 14 лет после массового ветровала произошло снижение запасов валежа в 1,5 раза при снижении запасов элементов в валеже в 1,7–2,5 раза для N, Mg и K и 2,7–3,5 раза для C, P и Ca. Состояние почв в отношении запасов анализируемых элементов оценено как стабильное. Наше исследование показало, что ветровалы, включая массовые, являются важными элементами естественной динамики лесных экосистем. Совместное изучение процессов разложения валежа и динамики почвенных характеристик, изменений содержания и запасов биофильных элементов в древесине, переходящих в процессе деструкции в подвижные формы почвенного пула, позволяет оценить качество выполнения лесами своих экосистемных функций – регулирующей и поддерживающей [56]. Исследование почвы на участке ветровала и в фоновом лесу, под и рядом с упавшими стволами различных видов деревьев позволяет получить дополнительные сведения о почвенных процессах в спонтанно развивающихся лесных экосистемах. Разницу в скорости потерь углерода и других биофильных элементов диффузнопорными и рингопорными видами деревьев необходимо учитывать в лесном хозяйстве для реализации целей углеродного регулирования экономики: выращивание

рингопорных видов и сохранение их валежа способствует сравнительно долговременному депонированию углерода.

Список источников

1. Thom D., Seidl R. Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests // *Biological Reviews*. 2016. Vol. 91. PP. 760–781. doi: 10.1111/brv.12193
2. 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. doi: 10.1016/j.foreco.2016.06.033
3. Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Мякшина Т.Н., Сапронов Д.В., Савин И.Ю., Шорохова Е.В. Баланс углерода в лесных экосистемах южного Подмосквья в условиях усиления засушливости климата // *Лесоведение*. 2016. № 5. С. 332–345.
4. Piaszczyk W., Błońska E., Lasota J. Soil biochemical properties and stabilisation of soil organic matter in relation to deadwood of different species // *FEMS Microbiology Ecology*. 2019. Vol. 95, № 3. fiz011. doi: 10.1093/femsec/fiz011
5. Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Ипп С.Л., Каганов В.В., Хорошаев Д.А., Рухович Д.И., Сумин Ю.В., Дурманов Н.Д., Кузяков Я.В. Пилотный карбоновый полигон в России: анализ запасов углерода в почвах и растительности // *Почвы и окружающая среда*. 2022. Т. 5, № 2. e169. doi: 10.31251/pos.v5i2.169
6. Löf M., Brunet J., Hickler T., Birkedal M., Jensen A. Restoring broadleaved forests in southern Sweden as climate changes // *A Goal-Oriented Approach to Forest Landscape Restoration* / ed. by Stanturf J., Madsen P., Lamb D. *World Forests*. 2012. Vol. 16. Springer, Dordrecht. PP. 373–391. doi: 10.1007/978-94-007-5338-9_14
7. Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 431 с.
8. Попадюк Р.В., Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Яницкая Т.О. Заповедник «Калужские засеки» // *Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия* / ред. О.В. Смирнова, Е.С. Шапошников. СПб.: Российское ботаническое общество, 1999. С. 58–105.
9. Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Трофименко Л.Т., Швец Н.В. Описание массива данных среднемесячной температуры воздуха на станциях России. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014621485. URL: <http://meteo.ru/data/156-temperature#описание-массива-данных> (дата обращения: 29.09.2022).
10. Ильин Б.М., Булыгина О.Н., Богданова Э.Г., Веселов В.М., Гаврилова С.Ю. Описание массива месячных суммосадков, с устранением систематических погрешностей осадкомерных приборов. URL: <http://meteo.ru/data/506-mesyachnye-summy-osadkov-s-ustraneniemsistematiceskikh-pogreshnostej-osadkomernykh-priborov> (дата обращения: 25.10.2022).
11. Shikhov A.N., Chernokulsky A.V., Azhigov I.O., Semakina A.V. A satellite-derived database for stand-replacing windthrow events in boreal forests of European Russia in 1986–2017 // *Earth Syst. Sci. Data*. 2020. Vol. 12. PP. 3489–3513. doi: 10.5194/essd-12-3489-2020
12. Бобровский М.В., Стаменов М.Н. Катастрофический ветровал 2006 года на территории заповедника «Калужские засеки» // *Лесоведение*. 2020. № 6. С. 523–536.
13. World Reference Base for Soil Resources. 2006. World Soil Resource Reports No. 103. FAO, Rome.
14. Renvall P. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland // *Karstenia*. 1995. Vol. 35. PP. 1–51.
15. Khanina L.G., Bobrovsky M.V. Value of large *Quercus robur* fallen logs in enhancing the species diversity of vascular plants in an old-growth mesic broad-leaved forest in the Central Russian Upland // *Forest Ecology and Management*. 2021. Vol. 491. 119172. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119172

16. Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В. Элементный состав валежа различных древесных пород и стадий разложения в широколиственном лесу заповедника «Калужские засеки» // Лесоведение. 2023. № 4. С. 353–368. doi: 10.31857/S0024114823040034
17. Khanina L., Bobrovsky M., Smirnov V., Romanov M. Wood decomposition, carbon, nitrogen, and pH values in logs of 8 tree species 14 and 15 years after a catastrophic windthrow in a mesic broad-leaved forest in the East European plain // Forest Ecology and Management. 2023. Vol. 545. 121275. doi: 10.1016/j.foreco.2023.121275
18. Fraver S., Milo A.M., Bradford J.B., D'Amato A.W., Kenefic L., Palik B.J., Woodall C.W., Brissette J. Woody debris volume depletion through decay: implications for biomass and carbon accounting // Ecosystems. 2013. Vol. 16. PP. 1262–1272. doi: 10.1007/s10021-013-9682-z
19. Бенькова В.Е., Швейнгрубер Ф.Х. Анатомия древесины растений России. Берн: Хаупт, 2004. 465 с.
20. Cornelissen J.H.C., Sass-Klaassen U., Poorter L., van Geffen K., van Logtestijn R.S.P., van Hal J. et al. Controls on coarse wood decay in temperate tree species: birth of the LOGLIFE experiment // Ambio. 2012. Vol. 41. PP. 231–245. doi: 10.1007/s13280-012-0304-3
21. Yang S., Sterck F.J., Sass-Klaassen U., Cornelissen J.H.C., van Logtestijn R.S.P., Hefting M., Goudzwaard L., Zuo J., Poorter L. Stem trait spectra underpin multiple functions of temperate tree species // Frontiers in Plant Science. 2022. Vol. 13. 769551. doi: 10.3389/fpls.2022.769551
22. Теория и практика химического анализа почв / под ред. Л.А. Воробьевой. М. : ГЕОС, 2006. 400 с.
23. Теории и методы физики почв / под ред. Е.В. Шеина и Л.О. Карпачевского. М. : Гриф и К, 2007. 616 с.
24. Воробьева Л.А., Ладонин Д.В., Лопухина О.В., Рудакова Т.А., Кирюшин А.В. Химический анализ почв. Вопросы и ответы. М., 2011. 186 с.
25. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. R Development Core Team. Vienna, Austria, 2022.
26. Husson F., Le S., Pages J. Exploratory Multivariate Analysis by Example Using R. London : Chapman & Hall/CRC Press, 2017. 248 p.
27. Замолодчиков Д.Г., Грабовский В.И., Каганов В.В. Натурная и модельная оценки углерода валежа в лесах Костромской области // Лесоведение. 2013. № 4. С. 3–11.
28. Herrmann S., Kahl T., Bauhus J. Decomposition dynamics of coarse woody debris of three important central European tree species // Forest Ecosystems. 2015. Vol. 2. P. 27. doi: 10.1186/s40663-015-0052-5
29. Přivětivý T., Šamonil P. Variation in downed deadwood density, biomass, and moisture during decomposition in a natural temperate forest // Forests. 2021. Vol. 12. 1352. doi: 10.3390/f12101352
30. Petritan I.C., Mihăilă V.-V., Yuste J.C., Bouriaud O., Petritan A.M. Deadwood density, C stocks and their controlling factors in a beech-silver fir mixed virgin European forest // Forest Ecology and Management. 2023. Vol. 539. 121007. doi: 10.1016/j.foreco.2023.121007
31. Woodall C., Monleon V., Fraver S., Russell M., Hatfield M., Campbell J., Domke G. The downed and dead wood inventory of forests in the United States // Sci. Data. 2019. Vol. 6. 180303. doi: 10.1038/sdata.2018.303
32. Knoke T., Kindu M., Schneider T., Gobakken T. Inventory of forest attributes to support the integration of non-provisioning ecosystem services and biodiversity into forest planning—from collecting data to providing information // Current Forestry Reports. 2021. Vol. 7. PP. 38–58. doi: 10.1007/s40725-021-00138-7
33. Calvaruso C., Kirchen G., Laurent S.-A., Redon P.-O., Turpault M.-P. Relationship between soil nutritive resources and the growth and mineral nutrition of a beech (*Fagus*

- sylvatica*) stand along a soil sequence // *Catena*. 2017. Vol. 155. PP. 156–169. doi: 10.1016/j.catena.2017.03.013
34. Baek G., Bae E.J., Kim C. Nutrient stocks of Japanese blue oak (*Quercus glauca* Thunb.) stands on different soil parent materials // *Forest Science and Technology*. 2020. Vol. 16, No. 4. PP. 180–187. doi: 10.1080/21580103.2020.1822924
 35. Wellbrock N., Grüneberg E., Riedel T., Polley H. Carbon stocks in tree biomass and soils of German forests // *Cent. Eur. For. J.* 2017. Vol. 63. PP. 105–112. doi: 10.1515/forj-2017-0013
 36. Hotta W., Morimoto J., Inoue T., Suzuki S.N., Umebayashi T., Owari T., Shibata H., Ishibashi S., Hara T., Nakamura F. Recovery and allocation of carbon stocks in boreal forests 64 years after catastrophic windthrow and salvage logging in northern Japan // *Forest Ecology and Management*. 2020. Vol. 468. 118169. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118169
 37. Romashkin I., Shorohova E., Kapitsa E., Galibina N., Nikerova K. Substrate quality regulates density loss, cellulose degradation and nitrogen dynamics in downed woody debris in a boreal forest // *Forest Ecology and Management*. 2021. Vol. 491. 119143. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119143
 38. Шорохова Е.В., Капица Е.А., Корепин А.А. Депонирование углерода в коренных и вторичных таежных ельниках Вепского леса // *Леса России: политика, промышленность, наука, образование* : материалы VII Всероссийской научно-технической конференции. СПб. : Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, 2022. С. 406–409.
 39. Khanna P.K., Bauhus J., Meiwes K.J., Kohler M., Rumpf S., Schönfelder E. Assessment of changes in the phosphorus status of forest ecosystems in Germany – literature review and analysis of existing data. A report to the German Federal Ministry of Food, Agriculture and Consumer Protection. 2007. Freiberg, Göttingen, Germany. URL: https://www.nwfva.de/fileadmin/nwfva/publikationen/pdf/khanna_2007_assessment_of_changes_in.pdf (access: 29.09.2022).
 40. Никитишен В.И., Личко В.И., Курганова Е.В. Фосфор в агроэкосистемах на серых лесных почвах ополей Центральной России // *Почвоведение*. 2008. № 8. С. 983–996.
 41. Niederberger J., Kohler M., Bauhus J. Distribution of phosphorus fractions with different plant availability in German forest soils and their relationship with common soil properties and foliar P contents // *Soil*. 2019. Vol. 5. PP. 189–204. doi: 10.5194/soil-5-189-2019
 42. Бурдуковский М.Л., Перепелкина П.А. Агроэкологическое состояние почв и восстановление растительности в залежных экосистемах // *Биота и среда природных территорий*. 2022. Т. 10, № 2. С. 28–36.
 43. Eremina D.V., Kayugina S.M. Phosphorus-potassium state as an element of natural fertility of gray forest soils of Western Siberia // *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 2022. Vol. 1043. 012017. doi: 10.1088/1755-1315/1043/1/012017
 44. Arnstadt T., Hoppe B., Kahl T., Kellner H., Krüger D., Bauhus J., Hofrichter M. Dynamics of fungal community composition, decomposition and resulting deadwood properties in logs of *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris* // *Forest Ecology and Management*. 2016. Vol. 382. PP. 129–142. doi: 10.1016/j.foreco.2016.10.004
 45. Бобровский М.В. Козельские засеки (эколого-исторический очерк). Калуга : Изд-во Н. Бочкаревой, 2002. 92 с.
 46. Kahl T., Mund M., Bauhus J., Schulze E.-D. Dissolved organic carbon from European beech logs: Patterns of input to and retention by surface soil // *Ecoscience*. 2012. Vol. 19, No. 4. PP. 364–373. doi: 10.2980/19-4-3501
 47. Bantle A., Borken W., Ellerbrock R.H., Schulze E.D., Weisser W.W., Matzner E. Quantity and quality of dissolved organic carbon released from coarse woody debris of different tree species in the early phase of decomposition // *Forest Ecology and Management*. 2014. Vol. 329. PP. 287–294. doi: 10.1016/j.foreco.2014.06.035
 48. Bade C., Jacob M., Leuschner C., Hauck M. Chemical properties of decaying wood in an old-growth spruce forest and effects on soil chemistry // *Biogeochemistry*. 2015. Vol. 122. PP. 1–13. doi: 10.1007/s10533-014-0015-x

49. Błońska E., Kacprzyk M., Spólnik A. Effect of deadwood of different tree species in various stages of decomposition on biochemical soil properties and carbon storage // *Ecological Research*. 2017. Vol. 32. PP. 193–203. doi: 10.1007/s11284-016-1430-3
50. Błońska E., Lasota J., Piaszczyk W. Dissolved carbon and nitrogen release from deadwood of different tree species in various stages of decomposition // *Soil Science and Plant Nutrition*. 2019. Vol. 65, No. 1. PP. 100–107. doi: 10.1080/00380768.2018.1545517
51. Błońska E., Piaszczyk W., Lasota J. Patterns and driving factors of ecological stoichiometry in system of deadwood and soil in mountains forest ecosystem // *Scientific Reports*. 2023. Vol. 13. 5676. doi: 10.1038/s41598-023-32946-1
52. Wambsgans J., Stutz K.P., Lang F. European beech deadwood can increase soil organic carbon sequestration in forest topsoils // *Forest Ecology and Management*. 2017. Vol. 405. PP. 200–209. doi: 10.1016/j.foreco.2017.08.053
53. Yuan J., Hou L., Wei X., Shang Z., Cheng F., Zhang S. Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in the Qinling Mountains, China // *PLoS ONE*. 2017. Vol. 12, No. 4. e0175203. doi: 10.1371/journal.pone.0175203
54. Minnich C., Peršoh D., Poll C., Borken W. Changes in chemical and microbial soil parameters following 8 years of deadwood decay: an experiment with logs of 13 tree species in 30 forests // *Ecosystems*. 2021. Vol. 24. PP. 955–967. doi: 10.1007/s10021-020-00562-z
55. Ханина Л.Г., Бобровский М.В., Смирнов В.Э., Иващенко К.В., Журавлева А.И., Жмайлов И.В. Влияние массового ветровала в широколиственном лесу на свойства песчаных и суглинистых почв // *Математическая биология и биоинформатика : доклады международной конференции / под ред. В.Д. Ляхно. Т. 9. Пушкино : ИМПБ РАН, 2022. Ст. № е46. doi: 10.17537/icmbb22.50*
56. Лукина Н.В. Глобальные вызовы и лесные экосистемы // *Вестник Российской академии наук*. 2020. Т. 90, № 6. С. 528–532.

References

1. Thom D, Seidl R. Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests. *Biological Reviews*. 2016;91: 760–781. doi: 10.1111/brv.12193
2. Magnússon RI, Tietema A, Cornelissen JHC., Hefting MM, Kalbitz K. Tamm Review: Sequestration of carbon from coarse woody debris in forest soils. *Forest Ecology and Management*. 2016;377:1–15. doi: 10.1016/j.foreco.2016.06.033
3. Kurganova IN, Lopes de Gerenju VO, Mjakshina TN, Saprnonov DV, Savin IJu, Shorohova EV. Carbon balance in forest ecosystems of Southern Moscow region under rising aridity of climate. *Lesovedenie*. 2016;5:332–345. In Russian, English summary.
4. Piaszczyk W, Błońska E, Lasota J. Soil biochemical properties and stabilisation of soil organic matter in relation to deadwood of different species. *FEMS Microbiology Ecology*. 2019;95(3):fiz011. doi: 10.1093/femsec/fiz011
5. Kurganova IN, Lopes de Gerenju VO, Ipp SL, Kaganov VV, Horoshaev DA, Ruhovich DI, Sumin JuV, Durmanov ND, Kuzjakov JaV. Pilot carbon polygon in Russia: analysis of carbon stocks in soils and vegetation. *Pochvy i okruzhajushhaja sreda*. 2022;5(2):e169. In Russian, English summary. doi: 10.31251/pos.v5i2.169
6. Löf M, Brunet J, Hickler T, Birkedal M, Jensen A. Restoring broadleaved forests in southern Sweden as climate changes. *A Goal-Oriented Approach to Forest Landscape Restoration / Ed. by Stanturf J, Madsen P, Lamb D. World Forests*. 2012;16:373–391. Springer, Dordrecht. doi: 10.1007/978-94-007-5338-9_14
7. Rastitel'nost' Evropejskoj chasti SSSR [Vegetation of European part of the USSR]. L.: Nauka Publ.; 1980. 431 p. In Russian.
8. Popadjuk RV, Smirnova OV, Zaugol'nova LB, Khanina LG, Bobrovsky MV, Janickaja TO Zapovednik Kaluzhskie zaseki [Kaluzhskie zaseki Nature Reserve]. Sukcessionnye processy v zapovednikah Rossii i problemy sohraneniya biologicheskogo raznoobrazija. Ed

- by O.V. Smirnova, E.S. Shaposhnikov. SPb.: Rossijskoe botanicheskoe obshhestvo. 1999;58–105. In Russian, English summary.
9. Bulygina ON, Razuvaev VN, Trofimenko LT, Shvec NV. Opisanie massiva dannyh srednemesjachej temperatury vozduha na stancijah Rossii [Mean monthly air temperature at meteorostations in Russia]. Svidetel'stvo o gosudarstvennoj registracii bazy dannyh № 2014621485. [Electronic resource]. Available at: <http://meteo.ru/data/156-temperature#описание-массива-данных> (access 29.09.2022)
 10. Il'in BM, Bulygina ON, Bogdanova JeG, Veselov VM, Gavrilova SJu. Opisanie massiva mesjachnyh summosadkov, s ustraneniem sistematicheskikh pogreshnostej osadkomernyh priborov [Monthly precipitation sums, with the elimination of systematic errors in precipitation devices]. [Electronic resource]. Available at: <http://meteo.ru/data/506-mesyachnye-summy-osadkov-s-ustraneniemsistematicheskikh-pogreshnostej-osadkomernykh-priborov> (access 25.10.2022).
 11. Shikhov AN, Chernokulsky AV, Azhigov IO, Semakina AV. A satellite-derived database for stand-replacing windthrow events in boreal forests of European Russia in 1986–2017. *Earth Syst. Sci. Data*. 2020;12:3489–3513. doi: 10.5194/essd-12-3489-2020
 12. Bobrovsky MV, Stamenov MN. An impact of the year 2006 catastrophic windfall on structure and composition of forest vegetation in “Kaluzhskiy Zaseki” Nature Reserve. *Lesovedenie*. 2020;6:523–536. In Russian, English summary
 13. World Reference Base for Soil Resources. 2006. World Soil Resource Reports No. 103. FAO, Rome.
 14. Renvall P. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia*. 1995;35:1–51.
 15. Khanina LG, Bobrovsky MV. Value of large *Quercus robur* fallen logs in enhancing the species diversity of vascular plants in an old-growth mesic broad-leaved forest in the Central Russian Upland. *Forest Ecology and Management*. 2021;491:119172. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119172
 16. Khanina LG, Smirnov VE, Bobrovsky MV. Dead wood elements composition in different tree species and stages of decay in the broad-leaved forests of the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve. *Lesovedenie*. 2023;4:353–368. In Russian, English summary. doi: 10.31857/S0024114823040034
 17. Khanina L, Bobrovsky M, Smirnov V, Romanov M. Wood decomposition, carbon, nitrogen, and pH values in logs of 8 tree species 14 and 15 years after a catastrophic windthrow in a mesic broad-leaved forest in the East European plain. *Forest Ecology and Management*. 2023;545: 121275. doi: 10.1016/j.foreco.2023.121275
 18. Fraver S, Milo AM, Bradford JB, D'Amato AW, Kenefic L, Palik BJ, Woodall CW, Brissette J. Woody debris volume depletion through decay: implications for biomass and carbon accounting. *Ecosystems*. 2013;16:1262–1272. doi: 10.1007/s10021-013-9682-z
 19. Benkova VE, Schweingruber FH. Anatomy of Russian Woods. Bern, Haupt, 2004. 465 p.
 20. Cornelissen JHC, Sass-Klaassen U, Poorter L, van Geffen K, van Logtestijn RSP., van Hal J et al. Controls on coarse wood decay in temperate tree species: birth of the LOGLIFE experiment. *Ambio*. 2012;41:231–245. doi: 10.1007/s13280-012-0304-3
 21. Yang S, Sterck FJ, Sass-Klaassen U, Cornelissen JHC., van Logtestijn RSP, Hefting M, Goudzwaard L, Zuo J, Poorter L. Stem trait spectra underpin multiple functions of temperate tree species. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:769551. doi: 10.3389/fpls.2022.769551
 22. Teorija i praktika himicheskogo analiza pochv [Theory and practice of chemical analysis of soils]. Ed. by L.A. Vorob'eva. M.: GEOS, 2006. 400 p.
 23. Teorii i metody fiziki pochv [Theories and methods of soil physics]. Ed. E.V. Shein and L.O. Karpachevsky. M.: Grif and K, 2007. 616 p.
 24. Vorob'eva L.A., Ladonin D.V., Lopukhina O.V., Rudakova T.A., Kirjushin A.V. Himicheskij analiz pochv. Voprosy i otvety [Chemical analysis of soils. Questions and answers]. M., 2011. 186 p.

25. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. R Development Core Team. Vienna, Austria, 2022.
26. Husson F, Le S, Pages J. Exploratory Multivariate Analysis by Example Using R. London: Chapman & Hall/CRC Press, 2017. 248 p.
27. Zamolodchikov DG, Grabovsky VI, Kaganov VV. Natural and model assessment of carbon pool in slash of forests in Kostroma Region. *Lesovedenie*. 2013;4: 3–11. In Russian, English summary.
28. Herrmann S, Kahl T, Bauhus J. Decomposition dynamics of coarse woody debris of three important central European tree species. *Forest Ecosystems*. 2015;2:27. doi: 10.1186/s40663-015-0052-5
29. Přivětivý T, Šamonil P. Variation in downed deadwood density, biomass, and moisture during decomposition in a natural temperate forest. *Forests*. 2021;12:1352. doi: 10.3390/f12101352
30. Petritan IC, Mihăilă VV, Yuste JC, Bouriaud O, Petritan AM. Deadwood density, C stocks and their controlling factors in a beech-silver fir mixed virgin European forest. *Forest Ecology and Management*. 2023;539:121007. doi: 10.1016/j.foreco.2023.121007
31. Woodall C, Monleon V, Fraver S, Russell M, Hatfield M, Campbell J, Domke G. The downed and dead wood inventory of forests in the United States. *Sci. Data*. 2019;6:180303. doi: 10.1038/sdata.2018.303
32. Knoke T, Kindu M, Schneider T, Gobakken T. Inventory of forest attributes to support the integration of non-provisioning ecosystem services and biodiversity into forest planning— from collecting data to providing information. *Current Forestry Reports*. 2021;7:38–58. doi: 10.1007/s40725-021-00138-7
33. Calvaruso C, Kirchen G, Laurent SA, Redon P, Turpault MP. Relationship between soil nutritive resources and the growth and mineral nutrition of a beech (*Fagus sylvatica*) stand along a soil sequence. *Catena*. 2017;155:156–169. doi: 10.1016/j.catena.2017.03.013
34. Baek G, Bae EJ, Kim C. Nutrient stocks of Japanese blue oak (*Quercus glauca* Thunb.) stands on different soil parent materials. *Forest Science and Technology*. 2020;16(4):180–187. doi: 10.1080/21580103.2020.1822924
35. Wellbrock N, Grüneberg E, Riedel T, Polley H. Carbon stocks in tree biomass and soils of German forests. *Cent. Eur. For. J.* 2017;63:105–112. doi: 10.1515/forj-2017-0013
36. Hotta W., Morimoto J, Inoue T, Suzuki SN, Umebayashi T, Owari T, Shibata H, Ishibashi S, Hara T, Nakamura F. Recovery and allocation of carbon stocks in boreal forests 64 years after catastrophic windthrow and salvage logging in northern Japan. *Forest Ecology and Management*. 2020;468:118169. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118169
37. Romashkin I, Shorohova E, Kapitsa E, Galibina N, Nikerova K. Substrate quality regulates density loss, cellulose degradation and nitrogen dynamics in downed woody debris in a boreal forest. *Forest Ecology and Management*. 2021;491:119143. doi: 10.1016/j.foreco.2021.119143
38. Shorohova EV, Kapitsa EA, Korepin AA. Deponirovanie uglegeroda v korenyh i vtorichnyh taezhnyh el'nikah Vepsskogo lesa [Carbon sequestration in primary and secondary taiga spruce forests of the Veps forest]. In: *Lesa Rossii: politika, promyshlennost', nauka, obrazovanie*. Materialy VII Vserossijskoj nauchno-tehnicheskoy konferencii. Sankt-Peterburg: Sankt-Peterburgskij gosudarstvennyj lesotekhnicheskij universitet imeni S.M. Kirova, 2022:406–409. In Russian.
39. Khanna PK, Bauhus J, Meiwes KJ, Kohler M, Rumpf S, Schönfelder E. Assessment of changes in the phosphorus status of forest ecosystems in Germany – literature review and analysis of existing data. A report to the German Federal Ministry of Food, Agriculture and Consumer Protection. 2007. Freiberg, Göttingen, Germany. [Electronic resource]. Available at: https://www.nw-fva.de/fileadmin/nwfv/publikationen/pdf/khanna_2007_assessment_of_changes_in.pdf (access 29.09.2022)
40. Nikitishen VI, Lichko VI, Kurganova EV. Fosfor v agrojekosistemah na seryh lesnyh pochvah opolij Central'noj Rossii [Phosphorus in agroecosystems on gray forest soils of

- opolies in Central Russia]. *Pochvovedenie – Eurasian Soil Sci.* 2008;8:983–996. In Russian, English Summary.
41. Niederberger J, Kohler M, Bauhus J. Distribution of phosphorus fractions with different plant availability in German forest soils and their relationship with common soil properties and foliar P contents. *Soil.* 2019;5:189–204. doi: 10.5194/soil-5-189-2019
 42. Burdukovskij ML, Perepelkina PA. Agroekologicheskoe sostojanie pochv i vosstanovlenie rastitel'nosti v zaleznyh jekosistemah [Agroecological state of soils and restoration of vegetation in fallow ecosystems]. *Biota i sreda prirodnyh territorij.* 2022;10(2):28–36. In Russian.
 43. Eremina DV, Kayugina SM. Phosphorus-potassium state as an element of natural fertility of gray forest soils of Western Siberia. *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* 2022;1043:012017. doi: 10.1088/1755-1315/1043/1/012017
 44. Arnstadt T, Hoppe B, Kahl T, Kellner H, Krüger D, Bauhus J, Hofrichter M. Dynamics of fungal community composition, decomposition and resulting deadwood properties in logs of *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Forest Ecology and Management.* 2016;382:129–142. doi: 10.1016/j.foreco.2016.10.004
 45. Bobrovsky MV. Kozel'skie zaseki (jekologo-istoricheskij ocherk) [Kozelskie zaseki (ecological and historical essay)]. Kaluga: N. Bochkareva Publishing House, 2002: 92 p. In Russian
 46. Kahl T, Mund M, Bauhus J, Schulze ED. Dissolved organic carbon from European beech logs: Patterns of input to and retention by surface soil. *Ecoscience.* 2012;19(4):364–373. doi: 10.2980/19-4-3501
 47. Bantle A, Borken W, Ellerbrock RH, Schulze ED, Weisser WW, Matzner E. Quantity and quality of dissolved organic carbon released from coarse woody debris of different tree species in the early phase of decomposition. *Forest Ecology and Management.* 2014;329:287–294. doi: 10.1016/j.foreco.2014.06.035
 48. Bade C, Jacob M, Leuschner C, Hauck M. Chemical properties of decaying wood in an old-growth spruce forest and effects on soil chemistry. *Biogeochemistry.* 2015;122:1–13. doi: 10.1007/s10533-014-0015-x
 49. Błońska E, Kacprzyk M, Spólnik A. Effect of deadwood of different tree species in various stages of decomposition on biochemical soil properties and carbon storage. *Ecological Research.* 2017;32:193–203. doi: 10.1007/s11284-016-1430-3
 50. Błońska E, Lasota J, Piaszczyk W. Dissolved carbon and nitrogen release from deadwood of different tree species in various stages of decomposition. *Soil Science and Plant Nutrition.* 2019;65(1):100–107. doi: 10.1080/00380768.2018.1545517
 51. Błońska E, Piaszczyk W, Lasota J. Patterns and driving factors of ecological stoichiometry in system of deadwood and soil in mountains forest ecosystem. *Scientific Reports.* 2023;13:5676. doi: 10.1038/s41598-023-32946-1
 52. Wambsgans J, Stutz KP, Lang F. European beech deadwood can increase soil organic carbon sequestration in forest topsoils. *Forest Ecology and Management.* 2017;405:200–209. doi: 10.1016/j.foreco.2017.08.053
 53. Yuan J, Hou L, Wei X, Shang Z, Cheng F, Zhang S. Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in the Qinling Mountains, China. *PLoS ONE.* 2017;12(4):e0175203. doi: 10.1371/journal.pone.0175203
 54. Minnich C, Peřoh D, Poll C, Borken W. Changes in chemical and microbial soil parameters following 8 years of deadwood decay: an experiment with logs of 13 tree species in 30 forests. *Ecosystems.* 2021;24:955–967. doi: 10.1007/s10021-020-00562-z
 55. Khanina LG, Bobrovsky MV, Smirnov VE, Ivashchenko KV, Zhuravleva AI, Zhmaylov IV. Effects of mass windthrow in broad-leaved forest on characteristics of sandy and loamy soils. In: *Mathematical Biology and Bioinformatics.* Proceedings of the International Conference Ed. by V.D. Lakhno. Pushchino: IMPB RAS. 2022;9:e46. In Russian, English summary. doi: 10.17537/icmbb22.50/
 56. Lukina NV. Global'nye vyzovy i lesnye ekosistemy [Global challenges and forest ecosystems]. *Vestnik Rossijskoj akademii nauk.* 2020;90(6):528–532. In Russian.

Информация об авторах:

Ханина Лариса Геннадьевна – канд. биол. наук, в.н.с. лаборатории вычислительной экологии Института математических проблем биологии РАН – филиала Института прикладной математики им. М.В. Келдыша Российской академии наук (Пушино, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8937-5938>

E-mail: khanina.larisa@gmail.com

Бобровский Максим Викторович – д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории моделирования экосистем Института физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленного подразделения ФИЦ ПНЦБИ Российской Академии наук (Пушино, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3379-368X>

E-mail: maxim.bobrovsky@gmail.com

Смирнов Вадим Эдуардович – канд. биол. наук, в.н.с. Центра по проблемам экологии и продуктивности лесов Российской академии наук (Москва, Россия), с.н.с. Института математических проблем биологии РАН – филиала Института прикладной математики им. М.В. Келдыша Российской академии наук (Пушино, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4918-3939>

E-mail: vesmirnov@gmail.com

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Larisa G. Khanina, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Institute of Mathematical Problems of Biology of RAS, branch of the Keldysh Institute of Applied Mathematics (Pushchino, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8937-5938>

E-mail: khanina.larisa@gmail.com

Maxim V. Bobrovsky, Doctor Sci. (Biol.), Leading Researcher, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Pushchino Scientific Center for Biological Research of RAS (Pushchino, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3379-368X>

E-mail: maxim.bobrovsky@gmail.com

Vadim E. Smirnov, Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher, Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences (Moscow, Russia); Senior Researcher, Institute of Mathematical Problems of Biology of RAS, branch of the Keldysh Institute of Applied Mathematics (Pushchino, Russia).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4918-3939>

E-mail: vesmirnov@gmail.com

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 20.09.2022;
одобрена после рецензирования 01.04.2023; принята к публикации 03.10.2023.*

*The article was submitted 20.09.2022;
approved after reviewing 01.04.2023; accepted for publication 03.10.2023.*