

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО И БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПОЧВ ЕСТЕСТВЕННО РАЗВИВАЮЩИХСЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

УДК 574.4, 631.41, 631.461

ЗАПАСЫ УГЛЕРОДА И АЗОТА, МИКРОБНАЯ АКТИВНОСТЬ ГУМУСОВОГО ГОРИЗОНТА СУГЛИНИСТЫХ ПОЧВ ПОСЛЕ МАССОВОГО ВЕТРОВАЛА В ШИРОКОЛИСТВЕННОМ ЛЕСУ ЗАПОВЕДНИКА “КАЛУЖСКИЕ ЗАСЕКИ”

© 2024 г. Л. Г. Ханина^{а, *} (<https://orcid.org/0000-0002-8937-5938>),
К. В. Ивашенко^б (<https://orcid.org/0000-0001-8397-158X>),
В. Э. Смирнов^{а, с} (<https://orcid.org/0000-0003-4918-3939>),
М. В. Бобровский^б (<https://orcid.org/0000-0002-3379-368X>)

^аИнститут математических проблем биологии РАН — филиал Института прикладной математики
им. М. В. Келдыша РАН, ул. проф. Виткевича, 1, Пущино, 142290 Россия

^бИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН — обособленное подразделение
ФИЦ ПНЦБИ РАН, ул. Институтская, 2, Пущино, 142290 Россия

^сЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, ул. Профсоюзная, 84/32с14, Москва, 117997 Россия

*e-mail: khanina.larisa@gmail.com

Поступила в редакцию 01.03.2024 г.

После доработки 03.06.2024 г.

Принята к публикации 04.06.2024 г.

Вклады ветровалов и крупных древесных остатков (валежа) в динамику органического вещества почвы весьма противоречивы и недостаточно изучены. Вместе с тем ветровалы — это естественные нарушения, частота которых по прогнозным оценкам будет возрастать в связи с глобальным изменением климата. Оценивали влияние массового ветровала, а именно валежных стволов и окон в пологе леса, на содержание и запасы общих С и N, а также на микробную активность почв на покровных лёссовидных суглинках в мезофитном многовидовом широколиственном лесу. Исследовали дерново-подзолистые и серые почвы (Retisols и Luvisols по классификации WRB) на массовом ветровале через 15 лет после катастрофического события. Отбор почвенных проб проводили из верхнего 5 см слоя горизонта А в трех биотопах: (1) под лежащим стволом, (2) на расстоянии 50–70 см от ствола на участке, свободном от валежа, и (3) в фоновом лесу, не нарушенном ветровалом. Использовали серию однофакторных дисперсионных анализов и попарный критерий Геймса–Хауэлла для оценки влияния вида упавшего дерева и трех типов биотопов на содержание и запас С и N, их отношение, микробные характеристики, значения pH, а также влажность и плотность почвы. Содержание и запасы С и N, микробная активность и влажность почвы оказались наибольшими на участке массового ветровала, свободном от лежащих стволов. Оценки почв под валежными стволами в основном были близки к оценкам фоновое леса. Сделан вывод, что на суглинистых почвах окна в пологе леса и валеж, возникшие в результате массового ветровала, оказывают значительное влияние на почвенные характеристики.

Ключевые слова: крупные древесные остатки (валеж), дерново-подзолистые почвы, серые почвы, базальное дыхание, микробная биомасса, критерий Геймса–Хауэлла

DOI: 10.31857/S0032180X24110046, **EDN:** JOTCVK

ВВЕДЕНИЕ

Катастрофическими (массовыми) ветровалами называют массовое падение деревьев на достаточно большой территории, выделяемой на

ландшафтном уровне, в результате сильных ветров, шквалов и смерчей [19, 27, 35, 58, 75]. Ветровалы как массовые, так и единичные, приводят к увеличению запасов древесного детрита и существенным изменениям характеристик почвенного

покрова [2, 7, 8, 54]. Оценки вкладов ветровалов и валежа в циклы биофильных элементов, баланс углерода, динамику органического вещества почвы весьма противоречивы [10, 24, 33, 38, 41, 47, 54, 60, 64, 67, 73]. Вероятно, это связано с разнообразием типов почв [63, 69], различным составом лесных сообществ [55], а также с разнообразием биотопов и микросайтов разной природы и размера внутри ветровала [3]. Среди последних можно выделить: валежные стволы, ветровально-почвенные комплексы (ВПК), образующиеся при падении деревьев с выворачиванием корневой системы, а также окна в пологе леса, свободные от валежин и ВПК. Всесторонние исследования влияния перечисленных факторов на количество и качество органического вещества почвы крайне актуальны в связи с важностью корректной оценки запасов почвенного углерода в лесных экосистемах.

Исследованию воздействий ветровалов на почвы в равнинных широколиственных лесах, по сравнению с бореальными и горными лесами, посвящено не так много работ [1, 24, 26, 33, 34, 37, 60], что может быть следствием относительной редкости этих лесов (их малой площади). Однако в условиях потепления климата площадь широколиственных лесов может заметно увеличиваться за счет неморализации лесных территорий, занятых в настоящее время бореальными лесами [52, 59], что дополнительно определяет важность и актуальность их изучения.

Цель работы — оценка влияния массового ветровала, а именно валежных стволов и окон в пологе леса, на содержание и запасы С и N, а также на микробную активность почв на покровных суглинках в мезофитном широколиственном лесу.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в заповеднике “Калужские засеки”, расположенном в восточно-европейском регионе зоны широколиственных лесов в пределах Русской платформы на севере Среднерусской возвышенности [17]. Климат региона умеренно-континентальный. Среднегодовая температура с 1991 по 2020 гг. составила 5.9°C, а с 2006 по 2020 гг. 6.3°C [6; станция Сухиничи, 65 км от района исследования]. Среднегодовое количество осадков, рассчитанное с устранением систематических погрешностей осадкомерных приборов, с 1991 по 2015 гг. составило 662 мм [12].

Ландшафт местности представляет собой холмистую равнину с высотами 150–250 м над ур. м. и максимальной высотой 275 м, густо расчлененную балками и оврагами. Дочетвертичные отложения представлены раннемеловыми глинами, песками и песчаниками. Мощность четвертичных отложений составляет 10–20 м, преобладают флювиогляциальные отложения среднего плейстоцена

и позднелепесточеновые лёссово-почвенные отложения [16]. В соответствии с почвенно-экологическим районированием 2013 г. [22] участок относится к Тульскому округу серых, светло-серых и темно-серых лесных тяжелосуглинистых и суглинистых почв на лёссовидных отложениях Среднерусской провинции серых лесных почв. По данным почвенно-географического районирования Нечерноземья [23] территория заповедника находится на стыке Среднерусской провинции серых лесных почв и Среднерусской южнотажной провинции дерново-подзолистых среднегумусированных почв. По данным полевых исследований [2, 3, 18] почвенный покров заповедника характеризуется большим разнообразием автоморфных почв: на песчаных почвообразующих породах наиболее широко распространены дерново-подзолы, а на суглинистых породах — дерново-подзолистые и серые почвы; внутри ареалов дерново-подзолистых и серых почв встречаются темногумусовые почвы [4].

Массовый ветровал произошел на Южном участке заповедника летом 2006 г. вследствие ураганного ветра, сопровождавшегося мощным грозовым ливнем, местами с градом. В спутниковой базе данных по ветровальным событиям в лесах европейской части России ветровал идентифицирован под номером 246 [65]. С помощью космических снимков и наземного картографирования в [5] было определено, что ветровалом был поврежден 291 участок площадью от 0.04 до 51 га при общей площади поврежденных лесов 285 га. Старовозрастные и перестойные дубравы (многовидовые широколиственные леса с доминированием дуба черешчатого (*Quercus robur*)) практически не были затронуты ветровалом; в основном пострадали средневозрастные и приспевающие древостои с заметным участием широколиственных видов, но с доминированием мелколиственных видов деревьев — осины обыкновенной (*Populus tremula*) и берез бородавчатой и пушистой (*Betula pendula* и *B. pubescens*) [5]. Лесохозяйственные мероприятия после ветровала в заповеднике не проводились. Для научных исследований в 2010 г. заложено пять пробных площадей (от 600 до 1600 м²) на пяти участках ветровала в местах распространения флювиогляциальных песков и покровных суглинков. Доля площади, занятой буграми и западинами ВПК на пробных площадях, составила от 6 до 25%; валеж (крупные древесные остатки диаметром от 5 см), как правило, занимал большее пространство — от 17 до 32% исследованной территории [5] (рис. 1). Запас валежа в 2010 г. варьировал от 198 до 463 м³/га при среднем значении 344 (47) м³/га (в скобках указано стандартное отклонение).

Сбор полевого материала для исследования влияния массового ветровала на свойства суглинистых почв проводили в августе 2021 г. на участке

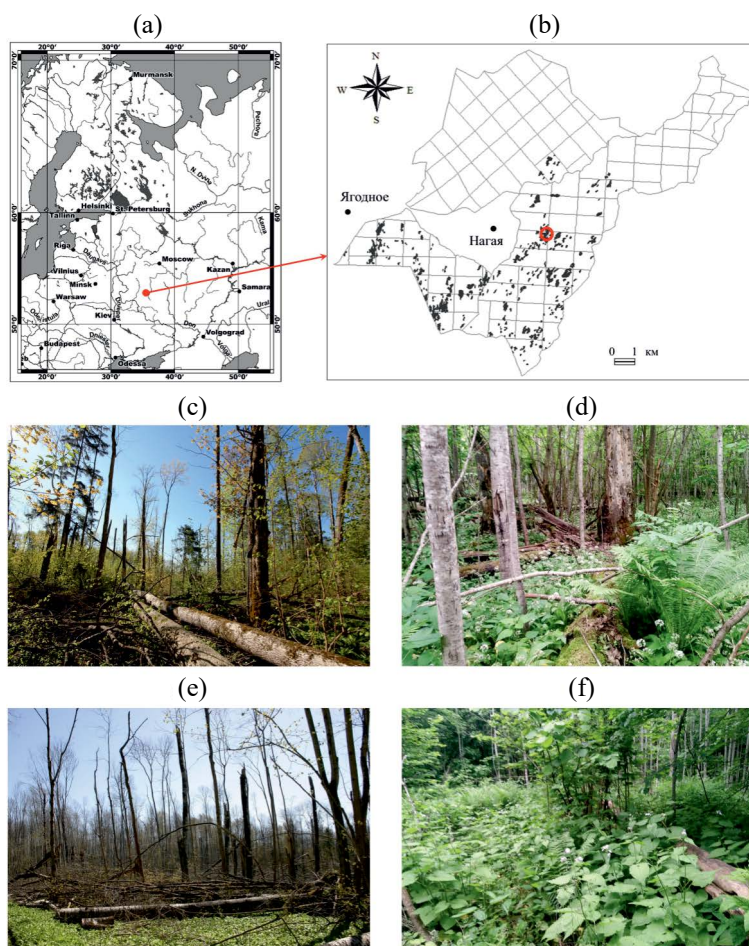


Рис. 1. Расположение района исследования (а), схема расположения участков массового ветровала на Южном участке заповедника (б) с указанием места исследования (красный круг). Фотографии исследуемого участка в 2007 (с, е) и 2021 (д, ф) гг. Автор фотографий — М.В. Бобровский.

ветровала, расположенном недалеко от деревни Нагая (рис. 1; пробная площадь 4 в [5]). Размер участка в 2009 г. 100×650 м. Участок расположен на пологом склоне водораздела рек Мошок (бассейн р. Ока) и Дубенка (бассейн рек Вытебети и Жиздры). Почвенный покров представлен сочетаниями дерново-подзолистых и серых почв при преобладании первых (Retisols и Luvisols по классификации WRB [44]) на покровных лёссовидных суглинках. Неоднородности на участке в большей степени связаны с микрорельефом, сформированным в последние столетия за время относительно свободного развития леса, а также в результате падения деревьев и формирования ВПК при массовом ветровале. Почвы являются мюллеревыми по типу гумуса; разложение опада происходит достаточно быстро: летом опад либо отсутствует, либо встречается только свежий, текущего года.

Участок ветровала и фоновый лес, его окружающий, представляют собой широколиственный

лес с доминированием осины, ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*), с участием кленов остролистного и полевого (*Acer platanoides* и *A. campestre*), дуба, вяза шершавого (*Ulmus glabra*), березы бородавчатой и с небольшим присутствием липы мелколистной (*Tilia cordata*) и ели европейской (*Picea abies*). По описанию [49], растительность на участке близка к ассоциации *Aceri campestris-Tilietum cordatae* ass. nov. hoc loco [11], которую отличает присутствие клена полевого, бересклета европейского (*Euonimus europaea*) и черемши (*Allium ursinum*). В 1999 г. возраст деревьев в верхнем ярусе, по данным лесоустройства, был 70 лет.

На участке ветровала в 2021 г. валеж занимал около 20% территории; ярус древостоя высотой 15–18 м состоял из осины, растущей группами, с общим проективным покрытием (ОПП) 30%; ярус подроста и подлеска высотой от 1.5 до 12 м состоял из черемухи птичьей (*Padus avium*), ясеня, кленов полевого и остролистного, вяза, липы, осины,

а также лещины обыкновенной (*Corylus avellana*) и бересклета европейского (ОПП от 50 до 70%); в напочвенном покрове при ОПП 80% и высоте от 50 до 150 см доминировали неморальные травы, такие как сныть обыкновенная *Aegopodium podagraria*, зеленчук желтый *Galeobdolon luteum*, копытень европейский *Asarum europaeum*, медуница неясная *Pulmonaria obscura*; группами встречались нитрофильные виды крапива двудомная *Urtica dioica*, лунник оживающий *Lunaria rediviva*, страусник обыкновенный *Matteuccia struthiopteris* и др. В фоновом лесу в напочвенном покрове доминировали те же неморальные травы, но с меньшим обилием и высотой до 20 см; нитрофильные виды изредка встречались в небольших окнах; ОПП древесного яруса составляло 70%, яруса подроста и подлеска около 15%, травяно-кустарничкового яруса 60%. Список видов растений на участке ветровала и в фоновом лесу приведен в приложении (табл. S1). Таким образом, спустя 15 лет после катастрофического ветровала, зарастающее окно массового вывала деревьев оставалось достаточно хорошо освещенным участком, для которого было характерно высокое обилие-покрытие неморальных и нитрофильных травянистых растений с высокой надземной и подземной биомассой [9].

Отбор почвенных проб проводили из верхнего 5 см слоя горизонта А в трех биотопах: (1) под лежащим стволом, (2) на расстоянии 50–70 см от ствола на участке свободном от валежа и (3) в фоновом лесу, окружающем ветровальный участок. Всего на ветровале отобрано 38 парных почвенных проб – под лежащими стволами пяти видов деревьев и рядом с этими стволами, не менее чем в трехкратной повторности на вид дерева (табл. 1); при отборе проб подкروновые и межкروновые пространства в зарастающем окне ветровала не учитывали. В фоновом лесу методом конверта отбирали

10 смешанных образцов почвы. В каждом месте отбора образцов определяли мощность (см) свежего опада (горизонт L), ферментированного опада (F), минерального горизонта А с помощью почвенного бура. Для определения влажности и плотности почвы образцы отбирали в почвенный бюкс (объемом 70 см³) с крышкой без нарушения структуры с помощью киянки, ножа и плоской лопатки с учетом рекомендаций (ГОСТ 5180-2015).

Физико-химический и микробиологический анализ почвенных образцов. Для каждой точки отбора образцов определяли влажность почвы методом высушивания до постоянной массы и плотность почвы методом режущего кольца (ГОСТ 5180-2015). Образцы высушивали до воздушно-сухого состояния и просеивали через сито с диаметром ячеек 1 мм. Содержание общего углерода (С%) и азота (N%) в образцах, растертых до состояния пудры, определяли на CHNS-анализаторе (Vario EL Cube, Elementar Analysensysteme GmbH, Германия). В качестве дополнительных характеристик определяли pH (потенциометрически) в водной суспензии при соотношении почва : вода дистиллированная 1 : 2.5 [20] и гранулометрический состав почвы методом пипетки с обработкой пирофосфатом натрия [27]. Запасы С и N (т/га) в минеральной почве рассчитывали путем умножения доли каждого элемента на плотность почвы и на мощность горизонта А, исходя из предположения об его относительной однородности. Микробную активность почвы оценивали через скорость минерализации органического вещества (базальное дыхание, БД) и ее удельную величину (коэффициент $q\text{CO}_2$). Метаболический коэффициент $q\text{CO}_2$ – это отношение БД к содержанию микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) в почве. Содержание $C_{\text{мик}}$ определяли методом субстрат-индуцированного дыхания [28, 29]. Микробное дыхание почвы (концентрацию CO_2) определяли на

Таблица 1. Характеристики древесных стволов – среднее значение (стандартное отклонение), под и рядом с которыми провели отбор почвенных проб

Вид дерева*	Диаметр ствола на расстоянии 1.3 м от корневой шейки (ДВН), см	Диаметр ствола в месте отбора почвенного образца, см	Стадия разложения ствола в месте отбора почвенного образца**	Число стволов
Вяз шершавый	33.5 (8.8)	22.5 (4.4)	2.8 (1.0)	4
Ель европейская	46.3 (1.5)	35.3 (9.3)	2.7 (0.6)	3
Клен остролистный	37.5 (9.1)	35.8 (7.5)	2.8 (0.5)	4
Осина обыкновенная	31.0 (0.8)	30.3 (5.1)	3.8 (1.0)	4
Ясень обыкновенный	40.4 (6.3)	36.5 (7.6)	2.8 (1.5)	4
Все стволы	37.3 (7.8)	31.9 (8.1)	3.0 (1.0)	19

* Далее вяз, ель, клен, осина и ясень соответственно.

** Участок ствола был отнесен к одной из пяти стадий разложения от минимальной первой до максимальной пятой стадии по стандартной методике с дополнениями [24; табл. 1].

газовом хроматографе Кристаллюкс-4000М (детектор по теплопроводности). Микробиологический анализ проводили в свежееотобранных образцах почвы после просеивания (сито $d = 2$ мм) и предварительной инкубации в течение 72 ч при температуре 25°C и влажности 50–65% от полной влагоемкости [36].

Статистическую обработку материала выполняли в среде статистического программирования R [61]. В качестве факторов, влияющих на содержание и запас С и N, их отношение, микробные характеристики, значения рН, а также влажность и плотность почвы, рассматривали биотоп – под/рядом с валежом/вне ветровала, и вид упавшего дерева. Для оценки влияния этих факторов проводили серию однофакторных дисперсионных анализов (ANOVA). Однородность дисперсий – требование дисперсионного анализа – проверяли с помощью критерия Левина. Так как это условие не выполнялось для ряда переменных, попарные сравнения средних после дисперсионного анализа проводили с помощью критерия Геймса–Хауэлла [39]. Статистика этого критерия та же, что и у критерия Стьюдента, но следует не t -распределению, а распределению стьюдентизированного размаха (studentized range distribution) с коррекцией степеней свободы. Метод Геймса–Хауэлла рекомендуется как в случае равных, так и в случае неравных дисперсий (например, [62, 74]); его использование позволило провести все исследование в рамках одной статистической модели. Зависимости между почвенными характеристиками оценивали на основе коэффициента корреляции Пирсона. В работе был принят 5%-ный уровень значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследованные суглинистые почвы характеризовались быстрым разложением опада: подстилка отсутствовала под бревнами и имела мощность 1.6 (0.6) см во всех других биотопах. Ферментативный горизонт встретился в 10% образцов с небольшой мощностью до 0.5 см. Мощность минерального горизонта А составляла в среднем 14 (1) см; она не различалась между биотопами и видами упавших деревьев. Содержание гранулометрической фракции песка размером более 0.05 мм составило 40.4 (3.2)%, пыли (от 0.001 до 0.05 мм) 57.1 (2.6)% и ила (<0.001 мм) 2.5 (0.7)% ($n = 3$). Следовательно, по гранулометрическому составу изучаемые почвы являются пылеватыми-тяжелосуглинистыми [21].

Средний ДВН стволов (диаметр на расстоянии 1.3 м от корневой шейки), под которыми и рядом с которыми были взяты почвенные образцы, составил 37 (8) см; средняя стадия разложения стволов в месте отбора образцов – третья. Не выявлено значимого вклада размерных характеристик или

стадии разложения ствола в вариацию анализируемых почвенных показателей. Практически все характеристики не различались по фактору видовой принадлежности стволов, упавших на ветровале, но довольно хорошо различались между исследованными биотопами (табл. 2). Видовая принадлежность стволов оказалась значимым фактором исключительно для варьирования рН ($R^2 = 27\%$). Подкисление почвы отмечено для биотопов с елью; значимая разница наблюдалась между “еловыми” образцами и образцами, взятыми под и рядом со стволами вяза и осины ($P = 0.01$ и 0.05 соответственно).

Биотоп оказался значимым фактором для 8 из 11 анализируемых переменных. Среди физических характеристик плотность почвы значимо не различалась между биотопами, а влажность на ветровале между бревнами была в 1.6 раз выше, чем в фоновом лесу. Внутри ветровального участка между биотопами под стволом и рядом со стволом влажность почвы значимо не различалась, но под стволами было более влажно, чем в фоновом лесу (табл. 3).

Среди анализируемых химических характеристик варьирование рН в наибольшей мере объяснялось типом биотопа ($R^2 = 28\%$). Хотя и максимальное, и минимальное значения рН наблюдались под стволами (ясеня и ели соответственно), в целом рН был значимо больше под стволами, чем в двух других биотопах. Общее содержание С и N в почве значимо зависело от типа биотопа: этот фактор определял 14 и 24% варьирования этих переменных соответственно; максимальные значения наблюдались на ветровале между стволами. Среднее общее содержание С между стволами было на 12 и 15% выше, чем под бревнами и в фоновом лесу; разница была значимая только для фоновоего леса. Среднее общее содержание N было на 17% выше, чем в двух других биотопах, где отмечены одинаковые средние значения; разница была значимая. Запас С мало различался между биотопами ($P = 0.06$), хотя среднее значение между бревнами было выше средних в других биотопах. Запас N значимо различался между двумя биотопами на ветровале, он был выше между бревнами; с фоновым лесом значимых различий не выявлено. Отношение C/N во всех биотопах было около 12; между биотопами значения не различались.

Микробные показатели почв в наибольшей степени отличались между биотопами (объясненная дисперсия от 28 до 44%). На биотопах под стволами значительно уменьшалось содержание $S_{\text{мик}}$ (в среднем в 1.6 раз) по сравнению с участками без валежа и фоном. Отмечено и снижение скорости БД, но в меньшей степени (в 1.3 раза), чем $S_{\text{мик}}$. Следовательно, в почве под стволами деревьев значимо увеличивалась дыхательная активность микроорганизмов на единицу их биомассы (qCO_2),

Таблица 2. Характеристики почвы – среднее значение (стандартное отклонение) – и результаты дисперсионных анализов по оценке влияния видовой принадлежности валежа и анализируемых биотопов на свойства почв

Характеристика почвы	Фактор – видовая принадлежность валежа							Фактор – тип биотопа				
	R^2 , %*	P	клен ($n = 8$)	ясень ($n = 8$)	ель ($n = 6$)	осина ($n = 8$)	вяз ($n = 8$)	R^2 , %	P	под стволом ($n = 19$)	рядом со стволом ($n = 19$)	фоновый лес ($n = 10$)
Плотность почвы, кг/м ³	1	0.975	823 (156)	815 (73)	833 (147)	789 (121)	811 (141)	2	0.664	812 (123)	814 (128)	854 (124)
Влажность почвы, %	22	0.072	14.0 (6)	19.8 (7)	25.2 (8)	24.2 (8)	24.5 (12)	14	0.037	19.9 (9)	22.7 (9)	14.2 (2)
pH	27	0.032	6.3 (0.5)	6.2 (0.8)	5.7 (0.4)	6.5 (0.6)	6.8 (0.6)	28	<0.001	6.6 (0.8)	6.1 (0.3)	5.7 (0.3)
Содержание С, %	13	0.319	2.8 (0.4)	3.2 (0.7)	3.0(0.6)	3.4 (0.8)	3.5 (1.0)	14	0.033	3 (0.8)	3.4 (0.6)	2.9 (0.3)
Содержание N, %	10	0.461	0.2 (0.0)	0.3 (0.1)	0.2 (0.1)	0.3 (0.1)	0.3 (0.1)	24	0.002	0.24 (0.05)	0.29 (0.05)	0.24 (0.02)
Отношение C/N	20	0.106	11.7 (0.9)	11.8 (0.7)	12.0 (0.4)	13.1 (1.7)	12.0 (1.0)	3	0.493	12.3 (1.4)	12 (0.7)	11.9 (0.5)
Запас углерода, т С/га	8	0.559	32.3 (7.0)	36.1 (7.1)	34.5 (8.2)	37.4 (9.4)	39.2 (10.4)	12	0.061	33.1 (9.0)	38.8 (7.0)	34.1 (4.8)
Запас азота, т N/га	6	0.693	2.8 (0.6)	3.0 (0.5)	2.9 (0.7)	2.9 (0.8)	3.2 (0.8)	17	0.016	2.7 (0.6)	3.3 (0.6)	2.9 (0.5)
Углерод микробной биомассы, мкг С/г	8	0.6	849 (229)	889 (346)	887 (441)	1079 (345)	1033 (342)	42	<0.001	742 (254.5)	1160 (272)	1235 (276)
Базальное дыхание, мкг С/(г ч)	7	0.662	1.1 (0.2)	1.1 (0.5)	1.3 (0.3)	1.3 (0.4)	1.3 (0.3)	28	<0.001	1.1 (0.3)	1.4 (0.3)	0.9 (0.4)
Метаболический коэффициент qCO_2 , мкг С/(мг С _{мик} ч)	13	0.301	1.4 (0.3)	1.3 (0.5)	1.7 (0.6)	1.3 (0.2)	1.3 (0.3)	44	<0.001	1.5 (0.5)	1.2 (0.2)	0.7 (0.3)

* Доля вариации отклика, объясненная фактором: отношение межгрупповой суммы квадратов к общей сумме квадратов.

Таблица 3. Результаты попарного сравнения почвенных характеристик биотопов, выполненных методом Гэймса–Хауэлла

Биотоп*	Разность средних	Стандартная ошибка разности	Статистика критерия	Число степеней свободы	P-значение
Плотность почвы, кг/м ³					
ВМБ-ВПБ	2.10	28.70	0.05	35.94	0.999
ВМБ-ФОН	−39.30	34.60	−0.80	18.92	0.706
ВПБ-ФОН	−41.40	34.10	−0.86	18.24	0.673
Влажность почвы, %					
ВМБ-ВПБ	2.82	2.09	0.95	35.87	0.610
ВМБ-ФОН	8.54	1.59	3.79	21.05	0.003
ВПБ-ФОН	5.71	1.51	2.68	21.39	0.036
pH					
ВМБ-ВПБ	−0.48	0.14	−2.48	22.74	0.053
ВМБ-ФОН	0.39	0.08	3.28	17.59	0.011
ВПБ-ФОН	0.87	0.15	4.20	25.53	0.001
Содержание общего С, %					
ВМБ-ВПБ	0.49	0.16	2.10	31.40	0.105
ВМБ-ФОН	0.57	0.11	3.67	26.99	0.003
ВПБ-ФОН	0.09	0.15	0.41	24.32	0.910
Содержание общего N, %					
ВМБ-ВПБ	0.050	0.011	3.19	35.60	0.008
ВМБ-ФОН	0.046	0.009	3.67	26.99	0.003
ВПБ-ФОН	−0.003	0.010	−0.23	26.68	0.972
C/N					
ВМБ-ВПБ	−0.30	0.25	−0.82	27.50	0.693
ВМБ-ФОН	0.14	0.17	0.60	24.67	0.820
ВПБ-ФОН	0.44	0.25	1.23	25.20	0.450
Запас углерода, т С/га					
ВМБ-ВПБ	5.68	1.84	2.18	33.86	0.089
ВМБ-ФОН	4.75	1.55	2.16	24.86	0.098
ВПБ-ФОН	−0.93	1.81	−0.37	26.97	0.929
Запас азота, т N/га					
ВМБ-ВПБ	0.57	0.14	2.84	36.00	0.020
ВМБ-ФОН	0.38	0.14	1.90	23.97	0.161
ВПБ-ФОН	−0.19	0.14	−0.94	23.99	0.619
Углерод микробной биомассы, мкг С/г					
ВМБ-ВПБ	417.88	60.37	4.89	35.85	0.000
ВМБ-ФОН	−75.80	75.87	−0.71	18.13	0.763
ВПБ-ФОН	−493.68	74.30	−4.70	17.13	0.001
Базальное дыхание, мкг С/(г ч)					
ВМБ-ВПБ	0.34	0.07	3.40	34.15	0.005
ВМБ-ФОН	0.48	0.10	3.30	16.51	0.012
ВПБ-ФОН	0.14	0.10	1.02	13.73	0.578
Метаболический коэффициент $q\text{CO}_2$, мкг С/(мг С _{мик} ч)					
ВМБ-ВПБ	−0.32	0.08	−2.75	24.64	0.029
ВМБ-ФОН	0.48	0.07	4.83	14.20	0.001
ВПБ-ФОН	0.79	0.10	5.79	26.39	0.000

* ВПБ – на ветровале под бревном; ВМБ – на ветровале между бревнами, ФОН – вне ветровала.

что указывает на определенный дисбаланс в функционировании микробиома — больше С теряется в виде CO_2 и меньше закрепляется в микробной биомассе. Кроме того, на участках ветровала без стволов БД почвы выше в 1.6 раза по сравнению с фоном, при этом содержание $\text{C}_{\text{мик}}$ значимо не различалось. Таким образом, наиболее сбалансированное функционирование микробиома почвы отмечалось на ветровале между бревнами — в условиях, которые характеризуются высокой освещенностью и наличием неморального и нитрофильного высокотравья с богатым опадом.

Корреляционный анализ (рис. 2) показал, что наиболее сильные значимые корреляции ($r > 0.9$, $P < 0.001$) наблюдались как между содержанием С и содержанием N, так и между запасами этих элементов. При этом для каждого из этих элементов корреляции между их содержанием и запасом

были слабее (0.8 и 0.7), но оставались значимыми на высоком уровне ($P < 0.001$). Плотность почвы слабо отрицательно коррелировала с С% и $\text{C}_{\text{мик}}$, с высокой значимостью отрицательно с БД, но положительно с запасами N. Влажность почвы положительно коррелировала с содержаниями и запасами С и N, а также с микробными показателями. Значения pH в исследованных почвах практически не коррелировали с остальными изученными почвенными характеристиками.

Таким образом, среди изученных биотопов, расположенных на покровных лёссовидных суглинках, самым богатым по почвенным характеристикам оказался участок массового ветровала, свободный от лежащих стволов. Оценки почв под валежными стволами в основном были близки оценкам фонового леса, не затронутого массовым ветровалом.

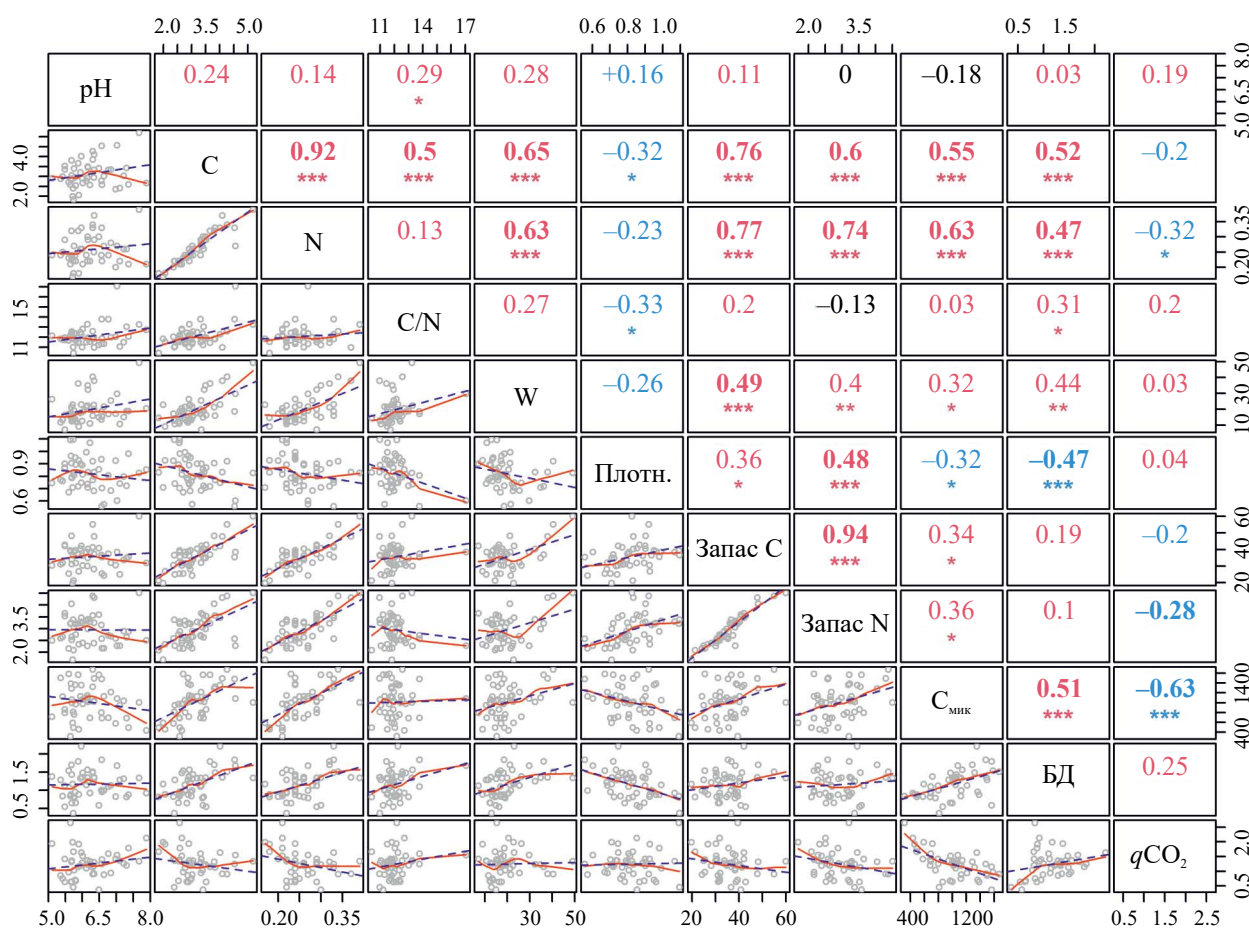


Рис. 2. Корреляционная матрица для почвенных характеристик: pH, C, N — содержание углерода и азота, соответственно, отношение C/N, W — влажность почвы; Плотн. — плотность почвы; Запас С и N, $\text{C}_{\text{мик}}$ — содержание углерода микробной биомассы, БД — базальное дыхание почвы, $q\text{CO}_2$ — микробный метаболический коэффициент. В верхнем треугольнике матрицы даны значения коэффициента корреляции Пирсона: положительные отмечены красным цветом, отрицательные — синим. Полу жирным шрифтом выделены наиболее сильные корреляции. *, ** и *** обозначают уровни значимости 0.05, 0.01 и 0.001 соответственно. В нижнем треугольнике матрицы даны диаграммы рассеяния со сглаженной кривой (сплошная красная линия) и регрессионной прямой (пунктирная синяя линия).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные оценки содержания и запасов углерода, азота, рН, а также микробной активности почв для фонового леса в целом совпадали с литературными оценками для дерново-подзолистых и серых лесных почв на лёссовидных суглинках [13, 14, 48, 72]. Вместе с тем результаты не соответствовали оценкам, полученным ранее при исследовании того же массового ветровала аналогичного осиново-широколиственного леса, но на участке, расположенном в экотопе флювиогляциальных песков [24]. На песках через 14 лет после ветровала все физико-химические свойства дерново-подзолов на ветровале и вне его, под стволами и между лежащими стволами значимо не различались, только отношение C/N было значимо ниже на ветровале и составляло в среднем 12.2 ± 0.2 против 14.1 ± 0.6 в фоновом лесу ($\pm$ стандартная ошибка). На суглинках отношение C/N, наоборот, не различалось между биотопами и в среднем составило 12.1 ± 0.1 , что оказалось равным среднему значению песчаных почв на ветровале. Такой результат подтверждает индикаторную роль показателя C/N [15] и свидетельствует о сходстве гумусовых горизонтов дерново-подзолов, дерново-подзолистых и серых лесных почв в условиях длительного спонтанного развития лесных сообществ, в напочвенном покрове которых доминируют неморальные и участвуют нитрофильные виды трав. В целом на песках варьирование 90% всех рассмотренных почвенных характеристик значимо объяснялось видовой принадлежностью валежа (до 76% варьирования), а на суглинках этот фактор для всех переменных, кроме рН, был незначимым. Известно, что при мюллеровом типе гумуса виды-деструкторы, прежде всего дождевые черви, способны замешивать лигноцеллюлозные фрагменты древесного детрита в минеральную почву [71]. Вероятно, на песках, где такой процесс выражен намного слабее и преобладает просачивание лигноцеллюлозных растворенных соединений из древесных остатков в минеральные горизонты [46], роль видовых отличий древесины становится более существенной. Изучение деталей особенностей деструкции стволов разных видов и особенностей почвенных процессов при разных подстилающих породах является предметом дальнейших исследований. Очевидно, что показанные ранее [25, 50] отличия в элементном составе и скорости разложения валежа восьми видов деревьев могут вести к различиям в характеристиках почв.

Таким образом, при сравнении одних и тех же биотопов мезофитного широколистного леса, связанных с массовым ветровалом, но расположенных на песках и на покровных лёссовидных суглинках, наблюдается существенно разная картина отклика почв на одинаковые экологические события. По-видимому, почвообразующая порода в большой мере определяет способности почвы

адсорбировать и удерживать поступающие из ствола питательные вещества и органические соединения. Аналогичную разницу процессов, связанных с лежащими деревьями, на почве разных типов в экотопах с различными почвообразующими и подстилающими породами отмечали и другие авторы [37, 63, 69]. В частности, показано, что в кислых почвах на силикатных породах деградированная лигноцеллюлоза сохраняется и способствует доступности основных катионов и повышению пористости почвы за счет связывания катионов [46, 70, 71]. В почвах на известковых породах деградированная лигноцеллюлоза способствует совместному метаболизму других органических веществ и не влияет на доступность основных катионов и пористость почвы [46, 71, 76]. Показана позитивная значимая связь содержания и запаса С под валежом с долей пыли и ила в гранулометрическом составе почвы и интенсивностью деструкции древесины [38].

В целом, после массовых ветровалов отмечается увеличение запасов С в почве для лесов разных типов – бореальных, умеренных, тропических [26, 38, 42], хотя в горных условиях на крутых склонах ветровалы часто ведут существенному сокращению как общего, так и почвенного углерода [56]. Также показано увеличение содержания водорастворимых форм органического С под лежащими стволами любых стадий разложения [31, 45]; значимое увеличение содержания С, N и других биофильных элементов под бревнами на поздних стадиях разложения [33, 34, 57, 76].

В настоящем исследовании не получена значимая разница между содержанием и запасом С на ветровале под стволом и рядом со стволом, а также не зафиксировали значимое влияние стадии разложения валежа на почвенные характеристики. Последнее, вероятно, объясняется несоответствующим дизайном сбора данных, который должен быть более сбалансированным именно для решения этой задачи. В инкубационном эксперименте с валежом ели и гумусовым горизонтом дерново-подзолистой почвы (Retisol) [10] было показано, что между третьей и четвертой стадиями разложения древесины происходит резкий переход, характеризующийся более чем трехкратным уменьшением отношения C/N, а органическое вещество древесины на пятой стадии разложения отличается меньшей устойчивостью, чем органическое вещество дерново-подзолистой почвы. Максимальная вариация содержания углерода в биотопе “под стволом” в настоящей работе согласуется с результатами лабораторного эксперимента и свидетельствует о сложных комплексных процессах, происходящих в почве и валеже в процессе деструкции, для понимания которых требуется проведение разнообразных дополнительных исследований.

Увеличение рН почвы под стволами отмечается во многих работах [37, 46, 68], что, видимо, связано с общим увеличением рН древесины в ходе ее разложения, особенно на поздних стадиях [30, 41, 50, 60]. Наиболее часто увеличение рН фиксируют под стволами лиственных видов деревьев, это связывают с преобладанием на них грибов белой гнили, разлагающих лигнин [37, 70, 71]. Под стволами хвойных видов деревьев отмечают уменьшение рН в результате образования метаболитов, значительно подкисляющих почву [66, 67].

Микробная биомасса и дыхательная активность в настоящем исследовании были значительно выше на участках рядом с лежащим стволом дерева, чем под ним. Полученные данные не согласуются с результатами работ с похожим дизайном, полученных для тропических лесов в горных ландшафтах [51, 79]. В этих исследованиях показано либо отсутствие различий между биотопами [79], либо, напротив, снижение микробной биомассы на участках рядом со стволами [51]. При этом в работе [51] отмечено, что наибольшие различия микробной биомассы почв двух биотопов были характерны для засушливого сезона и, в значительной степени, выявлены на участках с коротким периодом (0.6 лет) восстановления после массового ветровала. В настоящем исследовании анализ микробных показателей был проведен в почвенных образцах, отобранных спустя 15 лет после массового ветровала. За это время в условиях достаточной освещенности на ветровале сформировался довольно высокий травяной ярус с большим проективным покрытием (рис. 1е, 1ф), который во многом определяет гидротермические условия почвы, содержание С и N, их доступность для почвенных микроорганизмов в биотопе между стволами. Так, в настоящем исследовании влажность почвы уменьшалась в ряду: биотоп ветровала без лежащих стволов > под стволами > фоновый лес. В целом, на участках ветровала отмечено снижение сомкнутости крон деревьев (30%) по сравнению с фоновым лесом (70%), в результате чего осадки на ветровале перехватываются меньше и практически беспрепятственно поступают на поверхность почвы между лежащими стволами, увеличивая содержание почвенной влаги [43]. Кроме того, деревья обладают большей способностью к эвапотранспирации, чем растения травяного яруса [53], следовательно, массовый ветровал может приводить к увеличению влажности почвы [77]. Дополнительно, различные биотопы на ветровале (под стволами и без них) обеспечивают высокую неоднородность в распределении количества и качества поступающих в почву растительных остатков [75, 79]. В процессе разложения древесины на участках ветровала под стволами в почву поступают сложные по химическому составу органические соединения, которые приводят к изменению качества органического вещества с возможностью как

увеличить, так и уменьшить его доступность для почвенных микроорганизмов [79]. Одновременно на участке ветровала между лежащими стволами формируются благоприятные условия для роста фитомассы, например, отмечают увеличение обилия корней [79]. В свою очередь, корневые экссудаты являются одним из основных источников доступных органических соединений для почвенных микроорганизмов [32]. Таким образом, увеличение микробной активности на ветровале между лежащими стволами может быть связано: 1) с увеличением влажности почвы в среднем от 14 до 23%, на что указывает значимая корреляционная связь, полученная как в настоящем исследовании (рис. 2), так и в работах других авторов [40]; 2) с поступлением в почву большего количества доступных органических соединений с корневыми экссудатами, листовым опадом и растительными остатками травяного яруса.

В работе [69] выделены основные факторы, определяющие характер влияния валежа на почвенные свойства: видовая принадлежность лежащего ствола вместе с организмами-деструкторами, подстилающие породы, климат, топография и время, прошедшее со времени падения дерева. Настоящее исследование вместе с проведенным ранее [24] показало значимость первых двух факторов — видовой принадлежности валежа и подстилающих пород. Разнообразие результатов изучения воздействий валежа на почву, известное по литературе, хорошо объясняется различной комбинацией перечисленных факторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено исследование влияния массового ветровала широколиственного леса, расположенного на покровных лёссовидных суглинках, на органическое вещество лесных почв. Тип биотопа (под лежащим стволом, между стволами и фоновый лес) оказался значимым фактором для содержания С и N, запаса N, характеристик микробной активности, значения рН и влажности почвы. Видовая принадлежность упавших стволов оказалась значимым фактором исключительно для варьирования показателя кислотности почвы: пониженные значения рН наблюдались для биотопов с елью. Содержание и запасы С и N, микробная активность почвы оказались наибольшими на участке массового ветровала, свободного от лежащих стволов. Для этого биотопа показана максимальная влажность почвы, а также отмечены хорошая освещенность, высокое обилие—покрытие травянистых растений, что, очевидно, обусловлено образовавшимся окном в пологе леса на месте массового ветровала. Свойства почв под валежными стволами были близки к свойствам почв в фоновом лесу.

Необходимы дальнейшие детальные исследования роли почвообразующих пород, вида дерева и типа биотопа для корректной оценки воздействий ветровалов и упавших деревьев на органическое вещество почвы.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы благодарят администрацию заповедника “Калужские засеки” за помощь в организации полевых работ, И.В. Жмайлова за помощь в сборе полевого материала, А.И. Журавлеву за определение физических характеристик почв. Анализы химических свойств почв выполнены в ЦКП ИФХиБПП РАН.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке проекта РНФ № 24-24-00340.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Онлайн-версия содержит дополнительные материалы, доступные по адресу <https://doi.org/10.31857/S0032180X24110046>

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бобровский М.В. Ветровальные нарушения в почвенном покрове заповедника “Калужские засеки” // Лесоведение. 2004. № 5. С. 28–35.
2. Бобровский М.В. Автоморфные почвы заповедника “Калужские засеки” и их генезис // Тр. гос. природного заповедника “Калужские засеки”. Вып. 1. Калуга: Полиграф-Информ, 2003. С. 10–55.
3. Бобровский М.В. Лесные почвы Европейской России: биотические и антропогенные факторы формирования. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 359 с.
4. Бобровский М.В., Лойко С.В. Возраст и особенности генезиса темногумусовых почв “Калужских засек” // Вестник Моск. ун-та. Сер. 5, география. 2019. № 5. С. 108–117.
5. Бобровский М.В., Стаменов М.Н. Катастрофический ветровал 2006 года на территории заповедника “Калужские засеки” // Лесоведение. 2020. № 6. С. 523–536.
6. Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Трофименко Л.Т., Швеиц Н.В. Описание массива данных среднемесячной температуры воздуха на станциях России. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014621485. [Электронный ресурс]. <http://meteo.ru/data/156-temperature#описание-массива-данных> (дата обращения 15.02.2024).
7. Васенев И.И. Почвенные сукцессии. М.: ЛКИ, 2008. 400 с.
8. Васенев И.И., Таргульян В.О. Ветровал и таежное почвообразование. Режимы, процессы, морфогенеза почвенных сукцессий. М.: Наука, 1995. 240 с.
9. Грозовская И.С., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э., Бобровский М.В., Романов М.С., Глухова Е.М. Биомасса напочвенного покрова в еловых лесах Костромской области // Лесоведение. 2015. № 1. С. 63–76.
10. Евдокимов И.В., Костин Н.В., Быхолец С.С., Кураков А.В. Активность выделения CO₂, азотфиксации и денитрификации при разложении крупных древесных остатков ели обыкновенной в южной тайге // Почвоведение. 2023. № 3. С. 370–379. <https://doi.org/10.31857/S0032180X22600949>
11. Заугольнова Л.Б., Браславская Т.Ю. Анализ ассоциаций мезофитных широколиственных лесов в центре Европейской России // Растительность России. 2003. № 4. С. 3–28.
12. Ильин Б.М., Булыгина О.Н., Богданова Э.Г., Веселов В.М., Гаврилова С.Ю. Описание массива месячных сумм осадков, с устранением систематических погрешностей осадкомерных приборов. [Электронный ресурс]. <http://meteo.ru/data/506-mesyachnye-summy-osadkov-s-ustraneniem-sistematicheskikh-pogreshnostej-osadkomernykh-priborov> (дата обращения 15.02.2024).
13. Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Мостовая А.С., Овсепян Л.А., Телеснина В.М., В.И. Личко, Ю.И. Баева. Влияние процессов естественного лесовосстановления на микробиологическую активность пост-агрогенных почв Европейской части России // Лесоведение. 2018. № 1. С. 3–23.
14. Курганова И.Н., Телеснина В.М., Лопес де Гереню В.О., Личко В.И., Овсепян Л.А. Изменение запасов углерода, микробной и ферментативной активности агродерново-подзолов южной тайги в ходе постагрогенной эволюции // Почвоведение. 2022. № 7. С. 825–842. <https://doi.org/10.31857/S0032180X22070073>
15. Лукина Н.В., Полянская Л.М., Орлова М.А. Питательные режим почв северотаежных лесов. М.: Наука, 2008. 342 с.
16. Петров В.Г. Геологическое строение и полезные ископаемые Калужской области. Калуга: Эйдос, 2003. 440 с.
17. 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. СПб.: Российское ботаническое общество, 1999. С. 58–105.
18. Почвы заповедников и национальных парков Российской Федерации / Под ред. Добровольского Г.В. М.: НИА-Природа–Фонд Инфосфера, 2012. 476 с.
 19. Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесная промышленность, 1983. 192 с.
 20. Теория и практика химического анализа почв / Под ред. Воробьевой Л.А. М.: ГЕОС, 2006. 400 с.
 21. Теории и методы физики почв / Под ред. Шеина Е.В., Карпачевского Л.О. М.: Гриф и К, 2007. 616 с.
 22. Урусевская И.С., Алябина И.О., Винюкова В.П., Востокова Л.Б., Дорофеева Е.И., Шоба С.А., Щипихина Л.С. Карта почвенно-экологического районирования Российской Федерации. Масштаб 1:2 500 000. М., 2013.
 23. Физико-географическое районирование Нечерноземного центра. М.: Изд-во МГУ, 1963. 450 с.
 24. 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 гос. ун-та. Биология. 2023. № 62. С. 29–52.
<https://doi.org/10.17223/19988591/62/2>
 25. 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.
<https://doi.org/10.31857/S0024114823040034>
 26. Широких П.С., Сулейманов Р.Р., Котлугалямова Э.Ю., Мартыненко В.Б. Изменения растительного и почвенного покрова в широколиственных лесах национального парка “Башкирия” после массового ветровала // Известия Уфимского НЦ РАН. 2017. № 3(1). С. 214–220.
 27. Шихов А.Н., Чернокульский А.В., Калинин Н.А., Пьянков С.В. Ветровалы в лесной зоне России и условия их возникновения. Пермский государственный национальный исследовательский университет. Пермь, 2023. 284 с.
 28. Anderson J.P.E., Domsch K.H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biol. Biochem. 1978. V. 10. P. 215–221.
 29. Ananyeva N.D., Susyan E.A., Chernova O.V., Wirth S. Microbial respiration activities of soils from different climatic regions of European Russia // Eur. J. Soil Biol. 2008. V. 44. P. 147–157.
 30. 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* // For. Ecol. Manag. 2016. V. 382. P. 129–142.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.004>
 31. 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 // For. Ecol. Manag. 2014. V. 329. P. 287–294.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2014.06.035>
 32. Bertin C., Yang X., Weston L.A. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere // Plant and Soil. 2003. V. 256. P. 67–83.
<http://doi.org/10.1023/A:1026290508166>
 33. 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 // Ecol. Res. 2017. V. 32. P. 193–203.
 34. Błońska E., Lasota J., Piaszczyk W. Dissolved carbon and nitrogen release from deadwood of different tree species in various stages of decomposition // Soil Sci. Plant Nutr. 2019. V. 65(1). P. 100–107.
 35. Cerioni, M., Brabec, M., Bače, R. et al. Recovery and resilience of European temperate forests after large and severe disturbances // Glob. Change Biol. 2024. V. 30. P. e17159.
<https://doi.org/10.1111/gcb.17159>
 36. Creamer R.E., Schulte R.P.O., Stone D., Gal A., Krogh P.H., Lo Papa G., Murray P.J., Pérès G., Foerster B., Rutgers M., Sousa J.P. Winding A. Measuring basal soil respiration across Europe: Do incubation temperature and incubation period matter? // Ecol. Indic. 2014. V. 36. P. 409–418.
 37. Dhiedt E., De Keersmaecker L., Vandekerckhove K., Verheyen K. Effects of decomposing beech (*Fagus sylvatica*) logs on the chemistry of acidified sand and loam soils in two forest reserves in Flanders (northern Belgium) // For. Ecol. Manag. 2019. V. 445. P. 70–81.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.05.006>
 38. dos Santos L.T., Marra D.M., Trumbore S., de Camargo P.B., Negrón-Juárez R., Lima A.J.N., Ribeiro G.H.P.M., dos Santos J., Higuchi N. Windthrows increase soil carbon stocks in a central Amazon forest // Biogeosciences. 2016. V. 13. P. 1299–1308.
 39. Games P.A., Howell J.F. Pairwise multiple comparison procedures with unequal N's and/or variances: A Monte Carlo study // J. Educ. Stat. 1976. V. 1(2). P. 113–125.
 40. Gömöryová E., Fleischer P., Pichler V., Homolák M., Gere R., Gömöry D. Soil microorganisms at the windthrow plots: the effect of post-disturbance management and the time since disturbance // iForest. 2017. V. 10. P. 515–521.
<https://doi.org/10.3832/for2304-010>
 41. Harmon M.E. The role of woody detritus in biogeochemical cycles: past, present, and future // Biogeochemistry. 2021. V. 154. P. 349–369.
<https://doi.org/10.1007/s10533-020-00751-x>

42. Hotta W., Morimoto J., Inoue T., Suzuki S.N., Umebayashi T., Owari T., Shibata H., Ishibashi S., Harag T., Nakamura F. Recovery and allocation of carbon stocks in boreal forests 64 years after catastrophic windthrow and salvage logging in northern Japan // *For. Ecol. Manag.* 2020. V. 468. P. 118169. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118169>
43. Ishizuka M., Ochiai Y., Utsugi H. Microenvironments and growth in gaps // Nakashizuka M. (ed.). *Diversity and interaction in a temperate forest community: Ogawa Forest Reserve of Japan*. Springer-Verlag, Tokyo. 2002. P. 229–244.
44. IUSS Working Group WRB. *World Reference Base for Soil Resources 2014, Update 2015: International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps*; FAO: Rome, Italy, 2015.
45. 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. V. 19(4). P. 364–373. <https://doi.org/10.2980/19-4-3501>
46. Kappes H., Catalano C., Topp W. Coarse woody debris ameliorates chemical and biotic soil parameters of acidified broad-leaved forests // *Geoderma*. 2007. V. 36. P. 190–198. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.02.003>
47. Kayahara G.J., Klinka K., Lavkulich L.M. Effects of decaying wood on eluviation, podzolization, acidification, and nutrition in soils with different moisture regimes // *Environ. Monit. Assess.* 1996. V. 39. P. 485–492. <https://doi.org/10.1007/BF00396163>
48. Khanina L.G., Smirnov V.E., Romanov M.S., Bobrovsky M.V. Effect of spring grass fires on vegetation patterns and soil quality in abandoned agricultural lands at local and landscape scales in Central European Russia // *Ecol. Process.* 2018. V. 7. P. 38. <https://doi.org/10.1186/s13717-018-0150-8>
49. Khanina L.G., Bobrovsky M.V., Zhmaylov I.V. Vegetation diversity on the microsites caused by tree uprooting during a catastrophic windthrow in temperate broadleaved forests // *Rus. J. Ecosyst. Ecol.* 2019. V. 4(3.1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2019-3-1>
50. 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 // *For. Ecol. Manag.* 2023. V. 545. P. 121275. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121275>
51. Lodge D.J., Winter D., González G., Clum N. Effects of hurricane-felled tree trunks on soil carbon, nitrogen, microbial biomass, and root length in a wet tropical forest // *Forests*. 2016. V. 7. P. 264. <https://doi.org/10.3390/f7110264>
52. 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. V. 16. Springer, Dordrecht. P. 373–391. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5338-9_14
53. Lu N., Chen S., Wilske B., Sun G., Chen J. Evapotranspiration and soil water relationships in a range of disturbed and undisturbed eco-systems in the semi-arid Inner Mongolia, China // *J Plant Ecol.* 2011. V. 4. P. 49–60. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtq035>
54. 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 // *For. Ecol. Manag.* 2016. V. 377. P. 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.033>
55. Mayer M., Prescott C.E., Abakerd W.E.A. et al. Tamm Review: Influence of forest management activities on soil organic carbon stock: A knowledge synthesis // *For. Ecol. Manag.* 2020. V. 460. P. 118127. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118127>
56. Mayer M., Ruscha S., Didiond M., Baltensweiler A., Walthert L., Ranft F. Rigling A., Zimmermann S., Hagedorn F. Elevation dependent response of soil organic carbon stocks to forest windthrow // *Sci. Total Environ.* 2023. V. 857. P. 159694. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.159694>
57. 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. V. 24. P. 955–967. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00562-z>
58. Mitchell S.J. Wind as a natural disturbance agent in forests: a synthesis // *Forestry*. 2013. V. 86. P. 147–157.
59. Nordén B., Olsen S.L., Haug S., Rusch G. Recent forest on abandoned agricultural land in the boreonemoral zone – Biodiversity of plants and fungi in relation to historical and present tree cover // *For. Ecol. Manag.* 2021. V. 489. 119045. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119045>
60. Piaszczyk W., Błońska E., Lasota J. Soil biochemical properties and stabilisation of soil organic matter in relation to deadwood of different species // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2019. V. 95. No. 3. fiz011. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz011>
61. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2022. <https://www.R-project.org/>
62. Ruxton G.D., Beauchamp G. Time for some a priori thinking about post hoc testing // *Behav. Ecol.* 2008. V. 19(3). P. 690–693.
63. Šamonil P., Daněk P., Schaetzl R.J., Tejnecký V., Drábek O. Converse pathways of soil evolution caused

- by tree uprooting: A synthesis from three regions with varying soil formation processes // *Catena*. 2018. V. 161. P. 122–136.
64. Šamonil P., Daněk P., Baldrian P., Tláškal V., Tejnecký V., Drábek O. Convergence, divergence or chaos? Consequences of tree trunk decay for pedogenesis and the soil microbiome in a temperate natural forest // *Geoderma*. 2020. V. 376. P. 114499. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2020.114499>
 65. 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. V. 12. P. 3489–3513.
 66. Shimada M., Akamtsu Y., Tokimatsu T., Mii K., Hattori T. Possible biochemical roles of oxalic acid as a low molecular weight compound involved in brown-rot and white-rot wood decays // *J. Biotechnology*. 1997. V. 53(2–3). P. 103–113.
 67. Spears J.D.H., Lajtha K. The imprint of coarse woody debris on soil chemistry in the western Oregon cascades // *Biogeochemistry*. 2004. V. 71. P. 163–175. <https://doi.org/10.1007/s10533-005-6395-1>
 68. Stutz K.P., Lang F. Potentials and unknowns in managing coarse woody debris for soil functioning // *Forests*. 2017. V. 8(2). P. 37. <https://doi.org/10.3390/f8020037>
 69. Stutz K.P., Lang F. Forest ecosystems create pedogenic patchworks through woody debris, trees, and disturbance // *Geoderma*. 2023. V. 429. P. 116246. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2022.116246>
 70. Stutz K.P., Dann D., Wambsganss J., Scherer-Lorenzen M., Lang F. Phenolic matter from deadwood can impact forest soil properties // *Geoderma*. 2017. V. 288. P. 204–212. <http://dx.doi.org/10.1016/j.geoderma.2016.11.014>
 71. Stutz K.P., Kaiser K., Wambsganss J., Santos F., Berhe A.A., Lang F. Lignin from white-rotted European beech deadwood and soil functions // *Biogeochemistry*. 2019. V. 145(1–2). P. 81–105. <http://dx.doi.org/10.1007/s10533-019-00593-2>
 72. Susyan E.A., Ananyeva N.D., Gavrilenko E.G., Chernova O.V., Bobrovskii M.V. Microbial biomass carbon in the profiles of forest soils of the southern taiga zone // *Eurasian Soil Science*. 2009. V. 42(10). P. 1148–1155. <https://doi.org/10.1134/S1064229309100093>
 73. Thom D., Seidl R. Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests // *Biological Rev.* 2016. V. 91. P. 760–781. <https://doi.org/10.1111/brv.12193>
 74. Tothaker L.E. Multiple Comparison Procedures. SAGE Publications, Inc, 1993. 104 p.
 75. Ulanova N.G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // *For. Ecol. Manag.* 2000. V. 135. P. 155–167.
 76. Wambsganss J., Stutz K.P., Lang F. European beech deadwood can increase soil organic carbon sequestration in forest topsoils // *For. Ecol. Manag.* 2017. V. 405. P. 200–209. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.08.053>
 77. Wasak K., Klimek B., Drewnik M. Rapid effects of windfall on soil microbial activity and substrate utilization patterns in the forest belt in the Tatra Mountains // *J. Soil Sediment.* 2020. V. 20. P. 801–815. <https://doi.org/10.1007/s11368-019-02439-8>
 78. 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. V. 12(4). P. e0175203.
 79. Zalamea M., González G., Lodge D.J. Physical, chemical, and biological properties of soil under decaying wood in a tropical wet forest in Puerto Rico // *Forests*. 2016. V. 7(8). P. 168. <https://doi.org/10.3390/f7080168>

Carbon and Nitrogen Stocks and Microbial Activity of Humus Horizon of Loamy Soils after Mass Windthrow in the Broad-Leaved Forest of the Kaluzhskie Zaseki Nature Reserve

L. G. Khanina^{1, *}, K. V. Ivashchenko², V. E. Smirnov^{1, 3}, and M. V. Bobrovskii²

¹*Institute of Mathematical Problems of Biology of the Russian Academy of Sciences, branch of the Keldysh Institute of Applied Mathematics of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, 142290 Russia*

²*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science of the Russian Academy of Sciences, Pushchino Scientific Center for Biological Research of the Russian Academy of Sciences, Pushchino, 142290 Russia*

³*Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997 Russia*

The contributions of windthrow and coarse woody debris (deadwood) to soil organic matter dynamics are controversial and poorly understood. At the same time, windthrow is a natural disturbance that is predicted to increase in frequency due to global climate change. This paper assesses the impact of mass

windthrow, namely deadwood and gaps in the forest canopy, on the total C and N content and stocks, as well as on the microbial activity of soils on loess-like loams in a multispecies mesic broad-leaved forest. Sod-podzolic and grey soils (Retisols and Luvisols according to WRB classification) were studied on mass windthrow 15 years after the catastrophic event. Soil was sampled from the top 5 cm layer of the A horizon in three biotopes: (1) under the overlying trunk, (2) 50–70 cm from the trunk in a deadwood-free area, and (3) in the background forest surrounding the windthrow site. A series of one-way ANOVAs and the pairwise Games-Howell test were used to assess the effects of tree species identity and three biotopes on content and stock of C and N, C/N, microbial characteristics, pH, soil moisture and bulk density. The content and stocks of C and N, soil microbial activity, and moisture were the highest in the mass windthrow area free of lying trunks. Soil estimates under logs were mostly similar to those of the background forest. Our study showed that on loamy soils, gaps in forest canopy and coarse woody debris following mass windthrow have significant effects on soil characteristics.

Keywords: coarse woody debris (deadwood), Retisols, Luvisols, basal respiration, microbial biomass, Games-Howell test