

УДК 630*114.351

ДИНАМИКА НЕКОТОРЫХ МАКРОЭЛЕМЕНТОВ ПРИ РАЗЛОЖЕНИИ ВАЛЕЖА В СТАРОВОЗРАСТНОМ СРЕДНЕТАЕЖНОМ ЕЛЬНИКЕ ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ»¹

© 2024 г. И. В. Ромашкин^{а, *}, Е. А. Капица^б, К. М. Никерова^а, Е. В. Шорохова^б

^аИнститут леса Карельского научного центра РАН, ул. Пушкинская, д. 11, Петрозаводск, 185910 Россия

^бСанкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова,
Институтский пер., д. 5, Санкт-Петербург, 194021 Россия

*E-mail: romashkin@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 26.04.2024 г.

После доработки 19.07.2024 г.

Принята к публикации 29.08.2024 г.

Оценена динамика содержания ряда макроэлементов — Р, К, Са, Mg и S — в процессе разложения коры и древесины валежа основных лесообразующих пород в старовозрастном среднетаежном ельнике (заповедник «Кивач», Республика Карелия). Исходное содержание большинства макроэлементов выше в коре, чем в древесине. Направленность и интенсивность динамики элементного состава валежа в процессе разложения зависят от древесной породы и фракции ствола. Содержание Р, Са и S в коре и древесине возрастает с различной интенсивностью в зависимости от древесной породы. В коре содержание Mg снижается у валежа лиственных пород и не изменяется у хвойных, в древесине — снижается у всех пород. Содержание К снижается в коре и древесине валежа всех пород. Предложены модели динамики запасов макроэлементов в масштабе валежного ствола. В коре запасы всех макроэлементов уменьшаются в прямой зависимости от интенсивности ее фрагментации: скорость потери варьирует от -0.08 до -0.69 год⁻¹ в зависимости от древесной породы. В древесине запасы Р увеличиваются в валеже ели и незначительно изменяются у других пород. Запасы остальных макроэлементов уменьшаются со скоростью, не превышающей 0.08 год⁻¹. Интенсивность потери запасов этих макроэлементов выше у валежа лиственных пород по сравнению с таковой у хвойных. Полученные результаты подчеркивают значимую роль крупных древесных остатков, прежде всего хвойных пород, в качестве долговременного пула макроэлементов в рамках биогеохимического круговорота в лесном биогеоценозе.

Ключевые слова: крупные древесные остатки, биогенные элементы, ксилолиз, кора, древесный детрит.

DOI: 10.31857/S0024114824050104 EDN: OWGKRT

Крупные древесные остатки (КДО) являются одним из ключевых компонентов лесного

биогеоценоза (БГЦ), обеспечивающих его функционирование (Müller, Bütler, 2010; Włońska et al., 2017). Будучи одним из главных источников мертвого органического вещества в лесах, КДО участвуют в процессах почвообразования, обогащая почву питательными веществами (Базилевич, Титлянова, 2008; Włońska et al., 2017) и делая их доступными для микробиоты и растений (Piaszczyk et al., 2019). В ряде исследований валеж — структурный элемент КДО — рассматривается в качестве так называемых педогенных «горячих точек» (*pedogenic hotspots*) (Stutz, Lang, 2017), представленных многообразием древесных субстратов разной степени разложения, мозаично расположенных в БГЦ (Стороженко, 2010) и обладающих различными

¹Исследование выполнено в рамках государственного задания Института леса КарНЦ РАН (рег. №121061500082-2), а также по теме «Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации; обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах» (рег. № 123030300031-6) в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения (ВИПГЗ) «Единая национальная система мониторинга климатически активных веществ».

физико-химическими свойствами (Harmon, 2021). Непосредственное участие валежной древесины в биогеохимических процессах является одним из основных механизмов устойчивости старовозрастных лесов (Stutz et al., 2019). Однако диапазон варьирования характеристик валежа, а также спектр факторов, влияющих на них, изучены фрагментарно, что ограничивает возможности использования потенциала КДО в аспекте сохранения экосистемных функций лесов (Stutz, Lang, 2017).

Мертвая древесина представляет собой значительный резервуар биогенных элементов (Hafner et al., 2005). Динамика элементного состава КДО в процессе разложения зависит от множества факторов: исходного химического состава (Holub et al., 2001; Laiho, Prescott, 2004), видоспецифичных особенностей древесной породы (Berg, McClaugherty, 2020), определяющих физико-химические параметры фракций ствола — коры и древесины (Chang et al., 2020), климатических и лесорастительных условий (Mukhortova, 2012), иных абиотических (Schwarze et al., 2000) и биотических факторов (Zhou et al., 2007). Среди процессов, определяющих динамику биогенных элементов, в КДО выделяют: а) выветривание, выщелачивание и вымывание под действием ветра, осадков и инсоляции (Стороженко и др., 1992; Harmon, 2021); б) механическую фрагментацию, растрескивание и отслаивание фрагментов ствола с их последующим переносом в лесную подстилку (Ulyshen, 2014; Shorohova et al., 2016); в) транслокацию грибами при помощи гиф, мицелия и плодовых тел (Harmon et al., 1994).

В последние десятилетия количество исследований, посвященных изучению функциональной роли КДО в круговороте биогенных элементов, значительно возросло (Russel et al., 2015). Основное внимание уделяют наиболее значимым биогенным элементам — углероду (С) и азоту (N) (Palviainen et al., 2011; Harmon, 2021; Romashkin et al., 2021), в то время как динамика других, не менее важных макроэлементов изучена в меньшей степени (Krankina et al., 1999; Harmon, 2021). Фосфор (Р) является одним из важнейших биогенных элементов, необходимых для функционирования лесных экосистем (Cleveland, Townsend, 2006; Filipiak, 2016; Filipiak et al., 2016). Бореальные леса, в отличие от экосистем умеренной зоны (Holub et al., 2001), относительно бедны фосфором (Родин, Базилевич, 1965; Федорец, Бахмет, 2003), что значительно ограничивает рост и развитие растений почвенной и ксилофильной биоты (Базилевич, Титлянова, 2008). Калий (К) и сера (S), наряду с N и P, являются важнейшими макроэлементами, обеспечивающими жизнедеятельность растений (Аристархов, 2007; Marschner, 2012). Кальций (Са) обеспечивает поглощение растениями питательных веществ и доступность других макро- и микроэлементов (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989).

Магний (Mg) входит в состав хлорофилла, клеточных мембран и стенок, активизирует деятельность ряда ферментов, а также влияет на передвижение и превращение фосфорных соединений (Аканова и др., 2021). Несмотря на значимую роль вышеперечисленных макроэлементов, имеющиеся данные об их динамике в процессе разложения КДО трудно сопоставимы ввиду методических несоответствий между различными исследованиями (Berg, McClaugherty, 2020), различий в климатических условиях (Mukhortova, 2012), особенностей изучаемых древесных пород (Minnich et al., 2021).

Цель данной работы — исследовать динамику элементного состава валежа основных лесообразующих пород средней подзоны тайги. Были поставлены следующие задачи: а) определить исходное содержание ряда важнейших макроэлементов — Р, К, Са, Mg и S — в коре и древесине до начала разложения; б) выявить закономерности изменения их содержания в процессе разложения валежа; в) исследовать динамику их запасов в масштабах валежного ствола.

Мы предположили, что, помимо различий в исходном элементном составе между породами и фракциями ствола, интенсивность и направленность динамики элементного состава валежа в процессе разложения имеют видоспецифичные закономерности. Согласно нашей гипотезе, в коре, как в наиболее богатой элементами фракции ствола, происходит их вынос, в том числе в связи с ее фрагментацией и опадением с поверхности ствола. В древесине, наоборот, более вероятно накопление некоторых макроэлементов, в частности Р, с их последующим переносом в почву на поздних стадиях разложения вместе с фрагментами ствола. Особенности динамики элементного состава коры и древесины валежа подчеркивают их различную значимость в биогеохимическом круговороте в масштабах БГЦ.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Исследование проведено на территории Государственного природного заповедника «Кивач» (Республика Карелия, Россия). Среднегодовая температура воздуха составляет +2.4 °С, среднегодовое количество осадков — 625 мм, продолжительность вегетационного периода — 90 дней (Скороходова, 2008). Исследование проводили на трех постоянных пробных площадях Института леса Карельского научного центра (ИЛ КарНЦ РАН), заложенных в среднетаежных ельниках черничных и кислично-черничных типов леса на подзолистых с микропрофилем подзола (Glossic Stagnic Retisol (Siltic, Cutanic)) и элювиально-метаморфических типичных (Albic Stagnosol Loamic) почвах. Характеристики пробных площадей представлены в табл. 1.

Таблица 1. Характеристика исследуемых ельников на территории заповедника «Кивач»

№	Площадь, га	Координаты	Тип леса	Состав древостоя	Возраст, лет	Запас древостоя, м³ га⁻¹	Относ. полнота	Запас КДО, м³ га⁻¹	всего	распределение по классам разложения			
										береза	ель	сосна	осина
1	0.30	62.284°, с.ш. 33.959°, в.д.	ельник черничный (<i>Piceetum myrtillosum</i>)	8 Е 1 Б 1 Ос	140 – 180 40 – 60 70	340	0.8	97	87	1) 0.3 2) 3.6 3) 12.2 4) 7.2 5) 7.0	1) 5.2 2) 8.2 3) 12.2 4) 3.1 5) 18.3	1) – 2) – 3) – 4) – 5) –	1) 6.4 2) – 3) 2.5 4) 1.0 5) –
2	0.38	62.284°, с.ш. 33.968°, в.д.	ельник кислич- но-чернич- ный (<i>Piceetum oxalido- so-myrtillo- sum</i>)	6 Е 3 Ос 1 Б	40 – 160 70 – 80 70 – 80	319	0.8	162	138	1) 3.3 2) 4.4 3) 8.9 4) 3.3 5) 1.3	1) 15.3 2) 10.8 3) 23.5 4) 6.0 5) 8.4	1) – 2) – 3) 6.8 4) – 5) –	1) 37.6 2) 6.7 3) 1.4 4) 0.1 5) 0.1
3	0.35	62.286°, с.ш. 33.950°, в.д.		6 Е 4 С + Б	40 – 120 120 – 220 10 – 50	478	0.9	147	121	1. 9.2 2. 3.1 3. 7.1 4. 3.8 5. 8.8	1) 13.9 2) 7.6 3) 13.8 4) 7.5 5) 31.6	1) 1.5 2) 3.6 3). 6.0 4) 0.8 5) 3.2	1) – 2) – 3) – 4) – 5) –

Объектом исследования являлся валеж основных лесобразующих пород средней подзоны тайги — ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) (далее — ель), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) (далее — сосна), березы повислой (*Betula pendula* Roth) (далее — береза) и осины обыкновенной (*Populus tremula* L.) (далее — осина). Было подобрано 73 валежных ствола разных классов разложения диаметром (на 1.3 м от основания ствола) 16–80 см и давностью отпада до 60 лет (табл. 2).

В качестве методического подхода использован метод замены временных рядов пространственными, заключающийся в реконструкции процесса разложения с помощью подбора объектов разной давности отмирания (Shorohova, Kapitsa, 2014). Давность отмирания деревьев определяли с помощью методов перекрестного датирования — по изменению прироста соседних деревьев и/или наличию механических повреждений (Dynesius, Jonsson, 1991). Для каждого валежного ствола устанавливали принадлежность к древесной породе и класс разложения (Shorohova, Shorohov, 2001).

Образцы коры и древесины прямоугольной формы отбирали в нескольких (от двух до семи) повторностях в тангентальном (с трех секций ствола

— основания, средней части и вершины ствола) и радиальном (по сечению ствола) направлениях с разделением по типу гнили и степени разложения. Контрольные образцы отбирали с валежа текущего года или живых деревьев с помощью возрастного бурава Пресслера в количестве пяти-восьми повторностей для каждой древесной породы.

Химический анализ образцов проведен на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук» (лаборатория аналитическая ИЛ КарНЦ РАН). Образцы лиофильно высушивали при температуре –30...–40°C. Для фиксации тканей их механически растирали с использованием жидкого азота. Содержание Р определяли методом Дениже-Аткинса (СФ-2000), содержание S — методом Ринькиса (СФ-2000). Содержание металлов (К, Са, Mg) определяли с помощью атомно-абсорбционного спектрофотометра Shimadzu AA-7000. Базисную плотность коры и древесины в абсолютно сухом состоянии (г см^{-3}) рассчитывали путем деления массы образца на его объем, который определяли методом гидростатического взвешивания (Полубояринов, 1976).

Таблица 2. Характеристика валежных стволов изучаемых древесных пород

Порода	Класс разложения	Число стволов	Давность, лет	Длина, м	Диаметр (1.3 м), см	Покрывание корой, %
Береза	1	7	2 (1)	21 (1)	27 (5)	99 (1)
	2	2	11 (4)	20 (2)	34 (3)	90 (2)
	3	2	18 (6)	20 (3)	27 (4)	92 (3)
	4	3	20 (4)	17 (2)	28 (5)	90 (2)
	5	1	22 (3)	14 (4)	23 (2)	80 (6)
Ель	1	7	4 (1)	23 (4)	31 (4)	85 (5)
	2	5	11 (3)	23 (5)	34 (4)	85 (7)
	3	2	12 (5)	19 (5)	32 (5)	30 (12)
	4	5	22 (6)	17 (2)	35 (3)	20 (8)
	5	3	40 (5)	17 (3)	40 (6)	8 (4)
Осина	1	9	4 (1)	20 (2)	55 (7)	86 (6)
	2	5	12 (3)	20 (4)	50 (9)	78 (8)
	3	2	19 (5)	20 (5)	49 (8)	62 (12)
	4	1	22 (4)	17 (3)	51 (7)	90 (5)
	5	1	40 (8)	20 (2)	54 (6)	70 (9)
Сосна	1	7	5 (1)	23 (3)	31 (2)	50 (21)
	2	2	15 (6)	23 (4)	37 (3)	10 (8)
	3	4	25 (7)	24 (2)	37 (3)	10 (9)
	4	3	33 (11)	15 (1)	30 (4)	8 (6)
	5	2	58 (7)	13 (2)	27 (2)	8 (6)

Примечание. Показаны средние значения характеристик, в скобках — стандартная ошибка среднего.

Наши предыдущие исследования (Romashkin et al., 2018, 2021) показали различия в динамике содержания элементов в процессе разложения древесины и коры в зависимости от способа расчета показателя — на единицу массы или объема. Данные различия обусловлены особенностями изменения базисной плотности разных фракций ствола. Влияние изменчивости базисной плотности на динамику содержания макроэлементов в процессе разложения учитывали путем анализа содержания элемента на единицу объема. Этот показатель (X_v) рассчитывали умножением значений содержания элемента на единицу массы (X_m) на базисную плотность образца.

Скорость потери запасов элементов рассчитана по аналогии с показателем скорости разложения КДО, выраженной в константе разложения (k , год⁻¹) (Shorohova et al., 2016). Коэффициент потери запасов элементов рассчитан на основе экспоненциальной модели (Olson, 1963), связанной с их исходными запасами в древесном стволе до начала разложения.

Статистическую обработку данных, а также создание графических материалов производили в программной среде R с использованием пакетов *agricolae*, *ggplot2*, *grid*, *stats*, *survey* (R Core Team, 2024). Все данные проанализировали на нормальность распределения. Для определения зависимости содержания элементов в деревьях до начала разложения от: а) фракции ствола (кора и древесина), б) видовой принадлежности, в) диаметра и г) секции ствола использовали дисперсионный анализ (*ANOVA*), обобщенные линейные модели (*GLM*) и многограновый тест Дункана (*Duncan test*). Зависимости содержания элементов в валеже в процессе разложения от комплекса факторов, включающих: а) фракцию ствола, б) видовую принадлежность, в) давность отмирания дерева, г) класс разложения, д) диаметр ствола, е) секции ствола (комлевая, средняя и вершинная части) и их комбинации, тестировали с использованием *GLM*. Оптимальные модели отбирали на основе критериев отношения правдоподобия и информационного критерия Акаике (*AIC*). Взаимосвязь значений содержания элементов во фракциях ствола оценивали с помощью теста линейной корреляции Пирсона (*Pearson's correlation test*), а также метода неметрического многомерного шкалирования (*Non-metric MultiDimensional Scaling, NMDS*).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание элементов в древесине и коре до начала разложения

Содержание большинства макроэлементов у рассматриваемых древесных пород было выше в коре, чем в древесине (табл. 3).

Различия варьировали от 1.4 до 100.2 раза в зависимости от элемента и показателя его содержания (на единицу массы или единицу объема). В ряде случаев данная закономерность нарушалась. Например, у сосны содержание Mg в расчете как на единицу массы (Mg_m), так и объема (Mg_v), а также у березы содержание S в расчете на единицу массы (S_m) статистически значимо не различались между фракциями ствола (табл. 3). Достоверных различий в содержании элементов в зависимости от секции ствола и его диаметра не было обнаружено, в то время как различия между породами были наиболее значимыми (табл. 3).

Древесина лиственных пород более богата биогенными элементами по сравнению с хвойными (Błońska et al., 2017). Это отчасти подтверждают и наши данные: значения K_m , K_v , Mg_m , Mg_v , S_m и S_v в древесине лиственных пород были выше по сравнению с таковыми у хвойных (табл. 3). В то же время содержание P, независимо от показателя, было наибольшим в древесине березы и сосны и несколько меньшим — у ели и осины. Содержание Ca как на единицу массы (Ca_m), так и на единицу объема (Ca_v) значимо не различалось между древесными породами. В коре наблюдалась несколько иная закономерность. Содержание P на единицу массы (P_m) было наибольшим у осины и значимо не различалось в коре остальных древесных пород. В расчете на единицу объема (P_v) содержание этого элемента уменьшалось в ряду: осина > береза ≥ ель ≥ сосна. Содержание K и Mg, независимо от показателя, было выше у лиственных пород по сравнению с таковым у хвойных. Независимо от показателя, содержание Ca снижалось в ряду: осина = ель > береза > сосна, содержание S — в ряду: сосна = осина > ель > береза (табл. 3).

Содержание элементов даже в рамках одной древесной породы может варьировать в широких пределах (Meerts, 2002). Химический состав различных фракций древесного ствола непостоянен и может зависеть от климата, условий произрастания, возраста и состояния дерева, сезона года (Saarela, 2009). Хотя порядок полученных нами значений содержания макроэлементов в стволе живых деревьев несколько отличается, но в целом сопоставим с результатами других исследований (Казимиров, Морозова, 1973; Казимиров и др., 1977, 1978; Гелес, 2001; Фаустова, 2005; Апостолов, 2006; Skonieczna et al., 2014). Значения содержания P и S в древесине были выше, в то время как для K, Ca и Mg — либо сравнимы, либо несколько ниже значений, полученных вышеупомянутыми авторами. В коре полученные нами значения содержания P были в среднем ниже, K — выше, а для Ca, Mg и S — сопоставимы с ранее опубликованными данными.

Фракции ствола неоднородны по строению и химическому составу. Кора состоит из внутренней (флоэма) и наружной (ритидом) частей, различных

Таблица 3. Исходное содержание элементов в расчете на единицу массы и единицу объема в коре и древесине рассматриваемых древесных пород до начала разложения. Показаны средние значения, в скобках указана стандартная ошибка среднего (*SE*). Буквами обозначены статистически значимые различия ($p < 0.05$) в зависимости от фракции ствола и древесной породы, установленные на основе дисперсионного анализа и теста Дункана

Элемент	Содержание	Кора				Древесина			
		осина	береза	сосна	ель	осина	береза	сосна	ель
P, %	на единицу массы (m)	0.050 (0.006) <i>a</i>	0.035 (0.004) <i>b</i>	0.042 (0.007) <i>ab</i>	0.036 (0.004) <i>b</i>	0.008 (0.001) <i>c</i>	0.015 (0.002) <i>c</i>	0.015 (0.002) <i>c</i>	0.011 (0.002) <i>c</i>
	на единицу объема (v)	0.032 (0.003) <i>a</i>	0.026 (0.003) <i>ab</i>	0.021 (0.005) <i>b</i>	0.021 (0.003) <i>b</i>	0.004 (0.001) <i>c</i>	0.007 (0.001) <i>c</i>	0.006 (0.001) <i>c</i>	0.005 (0.001) <i>c</i>
K, %	на единицу массы (m)	0.904 (0.115) <i>b</i>	1.636 (0.369) <i>a</i>	0.637 (0.175) <i>b</i>	0.937 (0.187) <i>b</i>	0.155 (0.024) <i>c</i>	0.063 (0.013) <i>cd</i>	0.018 (0.002) <i>d</i>	0.014 (0.001) <i>d</i>
	на единицу объема (v)	0.562 (0.064) <i>b</i>	1.207 (0.291) <i>a</i>	0.318 (0.090) <i>c</i>	0.618 (0.126) <i>b</i>	0.067 (0.011) <i>d</i>	0.032 (0.007) <i>e</i>	0.007 (0.001) <i>f</i>	0.006 (0.001) <i>f</i>
Ca, %	на единицу массы (m)	1.06 (0.081) <i>a</i>	0.547 (0.038) <i>b</i>	0.337 (0.258) <i>c</i>	1.001 (0.054) <i>a</i>	0.130 (0.013) <i>d</i>	0.141 (0.015) <i>d</i>	0.093 (0.012) <i>d</i>	0.111 (0.011) <i>d</i>
	на единицу объема (v)	0.685 (0.070) <i>a</i>	0.396 (0.029) <i>b</i>	0.166 (0.157) <i>c</i>	0.656 (0.035) <i>a</i>	0.056 (0.006) <i>d</i>	0.071 (0.008) <i>d</i>	0.038 (0.005) <i>d</i>	0.047 (0.004) <i>d</i>
Mg, %	на единицу массы (m)	0.102 (0.012) <i>a</i>	0.053 (0.006) <i>b</i>	0.013 (0.003) <i>d</i>	0.026 (0.008) <i>cd</i>	0.041 (0.006) <i>bc</i>	0.039 (0.004) <i>bc</i>	0.020 (0.002) <i>d</i>	0.016 (0.001) <i>d</i>
	на единицу объема (v)	0.063 (0.005) <i>a</i>	0.038 (0.005) <i>b</i>	0.006 (0.002) <i>d</i>	0.017 (0.005) <i>cd</i>	0.017 (0.003) <i>bc</i>	0.020 (0.002) <i>bc</i>	0.008 (0.001) <i>d</i>	0.007 (0.001) <i>d</i>
S, %	на единицу массы (m)	0.041 (0.005) <i>ab</i>	0.026 (0.004) <i>bc</i>	0.048 (0.008) <i>a</i>	0.031 (0.005) <i>b</i>	0.023 (0.005) <i>bc</i>	0.025 (0.004) <i>bc</i>	0.017 (0.006) <i>c</i>	0.013 (0.002) <i>d</i>
	на единицу объема (v)	0.026 (0.004) <i>a</i>	0.019 (0.003) <i>b</i>	0.023 (0.006) <i>a</i>	0.020 (0.003) <i>ab</i>	0.010 (0.002) <i>cd</i>	0.013 (0.002) <i>c</i>	0.008 (0.003) <i>cd</i>	0.006 (0.001) <i>d</i>

по структуре, физическим свойствам и элементному составу (Полубояринов, Сорокин, 1992). Древесина также состоит из двух структурных компонентов (Saarela, 2009) — заболонной древесины, расположенной по периметру поперечного сечения ствола, и сердцевинной древесины (физиологически неактивная часть ствола), отличающейся от заболони базисной плотностью, влажностью, химическим составом и др. (Bergström, 2003). Хотя влияние особенностей строения древесного ствола на разложение и динамику элементного состава погибших деревьев невозможно отрицать, изучение этого вопроса требует дополнительных исследований и остается за рамками данной работы.

*Динамика содержания элементов
в валеже в процессе разложения*

В предыдущем исследовании (Romashkin et al., 2021) было показано, что видоспецифические особенности валежа оказывают значительное влияние на скорость разложения, а также динамику С и N. Хвойные и лиственные породы имеют существенные различия в структуре древесины, соотношении сердцевины и заболони, химическом составе, содержании дубильных, экстрактивных и других веществ (Minnich et al., 2021). Различные виды дереворазрушающих грибов специализируются на разложении древесины определенных пород (Boddy, 2001) и, обладая специфичным набором ксилолитических ферментов, избирательно разлагают ее структурные компоненты (Pastorelli et al., 2023). Благодаря деятельности грибов происходит трансформация органического вещества, что обеспечивает рециркуляцию биогенных элементов в масштабах БГЦ (Brais et al., 2006). Элементы, содержащиеся в растении в составе клеточных стенок (N, P, Ca, S и другие), вовлекаются в круговорот именно посредством биodeградации, в то время как динамику элементов, находящихся в ионных формах (K, Na, Mg и другие), чаще всего связывают с выщелачиванием (Berg, McClaugherty, 2020).

Статистически значимого влияния секции и диаметра ствола на динамику элементного состава валежа в процессе разложения нами не выявлено. Динамика рассматриваемых макроэлементов в коре и древесине в зависимости от класса разложения валежа в целом соответствовала закономерностям, полученным при использовании продолжительности разложения (давности отмирания) в качестве ковариаты. Ниже представлены закономерности динамики P, K, Ca, Mg и S в процессе разложения валежа рассматриваемых древесных пород.

Содержание макроэлементов коррелировало между собой в различной степени зависимости от фракции ствола и показателя содержания (на массу или объем). Коэффициент корреляции между содержанием макроэлементов в расчете

на единицу массы и объема варьировал в коре от 0.87 (P) до 0.98 (K), в древесине — от 0.58 (Ca) до 0.88 (K). В коре содержание макроэлементов коррелировало в меньшей степени по сравнению с таковыми в древесине: коэффициент корреляции варьировал от -0.31 (S_m и K_v) до 0.40 (P_v и S_v). Содержание P положительно коррелировало с содержанием S ($R = 0.21...0.40$ в зависимости от показателя содержания), K — с Mg ($R = 0.29...0.38$), Ca — с Mg ($R = 0.28...0.39$), отрицательно — содержание S с K ($R = -0.20...-0.31$). В древесине содержание различных макроэлементов было более взаимосвязано: содержание P положительно коррелировало с содержанием Ca ($R = 0.31...0.58$), Mg — с K ($R = 0.50...0.74$) и Ca ($R = 0.21...0.54$).

Фосфор. В процессе разложения содержание P на единицу массы (P_m) практически не изменялось в коре валежа осины и сосны, но до 1.5 раз увеличивалось у березы и ели. В древесине валежа давностью 20 лет значения этого показателя увеличивались на 20, 70, 140 и 220% для сосны, ели, осины и березы соответственно. В валеже давностью 40 лет значения P_m увеличились уже на 100, 350 и 380% для сосны, ели и осины соответственно, а у валежа сосны давностью 60 лет — на 110%. Содержание P на единицу объема (P_v) возрастало только в коре валежа ели — на 40% по истечении 40-летнего периода разложения. У валежа других пород выраженной закономерности к росту значений P_v не отмечено ни в коре, ни в древесине (рис. 1, табл. 4).

Содержание P в разлагающейся древесине в несколько раз выше по сравнению с таковым в древесине живых деревьев (Sollins et al., 1987; Busse, 1994; Krankina et al., 1999). Ряд исследователей отмечает перенос P дереворазрушающими грибами из почвы в разлагаемый ими древесный субстрат (Wells, Boddy, 1995; Clinton et al., 2009), причем чем ниже исходное содержание этого элемента, тем выше интенсивность его накопления (Laiho, Prescott, 1999). Наши данные позволяют предположить, что увеличение содержания P в коре в процессе разложения происходит наиболее интенсивно у древесных пород с меньшим исходным содержанием этого элемента. Динамика содержания P имеет видоспецифичный характер (Laiho, Prescott, 2004) и, помимо этого, зависит от типа КДО, климатических и лесорастительных условий (Holub et al., 2001). В зависимости от этого в КДО может наблюдаться как увеличение содержания этого элемента (Krankina et al., 1999; Laiho, Prescott, 2004; Khan et al., 2022), так отсутствие изменений (Ganjegunte et al., 2004) или уменьшение на начальных стадиях разложения с последующим значительным накоплением на поздних стадиях (Saunders et al., 2011; Filipiak et al., 2016).

Калий. Содержание K экспоненциально уменьшалось в коре и древесине валежа всех исследуемых пород. Наиболее интенсивное снижение

отмечено в коре валежа березы: в течение 20 лет разложения содержание К снизилось на 80% относительно исходного содержания. В коре валежа осины, ели и сосны потери К составили в среднем 25, 40 и 65% после 20 лет и 55, 65 и 85% — после 40 лет разложения соответственно. Схожая интенсивность потери К наблюдалась в древесине

валежа всех пород, кроме осины. У данной породы содержание К снижалось наиболее интенсивно — потери составили 40 и 70% после 20 и 40 лет разложения соответственно (рис. 1, табл. 4). Большинство исследователей отмечают, что содержание К либо уменьшается (Means et al., 1992; Krankina et al., 1999; Holub et al., 2001; Ganjgunte et al., 2004),

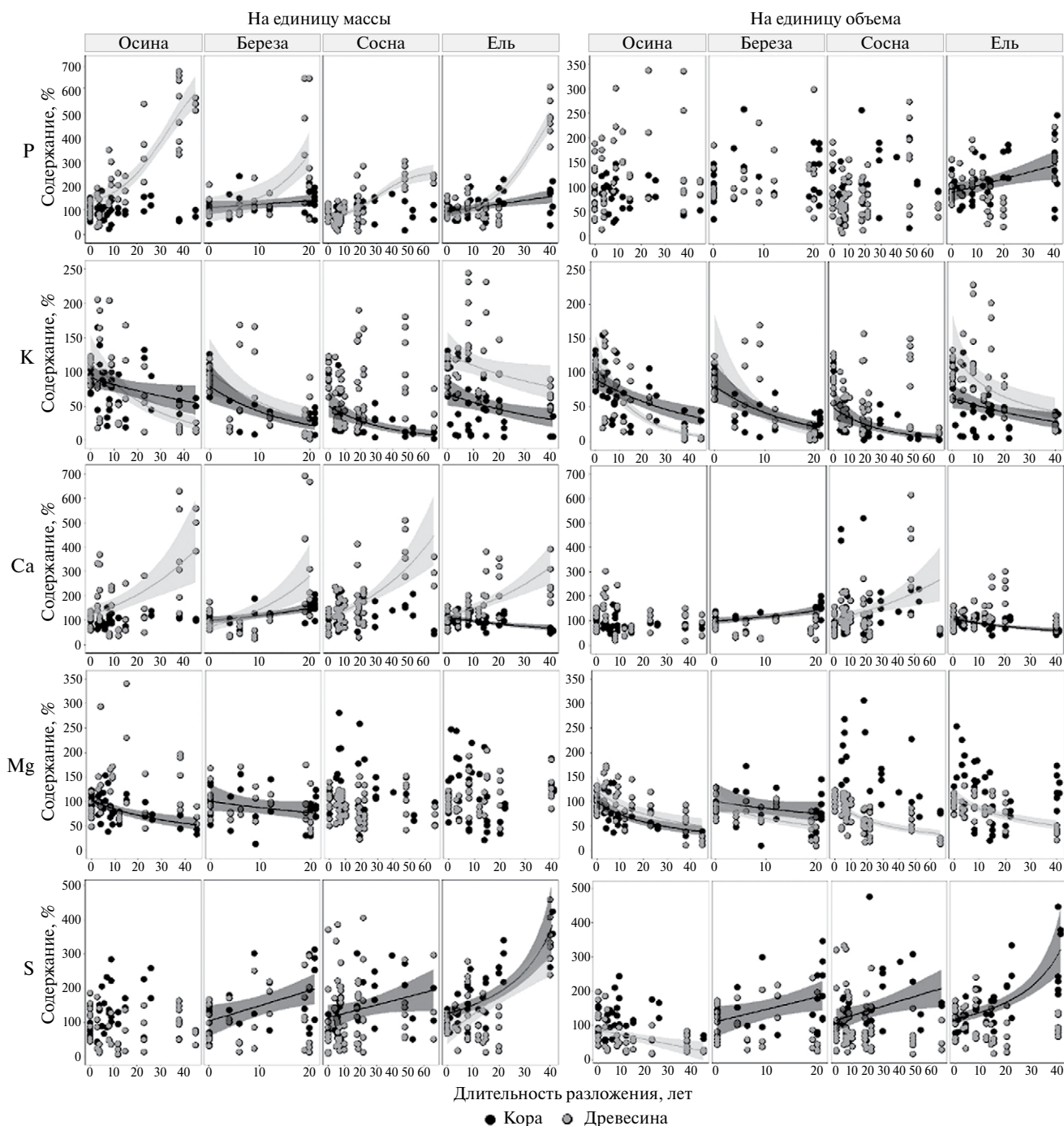


Рис. 1. Динамика содержания Р, К, Са, Мг и S в расчете на единицу массы и объема (%) в коре и древесине валежа в процессе разложения. Значения коэффициентов параметров используемых обобщенных линейных моделей (GLM) представлены в табл. 4.

Таблица 4. Коэффициенты параметров обобщенных линейных моделей (*GLM*) динамики содержания макроэлементов в расчете на единицу массы и объема образца в коре и древесине валежа в зависимости от принадлежности к древесной породе и ланности отмирания дерева. Показаны средние значения коэффициентов, стандартная ошибка среднего (*SE*) (в скобках), хи-квадрат Вальда (χ^2 Wald), коэффициент Фишера (*F*). Статистическая значимость (*p*): *** – 0.001, ** – 0.01, * – 0.05, *ns* – > 0.05. Используемые модели: 1) *GLM*, Gaussian family, log link function; 2) *GLM*, Gaussian family, identity link function

Элемент	Содержание	Кора						Древесина					
		давность отмирания: древесная порода						давность отмирания: древесная порода					
		intercept	осина	береза	сосна	ель	χ^2 Wald	F	intercept	осина	береза	сосна	ель
P, %	на единицу массы (m)	4.580 ¹ (0.050) ***	-0.001 (0.005) ns	0.017 (0.005) ***	0.00003 (0.003) ns	0.011 (0.003) ***	25.2 ***	5.5 ***	4.410 1 (0.080) ***	0.044 (0.002) ***	0.068 (0.005) ***	0.017 (0.003) ***	0.040 (0.003) ***
	на единицу объема (v)	4.550 ¹ (0.060) ***	-0.010 (0.007) ns	0.016 (0.008) ns	0.003 (0.003) ns	0.010 (0.003) **	18.4 **	4.6 **	4.520 1 (0.060) ***	-0.012 (0.006) ns	0.016 (0.008) ns	0.0001 (0.004) ns	0.010 (0.005) ns
K, %	на единицу массы (m)	4.490 ¹ (0.050) ***	-0.011 (0.004) *	-0.095 (0.024) ***	-0.141 (0.038) ***	-0.046 (0.010) ***	41.3 ***	25.3 ***	4.590 1 (0.060) ***	-0.024 (0.007) **	-0.053 (0.019) **	-0.010 (0.005) ns	-0.001 (0.000) *
	на единицу объема (v)	4.510 ¹ (0.050) ***	-0.025 (0.007) ***	-0.090 (0.020) ***	-0.209 (0.053) ***	-0.058 (0.011) ***	58.2 ***	32.3 ***	4.600 1 (0.060) ***	-0.040 (0.010) ***	-0.064 (0.016) ***	-0.042 (0.022) ns	-0.014 (0.006) *
Ca, %	на единицу массы (m)	4.630 ¹ (0.040) ***	0.002 (0.003) ns	0.019 (0.004) ***	0.004 (0.003) ns	-0.009 (0.004) *	36.9 ***	9.3 ***	4.660 1 (0.080) ***	0.032 (0.003) ***	0.048 (0.006) ***	0.020 (0.002) ***	0.024 (0.004) ***
	на единицу объема (v)	4.730 ¹ (0.070) ***	-0.015 (0.010) ns	0.010 (0.005) *	0.006 (0.004) ns	-0.018 (0.008) *	15.5 ***	5.1 ***	4.740 1 (0.070) ***	-0.006 (0.006) ns	-0.034 (0.018) ns	0.011 (0.002) ***	0.003 (0.005) ns
Mg, %	на единицу массы (m)	4.730 ¹ (0.050) ***	-0.022 (0.009) **	-0.021 (0.008) *	-0.001 (0.003) ns	-0.001 (0.004) ns	13.0 ***	4.9 ***	4.760 1 (0.070) ***	0.011 (0.009) ns	-0.019 (0.007) ns	-0.011 (0.007) ns	0.002 (0.005) ns
	на единицу объема (v)	4.740 1 ¹ (0.058) ***	-0.036 (0.013) **	-0.023 (0.010) *	0.002 (0.003) ns	-0.003 (0.005) ns	15.5 **	6.7 ***	4.690 1 (0.030) ***	-0.016 (0.003) ***	-0.042 (0.007) ***	-0.029 (0.003) ***	-0.019 (0.004) ***
S, %	на единицу массы (m)	4.780 ¹ (0.060) ***	0.002 (0.006) ns	0.024 (0.006) ***	0.007 (0.003) *	0.027 (0.004) ***	138.4 ***	23.9 ***	4.520 1 (0.080) ***	-0.002 (0.007) ns	0.017 (0.009) ns	0.010 (0.005) ns	0.029 (0.003) ***
	на единицу объема (v)	4.740 ¹ (0.070) ***	-0.007 (0.009) ns	0.024 (0.007) ***	0.010 (0.003) ***	0.025 (0.003) ***	78.0 ***	15.2 ***	100.790 2 (7.010) ***	-2.191 (0.491) ***	-0.911 (0.952) ns	-0.642 (0.381) ns	-0.453 (0.561) ns

либо существенно не изменяется в КДО в процессе разложения (Mukhortova, 2012). Содержание этого элемента может варьировать в зависимости от видового состава дереворазрушающих грибов. Например, A. Ostrofsky et al. (1997) показали, что содержание К в древесине возрастает при инокуляции *Armillaria* spp. и снижается при инокуляции *Tinea versicolor*. Содержание К уменьшается со значительно большей интенсивностью как по сравнению с другими элементами (Palviainen et al., 2011), так и по сравнению с потерями массы самого субстрата в процессе разложения (Laiho, Prescott, 2004). В нашем исследовании основная часть К как в коре, так и в древесине валежа терялась в течение первых нескольких лет с момента начала разложения, что согласуется с данными других исследователей (Fahey et al., 1998; Ganjegunte et al., 2004; Palviainen, Finer, 2015).

Кальций. Содержание Са в коре оставалось без изменений у осины и сосны, увеличивалось в среднем на 50% у березы и снижалось примерно на 35% у ели. В древесине значения Са_т увеличивались у валежа всех пород: после 20-летнего периода разложения рост составил 65, 80, 95 и 160% у валежа ели, сосны, осины и березы соответственно, после 40 лет разложения — 150, 215 и 250% у сосны, ели и осины соответственно. У валежа сосны давностью 60 лет значения Са_т выросли на 350% относительно исходных. В свою очередь, значения Са_в широко варьировали, но значимо не изменялись в древесине валежа всех пород, кроме сосны, у которой наблюдалось увеличение этого показателя относительно исходного уровня на 30, 80 и 160% по истечении 20, 40 и 60 лет разложения соответственно (рис. 1, табл. 4). Динамика Са в КДО во многом зависит от скорости разложения структурных компонентов древесины (Laiho, Prescott, 2004). Вариательность динамики Са в процессе разложения КДО отмечали многие авторы (Holub et al., 2001; Laiho, Prescott, 2004; Соколова и др., 2007; Ханина и др., 2023). В валеже тополя осинообразного (*Populus tremuloides* Michx.), ели сизой (*Picea glauca* (Moench) Voss), сосны смолистой (*Pinus resinosa* Ait.) и сосны Банка (*Pinus banksiana* Lamb.) после 11–17 лет разложения содержание Са увеличивалось двукратно (Alban, Pastor, 1993). В валеже сосны лучистой (*Pinus radiata*) содержание Са в коре было выше, чем в древесине, в течение всего периода разложения, при этом в коре наблюдалась его потеря, а в древесине — накопление (Ganjegunte et al., 2004). Накопление Са также отмечалось в заболонной древесине клена красного (*Acer rubrum* L.), ели красной (*Picea rubens* Sarg.), березы бумажной (*Betula papyrifera* Marsh.), тсуги канадской (*Tsuga canadensis* (L.) Carr.), стволы которых разлагались в течение 6–8 лет при непосредственном контакте с почвой (Smith et al., 2007). В разлагающейся в течение 20 лет древесине валежа ели европейской

содержание ионно- и катионно-связанного кальция увеличивалось в шесть и четыре раза соответственно (Shortle et al., 2012). В нашем исследовании содержание Са в расчете на единицу массы возрастало в древесине всех пород, а в древесине сосны — в том числе и на единицу объема. Предполагается, что накопление Са может быть связано с вырабатываемыми дереворазрушающими грибами оксалатами, которые образуют с этим элементом труднорастворимые комплексы (Jellison et al., 1997; Schilling, 2006).

Магний. Содержание Mg в расчете на единицу массы (Mg_м) значимо не изменялось, но широко варьировало без явно выраженной закономерности в коре и в древесине хвойных, а также в древесине лиственных пород. В коре валежа березы и осины давностью 20 лет значения Mg_м уменьшались относительно исходных на 20 и 25% соответственно, в то время как значения Mg_в — на 25 и 40% соответственно. В коре валежа осины давностью 40 лет значения Mg_м и Mg_в уменьшались уже на 45 и 55% соответственно. В древесине значения Mg_в также экспоненциально уменьшались у всех пород: на 20, 25, 30 и 50% у ели, сосны, осины и березы после 20 лет разложения и примерно на 50 и 55% — у всех пород по истечении 40- и 60-летнего периодов разложения соответственно (рис. 1, табл. 4). В ряде исследований отмечается вариательность динамики содержания Mg в процессе разложения КДО (Busse, 1994; Holub et al., 2001; Laiho, Prescott, 2004; Соколова и др., 2007; Khan et al., 2022), которая, вероятно, в значительной степени связана с активностью дереворазрушающих грибов (Holub et al., 2001). Потери Mg часто объясняют деятельностью грибов, вызывающих коррозионный тип гнили, которые не способны утилизировать нерастворимые в воде соли щавелевой кислоты (оксалат магния), что, в свою очередь, предотвращает накопление Mg в разлагаемом субстрате. Грибы, вызывающие деструктивную гниль, наоборот, перерабатывающие щавелевую кислоту, содействуют накоплению Mg (Griffiths et al., 1994; Dutton, Evans, 1996). Наши данные могут лишь косвенно подтвердить эти наблюдения, поскольку схожие закономерности отмечены только в коре валежа, в то время как в древесине наблюдается снижение Mg, независимо от древесной породы и доминирующего типа гнили.

Сера. Содержание S в коре валежа увеличивалось у всех пород, кроме осины: рост составил соответственно 15, 80 и 95% у сосны, ели и березы после 20 лет разложения, 50 и 280% — у сосны и ели после 40 лет разложения, 80% — у валежа сосны давностью 60 лет. В древесине значения S_м варьировали, но значимо не изменялись у всех пород, кроме ели, где наблюдалось увеличение этого показателя на 50 и 180% по истечении 20- или 40-летнего периодов разложения соответственно.

В свою очередь, содержание S на единицу объема (S_v) в древесине значимо не изменялось у всех пород, кроме осины, у которой наблюдалось снижение этого показателя на 50 и 70% после 20 и 40 лет разложения соответственно (рис. 1, табл. 4). Сера является важнейшим макроэлементом, который, наряду с N, P и K, участвует в дыхании, фотосинтезе, синтезе белка и других процессах, происходящих в растительных клетках (Аристархов, 2007). При этом его роль в процессах, связанных с разложением растительных остатков, в том числе КДО, практически не изучена. Отмечается как накопление этого элемента при разложении (Krankina et al., 1999), так и отсутствие изменений относительно исходного содержания (Filipiak et al., 2016). В нашем исследовании содержание S увеличивалось в коре всех пород, кроме осины. В коре березы по сравнению с другими породами наблюдалось наименьшее исходное содержание S и наиболее интенсивное его накопление в процессе разложения. Можно предположить, что эти изменения, наблюдаемые в древесной коре, могут быть обусловлены уменьшением доли флоэмы, которая активно разлагается в течение первых лет с момента отмирания дерева (Shorohova et al., 2016). Потери S, которые нами отмечены в древесине осины, могут быть связаны с интенсивным разложением лигнина (Браунс Ф.Э., Браунс Д.А., 1964) вследствие деятельности грибов, вызывающих коррозионный тип гнили.

Различия в динамике элементного состава коры и древесины в процессе разложения также подтверждаются результатами многомерного шкалирования (NMDS) (рис. 2).

В коре валежа значимо возрастало содержание S, а в древесине — P и Ca. Содержание других макроэлементов не изменялось или уменьшалось. Содержание K снижалось во всех фракциях валежного ствола. Содержание Mg оставалось постоянным в расчете на единицу массы и уменьшалось в расчете на единицу объема (рис. 2, А). При рассмотрении каждой фракции ствола в коре содержание и динамика макроэлементов значимо не различались у березы и ели, в то время как различия между осинкой и сосной были наиболее значимы (рис. 4, В). В древесине, наоборот, отсутствовали значимые отличия между древесными породами, но при этом, в отличие от коры, у некоторых макроэлементов наблюдались различия в динамике содержания на единицу массы и объема. Содержание Са на единицу массы увеличивалось в древесине валежа практически у всех пород, но снижалось при пересчете на единицу объема. Содержание Mg оставалось стабильным в расчете на единицу массы и снижалось в расчете на единицу объема (рис. 2, С).

Модели динамики запасов макроэлементов валежного ствола в процессе разложения

В предыдущем исследовании (Romashkin et al., 2021) динамика потери массы валежа с учетом скорости разложения и фрагментации коры и древесины была описана с использованием экспоненциальной модели. В качестве исходных данных использованы значения массы коры и древесины ствольной части живых деревьев с пересчетом на 1 м^3 . На основе полученных в этом исследовании данных предложены модели динамики запасов макроэлементов 60-летнего периода разложения валежного ствола (рис. 3, табл. 5).

В процессе разложения запасы P в коре валежа экспоненциально уменьшались: в зависимости от древесной породы интенсивность потери запасов P возрастала в ряду: береза (-0.08 год^{-1}) < осина (-0.09 год^{-1}) < ель (-0.15 год^{-1}) < сосна (-0.26 год^{-1}). Расчетное время потери 25, 50 и 95% запасов P в коре составило для березы 4, 9 и 36 лет, для осины — 3, 8 и 33 года, для ели — 2, 5 и 20 лет, для сосны — 1, 3 и 5 лет соответственно. В древесине валежа осины запасы P значимо не изменялись относительно исходного значения (0.04 кг м^{-3}). В древесине валежа березы запасы P возрастали в три раза — от исходных 0.05 до 0.15 кг м^{-3} . У сосны по истечении 60 лет разложения запасы P в древесине снижались на 45% — от исходных 0.07 до 0.04 кг м^{-3} , в то время как у ели увеличивались в семь раз — от исходных 0.02 до 0.14 кг м^{-3} (рис. 3, табл. 5).

Запасы K в коре снижались наиболее интенсивно. Скорость потери запасов K составила -0.14 , -0.23 , -0.24 и -0.69 год^{-1} для осины, ели, березы и сосны соответственно, а расчетное время потери 25, 50 и 95% запасов K в коре для осины — 2, 5 и 21 год, для ели и березы — 1, 3 и 13 лет, для сосны — 0.4, 2 и 4 года. В древесине запасы K также уменьшались у всех пород: скорость потери была ниже, чем в таковой в коре, и варьировала в зависимости от породы в диапазоне $-0.03...-0.08 \text{ год}^{-1}$. Расчетное время потери 25, 50 и 95% запасов K в древесине составило 10, 23 и 100 лет для ели, 6, 14 и 60 лет — для сосны, 5, 12 и 50 лет — для осины, 4, 9 и 38 лет — для березы (рис. 3, табл. 5).

Запасы Са в коре в процессе разложения снижались наиболее интенсивно у валежа хвойных пород — скорость потери составила -0.19 и -0.23 год^{-1} для сосны и ели соответственно. У лиственных пород значения этого показателя были ниже и составили -0.06 и -0.09 год^{-1} у березы и осины соответственно. Расчетное время потери 25, 50 и 95% исходных запасов Са в коре составило 4, 10 и 45 лет для березы, 3, 8 и 35 лет — для осины, 1.5, 2.0 и 16 лет — для сосны, 1, 4 и 13 лет — для ели. Запасы Са в древесине валежа также уменьшались: у осины на 40% (от исходных 0.65 до 0.40 кг м^{-3}), у сосны

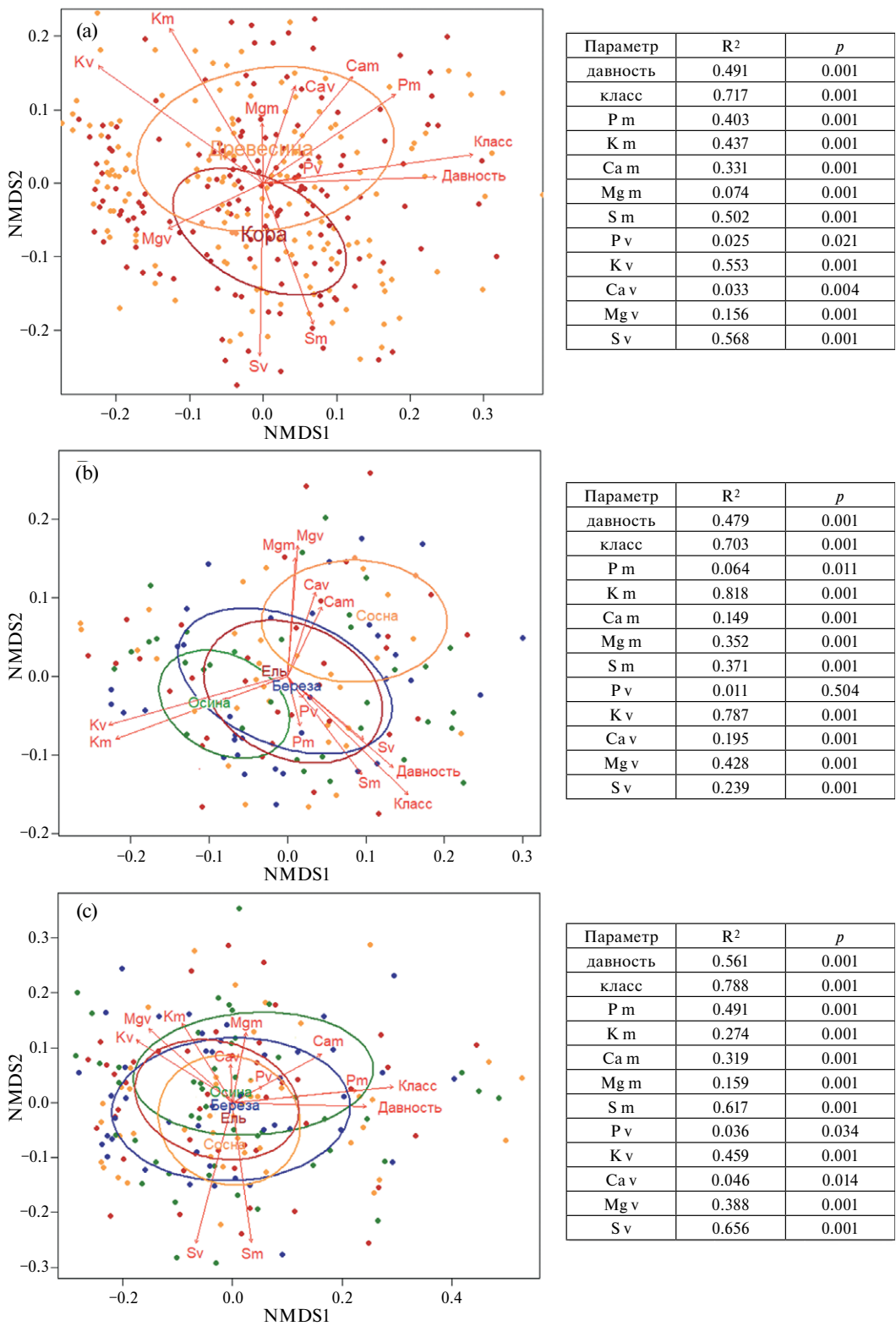


Рис. 2. Результаты анализа динамики содержания макроэлементов (P, K, Ca, Mg и S) в коре и древесине валежа рассматриваемых древесных пород с использованием многомерного шкалирования (NMDS). Обозначения: А – различия между фракциями ствола без учета породы; В – различия между породами в коре; С – различия между породами в древесине; давность – давность отмирания дерева (продолжительность разложения), класс – класс разложения, X_m(v) – содержание элемента (X) на единицу массы (m) или единицу объема (v). Овалы показывают стандартное отклонение, стрелки – направленность увеличения значения параметра.

Таблица 5. Коэффициенты параметров моделей динамики запасов макроэлементов в коре и древесине валежа в масштабе валежного ствола в пересчете на объем 1 м³. Показаны средние значения коэффициентов, стандартная ошибка среднего (SE) (в скобках), коэффициент Фишера (F), величина достоверности аппроксимации (R²). Статистическая значимость (p): *** – 0.001, ** – 0.01, * – 0.05, ns – > 0.05. Используемые модели: 1) экспоненциальное снижение ($y = aebx$); 2) сигмоидальный рост ($y = a/(1 + \exp(-(x-x_0)/b))$); 3) линейный рост ($y = b + a \cdot x$)

Элемент	Коэф фициент	Осина		Береза		Сосна		Ель	
		кора	древесина	кора	древесина	кора	древесина	кора	древесина
P	a	0.029 ¹ (0.003)	–0.0001 ³ (0.0003)	0.022 ¹ (0.002)	0.170 ² (0.050)	0.018 ¹ (0.001)	–0.001 ³ (0.000)	0.020 ¹ (0.002)	0.0004 ³ (0.0003)
	b	–0.092 (0.012)	0.039 (0.006)	–0.078 (0.012)	12.444 (8.247)	–0.264 (0.022)	0.063 (0.008)	–0.152 (0.019)	0.036 (0.005)
	x ₀	—	—	—	6.296 (8.747)	—	—	—	—
	F	168.9 ***	0.7 ns	47.5 ***	6.7 *	260.8 ***	2.1 ns	157.2 ***	2.0 ns
	R ²	0.90	0.01	0.80	0.60	0.94	0.12	0.89	0.12
K	a	0.540 ¹ (0.070)	0.450 ¹ (0.110)	0.930 ¹ (0.090)	0.290 ¹ (0.070)	0.320 ¹ (0.020)	0.060 ¹ (0.010)	0.330 ¹ (0.050)	0.060 ¹ (0.010)
	b	–0.140 (0.020)	–0.060 (0.020)	–0.240 (0.030)	–0.080 (0.060)	–0.690 (0.070)	–0.050 (0.020)	–0.230 (0.040)	–0.030 (0.010)
	F	83.0 ***	15.1 ***	113.8 ***	2.31 *	186.6 ***	30.4 ***	65.2 ***	15.4 ***
	R ²	0.83	0.58	0.90	0.34	0.92	0.65	0.76	0.52
Ca	a	0.610 ¹ (0.040)	–0.004 ³ (0.006)	0.300 ¹ (0.030)	–0.002 ³ (0.012)	0.150 ¹ (0.020)	–0.003 ³ (0.002)	0.690 ¹ (0.060)	–0.001 ³ (0.004)
	b	–0.090 (0.010)	0.610 (0.120)	–0.070 (0.010)	0.530 (0.101)	–0.190 (0.030)	0.490 (0.040)	–0.230 (0.020)	0.520 (0.070)
	F	276.6 ***	0.4 ns	51.2 ***	0.81 ns	70.1 ***	2.2 ns	159.7 ***	0.04 ns
	R ²	0.95	0.04	0.81	0.08	0.82	0.12	0.88	0.07
Mg	a	0.060 ¹ (0.010)	0.105 ¹ (0.040)	0.030 ¹ (0.001)	0.180 ¹ (0.020)	0.010 ¹ (0.001)	0.080 ¹ (0.010)	0.020 ¹ (0.001)	0.060 ¹ (0.001)
	b	–0.100 (0.010)	–0.030 (0.020)	–0.110 (0.010)	–0.040 (0.001)	–0.200 (0.020)	–0.030 (0.010)	–0.160 (0.030)	–0.020 (0.010)
	F	193.6 ***	3.9 *	60.9 ***	10.7 ***	104.6 ***	101.6 ***	64.0 ***	18.6 ***
	R ²	0.92	0.26	0.84	0.54	0.87	0.86	0.76	0.57
S	a	0.030 ¹ (0.041)	0.050 ¹ (0.110)	0.016 ¹ (0.019)	–0.002 ³ (0.001)	0.027 ¹ (0.012)	–0.0003 ³ (0.0013)	0.020 ¹ (0.022)	–0.048 ¹ (0.005)
	b	–0.093 (0.011)	–0.028 (9.740)	–0.060 (0.010)	0.151 (0.131)	–0.226 (0.015)	0.074 (0.031)	–0.122 (0.021)	0.004 (0.601)
	F	55.9 ***	9.8 **	20.9 ***	1.4 ns	39.4 ***	2.9 ns	26.4 ***	1.1 ns
	R ²	0.89	0.23	0.69	0.07	0.90	0.02	0.96	0.02

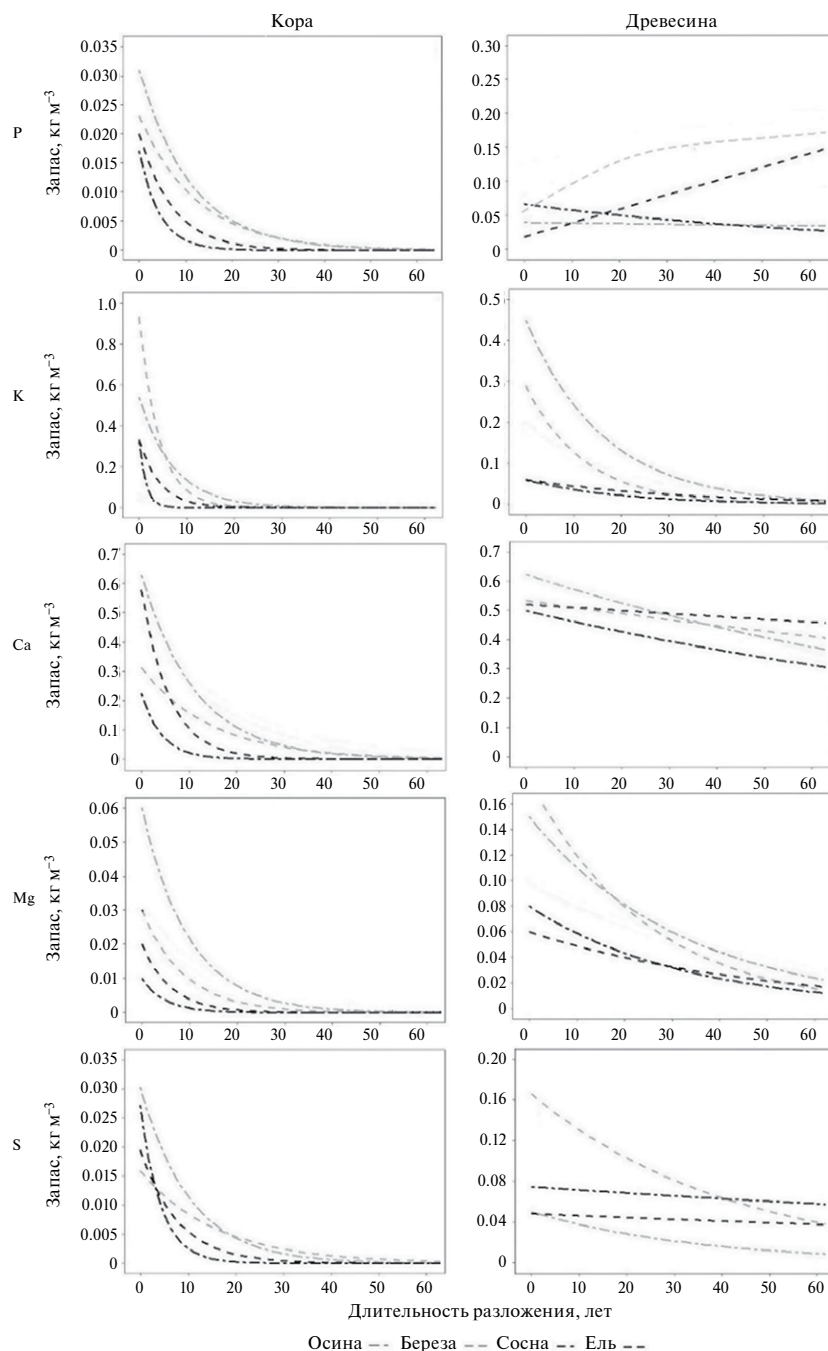


Рис. 3. Модели динамики запасов (кг м^{-3}) макроэлементов (P, K, Ca, Mg и S) в коре и древесине валежа в процессе разложения в масштабе валежного ствола в пересчете на 1 м^3 . Параметры моделей представлены в таблице 5.

— на 38% (от 0.50 до 0.30 кг м^{-3}), у березы — на 25% (от 0.55 до 0.40 кг м^{-3}). В древесине ели запасы Ca оставались без значимых изменений в среднем на уровне 0.5 кг м^{-3} . Расчетное время потери 25, 50 и 95% исходных запасов Ca в древесине значительно превышало время потери ее массы в процессе разложения и составило для осины 38, 75 и 145 лет, для сосны — 40, 82 и 155 лет, для березы — 66, 133 и

250 лет, для ели — 130, 260 и 495 лет соответственно (рис. 3, табл. 5).

Скорость потери запасов Mg в коре валежа ели и сосны составила -0.16 и -0.20 год^{-1} соответственно, у осины и березы — -0.10 и -0.11 год^{-1} соответственно. Расчетное время потери 25, 50 и 95% исходных запасов Mg в коре составило соответственно 3, 10 и 45 лет для осины, 3, 6 и 27 лет

— для березы, 2, 4 и 20 лет — для ели, 1,5, 4 и 15 лет — для сосны. В древесине запасы Mg также снижались экспоненциально: в зависимости от древесной породы скорость потери варьировала от -0.02 до -0.04 год^{-1} . Расчетное время потери 25, 50 и 95% исходных запасов Mg в древесине составило соответственно 14, 35 и 150 лет для ели, 10, 23 и 100 лет — для осины и сосны, 7, 17 и 75 лет — для березы (рис. 3, табл. 5).

Запасы S в коре валежа снижались у всех древесных пород: скорость потери запасов этого элемента варьировала от -0.06 до -0.23 год^{-1} в зависимости от древесной породы. Расчетное время потери 25, 50 и 95% исходных запасов S в коре составило 5, 12 и 50 лет для березы, 3, 8 и 32 года — для осины, 2, 6 и 25 лет — для ели, 1,5, 3 и 13 лет — для сосны. В древесине валежа хвойных пород запасы S значительно не изменялись в течение всего рассматриваемого периода относительно исходных значений 0.07 и 0.05 кг м^{-3} у сосны и ели соответственно. У валежа лиственных пород запасы S значительно уменьшались со скоростью -0.03 и -0.09 год^{-1} для березы и осины соответственно. Расчетное время потери 25, 50 и 95% исходных запасов S в древесине лиственных пород составило для березы 5, 12 и 50 лет, для осины — 3, 8 и 32 года соответственно (рис. 3, табл. 5).

Потеря основной части коры происходит за счет ее фрагментации и отслоения с поверхности ствола, а также уменьшения доли легкоразлагаемой флоэмы (Shorohova et al., 2016). Полная потеря коры и ее переход в верхние горизонты почвы в зависимости от древесной породы могут происходить за период от нескольких лет до нескольких десятилетий (Krankina et al., 1999; Harmon, 2021). По нашим данным, период, в течение которого происходит потеря 95% массы коры валежного ствола, составляет примерно 10 лет для сосны, 20 лет — для ели, 33 года — для осины, 37 лет — для березы. Таким образом, скорость фрагментации коры в масштабах валежного ствола заметно выше скорости ее биогенного разложения (Shorohova et al., 2016). Это позволяет предположить значительное влияние макро- и микрофрагментации коры (Harmon, 2021) на скорость и продолжительность разложения валежа и, как следствие, перераспределение запасов биогенных элементов в масштабах БГЦ. Интенсивность потери запасов почти всех макроэлементов в коре была в целом сопоставима со значениями потери ее массы, полученными нами ранее (Romashkin et al., 2021). Если в коре на уровне образца наблюдалось накопление элементов, например, P, Ca и S, то интенсивность потери их запасов была ниже или сопоставима с интенсивностью потери массы коры. В то же время запасы K снижались с большей интенсивностью по сравнению со потерями массы коры ствола, что, по нашему мнению, связано с выщелачиванием этого элемента. Как итог, несмотря на более

высокое исходное содержание биогенных элементов по сравнению с древесиной и более интенсивное накопление некоторых из них в процессе разложения, потенциальная роль коры в качестве долговременного пула элементов в составе валежа относительно невелика. Сравнительно короткий срок сохранности коры на поверхности валежного ствола с постепенным ее переходом в верхние горизонты почвы позволяет предположить ее большую значимость в биогеохимическом круговороте в лесах в качестве составной части лесной подстилки (Minnich et al., 2021).

Динамика запасов рассматриваемых макроэлементов в древесине была более разнообразной по сравнению с таковой, наблюдаемой в коре валежа. Накопление P имело видоспецифичный характер: в стволах березы и ели запасы этого элемента возрастали, в то время как у осины и сосны они оставались без значимых изменений. Мы предполагаем, что видоспецифичность накопления P обусловлена различным составом ксилофильных организмов, использующих в качестве субстрата и среды обитания валеж определенных древесных пород, степени разложения и, как следствие, элементного состава (Fillipiak et al., 2016). Запасы других макроэлементов либо значительно не изменялись, либо уменьшались с различной скоростью, причем у лиственных пород интенсивность потери была выше по сравнению с таковой у хвойных.

Полученные нами ранее значения потери массы древесины (Romashkin et al., 2021) в целом сопоставимы со скоростью ее разложения на уровне образца при схожих условиях (Yatskov et al., 2003; Shorohova, Kapitsa, 2014). Константы потери массы древесины ствола составили -0.025 , -0.028 , -0.030 , -0.037 год^{-1} для сосны, ели, березы и осины соответственно, в то время как расчетное время потери 95% массы этой фракции ствола составило 120, 110, 95 и 80 лет соответственно (Romashkin et al., 2021). Нами отмечено, что содержание Ca и в некоторых случаях Mg и S в древесине снижается заметно менее интенсивно по сравнению со скоростью разложения этой фракции ствола, а расчетное время потери запасов этих макроэлементов в масштабах ствола значительно превышает длительность его разложения до полной гумификации. Это позволяет сделать вывод, что древесина валежа, прежде всего, хвойных пород, является долговременным пулом макроэлементов, в первую очередь P, Ca, Mg и S. Накопление и постепенное высвобождение биогенных элементов из валежа в процессе разложения в течение десятков лет благоприятно влияет на характеристики лесных почв и, как следствие, на рост и развитие растений, почвенной и ксилофильной биоты (Stutz, Lang, 2017), что в свою очередь является одним из ключевых аспектов сохранения биологического разнообразия и в связи с этим — устойчивости таежных лесов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходное содержание Р, К и Са в древесной коре выше по сравнению с таковым в древесине, в то время как содержание Mg и S (прежде всего, S_m) в коре и древесине сопоставимы. Кора и древесина лиственных пород более богаты макроэлементами — содержание К, Mg и S в них выше, чем у хвойных. Интенсивность и направленность динамики рассмотренных макроэлементов в процессе разложения валежа варьируют в зависимости от древесной породы и фракции ствола. В процессе разложения как в коре, так и в древесине содержание Р, Са и S возрастает в зависимости от породы с различной интенсивностью. В коре содержание Mg снижается у валежа лиственных пород и не изменяется у хвойных, в древесине — снижается у всех пород. Содержание К снижается во фракциях ствола всех пород. В масштабах валежного ствола запасы всех макроэлементов в коре уменьшаются со скоростью от -0.08 до -0.69 год^{-1} и находятся в прямой зависимости от интенсивности ее фрагментации и, как следствие, перехода в верхние горизонты почвы. Это позволяет предположить наиболее значимую роль коры в биогеохимическом круговороте в качестве составной части лесной подстилки. В древесине валежа наблюдается аккумуляция Р, прежде всего, у березы и ели, а также длительное постепенное высвобождение Са, Mg и S. Интенсивность потери запасов всех макроэлементов в древесине хвойных пород ниже по сравнению с таковой у лиственных, а длительность этого процесса в масштабах валежного ствола может в несколько раз превышать период его полного разложения. Полученные результаты подчеркивают значимую роль КДО, в особенности хвойных пород, в качестве долговременного пула макроэлементов в рамках биогеохимического круговорота в лесном БГЦ.

Авторы выражают искреннюю благодарность работникам Государственного природного заповедника «Кивач» за содействие в выполнении исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аканова Н.И., Козлова А.В., Мухина М.Т. Роль магния в системе питания растений // *Агрохимический вестник*. 2021. № 6. С. 66–72.
DOI: 10.24412/1029-2551-2021-6-014
- Апостолов С.А. Новый справочник химика и технолога. Сырье и продукты промышленности органических и неорганических веществ. Ч. 2. СПб: Профессионал, 2006. 1142 с.
- Аристархов А.Н. Агрохимия серы. М.: ВНИИА, 2007. 272 с.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 376 с.
- Браунс Ф.Э., Браунс Д.А. Химия лигнина. М.: Лесная промышленность, 1964. 757 с.
- Гелес И.С. Древесная биомасса и основы экологически приемлемых технологий ее химико-механической переработки. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. 382 с.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М.: Мир, 1989. 439 с.
- Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: Наука, 1977. 304 с.
- Казимиров Н.И., Морозова Р.М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л.: Наука, 1973. 175 с.
- Казимиров Н.И., Морозова Р.М., Куликова В.К. Органическая масса и потоки веществ в березняках средней тайги. Л.: Наука, 1978. 216 с.
- Полубояринов О.И. Плотность древесины. М.: Лесная промышленность, 1976. 159 с.
- Полубояринов О.И., Сорокин А.М. Физические свойства осиновой коры и ее компонентов // *Известия вузов. Лесной журнал*. 1992. № 3. С. 67–69.
- Родин Л.Е., Базилевич Н.И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.-Л.: Наука, 1965. 253 с.
- Скороходова С.Б. О климате заповедника «Кивач» // *Труды Государственного природного заповедника «Кивач»*. 2008. № 4. С. 3–34.
- Соколова В.Е., Шорохова Е.В., Соловьев В.А., Гринькова Е.Я., Алексеева С.А. Динамика минеральных элементов при ксилолизе крупных древесных остатков в ельниках кислых южной тайги // *Лесоведение*. 2007. № 5. С. 32–38.
- Стороженко В.Г., Бондарцева М.А., Соловьев В.А., Крутов В.И. Научные основы устойчивости лесов к деструктирующим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с.
- Стороженко В.Г. Древесный отпад в структурах лесного биогеоценоза // *Хвойные бореальной зоны*. 2010. Т. 27. № 3–4. С. 279–283.
- Фаустова Н.М. Химический состав коры и древесины осины *Populus tremula* L.: дис. ... канд. хим. наук: 05.21.03. СПб., 2005. 208 с.
- Федорец Н.Г., Бахмет О.Н. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 240 с.
- 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.

- Alban D.H., Pastor J.* Decomposition of aspen, spruce, and pine boles on two sites in Minnesota // *Canadian Journal of Forest Research*. 1993. V. 23. № 9. P. 1744–1749.
- Berg B., McClaugherty C.* Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration. Springer Cham, Switzerland, 2020. 332 p.
- Bergström B.* Chemical and structural changes during heartwood formation in *Pinus sylvestris* // *Glasgow Medical Journal*. 2003. V. 76. № 1. P. 59–71. DOI: 10.1093/forestry/76.1.45
- Błowska 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. V. 32. № 2. P. 193–203.
- Boddy L.* Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing tree to complete decay of coarse woody debris // *Ecological Bulletin*. 2001. V. 49. P. 43–56.
- Brais S., Paré D., Lierman C.* Tree bole mineralization rates of four species of the Canadian eastern boreal forest: implications for nutrient dynamics following stand-replacing disturbances // *Canadian Journal of Forest Research*. 2006. V. 36. № 9. P. 2331–2340.
- Busse M.D.* Downed bole-wood decomposition in lodgepole pine forests of Central Oregon // *Soil Science Society of America Journal*. 1994. V. 58. № 1. P. 221–227.
- Chang C., Wang Z., Tan B., Li J., Cao R., Wang Q., Yang W., Weedon J.T., Cornelissen J.H.C.* Tissue type and location within forest together regulate decay trajectories of *Abies faxoniana* logs at early and mid-decay stage // *Forest Ecology and Management*. 2020. V. 475. P. 1–10. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118411
- Clinton P.W., Buchanan P.K., Wilke J.P., Small S.J., Kimberley M.O.* Decomposition of *Nothofagus* wood in vitro and nutrient mobilization by fungi // *Canadian Journal of Forest Research*. 2009. V. 39. P. 2193–2202.
- Cleveland C.C., Townsend A.R.* Nutrient Additions to a Tropical Rain Forest Drive Substantial Soil Carbon Dioxide Losses to the Atmosphere // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2006. V. 103. № 27. P. 10316–10321.
- Dutton M.V., Evans C.S.* Oxalate production by fungi: its role in pathogenicity and ecology in the soil environment // *Canadian Journal of Microbiology*. 1996. V. 42. № 9. P. 881–895.
- Dynesius M., Jonsson B.G.* Dating uprooted trees: comparison and application of eight methods in a boreal forest // *Canadian Journal of Forest Research*. 1991. V. 21. № 5. P. 655–665.
- Fahey T.J., Battles J.J., Wilson G.F.* Responses of early successional northern hardwood forests to changes in nutrient availability // *Ecological Monographs*. 1998. V. 68. P. 183–212.
- Filipiak M.* Pollen stoichiometry may influence detrital terrestrial and aquatic food webs // *Frontiers in Ecology and Evolution*. 2016. V. 4. P. 138. DOI:10.3389/fevo.2016.00138
- Filipiak M., Sobczyk Ł., Weiner J.* Fungal transformation of tree stumps into a suitable resource for xylophagous beetles via changes in elemental ratios // *Insects*. 2016. V. 7. P. 13. DOI:10.3390/insects7020013
- Ganjugunte G.K., Condron L.M., Clinton P.W., Davis M.R., Mahieu N.* Decomposition and nutrient release from radiata pine (*Pinus radiata*) coarse woody debris // *Forest Ecology and Management*. 2004. V. 187. P. 197–211. DOI: 10.3832/for1591-008
- Griffiths R.P., Baham J.E., Caldwell B.A.* Soil solution chemistry of ectomycorrhizal mats in forest soil // *Soil Biology and Biochemistry*. 1994. V. 26. P. 331–337. DOI: 10.1016/0038-0717(94)90282-8
- Hafner S.D., Groffman P.M., Mitchell M.J.* Leaching of dissolved organic carbon, dissolved organic nitrogen, and other solutes from coarse woody debris and litter in a mixed forest in New York state // *Biogeochemistry*. 2005. V. 74. P. 257–282. DOI:10.1007/s10533-004-4722-6
- Harmon M.E., Sexton J., Caldwell B.A., Carpenter S.E.* Fungal sporocarp mediated losses of Ca, Fe, K, Mg, Mn, N, P, and Zn from conifer logs in the early stages of decomposition // *Canadian Journal of Forest Research*. 1994. V. 24. P. 1883–1893.
- Harmon M.E.* The role of woody detritus in biogeochemical cycles: past, present, and future // *Biogeochemistry*. 2021. V. 154. P. 349–369. DOI: 10.1007/s10533-020-00751-x
- Holub S.M., Lajtha K., Spears J.D.H.* A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris // *Canadian Journal of Forest Research*. 2001. V. 31. № 11. P. 1894–1902. DOI: 10.1139/cjfr-31-11-1894
- Jellison J., Connolly J., Goodell B., Illman B., Frank F., Ostrofsky A.* The role of cations in the biodegradation of wood by the brown rot fungi // *International Biodeterioration and Biodegradation*. 1997. V. 39. P. 165–179.
- Khan K., Hussain A., Jamil M.A., Duan W., Chen L., Khan A.* Alteration in forest soil biogeochemistry through coarse wood debris in northeast China // *Forests*. 2022. V. 13. № 11. P. 1861. DOI: 10.3390/f13111861
- Krankina O.N., Harmon M.E., Griazkin A.V.* Nutrient stores and dynamics of woody detritus in a boreal forest: modeling potential implications at the stand level // *Canadian Journal of Forest Research*. 1999. V. 29. № 1. P. 20–32.
- Laiho R., Prescott C.E.* The contribution of coarse woody debris to carbon, nitrogen, and phosphorus cycles in three Rocky Mountain coniferous forests // *Canadian Journal of Forest Research*. 1999. V. 29. № 10. P. 1592–1603. DOI: 10.1139/x99-132
- Laiho R., Prescott C.E.* Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis // *Canadian Journal of Forest Research*. 2004. V. 34. № 4. P. 763–777. DOI: 10.1139/X03-241

- Marschner H.* Mineral Nutrition of Higher Plants. 3rd Edition. London: Academic Press, 2012. 651 p.
- Means J.E., MacMillan P.C., Cromack K.* Biomass and nutrient content of Douglas-fir logs and other detrital pools in an old-growth forest, Oregon, USA // *Canadian Journal of Forest Research*. 1992. V. 22. P. 1536–1546.
- Meerts P.* Mineral nutrient concentrations in sapwood and heartwood: a literature review // *Annals of Forest Science*. 2002. V. 59. № 7. P. 713–722. DOI: 10.1051/forest:2002059
- 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. 142. P. 287–300. DOI: 10.1007/s10021-020-00562-z
- Mukhortova L.V.* Carbon and nutrient release during decomposition of coarse woody debris in forest ecosystems of Central Siberia // *Folia Forestalia Polonica*. 2012. V. 54. № 2. P. 71–83. DOI: 10.5281/zenodo.30777
- Müller J., Bütler R.* A review of habitat thresholds for dead wood: A baseline for management recommendations in European forests // *European Journal of Forest Research*. 2010. V. 129. № 6. P. 981–992. DOI: 10.1007/s10342-010-0400-5
- Olson J.S.* Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems // *Ecology*. 1963. V. 44. № 2. P. 322–331.
- Ostrofsky A., Jellison J., Smith K.T., Shortle W.C.* Changes in cation concentrations in red spruce wood decayed by brown rot and white rot fungi // *Canadian Journal of Forest Research*. 1997. V. 27. № 4. P. 567–571. DOI: 10.1139/x96-188
- Palviainen M., Finér L., Laiho R., Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I.* Phosphorus and base cation accumulation and release patterns in decomposing Scots pine, Norway spruce and silver birch stumps // *Forest Ecology and Management*. 2011. V. 260. P. 1478–1489. DOI: 10.1016/j.foreco.2010.07.046
- Palviainen M., Finér L.* Decomposition and nutrient release from Norway spruce coarse roots and stumps – A 40-year chronosequence study // *Forest Ecology and Management*. 2015. V. 358. № 1. P. 1–11. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.08.036
- Pastorelli R., De Meo I., Lagomarsino A.* The necrobiome of deadwood: The life after death // *Ecologies*. 2023. V. 4. № 1. P. 20–38. DOI: 10.3390/ecologies4010003
- Piaszczyk W., Błońska E., Lasota J.* Soil biochemical properties and stabilization of soil organic matter in relation to deadwood of different species // *FEMS Microbiological Ecology*. 2019. V. 95. № 3. P. 1–11. DOI: 10.1093/femsec/fiz011
- R Core Team.* R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2024.
- Romashkin I., Shorohova E., Kapitsa E., Galibina N., Nikerova K.* Carbon and nitrogen dynamics along the log bark decomposition continuum in a mesic old-growth boreal forest // *European Journal of Forest Research*. 2018. V. 137. № 5. P. 1–15. DOI: 10.1007/s10342-018-1131-2
- 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. V. 491. P. 119143. DOI: 10.1016/j.foreco.2021
- Russell M.B., Fraver S., Aakala T., Gove J.H., Woodall C.W., D'Amato A.W., Ducey M.J.* Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: a review // *Forest Ecology and Management*. 2015. V. 350. P. 107–128. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.04.033
- Saarela K.-E.* Elemental analysis of wood materials by external millibeam thick target PIXE. PhD thesis. Åbo Akademi University, Åbo, Finland, 2009. 64 p.
- Saunders M.R., Fraver S., Wagner R.G.* Nutrient concentration of down woody debris in mixedwood forests in central Maine, USA // *Silva Fennica*. 2011. V. 45. № 2. P. 197–210. DOI: 10.14214/sf.112
- Schilling J.S.* Oxalate production and cation translocation during wood biodegradation by fungi. PhD thesis. The University of Maine, 2006. 120 p.
- Schwarze F.W.M.R., Engels J., Mattheck C.* Fungal strategies of wood decay in trees. Heidelberg: Springer Berlin, 2000. 185 p. DOI: 10.1007/978-3-642-57302-6
- Shorohova E., Kapitsa E., Kazartsev I., Romashkin I., Polevoi A., Kushnevskaia H.* Tree species traits are the predominant control on the decomposition rate of tree log bark in a mesic old-growth boreal forest // *Forest Ecology and Management*. 2016. V. 377. P. 36–45. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.06.036
- Shorohova E., Kapitsa E.* Influence of the substrate and ecosystem attributes on the decomposition rates of coarse woody debris in European boreal forests // *Forest Ecology and Management*. 2014. V. 315. P. 173–184. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.12.025
- Shorohova E., Shorohov A.* Coarse woody debris dynamics and stores in the boreal virgin spruce forest // *Ecological Bulletin*. 2001. V. 49. P. 129–135. DOI: 10.2307/20113270
- Shortle W.C., Smith K.T., Jellison J., Schilling J.S.* Potential of decaying wood to restore root-available base cations in depleted forest soils // *Canadian Journal of Forest Research*. 2012. V. 42. № 6. P. 1015–1024. DOI: doi.org/10.1139/X2012-056
- Skonieczna J., Małek S., Polowy K., Węgiel A.* Element content of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands of different densities // *Drewno*. 2014. V. 57. № 192. P. 77–87. DOI: 10.12841/wood.1644-3985.S13.05
- Smith K.T., Shortle W.C., Jellison J., Connolly J., Schilling J.* Concentrations of Ca and Mg in early stages of sapwood decay in red spruce, eastern hemlock, red maple, and paper birch // *Canadian Journal of Forest Research*. 2007. V. 37. № 5. P. 957–965. DOI: 10.1139/X06-264
- Sollins P., Cline S.P., Verhoeven T., Sachs D., Spycher G.* Patterns of log decay in old-growth Douglas-fir forests //

Canadian Journal of Forest Research. 1987. V. 17. P. 1585–1595. DOI: 10.1139/x87-243

Stutz K., 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. P. 81–105. DOI: 10.1007/s10533-019-00593-2

Stutz K.P., Lang F. Potentials and unknowns in managing coarse woody debris for soil functioning // Forests. 2017. V. 8. № 2. P. 37. DOI: 10.3390/f8020037

Ulyshen M.D. Wood decomposition as influenced by invertebrates // Biological Reviews. 2014. V. 91. № 1. P. 70–85.

Wells J.M., Boddy L. Effect of temperature on wood decay and translocation of soil-derived phosphorus in mycelial cord systems // New Phytology. 1995. V. 129. P. 289–297.

Yatskov M., Harmon M.E., Krankina O.N. A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia // Canadian Journal of Forest Research. 2003. V. 33. № 7. P. 1211–1226.

Zhou L., Dai L., Gu H., Zhong L. Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem // Journal of Forestry Research. 2007. V. 18. P. 48–54.

Dynamics of Certain Macroelements During The Decomposition of Fallen Trees in an Old-Growth Middle-Taiga Spruce Forest of Kivach Nature Reserve

I. V. Romashkin^{1,*}, E. A. Kapitsa², K. M. Nikerova¹, E. V. Shorohova²

¹Forest Research Institute of Karelian Research Center RAS, st. Pushkinskaya, 11, Petrozavodsk, 185910 Russia

²Saint-Petersburg State Forest Technical University named after S.M. Kirova, Institutskiy per., 5, St. Petersburg, 194021 Russia

*E-mail: romashkin@krc.karelia.ru

The dynamics of certain macroelements' content (P, K, Ca, Mg and S) during the decomposition of bark and wood of fallen trees of the main forest-forming tree species the middle-taiga blueberry spruce forest (Kivach Nature Reserve, Republic of Karelia) was estimated. The initial content of most macroelements was higher in bark compared to that in wood. The direction and intensity of the element content dynamics in deadwood during the decomposition depended on the tree species identity and the log fraction. Depending on tree species, the content of P, and S increased in both bark and wood. The Mg content decreased in bark of deciduous species' deadwood and did not change significantly in the bark of conifers, whereas it decreased in wood of all studied tree species. The K content decreased in both bark and wood of all studied tree species. The models of the macroelements stocks dynamics on the log scale were presented. In the bark, the stock of all macroelements decreased in direct proportion to the intensity of bark fragmentation: the loss rates varied from -0.08 to -0.69 year⁻¹, depending on the tree species. In wood, the P amount increased in spruce logs and changed only slightly in logs of the other tree species. The stock of other macroelements decreased at a rate not exceeding -0.08 year⁻¹. The loss intensity of those macroelements was higher in the logs of deciduous tree species compared to that in coniferous ones. The results obtained highlight the significant role of coarse woody debris, primarily coniferous tree species, as a long-term pool of macroelements within the biogeochemical cycle in the forest ecosystems.

Keywords: coarse woody debris, nutrients, xylolysis, bark, wood detritus.

Acknowledgements: The research was funded by the state research assignment of the Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences (Forest Institute) (№ 121061500082-2), as well as within the topic "Development of a system for land-based and remote monitoring of carbon pools and greenhouse gas flows in Russian Federation; providing for the creation of a data-registering system for recording data for climatically active substances and the carbon budget in forests and other terrestrial ecosystems" (№ 123030300031-6) as part of the implementation of the most important innovative project of national importance (MIIPNI) "Unified national system for monitoring climatically active substances".

REFERENCES

- Akanova N.I., Kozlova A.V., Mukhina M.T., Rol' magniya v sisteme pitaniya rastenii (Magnesium role in plant nutrition system), *Agrokhimicheskii vestnik*, 2021, No. 6, pp. 66–72. DOI: 10.24412/1029-2551-2021-6-014
- Alban D.H., Pastor J., Decomposition of aspen, spruce, and pine boles on two sites in Minnesota, *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, Vol. 23, No. 9, pp. 1744–1749.
- Apostolov S.A., *Novyi spravochnik khimika i tekhnologa. Syr'e i produkty promyshlennosti organicheskikh i neorganicheskikh veshchestv* (New handbook of a chemist and technologist. Raw materials and products of the organic and inorganic substances industry), Saint Petersburg: Professional, 2006, Part 2, 1142 p.
- Aristarkhov A.N., *Agrokhiimiya sery* (Agrochemistry of sulfur), Moscow: VNIIA, 2007, 272 p.
- Bazilevich N.I., Titlyanova A.A., *Bioticheskii krugovorot na pyati kontinentakh: azot i zol'nye elementy v prirodnnykh nazemnykh ekosistemakh* (Biotic turnover on five continents: element exchange processes in terrestrial natural ecosystems), Novosibirsk: Izd-vo SO RAN, 2008, 376 p.
- Berg B., McClaugherty C., *Plant Litter: Decomposition, Humus Formation, Carbon Sequestration*, Switzerland: Springer Cham, 2020, 332 p.
- Bergström B., Chemical and structural changes during heartwood formation in *Pinus sylvestris*, *Glasgow Medical Journal*, 2003, Vol. 76, No. 1, pp. 59–71. DOI: 10.1093/forestry/76.1.45
- 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, No. 2, pp. 193–203.
- Boddy L., Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing tree to complete decay of coarse woody debris, *Ecological Bulletin*, 2001, Vol. 49, pp. 43–56.
- Brais S., Paré D., Liernan C., Tree bole mineralization rates of four species of the Canadian eastern boreal forest: implications for nutrient dynamics following stand-replacing disturbances, *Canadian Journal of Forest Research*, 2006, Vol. 36, No. 9, pp. 2331–2340.
- Brauns F.E., Brauns D.A., *Khimiya lignina* (Chemistry of lignin), Lesnaya promyshlennost': 1964, 757 p.
- Busse M.D., Downed bole-wood decomposition in lodgepole pine forests of Central Oregon, *Soil Science Society of America Journal*, 1994, Vol. 58, No. 1, pp. 221–227.
- Chang C., Wang Z., Tan B., Li J., Cao R., Wang Q., Yang W., Weedon J.T., Cornelissen J.H.C., Tissue type and location within forest together regulate decay trajectories of *Abies faxoniana* logs at early and mid-decay stage, *Forest Ecology and Management*, 2020, Vol. 475, pp. 1–10. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118411
- Cleveland C.C., Townsend A.R., Nutrient additions to a tropical rain forest drive substantial soil carbon dioxide losses to the atmosphere, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, Vol. 103, No. 27, pp. 10316–10321.
- Clinton P.W., Buchanan P.K., Wilke J.P., Small S.J., Kimberley M.O., Decomposition of *Nothofagus* wood in vitro and nutrient mobilization by fungi, *Canadian Journal of Forest Research*, 2009, Vol. 39, pp. 2193–2202.
- Dutton M.V., Evans C.S., Oxalate production by fungi: its role in pathogenicity and ecology in the soil environment, *Canadian Journal of Microbiology*, 1996, Vol. 42, No. 9, pp. 881–895.
- Dynesius M., Jonsson B.G., Dating uprooted trees: comparison and application of eight methods in a boreal forest, *Canadian Journal of Forest Research*, 1991, Vol. 21, No. 5, pp. 655–665.
- Fahey T.J., Battles J.J., Wilson G.F., Responses of early successional northern hardwood forests to changes in nutrient availability, *Ecological Monographs*, 1998, Vol. 68, pp. 183–212.
- Faustova N.M., *Khimicheskii sostav kory i drevesiny osiny Populus tremula L.: diss. kand. khim. nauk* (Chemical composition of bark and wood of *Populus tremula* L. Candidate's chem. sci. thesis), Saint Petersburg, 2005, 208 p.
- Fedorets N.G., Bakhmet O.N., *Ekologicheskie osobennosti transformatsii soedinenii ugleroda i azota v lesnykh pochvakh* (Ecological specifics of carbon and nitrogen compounds conservation), Petrozavodsk: Izd-vo KarNTs RAN, 2003, 240 p.
- Filipiak M., Pollen stoichiometry may influence detrital terrestrial and aquatic food webs, *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2016, Vol. 4, Article 138, pp. 1–8. DOI:10.3389/fevo.2016.00138
- Filipiak M., Sobczyk Ł., Weiner J., Fungal transformation of tree stumps into a suitable resource for xylophagous beetles via changes in elemental ratios, *Insects*, 2016, Vol. 7, Article 13, pp. 1–12. DOI:10.3390/insects7020013
- Ganjegunte G.K., Condron L.M., Clinton P.W., Davis M.R., Mahieu N., Decomposition and nutrient release from radiata pine (*Pinus radiata*) coarse woody debris, *Forest Ecology and Management*, 2004, Vol. 187, pp. 197–211. DOI: 10.3832/for1591-008
- Geles I.S., *Drevesnaya biomassa i osnovy ekologicheskoi priemlemykh tekhnologii ee khimiko-mekhanicheskoi pererabotki* (Wood biomass and the principles of environmentally friendly technologies for its chemical-mechanical processing), Petrozavodsk: KarNTs RAN, 2001, 382 p.
- Griffiths R.P., Baham J.E., Caldwell B.A., Soil solution chemistry of ectomycorrhizal mats in forest soil, *Soil Biology and Biochemistry*, 1994, Vol. 26, pp. 331–337. DOI: 10.1016/0038-0717(94)90282-8
- Hafner S.D., Groffman P.M., Mitchell M.J., Leaching of dissolved organic carbon, dissolved organic nitrogen, and other solutes from coarse woody debris and litter in a mixed forest in New York state, *Biogeochemistry*, 2005, Vol. 74, pp. 257–282. DOI:10.1007/s10533-004-4722-6

- Harmon M.E., Sexton J., Caldwell B.A., Carpenter S.E., Fungal sporocarp mediated losses of Ca, Fe, K, Mg, Mn, N, P, and Zn from conifer logs in the early stages of decomposition, *Canadian Journal of Forest Research*, 1994, Vol. 24, pp. 1883–1893.
- Harmon M.E., The role of woody detritus in biogeochemical cycles: past, present, and future, *Biogeochemistry*, 2021, Vol. 154, pp. 349–369. DOI: 10.1007/s10533-020-00751-x
- Holub S.M., Lajtha K., Spears J.D.H., A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris, *Canadian Journal of Forest Research*, 2001, Vol. 31, No. 11, pp. 1894–1902. DOI: 10.1139/cjfr-31-11-1894
- Jellison J., Connolly J., Goodell B., Illman B., Frank F., Ostrofsky A., The role of cations in the biodegradation of wood by the brown rot fungi, *International Biodeterioration and Biodegradation*, 1997, Vol. 39, pp. 165–179.
- Kabata-Pendias A., Pendias H., *Trace elements in soil & plants*, Moscow: Mir, 1989, 440 p.
- Kazimirov N.I., Morozova R.M., *Biologicheskii krugovorot veshchestv v el'nikakh Karelii* (Biological cycle of matter in spruce forests of Karelia), Leningrad: Nauka, 1973, 175 p.
- Kazimirov N.I., Morozova R.M., Kulikova V.K., *Organicheskaya massa i potoki veshchestva v bereznyakakh srednei taigi* (Mass of organics and material flows of birch forests in middle taiga), Leningrad: Nauka, 1978, 216 p.
- Kazimirov N.I., Volkov A.D., Zyabchenko S.S., Ivanchikov A.A., Morozova R.M., *Obmen veshchestv i energii v osnovnykh lesakh Evropeiskogo Severa* (Mass and energy exchange of pine forests in Northern Europe), Leningrad: Nauka, 1977, 303 p.
- Khan K., Hussain A., Jamil M.A., Duan W., Chen L., Khan A., Alteration in forest soil biogeochemistry through coarse wood debris in northeast China, *Forests*, 2022, Vol. 13, No. 11, Article 1861, pp. 1–17. DOI: 10.3390/f13111861
- Khanina L.G., Smirnov V.E., Bobrovskii M.V., Elementnyi sostav valezha razlichnykh drevesnykh porod i stadii razlozheniya v shirokolistvennom lesu zapovednika "Kaluzhskie zaseki" (Dead wood elements composition in different tree species and stages of decay in the broad-leaved forests of the Kaluzhskie Zaseki Reserve), *Lesovedenie*, 2023, No. 4, pp. 353–368.
- Krankina O.N., Harmon M.E., Griazkin A.V., Nutrient stores and dynamics of woody detritus in a boreal forest: modeling potential implications at the stand level, *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, Vol. 29, No. 1, pp. 20–32.
- Laiho R., Prescott C.E., Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis, *Canadian Journal of Forest Research*, 2004, Vol. 34, No. 4, pp. 763–777. DOI: 10.1139/X03-241
- Laiho R., Prescott C.E., The contribution of coarse woody debris to carbon, nitrogen, and phosphorus cycles in three Rocky Mountain coniferous forests, *Canadian Journal of Forest Research*, 1999, Vol. 29, No. 10, pp. 1592–1603. DOI: 10.1139/x99-132
- Marschner H., *Mineral Nutrition of Higher Plants*, London: Academic Press, 2012, 651 p.
- Means J.E., MacMillan P.C., Cromack K., Biomass and nutrient content of Douglas-fir logs and other detrital pools in an old-growth forest, Oregon, USA, *Canadian Journal of Forest Research*, 1992, Vol. 22, pp. 1536–1546.
- Meerts P., Mineral nutrient concentrations in sapwood and heartwood: a literature review, *Annals of Forest Science*, 2002, Vol. 59, No. 7, pp. 713–722. DOI: 10.1051/forest:2002059
- 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. 142, pp. 287–300. DOI: 10.1007/s10021-020-00562-z
- Mukhortova L.V., Carbon and nutrient release during decomposition of coarse woody debris in forest ecosystems of Central Siberia, *Folia Forestalia Polonica*, 2012, Vol. 54, No. 2, pp. 71–83. DOI: 10.5281/zenodo.30777
- Müller J., Bütler R., A review of habitat thresholds for dead wood: A baseline for management recommendations in European forests, *European Journal of Forest Research*, 2010, Vol. 129, No. 6, pp. 981–992. DOI: 10.1007/s10342-010-0400-5
- Olson J.S., Energy Storage and the Balance of Producers and Decomposers in Ecological Systems, *Ecology*, 1963, Vol. 44, No. 2, pp. 322–331.
- Ostrofsky A., Jellison J., Smith K.T., Shortle W.C., Changes in cation concentrations in red spruce wood decayed by brown rot and white rot fungi, *Canadian Journal of Forest Research*, 1997, Vol. 27, No. 4, pp. 567–571. DOI: 10.1139/x96-188
- Palviainen M., Finér L., Decomposition and nutrient release from Norway spruce coarse roots and stumps – A 40-year chronosequence study, *Forest Ecology and Management*, 2015, Vol. 358, No. 1, pp. 1–11. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.08.036
- Palviainen M., Finér L., Laiho R., Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I., Phosphorus and base cation accumulation and release patterns in decomposing Scots pine, Norway spruce and silver birch stumps, *Forest Ecology and Management*, 2011, Vol. 260, pp. 1478–1489. DOI: 10.1016/j.foreco.2010.07.046
- Pastorelli R., De Meo I., Lagomarsino A., The necrobiome of deadwood: The life after death, *Ecologies*, 2023, Vol. 4, No. 1, pp. 20–38. DOI: 10.3390/ecologies4010003
- Piasczyk W., Błońska E., Lasota J., Soil biochemical properties and stabilization of soil organic matter in relation to deadwood of different species, *FEMS Microbiological Ecology*, 2019, Vol. 95, No. 3, fiz011. DOI: 10.1093/femsec/fiz011
- Poluboyarinov O.I., *Plotnost' drevesiny* (The density of wood), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1976, 159 p.
- Poluboyarinov O.I., Sorokin A.M., Fizicheskie svoystva osinovo kory i ee komponentov (Physical properties of aspen bark and its components), *Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal.*, 1992, No. 3, pp. 67–69.
- R Core Team, *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2024.

- Rodin L.E., Bazilevich N.I., *Dinamika organicheskogo veshchestva i biologicheskii krugovorot zol'nykh elementov i azota v osnovnykh tipakh rastitel'nosti zemnogo shara* (Organic matter dynamics and biogeochemical cycles of mineral constituents and nitrogen across the dominant vegetation types around the world), Moscow – Leningrad: Nauka, 1965, 253 p.
- Romashkin I., Shorohova E., Kapitsa E., Galibina N., Nikerova K., Carbon and nitrogen dynamics along the log bark decomposition continuum in a mesic old-growth boreal forest, *European Journal of Forest Research*, 2018, Vol. 137, No. 5, pp. 1–15. DOI: 10.1007/s10342-018-1131-2
- 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, Article 119143, pp. 1–10. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119143>
- Russell M.B., Fraver S., Aakala T., Gove J.H., Woodall C.W., D'Amato A.W., Ducey M.J., Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: a review, *Forest Ecology and Management*, 2015, Vol. 350, pp. 107–128. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.04.033
- Saarela K.-E., *Elemental analysis of wood materials by external millibeam thick target PIXE*, PhD thesis, Åbo, Finland: Åbo Akademi University, 2009, 64 p.
- Saunders M.R., Fraver S., Wagner R.G., Nutrient concentration of down woody debris in mixedwood forests in central Maine, USA, *Silva Fennica*, 2011, Vol. 45, No. 2, pp. 197–210. DOI: 10.14214/sf.112
- Schilling J.S., *Oxalate production and cation translocation during wood biodegradation by fungi*, PhD thesis, The University of Maine, 2006, 120 p.
- Schwarze F.W.M.R., Engels J., Mattheck C., *Fungal strategies of wood decay in trees*, Heidelberg: Springer Berlin, 2000, 185 p. DOI: 10.1007/978-3-642-57302-6
- Shorohova E., Kapitsa E., Influence of the substrate and ecosystem attributes on the decomposition rates of coarse woody debris in European boreal forests, *Forest Ecology and Management*, 2014, Vol. 315, pp. 173–184. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.12.025
- Shorohova E., Kapitsa E., Kazartsev I., Romashkin I., Polevoi A., Kushnevskaia H., Tree species traits are the predominant control on the decomposition rate of tree log bark in a mesic old-growth boreal forest, *Forest Ecology and Management*, 2016, Vol. 377, pp. 36–45. DOI: 10.1016/j.foreco.2016.06.036
- Shorohova E., Shorohov A., Coarse woody debris dynamics and stores in the boreal virgin spruce forest, *Ecological Bulletin*, 2001, Vol. 49, pp. 129–135. DOI: 10.2307/20113270
- Shortle W.C., Smith K.T., Jellison J., Schilling J.S., Potential of decaying wood to restore root-available base cations in depleted forest soils, *Canadian Journal of Forest Research*, 2012, Vol. 42, No. 6, pp. 1015–1024. DOI: doi.org/10.1139/X2012-056
- Skonieczna J., Małek S., Polowy K., Węgiel A., Element content of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands of different densities, *Drewno*, 2014, Vol. 57, No. 192, pp. 77–87. DOI: 10.12841/wood.1644-3985.S13.05
- Skorokhodova S.B., O klimate zapovednika "Kivach" (Climate of Kivach Nature Reserve), In: *Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Kivach"* (Proceedings of Kivach State Nature Reserve), Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2008, Vol. 4, pp. 3–34.
- Smith K.T., Shortle W.C., Jellison J., Connolly J., Schilling J., Concentrations of Ca and Mg in early stages of sapwood decay in red spruce, eastern hemlock, red maple, and paper birch, *Canadian Journal of Forest Research*, 2007, Vol. 37, No. 5, pp. 957–965. DOI: 10.1139/X06-264
- Sokolova V.E., Shorokhova E.V., Solov'ev V.A., Grin'kova E.Y., Alekseeva S.A., Dinamika mineral'nykh elementov pri ksilolize krupnykh drevesnykh ostatkov v el'nikakh kislichnykh yuzhnoi taigi (The dynamics of mineral nutrients in the course of xylosis of large wood debris in wood sorrel spruce forests of the Southern taiga), *Lesovedenie*, 2007, No. 5, pp. 32–38.
- Sollins P., Cline S.P., Verhoeven T., Sachs D., Spycher G., Patterns of log decay in old-growth Douglas-fir forests, *Canadian Journal of Forest Research*, 1987, Vol. 17, pp. 1585–1595. DOI: 10.1139/x87-243
- Storozhenko V.G., Bondartseva M.A., Solov'ev V.A., Krutov V.I., *Nauchnye osnovy ustoychivosti lesov k derevorazrushayushchim gribam* (The fundamentals of forest resilience to wood-destroying fungi), Moscow: Nauka, 1992, 122 p.
- Storozhenko V.G., Drevesnyi otpad v strukturakh lesnogo biogeotsenoza (Wood coarse debris in forest biogeocenosis structures), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2010, Vol. 27, No. 3–4, pp. 279–283.
- Stutz K., Kaiser K., Wambsganss J., Santos F., Berhe A.A., Lang F., Lignin from white-rotted European beech deadwood and soil functions, *Biogeochemistry*, 2019, Vol. 145, pp. 81–105. DOI: 10.1007/s10533-019-00593-2
- Stutz K.P., Lang F., Potentials and unknowns in managing coarse woody debris for soil functioning, *Forests*, 2017, Vol. 8, No. 2, Article 37. DOI: 10.3390/f8020037
- Ulyshen M.D., Wood decomposition as influenced by invertebrates, *Biological Reviews*, 2014, Vol. 91, No. 1, pp. 70–85.
- Wells J.M., Boddy L., Effect of temperature on wood decay and translocation of soil-derived phosphorus in mycelial cord systems, *New Phytology*, 1995, Vol. 129, pp. 289–297.
- Yatskov M., Harmon M.E., Krankina O.N., A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia, *Canadian Journal of Forest Research*, 2003, Vol. 33, No. 7, pp. 1211–1226.
- Zhou L., Dai L., Gu H., Zhong L., Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem, *Journal of Forestry Research*, 2007, Vol. 18, pp. 48–54.