

УДК 630*181.9

ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ ВАЛЕЖА РАЗЛИЧНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД И СТАДИЙ РАЗЛОЖЕНИЯ В ШИРОКОЛИСТВЕННОМ ЛЕСУ ЗАПОВЕДНИКА “КАЛУЖСКИЕ ЗАСЕКИ”¹

© 2023 г. Л. Г. Ханина^{а, *}, В. Э. Смирнов^{а, b}, М. В. Бобровский^с^аИнститут математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики им. М.В. Келдыша РАН, ул. Профессора Виткевича, д. 1, Пушино, 142290 Россия^бЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, ул. Профсоюзная, д. 84/32 стр. 14, Москва, 117485 Россия^сИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное подразделение ФИЦ ПНЦБИ РАН, ул. Институтская, д. 2, корп. 2, Пушино, 142290 Россия

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

Поступила в редакцию 10.10.2022 г.

После доработки 27.10.2022 г.

Принята к публикации 21.02.2023 г.

Анализировали содержание и массовую концентрацию восьми химических элементов Al, Ca, Cu, K, Mg, Mn, P и Zn в валежной древесине восьми видов деревьев на пяти стадиях разложения. Образцы древесины отбирали на участке массового ветровала 2006 г. в многовидовом широколиственном лесу в заповеднике “Калужские засеки”. Исследовали валеж семи видов лиственных деревьев: клена остролистного (*Acer platanoides*), березы повислой (*Betula pendula*), ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*), осины обыкновенной (*Populus tremula*), дуба черешчатого (*Quercus robur*), липы сердцевидной (*Tilia cordata*), вяза шершавого (*Ulmus glabra*) и одного хвойного вида дерева – ели европейской (*Picea abies*). Проводили серию однофакторных дисперсионных анализов для оценки влияния видовой принадлежности лежащих стволов и стадии разложения валежа (включая нулевую стадию для контрольных образцов) на плотность, содержание элементов и их массовую концентрацию. Виды деревьев наиболее ярко различались по содержанию и массовой концентрации Mn, Zn, Mg, Ca и K: R^2 изменялся от 50 до 23% для содержания и от 53 до 19% для массовой концентрации элементов указанного ряда. Лидерами по содержанию этих элементов были следующие виды: Mn – клен, береза, ель, липа; Zn – береза и осина; Mg – клен, вяз; Ca – вяз; K – липа, вяз. Стадии разложения древесины оказались значимым фактором вариации для содержания Mn, P, Cu, Zn и Ca: R^2 изменялся от 22 до 16%. В ходе деструкции древесины стволов происходило существенное увеличение содержания указанных элементов. Поддержание циклов биофильных элементов успешнее реализуется при наличии валежа разных видов на разных стадиях разложения.

Ключевые слова: крупные древесные остатки, стадии разложения, биофильные элементы, дисперсионный анализ, рингпорные виды, диффузнопорные виды, отдел Angiospermae, ель европейская, заповедник “Калужские засеки”.

DOI: 10.31857/S0024114823040034, EDN: XONOZA

Крупные древесные остатки (КДО) играют важную роль в круговороте питательных веществ в качестве временного запаса углерода, макро- и микроэлементов, которые становятся доступными для биоты в процессе деструкции валежа (Thom, Seidl, 2016; Harmon et al., 2020). Количественные оценки запасов биофильных элементов в КДО, их динамики в процессе разложения необходимы для моделирования, оценки и прогноза качества выполнения лесами своих экосистемных функций, прежде всего, регулирующей (регулиру-

вание климата, циклов элементов питания, почвенного плодородия) и поддерживающей (почвообразование, сохранение местообитаний организмов) (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Лукина, 2020). Особенности разложения КДО и динамика биофильных элементов в валежной древесине и других компонентах КДО в равнинных широколиственных лесах изучены крайне слабо, что отчасти является следствием относительной редкости этих лесов в настоящее время. Однако в условиях потепления климата площадь широколиственных лесов может заметно увеличиваться (Löf et al., 2012), что определяет особую важность и актуальность их изучения. Полевые

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ, проект 22-24-01063.

эксперименты по разложению валежа в умеренных лесах были заложены в 2010-х гг. в ряде стран Европы (Fischer et al., 2010; Cornelissen et al., 2012; Müller et al., 2020; и др.). Суть экспериментов заключается в том, что части срубленных стволов разных видов помещали на различающиеся лесные участки и на разных этапах разложения стволов анализировали характеристики валежа, почвы, сообщества деструкторов. Наше исследование, как и упомянутые эксперименты, также проводилось в зоне умеренных лесов, но в естественных условиях многовидового мезофитного широколиственного леса. Цель работы – проверка гипотезы о значимости влияния вида дерева, группы видов деревьев и стадии разложения валежа на элементный состав древесины.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Описание объекта исследования. Исследование проводили в государственном природном заповеднике “Калужские засеки”, который находится в восточноевропейском регионе зоны широколиственных лесов (Растительность ..., 1980), между $53^{\circ}30'–53^{\circ}50'$ с.ш. и $35^{\circ}35'–35^{\circ}55'$ в.д. Заповедник расположен в пределах Русской платформы, в северо-западной части Среднерусской возвышенности, на водоразделе рек Оки и Вытебети (приток р. Жиздры). Преобладающие высоты – 150–250 м н.у.м.; наивысшая точка – 275 м. Рельеф образован полого-холмистым покровом ледниковой морены, эрозионный, густо расчлененный овражно-балочной и речной сетью. На ближайшей метеорологической станции Сухиничи (расстояние от района исследования 65 км) среднегодовая температура с 1991 по 2020 год составила 5.9°C , а с 2006 по 2020 гг. – 6.3°C (Булыгина и др., 2022). Самая высокая среднемесячная температура наблюдалась в июле (18.8°C), самая низкая – в январе (-7.3°C). Продолжительность безморозного периода – около 140 дней, вегетационного периода (со среднесуточной температурой выше 5°C) – около 180 дней. Среднегодовое количество осадков с устранением систематических погрешностей осадкомерных приборов с 1991 по 2015 гг. составило 662 мм (Справочник ..., 1967; Ильин и др., 2022).

В июне 2006 г. на южном участке заповедника произошел массовый ветровал вследствие ураганного ветра, сопровождавшегося мощным грозовым ливнем, местами с градом. Ветровал идентифицирован под номером 246 в спутниковой базе данных по ветровальным событиям в лесах европейской части России (Shikhov et al., 2020). По данным космических снимков и наземного картирования было выявлено, что ветровалом поврежден 291 участок площадью от 0.04 до 51 га (Бобровский, Стаменов, 2020); общая площадь поврежденных лесов – 285 га. В наибольшей сте-

пени ветровалом были затронуты средневозрастные и приспевающие леса с доминированием осины и березы, в наименьшей степени – старовозрастные дубравы. Запас валежа (крупных древесных остатков диаметром от 5 см) в 2010 г. варьировал от 198 до $463 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ при среднем значении $344 \pm 47 \text{ м}^3 \text{ га}^{-1}$ (указано ст. откл. здесь и далее).

Полевые исследования проводили в 2020 г. на участке ветровала, расположенном недалеко от деревни Ягодное. До ветровала участок представлял собой осиново-широколиственный лес с участием дуба, клена, липы и ели. По данным лесоустройства 1999 г., исследованный участок ветровала пришелся на три выдела, формулы древостоя которых были 8Ос2Д, 3Д2Ос1Е1Кл1Лп и 4Ос3Д1Е1Кл1Лп; возраст деревьев первого яруса составлял от 50 до 95 лет (Бобровский, Стаменов, 2020). Почвы – дерново-подзолы на флювиогляциальных песках. По описанию Khanina et al. (2019), растительность на участке тяготеет к ассоциации *Quercus-Tilietum cordatae* Laivinsh 1986 ex Laivinsh in Solomesč et al. 1993.

Методы полевых исследований. С целью изучения влияния видовой принадлежности валежа и стадии его разложения на элементный состав отбирали образцы древесины из валежа 7 видов лиственных деревьев: клена остролистного, березы повислой, ясеня обыкновенного, осины обыкновенной, дуба черешчатого, липы сердцевидной и вяза шершавого, а также одного хвойного вида дерева – ели европейской. Образцы валежа были отнесены к одной из пяти стадий разложения по стандартной методике (Renvall, 1995; Shorohova, Shorohov, 2001) с небольшими изменениями для широколиственных видов (Khanina, Bobrovsky, 2021); древесина на первой стадии была наименее, а на пятой стадии – наиболее разложившейся. Образцы собраны без коры путем отпиливания диска от лежащего бревна, вырезания из него кубиков со стороной около 3 см и фиксации точного размера кубика штангенциркулем. Образцы на последней стадии разложения отбирали в цилиндрический бюкс (объем около 70 см^3) путем накрывания субстрата бюксом и последующего его смещения на твердую поверхность с помощью ножа. Контрольные образцы на нулевой стадии разложения были взяты с помощью торцевой фрезы из стоящих живых деревьев тех же видов. Диаметр на высоте груди (ДВН) измеряли для исследованных стоящих деревьев и на расстоянии 1.3 м от основания ствола для лежащих бревен, также измеряли диаметр ствола в месте взятия образца.

Лабораторный анализ. Все образцы древесины были высушены в сушильном шкафу при температуре 60°C в течение 96 ч. и взвешены. Объемная плотность была рассчитана путем деления сухой массы на свежий объем образца. После измельчения образцов проводили определение содержа-

Таблица 1. Характеристики исследованных деревьев восьми видов с числом образцов

Вид дерева	Лежащие стволы			Живые деревья	
	число стволов	средний dbh (ст.откл.)	число образцов	число деревьев (образцов)	средний dbh (ст.откл.)
Клен остролистный	4	22.3 (3.59)	10	2	29.8 (4.60)
Береза повислая	5	26.8 (5.54)	10	2	26.0 (4.24)
Ясень обыкновенный	5	23.3 (4.56)	11	2	17.3 (0.35)
Ель европейская	6	36.5 (3.62)	12	2	48.5 (6.36)
Осина обыкновенная	10	26.2 (4.24)	19	2	43.3 (10.96)
Дуб черешчатый	4	43.0 (12.41)	6	2	36.0 (11.31)
Липа сердцевидная	6	21.7 (2.73)	11	3	32.2 (13.53)
Вяз шершавый	1	28	7	2	35.3 (18.03)
Всего	41	28.1 (8.38)	86	17	33.4 (12.12)

ния (концентрации) Al, Ca, Cu, K, Mg, Mn, P и Zn (мг кг⁻¹ сухой массы) методом атомно-абсорбционной спектрометрии (Agilent Technologies 5110 ICP-OES). Массовую концентрацию (г м⁻³) рассчитывали путем умножения массовой доли на плотность образца.

Статистический анализ. Перед анализом все переменные были преобразованы в десятичные логарифмы для (1) уменьшения влияния выбросов в данных на результаты анализа; (2) приближения данных к нормальному распределению; (3) выполнения требования однородности дисперсий (ослабления связей между средними и дисперсиями) и (4) линеаризации связей в корреляционном анализе. Зависимости между содержаниями анализируемых элементов и измеренными диаметрами валежа оценивали с помощью коэффициента корреляции Пирсона. Влияние видовой принадлежности лежащих деревьев и стадии разложения валежа (включая нулевую стадию для контрольных образцов) на плотность, содержание элементов и их массовую концентрацию оценивали в серии однофакторных дисперсионных анализов (ANOVA). Дисперсионный анализ проводили как для видов, так и для групп видов, объединенных по специфике анатомического строения древесины. Аналогично многим авторам (Cornelissen et al., 2012; Yang et al., 2022) различали три группы древесных видов: (1) ель, у которой, как у всех видов отдела Gymnospermae, проводящие сосуды представлены узкими трахеями; (2) группу диффузнопорных видов: клен, березу, осину и липу, у которых сосуды достаточно однородны по диаметру и равномерно распределены в древесине, и (3) группу рингопорных видов: ясень, дуб и вяз, в древесине которых различаются более крупные сосуды, формирующиеся в начале вегетационного сезона и образующие выраженное кольцо на поперечном срезе, и более мелкие сосуды, формирующиеся летом и осенью (Бенькова, Швейнгрубер, 2004). Для стадий разложения в рамках ANOVA дополнительно оценивали полиномиальные тренды

первого–третьего порядков. С целью выявления переменных, в наибольшей степени характеризующих различия между видами, группами видов и стадиями разложения, рассчитывали v -критерий (Husson et al., 2017). Все расчеты были выполнены в среде статистического программирования R (R Core Team, 2022). В работе был принят 5%-ный уровень значимости.

В анализ было включено 86 образцов из 41 лежащего ствола и по одному образцу из 17 живых стволов восьми видов деревьев, всего 103 образца (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В целом состояние лежащих стволов и древесины спустя 14 лет после массового ветровала очень гетерогенно: на одном стволе и на одном спиле было отмечено до 4-х стадий разложения. На исследуемом участке ветровала практически для каждого вида была найдена древесина на всех стадиях разложения. Исключение составили ель, дуб и вяз: на стволах ели не было найдено древесины на 1-ой стадии (для изучения свойств валежа древесина 1-ой стадии была отобрана со ствола, находящегося рядом с ветровалом); для вяза на исследуемом участке не обнаружили древесины 5-ой стадии, но на участке был найден только 1 лежащий ствол вяза, на котором обнаружена древесина на первых четырех стадиях разложения, а для дуба все лежащие стволы, упавшие во время ветровала, находились на 1-ой или 2-ой стадиях разложения. Древесина дуба на 4-ой стадии разложения была отобрана с крупных скелетных ветвей лежащих стволов.

По размерным характеристикам исследованные стволы ели и дуба значимо превышали стволы всех остальных видов (табл. 1); DBH осины был значимо больше DBH ясеня и липы.

Средняя плотность древесины снизилась более чем в 10 раз от начальных значений у живых деревьев: с 482 ± 135.6 кг м⁻³ до 47 ± 14.5 кг м⁻³ на

Таблица 2. Характеристики образцов: вид, стадия разложения, плотность (кг м^{-3}) и содержание элементов (мг кг^{-1}): среднее значение (ср.) и стандартное отклонение (с.о.)

Виды	Ста- дии	Плотность		Al		Ca		K		Cu		Mg		Mn		P		Zn	
		ср.	с.о.	ср.	с.о.	ср.	с.о.	ср.	с.о.	ср.	с.о.	ср.	с.о.	ср.	с.о.	ср.	с.о.	ср.	с.о.
Клен	0	617.9	3.5	8.4	0.3	1035.5	202.9	804.5	71.4	2.7	1.6	97.0	19.9	37.3	12.3	84.2	2.5	6.8	2.7
	1	432.0	32.4	15.9	7.2	4056.0	1141.3	1083.0	1214.8	5.3	2.9	899.5	296.3	107.9	31.3	94.5	43.1	14.9	5.4
	2	251.5	44.5	32.8	4.6	9135.0	3570.9	975.5	961.0	3.2	0.7	1135.0	489.3	153.5	30.4	161.5	123.7	29.4	2.0
	3	128.6	4.4	20.9	10.1	4312.3	2186.8	2227.7	503.5	2.9	1.6	1137.3	1076.4	209.0	137.0	270.3	213.8	9.7	4.8
	4	76.8	3.9	25.3	8.9	5559.5	2027.3	1329.0	766.5	4.4	4.0	419.0	4.2	134.5	4.9	305.0	93.3	16.5	9.2
Береза	5	38.4	NA	89.0	NA	19375.0	NA	349.0	NA	6.7	NA	629.0	NA	1492.0	NA	345.0	NA	31.0	NA
	0	439.0	13.4	16.3	3.8	1133.0	742.5	728.0	227.7	3.3	0.4	153.5	50.2	65.1	19.7	139.2	80.3	16.3	3.9
	1	402.6	55.6	22.8	11.6	1649.5	419.3	1292.5	313.2	10.4	12.1	304.0	140.0	140.8	24.3	210.5	47.4	23.5	14.9
	2	269.8	19.7	25.5	4.9	3180.5	163.3	1758.5	150.6	2.4	0.1	440.5	14.8	148.4	82.6	152.5	98.3	42.2	25.2
	3	232.9	13.5	43.9	46.9	3518.0	913.6	1553.5	972.3	3.5	3.8	367.0	43.8	74.7	54.2	150.5	162.0	46.7	6.1
Ясень	4	100.7	12.0	109.1	76.2	11353.5	1207.0	635.0	123.0	6.6	1.1	1061.0	625.1	756.6	190.9	502.0	69.3	405.5	116.7
	5	65.3	3.0	106.2	80.7	8679.5	6227.5	1064.0	736.8	7.1	3.1	608.0	551.5	171.7	126.4	382.0	108.9	168.0	70.7
	1	349.6	29.9	23.4	11.4	2053.5	1023.2	1021.0	414.4	2.9	0.8	289.0	48.1	9.8	3.6	91.5	21.9	4.5	1.4
	2	228.7	14.4	18.6	3.5	2373.7	874.8	546.7	158.2	1.7	0.4	159.3	83.6	13.5	6.1	95.9	69.5	6.6	2.4
	3	167.3	10.1	46.5	10.7	1790.5	509.8	393.0	101.8	3.9	3.5	180.5	87.0	15.6	2.2	150.5	7.8	12.6	7.7
Ель	4	94.2	16.3	32.8	5.4	1949.5	43.1	304.0	188.1	2.5	0.8	139.0	89.1	18.8	15.1	88.0	76.4	6.0	2.0
	5	68.0	3.3	89.1	11.5	2302.0	292.7	364.0	205.1	2.6	0.1	136.8	85.1	18.2	1.1	124.3	95.8	9.0	0.8
	0	318.5	2.3	12.5	4.9	3945.5	4804.8	5179.5	4024.5	16.8	4.6	350.4	413.9	64.2	12.5	3354	4573	105	131
	1	359.5	2.8	24.3	1.9	857.5	16.3	330.0	29.7	1.4	0.3	79.0	18.5	73.8	8.8	68.6	31.7	13.2	4.0
	2	239.3	33.3	12.0	10.0	1134.0	278.6	118.5	67.2	1.4	0.1	89.0	17.0	214.9	21.4	26.5	25.6	10.9	3.9
	3	168.0	6.2	55.2	53.4	1201.0	651.9	246.3	133.5	1.2	0.3	102.3	24.1	121.3	14.8	80.5	55.7	11.6	2.5
	4	93.2	7.0	147.7	170.2	2376.5	37.5	761.0	84.9	4.1	2.3	261.5	0.7	366.0	233.3	243.5	145.0	24.2	6.8
	5	43.1	13.7	865.8	319.6	3320.8	469.4	379.7	46.6	4.4	2.3	448.8	104.5	482.6	28.0	258.4	30.0	40.1	2.5

Таблица 2. Окончание

Виды	Ста- дии	Плотность		Al		Ca		K		Cu		Mg		Mn		P		Zn	
		сп.	с.о.	сп.	с.о.	сп.	с.о.	сп.	с.о.	сп.	с.о.	сп.	с.о.	сп.	с.о.	сп.	с.о.	сп.	с.о.
Осина	0	363.3	120.5	53.2	63.4	4576.5	5883.8	1434.5	607.4	44.1	57.9	255.0	72.1	23.1	14.1	441.5	451.8	135.4	173.5
	1	399.9	37.1	13.9	0.2	2270.0	425.7	929.0	379.0	3.3	1.0	215.5	171.8	15.0	9.9	49.3	10.9	19.2	4.0
	2	247.7	6.4	28.7	3.5	5057.3	3707.3	2209.0	2654.1	3.2	0.3	703.0	429.4	49.4	13.8	271.0	303.0	57.9	61.0
	3	148.6	39.5	35.5	33.4	2643.3	1022.7	681.3	430.4	3.0	1.0	239.0	92.6	43.3	7.5	203.0	204.5	30.4	14.7
	4	78.1	13.2	109.9	69.9	6180.3	3296.6	2004.0	1741.2	5.2	3.5	592.5	329.7	93.5	63.9	481.3	257.1	57.8	23.9
Дуб	5	35.1	5.7	337.1	324.3	6779.7	1841.3	888.9	387.0	11.9	4.8	532.3	234.8	245.0	213.6	603.4	220.9	86.0	31.0
	0	513.0	54.8	10.4	0.5	687.5	433.5	888.5	437.7	3.3	2.4	68.8	18.7	26.7	16.1	144.6	106.6	4.0	3.1
	1	468.6	34.9	25.3	10.2	2678.0	2915.2	486.3	74.2	8.9	6.6	109.5	80.5	17.0	7.2	119.1	111.4	9.2	6.1
	2	273.3	NA	16.6	NA	980.0	NA	1034.0	NA	5.1	NA	76.3	NA	34.7	NA	49.5	NA	4.4	NA
	4	91.2	7.0	44.5	10.6	1127.5	197.3	1359.5	252.4	10.0	1.4	86.5	10.6	56.1	14.1	296.0	2.8	9.5	2.1
Липа	0	398.7	122.9	17.4	17.9	4578.3	6613.5	1257.0	638.4	3.9	4.4	278.0	281.5	78.3	60.4	168.0	80.6	14.4	16.1
	1	336.6	27.3	64.8	62.5	3138.5	1758.6	1199.0	165.5	4.6	4.6	191.5	14.8	58.4	14.7	118.0	15.6	17.2	15.3
	2	270.8	40.5	20.3	11.8	2389.0	264.5	2873.0	2250.0	1.7	0.0	345.0	272.9	67.1	4.7	805.0	909.3	11.5	4.2
	3	174.7	20.4	19.5	14.8	3244.0	1108.7	3527.5	676.7	2.9	1.4	431.0	227.7	280.7	91.5	221.5	140.7	4.9	1.2
	4	125.5	7.7	18.1	2.6	3481.5	3198.2	1526.5	932.7	1.5	0.4	327.0	65.1	118.5	14.8	99.5	14.8	4.1	0.1
Вяз	5	53.8	8.0	205.1	262.0	7002.8	3025.4	974.8	241.6	16.5	16.5	360.5	86.1	416.1	531.9	675.7	297.8	36.9	39.5
	0	562.0	18.4	10.6	0.6	4456.0	1476.4	1695.0	205.1	3.2	0.0	299.0	94.8	5.3	5.3	242.5	14.8	5.5	3.5
	1	389.3	5.5	36.2	12.5	6125.5	120.9	3823.0	1598.1	3.2	2.0	683.0	200.8	27.6	27.4	262.5	89.8	19.8	20.1
	2	283.3	NA	18.7	NA	5012.0	NA	972.0	NA	4.7	NA	762.0	NA	15.3	NA	258.0	NA	6.3	NA
	3	176.8	6.9	56.3	41.4	2591.0	53.7	988.5	87.0	1.8	0.0	169.5	0.7	14.5	2.1	126.0	28.3	5.1	0.5
4	139.4	2.5	111.1	100.5	6458.0	923.5	1096.5	140.7	5.6	0.7	625.0	125.9	78.7	69.8	452.5	82.7	9.6	3.0	

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

Таблица 3. Эффекты видовой принадлежности и стадии разложения валежа на элементный состав древесины в соответствии с результатами ANOVA

Пере- менная	Содержание элемента, мг кг ⁻¹						Массовая концентрация, г м ³				
	источник вариации	df*	SS [#]	MS ^{\$}	F- статистика	P- значение	df	SS	MS	F- статистика	P- значение
Al	Виды	7	2.599	0.371	1.520	0.170	7	1.108	0.158	1.200	0.311
	Остатки	95	23.197	0.244			95	12.531	0.132		
	Стадии	5	13.362	2.672	20.849	<0.001	5	1.131	0.226	1.755	0.129
	Тренд										
	линейный	1	11.395	11.395	88.893	<0.001	1	0.015	0.015	0.118	0.732
	квадр.	1	1.214	1.214	9.474	0.003	1	0.216	0.217	1.679	0.198
	кубич.	1	0.592	0.592	4.620	0.034	1	0.608	0.608	4.716	0.032
Ca	Остатки	97	12.434	0.128			97	12.508	0.129		
	Виды	7	3.355	0.479	4.005	<0.001	7	3.959	0.566	3.712	0.001
	Остатки	95	11.369	0.120			95	14.476	0.152		
	Стадии	5	2.331	0.466	3.649	0.005	5	4.790	0.958	6.811	<0.001
	Тренд										
	линейный	1	1.894	1.894	14.828	<0.001	1	4.505	4.505	32.03	<0.001
	квадр.	1	0.196	0.196	1.537	0.218	1	0.037	0.037	0.267	0.607
Cu	кубич.	1	0.092	0.092	0.723	0.397	1	0.099	0.099	0.702	0.404
	Остатки	97	12.392	0.128			97	13.644	0.141		
	Виды	7	1.766	0.252	2.027	0.059	7	2.650	0.379	2.072	0.054
	Остатки	95	11.825	0.125			95	17.360	0.183		
	Стадии	5	2.938	0.588	5.350	<0.001	5	9.542	1.908	17.681	<0.001
	Тренд										
	линейный	1	0.374	0.375	3.409	0.068	1	8.335	8.335	77.220	<0.001
K	квадр.	1	2.242	2.242	20.415	<0.001	1	0.741	0.741	6.862	0.010
	кубич.	1	0.088	0.088	0.805	0.372	1	0.095	0.095	0.877	0.352
	Остатки	97	10.653	0.110			97	10.470	0.108		
	Виды	7	3.292	0.470	4.095	<0.001	7	6.118	0.874	3.138	0.005
	Остатки	95	10.909	0.115			95	26.460	0.279		
	Стадии	5	0.905	0.181	1.321	0.262	5	18.581	3.716	25.752	<0.001
	Тренд										
Mg	линейный	1	0.544	0.544	3.972	0.049	1	17.950	17.950	124.39	<0.001
	квадр.	1	0.019	0.019	0.138	0.711	1	0.249	0.249	1.727	0.192
	кубич.	1	0.316	0.316	2.303	0.132	1	0.304	0.304	2.109	0.150
	Остатки	97	13.296	0.137			97	13.998	0.144		
	Виды	7	5.144	0.735	7.636	<0.001	7	5.230	0.747	4.651	<0.001
	Остатки	95	9.143	0.096			95	15.260	0.161		
	Стадии	5	1.242	0.248	1.847	0.111	5	6.745	1.349	9.520	<0.001
Mg	Тренд										
	линейный	1	1.078	1.079	8.020	0.006	1	6.054	6.054	42.72	<0.001
	квадр.	1	0.008	0.008	0.062	0.803	1	0.530	0.530	3.742	0.056
	кубич.	1	0.059	0.059	0.442	0.508	1	0.065	0.065	0.455	0.501
	Остатки	97	13.044	0.135			97	13.746	0.142		

Таблица 3. Окончание

Переменная	Содержание элемента, мг кг ⁻¹						Массовая концентрация, г м ³				
	источник вариации	df*	SS [#]	MS [§]	F-статистика	P-значение	df	SS	MS	F-статистика	P-значение
Mn	Виды	7	15.450	2.207	13.400	<0.001	7	13.310	1.902	15.39	<0.001
	Остатки	95	15.650	0.165			95	11.740	0.124		
	Стадии	5	6.787	1.357	5.417	<0.001	5	0.997	0.199	0.804	0.549
	Тренд										
	линейный	1	6.508	6.508	25.969	<0.001	1	0.899	0.899	3.623	0.060
	квадр.	1	0.170	0.170	0.676	0.413	1	0.051	0.051	0.204	0.652
	кубич.	1	0.001	0.001	0.004	0.947	1	0.002	0.002	0.008	0.931
Остатки	97	24.307	0.251			97	24.057	0.248			
P	Виды	7	1.887	0.270	1.516	0.171	7	2.330	0.333	1.752	0.106
	Остатки	95	16.890	0.178			95	18.050	0.190		
	Стадии	5	4.214	0.843	5.613	<0.001	5	6.194	1.239	8.472	<0.001
	Тренд										
	линейный	1	1.555	1.556	10.360	0.002	1	5.070	5.070	34.68	<0.001
	квадр.	1	2.286	2.286	15.226	<0.001	1	0.766	0.766	5.239	0.024
	кубич.	1	0.285	0.285	1.897	0.172	1	0.274	0.274	1.874	0.174
Остатки	97	14.564	0.150			97	14.184	0.146			
Zn	Виды	7	12.510	1.787	13.530	<0.001	7	7.831	1.119	6.896	<0.001
	Остатки	95	12.550	0.132			95	15.411	0.162		
	Стадии	5	4.254	0.851	3.966	0.003	5	3.611	0.722	3.569	0.005
	Тренд										
	линейный	1	2.922	2.922	13.619	<0.001	1	3.203	3.203	15.83	<0.001
	квадр.	1	1.034	1.034	4.819	0.031	1	0.144	0.144	0.714	0.400
	кубич.	1	0.156	0.156	0.727	0.396	1	0.164	0.164	0.811	0.370
Остатки	97	20.809	0.215			97	19.630	0.202			

Примечание. * – степени свободы, # – сумма квадратов, § – средний квадрат, квадр. – тренд квадратичный, кубич. – тренд кубический.

пятой стадии разложения (табл. 2). Начальная плотность сильно варьировала от минимальных значений (менее 300 кг м⁻³ у осины и липы) до более чем 700 кг м⁻³ у ясеня. Плотность на пятой стадии разложения для всех видов была менее 100 кг м⁻³. В совокупности для всех стадий разложения плотность древесины не различалась между видами деревьев ($p = 0.058$), но различалась между группами видов и была значимо выше у рингопорных, чем у диффузопорных видов. Стадии разложения объясняли 93% вариации плотности для всех видов, взятых вместе; плотность значимо уменьшалась (в основном линейно) с увеличением стадии разложения.

Виды деревьев наиболее ярко различались по содержанию и массовой концентрации Mn, Zn,

Mg, Ca и K (табл. 3, 4). Максимум содержания и массовой концентрации Mn наблюдался в среднем у ели, клена остролистного и березы; минимальные средние значения наблюдались у ясеня, вяза и дуба. У липы и осины только массовые концентрации Mn в среднем значимо отличались от общегруппового среднего (были больше и меньше соответственно). Средние значения Zn оказались максимальными у березы и осины, минимальными – у всех рингопорных видов, а также у липы. В целом видовая принадлежность объясняла 50 и 53% вариации показателей Mn (содержания и массовой концентрации соответственно) и 50 и 34% тех же показателей Zn. Средние значения содержания и массовой концентрации Mg были максимальными у клена остролистного, у вяза толь-

Таблица 4. Средние значения содержания (мг кг^{-1}) и массовой концентрации (г м^{-3}) элементов для валежа восьми анализируемых видов деревьев. Полуужирный шрифт – значимо максимальные, подчеркивание – значимо минимальные средние значения по ν -критерию

Виды деревьев	Элементы				
	Ca	K	Mg	Mn	Zn
	Содержание, мг кг^{-1}				
Клен	5990.3	1284.7	761.8	248.8	16.3
Береза	4919.0	1171.9	489.0	226.2	117.0
Ясень	3866.1	787.9	208.9	<u>18.9</u>	<u>8.8</u>
Ель	2156.6	1046.9	229.5	232.1	33.0
Осина	4992.2	1306.1	455.7	106.7	64.3
Дуб	<u>1580.5</u>	873.6	<u>89.4</u>	<u>31.4</u>	<u>7.4</u>
Липа	4232.1	1782.0	321.8	180.9	<u>16.4</u>
Вяз	4919.2	1797.6	479.4	<u>29.7</u>	<u>9.6</u>
	Массовая концентрация, г м^{-3}				
Клен	1044.9	292.3	163.6	31.2	3.6
Береза	757.5	301.1	91.2	38.4	15.1
Ясень	1765.8	339.2	71.1	<u>6.4</u>	<u>2.7</u>
Ель	<u>367.6</u>	<u>278.0</u>	<u>34.4</u>	27.9	6.9
Осина	622.3	222.0	63.4	<u>8.4</u>	9.0
Дуб	595.8	262.2	31.9	8.7	2.5
Липа	967.5	408.5	71.0	26.5	<u>3.4</u>
Вяз	1548.8	647.2	146.3	<u>6.5</u>	3.1

ко массовая концентрация была значимо больше общегруппового среднего, минимальные средние значения (для обоих показателей) наблюдались у ели и дуба. В целом 36 и 26% вариации содержания и массовой концентрации Mg соответственно объяснялись видовой принадлежностью валежа. Для Ca те же значения R^2 составили 23 и 21%; при этом по содержанию Ca ни один вид значимо не отличался в большую сторону от общегруппового среднего, а в меньшую отличались ель и дуб; по массовой концентрации значимо максимальное среднее значение было у вяза, а минимальное – у ели. Для K те же значения R^2 составляли 23 и 19%: максимальные средние значения обоих показателей были у вяза, а минимальные – у ели; помимо вяза, у липы среднее содержание K было гораздо выше общегруппового среднего значения.

Исследуемые нами группы видов также хорошо различались по содержанию и массовой концентрации тех же элементов, хотя значения R^2 были меньшими (от 6 до 43%). Содержание Mn, Zn у группы рингопорных видов оказалось значимо меньше, чем у группы диффузнопорных видов

и чем у ели. Содержание Mg было значимо больше у диффузнопорных, чем у всех остальных групп видов. Содержание K – значимо меньше у ели, чем у остальных групп, а Ca – значимо меньше у ели, чем у группы диффузнопорных видов. По массовой концентрации перечисленных элементов исследуемые группы видов также значимо различались, но существенно слабее.

Стадии разложения древесины оказались значимым фактором вариации для содержания Mn, P, Cu, Zn и Ca: R^2 изменялся в этом ряду от 22 до 16% (табл. 3). Отметим, что содержание Al настолько сильно варьировало в образцах, что логарифмирование значений (как и другие преобразования) не дало возможности рассматривать стадии разложения в качестве фактора изменения этой переменной в дисперсионном анализе. Содержание многих элементов (Ca, Cu, K, P) в образцах, взятых с живых деревьев, также сильно варьировало (рис. 1): максимальные значения более чем в 50 раз превышали минимальные, что было отмечено и в образцах одного вида, и для средних значений разных видов. Вместе с тем содержание Mn, P, Cu, Zn и Ca значимо увеличивалось на пятой стадии; тренд был преимущественно линейным, за исключением P и Cu, для которых квадратичный тренд являлся наиболее значимым (табл. 3). Массовая концентрация элементов ожидается уменьшалась по мере потери массы, с увеличением стадии разложения: тренд был значимым и линейным, и это наблюдалось для всех исследуемых элементов, кроме Mn, для которого тренд оказался незначимым. Для остальных перечисленных выше элементов стадия разложения определяла от 16 до 57% вариации их массовой концентрации.

Для исследуемых образцов древесины наблюдались довольно высокие корреляции содержания элементов между собой (рис. 2). Практически все корреляции были положительные, за исключением K с Mn и Al. Наиболее высокая корреляция наблюдалась между Ca и Mg ($r = 0.77$). Значения $0.5 < r < 0.6$ были для пар Al – Zn, Ca – P, Ca – Zn, K – P, Cu – Zn, Mg – P, Mg – Zn, Mn – Zn и P – Zn. Диаметры ствола на расстоянии 1.3 от корневой шейки и в месте взятия образца древесины не коррелировали с содержанием и массовой концентрацией исследуемых элементов, за исключением Ca и Mg, с которыми наблюдалась значимая, но слабая отрицательная корреляция ($r = -0.33$; $p \leq 0.001$ и $r = -0.26$; $p \leq 0.05$ соответственно).

Содержание всех элементов, анализируемых в настоящей работе, сильно варьировало: коэффициенты вариации нетрансформированных значений по всем видам и по всем стадиям разложения находились в диапазоне от 86% у K до 213% у Al. Высокая вариация содержания элементов на уровне отдельных деревьев известна по литерату-

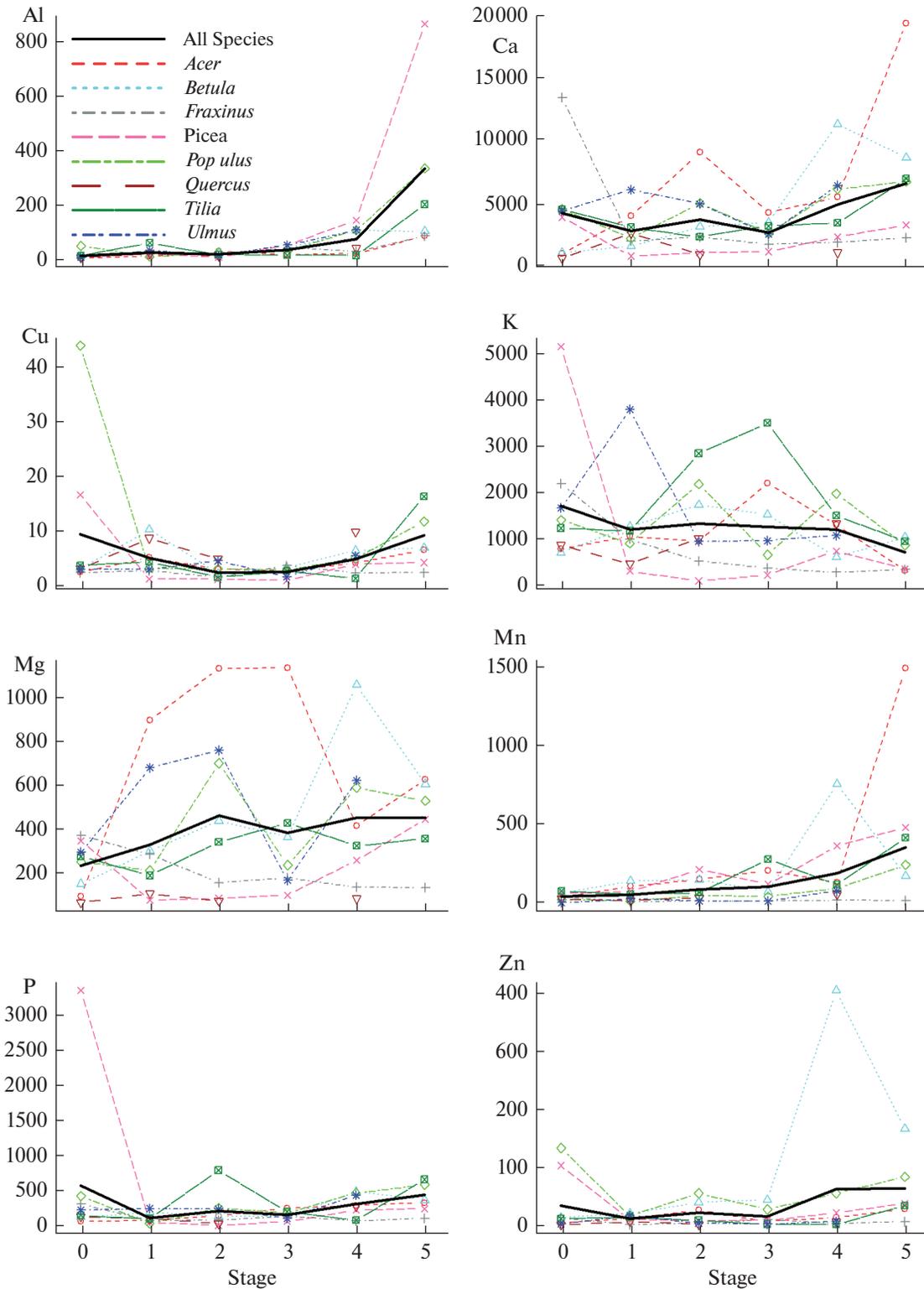


Рис. 1. Тренды концентраций исследуемых химических элементов (мг кг⁻¹) по стадиям разложения валежа для восьми видов деревьев. Полу жирная линия — среднее значение для всех видов.

ре (Rothpfeffer, Karlton, 2007). Несмотря на высокую вариацию и небольшой размер выборок, нами были получены достаточно четкие результаты. Были выявлены (1) увеличение содержания прак-

тически всех анализируемых элементов в ходе разложения и (2) различия в содержании и массовой концентрации элементов у разных видов и групп видов деревьев.

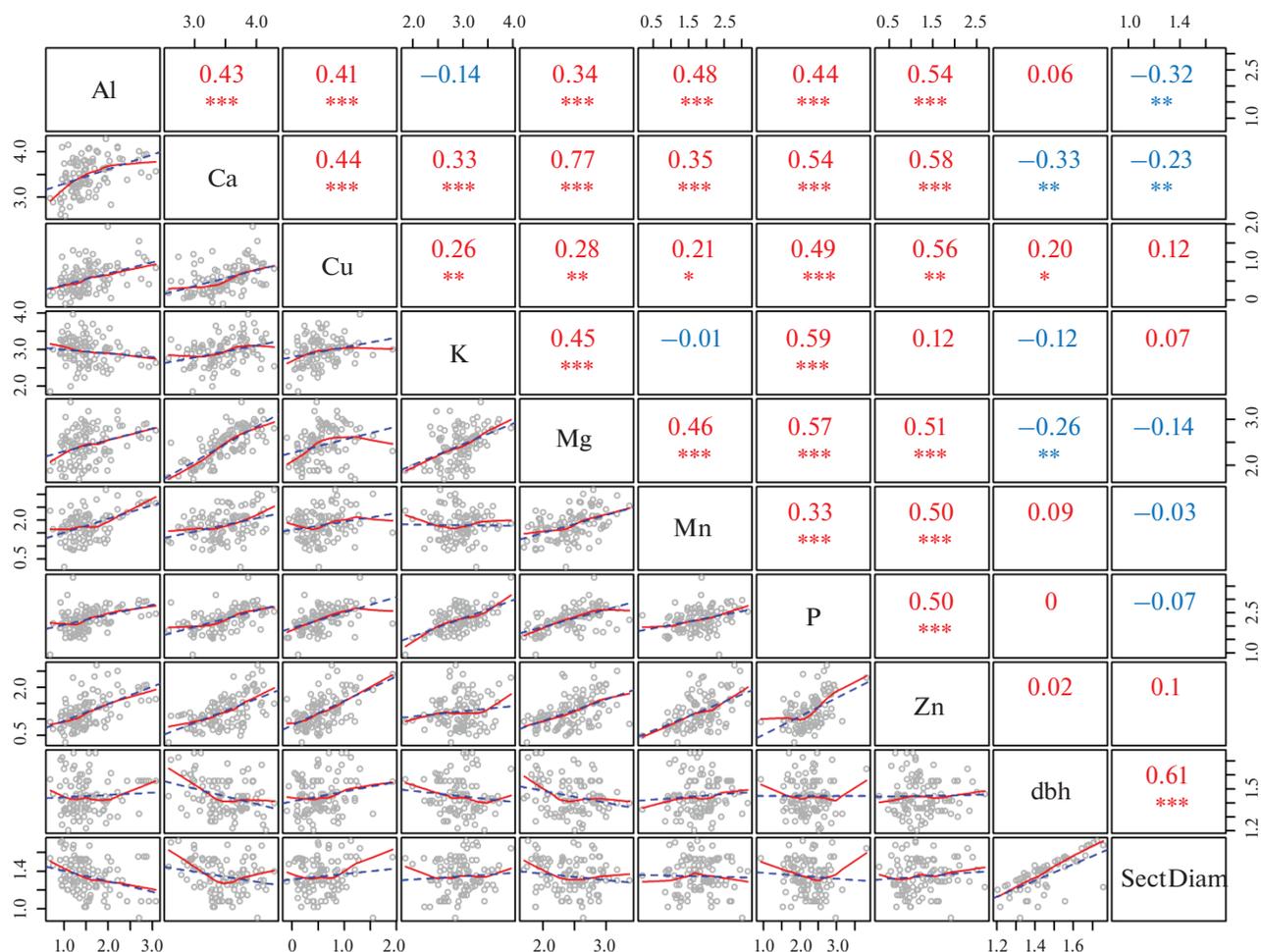


Рис. 2. Корреляции между логарифмами содержания химических элементов в валеже восьми видов деревьев. dbh, SectDiam – диаметры ствола на расстоянии 1.3 от корневой шейки и в месте взятия образца древесины. Символы *, ** и *** обозначают уровень значимости $p \leq 0.05$, 0.01 и 0.001, соответственно.

Отметим, что мы получили довольно низкие значения плотности ели и березы для живых здоровых деревьев: в нашем исследовании средние плотности были 318.5 и 439 кг м^{-3} соответственно, против, например, 395 и 481 кг м^{-3} начальной плотности (Shorohova, Kapitsa, 2014) или 358 и 474 кг м^{-3} первого класса разложения (Yatskov et al., 2003), полученных для тех же видов в бореальных лесах России. Вероятно, это связано с высокими скоростями роста этих типичных бореальных видов в условиях мезофитного широколиственного леса и, возможно, особенно в последние годы. Образцы, взятые коронкой с внешней части стволов, содержали древесину, сформированную в последние годы, для которых были отмечены более высокие значения среднегодовых температур.

Содержание исследованных элементов существенно увеличивалось на последних стадиях разложения. Это было характерно для Mn, P, Cu, Zn и Ca и нетипично для Mg и K, увеличение содержания которых наблюдалось для отдельных видов

на первой, второй и третьей стадиях разложения при падении на четвертой и пятой стадиях (наиболее ярко для K) (рис. 1). Динамика элементов при разложении древесного субстрата в целом совпала с результатами, представленными в работах других авторов. Так, отмечалось возрастание N и P, начиная с 3-ей стадии разложения, в образцах ели, отобранных в горах Швейцарии (Bütler et al., 2007); увеличение содержания N, P и Ca при отсутствии четкой динамики для K и Mg в пнях березы и ели, оставленных после рубок в Южной Финляндии (Palviainen et al., 2010); увеличение содержания N, P, Ca, Mg при уменьшении содержания K в горных дубово-сосновых лесах умеренно-субтропической зоны в Китае (Yuan et al., 2017); возрастание N, P и Ca при постоянном содержании Mg и уменьшении K в валеже в широколиственных лесах в Северной Америке (Gorgolewski et al., 2020). Увеличение содержания более широкого набора элементов – N, Ca, Mn, Cu при уменьшении K и Mg наблюдалось также при раз-

ложении опада в еловых лесах на северном пределе их распространения (Lukina et al., 2017); увеличение содержания N, P, S, Ca, Mn, Mg при постоянном уровне K в древесине ели – в лесах Германии (Herrmann, Bauhus, 2018), увеличение содержания N, P, S, Ca, Mg, Mn, Al и Fe (Dhiedt et al., 2019), а также Zn и Cu (Arnstadt et al., 2016) – в буковых и смешанных лесах Европы. Таким образом, содержание всех исследуемых элементов, кроме K и Mg, в перечисленных работах увеличивалось, хотя другие результаты тоже встречались в литературе (Krankina et al., 1999). Содержание углерода либо слегка возрастало, либо оставалось неизменным. Массовая концентрация элементов в древесине в некоторых работах не уменьшалась; это наблюдалось в случаях, когда потери плотности были невелики. Arnstadt et al. (2016) отмечают, что для Ca, Mg, Fe, Al и Cu концентрации элементов, умноженные на объемную плотность, увеличиваются до момента потери 40–50% плотности, а потом уменьшаются. Аналогичные значения мы наблюдали на наших данных.

Причины увеличения содержания многих элементов в ходе разложения зачастую связывают с потерями массы вследствие микробного дыхания и выноса органического вещества (Krankina et al., 1999; Holub et al., 2001). Однако многочисленные данные свидетельствуют, что только калий, как самый подвижный элемент, уменьшается из-за вымывания (Krankina et al., 1999; Kuehne et al., 2008), содержание остальных элементов либо не меняется (чаще всего это C), либо в процентном отношении увеличивается. Возможно, увеличение содержания многих элементов связано с деятельностью деструкторов – в первую очередь бактерий и грибов. Показано, что валеж заселяется азотфиксирующими бактериями, которые способствуют увеличению содержания азота и повышению активности грибов-ксилобионтов (Tláškal et al., 2021). Также на поздних стадиях разложения грибы, обитающие в почве, начинают колонизировать мягкую разлагающуюся древесину, и на ней появляются микоризные грибы (Lindahl, Tunlid, 2015), которые вносят свой дополнительный вклад в элементный состав древесного субстрата.

Достаточно много исследований в последние годы посвящено содержанию Mn в валеже. Известна высокая роль, которую играет в разложении лигнина марганец пероксидаза (MnP) – фермент, вырабатываемый многими базидомицетами, относящимися к группе белой гнили (Hofrichter, 2002). Аккумуляция больших концентраций Mn в темных пятнах разлагающейся древесины, связанной с базидомицетами, была также показана Blanchette (1984). Min et al. (2022) установили, что MnP участвует не только в разложении лигнина, но и целлюлозы, оказывая синергетический эффект на ее разложение вместе с целлюлазой. При этом обогащение разнообразного древесного субстра-

та марганцем существенно увеличивает скорость разложения лигнина за счет возрастания активности MnP (Sun et al., 2021). Вероятно, грибы потребляют Mn из почвы, увеличивают содержание этого элемента в мицелии и, соответственно, в валеже. Возможно, аналогичные процессы и циклы реализуются и с другими элементами, содержание которых увеличивается на поздних стадиях разложения. Содержание Mn в нашем исследовании изменялось от 1.5 до 1492 мг кг⁻¹ (у живого вяза и клена на пятой стадии разложения соответственно), и в целом содержание Mn было настолько велико, что его массовая концентрация, единственного среди анализируемых элементов, значимо не уменьшалась в ходе разложения. При этом выявлено высокое разнообразие грибного населения на изучаемом участке ветровала: по плодовым телам было выявлено 100 видов базидомицетов, 72 из них относились к грибам белой гнили (Ханина и др., 2022). Вероятно, высокое содержание Mn в валеже на поздних стадиях разложения в основном связано с высоким обилием грибов белой гнили на исследуемом участке.

Наши результаты сравнительного анализа содержания и массовой концентрации 8 элементов у 8 видов деревьев в естественных условиях массового ветровала в целом совпали с результатами полевых экспериментов последних лет (Kahl et al., 2017; Purahong et al., 2018b; Yang et al., 2022). В нашем исследовании практически каждый анализируемый вид дерева характеризовался своим “максимальным” по концентрации элементом, и для всех анализируемых элементов были выявлены свои “аккумуляторные” виды деревьев (табл. 4): Ca – вяз; K – липа, вяз; Mg – клен, вяз; Mn – клен, береза, ель, липа; Zn – береза и осина. Для ясеня и дуба не было выявлено элемента, содержание или массовая концентрация которого была бы максимальной. Однако именно эти виды (вместе с вязом) обычно обладают наименьшей скоростью разложения и тем самым в наибольшей степени способствуют запасанию углерода в лесных экосистемах с КДО. Интересно, что вяз, по нашим наблюдениям, при небольшой скорости разложения также являлся лидером по запасам кальция, калия и магния. В целом рингопорные виды в наименьшей степени аккумулировали исследуемые элементы в отличие от диффузнопорных видов отдела Angiospermae.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши результаты изучения валежа восьми видов деревьев показали, что в ходе деструкции древесины стволов происходит существенное увеличение содержания Mn, P, Cu, Zn и Ca. Значимые отличия по содержанию и массовой концентрации между валежной древесиной разных видов выявлены для Mn, Zn, Mg, Ca и K. Лидерами по

содержанию этих элементов были следующие виды: Mn – клен, береза, ель, липа; Zn – береза и осина; Mg – клен, вяз; Ca – вяз; K – липа, вяз.

Наше исследование подтвердило, что крупные древесные остатки являются принципиально важным компонентом лесных экосистем. Поддержание циклов биофильных элементов успешнее реализуется при наличии валежа разных видов на разных стадиях разложения, что дополняет выводы, полученные при проведении полевых экспериментов о важности разнообразия древесных субстратов в зоне умеренных лесов для поддержания биологического разнообразия деструкторов древесины (Purahong et al., 2018a; Rieker et al., 2022). Описанные нами особенности элементного состава и его динамики в валеже разных видов деревьев можно использовать для оценок круговорота и прогноза изменений концентраций элементов в лесных экосистемах.

Авторы благодарят администрацию заповедника “Калужские засеки” за помощь в организации полевых исследований, а также Ивана Владимировича Жмайлова, ведущего специалиста ФБУ “Российский музей леса”, за активное участие в отборе и подготовке образцов и помощь в выполнении полевых работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бенькова В.Е., Швейнгрубер Ф.Х. Анатомия древесины растений России. Берн: Хаупт, 2004. 465 с.
- Бобровский М.В., Стаменов М.Н. Катастрофический ветровал 2006 года на территории заповедника “Калужские засеки” // Лесоведение. 2020. № 6. С. 523–536.
- Бульгина О.Н., Разуваев В.Н., Трофименко Л.Т., Швец Н.В. Описание массива данных среднемесячной температуры воздуха на станциях России. Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014621485. URL: <http://meteo.ru/data/156-temperature#описание-массива-данных> (дата обращения 29.09.2022).
- Ильин Б.М., Бульгина О.Н., Богданова Э.Г., Веселов В.М., Гаврилова С.Ю. Описание массива месячных сумм осадков, с устранением систематических погрешностей осадкомерных приборов. URL: <http://meteo.ru/data/506-mesyachnye-summy-osadkov-s-ustraneniem-sistematiceskikh-pogreshnostej-osadkomernykh-priborov> (дата обращения 25.10.2022).
- Лукина Н.В. Глобальные вызовы и лесные экосистемы // Вестник РАН. 2020. Т. 90. №. 6. С. 528–532.
- Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 431 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 8. Часть IV. Влажность воздуха, атмосферные осадки и снежный покров. Л.: Гидрометеоздат, 1967.
- Ханина Л.Г., Волобуев С.В., Смирнов В.Э., Тутукина М.Н., Шелякин П.В., Бобровский М.В. Разнообразие сообществ грибов и бактерий и динамика физико-химических свойств древесины широколиственных видов деревьев и ели европейской в ходе деструкции после массового ветровала // Доклады Международной конференции “Математическая биология и биоинформатика”. Т. 9. Пушино: ИМПБ РАН, 2022. Статья № е. <https://doi.org/10.17537/icmbb22.48>
- Arnstadt T., Hoppe B., Kahl T., Kellner H., Krüger D., Bauhus J., Hofrichter M. Dynamics of fungal community composition, decomposition and resulting deadwood properties in logs of *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris* // Forest Ecology and Management. 2016. V. 382. P. 129–142.
- Blanchette R.A. Manganese accumulation in wood decayed by white rot fungi // Phytopathology. 1984. V. 74. P. 725–730.
- Bütler R., Patty L., Le Bayon R.-C., Guenat C., Schlaepfer R. Log decay of *Picea abies* in the Swiss Jura Mountains of central Europe // Forest Ecology and Management. 2007. V. 242. № 2–3. P. 791–799.
- Cornelissen J.H.C., Sass-Klaassen U., Poorter L., van Geffen K., van Logtestijn R.S.P., van Hal J. et al. Controls on coarse wood decay in temperate tree species: birth of the LOGLIFE experiment // Ambio. 2012. V. 41. P. 231–245.
- 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) // Forest Ecology and Management. 2019. V. 445. P. 70–81.
- Fischer M., Bossdorf O., Gockel S., Hansel F., Hemp A., Hensenmoller D., Korte G., Nieschulze J., Pfeiffer S., Prati D., Renner S., Schoning I., Schumacher U., Wells K., Buscot F., Kalko E.K.V., Linsenmair K.E., Schulze E.D., Weisser W.W. Implementing large-scale and long-term functional biodiversity research: the Biodiversity Exploratories // Basic Appl. Ecol. 2010. V. 11. P. 473–485.
- Gorgolewski A., Rudz P., Jones T., Basiliko N., Caspersen J. Assessing coarse woody debris nutrient dynamics in managed northern hardwood forests using a matrix transition model // Ecosystems. 2020. V. 23. P. 541–554.
- Harmon M.E., Fasth B.G., Yatskov M., Kastendick D., Rock J., Woodall C.W. Release of coarse woody detritus-related carbon: A synthesis across forest biomes // Carbon Balance Management. 2020. V. 15. P. 1–21.
- Herrmann S., Bauhus J. Nutrient retention and release in coarse woody debris of three important central European tree species and the use of NIRS to determine deadwood chemical properties // Forest Ecosystems. 2018. V. 5. № 1. 22 p. <https://doi.org/10.1186/s40663-018-0140-4>
- Hofrichter M. Review: lignin conversion by manganese peroxidase (MnP) // Enzyme and Microbial Technology. 2002. V. 30. P. 454–466.
- Holub S.M., Spears J.D., Lajtha K. A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris // Canadian Journal of Forest Research. 2001. V. 31. № 11. P. 1894–1902.
- Husson F., Le S., Pages J. Exploratory Multivariate Analysis by Example Using R. London: Chapman & Hall/CRC Press, 2017. 248 p.
- Kahl T., Arnstadt T., Baber K., Bässler C., Bauhus J., Borken W. et al. Wood decay rates of 13 temperate tree species in rela-

- tion to wood properties, enzyme activities and organismic diversities // *Forest Ecology and Management*. 2017. V. 391. P. 86–95.
- Khanina L.G., Bobrovsky M.V.* Value of large *Quercus robur* fallen logs in enhancing the species diversity of vascular plants in an old-growth mesic broad-leaved forest in the Central Russian Upland // *Forest Ecology and Management*. 2021. V. 491. Article No. 119172.
- 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 // *Russian J. Ecosystem Ecology*. 2019. V. 4. № 3. 1. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2019-3-1>
- 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 J. Forest Research*. 1999. V. 29. P. 20–32.
- Kuehne C., Donath C., Müller-Using S.I., Bartsch N.* Nutrient fluxes via leaching from coarse woody debris in a *Fagus sylvatica* forest in the Solling Mountains, Germany // *Canadian J. Forest Research*. 2008. V. 38. P. 2405–2413.
- Lindahl B.D., Tunlid A.* Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs // *New Phytol.* 2015. V. 205. № 4. P. 1443–1447.
- 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. World Forests*. 2012. V. 16. P. 373–391.
- Lukina N.V., Orlova M.A., Steinnes E., Artemkina N.A., Gorbacheva T.T., Smirnov V.E., Belova E.A.* Mass-loss rates from decomposition of plant residues in spruce forests near the northern tree line subject to strong air pollution // *Environmental Science and Pollution Research*. 2017. <https://doi.org/10.1007/s11356-017-9348-z>
- Millennium Ecosystem Assessment.* Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Washington, DC: Island Press, 2005.
- Min K., Kim Y.H., Kim J., Kim Y., Gong G., Um Y.* Effect of manganese peroxidase on the decomposition of cellulosic components: Direct cellulolytic activity and synergistic effect with cellulase // *Bioresource Technology*. 2022. V. 343. P. 126138.
- Müller J., Ulyshen M., Seibold S., Cadotte M., Chao A., Bässler C. et al.* Primary determinants of communities in deadwood vary among taxa but are regionally consistent // *Oikos*. 2020. V. 129. P. 1579–1588.
- Palviainen M., Finer L., Laiho R., Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I.* Carbon and nitrogen release from decomposing Scots pine, Norway spruce and silver birch stumps // *Forest Ecology and Management*. 2010. V. 259. № 3. P. 390–398.
- Purahong W., Wubet T., Krüger D., Buscot F.* Molecular evidence strongly supports deadwood-inhabiting fungi exhibiting unexpected tree species preferences in temperate forests // *The ISME J.* 2018a. V. 12. № 1. P. 289–295.
- Purahong W., Wubet T., Lentendu G., Hoppe B., Jariyavidyanont K., Arnstadt T., Baber K. et al.* Determinants of deadwood-inhabiting fungal communities in temperate forests: molecular evidence from a large scale deadwood decomposition experiment // *Frontiers in Microbiology*. 2018b. V. 9. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02120>
- R Core Team.* R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2022. URL: <http://www.R-project.org/> (accessed 29.09.2022)
- Renvall P.* Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland // *Karstenia*. 1995. V. 35. № 1. P. 1–51.
- Rieker D., Krah F.-S., Gossner M.M., Uhl B., Ambarli D., Baber K., Buscot F., Hofrichter M., Hoppe B., Kahl T., Kellner H., Moll J., Purahong W., Seibold S., Weisser W.W., Bässler C.* Disentangling the importance of space and host tree for the beta-diversity of beetles, fungi, and bacteria: Lessons from a large dead-wood experiment // *Biological Conservation*. 2022. P. 109521. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2022.109521>
- Rothpfeffer C., Karlton E.* Inorganic elements in tree compartments of *Picea abies*—Concentrations versus stem diameter in wood and bark and concentrations in needles and branches // *Biomass and Bioenergy*. 2007. V. 31. № 10. P. 717–725.
- 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 System Science Data*. 2020. V. 12. P. 3489–3513.
- Shorohova E., Kapitsa E.* Mineralization and fragmentation rates of bark attached to logs in a northern boreal forest // *Forest Ecology and Management*. 2014. V. 315. № 1. P. 185–190.
- Shorohova E.V., Shorohov A.A.* Coarse woody debris dynamics and stores in a boreal virgin spruce forest // *Ecol. Bull.* 2001. V. 49. P. 129–135.
- Sun T., Yu C., Berg B., Wei Z., Wang L., Liu X., Feng C., Wu Z., Bai W., Zhang L.* Empirical evidence that manganese enrichment accelerates decomposition // *Applied Soil Ecology*. V. 168. 2021. P. 104148. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2021.104148>
- Thom D., Seidl R.* Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests // *Biol. Rev.* 2016. V. 91. № 3. P. 760–781.
- Tláškal V., Brabcová V., Větrovský T., Jomura M., López-Mondéjar R., Monteiro L.M.O., Saraiva J.P., Human Z.R., Cajthaml T., da Rocha U.N., Baldrian P.* Complementary roles of wood-Inhabiting fungi and bacteria facilitate deadwood decomposition // *mSystems*. 2021. V. 6. № 1. e01078–20.
- Yang S., Sterck F.J., Sass-Klaassen U., Cornelissen J.H.C., van Logtestijn R.S.P., Hefting M., Goudzwaard L., Zuo J., Poorter L.* Stem trait spectra underpin multiple functions of temperate tree species // *Frontiers in Plant Science*. 2022. V. 13. 769551. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.769551>
- 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.
- 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. e0175203. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175203>

Dead Wood Elements Composition in Different Tree Species and Stages of Decay in the Broad-Leaved Forests of the Kaluzhskie Zaseki Reserve

L. G. Khanina^{1, *}, V. E. Smirnov^{1, 2}, and M. V. Bobrovskiy³

¹*Institute of Mathematical Problems of Biology of RAS, branch of the Keldysh Institute of Applied Mathematics of RAS, Professora Vitkevicha st., 1, Pushchino, 142290 Russia*

²*Center for Forest Ecology and Productivity of the RAS, Profsoyuznaya st., 84/32 bldg. 14, Moscow, 117997 Russia*

³*Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Pushchino Scientific Center for Biological Research of the Russian Academy of Sciences, Institutskaya st., 2, Pushchino, Moscow Oblast, 142290 Russia*

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

The content and mass concentration of eight chemical elements Al, Ca, Cu, K, Mg, Mn, P, and Zn were analysed in dead wood of eight tree species at five stages of decomposition. Wood samples were taken at the site of the mass windfall of 2006 in a multispecies broadleaved forest in the Kaluzhskie Zaseki nature reserve. Deadwood of seven deciduous trees species was studied: maple (*Acer platanoides*), birch (*Betula pendula*), common ash (*Fraxinus excelsior*), common aspen (*Populus tremula*), English oak (*Quercus robur*), linden (*Tilia cordata*), rough elm (*Ulmus glabra*), as well as one coniferous tree species – Norway spruce (*Picea abies*). A series of one-way analyses of variance was carried out to assess the influence of the species and the stage of deadwood decomposition (including the zero stage for control samples) on the density, content of elements and their mass concentration. Tree species most clearly differed in the content and mass concentration of Mn, Zn, Mg, Ca, and K: R^2 varied from 50 to 23% for the content and from 53 to 19% for the mass concentration of elements of the indicated series. The leaders in the content of these elements were the following species: Mn – maple, birch, spruce, linden; Zn – birch and aspen; Mg – maple, elm; Ca – elm; K – linden, elm. The stages of wood decomposition turned out to be a significant factor of variation for the content of Mn, P, Cu, Zn and Ca: R^2 varied from 22 to 16%. During the destruction of wood trunks, a significant increase in the content of these elements occurred. Maintenance of cycles of biophilic elements is more successfully implemented in the presence of deadwood of different species at different stages of decomposition.

Keywords: coarse woody debris, decomposition stages, biophilic elements, ANOVA, ring-porous species, diffuse-porous species, Angiosperms, Norway spruce

Acknowledgements: The work has been carried out with the financial support from the RSF, project № 22-24-01063.

REFERENCES

- Arnstadt T., Hoppe B., Kahl T., Kellner H., Krüger D., Bauhus J., Hofrichter M., Dynamics of fungal community composition, decomposition and resulting deadwood properties in logs of *Fagus sylvatica*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*, *Forest Ecology and Management*, 2016, Vol. 382, pp. 129–142.
- Ben'kova V.E., Shveingruber F.K., *Anatomiya drevesiny rastenii Rossii* (Anatomy of woods of Russia), Bern: Khaupt, 2004, 465 p.
- Blanchette R.A., Manganese accumulation in wood decayed by white rot fungi, *Phytopathology*, 1984, Vol. 74, pp. 725–730.
- Bobrovskii M.V., Khanina L.G., Zapovednik “Kaluzhskie zaseki” (Nature reserve “Kaluzhskie zaseki”), In: *Otsenka i sokhranenie bioraznoobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh Evropeiskoi Rossii* (Evaluation and conservation of biodiversity of the forest cover in nature reserves of European part of Russia), Moscow: Nauchnyi mir, 2000, pp. 104–124.
- Bobrovskii M.V., Stamenov M.N., Vliyanie katastroficheskogo vetrovala 2006 goda na strukturu i sostav lesnoi rastitel'nosti zapovednika “Kaluzhskie zaseki” (An impact of the year 2006 catastrophic windfall on structure and composition of forest vegetation in “Kaluzhskiy Zaseki” Natural Reserve), *Lesovedenie*, 2020, No. 6, pp. 523–536.
- Bulygina O.N., Razuvaev V.N., Trofimenko L.T., Shvets N.V., *Opisanie massiva dannykh srednemesyachnoi temperatury vozdukh na stantsiyakh Rossii. Svidetel'stvo o gosudarstvennoi registratsii bazy dannykh № 2014621485* (Description of the data array of average monthly air temperature at stations in Russia. Certificate of state registration of the database), available at: <http://meteo.ru/data/156-temperature#opisanie-massiva-dannykh> (September 29, 2022).
- Bütler R., Patty L., Le Bayon R.-C., Guenat C., Schlaepfer R., Log decay of *Picea abies* in the Swiss Jura Mountains of central Europe, *Forest Ecology and Management*, 2007, Vol. 242, No. 2–3, pp. 791–799.
- Cornelissen J.H.C., Sass-Klaassen U., Poorter L., van Gelfen K., van Logtestijn R.S.P., van Hal J. et al., Controls on coarse wood decay in temperate tree species: birth of the LOGLIFE experiment, *Ambio*, 2012, Vol. 41, pp. 231–245.
- 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), *Forest Ecology and Management*, 2019, Vol. 445, pp. 70–81.
- Fischer M., Bossdorf O., Gockel S., Hansel F., Hemp A., Hessenmoller D., Korte G., Nieschulze J., Pfeiffer S., Prati D., Renner S., Schoning I., Schumacher U., Wells K., Buscot F., Kalko E.K.V., Linsenmair K.E., Schulze E.D., Weisser W.W., Implementing large-scale and long-term functional biodiver-

- sity research: the Biodiversity Exploratories, *Basic Appl. Ecol.*, 2010, Vol. 11, pp. 473–485.
- Gorgolewski A., Rudz P., Jones T., Basiliko N., Caspersen J., Assessing coarse woody debris nutrient dynamics in managed northern hardwood forests using a matrix transition model, *Ecosystems*, 2020, Vol. 23, pp. 541–554.
- Harmon M.E., Fasth B.G., Yatskov M., Kastendick D., Rock J., Woodall C.W., Release of coarse woody detritus-related carbon: A synthesis across forest biomes, *Carbon Balance Management*, 2020, Vol. 15, pp. 1–21.
- Herrmann S., Bauhus J., Nutrient retention and release in coarse woody debris of three important central European tree species and the use of NIRS to determine deadwood chemical properties, *Forest Ecosystems*, 2018, Vol. 5, No. 1, 22 p.
DOI 10.1186/s40663-018-0140-4
- Hofrichter M., Review: lignin conversion by manganese peroxidase (MnP), *Enzyme and Microbial Technology*, 2002, Vol. 30, pp. 454–466.
- Holub S.M., Spears J.D., Lajtha K., A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris, *Canadian J. Forest Research*, 2001, Vol. 31, No. 11, pp. 1894–1902.
- Husson F., Le S., Pages J., *Exploratory Multivariate Analysis by Example Using R*, London: Chapman & Hall/CRC Press, 2017, 248 p.
- И'ин B.M., Bulygina O.N., Bogdanova E.G., Veselov V.M., Gavrilova S.Yu., *Opisanie massiva mesyachnykh summ osadkov, s ustraneniem sistematicheskikh pogreshnostei osadkomernykh priborov* (Description of the array of monthly precipitation sums, with the elimination of systematic errors of precipitation gauges), available at: <http://meteo.ru/data/506-mesyachnye-summy-osadkov-s-ustraneniem-sistematicheskikh-pogreshnostej-osadkomernykh-priborov> (25 October, 2022).
- Kahl T., Arnstadt T., Baber K., Bässler C., Bauhus J., Borken W. et al., Wood decay rates of 13 temperate tree species in relation to wood properties, enzyme activities and organismic diversities, *Forest Ecology and Management*, 2017, Vol. 391, pp. 86–95.
- Khanina L.G., Bobrovsky M.V., Value of large Quercus robur fallen logs in enhancing the species diversity of vascular plants in an old-growth mesic broad-leaved forest in the Central Russian Upland, *Forest Ecology and Management*, 2021, Vol. 491, Article No. 119172.
- 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, *Russian J. Ecosystem Ecology*, 2019, Vol. 4, No. 3. 1.
DOI 10.21685/2500-0578-2019-3-1
- Khanina L.G., Volobuev S.V., Smirnov V.E., Tutukina M.N., Shelyakin P.V., Bobrovskii M.V., Raznoobrazie soobshchestv грибов i bakterii i dinamika fiziko-khimicheskikh svoystv drevesiny shirokolistvennykh vidov derev'ev i eli evropeiskoi v khode destruktivnoy posle massovogo vetrovala (Diversity of fungal and bacterial communities and dynamics of physicochemical traits of wood of broad-leaved tree species and European spruce during decomposition after a mass windthrow), *Mathematical biology and bioinformatics*, Proc. of the International Conf., Pushchino: IMPB RAN, 2022, Vol. 9. DOI 10.17537/icmbb22.48
- 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 J. Forest Research*, 1999, Vol. 29, pp. 20–32.
- Kuehne C., Donath C., Müller-Using S.I., Bartsch N., Nutrient fluxes via leaching from coarse woody debris in a Fagus sylvatica forest in the Solling Mountains, Germany, *Canadian J. Forest Research*, 2008, Vol. 38, pp. 2405–2413.
- Lindahl B.D., Tunlid A., Ectomycorrhizal fungi – potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs, *New Phytol.*, 2015, Vol. 205, No. 4, pp. 1443–1447.
- Löf M., Brunet J., Hickler T., Birkedal M., Jensen A., Restoring broadleaved forests in southern Sweden as climate changes, In: *A goal-oriented approach to forest landscape restoration*, World Forests, 2012, Vol. 16, pp. 373–391.
- Lukina N.V., Global'nye vyzovy i lesnye ekosistemy (Global challenges and forest ecosystems), *Vestnik RAN*, 2020, Vol. 90, No. 6, pp. 528–532.
- Lukina N.V., Orlova M.A., Steinnes E., Artemkina N.A., Gorbacheva T.T., Smirnov V.E., Belova E.A., Mass-loss rates from decomposition of plant residues in spruce forests near the northern tree line subject to strong air pollution, *Environmental Science and Pollution Research*, 2017.
DOI 10.1007/s11356-017-9348-z
- Millennium Ecosystem Assessment. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*, Washington, DC: Island Press, 2005.
- Min K., Kim Y.H., Kim J., Kim Y., Gong G., Um Y., Effect of manganese peroxidase on the decomposition of cellulosic components: Direct cellulolytic activity and synergistic effect with cellulose, *Bioresource Technology*, 2022, Vol. 343, 126138.
- Müller J., Ulyshen M., Seibold S., Cadotte M., Chao A., Bässler C. et al., Primary determinants of communities in deadwood vary among taxa but are regionally consistent, *Oikos*, 2020, Vol. 129, pp. 1579–1588.
- Palviainen M., Finer L., Laiho R., Shorohova E., Kapitsa E., Vanha-Majamaa I., Carbon and nitrogen release from decomposing Scots pine, Norway spruce and silver birch stumps, *Forest Ecology and Management*, 2010, Vol. 259, No. 3, pp. 390–398.
- Purahong W., Wubet T., Krüger D., Buscot F., Molecular evidence strongly supports deadwood-inhabiting fungi exhibiting unexpected tree species preferences in temperate forests, *The ISME J.*, 2018a, Vol. 12, No. 1, pp. 289–295.
- Purahong W., Wubet T., Lentendu G., Hoppe B., Jariyavidyanont K., Arnstadt T., Baber K. et al., Determinants of deadwood-inhabiting fungal communities in temperate forests: molecular evidence from a large scale deadwood decomposition experiment, *Frontiers in Microbiology*, 2018b, Vol. 9. DOI 10.3389/fmicb.2018.02120
- R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing*. Vienna, Austria, 2022, available at: <http://www.R-project.org/> (September 29, 2022).
- Rastitel'nost' evropeiskoi chasti SSSR* (The vegetation of the European part of the USSR), Leningrad: Nauka, 1980, 431 p.
- Renvall P., Community structure and dynamics of woodrotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland, *Karstenia*, 1995, Vol. 35, No. 1, pp. 1–51.
- Rieker D., Krah F.-S., Gossner M.M., Uhl B., Ambarli D., Baber K., Buscot F., Hofrichter M., Hoppe B., Kahl T., Kellner H., Moll J., Purahong W., Seibold S., Weisser W.W., Bässler C., Disentangling the importance of space and host tree for the beta-diversity of beetles, fungi, and bacteria:

- Lessons from a large dead-wood experiment, *Biological Conservation*, 2022, p. 109521.
DOI 10.1016/j.biocon.2022.109521
- Rothpfeffer C., Karlton E., Inorganic elements in tree compartments of *Picea abies* – Concentrations versus stem diameter in wood and bark and concentrations in needles and branches, *Biomass and Bioenergy*, 2007, Vol. 31, No. 10, pp. 717–725.
- 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 System Science Data*, 2020, Vol. 12, pp. 3489–3513.
- Shorohova E., Kapitsa E., Mineralization and fragmentation rates of bark attached to logs in a northern boreal forest, *Forest Ecology and Management*, 2014, Vol. 315, No. 1, pp. 185–190.
- Shorohova E.V., Shorohov A.A., Coarse woody debris dynamics and stores in a boreal virgin spruce forest, *Ecol. Bull.*, 2001, Vol. 49, pp. 129–135.
- Spravochnik po klimatu SSSR. Vlazhnost' vozdukha, atmosferynye osadki i snezhnyi pokrov*, (USSR climate data. Humidity, precipitation and snow cover), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1967, Vol. 8, Part 4.
- Sun T., Yu C., Berg B., Wei Z., Wang L., Liu X., Feng C., Wu Z., Bai W., Zhang L., Empirical evidence that manganese enrichment accelerates decomposition, *Applied Soil Ecology*, Vol. 168, 2021, p. 104148.
DOI 10.1016/j.apsoil.2021.104148
- Thom D., Seidl R., Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests, *Biol. Rev.*, 2016, Vol. 91, No. 3, pp. 760–781.
- Tláškal V., Brabcová V., Větrovský T., Jomura M., López-Mondéjar R., Monteiro L.M.O., Saraiva J.P., Human Z.R., Cajthaml T., da Rocha U.N., Baldrian P., Complementary roles of wood-inhabiting fungi and bacteria facilitate dead-wood decomposition, *mSystems*, 2021, Vol. 6, No. 1. e01078-20.
- Yang S., Sterck F.J., Sass-Klaassen U., Cornelissen J.H.C., van Logtestijn R.S.P., Hefting M., Goudzwaard L., Zuo J., Poorter L., Stem trait spectra underpin multiple functions of temperate tree species, *Frontiers in Plant Science*, 2022, Vol. 13, 769551.
DOI 10.3389/fpls.2022.769551
- Yatskov M., Harmon M. E., Krankina O. N., A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia, *Canadian J. Forest Research*, 2003, Vol. 33, No. 7, pp. 1211–1226.
- Yuan J., Hou L., Wei X., Shang Z., Cheng F., Zhang S., Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in the Qinling Mountains, China, *PLoS One*, 2017, Vol. 12, No. 4. e0175203.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175203>