Сравнение величин эффектов в линейных моделях при анализе почвенных характеристик на массовом ветровале в широколиственном лесу

Ханина Л.Г.[1], Бобровский М.В.[2], Смирнов В.Э.[1,3], Иващенко К.В.[2], Журавлева А.И.[2], Жмайлов И.В.[4]

[1]*Институт математических проблем биологии РАН – филиал ИПМ РАН им. М.В. Келдыша*
[2]*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное подразделение ФИЦ НЦБИ РАН*
[3]*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН*
[4]*Федеральное бюджетное учреждение «Российский музей леса»*

vesmirnov@gmail.com

Особенностями сбора полевых экологических данных, затрудняющими их последующую статистическую обработку, являются сложность учета всех источников вариации данных, существенных для поставленной задачи, а также наличие объективных пропусков в данных. Проведение серии однофакторых дисперсионных анализов в рамках линейной модели позволяет сформулировать обоснованные предположения о связях между откликами и предикторами, определить переменные, наиболее перспективные для построения более сложных статистических моделей с несколькими взаимодействующими факторами. В работе исследовались величины эффектов, полученные в серии однофакторых дисперсионных анализов характеристик почв, отобранных на участке массового ветровала в широколиственном лесу, расположенном в заповеднике «Калужские засеки». Исследовалось 50 почвенных образцов, отобранных непосредственно под валежом березы, ели, липы и осины и рядом с ним. Выявлено, что на участке массового ветровала через 14 лет после события видовая принадлежность упавших деревьев объясняла до 76 % варьирования микробных характеристик почв, при этом большинство свойств почв, отобранных непосредственно под валежом и рядом с ним, мало различалась. Помимо видовой принадлежности, было установлено значимое влияние на отдельные почвенные характеристики мощности свежего и ферментированного опада, гумусового горизонта, а также стадии разложения валежа. Выявлены комбинации факторов-откликов, для которых желательно проведение многофакторного анализа.

Ключевые слова: *однофакторный дисперсионный анализ, v-критерий, валеж, опад, микробные характеристики почвы.*

Comparison of Effects in Linear Models of Soil Variables after a Catastrophic Windthrow in a *Quercus* Mesic Deciduous Forest

Khanina L.G.[1], Bobrovsky M.V.[2], Smirnov V.E.[1,3], Ivashchenko K.V.[2], Zhuravleva A.I.[2], Zhmaylov I.V.[4]

[1]*Institute of Mathematical Problems of Biology RAS – the Branch of Keldysh Institute of Applied Mathematics RAS*
[2]*Center for Forest Ecology and Productivity of RAS*
[3]*Institute of Physico-Chemical and Biological Problems in Soil Sciences of RAS*
[4]*Russian Forest State Museum*

Data sampling in ecological observation researches has some peculiarities which complicate subsequent statistical data processing. The main problems are (i) the complexity of taking into account of all important sources of data variation and (ii) the presence of natural gaps in the data. Conducting a series of one-way analysis of variance (ANOVA) within the linear model makes it possible to formulate reasonable assumptions about the relationships between responses and predictors, to determine the variables that are most promising for building more complex statistical models with several interacting factors. The work investigates effects obtained in a series of ANOVAs performed on soil characteristics sampled at the site of a catastrophic windthrow in a *Quercus* mesic deciduous forest located in the Kaluzhskie Zaseki State Nature Reserve. Fifty soil samples taken directly beneath and near the deadwood of birch, spruce, linden and aspen were analyzed. After 14 years from the windthrow event, the species identity of fallen trees explained up to 76 % of the variation in the soil microbial characteristics, while most variables of soil sampled directly beneath and near the deadwood

did not differ much. In addition to species identity, thickness of litter, fermentation, and humus layers as well as decay stage of deadwood were significant factors for some soil characteristics. There were identified combinations of factors and response variables for which multivariate analysis is desirable.

Key words: ANOVA, v-test, deadwood, litter, soil microbial characteristics.

1. Введение

Проведение экологических исследований в полевых не экспериментальных условиях (так называемых, обсервационных исследований) имеет некоторые особенности, которые затрудняют последующую статистическую обработку данных [1, 2]. Главными трудностями на этапе сбора полевых экологических данных является учет существенных для поставленной задачи источников вариации данных, а также наличие в них объективных пропусков. Проведение комплексного статистического анализа таких данных часто затруднено в связи с невыполнимостью требований статистических моделей и недоучетом важных источников вариации исследуемых характеристик изучаемых объектов. В подобных случаях целесоообразно исследовать поведение простых статистических моделей с одной зависимой переменной – откликом и одной независимой переменной – предиктором (фактором). В частности, в рамках линейной модели проведение серии однофакторых дисперсионных анализов позволяет сформулировать обоснованные предположения о связях между откликами и предикторами. По величинам эффекта в дисперсионном анализе можно определить переменные, наиболее перспективные для построения более сложных статистических моделей с несколькими взаимодействующими факторами. С этой целью в данной работе мы исследовали величины эффектов, полученные в серии однофакторых дисперсионных анализов почвенных данных, собранных на участке массового ветровала в широколиственном лесу; на основе сравнения величин эффектов выявлены экологические факторы, обуславливающие существенную долю варьирования исследуемых почвенных характеристик.

2. Методы

Почвенные образцы были собраны в 2020 году на участке массового ветровала, который произошел в 2006 г. на Южном участке заповедника «Калужские засеки» [3]. Исследовались почвы, расположенные в экотопе флювио-гляциальных песков вблизи д. Ягодное (Ульяновский р-н, Калужская обл.). Было собрано по 25 образцов под валежом и рядом с валежом деревьев разных видов (всего 50 проб) из верхнего органо-минерального слоя, 0–10 см. На исследованном участке валеж только четырех видов деревьев (березы – *Betula* spp., ели – *Picea abies*, липы – *Tilia cordata* и осины – *Populus tremula*) плотно лежал на почве, что позволяло ожидать наличие воздействий упавшего дерева на почвенные характеристики; в результате почвенные образцы были взяты под валежом только этих видов. При сборе почвенных проб также измерены мощности (в см) свежего опада (горизонт *L*), ферментированного опада (*F*) и гумусового горизонта (*A*); отмечена лесная парцелла – визуально выделяемая по растительности часть площади массового ветровала. Помимо видовой принадлежности валежа, были определены стадии его разложения от 1 до 5, упорядоченные по увеличению степени разрушения лежащего бревна (по модифицированной методике [4]).

В лабораториях для каждого образца были определены содержания подвижных форм фосфора и калия (P_2O_5 и K_2O, фотометрически), углерода микробной биомассы методом субстрат-индуцированного дыхания [5], скорость минерализации органического вещества почвы – базальное дыхание (образования CO_2, газово-хроматографически) [6, 7], активность β-глюкозидазы – фермента, участвующего в цикле углерода, методом флюорогенно-меченых субстратов [8], а также функциональное разнообразие микробного сообщества почвы. Последнее было оценено техникой MicroResp™, при которой регистрировались отклики микробного сообщества на внесение 14-ти разнообразных субстратов группы аминокислот, углеводородов, карбоновых и фенольных кислот [9, 10]. Эффективность разложения органического вещества почвы оценена через микробный метаболический коэффициент (qCO_2), равный отношению базального дыхания к углероду микробной биомассы.

Среди факторов, влияющих на варьирование почвенных характеристик, мы анализировали вид упавшего дерева (далее вид валежа), его диаметр, стадию разложения, место взятия пробы – непосредственно под и рядом с валежом, лесную парцеллу, мощность свежего и ферментированного опада, мощность гумусового горизонта (последний мы рассматривали как опосредованную характеристику «истории» места взятия пробы). Мощности подстилки и гумусового горизонта рассматривались в разных вариантах анализа и как факторы, определяющие другие почвенные характеристики, и как отклики, зависящие от вида валежа, степени его разложения, диаметра, места взятия пробы и лесной парцеллы.

В качестве величины эффекта для сравнительной оценки важности факторов были рассчитаны величины R^2 – отношения межгрупповой суммы

квадратов отклонений к общей сумме квадратов в дисперсионном комплексе. Для детального исследования переменных был рассчитан *v*-критерий, статистика которого следует нормальному распределению и считается как отношение разности между групповым и общим средними к ошибке этой разности [11]. Расчеты были выполнены в среде статистического программирования R [12] с привлечением функции catdes пакета FactoMineR [13]. Всем значениям R^2, которые далее обсуждаются, соответствуют *p*-значения не превышающее 0.05.

3. Результаты

Практически все почвенные характеристики в пробах, взятых на массовом ветровале, очень сильно варьировали. Наша основная гипотеза об основной зависимости почвенных характеристик от места взятия пробы (под или рядом с валежом) не подтвердилась: характеристики почв в пробах, собранных непосредственно под валежом и рядом с валежом, для всех видов вместе и для каждого в отдельности, значимо не различались. Исключение составил только коэффициент qCO_2, 19 % варьирования которого объяснялось местом взятия пробы: дыхательный отклик микроорганизмов на единицу их биомассы был значимо выше под валежом.

Фактором, объясняющим наиболее высокий процент варьирования многих почвенных характеристик (до 76 %), оказался вид упавшего дерева. Диаметр валежа и парцелла в нашем исследовании оказались напрямую связанными с видом валежа, поэтому они были исключены из дальнейшего анализа. Мощность опада также достаточно хорошо объяснялась видовой принадлежностью валежа: 28 % варьирования *L* в целом, 49 % варьирования для проб, взятых под валежом, и 35 % для проб, взятых рядом с валежом. При этом мощность свежего опада в целом была значимо меньше под стволами, чем между стволами (эффект места взятия пробы 26 %). Для ферментированного опада (*F* горизонт) 49 % вариации объяснялось стадией разложения валежа (максимальные значения для 5-ой стадии разложения), и этот процент вырастал до 52 и 59 для проб рядом и под валежом, анализируемых раздельно; вид валежа был незначимым фактором для *F*.

Ряд результатов напрямую свидетельствовал о желательности построения более сложных линейных моделей с двумя и более предикторами. Так, например, мощность свежего опада, рассмотренная как фактор (и превращенная для этого в 3 категории), объясняла 25 % варьирования β-глюкозидазы, участвующей в цикле углерода. Доля объясненной дисперсии этого фермента оказалась незначимой в пробах, взятых под валежом, но вырастала до 32 % в пробах, взятых рядом с валежом. При этом вид валежа объяснял 46 % варьирования β-глюкозидазы (максимальные значения под и рядом с валежом осины, минимальные – под и рядом с валежом ели), а для проб, взятых рядом с валежом, этот процент вырастал до 76 %. Эти результаты свидетельствуют о перспективности проведения двухфакторного анализа с факторами вид валежа и мощность свежего опада и откликом – β-глюкозидазой. Аналогично желательно провести анализ с факторами мощность свежего опада и вид валежа и откликом микробного сообщества на внесение L-аспарагиновой аминокислоты (эффект 15 и 29 % у всех проб и проб только рядом с валежом, соответственно, для мощности свежего опада – выше отклик при более мощном *L*-горизонте, и 22 % для видов валежа, максимальный – у осины).

Содержание углерода микробной биомассы (МВС) зависело и от видовой принадлежности валежа (эффект 34 % для всех проб; максимальные значения под и рядом с валежом березы, минимальные – под и рядом с валежом ели; 36 и 35 % в целом для проб под и рядом с валежом) и от мощности гумусового горизонта (эффект 23 % для всех проб и 29 % для проб, взятых рядом с валежом; для проб под валежом эффект незначим). Таким образом, выявлена желательность проведения двухфакторного анализа с откликом МВС и факторами вид валежа и мощность гумусового горизонта. Аналогично выявлена перспективность проведения анализа с факторами вид валежа и мощность гумусового горизонта с откликами содержание доступного фосфора и базальное дыхание микробного сообщества.

Вариация отклика микробного сообщества на внесение фенолокислот на 15 % объяснялась видом валежа (максимальный и значимый у осины); 19% вариации объяснялось стадией валежа (отклик увеличивался при увеличении стадии разложения). Выявлена перспективность проведения двухфакторного анализа с откликом – активность микробного сообщества на фенолокислоты, с факторами – вид и стадия валежа.

Отметим, что сила эффекта некоторых факторов была разной при анализе всего массива данных (50 образцов) и его части (по 25 образцов под валежом либо рядом с ним). В таких случаях, вероятно, будет целесообразным проведение трехфакторного анализа, который будет включать дополнительную информацию о месте сбора образцов, либо проведение двухфакторного анализа, как для всего массива данных, так и для каждой его части.

3. Заключение

Видовая принадлежность валежа объясняла до 76 % варьирования изученных почвенных характеристик. На основе литературных данных мы ожидали, что характеристики почв в пробах, собранных непосредственно под валежом и рядом с ним, будут значимо различаться. Такие результаты были получены в исследованиях, проведенных в

средне- и старовозрастных лесах с единичными вывалами деревьев [15–17]. Наше исследование показало, что на массовом ветровале (через 14 лет после события) почвенные характеристики в целом существенно зависят от упавших видов деревьев, но свойства почвенных проб, взятых непосредственно под валежом и рядом с валежом, мало различаются. Помимо видовой принадлежности, было установлено значимое влияние на отдельные почвенные характеристики таких факторов, как мощность опада (свежего и ферментированного), мощность гумусового горизонта, стадия разложения валежа. Выявлены комбинации факторов-откликов, для которых желательно проведение многофакторного анализа.

4. Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 20-04-00733а) в рамках государственных заданий ИМПБ РАН – филиала ИПМ им. М.В. Келдыша РАН, ИФХиБПП РАН – обособленного подразделения НЦБИ РАН и ЦЭПЛ РАН.

5. Список литературы

1. Økland R.H. Wise use of statistical tools in ecological field studies. *Folia Geobot*. 2007. V. 42. Article No. 123. doi: 10.1007/BF02893879.
2. Zuur A.F., Ieno E.N., Elphick C.S. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution*. 2010. V. 1. P. 3–14. doi: 10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x.
3. Бобровский М.В., Стаменов М.Н. Катастрофический ветровал 2006 года на территории заповедника «Калужские засеки». *Лесоведение*. 2020. № 6. С. 523–536. doi: 10.31857/S0024114820050022.
4. Renvall P. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia*. 1995. V. 35. P. 1–51. doi: 10.29203/ka.1995.309.
5. Anderson J.P.E., Domsch K.H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils. *Soil Biol. Biochem*. 1978. V. 10. P. 215–221. doi: 10.1016/0038-0717(78)90099-8.
6. Ananyeva N.D., Susyan E.A., Chernova O.V., Wirth S. Microbial respiration activities of soils from different climatic regions of European Russia. *European Journal of Soil Biology*. 2008. V. 44. P. 147–157.
7. Ivashchenko K., Ananyeva N., Vasenev V., Sushko S., Seleznyova A., Kudeyarov V. Microbial C-availability and organic matter decomposition in urban soils of megapolis depend on functional zoning. *Soil and Environment*. 2019. V. 38. No. 1. P. 31–41.
8. Marx M., Kandele, E., Wood M., Wermbter N., Jarvis S. Exploring the enzymatic landscape: distribution and kinetics of hydrolytic enzymes in soil particle-size fractions. *Soil Biology & Biochemistry*. 2005. V. 37. No. 1. P. 35–48.
9. Campbell C.D., Chapman S.J., Cameron C.M., Davidson M., Potts J.M. A rapid microtiter plate method to measure carbon dioxide evolved from carbon substrate amendments so as to determine the physiological profiles of soil microbial communities by using whole soil. *Appl. Environ. Microbiol*. 2003. V. 69. P. 3593–3599.
10. Moscatelli M.C., Secondi L., Marabottini R., Papp R., Stazi S.R., Mania E., Marinari S. Assessment of soil microbial functional diversity: land use and soil properties affect CLPP-MicroResp and enzymes responses. *Pedobiologia: Journal of Soil Ecology*. 2018. V. 66. P. 36–42.
11. Husson F., Le S., Pagès J. *Exploratory multivariate analysis by example using R*. 2nd edition. Chapman & Hall/CRC, 2017.
12. R Development Core Team. *R: a language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2020. URL: http://www.Rproject.org (accessed 31.09.2020).
13. Le S., Josse J., Husson F. FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *J. Stat. Softw*. 2008. V. 25. No. 1. P. 1–18.
14. Zalamea M., González G., Lodge D.J. Physical, chemical, and biological properties of soil under decaying wood in a tropical wet forest in Puerto Rico. *Forests*. 2016. V. 7. P. 168. doi: 10.3390/f7080168.
15. Błońska E., Kacprzyk M., Spólnik A. Effect of deadwood of different tree species in various stages of decomposition on biochemical soil properties and carbon storage. *Ecol. Res*. 2017. V. 32. P. 193–203. doi: 10.1007/s11284-016-1430-3.
16. Błońska E., Lasota J., Piaszczyk W. Dissolved carbon and nitrogen release from deadwood of different tree species in various stages of decomposition. *Soil Science and Plant Nutrition*. 2019. V. 65. No. 1. P. 100–107. doi: 10.1080/00380768.2018.1545517.
17. 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. No. 4. Article No. e0175203. doi: 10.1371/journal.pone.0175203.