

ДИНАМИКА БИОРАЗНООБРАЗИЯ НА СПЛОШНОМ ВЕТРОВАЛЕ В КОРЕННЫХ СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКАХ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ВОДЛОЗЕРСКИЙ» (РОССИЯ)

В. А. Ананьев¹ , А. Н. Пеккоев¹ , С. И. Грабовик² , С. А. Мошников¹ ,
М. В. Медведева^{1,*} , А. В. Руоколайнен¹ , В. М. Колесникова³ , В. В. Грабеклис³ 

¹Институт леса Карельского научного центра РАН, Россия

*e-mail: mariamed@mail.ru

²Институт биологии Карельского научного центра РАН, Россия

³Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия

Поступила: 13.03.2023. Исправлена: 28.06.2023. Принята к опубликованию: 04.07.2023.

Актуальность изучения биоты на участках массовых ветровалов обусловлена отсутствием достаточных знаний о динамике их флористического состава, свойств почв, лесовозобновления. Механизмы естественной динамики биогеоценозов после крупных нарушений важно исследовать в массивах таежных лесов. Целью данной работы было изучить влияние сплошного ветровала на динамику биоразнообразия в коренных среднетаежных ельниках. Исследование проведено на Северо-Западе России в национальном парке «Водлозерский», расположенном в Архангельской области и Республике Карелия в северотаежной и среднетаежной подзонах. На участке массового ветровала, произошедшего в 2000 г., была заложена серия постоянных пробных площадей. Последствия ветровала в лесных сообществах изучали, начиная с первого года образования ветровала, с периодичностью 2–5 лет. Исследования почвы были проведены в 2016 г. На пробных площадях производился пересчет ветровальных деревьев по породам и ступеням толщины; учет естественного возобновления изучался на учетных площадях с подразделением по группам высот и по состоянию. Геоботанические описания напочвенного покрова выполнялись на постоянных площадях размером 1 × 1 м. Учет афиллофоровых грибов (*Vasidiomycetes*) проводили по плодовым телам. На ненарушенных и нарушенных участках ветровала закладывали почвенные разрезы, делали прикопки, проводили морфологическое описание почв. Проанализированы данные 20-летних наблюдений по обследованию различных компонентов лесных растительных сообществ (древостоя, подрост, напочвенной растительности, дереворазрушающих грибов, почв). Установили, что через 16–20 лет после нарушения лесной экосистемы существенно изменилась породно-возрастная структура древостоя: происходит его омоложение. Лесовозобновление хвойных пород после ветровала в зеленомошной группе типов леса протекает успешно. К концу второго десятилетия в ельниках брусничных насчитывалось 4300 шт./0.01 км² жизнеспособного подрост *Picea abies* (далее – ель), из которого 1500 шт./0.01 км² относилось к категории крупного подрост. В чернично-сфагновом типе леса количество елового подрост достигало 8700 шт./0.01 км², в том числе 2200 шт./0.01 км² крупного подрост. Этого количества подрост достаточно для формирования в будущем сообществ с преобладанием ели. По мере восстановления лесных экосистем после ветровального воздействия происходило изменение биоразнообразия слагающих данный биоценоз компонентов, которое выражалось увеличением видового состава напочвенного покрова и грибных сообществ. На пробных площадях за годы исследований (2001–2021 гг.) выявили 83 вида афиллофоровых грибов, среди которых пять видов, занесенных в Красную книгу Республики Карелия и 22 индикаторных и специализированных вида для старовозрастных лесов. Наибольшее число видов дереворазрушающих грибов отмечено в период с 12 до 19 лет после ветровала. В почвах на нарушенных участках более выражены изменения свойств верхних горизонтов: снизилась кислотность почвы, возросло содержание углерода, стало более равномерным распределение азота по генетическим горизонтам, увеличилось содержание калия; также отмечено увеличение соотношения биогенных элементов (C/N) в минеральных горизонтах почв. Результаты исследования могут быть использованы при прогнозировании восстановления коренных ельников после катастрофических нарушений в условиях средней тайги.

Ключевые слова: афиллофоровые грибы, естественное возобновление, катастрофические нарушения, мониторинг, напочвенный покров, почва, Республика Карелия, таежные леса

Введение

Одним из важнейших факторов, определяющих динамическое равновесие и устойчивость климаксовых лесов, является достижение ими разновозрастной структуры и сохранение в сообществе оптимального уровня биологического разнообразия (Исаев и др., 2008; Berglund & Kuuluvainen, 2021). В растительном сообществе в пределах одних и тех же лесорастительных условий

биоразнообразие может значительно изменяться в зависимости от особенностей роста древостоев, динамических процессов в популяции и воздействия на данный процесс различного рода нарушений природного или антропогенного характера (Смирнова и др., 2006; Грабовик, Ананьев, 2008; Стороженко и др., 2018; Уланова, 2018).

Одним из мощных природных факторов, который оказывает влияние на лесные экосистемы,

являются ветровалы, которые, наряду с пожарами, принято считать механизмами обновления и развития коренных хвойных древостоев (Ulanova, 2000; Пукинская, 2014; Girard et al., 2014; Petukhov & Nemchinova, 2015). Образование ветровалов в большинстве случаев происходит двумя путями. Первый связан с процессами естественного выпадения старовозрастных деревьев, в ходе которого образуются небольшие по площади многочисленные «окна». Второй путь – периодические катастрофические явления, связанные с продолжительным воздействием сильных порывов ветра, что сопровождается массовым вывалом довольно значительных по площади участков леса (Тагое et al., 2019; Sanginés de Cárcer et al., 2021). Увеличение гетерогенности микроместообитаний, образующихся в лесном биогеоценозе, может привести к изменению биологического разнообразия (Swanson et al., 2011; Thorn et al., 2018). Оценивая особенности структуры древесины и поражаемости корневой системы грибными болезнями, установлено, что *Picea* sp., *Betula* sp., *Carpinus* sp., *Fagus* sp. подвержены ветровалу, а *Pinus* sp., *Populus* sp., *Quercus* sp. – бурелому (Lewis, 1991). Это также связано с особенностями строения корневых систем и крон этих пород (Jelonek et al., 2014).

Скорость восстановления лесных экосистем зависит от интенсивности ветровала, свойств почв и типа растительности. Возраст древостоя также определяет устойчивость экосистем к действию ветра: более молодые деревья способны противостоять сильному воздействию ветра, в отличие от старовозрастных, древесина которых менее упругая (Васенев, Таргульян, 1995). На устойчивость и распад древостоя влияет пораженность стволов и корней гнилями, вызываемыми грибами (Стороженко и др., 2018).

Важнейшим компонентом лесной экосистемы является почва. Она является уникальным природным образованием способным длительно хранить информацию о прошлых процессах, происходящих в биогеоценозе (Šamonil et al., 2010). Почва также является связующим звеном между отдельными компонентами биогеоценоза и поддерживает ее гомеостаз, обеспечивая устойчивость к природным и природно-техногенным воздействиям. Выпадение деревьев в лесном фитоценозе может нарушить его целостность, изменить потоки биогенных элементов, повлиять на продукционную способность древостоя, свойства почв. В настоящее время в литературе приводится немало данных о влиянии ветровалов на лесные

почвы (Завалишин, Патрушев, 2014; Crişan et al., 2021). Обобщая эти материалы, можно отметить, что ветровал влияет на все свойства почв: морфологические, физико-химические, микробиологические, что сказывается на способности почв к восстановлению их главного качества – плодородия. Биологическая активность почв – интегральный показатель состояния биоты (Dick, 1997). Поэтому это один из главных показателей при оценке влияния ветровалов на лесное сообщество.

Одним из важных компонентов, участвующих в процессах биологического разложения древесины в лесных экосистемах, являются грибы биотрофного и сапротрофного комплексов, относящиеся к группе афиллофоровых. Благодаря специальным ферментам грибы выполняют в природе функцию деструкторов лигноцеллюлозного комплекса растительных тканей. В процессе разложения древесины и подстилки одни виды деструктурирующих грибов готовят среду для других видов грибов; таким образом, происходит сукцессия – последовательная смена видов (Junninen et al., 2006; Jönsson et al., 2008; Ruokolainen et al., 2018). Изучение видового состава афиллофоровых грибов на территории национального парка (НП) «Водлозерский» началось сразу после его основания (Siitonen et al., 2001). Исследования проводились в разных частях НП «Водлозерский», и в настоящее время для особо охраняемой природной территории (ООПТ) известно более 265 видов грибов этой группы (Предтеченская, Руоколайнен, 2014; Руоколайнен, Коткова, 2018).

Изучение влияния ветровала на лесные экосистемы достаточно сложная и всеобъемлющая задача, которая требует комплексного подхода для ее решения. Актуальность изучения биоты на участках массовых ветровалов обусловлена отсутствием достаточных знаний о динамике их флористического состава, свойств почв, лесовозобновления. Механизмы естественной динамики сообществ после нарушений разного масштаба и интенсивности важно исследовать в коренных таежных лесах, расположенных на ООПТ России (Ruokolainen et al., 2018; Ananyev et al., 2022).

Цель настоящей работы – изучить влияние сплошного ветровала на динамику биоразнообразия в коренных среднетаежных ельниках. В качестве нулевой гипотезы (H_0) выдвинуто предположение, что сплошные ветровалы в коренных ненарушенных ельниках, являясь естественным природным нарушением, сохраняют потенциал восстановления исходного коренного типа растительного сообщества

без существенного сокращения уровня биологического разнообразия. В связи с этим предусматривалось установить влияние ветровала на различные компоненты лесного сообщества: древостой, подрост, биологическое разнообразие напочвенного покрова и афиллофоровых грибов, свойства почв.

Материал и методы

Исследование проводили в НП «Водлозерский», расположенном на северо-западе России (62.290122° N, 36.662783° E). Данная ООПТ занимает площадь 4683 км². Большая ее часть находится в Архангельской области (73% площади), оставшаяся часть – в Республике Карелия (27% площади). Согласно ландшафтному районированию, территория НП «Водлозерский» относится к Водлозерскому геоботаническому округу, который характеризуется господством зеленомошных и сфагновых типов леса (Крышень, 2006). Леса здесь представлены в основном разновозрастными древостоями, которые характеризуются как наиболее устойчивые стадии естественной динамики хвойных сообществ. Еловая и сосновая формации занимают 96.4% от покрытой лесом площади. На территории НП «Водлозерский» преобладают коренные ельники (52%), которые представлены различными типами возрастных структур: от одновозрастных до абсолютно разновозрастных древостоев (Ананьев и др., 2006).

Почвенный покров территории НП «Водлозерский» очень сложный и представлен комбинациями почв автоморфного (подзолы иллювиально-железистые, подзолистые), полугидроморфного (подзолы иллювиально-гумусовые, торфяно-подзолы, торфяно-подзолисто-глеевые), гидроморфного ряда (торфяные олиготрофные) (Морозова, 1991). Для почв является характерным формирование мощной лесной подстилки, минеральный горизонт имеет небольшую толщину. Также широкое распространение получили слаборазвитые почвы, дифференциация которых на отдельные горизонты затруднена.

Лесные экосистемы НП «Водлозерский» испытывают постоянное влияние природных воздействий: пожары, ветровалы. В мае – июне 2000 г. в юго-западной части НП «Водлозерский» произошел массовый сплошной ветровал. Он образовался на площади 6.4 км², где было вывалено около 132 000 м³ древесины (Ананьев, Грабовик, 2011). Помимо основного сплошного вывала произошли многочисленные локальные вывалы *Picea abies* (L.) Н. Karst. (далее – ель),

которые были «разбросаны» пятнами в юго-западной части НП «Водлозерский» до устья р. Илексы. Образование в таких больших объемах ветровальной древесины привело к возникновению здесь вспышки численности *Ips typographus* Linnaeus, 1758 (Полевой и др., 2006). Отработав за два года кормовую базу в виде ветровальной древесины, *I. typographus* стал заселять живые деревья ели и мигрировать в еловые насаждения по всему еловому массиву вдоль западного берега оз. Водлозеро. Это, в конечном счете, привело дополнительно к образованию в коренных старовозрастных ельниках большого числа сухостойных деревьев. С целью организации экологического мониторинга на участках сплошного ветровала в коренных ельниках НП «Водлозерский» (среднетаежная подзона) были заложены две постоянных пробных площади размером 2200–2400 м² в различных типах лесорастительных условий: ельник брусничный и ельник чернично-сфагновый (рис. 1).

По материалам лесоустройства и наземной таксации было установлено, что ельники до ветровала были представлены в основном черничными и брусничными типами леса IV–V класса бонитета. Возраст основного поколения ели составлял 190–210 лет. По данным лесоустройства, под пологом еловых древостоев до ветровала имелось 1000–3000 шт. жизнеспособного елового подростка. Обсеменение ветровальных участков происходило от прилегающих к ветровалу стен леса и за счет сохранившихся на корню тонкомерных деревьев с диаметром 6.1–14.0 см (90–230 шт./0.01 км²).



Рис. 1. Расположение территории национального парка «Водлозерский» (Россия). Точкой обозначено расположение опытных участков массового сплошного ветровала 2000 г.
Fig. 1. The location of the Vodlozersky National Park, Russia. The dot indicates the location of the experimental sections of the mass windthrow in 2000.

Последствия в лесных сообществах изучали в течение 20-летнего периода, начиная с первого года образования ветровала. Исследовались различные компоненты биологического разнообразия (древостой, естественное возобновление, напочвенная растительность, дереворазрушающие грибы) с периодичностью от двух до пяти лет (рис. 2). Исследование эдафических условий произрастания растений были проведены в 2016 г.

На каждой постоянной пробной площади производился пересчет ветровальных деревьев по породам и ступеням толщины. Отдельно учитывались живые, оставшиеся после ветровала на корню, тонкомерные деревья, и определялся их запас по общепринятым методам таксации (Анучин, 1982). Учет естественного возобновления производился на учетных площадях с подразделением по группам высот, а также по состоянию (жизнеспособный, нежизнеспособный и сухостой). Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием пакета Microsoft Excel 2010.

На пробных площадях по общепринятой методике выполнялись геоботанические описания напочвенного покрова (Сукачев, 1966), т.е. мохового и травяно-кустарничкового ярусов. В пределах каждого ветровального комплекса закладывались постоянные площади размером 1×1 м: на открытых участках с ненарушенным растительным покровом («пятна») между поваленными деревьями (пять площадей) и на обнаженной почве (западины) на месте выворота деревьев (семь площадей). Западины вывалов составляют 40–50% от площади ветровального комплекса и имеют ширину от 2.0–2.5 м, длину до 3 м, глубину 0.2–0.3 м, в отдельных случаях до 0.5 м. На площадях для сосудистых растений отмечалось обилие по Друде и проективное покрытие в процентах, а для мохообразных только проективное покрытие. Латинские названия сосудистых растений и мохообразных даны в соответствии с POWO (2023) и Hodgetts et al. (2020), соответственно.

На ненарушенных и нарушенных (в западинах) участках ветровального воздействия закладывали почвенные разрезы, делали прикопки, проводили морфологическое описание почв. Таксономическую принадлежность почв устанавливали в соответствии с почвенной классификацией Шишова и др. (2004), а

также в соответствии с международной реферативной базой почв USS Working Group WRB (2015). Отбор образцов почв для определения химических свойств почв проводили по генетическим горизонтам (один разрез) и прикопок (две прикопки). В отобранных образцах почв ($n = 3$) определяли зольность для органогенных горизонтов и потерю при прокаливании для минеральных горизонтов, показатель pH – потенциометрическим методом, содержание общего углерода (C) и азота (N) – на CNH-анализаторе по общепринятым методикам (Воробьева, 1998). Содержание углерода и азота выражали в процентах к весу абсолютно сухой почвы (% а.с.п.). Общее содержание макроэлементов определяли титрованием (фосфор, P), спектрофотометрически (сера, S), атомно-эмиссионным методом (калий, K) на атомно-абсорбционном спектрофотометре (AA-7000, Shimadzu, Япония). Исследования выполнены на оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук (КарНЦ РАН)» (Россия).

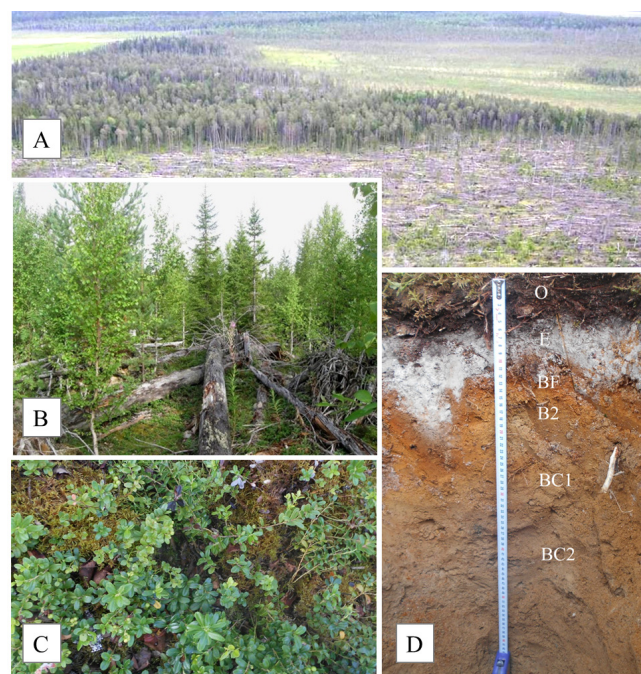


Рис. 2. Исследуемый участок на территории национального парка «Водлозерский» (Россия). Обозначения: А – общий вид ветровала (2000 г.), В – возобновление древостоя (2016 г.), С – фрагмент напочвенного покрова, D – профиль почв контрольного участка с выделенными генетическими горизонтами почв.

Fig. 2. The study site in the Vodlozersky National Park, Russia. Designations: A – general view of the windthrow in 2000, B – renewal of the forest stand (2016), C – ground cover, D – soil profile on the control site (genetic soil horizons are demonstrated).

Учет афиллофоровых грибов (*Basidiomycota*) проводили по плодовым телам в период 2001–2021 гг. Идентификацию собранных образцов выполняли в лабораторных условиях с использованием микроскопа ЛОМО Микмед-6, стандартных реактивов и современных определителей. Собранные образцы хранятся в гербарии РТЗ. Названия видов грибов даны по Index Fungorum (<https://www.indexfungorum.org/>) за исключением родов *Antrodia*, *Fomitopsis*, *Hyphodontia*, *Oligoporus*, *Phellinus*, *Skeletocutis*. Индикаторные (*) и специализированные (**) виды приведены согласно Андерссону и др. (2009).

Результаты

Динамика естественного возобновления древостоя на ветровальных комплексах

На примере двух постоянных пробных площадей рассмотрена динамика естественного возобновления древесных пород в коренных относительно разновозрастных ельниках после сплошного ветровала. В ельнике брусничном общий запас ветровальной древесины составил $200 \text{ м}^3/0.01 \text{ км}^2$. На долю ели приходилось 64%, *Pinus sylvestris* L. (далее – сосна) – 24%, *Betula pubescens* Ehrh. (далее – береза) – 9%, *Populus tremula* L. (далее – осина) – 3% от общего запаса. Ввиду того, что данный участок расположен на приподнятом элементе рельефа и находится на оси главного направления движения урагана, тонкомерных деревьев на корню сохранилось незначительное количество – всего 49 шт./0.01 км². Через два года после ветровала насчитывалось 1950 шт./0.01 км² жизнеспособного елового подроста (рис. 3).

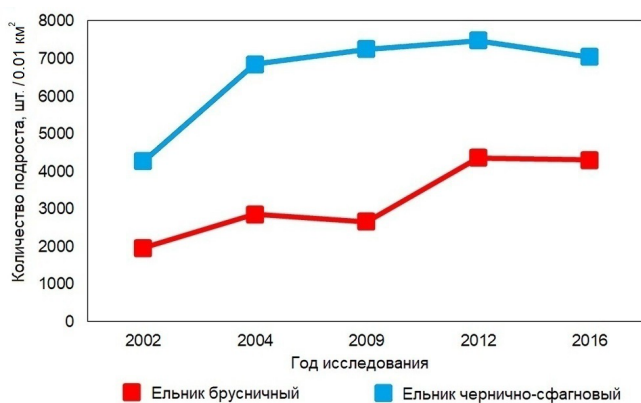


Рис. 3. Динамика естественного возобновления ели (*Picea abies*) на участках сплошного ветровала национального парка «Водлозерский» (Россия).

Fig. 3. Dynamics of natural spruce (*Picea abies*) regeneration in areas of continuous windthrow in the Vodlozersky National Park, Russia.

Наблюдалось появление незначительного количества осины (до 500 шт./0.01 км²). Через четыре года после сплошного ветровала в данном типе леса выявлено увеличение общей численности подроста в три раза (за счет лиственных пород), а количество елового подроста возросло в 1.5 раза. Второе пятилетие характеризовалось существенным снижением количества лиственных пород в результате повреждения их *Alces alces* Linnaeus, 1758. Через 16 лет после ветровала в ельниках брусничных насчитывалось 4300 шт./0.01 км² жизнеспособного елового подроста в т.ч. 1500 шт./0.01 км² крупномерного, которые являются основой для формирования коренных лесов с преобладанием ели.

В чернично-сфагновом типе леса общее количество ветровальных стволов составило 462 шт./0.01 км², в т.ч. 336 шт./0.01 км² ели с запасом $142 \text{ м}^3/0.01 \text{ км}^2$, 12 шт./0.01 км² березы с запасом $7 \text{ м}^3/0.01 \text{ км}^2$. После ветровала на корню сохранились тонкомерные (с диаметром 8–12 см на высоте 1.3 м) деревья ели в количестве 96 шт./0.01 км². На момент ветровала на участке насчитывалось 4260 шт./0.01 км² жизнеспособного подроста ели. Возраст подроста ели варьировал от 11 до 82 лет. Преобладал мелкий подрост (высотой до 0.5 м), доля которого составляла 73% от общей численности ели. В течение первых пяти лет выявлено увеличение общей численности подроста в 2.9 раза, а ели – в 1.6 раза. Во втором пятилетии наблюдалось относительно небольшое увеличение количества ели (на 400 шт./0.01 км²) и значительное снижение численности осины в результате повреждения *Alces alces*. К концу третьего пятилетия (2010–2015 гг.) в чернично-сфагновом типе леса имелось довольно большое количество подроста ели (8740 шт./0.01 км²), в том числе крупномерного (2200 шт./0.01 км²), который в дальнейшем будет способствовать восстановлению коренных лесов на ветровальных участках лесных массивов.

Напочвенный покров

Подробный анализ динамики видового состава и проективного покрытия за первые семь лет после ветровала был представлен ранее (Ананьев, Грабовик, 2011; Ананьев и др., 2018). В работах отмечено, что в первые годы после ветровала флористический состав на ветровальных комплексах практически не менялся; наблюдалось лишь возрастание видового разнообразия пионерных видов зеленых

мхов, в первую очередь представителей родов *Dicranella* и *Polytrichum*.

В ельнике брусничном к середине второй декады после ветровала на открытых участках между поваленными деревьями преобладали микрогруппировки с участием *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Equisetum sylvaticum* L., *Avenella flexuosa* (L.) Drejer (табл. 1). Напочвенный покров был хорошо развит, хотя и не достигал таких же значений проективного покрытия, как до ветровала. Среднее проективное покрытие мохового и травяно-кустарничкового ярусов до ветровала составляло 60% и 80%, на ветровальных участках – 45% и 65%, соответственно. В напочвенном покрове доминировали лесные кустарнички и мхи. По мере восстановления лесных экосистем проективное покрытие *Avenella flexuosa* уменьшилось по сравнению с более ранними стадиями восстановления. На нарушенных участках (в западинах) доминировала и произрастала отдельными кустиками *Vaccinium vitis-idaea*. Травянистые растения представлены только единичными экземплярами *Carex globularis* L., *Equisetum sylvaticum*. В моховом ярусе были постоянны мхи рода *Polytrichum* и *Sphagnum*, которые произрастали небольшими локусами. На ветровальных участках ельника брусничного на открытых участках с ненарушенным растительным покровом преобладали кустарничково-разнотравно-зеленомошные сообщества, в растительном покрове доминировали *Vaccinium vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus* L., злаковые и зеленые мхи *Pleurozium schreberi* Hedw., *Polytrichum commune* Hedw.

В чернично-сфагновом типе леса на шестнадцатый год после ветровала на открытых участках в травяно-кустарничковом ярусе доминировали *Vaccinium vitis-idaea* и *Avenella flexuosa*, присутствие *Vaccinium myrtillus* было незначительным. В моховом ярусе по-прежнему был постоянен *Pleurozium schreberi*, проективное покрытие сфагновых мхов снижалось.

На участках с западинами вывалов, где происходили сильные изменения, доминировала *Vaccinium vitis-idaea*, которая произрастала отдельными группами. Травяной ярус был развит слабо. В его составе присутствовали *Carex globularis* и *Equisetum sylvaticum*, которые были представлены единичными экземплярами. В моховом ярусе были постоянны мхи рода *Polytrichum* и *Sphagnum*. Однако они были представлены небольшими по площади микрогруппировками.

Свойства почв ветровального комплекса

Согласно классификации почв России (Шишов и др., 2004) и международной базой почв USS Working Group WRB (2015), все изученные здесь почвы были отнесены к подзолам иллювиально-железистым (Podzols). Почвы ненарушенных участков имели мощность до 65 см, в то время профиль почв нарушенных участков (в западинах) был меньше и составлял до 35 см. Почвы имели одинаковую последовательность генетических горизонтов: O-E-BF-B2-BC1-BC2 (табл. 2, рис. 2). Различия в свойствах почв были более заметны между отдельными почвенными горизонтами, чем между лесными почвами ненарушенных и ветровально нарушенных участков (в западинах) в целом. Лесная подстилка (O) в западинах вывалов характеризовалась меньшей мощностью, более низким значением рН, чем подзолистый горизонт, и более высокими значениями содержания углерода (C) и азота (N), биогенных элементов и соотношением C/N. Почвы ненарушенных территорий в верхних горизонтах (O, E) среднекислые, в то время как нарушенных участков (в западинах) – слабокислые. Распределение углерода и азота по профилю почв имело биогенно-аккумулятивный характер: будучи максимально в верхнем горизонте, вглубь почвенной толщи оно резко снижалось. В почвах нарушенных участков (в западинах) содержание углерода в горизонтах почв O и E более высокое (53.30% и 0.97%, соответственно), в то время как в ненарушенных участках – ниже (38.00% и 0.36%, соответственно). Содержание азота в почвах в целом невысокое, что характерно для почв лесных экосистем (Морозова, 1991). Изменение в распределении данного биогенного элемента хорошо проявлялось в минеральных горизонтах – в почвах ненарушенных участках отмечена его аккумуляция в иллювиальном горизонте (до 0.77%), а в нарушенных происходило его равномерное распределение по профилю. При этом показатель направленности трансформации органического вещества (C/N) также хорошо иллюстрирует изменение содержания элементов питания растений: в иллювиальном BF горизонте почв нарушенных участков он намного выше (8.27) по сравнению с ветровальным участком, где не был нарушен напочвенный покров (0.94). Аналогичная тенденция увеличения наблюдается при анализе содержания других биогенных элементов (K, S, P) в верхних горизонтах почв нарушенных участков. Здесь также отмечено увеличение зольности лесных подстилок в 1.8 раза по сравнению с ненарушенным участком.

Таблица 1. Видовой состав и проективное покрытие (%) растительности ельника брусничного и ельника чернично-сфагнового через 16 лет после ветровала в национальном парке «Водлозерский» (Россия)

Table 1. Species composition and projective coverage (%) of the vegetation in the lingonberry spruce forest and blueberry-*Sphagnum* spruce forest 16 years after the windthrow in the Vodlozersky National Park, Russia

Видовой состав	Ельник брусничный		Ельник чернично-сфагновый	
	Участки с нарушенным растительным покровом	Участки с ненарушенным растительным покровом	Участки с нарушенным растительным покровом	Участки с ненарушенным растительным покровом
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	+	+	+	–
<i>Juniperus communis</i> L.	–	–	–	+
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	+	+	+	–
<i>Pinus sylvestris</i> L.	–	–	+	–
<i>Salix caprea</i> L.	+	1	+	–
<i>Salix phylicifolia</i> L.	–	–	+	–
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	3	3	+	10
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	7	30	7	20
<i>Carex globularis</i> L.	3	1	+	–
<i>Carex canescens</i> L.	–	–	+	–
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	–	–	5	10
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drejer	3	10	7	15
<i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	–	–	+	–
<i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	–	–	1	+
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.	1	1	+	–
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.	+	–	1	–
<i>Convallaria majalis</i> L.	–	–	–	–
<i>Gymnocarpium dryopteris</i> (L.) Newman	–	–	3	5
<i>Linnaea borealis</i> L.	–	–	5	–
<i>Lycopodium annotinum</i> L.	–	–	–	+
<i>Maianthemum bifolium</i> (L.) F.W. Schmidt	–	+	+	1
<i>Melampyrum sylvaticum</i> L.	+	–	+	3
<i>Rubus saxatilis</i> L.	–	–	1	1
<i>Solidago virgaurea</i> L.	–	–	1	–
<i>Trientalis europaea</i> L.	–	+	+	–
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	–	–	+	+
<i>Dicranum majus</i> Turner	–	–	+	–
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.	+	–	–	1
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	+	+	–	1
<i>Ditrichum heteromallum</i> (Hedw.) E. Britton	–	1	+	–
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	–	–	+	+
<i>Pleurozium schreberi</i> Hedw.	1	40	30	30
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	25	+	35	20
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	–	–	+	–
<i>Polytrichum strictum</i> Menzies ex Bridel	10	–	10	–
<i>Ptilium crista-castrensis</i> Hedw.	–	–	+	–
<i>Sphagnum angustifolium</i> Jensen ex Russow	5	10	10	–
<i>Sphagnum quinquefarium</i> (Lindb. ex Braithw.) Warnst.	3	3	–	–
<i>Sphagnum fallax</i> H. Klinggr.	–	–	+	–
<i>Sphagnum girgensohnii</i> Russow	–	–	–	5
<i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	+	–	–	10
<i>Sphagnum russowii</i> Warnst.	1	5	1	–
<i>Sciuro-hypnum oedipodium</i> (Mitt.) Ignatov & Huttunen	–	–	–	+

Примечание: «+» – присутствие вида, «–» – отсутствие вида.

Динамика видовой разнообразия афиллофоровых грибов

За годы исследований (2001–2021 гг.) на постоянных пробных площадях было выявлено 83 вида афиллофоровых грибов (Приложение 1). Из других групп грибов, разрушающих древесину, отмечены *Armillaria* sp., *Exidia saccharina* Fr., *Hygrophoropsis aurantiaca* (Wulfen) Maire., *Legaliana badia* (Pers.) Van Vooren и *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kunt. Большинство видов грибов обнаружено на валежных стволах ели (48 видов) и сосны (28 видов), на березе и осине их несколько меньше

– 17 и 12 видов, соответственно. Только на участках ветровала встречали *Botryobasidium laeve* (J. Erikss.) Parmasto, *Calocera cornea* (Batsch.) Fr., *Cinereomyces lindbladii* (Berk.) Jülich, *Crustoderma corneum* (Bourdot & Galzin) Nakasone, *Gloeophyllum protractum* (Fr.) Imazeki, *Hyphodontia alutacea* (Fr.) J. Erikss., *H. pallidula* (Bres.) J. Erikss., *Leucogyrophana mollusca* (Fr.) Pouzar, *Mycoacia livida* (Pers.) Zmitr., *Trametes trogii* Berk. За весь период наблюдений в годы исследований на постоянных пробных площадях отмечены виды афиллофоровых грибов *Antrodia xantha* (Fr.) Ryvarden, *Fomes*

fomentarius (L.) Fr., *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., *Gloeophyllum sepiarium* (Wulfen) P. Karst., *Phellinus viticola* (Schwein.) Donk, *Trametes ochracea* (Pers.) Gilb. & Ryvarden, *Veluticeps abietina* (Pers.) Hjortstam & Telleria.

Только в первый год исследований после ветровала были обнаружены виды *Amphinema byssoides* (Pers.) J. Erikss., *Hermanssonia centrifuga* (P. Karst.) Zmitr., *Phellinus lundelii* Niemelä, *P. nigrolimitatus* (Romell) Bourdot & Galzin, *P. populicola* Niemelä, *P. tremulae* (Bondartsev) Bondartsev & P.N. Borisov, *Pycnoporus cinnabarinus* (Jacq.) P. Karst., *Trametes hirsuta* (Wulfen) Lloyd. Следующую группу видов наблюдали в период через 9–12 лет после ветровала. Это виды грибов

Amylocorticium suaveolens Parmasto, *Botryobasidium isabellinum* (Fr.) D.P. Rogers, *Cabalodontia cretacea* (Romell ex Bourdot & Galzin) Piątek, *Calocera cornea*, *Crustoderma corneum*, *C. dryinum* (Berk. & M.A. Curtis) Parmasto, *Dichomitus squalens* (P. Karst.) D.A. Reid, *Gloeophyllum protractum*, *Hericium cirrhatum* (Pers.) Nikol., *Hyphodontia pallidula*, *Inotus leporinus* (Fr.) Gilb. & Ryvarden, *Mycoacia fuscoatra*(Fr.) Donk, *M. livida*, виды рода *Oligoporus*, *Oxyporus corticola* (Fr.) Ryvarden, *Phellinus laevigatus* (Fr.) Bourdot & Galzin, *P. nigricans* (Fr.) P. Karst., *Phlebia tremellosa* (Schrad.) Nakasone & Burds., *Tomentella radiosa* (P. Karst.) Rick, *Trametes pubescens* (Schumach.) Pilát, *Trametes trogii*, *Xenamatella vaga* (Fr.) Stalpers.

Таблица 2. Химические свойства почв, подверженных ветровальному воздействию на участках с западинами вывалов и на ненарушенных участках ельника брусничного в национальном парке «Водлозерский» (Россия)

Table 2. Chemical properties of soils exposed to wind effects and on the control sites in the cowberry spruce forest in the Vodlozersky National Park, Russia

Горизонт почв	Глубина, см	Показатель	рН вод.	C	N	C/N	К, мг/кг	S	P	ППК
				% а.с.п.				%		%
Почва – подзол иллювиально-железистый										
Участки с нарушенным растительным покровом (западины вывалов)										
О	0–3	M	5.11	53.3	1.13	47.0	5093.6	0.13	0.110	14.97
		m	0.04	4.67	0.02	3.74	227.3	0.06	0.010	1.57
Е	3–6	M	5.16	0.97	0.10	9.46	506.3	0.05	0.040	2.06
		m	0.04	0.06	0.01	1.11	8.1	0.05	0.010	0.07
BF	6–15	M	5.31	1.10	0.13	8.27	747.0	0.06	0.020	3.27
		m	0.02	0.01	0.01	0.35	62.7	0.01	0.010	0.15
B2	15–25	M	5.32	1.15	0.13	8.88	796.0	0.06	0.040	2.90
		m	0.03	0.05	0.01	0.62	11.1	0.01	0.005	0.05
BC1	25–35	M	5.45	1.00	0.07	14.49	404.6	0.06	0.030	3.35
		m	0.08	0.01	0.01	2.09	6.7	0.02	0.010	0.07
BC2	35 и далее	M	5.49	0.70	0.11	6.43	709.6	0.04	0.020	1.22
		m	0.01	0.10	0.02	2.14	18.0	0.01	0.010	0.10
Участки с ненарушенным растительным покровом										
О	0–5	M	4.43	38.0	1.21	31.51	2061.0	0.12	0.120	8.27
		m	0.32	3.72	0.02	0.53	78.1	0.01	0.010	0.35
Е	5–15	M	4.95	0.36	0.07	14.40	356.3	0.03	0.020	2.94
		m	0.06	0.17	0.02	4.35	23.2	0.01	0.010	0.08
BF	15–28	M	5.36	1.10	0.77	0.94	587.6	0.03	0.040	2.63
		m	0.06	0.01	1.07	4.48	14.1	0.01	0.001	0.08
B2	28–42	M	5.30	0.57	0.06	9.03	604.7	0.03	0.030	2.55
		m	0.07	0.06	0.01	1.65	4.9	0.001	0.010	0.09
BC1	42–57	M	5.30	1.23	0.10	14.41	643.7	0.04	0.030	4.12
		m	0.01	0.21	0.06	5.63	5.6	0.02	0.005	0.28
BC2	57–65	M	5.52	0.70	0.09	7.50	571	0.02	0.040	2.19
		m	0.03	0.10	0.01	0.50	19.1	0.001	0.010	0.02

Примечание: а.с.п. – абсолютно сухая почва; M – среднее арифметическое (mean); m – ошибка среднего арифметического (standard error); ППК – потеря при прокаливании.

Таблица 3. Динамика видового разнообразия афиллофоровых грибов на ветровале национального парка «Водлозерский» (Россия)

Table 3. Aphylophoroid fungi diversity of the windthrow in the Vodlozersky National Park, Russia

Показатель	Итого видов грибов на ветровале	Год исследований				
		2001	2009	2012	2019	2021
Количество видов	83	25	35	43	40	26
В Красной книге Республики Карелия (Кузнецов, 2020)	5	–	–	2	2	2
Индикаторные виды	8	7	6	4	3	2
Специализированные виды	13	2	4	5	5	4
На почве	1	–	–	1	1	–

Структура микоценоза меняется с увеличением давности после массового ветровала и продолжительности разложения древесины. Только через 19–21 год после ветровала зарегистрировали виды грибов *Atheliachaete sanguinea* (Fr.) Spirin & Zmitr., *Dichostereum boreale* (Pouzar) Ginns & M.N.L. Lefebvre, *Hyphoderma setigerum* (Fr.) Donk, а также виды рода *Hyphodontia*, *Leucogyrophana mollusca*, *Oligoporus placenta* (Fr.) Gilb. & Ryvar den, *Serpula himantioides* (Fr.) P. Karst., виды родов *Skeletocutis*, *Tubulicrinis* (табл. 3).

Подавляющее большинство выявленных на ветровале афиллофоровых грибов – сапротрофы, являющиеся разрушителями мертвой древесины (валежных стволов, пней, ветвей). Из числа зарегистрированных афиллофоровых грибов к факультативным сапротрофам и патогенам (широко известным возбудителям стволовых и корневых гнилей растущих деревьев) относятся *Phellinus chrysoloma* (Fr.) Donk, *P. nigricans*, *P. pini* (Brot.) Pilát, *P. populicola*, *P. tremulae*, *Stereum sanguinolentum* (Alb. & Schwein.) Fr. Кроме того, один вид развивается на почве.

Из видов, выявленных на ветровальных участках, пять афиллофоровых грибов включены в Красную книгу Республики Карелия (Кузнецов, 2020): *Gloeophyllum protractum*, *Leptoporus mollis* (Pers.) Qué l., *Junghuhnia collabens* (Fr.) Ryvar den, *Oligoporus placenta* и *Skeletocutis stellae* (Pilát) Jean Keller. В первые десять лет после нарушения они не были выявлены – находки сделаны с 2012 по 2021 гг. Кроме того, на исследованных постоянных пробных площадях с ветровалом зарегистрированы 22 индикаторных и специализированных вида, характерных для старовозрастных лесов с минимальным антропогенным воздействием (Андерссон и др., 2009).

Обсуждение

На территории национального парка «Водлозерский», подвергшейся сплошному ветровалу, на долю ельников приходилось 85%, сосняков – 13% и березняков – 2% от общей площади ветровального нарушения. Значительная часть еловых формаций была представлена насаждениями с возрастом основного поколения 190–210 лет, часть из которых относилась к среднеполнотным (66%), а часть (34%) к высокополнотным древостоям. Данная породно-возрастная структура характерна для коренных ельников таежных лесов (Дыренков, 1984; Стороженко, 2021), которые без естественных стихийных воздействий (ветровалов, пожаров) могут существовать в стадии

динамического равновесия довольно длительное время. Это возможно благодаря разновозрастной структуре таких древостоев и их мозаичности, которая формируется при «оконной» динамике развития древостоев, включая два основных компонента: выпадение старовозрастных деревьев и пополнение основной части древесного полога подростом, достигшим пересчетных размеров (McCarthy, 2001; Бобкова и др., 2006; Martin et al., 2020). По оценкам, сделанным на основе анализа космических снимков, потери древесины в результате непосредственного вывала древостоев, а также последующей гибели прилегающих к ветровалу лесных массивов от стволовых вредителей составили до 900 000 м³ на площади 200 км² (Раевский и др., 2010). Тем не менее, сплошные ветровалы в естественном природном цикле нельзя рассматривать только как негативное явление. В темнохвойных лесах после данного нарушения создаются благоприятные условия почвенного и светового питания подростов предварительной и последующей генерации, что способствует непрерывному естественному обновлению и увеличению численности хвойного подростов (Скворцова и др., 1983; Petukhov & Nemchinova, 2015). Наши данные по учету естественного лесовозобновления ели, которого начитывалось в 4–7 раз больше (4300–7000 шт./0.01 км²) через 16 лет после ветровала, чем до нарушения, подтверждают вывод, который делают многие исследователи (например, Мочалов, 2002; Ананьев, Грабовик, 2011), что массовые ветровалы являются «механизмом масштабного обновления таежных лесных экосистем».

Видовое разнообразие напочвенного покрова в пределах одного типа леса может изменяться в той или иной мере в зависимости от особенностей роста древостоев. Так, крупные окна, возникшие на месте вывала деревьев с большим количеством валежа разных стадий разложения, чередуются с сомкнутыми группами елей. Считается, что увеличение разнообразия микроместообитаний на фоне ветровала приводит к возрастанию биологического разнообразия и суммарного числа видов в травяно-кустарничковом и моховом ярусах (Басевич, Дмитриев, 1979). Это подтверждают результаты нашего исследования. На первом этапе формирования ветровальных комплексов биоразнообразие напочвенного покрова возрастало за счет пионерных видов зеленых мхов, предпочитающих нарушенные почвы. В западинах вывалов формируются особые экологические условия, отличающиеся от участков с ненарушенным

растительным покровом, что также показано в работе Thorn et al. (2018). Установлено, что на участках наибольшего природного воздействия сформировалось три типа микрогруппировок: злаковая с *Calamagrostis epigeois* и *Avenella flexuosa* и сфагновая с *Sphagnum angustifolium* Jensen ex Russow и *Polytrichum commune* Hedw. В моховом ярусе отмечали начальные стадии микросукцессий, для которых характерны *Dicranella heteromalla* (Hedw.) Schimp, *Polytrichum commune*. Тип микрогруппировки зависел от местоположения западины: от проточности воды в ней и освещенности. Отсутствие на тот момент конкуренции с деревьями за минеральное питание позволяло произрастать видам, характерным для влажных лесов. Через 16 лет на ветровальном комплексе ельника черничного и брусничного типов леса на открытых ненарушенных участках в растительном покрове доминировали *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, злаковые и *Pleurozium schreberi* Mitten. Развитие напочвенного покрова на обнаженных участках почвы характеризовалось появлением таких мхов как *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid и видов родов *Dicranella* и *Polytrichum*. На открытых участках с ненарушенным растительным покровом, флористический состав после ветровала практически не изменился.

При различных природных нарушениях лесных экосистем почвы испытывают изменение всех уровней ее организации. Характер этих изменений связан как со специфическими свойствами самих почв, так и с компонентами лесных сообществ, находящимися друг с другом в тесной взаимосвязи (Гоголев, Таргульян, 1994; Šamonil et al., 2010; Тонконогов, 2010). Проведенные исследования показали, что после сплошного ветровала наблюдается изменение свойств почв. При этом наиболее выраженные изменения проявляются в зоне максимального ветровального воздействия. В результате вывала деревьев происходит обнажение минеральной толщи, изменение плотности горизонтов. Полученные данные согласуются с результатами других исследований, где отмечена данная особенность почв ветровальных комплексов (Васенев, Просвирина, 1988; Лойко и др., 2013). Поступление большого количества фрагментов лесной подстилки с вывернутых наружу корневых систем хвойных растений создает гетерогенность условий и изменяет кислотно-щелочные свойства почв (Басевич, Дмитриев, 1979; Васенев, Таргульян, 1995). Полученные данные о кислотности верхних горизонтов почв на ветровальных участках

исследуемых объектов согласуются с данными Kulmala et al. (2014), которые также отметили изменение данного показателя в поверхностных горизонтах вблизи мест вывала. В дополнение к этому на кислотность почв вблизи вывалов некоторое влияние может оказывать ежегодный опад возобновившихся здесь лиственных пород, кислотность которого ниже, чем у ели.

Распределение азота по профилю почв нарушенных участков в западинах отличается от такового на ненарушенных участках: отмечено его равномерное распределение без аккумуляции в иллювиальном горизонте. Последнее, как известно (Морозова, 1991), характерно для почв ненарушенных лесных экосистем. Это может свидетельствовать о нарушении баланса азота в почве после ветровала, формировании дисбаланса между поступлением азота с растительным опадом, его минерализации и последующем вымывании (Wasak et al., 2020). В почвах после ветровала отмечали высокое содержание калия, что связано с химизмом поступающего опада (Федоренко, 2000), а также с аккумуляцией его корневыми системами и последующим возвращением с корневым опадом. Деформация биотопа под воздействием ветровала оказывает влияние на почвенную биоту. В этой связи на начальных этапах после нарушения экосистемы возможно изменение микробной трансформации органического вещества почв, изменение биологической активности (Johnson et al., 1990).

Валежные стволы хвойных и лиственных пород, особенно крупномерные, представляют собой важный ресурс. При формировании древесного яруса они способны поддерживать разнообразие видов дереворазрушающих грибов, в том числе полипоровых и кортициоидных грибов (Rajala et al., 2015; Oberle et al., 2020; Yang et al., 2021). Однако видовой состав грибов на участках массового ветровала по сравнению с коренными лесами обеднен в результате комплекса факторов, влияющих на развитие грибов. На участках после ветровала почти не сохранился древесный ярус, который создает затенение и поддерживает влажность субстратов. Кроме этого, большая часть стволов зависли над землей на высоте 1.0 м и более. Поэтому на некоторых стволах даже через 10–15 лет после ветровала не было отмечено плодовых тел грибов. На ветровальных участках ветровальные стволы находятся в первые годы в начальной, далее – в средней стадии разложения (Стороженко и др., 2018). Находки индикаторных видов на ветровале указывают

на то, что до ветровала здесь были коренные малонарушенные леса. На биоразнообразии влияет близость естественных лесов (Coote et al., 2013). Наши результаты согласуются с выводами других исследователей о том, что виды грибов взаимосвязаны со свойствами валежа, породой дерева, размером ствола и стадией разложения (Økland et al., 1996; Müller et al., 2020). Важны также покрытие поверхности ствола растительностью, их контакт с землей (Vanha-Majamaa et al., 2007; Dynesius et al., 2010). Перечисленные факторы на начальных этапах после ветровала не способствуют развитию большого видового разнообразия дереворазрушающих грибов, которые присутствуют в коренных лесах с сомкнутыми кронами.

Заключение

В результате комплексного исследования различных компонентов биоразнообразия на участках, пройденных массовым сплошным ветровалом в НП «Водлозерский», установлено, что восстановление коренных лесов обеспечивается путем непрерывного естественного возобновления. Если до ветровала под пологом имелось от 1000 шт./0.01 км² до 3000 шт./0.01 км² жизнеспособного елового подростка, то в первые годы после ветровала наблюдалось увеличение его численности до 2000–4300 шт./0.01 км². Спустя 16 лет общее количество подростка возросло до 8100–11 700 шт./0.01 км², из которых ель составляла 4300–7000 шт./0.01 км². Этого количества подростка достаточно для формирования в будущем насаждений с преобладанием в составе ели. В целом, спустя 16 лет после сплошного ветровала в формирующемся лесном сообществе биологическое разнообразие в древостое сохраняется и характеризуется присутствием четырех основных лесобразующих пород (ель, сосна, береза, осина).

Флористический состав на ветровальных комплексах первые годы после ветровала практически не менялся, а биоразнообразие напочвенного покрова возрастало за счет пионерных видов зеленых мхов, предпочитающих нарушенные почвы. Начальные стадии характеризовались появлением видов зеленых мхов, в первую очередь представителей родов *Dicranella* и *Polytrichum*. Через 16 лет на ветровальных комплексах исследуемых типов ельников зеленомошной группы на открытых участках с ненарушенным растительным покровом (окнах) в растительном покрове доминировали *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, злаковые и *Pleurozium schreberi*. Развитие

напочвенного покрова на обнаженных участках почвы характеризовалось появлением таких видов зеленых мхов как *Ceratodon purpureus*, мхов рода *Dicranella* и рода *Polytrichum*. На открытых участках с ненарушенным растительным покровом спустя 16 лет после ветровала флористический состав остается неизменным.

Одним из проявлений ветровального воздействия на почву является повреждение верхних горизонтов, механическое вдавливание одних горизонтов в другие, которое происходит в результате падения деревьев. Наличие остатков органогенного горизонта почв (O) на корнях поваленных деревьев хорошо диагностирует данную стадию ветровального восстановления экосистемы, которая и определяет дальнейшее развитие всего фитоценоза, свойства почв. При этом можно предположить, что восстановление лесорастительных свойств почв будет происходить быстрее в более плодородных условиях. В целом, изменение морфологических и физико-химических свойств почв доказывает гетерогенность условий формирования ее плодородия. В этой связи необходимы регулярный мониторинг почв и анализ современного состояния.

В составе афиллофоровых грибов происходит постепенная смена видов. Наибольшее число видов отмечено в период с 12 по 19 лет после ветровала. Видовое разнообразие дереворазрушающих грибов зависит от комплекса условий на ветровальном участке и определяется наличием валежа различной степени разложения. Проведенные исследования существенно дополнили сведения о видовом разнообразии и динамике афиллофоровых грибов в еловых лесах средней тайги на территории НП «Водлозерский».

Полученные данные могут быть использованы для составления прогноза восстановления коренных еловых лесов после катастрофических нарушений в условиях средней тайги. В настоящее время результаты данного исследования особенно актуальны для установления углеродных пулов в различных природных сообществах в связи с глобальными климатическими изменениями.

Благодарности

Исследования выполнены в рамках государственного задания Института леса КарНЦ РАН и Института биологии КарНЦ РАН при финансовой поддержке национального парка «Водлозерский». Химические анализы почв выполнены с использованием оборудования ЦКП «Аналитическая лаборатория» Института леса КарНЦ РАН. Благодарим к.б.н. М.А. Бойчук (Институт биологии КарНЦ РАН, Россия) за консультации при определении видов мхов

и к.б.н. И.В. Ромашкина (Институт леса КарНЦ РАН, Россия) за проведение статистического анализа.

Литература

- Ананьев В.А., Грабовик С.И. 2011. Особенности формирования растительного покрова в среднетаежных коренных ельниках после сплошного ветровала // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. №4(117). С. 58–63.
- Ананьев В.А., Раевский Б.В., Грабовик С.И. 2006. Коренные еловые леса Национального парка «Водлозерский»: структура, динамика и состояние // Водлозерские чтения: Естественнонаучные и гуманитарные основы природоохранной, научной и просветительской деятельности на охраняемых природных территориях Русского Севера. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 88–93.
- Ананьев В.А., Грабовик С.И., Руоколайнен А.В. 2018. Биологическое разнообразие растительности в коренных среднетаежных ельниках НП «Водлозерский» // Биологическое разнообразие лесных экосистем: состояние, сохранение и использование. Гомель: Изд-во Института леса НАН Беларуси. С. 13–16.
- Андерссон Л., Алексеева Н.М., Кузнецова Е.С. 2009. Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Т. 2: Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов. СПб: Типография «Победа». 258 с.
- Анучин Н.П. 1982. Лесная таксация. М.: Лесная промышленность. 552 с.
- Басевич В.Ф., Дмитриев Е.А. 1979. Влияние вывалов деревьев на почвенный покров // Почвоведение. №9. С. 134–142.
- Бобкова К.С., Галенко Э.П., Загирова С.В., Сенькина С.Н., Тужилкина В.В., Машка А.В., Патов А.И., Никонов В.В., Лукина Н.В., Исаева Л.Г. 2006. Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции. СПб.: Наука. 337 с.
- Васенев И.И., Просвирина А.П. 1988. Влияние ветровальных нарушений на почвенный покров // Коренные темнохвойные леса южной тайги: (Резерват «Кологривский лес»). М.: Наука. С. 129–147.
- Васенев И.И., Таргульян В.О. 1995. Ветровал и таежное почвообразование (режимы, процессы, морфогенез почвенных сукцессий). М.: Наука. 247 с.
- Воробьева Л.А. 1998. Химический анализ почв. М.: Издательство МГУ. 272 с.
- Гоголев А.И., Таргульян В.О. 1994. Переходные горизонты почв с глинисто-дифференцированным профилем как результат процессов педогенной дифференциации // Почвоведение. №6. С. 5–14.
- Грабовик С.И., Ананьев В.А. 2008. Структура и формирование растительного покрова в ненарушенных ельниках и после сплошного ветровала // Труды Карельского научного центра РАН. №12. С. 9–13.
- Дыренков С.А. 1984. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука. 176 с.
- Завалишин С.И., Патрушев В.Ю. 2014. Изменения морфологии дерново-подзолистых почв ленточных боров Алтайского края в результате ветровала // Лесной вестник. Т. 18(1). С. 161–164.
- Исаев А.С., Суховольский В.Г., Бузыкин А.И., Овчинникова Т.М. 2008. Сукцессионные процессы в лесных сообществах: модели фазовых переходов // Хвойные бореальной зоны. Т. 25(1–2). С. 9–16.
- Крышень А.М. 2006. Растительные сообщества выруб-бок Карелии. М.: Наука. 262 с.
- Кузнецов О.Л. (ред.). 2020. Красная книга Республики Карелия. Белгород: Константа. 448 с.
- Лойко С.В., Бобровский М.В., Новокрещенных Т.А. 2013. Признаки ветровального морфогенеза в фоновых почвах черновой тайги (на примере Томь-Яйского междуречья) // Вестник Томского государственного университета. Биология. №4(24). С. 20–35.
- Морозова Р.М. 1991. Лесные почвы Карелии. Л.: Наука. 184 с.
- Мочалов С.А. 2002. Глобальное изменение климата и проблемы лесной экологии // Известия Уральского государственного университета. №23. С. 48–53.
- Полевой А.В., Щербаков А.Н., Хумала А.Э., Налдеев Д.Ф. 2006. Вспышка короёда-типографа (*Ips typographus* L.) как одно из последствий массового ветровала в Национальном парке «Водлозерский» // Водлозерские чтения: Естественнонаучные и гуманитарные основы природоохранной, научной и просветительской деятельности на охраняемых природных территориях Русского Севера. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 96–102.
- Предтеченская О.О., Руоколайнен А.В. 2014. Грибы НП «Водлозерский» (Республика Карелия) // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 4. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 76–88.
- Пукинская М.Ю. 2014. К методике изучения естественных нарушений в еловых лесах по дендрохронограммам // Ботанический журнал. Т. 99(6). С. 690–701.
- Раевский Б.В., Тарасенко В.В., Ананьев В.А. 2010. К вопросу о количественной оценке степени повреждения лесов НП «Водлозерский» // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. №2. С. 47–51.
- Руоколайнен А.В., Коткова В.М. 2018. Новые сведения об афиллофоровых грибах (Basidiomycota) Национального парка «Водлозерский» // Труды Карельского научного центра РАН. №8. С. 126–131. DOI: 10.17076/bg745
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф. 1983. Экологическая роль ветровалов. М.: Лесная промышленность. 192 с.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Ханина Л.Г., Смирнов В.Э. 2006. Биоразнообразие и сукцессионный статус старовозрастных темнохвойных лесов Европейской России // Успехи современной биологии. Т. 126(1). С. 27–49.

- Стороженко В.Г. 2021. Сукцессионная динамика коренных разновозрастных ельников Европейской России // Вопросы лесной науки. Т. 4(3). С. 113–133. DOI: 10.31509/2658-607x-202143-89
- Стороженко В.Г., Быков А.В., Бухарева О.А., Петров А.В. 2018. Устойчивость лесов. Теория и практика биогеоценотических исследований. М.: Товарищество научных изданий КМК. 171 с.
- Сукачев В.Н. (ред.) 1966. Программа и методика биогеоценологических исследований. М.: Наука. 366 с.
- Тонконогов В.Д. 2010. Автоморфное почвообразование в тундровой и таежной зонах Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин. М.: Почвенный институт им. В.В. Докучаева. 304 с.
- Уланова Н.Г. 2018. Основные тренды динамики биоразнообразия после природных и антропогенных «катастроф» в ельниках европейской части России // Экология и география растений и растительных сообществ. Екатеринбург: Издательство Уральского университета. С. 968–971.
- Федоренко С.И. 2000. Особенности естественного разложения древесины комплексом ксилофильных сообществ на ветровальниках в южной и средней тайге Среднего Урала // Последствия катастрофического ветровала для лесных экосистем. Екатеринбург. С. 86–93.
- Шишов Л.Л., Тонконогов В.Г., Лебедева И.И., Герасимова М.И. 2004. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена. 342 с.
- Ananyev V.A., Timofeeva V.V., Kryshen A.M., Pekkoev A.N., Kostina E.E., Ruokolainen A.V., Moshnikov S.A., Medvedeva M.V., Polevoy A.V., Humala A.E. 2022. Fire Severity Controls Successional Pathways in a Fire-Affected Spruce Forest in Eastern Fennoscandia // Forests. Vol. 13(11). Article: 1775. DOI: 10.3390/f13111775
- Berglund H., Kuuluvainen T. 2021. Representative boreal forest habitats in northern Europe, and a revised model for ecosystem management and biodiversity conservation // Ambio. Vol. 50(5). P. 1003–1017. DOI: 10.1007/s13280-020-01444-3
- Coote L., Dietzsch A.C., Wilson M.W., Graham C.T., Fuller L., Walsh A.T., Irwin S., Kelly D.L., Mitchell F.J.G., Kelly T.C., O'Halloran J. 2013. Testing indicators of biodiversity for plantation forests // Ecological Indicators. Vol. 32. P. 107–115. DOI: 10.1016/j.ecolind.2013.03.020
- Crișan V.E., Dincă L.C., Oneț A., Bragă C.I., Enescu R.A., Teușdea A.C., Oneț C. 2021. Impact of windthrows disturbance on chemical and biological properties of the forest soils from Romania // Environmental Engineering and Management Journal. Vol. 20(7). P. 1163–1172.
- Dick R.P. 1997. Soil enzyme activities as integrative indicators of soil health // Biological Indicators of Soil Health. Wallingford: CAB International. P. 121–156.
- Dynesius M., Gibb H., Hjältén J. 2010. Surface Covering of Downed Logs: Drivers of a Neglected Process in Dead Wood Ecology // PLoS ONE. Vol. 5(10). Article: e13237. DOI: 10.1371/journal.pone.0013237
- Girard F., De Grandpré L., Ruel J.C. 2014. Partial windthrow as a driving process of forest dynamics in old-growth boreal forests // Canadian Journal of Forest Research. Vol. 44(10). P. 1165–1176. DOI: 10.1139/cjfr-2013-0224
- Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L., Caspari S., Ignatov M.S., Konstantinova N.A., Lockhart N., Papp B., Schröck C., Sim-Sim M., Bell D., Bell N.E., Brom H.H., Bruggeman-Nannenga M.A., Brugués M., Enroth J., Flatberg K.I., Garilleti R., Hedenäs L., Holyoak D.T., Hugonnot V., Kariyawasam I., Köckinger H., Kučera J., Lara F., Porley R.D. 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus // Journal of Bryology. Vol. 42(1). P. 1–116. DOI: 10.1080/03736687.2019.1694329
- Jelonek T., Tomczak A., Pazdrowski W. 2014. Wybrane wskaźniki stabilności drzew w drzewostanach sosnowych narażonych na wiatr // Studia i Materiały Centrum Edukacji Przyrodniczo-Leśnej. Vol. 39B. P. 35–45.
- Johnson D.L., Keller E.A., Rockwell T.K. 1990. Dynamic pedogenesis: new views on some key soil concepts, and a model for interpreting Quaternary soils // Quaternary Research. Vol. 33(3). P. 306–319. DOI: 10.1016/0033-5894(90)90058-S
- Jönsson M.T., Edman M., Jonsson B.G. 2008. Colonization and extinction patterns of wood-decaying fungi in a boreal old-growth *Picea abies* forest // Journal of Ecology. Vol. 96(5). P. 1065–1075. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2008.01411.x
- Junninen K., Similä M., Kouki J., Kotiranta H. 2006. Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia // Ecography. Vol. 29(1). P. 75–83. DOI: 10.1111/j.2005.0906-7590.04358.x
- Kulmala L., Aaltonen H., Berninger F., Kieloaho A.J., Levula J., Bäck J., Hari P., Kolari P., Korhonen F.J., Kulmala M., Nikinmaa E., Pihlatie M., Vesala T., Pumpanen J. 2014. Changes in biogeochemistry and carbon fluxes in a boreal forest after the clear-cutting and partial burning of slash // Agricultural and Forest Meteorology. Vol. 188. P. 33–44. DOI: 10.1016/j.agrformet.2013.12.003
- Lewis M.E. 1991. Windfall disturbance in a piedmont uplands forest // Southeastern Geographer. Vol. 31(1). P. 1–14. DOI: 10.1353/sgo.1991.0004
- Martin M., Girona M.M., Morin H. 2020. Driving factors of conifer regeneration dynamics in eastern Canadian boreal old-growth forests // PLoS ONE. Vol. 15(7). Article: e0230221. DOI: 10.1371/journal.pone.0230221
- McCarthy J. 2001. Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests // Environmental Reviews. Vol. 9(1). P. 1–59. DOI: 10.1139/a00-012
- Müller J., Ulyshen M., Seibold S., Cadotte M., Chao A., Bässler C., Vogel S., Hage J., Weiß I., Baldrian P.,

- Tláškal V., Thorn S. 2020. Primary determinants of communities in deadwood vary among taxa but are regionally consistent // *Oikos*. Vol. 129(10). P. 1579–1588. DOI: 10.1111/oik.07335
- Oberle B., Lee M.R., Myers J.A., Osazuwa-Peters O.L., Spasojevic M.J., Walton M.L., Young D.F., Zanne A.E. 2020. Accurate forest projections require long-term wood decay experiments because plant trait effects change through time // *Global Change Biology*. Vol. 26(2). P. 864–875. DOI: 10.1111/gcb.14873
- Økland B., Bakke A., Hågvar S., Kvamme T. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway // *Biodiversity and Conservation*. Vol. 5(1). P. 75–100. DOI: 10.1007/BF00056293
- Petukhov I.N., Nemchinova A.V. 2015. Windthrows in forests of Kostroma oblast and neighboring lands in 1984–2011 // *Contemporary Problems of Ecology*. Vol. 8(7). P. 901–908. DOI: 10.1134/S1995425515070094
- POWO. 2023. Plants of the World Online. Kew: Royal Botanic Gardens. Available from <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- Rajala T., Tuomivirta T., Pennanen T., Mäkipää R. 2015. Habitat models of wood-inhabiting fungi along a decay gradient of Norway spruce logs // *Fungal Ecology*. Vol. 18. P. 48–55. DOI: 10.1016/j.funeco.2015.08.007
- Ruokolainen A., Shorohova E., Penttilä R., Kotkova V., Kushnevskaya H. 2018. A continuum of dead wood with various habitat elements maintains the diversity of wood-inhabiting fungi in an old-growth boreal forest // *European Journal of Forest Research*. Vol. 137(5). P. 707–718. DOI: 10.1007/s10342-018-1135-y
- Šamonil P., Král K., Hort L. 2010. The role of tree uprooting in soil formation: a critical literature review // *Geoderma*. Vol. 157(3–4). P. 65–79. DOI: 10.1016/j.geoderma.2010.03.018
- Sanginés de Cárcer P., Mederski P.S., Magagnotti N., Spinelli R., Engler B., Seidl R., Eriksson A., Eggers J., Bont L.G., Schweier J. 2021. The Management Response to Wind Disturbances in European Forests // *Current Forestry Reports*. Vol. 7(4). P. 167–180. DOI: 10.1007/s40725-021-00144-9
- Siitonen J., Penttilä R., Kotiranta H. 2001. Coarse woody debris, polyporous fungi and saproxylic insects in an old-growth spruce forest in Vodlozero National Park, Russian Karelia // *Ecological Bulletins*. Vol. 49. P. 231–242.
- Swanson M.E., Franklin J.F., Beschta R.L., Crisafulli C.M., DellaSala D.A., Hutto R.L., Lindenmayer D.B., Swanson F.J. 2011. The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites // *Frontiers in Ecology and the Environment*. Vol. 9(2). P. 117–125. DOI: 10.1890/090157
- Taeroe A., de Koning J.H., Löf M., Tolvanen A., Heiðarsson L., Raulund-Rasmussen K. 2019. Recovery of temperate and boreal forests after windthrow and the impacts of salvage logging. A quantitative review // *Forest Ecology and Management*. Vol. 446. P. 304–316. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.03.048
- Thorn S., Bässler C., Brandl R., Burton P.J., Cahall R., Campbell J.L., Castro J., Choi C.Y., Cobb T., Donato D.C., Durska E., Fontaine J.B., Gauthier S., Hebert C., Hothorn T., Hutto R.L., Lee E.J., Leverkus A.B., Lindenmayer D.B., Obrist M.K., Rost J., Seibold S., Seidl R., Thom D., Waldron K., Wermelinger B., Winter M.B., Zmihorski M., Müller J. 2018. Impacts of salvage logging on biodiversity: a meta-analysis // *Journal of Applied Ecology*. Vol. 55(1). P. 279–289. DOI: 10.1111/1365-2664.12945
- Ulanova N.G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // *Forest Ecology and Management*. Vol. 135(1–3). P. 155–167. DOI: 10.1016/S0378-1127(00)00307-8
- Vanha-Majamaa I., Lilja S., Ryömä R., Kotiaho J.S., Laaka-Lindberg S., Lindberg H., Puttonen P., Tamminen P., Toivanen T., Kuuluvainen T. 2007. Rehabilitating boreal forest structure and species composition in Finland through logging, dead wood creation and fire: the EVO experiment // *Forest Ecology and Management*. Vol. 250(1–2). P. 77–88. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.03.012
- Wasak K., Klimek B., Drewnik M. 2020. Rapid effects of windfall on soil microbial activity and substrate utilization patterns in the forest belt in the Tatra Mountains // *Journal of Soils and Sediments*. Vol. 20(2). P. 801–815. DOI: 10.1007/s11368-019-02439-8
- USS Working Group WRB. 2015. World reference base for soil resources 2014, Update 2015. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Report №106. Rome: FAO. 192 p.
- Yang S., Limpens J., Sterck F.J., Sass-Klaassen U., Cornelissen J.H.C., Hefting M., van Logtestijn R.S.P., Goudzwaard L., Dam N., Dam M., Veerkamp M.T., van den Berg B., Brouwer E., Chang C., Poorter L. 2021. Dead wood diversity promotes fungal diversity // *Oikos*. Vol. 130(12). P. 2202–2216. DOI: 10.1111/oik.08388

References

- Ananyev V.A., Grabovik S.I. 2011. Patterns of plant cover formation in primary mid-taiga spruce forests after the total windthrow. *Proceedings of Petrozavodsk State University* 4(117): 58–63. [In Russian]
- Ananyev V.A., Raevsky B.V., Grabovik S.I. 2006. Primary spruce forests of Vodlozersky National Park: structure, dynamics and state. In: *Vodlozero Readings: Natural Science and Humanitarian Fundamentals of Natural, Scientific, and Educational Activities on Protected Areas of the Russian North*. Petrozavodsk: Karelian Research Centre of RAS. P. 88–93. [In Russian]
- Ananyev V.A., Grabovik S.I., Ruokolainen A.V. 2018. Biological Diversity of Vegetation in the Pristine Middle Taiga Spruce Forests of Vodlozersky National Park. In: *Biological Diversity of Forest Ecosystems: State, Conservation and Use*. Gomel: Forest Institute of the

- National Academy of Sciences of Belarus. P. 13–16. [In Russian]
- Ananyev V.A., Timofeeva V.V., Kryshen A.M., Pekkoev A.N., Kostina E.E., Ruokolainen A.V., Moshnikov S.A., Medvedeva M.V., Polevoy A.V., Humala A.E. 2022. Fire Severity Controls Successional Pathways in a Fire-Affected Spruce Forest in Eastern Fennoscandia. *Forests* 13(11): 1775. DOI: 10.3390/f13111775
- Andersson L., Alekseeva N.M., Kuznetsova E.S. (Eds.) 2009. *Survey of biologically valuable forests in North-West European Russia. Vol. 2: Identification Manual of Species to be Used During Survey at Stand Level*. Saint-Petersburg: Pobeda. 258 p. [In Russian]
- Anuchin N.P. 1982. *Forest Taxation*. Moscow: Lesnaya promyshlennost. 552 p. [In Russian]
- Basevich V.F., Dmitriev E.A. 1979. Influence of windthrow on the soil cover. *Pochvovedenie* 9: 134–142. [In Russian]
- Berglund H., Kuuluvainen T. 2021. Representative boreal forest habitats in northern Europe, and a revised model for ecosystem management and biodiversity conservation. *Ambio* 50(5): 1003–1017. DOI: 10.1007/s13280-020-01444-3
- Bobkova K.S., Galenko E.P., Zagirova S.V., Senkina S.N., Tuzhilkina V.V., Mashika A.V., Patov A.I., Nikonov V.V., Lukina N.V., Isaeva L.G. 2006. *Primary Spruce Forests of the North: Biodiversity, Structure, Functions*. Saint-Petersburg: Nauka. 337 p. [In Russian]
- Coote L., Dietzsch A.C., Wilson M.W., Graham C.T., Fuller L., Walsh A.T., Irwin S., Kelly D.L., Mitchell F.J.G., Kelly T.C., O'Halloran J. 2013. Testing indicators of biodiversity for plantation forests. *Ecological Indicators* 32: 107–115. DOI: 10.1016/j.ecolind.2013.03.020
- Crișan V.E., Dincă L.C., Oneț A., Bragă C.I., Enescu R.A., Teușdea A.C., Oneț C. 2021. Impact of windthrows disturbance on chemical and biological properties of the forest soils from Romania. *Environmental Engineering and Management Journal* 20(7): 1163–1172.
- Dick R.P. 1997. Soil enzyme activities as integrative indicators of soil health. In: *Biological Indicators of Soil Health*. Wellingford: CAB International. P. 121–156.
- Dynesius M., Gibb H., Hjältén J. 2010. Surface Covering of Downed Logs: Drivers of a Neglected Process in Dead Wood Ecology. *PLoS ONE* 5(10): e13237. DOI: 10.1371/journal.pone.0013237
- Dyrenkov S.A. 1984. *Structure and dynamics of boreal spruce forests*. Leningrad: Nauka. 176 p. [In Russian]
- Fedorenko S.I. 2000. Features natural decomposition of wood by a complex of xylophilic communities on windthrow in the southern and middle taiga of Middle Urals. In: *The Consequences of Catastrophic Windthrows in Forest Ecosystems*. Ekaterinburg. P. 86–93. [In Russian]
- Girard F., De Grandpré L., Ruel J.C. 2014. Partial windthrow as a driving process of forest dynamics in old-growth boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 44(10): 1165–1176. DOI: 10.1139/cjfr-2013-0224
- Gogolev A.I., Targulyan V.O. 1994. Transitional horizons of soils with argillaceous-differentiated profile as a result of pedogenic differentiation. *Eurasian Soil Science* 6: 5–14. [In Russian]
- Grabovik S.I., Ananyev V.A. 2008. Structure and formation of the plant cover in undisturbed and totally wind-thrown spruce forests. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences* 12: 9–13. [In Russian]
- Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L., Caspari S., Ignatov M.S., Konstantinova N.A., Lockhart N., Papp B., Schröck C., Sim-Sim M., Bell D., Bell N.E., Brom H.H., Bruggeman-Nannenga M.A., Brugués M., Enroth J., Flatberg K.I., Garilleti R., Hedenäs L., Holyoak D.T., Hugonnot V., Kariyawasam I., Köckinger H., Kučera J., Lara F., Porley R.D. 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. *Journal of Bryology* 42(1): 1–116. DOI: 10.1080/03736687.2019.1694329
- Isaev A.S., Sukhovolsky V.G., Buzykin A.I., Ovchinnikova T.M. 2008. Successional processes in forest communities: models of phase transitions. *Coniferous of the Boreal Zone* 25(1–2): 9–15. [In Russian]
- Jelonek T., Tomczak A., Pazdrowski W. 2014. Wybrane wskaźniki stabilności drzew w drzewostanach sosnowych narażonych na wiatr. *Studia i Materiały Centrum Edukacji Przyrodniczo-Leśnej* 39B: 35–45.
- Johnson D.L., Keller E.A., Rockwell T.K. 1990. Dynamic pedogenesis: new views on some key soil concepts, and a model for interpreting Quaternary soils. *Quaternary Research* 33(3): 306–319. DOI: 10.1016/0033-5894(90)90058-S
- Jönsson M.T., Edman M., Jonsson B.G. 2008. Colonization and extinction patterns of wood-decaying fungi in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Ecology* 96(5): 1065–1075. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2008.01411.x
- Junninen K., Similä M., Kouki J., Kotiranta H. 2006. Assemblages of wood-inhabiting fungi along the gradients of succession and naturalness in boreal pine-dominated forests in Fennoscandia. *Ecography* 29(1): 75–83. DOI: 10.1111/j.2005.0906-7590.04358.x
- Kryshen A.M. 2006. *Plant communities in Karelian logged areas*. Moscow: Nauka. 262 p. [In Russian]
- Kulmala L., Aaltonen H., Berninger F., Kieloaho A.J., Levula J., Bäck J., Hari P., Kolari P., Korhonen F.J., Kulmala M., Nikinmaa E., Pihlatie M., Vesala T., Pumpanen J. 2014. Changes in biogeochemistry and carbon fluxes in a boreal forest after the clear-cutting and partial burning of slash. *Agricultural and Forest Meteorology* 188: 33–44. DOI: 10.1016/j.agrformet.2013.12.003
- Kuznetsov O.L. (Ed.). 2020. *Red Data Book of the Republic of Karelia*. Belgorod: Konstant. 448 p. [In Russian]
- Lewis M.E. 1991. Windfall disturbance in a piedmont uplands forest. *Southeastern Geographer* 31(1): 1–14. DOI: 10.1353/sgo.1991.0004
- Loyko S.V., Bobrovsky M.V., Novokreshchennykh T.A. 2013. Indications of windfall morphogenesis in soils in the blackish taiga (by the example of the interfluvium between the Tom' and the Yaysk rivers). *Tomsk State University Journal of Biology* 4(24): 20–35. [In Russian]

- Martin M., Girona M.M., Morin H. 2020. Driving factors of conifer regeneration dynamics in eastern Canadian boreal old-growth forests. *PLoS ONE* 15(7): e0230221. DOI: 10.1371/journal.pone.0230221
- McCarthy J. 2001. Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests. *Environmental Reviews* 9(1): 1–59. DOI: 10.1139/a00-012
- Mochalov S.A. 2022. Global climate change and forest ecology problems. *Izvestia. Ural Federal University Journal* 23: 48–53. [In Russian]
- Morozova R.M. 1991. *Forest soils in Karelia*. Leningrad: Nauka. 184 p. [In Russian]
- Müller J., Ulyshen M., Seibold S., Cadotte M., Chao A., Bässler C., Vogel S., Hagge J., Weiß I., Baldrian P., Tláškal V., Thorn S. 2020. Primary determinants of communities in deadwood vary among taxa but are regionally consistent. *Oikos* 129(10): 1579–1588. DOI: 10.1111/oik.07335
- Oberle B., Lee M.R., Myers J.A., Osazuwa-Peters O.L., Spasojevic M.J., Walton M.L., Young D.F., Zanne A.E. 2020. Accurate forest projections require long-term wood decay experiments because plant trait effects change through time. *Global Change Biology* 26(2): 864–875. DOI: 10.1111/gcb.14873
- Økland B., Bakke A., Hågvær S., Kvamme T. 1996. What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity and Conservation* 5(1): 75–100. DOI: 10.1007/BF00056293
- Petukhov I.N., Nemchinova A.V. 2015. Windthrows in forests of Kostroma oblast and neighboring lands in 1984–2011. *Contemporary Problems of Ecology* 8(7): 901–908. DOI: 10.1134/S1995425515070094
- Polevoi A.V., Shcherbakov A.N., Humala A.E., Naldeen D.F. 2006. An Outbreak of the bark beetle (*Ips typographus* L.) as one of the consequences of a massive windblow in the Vodlozersky National Park. In: *Vodlozero Readings: Natural Science and Humanitarian Fundamentals of Natural, Scientific, and Educational Activities on Protected Areas of the Russian North*. Petrozavodsk: Karelian Research Centre of RAS. P. 96–102. [In Russian]
- POWO. 2023. *Plants of the World Online*. Kew: Royal Botanic Gardens. Available from <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
- Predtechenskaya O.O., Ruokolainen A.V. 2014. Fungi of the National Park «Vodlozersky» (Republic of Karelia). In: *Fungal communities of forest ecosystems*. Vol. 4. Moscow; Petrozavodsk: Karelian Research Centre of RAS. P. 76–88. [In Russian]
- Pukinskaya M.Yu. 2014. On the Methods of Studying Natural Disturbances in Spruce Forests by Dendrochronograms. *Botanicheskii Zhurnal* 99(6): 690–701. [In Russian]
- Raevsky B.V., Tarasenko V.V., Ananyev V.A. 2010. Quantitative assessment of disturbance rate in the forests of Vodlozersky National Park. *Proceedings of Petrozavodsk State University* 2: 47–51. [In Russian]
- Rajala T., Tuomivirta T., Pennanen T., Mäkipää R. 2015. Habitat models of wood-inhabiting fungi along a decay gradient of Norway spruce logs. *Fungal Ecology* 18: 48–55. DOI: 10.1016/j.funeco.2015.08.007
- Ruokolainen A.V., Kotkova V.M. 2018. New data on aphylloporoid fungi (Basidiomycota) of the Vodlozersky National Park. *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences* 8: 126–131. DOI: 10.17076/bg745 [In Russian]
- Ruokolainen A., Shorohova E., Penttilä R., Kotkova V., Kushnevskaia H. 2018. A continuum of dead wood with various habitat elements maintains the diversity of wood-inhabiting fungi in an old-growth boreal forest. *European Journal of Forest Research* 137(5): 707–718. DOI: 10.1007/s10342-018-1135-y
- Šamonil P., Král K., Hort L. 2010. The role of tree uprooting in soil formation: a critical literature review. *Geoderma* 157(3–4): 65–79. DOI: 10.1016/j.geoderma.2010.03.018
- Sanginés de Cárcer P., Mederski P.S., Magagnotti N., Spinelli R., Engler B., Seidl R., Eriksson A., Eggers J., Bont L.G., Schweier J. 2021. The Management Response to Wind Disturbances in European Forests. *Current Forestry Reports* 7(4): 167–180. DOI: 10.1007/s40725-021-00144-9
- Shishov L.L., Tolstonogov V.G., Lebedeva I.I., Gerasimova M.I. 2004. *Classification and diagnostics of Russian soils*. Smolensk: Ojkumena. 342 p. [In Russian]
- Siitonen J., Penttilä R., Kotiranta H. 2001. Coarse woody debris, polyporous fungi and saproxylic insects in an old-growth spruce forest in Vodlozero National Park, Russian Karelia. *Ecological Bulletins* 49: 231–242.
- Skvortsova E.B., Ulanova N.G., Basevich V.F. 1983. *Ecological role of windfalls*. Moscow: Lesnaya promyshlennost. 192 p. [In Russian]
- Smirnova O.V., Bobrovsky M.V., Khanina L.G., Smirnov V.E. 2006. Succession status of old dark coniferous forests of European Russia. *Advances of Current Biology* 126(1): 26–48. [In Russian]
- Storozhenko V.G. 2021. Succession dynamics of native spruce forests of different ages in European Russia. *Forest Science Issues* 4(3): 113–133. DOI: 10.31509/2658-607x-202143-89 [In Russian]
- Storozhenko V.G., Bykov A.V., Bukhareva O.A., Petrov A.V. 2018. *Forest sustainability. Theory and practice of biogeocenotic research*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 171 p. [In Russian]
- Sukachev V.N. (Ed.) 1966. *Program and Methodology of Biogeocenological Research*. Moscow: Nauka. 366 p. [In Russian]
- Swanson M.E., Franklin J.F., Beschta R.L., Crisafulli C.M., DellaSala D.A., Hutto R.L., Lindenmayer D.B., Swanson F.J. 2011. The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9(2): 117–125. DOI: 10.1890/090157
- Taerøe A., de Koning J.H., Löf M., Tolvanen A., Heiðarsson L., Raulund-Rasmussen K. 2019. Recovery of temperate and boreal forests after windthrow and the impacts of salvage logging. A quantitative review. *Forest Ecology and Management*. 446: 304–316. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.03.048
- Thorn S., Bässler C., Brandl R., Burton P.J., Cahall R., Campbell J.L., Castro J., Choi C.Y., Cobb T., Donato D.C., Durska

E., Fontaine J.B., Gauthier S., Hebert C., Hothorn T., Hutto R.L., Lee E.J., Leverkus A.B., Lindenmayer D.B., Obrist M.K., Rost J., Seibold S., Seidl R., Thom D., Waldron K., Wermelinger B., Winter M.B., Zmihorski M., Müller J. 2018. Impacts of salvage logging on biodiversity: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 55(1): 279–289. DOI: 10.1111/1365-2664.12945

Tonkonogov V.D. 2010. *Automorphic soil formation in tundra and taiga zones of the East European and West Siberian Plains*. Moscow: Dokuchaev Soil Institute. 304 p. [In Russian]

Ulanova N.G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management* 135(1–3): 155–167. DOI: 10.1016/S0378-1127(00)00307-8

Ulanova N.G. 2018. Main Trends of biodiversity dynamics after natural and anthropogenic «catastrophes» in spruce forests of the European Part of Russia. In: *Ecology and geography of plants and plant communities*. Ekaterinburg: Ural State University. P. 968–971. [In Russian]

USS Working Group WRB. 2015. *World reference base for soil resources 2014, Update 2015. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps*. World Soil Resources Report №106. Rome: FAO. 192 p.

Vanha-Majamaa I., Lilja S., Ryömä R., Kotiaho J.S., Laaka-Lindberg S., Lindberg H., Puttonen P., Tamminen P., Toivanen T., Kuuluvainen T. 2007. Rehabilitating boreal forest structure and species composition in Finland through logging, dead wood creation and fire: the EVO experiment. *Forest Ecology and Management* 250(1–2): 77–88. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.03.012

Vasenev I.I., Prosvirina A.P. 1988. Influence of Windthrow Disturbances on the Soil Cover. In: *Indigenous dark coniferous forests of the southern taiga: (Refuge «Kologrivsky Forest»)*. Moscow: Nauka. P. 129–147. [In Russian]

Vasenev I.I., Targulyan V.O. 1995. *Windthrow and taiga soil formation (regimes, processes, morphogenesis of soil successions)*. Moscow: Nauka. 247 p. [In Russian]

Vorobyeva L.A. 1998. *Chemical Analysis of Soils*. Moscow: Moscow State University. 272 p.

Wasak K., Klimek B., Drewnik M. 2020. Rapid effects of windfall on soil microbial activity and substrate utilization patterns in the forest belt in the Tatra Mountains. *Journal of Soils and Sediments* 20(2): 801–815. DOI: 10.1007/s11368-019-02439-8

Yang S., Limpens J., Sterck F.J., Sass-Klaassen U., Cornelissen J.H.C., Hefting M., van Logtestijn R.S.P., Goudzwaard L., Dam N., Dam M., Veerkamp M.T., van den Berg B., Brouwer E., Chang C., Poorter L. 2021. Dead wood diversity promotes fungal diversity. *Oikos* 130(12): 2202–2216. DOI: 10.1111/oik.08388

Zavalishin S.I., Patrushev V.Yu. Changes in morphology of the sod-podzolic soils belt election in Altaisky Krai as a result of windfall. *Forestry Bulletin* 18(1): 161–164. [In Russian]

Приложение 1. Видовое разнообразие афиллофоровых грибов на ветровале в национальном парке «Водлозерский» (Россия). **Appendix 1.** Diversity of aphylloroid fungi on the windthrow-impacted area in the Vodlozersky National Park, Russia.

Название гриба	Субстрат	Год исследований				
		2001	2009	2012	2019	2021
<i>Amphinema byssoides</i> (Pers.) J. Erikss.	Б, Е, С	+	+	+	–	+
<i>Amylocorticium suaveolens</i> Parmasto	Е	–	–	+	–	–
** <i>Amylocystis lapponica</i> (Romell) Bondartsev & Singer	Е	+	+	+	+	–
<i>Antrodia serialis</i> (Fr.) Donk	Е, С	+	+	+	+	–
<i>Antrodia sinuosa</i> (Fr.) P. Karst.	Е, С	–	+	+	–	+
<i>Antrodia xantha</i> (Fr.) Ryvarde	Е, С	+	+	+	+	+
<i>Atheliachaete sanguinea</i> (Fr.) Spirin & Zmitr.	Е, С	–	–	–	+	+
<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst.	Ос	–	–	–	+	–
<i>Botryobasidium isabellinum</i> (Fr.) D.P. Rogers	Е	–	+	+	–	–
<i>Botryobasidium laeve</i> (J. Erikss.) Parmasto	Е	–	+	+	+	–
** <i>Cabalodontia cretacea</i> (Romell ex Bourdot & Galzin) Piątek	С	–	+	–	–	–
<i>Calocera cornea</i> (Batsch.) Fr.	С	–	–	+	+	–
<i>Cerioporus leptcephalus</i> (Jacq.) Zmitr.	Ос	–	+	+	+	–
** <i>Chaetodermella luna</i> (Romell ex D. P. Rogers & H. S. Jacks.) Rauschert	С	–	+	+	–	+
<i>Cinereomyces lindbladii</i> (Berk.) Jülich	Е	–	+	+	+	+
<i>Coniophora arida</i> (Fr.) P. Karst.	Б, Е, Ос	+	+	+	–	–
<i>Coniophora olivacea</i> (Fr.) P. Karst.	Е, С	–	+	+	+	–
** <i>Crustoderma corneum</i> (Bourdot & Galzin) Nakasone	С	–	+	–	–	–
** <i>Crustoderma dryinum</i> (Berk. & M.A. Curtis) Parmasto	Е	–	–	+	+	+
<i>Dichomitus squalens</i> (P. Karst.) D.A. Reid	Е, С	–	+	+	+	–
* <i>Dichostereum boreale</i> (Pouzar) Ginns & M.N.L. Lefebvre	Е, С	–	–	–	+	+
<i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr.	Б	+	+	+	+	+
<i>Fomitopsis betulina</i> (Bull.) B.K. Cui, M.L. Han & Y.C. Dai	Б	+	+	+	+	–
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.) P. Karst.	Б, Е	+	+	+	+	+
* <i>Fomitopsis rosea</i> (Alb. & Schwein.) P. Karst.	Е	+	+	+	+	–
** <i>Gloeophyllum protractum</i> (Fr.) Imazeki	С	–	–	+	+	–

Название гриба	Субстрат	Год исследований				
		2001	2009	2012	2019	2021
<i>Gloeophyllum sepiarium</i> (Wulfen) P. Karst.	Е	+	+	+	+	+
<i>Hericium cirrhatum</i> (Pers.) Nikol.	Б, Ос	–	–	+	–	–
* <i>Hermanssonia centrifuga</i> (P. Karst.) Zmitr.	Е	+	–	–	–	–
<i>Hyphoderma setigerum</i> (Fr.) Donk	Е, С	–	–	–	+	–
<i>Hyphodontia alutacea</i> (Fr.) J. Erikss.	хв.	–	–	–	+	+
<i>Hyphodontia alutaria</i> (Burt) J. Erikss.	хв.	–	–	–	+	–
<i>Hyphodontia aspera</i> (Fr.) J. Erikss.	Е	–	–	–	+	–
<i>Hyphodontia breviseta</i> (P. Karst.) J. Erikss.	Е, С	–	–	–	+	–
<i>Hyphodontia pallidula</i> (Bres.) J. Erikss.	Е	–	–	+	–	–
** <i>Inonotus leporinus</i> (Fr.) Gilb. & Ryvarden	Е	–	+	–	–	–
** <i>Junghuhnia collabens</i> (Fr.) Ryvarden	Е, С	–	–	–	–	+
** <i>Leptoporus mollis</i> (Pers.) Quél.	Е, С	–	–	+	–	+
<i>Leucogyrophana mollusca</i> (Fr.) Pouzar	С	–	–	–	+	–
<i>Mycoacia fuscoatra</i> (Fr.) Donk	Ос	–	–	+	–	–
<i>Mycoacia livida</i> (Pers.) Zmitr.	Е	–	–	+	–	–
<i>Oligoporus fragilis</i> (Fr.) Gilb. & Ryvarden	Е	–	–	+	–	–
** <i>Oligoporus guttulatus</i> (Sacc.) Gilb. & Ryvarden	Е	–	–	+	–	–
** <i>Oligoporus placenta</i> (Fr.) Gilb. & Ryvarden	Е, С	–	–	–	+	–
<i>Oligoporus tephroleucus</i> (Fr.) Gilb. & Ryvarden	Б, Е	–	–	+	–	–
<i>Oxyporus corticola</i> (Fr.) Ryvarden	Б, Ос	–	–	+	–	–
* <i>Phellinus chrysoloma</i> (Fr.) Donk	Е	+	+	+	+	–
* <i>Phellinus ferrugineofuscus</i> (P. Karst.) Bourdot & Galzin	Е	+	+	–	–	–
<i>Phellinus laevigatus</i> (Fr.) Bourdot & Galzin	Б		+	–	–	–
<i>Phellinus lundelii</i> Niemelä	Б	+		–	–	–
<i>Phellinus nigricans</i> (Fr.) P. Karst.	Б		+	–	–	–
** <i>Phellinus nigrolimitatus</i> (Romell) Bourdot & Galzin	Е	+	–	–	–	–
<i>Phellinus pini</i> (Brot.) Pilát	С	–	–	+	–	–
* <i>Phellinus populicola</i> Niemelä	Ос	+	–	–	–	–
<i>Phellinus tremulae</i> (Bondartsev) Bondartsev & P.N. Borisov	Ос	+	–	–	–	–
* <i>Phellinus viticola</i> (Schwein.) Donk	Е, С	+	+	+	+	+
<i>Phlebia tremellosa</i> (Schrad.) Nakasone & Burds.	Б	–	+	–	–	–
<i>Piloderma bicolor</i> (Peck) Jülich	С	–	–	–	–	+
* <i>Pycnoporellus fulgens</i> (Fr.) Donk	Е	+	+	+	–	–
<i>Pycnoporus cinnabarinus</i> (Jacq.) P. Karst.	Б	+	–	–	–	–
<i>Resinicium bicolor</i> (Alb. & Schwein.) Parmasto	хв.	–	–	–	–	+
<i>Scytinostroma odoratum</i> (Fr.) Donk	С	–	–	–	–	+
* <i>Serpula himantioides</i> (Fr.) P. Karst.	хв.	–	–	–	–	+
<i>Skeletocutis brevispora</i> Niemelä	С	–	–	–	–	+
** <i>Skeletocutis stellae</i> (Pilát) Jean Keller	Е	–	–	–	+	–
<i>Skvortzovia furfuracea</i> (Bres.) G. Gruhn & Hallenberg	Е, С	–	+	–	+	+
<i>Stereum sanguinolentum</i> (Alb. & Schwein.) Fr.	Е	+	–	–	–	–
<i>Thelephora terrestris</i> Ehrh. ex Fr.	П	–	–	+	+	–
<i>Tomentella radiosa</i> (P. Karst.) Rick	Е	–	+	+	–	–
<i>Trametes hirsuta</i> (Wulfen) Lloyd	Б, Ос	+	–	+	–	–
<i>Trametes ochracea</i> (Pers.) Gilb. & Ryvarden	Б, Ос	+	+	+	+	+
<i>Trametes pubescens</i> (Schumach.) Pilát	Б, Ос	–	+	+	–	–
<i>Trametes trogii</i> Berk.	Ос	–	–	+	–	–
<i>Trichaptum abietinum</i> (Pers ex J.F. Gmel.) Ryvarden	Е	+	+	+	+	–
<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i> (Ehrenb.) Ryvarden	Е	–	–	–	+	–
<i>Trichaptum laricinum</i> (P. Karst.) Ryvarden	Е, С	–	–	+	–	+
<i>Trichaptum bifforme</i> (Fr.) Ryvarden	Б	+	–	+	+	–
<i>Tubulicrinis borealis</i> J. Erikss.	Е	–	–	–	+	–
<i>Tubulicrinis calothrix</i> (Pat.) Donk	С	–	–	–	–	+
<i>Tubulicrinis glebulosus</i> (Fr.) Donk	Е	–	–	–	+	–
<i>Tubulicrinis subulatus</i> (Bourdot & Galzin) Donk	Е, С	–	–	–	+	+
<i>Veluticeps abietina</i> (Pers.) Hjortstam & Telleria	Е	+	+	+	+	+
<i>Xenasmatella vaga</i> (Fr.) Stalpers	Е	–	+	–	–	–

Примечание: Субстрат: Б – *Betula* sp., Е – *Picea abies* (L.) H. Karst., Ос – *Populus tremula* L., П – почва, С – *Pinus sylvestris* L., листв. – валеж лиственной породы, хв. – валеж хвойной породы; * – индикаторный вид, ** – специализированный вид (Андерссон и др., 2009); «+» – присутствие вида, «–» – отсутствие вида.

BIODIVERSITY DYNAMICS IN PRIMARY MID-TAIGA SPRUCE FORESTS AFTER TOTAL WINDTHROW IN THE VODLOZERSKY NATIONAL PARK, RUSSIA

Vladimir A. Ananyev¹ , Alexey N. Pekkoev¹ , Svetlana I. Grabovik² ,
Sergey A. Moshnikov¹ , Maria V. Medvedeva^{1,*} , Anna V. Ruokolainen¹ ,
Varvara M. Kolesnikova³ , Victoria V. Grabeklis³ 

¹Forest Research Institute of the Karelian Research Center of RAS, Russia

*e-mail: mariamed@mail.ru

²Institute of Biology of the Karelian Research Center of RAS, Russia

³Lomonosov Moscow State University, Russia

In windthrow-affected areas, the research of biota is of high relevance taking into account the lack of knowledge about the dynamics of their flora, soil properties, and tree stand regeneration. An important task is to study the mechanisms of the natural dynamics of plant communities after major disturbances in large boreal forests. This paper was aimed to investigate the effects of a total windthrow event on the dynamics of biodiversity in pristine mid-boreal spruce (*Picea abies*) forests. The study was carried out in the Vodlozersky National Park (Northwest Russia: Arkhangelsk Region and Republic of Karelia), situated in the northern and middle taiga subzones. A series of permanent sample plots was established in an area affected by massive windthrow in 2000. The windthrow consequences of the forest communities have been studied, starting from the year of the event (2000) at 2–5-year intervals. A soil survey has been conducted in 2016. Windthrown trees, situated in the sample plots, were counted by species and diameter classes. Natural regeneration was estimated in subplots with a division to height cohorts and vitality status. Geobotanical relevé sampling of the ground vegetation has been conducted in 1 × 1-m permanent plots. Aphyllorphoroid fungi (Basidiomycota) were counted by fruit bodies. Main soil pits and partial pits were dug. The morphological description of soils was produced in both undisturbed and disturbed sites in the study area. Obtained data, covering 20 years of surveys of various components of the forest plant communities (tree stand, advance regeneration, ground vegetation, wood-destroying fungi, soils), were analysed. We found that 16–20 years after the windthrow event the species and age structure of the tree stand has been considerably changed due to the forest stand rejuvenation. Post-windthrow regeneration of coniferous species in the true-moss group of forests has been successfully going on. By the end of the second decade after the windthrow event, cowberry spruce forests contained 4300 individuals/0.01 km² of viable spruce regeneration, including 1500 individuals/0.01 km² belonging to the large size category of spruce trees. In the bilberry-*Sphagnum*-type forest, spruce regeneration amounted to 8700 individuals/0.01 km², including 2200 individuals/0.01 km² belonging to the large size category of spruce trees. This amount is sufficient to ensure the development of spruce-dominated communities in the future. Since the forest ecosystems were recovering after the windthrow, the biodiversity of changed, that was reflected in an increase in the species composition of the ground vegetation and fungal communities. Over the study period (2001–2021), surveys of the sample plots demonstrated 83 aphyllorphoroid fungi species, including five species included in the Red Data Book of the Republic of Karelia, as well as 22 taxa, considered old-growth forest indicator- and specialist species. The number of wood-destroying fungi species was the highest in the period from the 12th to the 19th post-windthrow years. The changes in soil properties on windthrow-affected sites were more explicit in the upper horizons: soil acidity decreased; both potassium and carbon content increased; nitrogen distribution across horizons became more even. An increase in the carbon-nitrogen ratio was detected in the E and BF horizons. The obtained data can be used for predicting the regeneration of pristine mid-boreal spruce forests affected by catastrophic disturbances.

Key words: aphyllorphoroid fungi, boreal forests, catastrophic disturbance, ground vegetation, monitoring, natural regeneration, Republic of Karelia, soil