

УДК 631.48:574.4

## ВЛИЯНИЕ КАТАСТРОФИЧЕСКОГО ВЕТРОВАЛА 2006 ГОДА НА СТРУКТУРУ И СОСТАВ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЗАПОВЕДНИКА “КАЛУЖСКИЕ ЗАСЕКИ”

© 2020 г. М. В. Бобровский<sup>а</sup>, \*, М. Н. Стаменов<sup>а</sup>

<sup>а</sup>Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки “Федеральный исследовательский центр “Пушчинский научный центр биологических исследований Российской академии наук”, ул. Институтская, д. 2, к. 2, Пушкино, Московская обл., 142290 Россия

\*E-mail: maxim.bobrovsky@gmail.com

Поступила в редакцию 10.07.2018 г.

После доработки 11.10.2018 г.

Принята к публикации 06.06.2020 г.

По данным космических снимков и наземного картирования создана карта катастрофического ветровала 2006 г. на территории Южного участка Государственного природного заповедника “Калужские засеки”. Площадь ветровала составляет 285 га, он состоит из 291 участка размером от 0.04 до 51 га. Основная часть ветровала приходится на территорию бывшего Ягодненского лесничества (3.7% от площади). Анализ площадей повреждения ветровалом лесов разного состава и возраста показал, что в наибольшей степени пострадали средневозрастные и приспевающие осинники и березняки, а в наименьшей – старовозрастные и перестойные дубравы. Сравнительный анализ числа стоящих деревьев (сломанных ураганом и единичных живых) и числа вывалов на трансектах в пределах пробных площадей показал примерно равное соотношение случаев ветролома и ветровала. Доля площади, занятой буграми и западинами ветровальных почвенных комплексов на исследованных пробных площадях, составляет от 6 до 25%. Площадь валежа на большинстве пробных площадей в несколько раз превышает площадь ветровальных почвенных комплексов и составляет от 17 до 32%. Средний запас валежа на изученных ПП через четыре года после ветровала варьировал от 198 до 463 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>, в среднем составляя 344 ± 47 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>. Численность подроста на участках массового ветровала варьировала от 9 до 17.3 тыс. шт. га<sup>-1</sup>. Основными доминантами подроста являлись осина (*Populus tremula*) и липа мелколистная (*Tilia cordata*), значительно участие ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*), вяза шершавого (*Ulmus glabra*), кленов остролистного (*Acer platanooides*) и полевого (*A. campestre*); единично возобновление дуба черешчатого (*Quercus robur*), березы бородавчатой (*Betula pendula*), ели обыкновенной (*Picea abies*).

*Ключевые слова:* катастрофический ветровал, широколиственные леса, сукцессия, динамика растительности, ветролом, валеж.

DOI: 10.31857/S0024114820050022

Несмотря на давнюю историю изучения, феномен ветровала деревьев находится в центре внимания исследователей. Такое положение определяется разнообразием экологических функций ветровала, его важной ролью в динамике лесных экосистем. Ветровал деревьев рассматривают как основной механизм реализации *gap*-динамики (динамики окон возобновления) в лесных биогеоценозах (Remmert, 1991). Обширная литература посвящена механизмам ветровала (Canham, Loucks, 1984; Schaetzl et al., 1989; Nolet, Béland, 2017), изменениям растительного покрова при ветровале (Veblen et al., 2001; Rich et al., 2007; Petukhov, Nemchinova, 2015), роли ветровала в динамике биогеоценозов (Скворцова и др., 1983; Mocalov, Lässig,

2002; Kuuluvainen, Kalmari, 2003; Motta et al., 2006; Rumbaitis del Rio, 2006; Simon et al., 2011; Cuchta et al., 2012; Girard et al., 2014; Götmark, Kiffer, 2014; Schafer et al., 2014; Renčo, Čerevková, 2017). Ветровал деревьев, приводящий к формированию ветровальных почвенных комплексов (ВПК), играет также ключевую роль в формировании профилей лесных почв и мозаичности почвенного покрова (Дмитриев и др., 1978; Скворцова и др., 1983; Schaetzl et al., 1989; Васнев, Таргульян, 1995; Пономаренко, 1999; Clinton, Baker, 2000; Lüscher, 2002; Kooch et al., 2015; Valtera, Schaetzl, 2017), существенно влияет на биогеохимические циклы органического и неорганического вещества в экосистемах (Liechty et al., 1997).

Основное число работ, посвященных исследованию массовых ветровалов, выполнено в бореальной зоне, а также в альпийско-карпатском горном поясе Центральной и Восточной Европы с буково-пихтово-еловыми лесами (Ulanova, 2000; Nagel et al., 2006; Олійник, Блістів, 2016), в приморских регионах Северной Америки и Восточной Азии (Arévalo et al., 2000; Hideyuki, 2000; Kosugi et al., 2016), отдельные работы проведены во влажных тропических лесах (Negrón-Juárez et al., 2017). Крайне малочисленны данные, характеризующие особенности ветровала различных видов широколиственных деревьев во внутриконтинентальных районах Евразии (Скворцова и др., 1983), особенно в полидоминантных старовозрастных лесах.

Вместе с тем полидоминантные старовозрастные широколиственные леса выступают в роли важнейших рефугиумов биоразнообразия. Механизмы сукцессионных процессов в них до сих пор не изучены с достаточной полнотой. Кроме того, важно представлять особенности воздействия шквалистого ветра на различные виды деревьев и леса различного видового состава.

Цель настоящей работы – исследование последствий массового ветровала 2006 г. на территории Государственного природного заповедника “Калужские засеки” для структуры и состава лесной растительности.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Заповедник “Калужские засеки” (организован в 1992 г.) находится на юго–востоке Калужской области на территории, пограничной с Орловской и Тульской областями. Заповедник состоит из двух участков, объектом нашего исследования служила территория Южного участка (53°30′–53°39′ с.ш., 35°37′–35°49′ в.д.).

В пределах заповедника сохранились уникальные массивы многовидовых широколиственных лесов (дубрав) на месте бывших Козельских Столпицкой и Дубенской засек, бывших частью Заокской засечной черты, линии обороны Московского государства в XVI–XVIII вв. (Яковлев, 1916; Бобровский, 2002). В древостое преобладает дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), возраст которого на отдельных участках составляет более 300 лет. Максимальный возраст деревьев других широколиственных видов (ясеня обыкновенного, *Fraxinus excelsior* L.; липы мелколистной, *Tilia cordata* Mill.; вяза шершавого, *Ulmus glabra* Huds.; клена остролистного и полевого, *Acer platanoides* L. и *A. campestre* L.) около 150–170 лет. Помимо различных вариантов широколиственных лесов, на территории заповедника представлены осинники, березняки, сосняки, ельники, черноольшаники; очень небольшую площадь занимают луга (Бобровский, Ханина, 2000).

Заповедник находится в пределах Русской платформы, в северо–западной части Среднерусской возвышенности. Преобладают высоты 150–250 м над ур. моря, наивысшая точка – 275 м. Рельеф Южного участка заповедника представляет собой приподнятую равнину, густо расчлененную овражно–балочно–долинной сетью. Коренные породы представлены отложениями мелового периода. Мощность четвертичных отложений (покровных и моренных суглинков, водноледниковых песков) не превышает 20 м (Петров, 2003). В соответствии с почвенно–экологическим районированием (Урусевская и др., 2013) исследуемый участок относится к Тульскому округу серых, светло-серых и темно-серых лесных тяжелосуглинистых и суглинистых почв на лессовидных отложениях Среднерусской провинции серых лесных почв.

Массовый ветровал на территории Южного участка заповедника случился в ночь с 8 на 9 августа 2006 г. вследствие ураганного ветра, сопровождавшегося мощным грозовым ливнем, местами с градом. Опасные погодные явления были отмечены на территории семи областей Европейской России, в том числе пограничной с участком заповедника Орловской области, где порывы ветра и шквалы достигали 19–24 м с<sup>-1</sup>, а уровень осадков – 124 мм (Сведения ..., 2017).

Полевые исследования проводили в 2009–2011 гг. На основе анализа данных наземного картирования и космических снимков создана карта массового ветровала, произведены оценки его параметров. Использованы космические снимки TERRA (ASTER), IRS 1C/1D (PAN, LISS-3). Наземное картирование включало маршрутные проходы, картирование границ ветровала с помощью GPS-навигаторов, описания участков ветровала. Минимальный участок ветровальных нарушений, который мы относили к массовому ветровалу, имел протяженность не менее 50 м по одному из направлений. Наложение карты ветровала на план лесной таксации 1999 г. позволило выявить выделы, нарушенные ветровалом, оценить их суммарные площади с учетом доминирующего вида деревьев и его класса возраста.

В 2010 г. для оценки состояния и мониторинга растительности после массового ветровала было заложено пять пробных площадей (пр. пл.) (табл. 1). На пробных площадях представлены основные варианты фитоценозов, пострадавших при ветровале. При выборе участков для пробных площадей мы постарались охватить основные варианты лесов, поврежденных ветровалом (по составу и возрасту древостоев, размеру и форме участков ветровала). В результате две из них были заложены на участках обширных ветровалов, исходно представлявших широколиственно-осиновые леса (пр. пл. 1, 4). Из широколиственных видов в дре-

**Таблица 1.** Характеристика пробных площадей на участках массового ветровала 2006 г. в заповеднике “Калужские засеки”

Параметры		Пробная площадь				
		1	2	3	4	5
Квартал, выдел	1999 г.	140, 16; 140-17	151, 16	141, 8	130, 8	131, 1
	1987 г.	44, 14; 44, 18	48, 16	45, 8	35, 8	36, 1
Формула древостоя	1999 г.	8Ос2Д, 3Д2Ос1Е1Кл1Лп	5Б2Е2Лп1Д	4Ос3Д1Е1Кл1Лп	7Ос3Б + Яс + + Кл	7Яс1Д1Б1Ос + + Кл
	1987 г.	6Ос3Б1Д + Е, 7Д2Е1Б + Ос	2Е2Б1Д1Лп	2Д2Е2Кл2Ос	8Ос2Б + Д + Кл	7Яс1Д1Б1Ос
Возраст деревьев в древостое (по данным таксации 1999 г.), лет		Д, Е – 95; Ос, Кл, Лп – 70	Б – 35	Ос, Кл – 50; Д, Е – 95	Ос – 70	Яс – 50
Площадь участка ветровала, м <sup>2</sup>		89390	19370	5390	51550	2020
Линейные размеры участка ветровала (в районе пробной площади), м × м		150 × 500(300)	40 × 300	45(20) × 160	100 × 650	20 × 125
Размер постоянной пробной площади, м × м		20 × 60	20 × 30	20 × 40	40 × 40	30 × 30
Число площадок геоботанических описаний (1 м × 1 м), шт.		100		14	80	
Число площадок учета подроста (2 м × 2 м), шт.		50	20	30	60	30
Число (шт.) и длина (м) трансект учета валежа		6, 20	2, 20	3, 20	3, 40	2, 30
Число (шт.) и длина (м) трансект учета сломанных деревьев и ВПК (ширина 10 м)		5, 20	2, 20	2, 20	3, 40	2, 30
Запас древостоя, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup> (по данным таксации 1999 г.)		320, 290	190	320	340	290
Запас валежа на пробной площади по данным учета 2010 г., м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>		463	278	198	390	393

Примечание. Ос – осина, Д – дуб, Е – ель, Кл – клен, Лп – липа, Б – береза, Яс – ясень.

востое на пр. пл. 1 преобладали липа мелколистная и дуб черешчатый, на пр. пл. 4 – липа, клен остролистный и дуб. Еще три пробные площади мы расположили в пределах сравнительно узких полос ветровала; между собой эти участки отличаются, прежде всего, исходными составами древостоев, представлявших осино-березняк с липой и дубом (пр. пл. 2), дубраву с участием в древостое осины (*Populus tremula* L.) и ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Н. Karst.) (пр. пл. 3), ясеневый лес с примесью дуба, осины, берез бородавчатой и пушистой (*Betula pendula* Roth. и *B. pubescens* Ehrh.); при описании состава древостоя и валежа эти виды берез рассматриваются вместе) (пр. пл. 5). Фитоценоз на пр. пл. 2 был сформирован на старопахотных землях (заброшены после Второй мировой войны), остальные сообщества – на сравнительно длительно лесной

территории. Все леса заповедника испытывали воздействия сплошных или выборочных рубок; дуб и ель в древостоях имеют, как правило, лесокультурное происхождение (Бобровский, Ханина, 2000).

В напочвенном покрове всех пробных площадей преобладают виды неморального широколиственного покрова: *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Galeobdolon luteum* Huds., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Stellaria holostea* L., *Mercurialis perennis* L., *Carex pilosa* Scop., местами доминирует *Rubus idaeus* L.. На территории пр. пл. 1–3 почвенный покров представлен комплексами дерново-подзолов и дерново-подбуров на песчаных отложениях, подстилаемых мореной. На пр. пл. 4 и 5 преобладают дерново-подзолистые почвы на покровных суглинках.

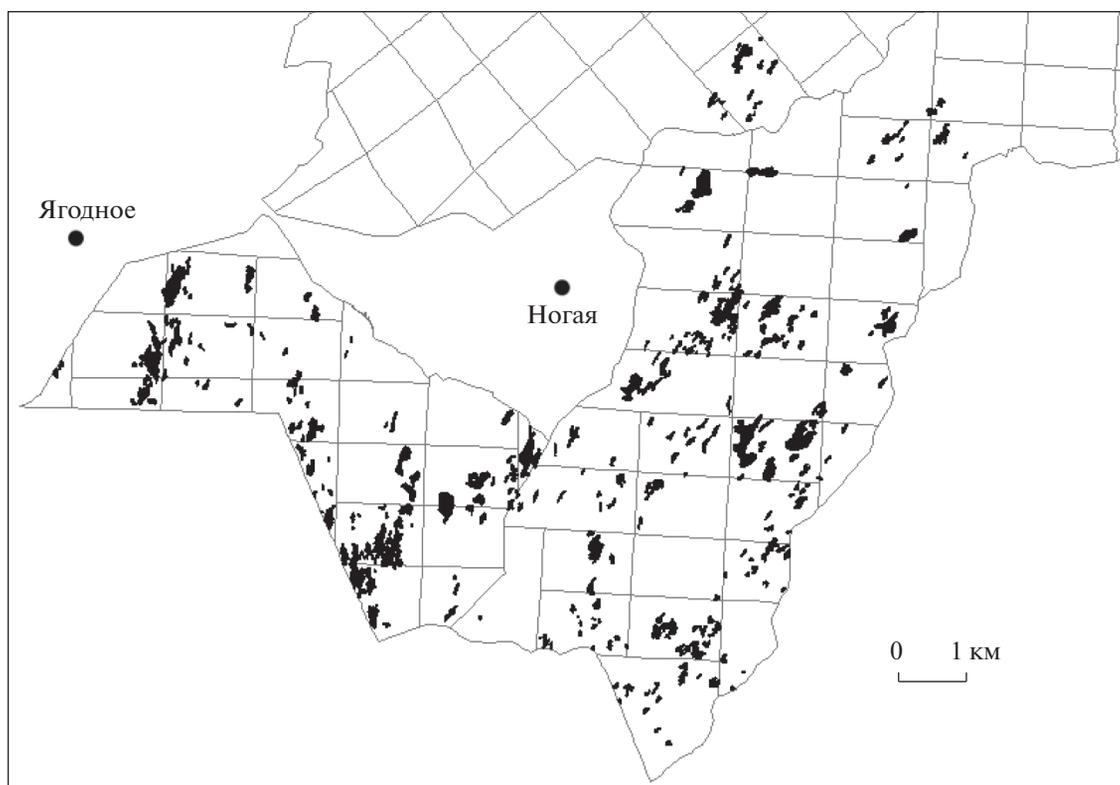


Рис. 1. Схема участков массового ветровала 2006 г. на территории Южного участка заповедника «Калужские засеки».

Пробные площади через каждые 10 м разделяли трансектами, которые были ориентированы перпендикулярно основному направлению падения деревьев (преобладающий азимут линий  $95^\circ$ ). Площадки для учета подроста, валежа располагали вдоль этих трансект. Учет деревьев (сломанных ураганом и живых) и ветровальных почвенных комплексов (ВПК) проводили на всех пробных площадях на ограниченных трансектами полосах шириной 10 м (табл. 1). Измеряли диаметры живых и мертвых, стоящих и упавших деревьев на высоте 1.3 м; отмечали категорию состояния; для сломанных деревьев учитывали высоту, на которой сломан ствол. В целом длина учетных трансект составила 360 м.

Учет валежа, образованного при падении деревьев во время массового ветровала, проводили на трансектах в пределах пробных площадей. Учитывали стволы (ветви) диаметром 5 см и более. Отмечали вид дерева, расстояние от центра ствола до начала трансекты, измеряли диаметр ствола, длину проекции ствола на трансекту, высоту расположения ствола относительно поверхности земли. Долю площади, занятую валежом, рассчитывали из значений проекций валежа на линейные трансекты. Общая длина учетных трансект составила 400 м.

Долю площади, занятую ВПК, определяли путем прямых измерений параметров всех ВПК на

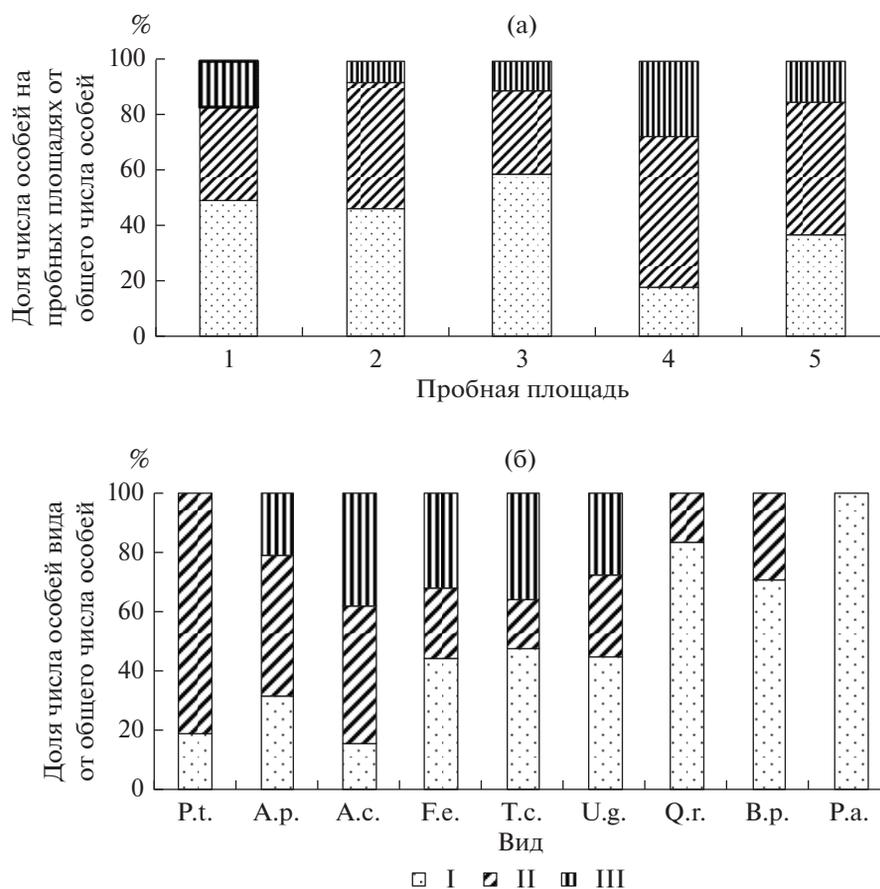
пробной площади. Площадь ВПК рассчитывали как сумму площадей западины и бугра.

Учет подроста выполняли на сериях примыкающих площадок  $2\text{ м} \times 2\text{ м}$ , ориентированных вдоль трансект. Учитывали деревья, диаметр ствола которых на высоте 1.3 м составляет 0.3 см или более. Для всех деревьев измеряли диаметр на высоте 1.3 м (ДВН), для каждого вида указывали максимальную высоту ствола на площадке. Всего на пяти пробных площадях описано 190 площадок (табл. 1).

Для статистической оценки значимости различий применяли критерий Стьюдента и парный критерий Фишера.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Общая характеристика ветровала.** Суммарная площадь массового ветровала составляет 285 га, он включает 291 участок размером от 0.04 до 51 га (рис. 1). Большинство контуров ветровала вытянуты с юго-юго-запада на северо-северо-восток; часто они образуют полосы разной ширины, протяженные по направлениям ударов шквалистого ветра. Собственно участки массовых ветровальных (площадью более 1 га) составляют пятую часть от общего числа участков, занимая при этом 70% площади ветровала. Основная площадь ветровала приходится на территорию бывшего Ягодненского лесничества, составляя 3.7% его площади.



**Рис. 2.** Относительная численность особей взрослых деревьев различных категорий состояния. а – на разных пробных площадях, б – на всех ПП по видам: P.t. – *Populus tremula*, A.p. – *Acer platanoides*, A.c. – *A. campestre*, F.e. – *Fraxinus excelsior*, T.c. – *Tilia cordata*, U.g. – *Ulmus glabra*, Q.r. – *Quercus robur*, B.x. – *Betula* sp., P.a. – *Picea abies*. I – ветровал, II – ветролом, III – живые особи.

Сравнительный анализ карты массового ветровала и карты овражной сети показал, что имеются разрывы полос ветровала на участках, где овражная сеть расположена перпендикулярно направлению падения деревьев (т.е. ориентирована преимущественно в направлении “запад–восток”). От урагана не пострадали деревья в глубоких крутых оврагах (глубиной более 20 м), тогда как леса на пологих склонах и в оврагах, расположенных по направлению удара ветра, повреждены в той же степени, что и леса на плакорах.

**Повреждение ветровалом лесов разного состава и возраста.** Проведен анализ площадей повреждения ветровалом лесов с преобладанием различных видов деревьев. Распределение участков массового ветровала по доминирующим видам деревьев очень неравномерно. Как по числу, так и по площади преобладают участки с доминированием есины и березы: 57 и 30% площади ветровала, соответственно. Такое положение определяется не только преобладанием этих видов деревьев на территории, но и заметно меньшей их устойчивостью к действию шквалистого ветра. Об этом сви-

детельствует сопоставление суммы затронутых ветровалом площадей с доминированием различных видов деревьев и расчетных площадей (из предположения равной степени повреждения древостоев любого состава (рис. 2), вычисленных для каждого вида исходя из суммарной площади древостоев, в которых доминирует вид, и общей площади ветровала).

Было установлено, что расчетная площадь ветровала больше всего превосходит реальную для выделов с доминированием широколиственных видов деревьев, что характеризует их наибольшую устойчивость к ветровалу. Высокую относительную устойчивость дубрав к ударам шквалистого ветра показали также результаты маршрутных описаний. Во множестве случаев полоса ветровала обрывалась на границе выделов с доминированием широколиственных деревьев, несмотря на высокую долю фауных особей в них. Заметно меньше расчетного также реальное повреждение ветровалом участков культур ели и сосны (*Pinus sylvestris* L.) (рис. 2).

**Таблица 2.** Площадь участков массового ветровала с доминированием разных видов деревьев и выделов с доминированием этих видов на территории бывшего Ягодненского лесничества (по материалам таксации 1987 г.), по классам возраста

Класс возраста	Площадь поврежденных древостоев с доминированием вида, га					
	осина	береза	широко- лиственные	ель	сосна	ольха черная
0	$\frac{0}{0.4}$	$\frac{0}{61.4}$			$\frac{0.1}{9.8}$	
1	$\frac{0}{35.4}$	$\frac{0}{104.4}$	$\frac{0}{50.9}$	$\frac{0.3}{118.5}$	$\frac{0}{1.8}$	
2	$\frac{0}{54.6}$	$\frac{0}{218.9}$	$\frac{0.7}{227}$	$\frac{3.2}{640.7}$	$\frac{0.8}{225.6}$	$\frac{0}{0.8}$
3	$\frac{6.3}{159.6}$	$\frac{8.2}{410}$	$\frac{6.6}{562.7}$	$\frac{6.6}{516.2}$	$\frac{3.1}{1039.9}$	$\frac{0}{19.4}$
4	$\frac{42.3}{595.7}$	$\frac{27.9}{590.4}$	$\frac{5.6}{248.2}$	$\frac{1.5}{323.3}$	$\frac{0}{374.9}$	$\frac{0}{14.4}$
5	$\frac{31.4}{1004.5}$	$\frac{46.1}{1080.2}$	$\frac{0}{404.9}$	$\frac{5.7}{154.4}$	$\frac{0}{79.3}$	$\frac{0}{47.3}$
6	$\frac{76.9}{927.2}$	$\frac{2.7}{1088.4}$	$\frac{0.8}{370}$	$\frac{0}{52.3}$		$\frac{0}{34}$
7	$\frac{4.2}{743.7}$	$\frac{0}{802.9}$	$\frac{1.6}{254.5}$	$\frac{0}{0.4}$		$\frac{0}{5.5}$
8	$\frac{0}{624.2}$	$\frac{0}{757.2}$	$\frac{0}{430.3}$	$\frac{0}{1.4}$		$\frac{0}{16.7}$
9	$\frac{0}{196.7}$	$\frac{0}{313.2}$	$\frac{0}{328.8}$			
10	$\frac{0}{17.4}$	$\frac{0}{59.8}$	$\frac{0}{1232.7}$			
11			$\frac{0}{104.3}$			
12		$\frac{0}{2.5}$	$\frac{0}{2.4}$			
13			$\frac{0}{19.2}$			

Примечание. В числителе — площадь древостоев с доминированием вида, поврежденных ветровалом, в знаменателе — общая площадь древостоев с доминированием вида. Пустые ячейки — вариант не встречен.

Помимо сопоставления площадей, затронутых и не затронутых ветровалом, с доминированием разных видов деревьев анализировали площади повреждения ураганным ветром древостоев разных возрастных классов (табл. 2). В целом в затронутых ветровалом лесных массивах доля средневозрастных и приспевающих насаждений оказалась достоверно выше доли этих насаждений на территории лесничества. Преобладание среди пострадавших от ветровала средневозрастных и приспевающих древостоев, вероятно, можно объяснить их порослевым происхождением. С определенностью это утверждать невозможно, но возраст большинства из них по данным таксации составляет 40–70 лет, а именно в период с начала Великой отечественной войны до 1980-х годов на территории лесничества активно производили

сплошные рубки, которые без последующей раскорчевки и посадки вели к порослевому возобновлению древостоя. Маршрутные наблюдения также показали, что большая часть поврежденных ветровалом древостоев имеет порослевое происхождение, при котором для деревьев характерны многоствольность и саблевидный изгиб основания ствола. На участке, затронутом массовым ветровалом, наблюдается в целом наибольшая для Южного участка заповедника плотность выделов с древостоями порослевого происхождения, к которым относятся средневозрастные и приспевающие осинники и березняки. Исследователи неоднократно описывали порослевое возобновление особей березы возрастом до 60–80 лет после рубки (Гуман, 1930; Ткаченко, 1952). Интересно, что даже спелые и перестойные осинники

**Таблица 3.** Диаметр сломанных массовым ветровалом деревьев различных видов и высота сломов

Вид	Диаметр на высоте 1.3 м, см			Высота слома ствола, м			N
	$M \pm m$	min	max	$M \pm m$	min	max	
<i>Populus tremula</i>	34.6 ± 0.7	13	56	7.8 ± 0.5	0.5	24	120
<i>Acer platanoides</i>	16.5 ± 1.3	7	29	6.3 ± 1	0.5	18	28
<i>Acer campestre</i>	9.8 ± 0.8	5	19	6.4 ± 0.9	1	16	22
<i>Fraxinus excelsior</i>	21.9 ± 1.7	6	42	11.6 ± 1.5	1	24	28
<i>Tilia cordata</i>	15.3 ± 0.9	6	34	6.4 ± 0.5	1.5	18	64
<i>Ulmus glabra</i>	15.3 ± 1.8	7	30	9.1 ± 1	0.5	22	20
<i>Betula pendula</i>	29.6 ± 3.9	14	48	7 ± 2.4	2	22	10

Примечание.  $M$  – среднее арифметическое,  $m$  – ошибка среднего, min – минимальное значение, max – максимальное значение,  $N$  – число измерений

и березняки оказались более устойчивы к действию урагана, чем средневозрастные и приспевающие древостои этих видов (табл. 2). Наиболее устойчивыми среди всех древостоев оказались спелые и перестойные с доминированием дуба – старовозрастные дубравы.

Полученные результаты являются аргументом в пользу критики представлений, согласно которым катастрофический (массовый) ветровал является важнейшей формой смены поколений деревьев в старовозрастных лесах с доминированием позднесукцессионных видов деревьев (Remmert, 1991). По нашим данным, такие леса в максимальной степени устойчивы к воздействию катастрофических факторов (в данном случае шквалистого ветра). Для восточного побережья США также получены подтверждения большей уязвимости перед ветровалами лесов с преобладанием раннесукцессионных видов (Foster, 1988).

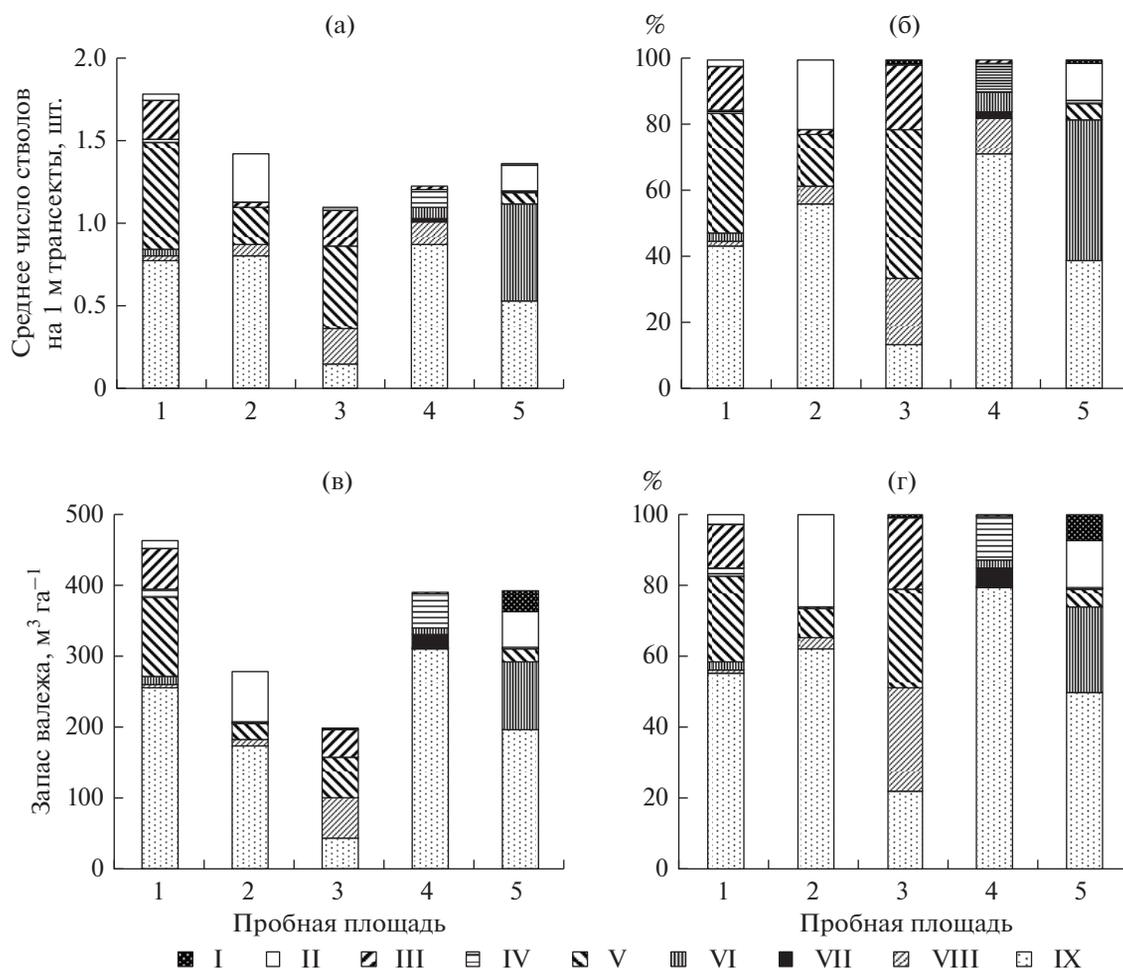
**Соотношение сломанных, вываленных и живых деревьев.** В целом для всех пробных площадей доля уцелевших особей (включая деревья во втором ярусе древостоя) составила 19%, сломанных ураганом – 43%, поваленных с образованием ВПК – 38%. Отличие между числом сломанных и поваленных особей статистически незначимо. Анализ показал, что также нет значимых отличий между средними диаметрами сломанных ( $29 \pm 1$  см) и вываленных ( $26 \pm 1$  см) особей. При этом средний диаметр уцелевших при ветровале особей ( $14 \pm 1$  см) значимо меньше диаметров сломанных и вываленных (при  $p < 0.01$ ).

Результаты расчета относительной численности особей различных категорий состояния на разных пробных площадях по видам (для всех пробных площадей) представлены на рис. 2. Распределение сломанных и вываленных особей тесно коррелирует с участием в древостое осины, сломы которой составляют 60% от общего числа ветроломов. Береза больше подвержена ветровалу, чем ветролому. Все особи, уцелевшие при урагане, – представители широколиственных видов деревьев (кроме дуба).

В таблице 3 представлены диаметры ствола и высота слома ствола деревьев разных видов. Можно отметить, что для всех видов средняя высота слома ствола находится в интервале 5–10 м; значения признака варьируют от 0.5 м до 22 м.

**Площади валежа и ветровальных почвенных комплексов.** Доля площади, занятой буграми и западинами ВПК на исследованных пробных площадях, составляет от 6 до 25%. Таким образом, в результате ветровала на значительной площади изменился характер субстрата, микрорельеф, образовались новые микросайты (микроместобитания). Площади ВПК в значительной степени зависят от числа упавших деревьев и их видового состава, поскольку размеры элементов ВПК видоспецифичны (размерные особенности элементов ВПК разных видов см. (Бобровский, 2010)). Фактические данные о площадях элементов ВПК на участках массового ветровала в “Калужских засеках” находятся внутри интервала подобных литературных данных (Šamonil et al., 2010). Представляется существенным факт, что педотурбации при катастрофическом ветровале деревьев, еще не достигших максимальных размеров, в среднем затронули 13% площади сообществ.

Площадь валежа на большинстве пробных площадей в несколько раз превышает площадь ВПК и составляет от 17 до 32%. Покрытие валежа коррелирует с его запасом и числом лежащих на земле стволов. Однако эта зависимость не является прямой, так как мелкий валеж может занимать большую площадь, чем крупный (имея большую величину поверхности на единицу массы). В покрытие валежа основной вклад вносит осина, со значительным отрывом следуют липа и ясень (рис. 3а). Вклад видов в создание ВПК более равномерен: примерно равное покрытие имеют ВПК липы, ясени, березы, вяза, осины. Минимален вклад клена полевого, как ввиду его небольшой доли в древостоях и относительно малой биомассы, так и по той причине, что большинство особей клена полевого остались живыми после ветровала.



**Рис. 3.** Среднее число лежащих стволов на 1 м трансекты (а, б) и запас валежа (в, г) разных видов деревьев на пробных площадях. I – *Picea abies*, II – *Betula* sp., III – *Quercus robur*, IV – *Ulmus glabra*, V – *Tilia cordata*, VI – *Fraxinus excelsior*, VII – *A. campestris*, VIII – *A. platanoides*, IX – *Populus tremula*.

Суммарная доля площади валежа и ВПК на участках массового ветровала составляет 29–45%.

**Состав и запасы валежа.** На рисунке 3 показано среднее число лежащих стволов на 1 м трансекты и запасы валежа разных видов деревьев на пробных площадях. Средний запас валежа на изученных пробных площадях варьирует от 198 до 463 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup>, составляя в среднем 344 ± 47 м<sup>3</sup> га<sup>-1</sup> (табл. 1). Очевидно, что число лежащих стволов и запас валежа напрямую зависят от исходного состава древостоев. Однако сравнение полученных данных и данных лесной таксации показывает наличие значительных несоответствий как в отношении видового (породного) состава, так и в отношении запасов древесины (для примера в табл. 1 представлены запасы древесины по данным лесостроительства 1999 г.). Эти различия определяются, на наш взгляд, тремя основными факторами: 1) пространственным варьированием состава растительности в пределах выдела; 2) невниманием таксаторов к “нецелевым породам”; 3) разницей

методических подходов при определении запаса. Наблюдаемые различия между данными лесной таксации и фактическими показателями запасов валежа (в 1.5 раза для трех пробных площадей) могут иметь существенное значение при оценке роли разлагающейся древесины в локальных и глобальных циклах круговоротов элементов, прежде всего, углерода.

**Состав и численность подроста.** На рисунке 4 представлена численность подроста на участках массового ветровала (для особей с DBH > 0.3 см). На пробных площадях отмечено возобновление осины, березы бородавчатой, ели обыкновенной и всех шести широколиственных видов деревьев, произрастающих на территории заповедника. В целом численность подроста высока, при этом на разных участках она различается почти в два раза — от примерно 9000 шт. га<sup>-1</sup> на пр. пл. 2 и 5, до примерно 17300 шт. га<sup>-1</sup> на пр. пл. 1 и 3. Для сравнения, в южнотаежных лесах Среднего Урала с доминированием *Abies sibirica* Ledeb. и *Picea obovata* Ledeb.

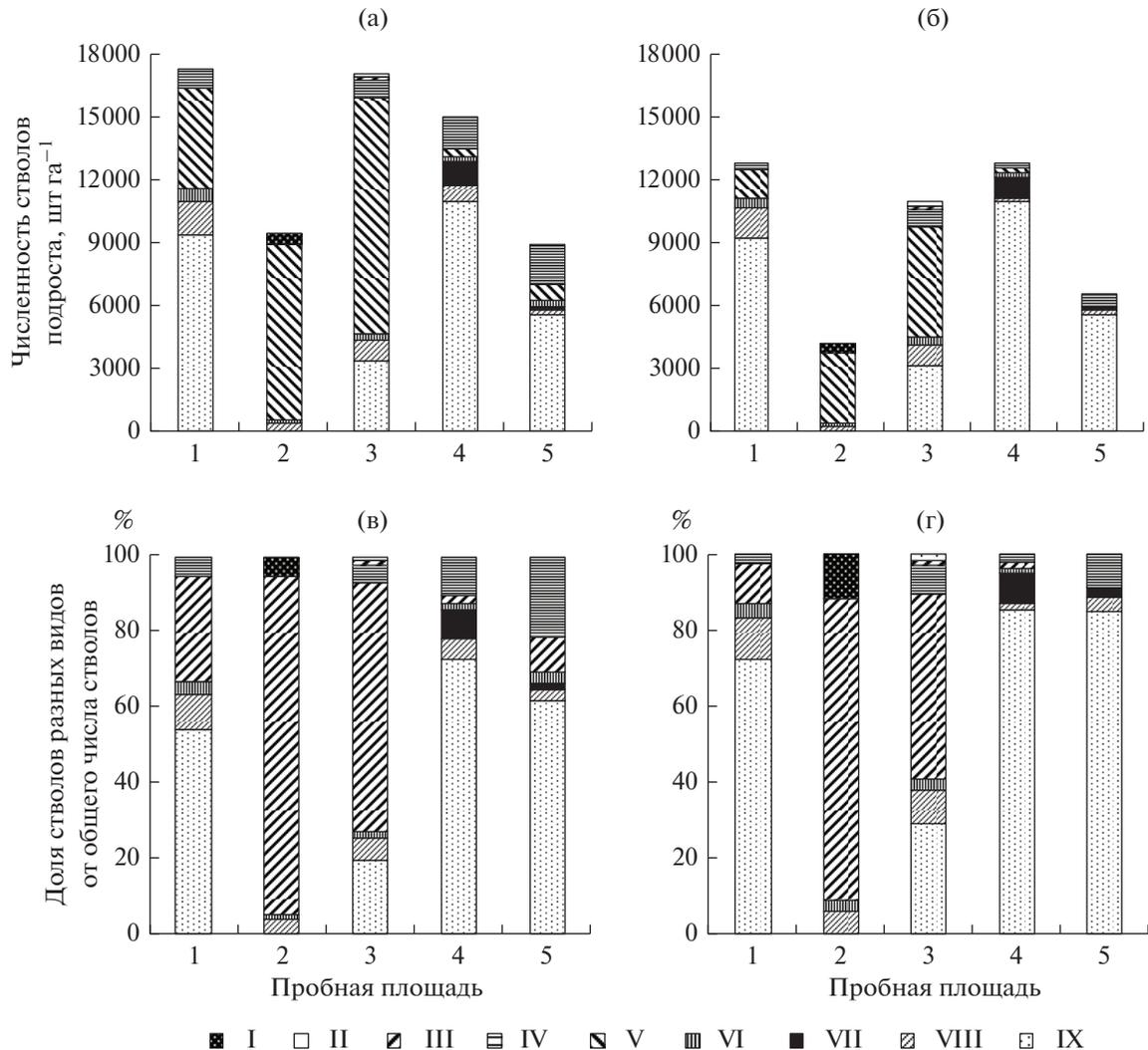


Рис. 4. Численность подроста на пробных площадях (а) и доли числа стволов подроста разных видов (б). Обозначения см. рис. 3.

через 5 лет после массового ветровала численность подроста составляла 4000–5000 шт. га<sup>-1</sup> (при учете всех особей высотой более 20 см) (Mosalov, Lässig, 2002). В лесах центральной Миннесоты с доминированием *Quercus ellipsoidalis* E.J. Hill и *Pinus strobus* L. через 7 лет после ветровала численность деревьев составила около 900 шт. га<sup>-1</sup> (Arevalo et al., 2000). В лесах Словении с доминированием *Fagus sylvatica* L. и *Abies alba* Mill. через 11 лет после ветровала – 14500 шт. га<sup>-1</sup> (при учете всех особей) (Nagel et al., 2006).

Представляется, что общая численность и богатство видового состава подроста не связаны напрямую с освещенностью местообитаний: на небольшом по ширине (20–45 м) и площади (около 0.6 га) участке ветровала (пр. пл. 3) было достаточно света для возобновления большинства видов деревьев, при этом численность подроста

здесь была такой же, как на участке ветровала шириной 150 м и площадью 9 га (пр. пл. 1). Вероятно, освещенность может быть лимитирующим фактором для возобновления на ветровале шириной 20 м и менее (подобных участку в районе пр. пл. 5).

У осины абсолютно преобладает вегетативное возобновление корневыми отпрысками. У липы и вяза шершавого преобладает возобновление из спящих почек упавших стволов (63.5 и 71% соответственно), в результате которого образованы ортотропные побеги, сходные с обычными порослевыми особями, но сравнительно недолговечные из-за отсутствия дополнительного укоренения. Тем не менее мы включили их в учет наравне с корневыми отпрысками осины. Возобновление из спящих почек ствола отмечено также у клена остролистного (32%), ясеня обыкновенного (29%), клена

**Таблица 4.** Диаметры стволов и максимальные для вида на учетной площадке (4 м<sup>2</sup>) высоты особей подроста на участках массового ветровала

Вид	Диаметр ствола на высоте 1.3 м, см				Максимальная высота ствола, м			
	$M \pm m$	min	max	$N$	$M \pm m$	min	max	$N$
<i>Populus tremula</i>	1.8 ± 0.04	0.3	9.6	537	4 ± 0.1	1.5	7.3	121
<i>Acer platanoides</i>	1.5 ± 0.1	0.3	4	61	2.8 ± 0.2	0.6	5.5	33
<i>Acer campestre</i>	1.7 ± 0.2	0.3	5.8	29	3.5 ± 0.4	1.3	7	13
<i>Fraxinus excelsior</i>	1.5 ± 0.2	0.6	3.3	24	3 ± 0.3	1.4	6.5	18
<i>Tilia cordata</i>	1.2 ± 0.05	0.5	7	249	2.8 ± 0.2	1	9.5	56
<i>Ulmus glabra</i>	2.3 ± 0.3	0.6	20	82	3.7 ± 0.3	1.6	10	29

Примечание. Обозначения см. табл. 3.

полевого (10%), единично — у осины. У особей дуба черешчатого, березы бородавчатой и ели описано только семенное возобновление. Доля особей семенного происхождения и возобновившихся из корневых отпрысков у клена остролистного составляет 10 и 80%, у ясеня — 17 и 64%, у клена полевого — 14 и 54% соответственно.

Видовой состав возобновления зависит как от состава сообщества на момент ветровала, так и от возможностей заноса зачатков видов. В окружении участков ветровала и на самих участках в районе пр. пл. 2 на старопахотной территории из широколиственных видов присутствуют липа мелколистная, дуб черешчатый, клен остролистный и ясень обыкновенный. В окружении пр. пл. 4 и 5 отмечены все присутствующие в заповеднике виды деревьев, а на пр. пл. 1 и 3 отсутствует клен полевой.

На пр. пл. 1, 4 и 5 в подросте доминирует осина. Для пр. пл. 1 и 4 доминирование осины безусловно связано с ее большим участием в составе древостоя. После слома или ветровала взрослых осин произошло их активное возобновление корневыми отпрысками. На пр. пл. 5 доминирование в подросте осины может быть связано с тем, что большинство особей широколиственных видов после падения образовало поросль из спящих почек на стволах, в результате уже в первый год поверхность почвы оказалась очень сильно затенена. Низкая освещенность препятствовала семенному возобновлению, но не помешала возобновлению осины корневыми отпрысками. На пр. пл. 2 и 3 в подросте доминирует липа порослевого происхождения.

Наибольшее значение для успешного выхода особей подроста в ярус древостоя на настоящем этапе имеет скорость роста в высоту. Анализ показал отсутствие достоверных различий средних значений диаметров стволов и максимальной (для площадки 2 м × 2 м) высоты исследованных видов (табл. 4). При этом соотношения приростов разных видов значительно варьируют на разных пробных площадях. Скорость роста большинства видов выше на ветровалах большой ши-

рины (100–150 м) (пр. пл. 1 и 4); на пр. пл. 1 лидируют осина, клен остролистный и вяз, на пр. пл. 4 — липа. На более узких участках ветровала (шириной 20–45 м) осина, при большой численности, не является лидером роста в высоту: на пр. пл. 2 и 5 по скорости роста лидирует липа, на пр. пл. 3 — ясень и вяз.

**Заключение.** Площадь ветровала 2006 г. на территории Южного участка заповедника “Калужские засеки” составляет 285 га. Сопоставление карты ветровала и материалов лесной таксации показало, что в наибольшей степени ветровалом были повреждены средневозрастные и приспевающие осинники и березняки, а в наименьшей — старовозрастные и перестойные многовидовые широколиственные леса (дубравы). Полученные данные позволяют сделать вывод о высокой устойчивости старовозрастных дубрав к действию шквалистого ветра.

Массовый ветровал с неизбежностью привел к значительному изменению лесной среды, включая образование новых местообитаний. Доля уцелевших особей деревьев составляет 19%, соотношение сломанных и поваленных с образованием ВПК особей примерно равно. Суммарная доля площади валежа и ВПК на участках массового ветровала составляет 29–45%. На всех исследованных участках наблюдается успешное и быстрое возобновление деревьев после ветровала.

Сопоставление биометрических характеристик подроста и данных о его плотности позволяет дать прогноз состава будущих древостоев на участках массового ветровала. Можно уверенно предположить, что осина порослевого происхождения будет участвовать в древостое на всех участках ветровала, в ближайшие десятилетия являясь основным доминантом древостоя на наибольших по площади участках ветровала. С меньшей вероятностью можно предположить устойчивое присутствие ясеня и клена остролистного в первом ярусе древостоя на всех пробных площадях, вяза — на пр. пл. 3 и 5. Липа сохранится на всех участках, однако ее выход в первый ярус древостоя можно ожидать только на пр. пл. 2; на пр. пл. 5. Хотя липа

и является доминантом подроста, подавляющее большинство ее особей, вероятно, погибнет в ближайшие годы. Возобновление березы бородавчатой, дуба черешчатого, ели обыкновенной на территории ветровала единично; возобновление сосны обыкновенной отсутствует. В целом массовый ветровал привел к перераспределению участия видов деревьев в сообществах, оказав значительное влияние на изменения их видового состава.

Благодарим А. Михалева, Е. Иванищеву, Д. Бобровского и других коллег за помощь в сборе полевого материала; администрацию и сотрудников заповедника “Калужские засеки” за содействие в выполнении настоящей работы.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобровский М.В.* Козельские засеки (эколого—исторический очерк). Калуга: Изд-во Н. Бочкаревой, 2002. 92 с.
- Бобровский М.В.* Лесные почвы европейской России. Биотические и антропогенные факторы формирования. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 392 с.
- Бобровский М.В., Ханина Л.Г.* Заповедник Калужские засеки // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России / Под ред. Заугольной Л.Б. М.: Научный мир, 2000. С. 104—124.
- Васенев И.И., Таргульян В.О.* Ветровал и таежное почвообразование. М.: Наука, 1995. 247 с.
- Гуман В.В.* Побегопроизводительная способность безрешовых насаждений Паше-Капещкого учебно-опытного лесничества. Зап. лесного опытного стационара. Вып. 7. Л.: 1-я тип. изд-ва Ленингр. облсполкома, 1930. 142 с.
- Дмитриев Е.А., Карпачевский Л.О., Строганова М.Н., Шоба С.А.* О происхождении неоднородности почвенного покрова в лесных биогеоценозах // Проблемы почвоведения. М.: Наука, 1978. С. 212—218.
- Олійник В.С., Блиствіт В.І.* Особливості поширення вітровалів у букових лісах Карпат // Лісівництво і агролісомеліорація. Харків: УкрНДІЛГА, 2016. Вип. 129. С. 41—47.
- Петров В.Г.* Геологическое строение и полезные ископаемые Калужской области. Калуга: ИД “Эйдос”, 2003. 440 с.
- Пономаренко Е.В.* Методические подходы к анализу сукцессионных процессов в почвенном покрове // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / Под ред. Смирновой О.В., Шапошникова Е.С. СПб.: Российское ботаническое общество, 1999. С. 34—57.
- Сведения о неблагоприятных условиях погоды и опасных гидрометеорологических явлениях, нанесших социальные и экономические потери на территории России. 2017. URL: <http://meteo.ru/data/310-neblagopriyatnye-usloviya-pogody-panjosshie-ekonomicheskie-poteri> (дата обращения 10.10.2018)
- Скворцова Е.Б., Уланова Н.Г., Басевич В.Ф.* Экологическая роль ветровалов. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 192 с.
- Ткаченко М.Е.* Общее лесоводство. М.—Л.: Гослесбумиздат, 1952. 600 с.
- Урусевская И.С., Алябина И.О., Винюкова В.П., Востоква Л.Б., Дорофеева Е.И., Шоба С.А., Щипихина Л.С.* Карта почвенно-экологического районирования Российской Федерации. Масштаб 1 : 2500000. М.: ООО “Талка+”, 2013. 16 с.
- Яковлев А.И.* Засечная черта Московского государства в XVII веке. М.: Типография Г. Лисснера и Д. Собко, 1916. 312 с.
- Arévalo J.R., DeCoster J.K., McAlister S.D., Palmer M.W.* Changes in two Minnesota forests during 14 years following catastrophic windthrow // J. Vegetation Science. 2000. № 11. P. 833—840.
- Canham Ch.D., Loucks O.L.* Catastrophic windthrow in the Presettlement Forests of Wisconsin // Ecology. 1984. V. 65. № 3. P. 803—809.
- Clinton B.D., Baker C.R.* Catastrophic windthrow in the southern Appalachians: characteristics of pits and mounds and initial vegetation responses // Forest Ecology & Management. 2000. V. 126. P. 51—60.
- Cuchta P., Miklisová D., Kováč L.* A three-year study of soil Collembola communities in spruce forest stands of the High Tatra Mts (Slovakia) after a catastrophic windthrow event // European J. Soil Biology. 2012. V. 50. P. 151—158.
- Foster D.R.* Species and stand response to catastrophic wind in Central New England, USA // J. Ecology. March 1988. V. 76. Is. 1. P. 135—151.
- Girard F., de Grandpré L., Ruel J.-C.* Partial windthrow as a driving process of forest dynamics in old-growth boreal forests // Canadian J. Forest Research. 2014. V. 44. № 10. P. 1165—1176.
- Götmark F., Kiffer Ch.* Regeneration of oaks (*Quercus robur/Q. petraea*) and three other tree species during long-term succession after catastrophic disturbance (windthrow) // Plant Ecology. 2014. V. 215. P. 1067—1080.
- Hideyuki I.* Treefall gap disturbance in an old-growth beech forest in southwestern Japan by a catastrophic typhoon // J. Vegetation Science. 2000. № 11. P. 825—832.
- Kooch Y., Darabi S.M., Hosseini S.M.* Effects of pits and mounds following windthrow events on soil features and greenhouse gas fluxes in a temperate forest // Pedosphere. 2015. V. 25. № 6. P. 853—867.
- Kosugi R., Shibuya M., Ishibashi S.* Sixty-year post-windthrow study of stand dynamics in two natural forests differing in pre-disturbance composition // Ecosphere. 2016. V. 7. № 11. e0157.
- Kuuluvainen T., Kalmari R.* Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland // Annales Botanici Fennici. 2003. V. 40. P. 401—413.
- Liechty H.O., Jurgensen M.F., Mroz G.D., Gale M.R.* Pit and mound topography and its influence on storage of carbon, nitrogen, and organic matter within an old-growth forest // Canadian J. Forest Research. 1997. V. 27. P. 1992—1997.
- Lüscher P.* Humus dynamics and changes in rooting patterns in windthrow areas // Forest Snow & Landscape Research. 2002. V. 77. № 1/2. P. 49—59.
- Mocalov S. A., Lässig R.* Development of two boreal forests after large-scale windthrow in the Central Urals // Forest Snow & Landscape Research. 2002. V. 77. № 1/2. P. 171—186.

- Motta R., Berretti R., Lingua E., Piussi P. Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps // *Forest Ecology & Management*. 1 November 2006. V. 235. Is. 1–3. P. 155–163.
- Nagel T.A., Svoboda M., Diaci J. Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth Fagus–Abies forest in southeastern Slovenia // *Forest Ecology & Management*. 2006. V. 226. P. 268–278.
- Negrón-Juárez R.I., Jenkins H.S., Raupp C.F., Riley W.J., Kueppers L.M., Marra D.M., Ribeiro G.H.P.M., Monteiro M.T.F., Candido L.A., Chambers J.Q., Higuchi N. Windthrow variability in central Amazonia // *Atmosphere*. 2017. V. 8(2). № 28. P. 1–17.
- Nolet Ph., Béland M. Long-Term Susceptibility of Even- and Uneven-Aged Northern Hardwood Stands to Partial Windthrow // *Forests*. 2017. V. 8(4). № 128. P. 1–14 p.
- Petukhov I.N., Nemchinova A.V. Windthrows in forests of Kostroma oblast and neighboring lands in 1984–2011 // *Contemporary Problems of Ecology*. 2015. V. 8. № 7. P. 901–908.
- Remmert H. The mosaic-cycle concept of ecosystems – an overview // *Ecological Studies*. V. 85. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1991. P. 1–21.
- Renčo M., Čerevková A. Windstorms as mediator of soil nematode community changes: Evidence from European spruce forest // *Helminthologia*. 2017. V. 54. № 1. P. 36–47.
- Rich R.L., Frelich L.E., Reich P.B. Wind-throw mortality in the southern boreal forest: effects of species, diameter and stand age // *J. Ecology*. 2007. V. 95. P. 1261–1273.
- Rumbaitis del Rio C.M. Changes in understory composition following catastrophic windthrow and salvage logging in a subalpine forest ecosystem // *Canadian J. Forest Research*. 2006. V. 36. P. 2943–2954.
- Šamonil P., Král K., Hort L. The role of tree uprooting in soil formation: A critical literature review // *Geoderma*. 2010. V. 157. Is. 3–4. P. 65–79.
- Schaetzl R.J., Burns S.F., Johnson D.L., Small T.W. Tree uprooting: review of impacts on forest ecology // *Vegetatio*. 1989. V. 79. P. 165–176.
- Schafer A., Man R., Chen H.Y.H., Lu P. Effects of post-windthrow management interventions on understory plant communities in aspen-dominated boreal forests // *Forest Ecology & Management*. 2014. V. 323. P. 39–46.
- Simon A., Gratzler G., Sieghardt M. The influence of windthrow microsites on tree regeneration and establishment in an old growth mountain forest // *Forest Ecology & Management*. 2011. V. 262. P. 1289–1297.
- Ulanova N.G. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review // *Forest Ecology & Management*. 2000. V. 135 P. 155–167.
- Valtera M., Schaetzl R.J. Pit-mound microrelief in forest soils: Review of implications for water retention and hydrologic modelling // *Forest Ecology & Management*. 2017. V. 393. P. 40–51
- Veblen T.T., Kulakowski D., Eisenhart K.S., Baker W.L. Subalpine forest damage from a severe windstorm in northern Colorado // *Canadian J. Forest Research*. 2001. V. 31. P. 2089–2097.

## An Impact of the Year 2006 Catastrophic Windfall on Structure and Composition of Forest Vegetation in “Kaluzhskiy Zaseki” Natural Reserve

M. V. Bobrovskiy<sup>1,\*</sup> and M. N. Stamenov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Sciences of the RAS, Institutskaya st. 2, Pushchino, Moscow Oblast, 142290 Russia*

\*E-mail: maxim.bobrovsky@gmail.com

Based on the satellite images and land-based mapping a map was created depicting the aftermath of a catastrophic windfall of the 2006 in the Southern part of the State Natural Reserve “Kaluzhskiy Zaseki”. The total area of windfall reaches 285 ha, it consists of 291 individual plots, varying from 0.04 to 51 ha each. The main windfall site is situated within the former Yagodnenskoye forest district (3.7% of the total area). Windfall-affected areas analysis showed that middle-aged and semi-ripe aspen and birch forests have suffered the most while the old and ripe oak forests have suffered the least damage from the wind. The comparative analysis of the standing trees number (broken by the wind as well as the singular survived ones) as well as the number of wind-fallen trees on the transects within the test areas has shown the almost equal numbers of wind-broken and wind-fallen trees. The area covered by the mounds and depressions of the windfall-caused soil complexes on the studied areas is between 6 and 25%. Windfallen trees area on the most test sites is several times greater than the area of the windfall-caused soil complexes and equals 17–32%. The mean stock of the windfallen trees on the studied test sites 4 years since the windfall was still between 198 and 463 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>, with a medium amount of 344 ± 47 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>. A number of young growth trees on the windfall sites varied from 9 to 17.3 thousand trees ha<sup>-1</sup>. The main dominant species were aspen (*Populus tremula*) and linden (*Tilia cordata*), with a significant amount of ash-trees (*Fraxinus excelsior*), Scots elm (*Ulmus glabra*), Norway maple (*Acer platanoides*) and field maple (*A. campestre*); singular cases of regrowth of oak (*Quercus robur*), silver birch (*Betula pendula*) and Norway spruce (*Picea abies*).

*Keywords: catastrophic windfall, deciduous broad-leaf forests, succession, vegetation dynamics, windbroken trees, fallen trees.*

## REFERENCES

- Arévalo J.R., Decoster J.K., Mcalister S.D., Palmer M.W., Changes in two Minnesota forests during 14 years following catastrophic windthrow, *J. Vegetation Science*, 2000, No. 11, pp. 833–840.
- Bobrovskii M.V., Khanina L.G., Zapovednik Kaluzhskie zaseki (Nature reserve Kaluzhskie zaseki ), In: *Otsenka i sokhranenie bioraznobraziya lesnogo pokrova v zapovednikakh Evropeiskoi Rossii (Evaluation and conservation of biodiversity of the forest cover in nature reserves of European part of Russia)*, M.: Nauchnyi mir, 2000, pp. 104–124.
- Bobrovskii M.V., *Kozel'skie zaseki (ekologo-istoricheskii ocherk)* (Kozelskie zaseki (environmental and historical description)), Kaluga: Izd-vo N. Bochkarevoi, 2002, 92 p.
- Bobrovskii M.V., *Lesnye pochvy Evropeiskoi Rossii. Bioticheskie i antropogennye faktory formirovaniya* (Forest soil in European Russia: biotic and anthropogenic factors in pedogenesis), M.: KMK, 2010, 359 p.
- Canham C.D., Loucks O.L., Catastrophic windthrow in the Presettlement Forests of Wisconsin, *Ecology*, 1984, Vol. 65, No. 3, pp. 803–809.
- Clinton B.D., Baker C.R., Catastrophic windthrow in the southern Appalachians: characteristics of pits and mounds and initial vegetation responses, *Forest Ecology & Management*, 2000, Vol. 126, pp. 51–60.
- Cuchta P., Miklisová D., Kováč L., A three-year study of soil Collembola communities in spruce forest stands of the High Tatra Mts (Slovakia) after a catastrophic windthrow event, *European J. Soil Biology*, 2012, Vol. 50, pp. 151–158.
- Dmitriev E.A., Karpachevskii L.O., Stroganova M.N., Shoba S.A., O proiskhozhdenii neodnorodnosti pochvennogo pokrova v lesnykh biogeotsenozakh (On the origin of heterogeneity of soil cover in forest biogeocenoses), In: *Problemy pochvovedeniya (Challenges in soil science)*, M.: Nauka, 1978, pp. 212–218.
- Foster D.R., Species and stand response to catastrophic wind in Central New England, USA, *J. Ecology*, 1988, Vol. 76, No. 1, pp. 135–151.
- Girard F., De Grandpré L., Ruel J.-C., Partial windthrow as a driving process of forest dynamics in old-growth boreal forests, *Canadian J. Forest Research*, 2014, Vol. 44, No. 10, pp. 1165–1176.
- Götmark F., Kiffer C., Regeneration of oaks (*Quercus robur*/*Q. petraea*) and three other tree species during long-term succession after catastrophic disturbance (windthrow), *Plant Ecology*, 2014, Vol. 215, pp. 1067–1080.
- Guman V.V., *Pobegoproizvoditel'naya sposobnost' berezovykh nasazhdenii Pashe-Kapetskogo uchebno-opytного lesnichestva* (Shoot-forming capacity of birch forest stands of Pashe-Kapetskoe training-experimental forest district), Leningrad: 1-ya tip. izd-va Leningr. oblispolkoma, 1930, Vol. 7, 142 p.
- Guman V.V., *Pobegoproizvoditel'naya sposobnost' berezovykh nasazhdenii Pashe-Kapetskogo uchebno-opytного lesnichestva* (Shoot-forming capacity of birch forest stands of Pashe-Kapetskoe training-experimental forest district), Zap. lesnogo opytного stacionara, Leningrad: 1-ya tip. izd-va Leningr. oblispolkoma, 1930, Vol. 7, 142 p.
- Hideyuki I., Treefall gap disturbance in an old-growth beech forest in southwestern Japan by a catastrophic typhoon, *J. Vegetation Science*, 2000, No. 11, pp. 825–832.
- <http://meteo.ru/data/310-neblagopriyatnye-usloviya-pogody-nanjosshie-ekonomicheskie-poteri> (October 10, 2018)
- Kooch Y., Darabi S.M., Hosseini S.M., Effects of pits and mounds following windthrow events on soil features and greenhouse gas fluxes in a temperate forest *Pedosphere*, 2015, Vol. 25, No. 6, pp. 853–867.
- Kosugi R., Shibuya M., Ishibashi S., Sixty-year post-windthrow study of stand dynamics in two natural forests differing in pre-disturbance composition, *Ecosphere*, 2016, Vol. 7, No. 11, e0157.
- Kuuluvainen T., Kalmari R., Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland, *Annales Botanici Fennici*, 2003, Vol. 40, pp. 401–413.
- Liechty H.O., Jurgensen M.F., Mroz G.D., Gale M.R., Pit and mound topography and its influence on storage of carbon, nitrogen, and organic matter within an old-growth forest, *Canadian J. Forest Research*, 1997, Vol. 27, pp. 1992–1997.
- Lüscher P., Humus dynamics and changes in rooting patterns in windthrow areas, *Forest Snow & Landscape Research*, 2002, Vol. 77, No. 1/2, pp. 49–59.
- Mocalov S.A., Lässig R., Development of two boreal forests after large-scale windthrow in the Central Urals, *Forest Snow & Landscape Research*, 2002, Vol. 77, No. 1/2, pp. 171–186.
- Motta R., Berretti R., Lingua E., Piussi P., Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps, *Forest Ecology & Management*, 2006, Vol. 235, No. 1-3, pp. 155–163.
- Nagel T.A., Svoboda M., Diaci J., Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an old-growth Fagus–Abies forest in southeastern Slovenia, *Forest Ecology & Management*, 2006, Vol. 226, pp. 268–278.
- Negrón-Juárez R.I., Jenkins H.S., Raupp C.F., Riley W.J., Kueppers L.M., Marra D.M., Ribeiro G.H.P.M., Monteiro M.T.F., Candido L.A., Chambers J.Q., Higuchi N., Windthrow variability in central Amazonia, *Atmosphere*, 2017, Vol. 8(2), No. 28, pp. 1–17.
- Nolet P., Béland M., Long-Term Susceptibility of Even- and Uneven-Aged Northern Hardwood Stands to Partial Windthrow, *Forests*, 2017, Vol. 8(4), No. 128, pp. 1–14.
- Oliinik V.S., Blistiv V.I., Osoblivosti poshirennyia vitrovaliv u bukovikh lisakh Karpat (Features of windfalls in beech forests of Carpathians), In: *Lisivnitsvo i agrolisomeliorsiya (Forestry and agroforestry)* Kharkiv: UkrNDILGA, 2016, Vol. 129, pp. 41–47.
- Petrov V.G., *Geologicheskoe stroenie i poleznye iskopaemye Kaluzhskoi oblasti* (Geological structure and minerals of the Kaluga region), Kaluga: ID “Eidos”, 2003, 440 p.
- Petukhov I.N., Nemchinova A.V., Windthrows in forests of Kostroma oblast and neighboring lands in 1984–2011, *Contemporary Problems of Ecology*, 2015, Vol. 8, No. 7, pp. 901–908.
- Ponomarenko E.V., Metodicheskie podkhody k analizu suktessionnykh protsessov v pochvennom pokrove (Methodology to the analysis of succession processes in the soil cover), In: *Suktessionnyye protsessy v zapovednikakh Rossii i problemy sokhraneniya biologicheskogo raznobraziya (Succession processes in Russian nature reserves: challenges in biodiversity conservation)*, St. Petersburg: Rossiiskoe botanicheskoe obshchestvo, 1999, pp. 34–57.
- Remmert H., The mosaic-cycle concept of ecosystems – an overview, In: *Ecological Studie,s* Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1991, Vol. 85, pp. 1–21.

- Renčo M., Čerevková A., Windstorms as mediator of soil nematode community changes: Evidence from European spruce forest, *Helminthologia*, 2017, Vol. 54, No. 1, pp. 36–47.
- Rich R.L., Frelich L.E., Reich P.B., Wind-throw mortality in the southern boreal forest: effects of species, diameter and stand age, *J. Ecology*, 2007, Vol. 95, pp. 1261–1273.
- Rumbaitis Del Rio C.M., Changes in understory composition following catastrophic windthrow and salvage logging in a subalpine forest ecosystem, *Canadian J. Forest Research*, 2006, Vol. 36, pp. 2943–2954.
- Šamonil P., Král K., Hort L., The role of tree uprooting in soil formation: A critical literature review, *Geoderma*, 2010, Vol. 157, No. 3–4, pp. 65–79.
- Schaetzl R.J., Burns S.F., Johnson D.L., Small T.W., Tree uprooting: review of impacts on forest ecology, *Vegetatio*, 1989, Vol. 79, pp. 165–176.
- Schafer A., Man R., Chen H.Y.H., Lu P., Effects of post-windthrow management interventions on understory plant communities in aspen-dominated boreal forests, *Forest Ecology & Management*, 2014, Vol. 323, pp. 39–46.
- Simon A., Gratzner G., Sieghardt M., The influence of windthrow microsites on tree regeneration and establishment in an old growth mountain forest, *Forest Ecology & Management*, 2011, Vol. 262, pp. 1289–1297.
- Skvortsova E.B., Ulanova N.G., Basevich V.F., *Ekologicheskaya rol' vetrovalov* (Ecological role of windthrows), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1983, 192 p.
- Tkachenko M.E., *Obshchee lesovodstvo* (Basics of forest management), Moscow: Goslesbumizdat, 1952, 599 p.
- Ulanova N.G., The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review, *Forest Ecology & Management*, 2000, Vol. 135, pp. 155–167.
- Urusevskaya I.S., Alyabina I.O., Vinyukova V.P., Vostokova L.B., Dorofeeva E.I., Shoba S.A., Shchipikhina L.S., *Karta pochvenno-ekologicheskogo raionirovaniya Rossiiskoi Federatsii. Masshtab 1 : 2500000* (Map of soil-ecological zoning of the Russian Federation. Scale 1 : 2500000.), Moscow: OOO "Talka+", 2013, 16 p.
- Valtera M., Schaetzl R.J., Pit-mound microrelief in forest soils: Review of implications for water retention and hydrologic modelling *Forest Ecology & Management*, 2017, Vol. 393, pp. 40–51.
- Vasenev I.I., Targul'yan V.O., *Vetroval i taezhnoe pochvoobrazovanie* (Windthrows and taiga pedogenesis), M.: Nauka, 1995, 247 p.
- Veblen T.T., Kulakowski D., Eisenhart K.S., Baker W.L., Subalpine forest damage from a severe windstorm in northern Colorado, *Canadian J. Forest Research*, 2001, Vol. 31, No. 12, pp. 2089–2097.
- Yakovlev A., *Zasechnaya cherta Moskovskogo gosudarstva v XVII veke. Ocherk iz istorii oborony yuzhnoi okrainy Moskovskogo gosudarstva* (Zasechnaya cherta of Moscow principality), Tipografiya I. Lissnera i D. Sobko, 1916, 312 p.