

**ТРАСФОРМАЦИЯ ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО И МОХОВОГО ПОКРОВА  
В РЕЗУЛЬТАТЕ ОБРАЗОВАНИЯ СОМКНУТОГО ЯРУСА ЕЛИ ПОД ПОЛОГОМ  
ЮЖНОТАЕЖНЫХ БЕРЕЗНЯКОВ.**

**Д. В. Татарников**

Институт лесоведения РАН

Российская Федерация, 143030, Московская обл., Одинцовский р-он, с. Успенское, ул. Советская, 21

E-mail: orobus@land.ru

*Комплексные исследования возрастной динамики южнотаежных березняков выявили существенные изменения травяно-кустарничкового и мохового ярусов, вызванные формированием в березняках сомкнутого полога елового подроста. Изучаемые березняки относились к зеленомошной группе типов леса. Наблюдения были начаты как в средневозрастных березняках, где процесс смыкания крон растущего елового подроста только начался, так и в старовозрастных березняках, где уже имелся сомкнутый второй ярус ели. В составе нижних ярусов средневозрастных березняков преобладали бореальные виды (*Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Dryopteris spinulosa*, *Dryopteris austriaca*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda*), но также были представлены светолюбивые лесные виды (*Rubus saxatilis*, *Calamagrostis epigeios*, *Deschampsia caespitosa*, *Solidago virgaurea*, *Fragaria vesca*) с небольшим участием видов неморальных (*Stellaria holostea*, *Milium effusum*). Моховой покров был развит незначительно. Период наблюдений составил двадцать лет. Смыкание крон растущего елового возобновления ведет к «бореализации» нижних ярусов: в их составе резко сокращается встречаемость и обилие светолюбивых и неморальных видов трав на фоне относительной стабильности видов бореального мелко-травья, кустарничков и папоротников. Таежные мхи (*Pleurozium* и *Dicranum*) увеличивают свою встречаемость и обилие. В дальнейшем состав и строение нижних ярусов стабилизируется. В старовозрастных березняках с сомкнутым вторым ярусом ели травяно-кустарничковый ярус состоит почти исключительно из бореальных видов и его состав существенно не меняется за двадцать лет наблюдений. Но мхи продолжают увеличивать свое покрытие.*

**Ключевые слова:** травяно-кустарничковый ярус, южнотаежные березняки, возрастная динамика лесов, демулационная смена пород.

Conifers of the boreal area. Vol. XXXV, No. 3–4, P. 47–52

**THE CHANGING OF THE HERB AND MOSS LAYERS  
OF SOUTHERN TAIGA BIRCH FORESTS AS RESULT OF THE GROWTH  
OF SPRUCE RECRUITS UNDER BIRCH OVERSTORY**

**D. V. Tatarnikov**

Institute of Forest Science of Russian Academy of Sciences

21, Sovetskaya Str., s. Uspenskoe, Odintsovo district, Moscow region, 143030, Russian Federation

E-mail: orobus@land.ru

*Age-related dynamic of southern taiga birch forests was studied. The transformation of ground layer vegetation was Age-related dynamic of southern taiga birch forests was being studied during twenty years in middle-aged (40–80 yearth after appearing) and in old-aged (older 80 yearth) woods. The transformation of field layer vegetation was found as result of the growth of spruce recruits under birch overstory. In middle-aged birch forests, where young spruces else have not formed dense canopy by its crowns, the field layer vegetation was consisted of many different species of herbs, ferns, dwarf shrubs. Mosses did not play significant role. The boreal (taiga forests related) species prevailed in understory (*Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Luzula pilosa*, *Dryopteris spinulosa*, *Dryopteris austriaca*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Linnaea borealis*, *Orthilia secunda*). The nemoral (deciduous hardwood forests related) species (*Stellaria holostea*, *Milium effusum*) and sun forest species (*Rubus saxatilis*, *Calamagrostis epigeios*, *Deschampsia caespitosa*, *Solidago virgaurea*, *Fragaria vesca*) were the important part of understory vegetation too. The growth of spruce recruits during twenty years have led to the appearing of dense canopy of spruce crowns, which has decreased significantly sun penetration to the field layer vegetation. As result, the nemoral and the sun forest species were being decreased and eliminated, the boreal species were stable. Boreal mosses (*Pleurozium* u *Dicranum*) were increasing their quantity and distribution.*

*In old-aged birch forests, where already at start of the monitoring this was the dense spruce canopy as second tree layer, the boreal species have absolutely dominated in field layer vegetation. The significant changes in the understory vegetation of these birch forests were not found during twenty years of monitoring.*

**Keywords:** ground forest vegetation, herb layer, moss layer, birch forests, age-related forest dynamic, spruce recruitment, interaction of forest layers.

В ходе многолетнего мониторинга возрастной динамики южнотаежных березняков, проводимого на лесной опытной станции Института лесоведения РАН в Ярославской области, в течение двадцати лет наблюдали изменения в травяно-кустарничковом и моховом покрове. Основной целью исследований было выявление закономерностей развития под пологом березы первого поколения ели в ходе происходящей демулационной смены пород. Для этого в березняках разного возраста, в которых имелось достаточное количество подпологовой ели, так что ее сомкнутость превышала 50 %, были заложены постоянные пробные площади для длительных наблюдений. Размер пробных площадей варьировал от 625 м<sup>2</sup> до 3300 м<sup>2</sup> в зависимости от однородности участков. Наблюдения были начаты одновременно в березняках разного возраста от средневозрастных до перестойных (от 37 до 93 лет), в каждом из которых имелся сомкнутый полог ели последующей генерации, чей средний возраст был обычно меньше возраста березового древостоя на 15–30 лет. Типологически изучаемые березняки являются кисличниками и черничниками, принадлежат к зеленомошной группе типов леса. Результаты изучения популяции ели, ее возрастной структуры, состояния и роста были опубликованы [3; 4]. В данной статье описаны изменения в живом напочвенном покрове, сопровождающие образование и дальнейшее развитие сомкнутого яруса ели под пологом южнотаежных березняков.

Изучаемые березняки можно разделить на две возрастные группы: группу средневозрастных березняков, чей возраст при первом учете составлял от 37 до 60 лет и где еловый подрост недавно сомкнулся кронами на большей части площади, и группу старовозрастных березняков, чей возраст при первом учете составлял от 74 до 93 лет и где имелся сформированный сомкнутый второй древесный ярус ели. Характеристика древостоев некоторых средневозрастных березняков приведена в табл. 1, а характеристика древостоев старовозрастных березняков приведена в табл. 2. Наблюдения велись в группе средневозрастных березняков на отдельных площадках 3×3 метра в пределах пробных площадей (по 9 учетных площадок на пробу), а в группе старовозрастных березняков на метровых площадках, располагавшихся через пять метров в пределах трансект через пробные площади. Общее число учетных площадок в средневозрастных березняках 90, в старовозрастных 137. На учетных площадках с интервалом в 10 лет выполнялись стандартные геоботанические описания. Всего было выполнено три учета, так что характеризуемый временной отрезок составляет двадцать лет.

Условия существования, в первую очередь световой режим, для растений нижних ярусов по мере роста и смыкания елового подроста в средневозрастных

березняках значительно ухудшаются. Двойной полог древостоя и подроста вместе пропускают гораздо меньше света, чем каждый в отдельности, поэтому режим освещенности у поверхности почвы на ранней стадии смыкания растущего подроста очень жесткий. Суммарное затенение древостоем и подростом по силе превосходит их суммарное корневое давление на растения напочвенного покрова. На это указывает тот факт, что растения нижних ярусов положительно реагируют на обрубку корней деревьев в одновозрастных древостоях без сомкнутого яруса подроста [1], но такая реакция практически отсутствует, если в лесном фитоценозе имеется сомкнутый ярус подроста и подлеска [5]. Кроме того, опад еловой хвои вызывает закисление подстилки, наблюдающееся в березняках со вторым еловым ярусом [2], что негативно сказывается на многих видах нижних ярусов, особенно на неморальных видах трав. В старовозрастных березняках условия существования растений травяно-мохового покрова меняются незначительно за период наблюдений.

Смыкание елового подроста на момент первого учета в средневозрастных березняках произошло недавно и еще не отразилось значительно на строении травяно-кустарничкового яруса. Лишь проективное покрытие было снижено в сравнении с участками без елового подроста. Травяно-кустарничковый ярус средневозрастных березняков в первом учете еще имел сомкнутость на уровне 30–50 % и был относительно богат видами. Доминантами как по отдельности, так и совместно были голокучник (*Gymnocarpium dryopteris*), костяника (*Rubus saxatilis*), черника (*Vaccinium myrtillus*), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios*), местами щитовники игольчатый (*Dryopteris spinulosa*) и австрийский (*Dryopteris austriaca*). Из неморальных видов трав часто встречались звездчатка (*Stellaria holostea*) и бор (*Milium effusum*).

Общую тенденцию в наблюдаемой динамике живого напочвенного покрова в средневозрастных березняках можно охарактеризовать как «бореализацию» – сокращение участия и исчезновение из покрова неморальных и светолюбивых видов трав (табл. 3). На множестве площадок зафиксированно полное исчезновение побегов звездчатки, бора, вейника наземного, костяники, луговика дернистого (*Deschampsia caespitosa*), земляники (*Fragaria vesca*). Более редкие неморальные и светолюбивые виды ведут себя аналогично. Встречаемость бореальных видов меняется незначительно. Доминантами остаются черника и голокучник, а также щитовники. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса снижается, но увеличивается покрытие мохового яруса. При этом наблюдается значительное увеличение встречаемости зеленых таежных мхов плевроциума (*Pleurozium schreberi*) и дикранума (*Dicranum scoparium*).

**Таблица 1**  
**Характеристика древостоев некоторых лесных фитоценозов группы средневозрастных березняков**

№	Ярус	Состав	Число, экз. га <sup>-1</sup>	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр, см	Запас, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>	Состав	Число, экз. га <sup>-1</sup>	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр, см	Запас, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>	
1	1	60Б	380	55	26.2	23.2	190	58Б	260	73	29.6	27.7	204	
		34Ос	100	55	28.2	32.6	108	35Ос	70	73	30.5	40	122	
		6Е	20	81	24	30.6	18	7Е	20	99	28.2	33.9	23	
		78Е	820	37	7.9	8.2	21	98Е	1100	52	12.5	12.2	79	
		22Б	160	55	11.9	8.7	6	2Б	40	73	12.2	10.1	2	
	Подрост	100Е	3880	24	2.2	-	-	100Е	1080	40	2.8	-	-	-
		Учет 1995 года												
		86Б	1520	37	19.6	14.2	218	84Б	700	57	25.4	20.1	254	
		14Ос	30	37	27.2	34.5	36	16Ос	30	57	28.4	43.6	60	
		55Е	380	43	6.5	6.9	6	83Е	860	56	10.3	10.4	43	
2	45Б	420	37	8.6	6	5	17Б	160	57	14.6	10.2	9		
	81Е	2180	24	1.8	-	-	100Е	1170	40	2.6	-	-		
	15Ос	380	4	0.7	-	-	-	-	-	-	-	-		
	4Б	110	22	2.7	-	-	-	-	-	-	-	-		
	Учет 1993 года													
3	1	97Б	700	50	24.4	20.5	254	96Б	450	70	28,3	25,8	293	
		30с	30	50	23.5	18.4	9	40с	20	70	27,2	26,5	11	
		77Б	540	50	12.6	8.1	17	91Е	830	55	12,0	11,7	59	
		23Е	340	39	6.5	6.6	5	9Б	80	70	15,7	11,6	6	
		99Е	2340	25	2.3	-	-	100Е	800	39	2,9	-	-	
	Подрост	1Б	30	24	4.2	-	-	-	-	-	-	-	-	
		Учет 1993 года												
		70Б	1150	45	19.7	14.1	163	87Б	690	64	23.8	18.2	192	
		300с	390	45	20.6	15.7	71	130с	70	64	24.6	21.6	28	
		53Е	750	44	6.0	6.6	9	87Е	1150	58	10.1	10.1	53	
Подрост	47Б	700	45	9.8	5.8	10	13Б	210	64	12.5	9.0	8		
	97Е	4770	23	1.4	-	-	100Е	1790	40	2.1	-	-		
	3Б	160	17	3.4	-	-	-	-	-	-	-	-		
	Учет 1994 года													
	70Б	1150	45	19.7	14.1	163	87Б	690	64	23.8	18.2	192		



**Таблица 3**  
**Динамика встречаемости видов травяно-мохового покрова в березниках разного возраста с сомкнутым вторым ярусом ели\***

Вид	Средневозрастные березняки		Старовозрастные березняки	
	1993 г.	2013 г.	2005 г.	2015 г.
<i>Oxalis acetosella</i>	88	82	107	107
<i>Majanthemum bifolium</i>	87	84	99	80
<i>Trientalis europaea</i>	82	84	119	122
<i>Luzula pilosa</i>	71	71	79	97
<i>Linnaea borealis</i>	20	13	24	24
<i>Orthilia secunda</i>	23	21	20	25
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	29	28	35	31
<i>Dryopteris austriaca</i>	20	26	27	27
<i>Dryopteris spinulosa</i>	59	62	40	39
<i>Vaccinium myrtillus</i>	59	60	93	97
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	45	37	59	55
<i>Pleurozium schreberi</i>	30	53	72	109
<i>Dicranum scoparium</i>	50	60	85	101
<i>Polytrichum commune</i>	44	45	73	70
<i>Sphagnum girgensohnii</i>	15	18	14	21
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	–	–	2	3
<i>Hylocomium splendens</i>	–	–	1	4
<i>Stellaria holostea</i>	40	21	11	8
<i>Milium effusum</i>	20	13	12	12
<i>Carex digitata</i>	2	1	10	8
<i>Ajuga reptans</i>	9	6	–	–
<i>Melica nutans</i>	7	4	2	2
<i>Orobus vernus</i>	4	1	–	–
<i>Viola mirabilis</i>	6	4	–	–
<i>Aegopodium podagraria</i>	4	3	–	–
<i>Paris quadrifolia</i>	5	1	–	–
<i>Rubus saxatilis</i>	43	28	27	16
<i>Solidago virgaurea</i>	34	28	7	7
<i>Crepis paludosa</i>	6	4	–	–
<i>Fragaria vesca</i>	10	3	–	–
<i>Veronica chamaedris</i>	7	1	–	–
<i>Potentilla erecta</i>	5	–	–	–
<i>Calamagrostis epigeios</i>	41	12	1	2
<i>Deschampsia caespitosa</i>	36	21	–	–
<i>Rubus idaeus</i>	9	5	–	–
<i>Carex canescens</i>	5	6	–	–

\* Группы видов: бореальное мелкотравье, папоротники, кустарнички, таежные мхи, неморальные виды, лесные гелиофиты, доминанты вырубок.

Описанная картина наблюдается везде, где учетные площадки располагаются под пологом сомкнутого елового подроста. Но из-за большого объема пробных площадей условия на них неоднородны. На тех учетных площадках, над которыми еловый подрост не сомкнулся кронами, полного исчезновения светолюбивых и неморальных видов не наблюдается, а лишь сокращается их участие в общем проективном покрытии травяно-кустарничкового яруса.

В старовозрастных березниках травяно-моховой покров уже в начале наблюдений был сложен почти исключительно бореальными видами (см. табл. 3). Значительных изменений обилия и встречаемости видов трав и кустарничков за период наблюдений не выявлено. Данные за 1995 год неполны, поэтому в таблице не показаны. Лишь майник (*Maianthemum bifolium*) заметно сократил встречаемость на одной из пробных площадей, что является локальной флуктуацией и на других пробках той же возрастной группы не

отмечено. Таежные мхи повсеместно увеличивают свои встречаемость и обилие. Это касается как обычных для изучаемого массива березовых лесов плевротиума и дикранума, так и более редких таежных мхов хилокомиума (*Hylocomium splendens*) и ритидиладельфуса (*Rhytidiadelphus triquetrus*), появление которых отмечено в старовозрастных березниках. Увеличивается и встречаемость сфагнома (*Sphagnum girgensohnii*). Несколько растет проективное покрытие черники, падает встречаемость костяники. В целом строение травяно-кустарничкового яруса в старовозрастных южнотаежных березниках со вторым древесным ярусом ели остается стабильным за двадцать лет наблюдений. Значительных изменений здесь можно ожидать с началом распада березового древостоя.

Если выпадение из состава травяно-кустарничкового яруса светолюбивых трав в результате смыкания крон елового подроста явление ожидаемое, то большее светолюбие неморальных видов в сравнении

с бореальными оказалось неожиданным. Возможная причина большего светолюбия неморальных видов трав в южной тайге в сравнении с типичными для них условиями широколиственных лесов может заключаться в меньшем КПД использования ими рассеянного света в условиях дефицита доступного азота. Хотя свет и азот взаимозаменяемые ресурсы среды, доступность одного из них влияет на эффективность поглощения другого. В частности, КПД использования рассеянного света зависит от содержания хлорофилла *b* и других вспомогательных пигментов, служащих для улавливания квантов света и передачи их энергии на реакционные центры фотосинтеза [7]. Их концентрация всегда возрастает в хлоропластах теневых листьев. Азот входит в состав этих соединений и его дефицит затрудняет адаптацию фотосинтетического аппарата к низкой интенсивности поступающей физиологически активной радиации. Неморальные виды испытывают дефицит азота в этих южнотаежных березняках, о чем свидетельствуют результаты эксперимента с внесением азотных удобрений. В отличие от видов бореальных, неморальные виды звездчатка и бор достоверно положительно отреагировали на внесение мочевины в дозе 90 кг N на гектар в южнотаежном березняке-кисличнике [6]. Неморальные виды отличаются от видов бореальных большей чувствительностью к повышенной кислотности почв и к токсичным ионам алюминия. В кислых подзолистых почвах таежных лесов поглощение корнями неморальных видов катионов затруднено, а минеральный азот доступен растениям исключительно в аммонийной форме. В этом вероятно заключена причина дефицита доступного для них азота в таежных подзолистых почвах. По более богатым и менее кислым почвам речных пойм или по почвам на основных почвообразующих породах неморальные виды проникают на север вплоть до северной тайги.

## ВЫВОДЫ

1. Образование под пологом производных березовых лесов сомкнутого яруса елового подроста ведет к значительному ухудшению условий существования растений нижних ярусов. Особенно резко ужесточается световой режим у поверхности почвы.

2. Смыкание елового подроста вызывает «бореализацию» травяно-кустарничкового покрова: участие в его составе светолюбивых и неморальных видов резко сокращается, тогда как бореальные виды сохраняют свою представленность практически в неизменном виде. При этом наблюдается увеличение встречаемости и обилия зеленых таежных мхов плевроциума и дикранума.

3. В дальнейшем сложение травяно-кустарничкового покрова стабилизируется. Значительных изменений в его составе в старовозрастных березняках (75–115 лет) с сомкнутым ярусом подпологовой ели не выявлено. Продолжают увеличиваться встречаемость и обилие зеленых таежных мхов. Такая картина, оче-

видно, будет наблюдаться до начала распада березового древостоя.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

1. Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л. : Наука, 1969. 336 с.
2. Лысиков А. Б. Влияние смены березняков еловыми древостоями в южной тайге на лесорастительные свойства почвы // Лесоведение. 1986. № 5. С. 39–44.
3. Рубцов М. В., Дерюгин А. А. Динамика возрастной структуры популяции ели под пологом южнотаежных березняков Русской равнины // Хвойные бореальной зоны. 2013. Т. XXXI. № 1–2. С. 9–14.
4. Рубцов М. В., Дерюгин А. А. Динамика состояния популяции ели под пологом березняков южной тайги Русской равнины // Лесной журнал. 2016. № 2. С. 47–58.
5. Рысин Л. П. Роль конкуренции между корневыми системами во взаимоотношениях древостоя и подлеска с травяно-кустарничковым ярусом в сложных борах // Ботанический журнал. 1967. Т. 52. № 6. С. 820–831.
6. Татарников Д. В. Влияние ежегодного внесения удобрений на динамику видов трав и кустарничков южнотаежного березняка за семилетний период // Лесоведение. 2010. № 6. С. 20–27.
7. Lambers H., Chapin F. S., L. Pons P. Plant physiological ecology. New York : Springer-Verlag, 1998. 540 p.

## REFERENCES

1. Karpov V. G. Eksperimental'naya fitotsenologiya temnokhvoynoy taygi. L. : Nauka, 1969. 336 s.
2. Lysikov A. B. Vliyaniye smeny bereznyakov elovymi drevostoyami v yuzhnoy tayge na lesorastitel'nyye svoystva pochvy // Lesovedeniye. 1986. № 5. S. 39–44.
3. Rubtsov M. V., Deryugin A. A. Dinamika vozrastnoy struktury populyatsii eli pod pologom yuzhnoutayezhnykh bereznyakov Russkoy ravniny // Khvoynyye boreal'noy zony. 2013. T. XXXI. № 1–2. S. 9–14.
4. Rubtsov M. V., Deryugin A. A. Dinamika sostoyaniya populyatsii eli pod pologom bereznyakov yuzhnoy taygi Russkoy ravniny // Lesnoy zhurnal. 2016. № 2. S. 47–58.
5. Rysin L. P. Rol' konkurentsii mezhdru kornevymi sistemami vo vzaimootnosheniyakh drevostoya i podleska s travyano-kustarnichkovym yarusom v slozhnykh borakh // Botanicheskiy zhurnal. 1967. T. 52. № 6. S. 820–831.
6. Tatarnikov D. V. Vliyaniye ezhegodnogo vnese-niya udobreniy na dinamiku vidov trav i kustarnichkov yuzhnotayezhnogo bereznyaka za semiletniy period // Lesovedeniye. 2010. № 6. S. 20–27.
7. Lambers H., Chapin F. S., L. Pons P. Plant physiological ecology. New York : Springer-Verlag, 1998. 540 p.

© Татарников Д. В., 2017