

УДК 58.072

DOI: 10.24412/2072-8816-2026-20-2-11-21

ДИНАМИКА МОХОВОГО ПОКРОВА ОСИННИКОВ В ХОДЕ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЕЛОВОГО ЛЕСА НА ЗАЛЕЖИ

© 2026 И.В. Варганова^{1,*}, В.В. Горшков^{2,3}, Г.Я. Дорошина², И.Ю. Баккал², Д.А. Стариков⁴

¹Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР)

ул. Б. Морская 42, 44, Санкт-Петербург, 190000, Россия

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

ул. Профессора Попова 2, Санкт-Петербург, 197022, Россия

³Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова

пер. Институтский 5, Санкт-Петербург, 5194021, Россия

⁴Нижне-Свирский государственный природный заповедник

ул. К. Маркса 27, Лодейное Поле, Ленинградская обл., 187700, Россия

*e-mail: Varganova_irina@mail.ru

Аннотация. Проведена оценка видового состава и обилия напочвенных мохообразных в сукцессионном ряду восстановления елового леса на залежи, состоящего из участка суходольного луга и осиновых лесов с возрастом древостоя 20, 55, 75 и 95 лет в Нижне-Свирском заповеднике Ленинградской области. Измерение характеристик напочвенного покрова выполнено на 150 учетных площадках 0.1 м², заложенных по трансекте с шагом 1 м. Выявлено 23 вида напочвенных мхов. Приводится их список и средние величины проективного покрытия. Рассмотрена взаимосвязь проективных покрытий и видового богатства мхов с возрастом осинового древостоя и факторами среды. Выделено три стадии: луговая, переходная (возраст осины 20 лет) и стадия сформированных осиновых лесов (возраст осины 55–95 лет). Наибольшее видовое богатство напочвенных мхов (10–15 видов), видовая насыщенность (1.4–1.8 вида/0.1 м²) и проективное покрытие (4–10%) зарегистрировано в сформированных осиновых лесах. Оценено влияние мертвых растительных остатков на участие мхов в напочвенном покрове в процессе формирования осиновых лесов.

Ключевые слова: *Populus tremula*, сукцессия, осиновые леса, пространственно-временной ряд, мхи.

Поступила в редакцию: 19.03.2026. **Принята к публикации:** 15.05.2026.

Для цитирования: Варганова И.В., Горшков В.В., Дорошина Г.Я., Баккал И.Ю., Стариков Д.А. 2026. Динамика мохового покрова осинников в ходе восстановления елового леса на залежи. — Фиторазнообразие Восточной Европы. 20(2): 11–21. DOI: 10.24412/2072-8816-2026-20-2-11-21

ВВЕДЕНИЕ

Лиственные леса с доминированием осины (*Populus tremula* L.) широко распространены в таежной зоне (Caudullo et al., 2017), отличаются разнообразием микроместообитаний и высоким биоразнообразием (Hardenbol et al., 2020; Kivinen et al., 2020). Восстановление ельников в пределах северо-запада РФ на месте залежей происходит как правило через стадию мелколиственного леса, нередко с участием осины (Nitsenko, 1961; Fedorchuk et al., 2005; Yarmishko et al., 2020). Мохообразные являются важным компонентом в бореальных лесных экосистемах, которые способны влиять на водный режим, накопление органического вещества и процессы почвообразования (Turetsky et al., 2010, 2012; Koranda, Michelsen, 2020; Grau-Andrés et al., 2022). В связи с невысоким проективным покрытием в напочвенном покрове мохообразные в осиновых лесах чаще исследуются как элемент внеярусной растительности (Ojala et al., 2000; Oldén et al., 2014; Tarasova et al., 2017). Несмотря на широкое распространение осиновых лесов и их роль в поддержании биоразнообразия, влияние возраста древесного яруса осинников и фитоценологических факторов на сообщества напочвенных мохообразных изучено недостаточно. Исследование видового состава, структуры и

экологических особенностей мохового покрова осинников является актуальным, поскольку дополняет сведения о биоразнообразии бореальных лесных экосистем на стадиях сукцессии, предшествующих формированию коренного типа леса. Цель работы: оценить динамику участия мохообразных в напочвенном покрове в процессе зарастания луга осиновым лесом.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проведено во второй декаде августа 2023 г. в Лодейнопольском районе на северо-востоке Ленинградской области на территории государственного природного Нижне-Свицкого заповедника в окрестностях стационара Лахта. Исследуемая территория согласно геоботаническому районированию, относится к полосе среднетаёжных лесов Олонецко-Южноприладожского округа (Geobotanical..., 1989). Климат заповедника характеризуется как умеренно-континентальный. Среднесуточные температуры выше 10°C держатся 105–115 дней в году (Scientific..., 1989).

В каждом лесном фитоценозе закладывалась пробная площадь 20 м x 20 м с однородными характеристиками травяно-кустарничкового и древесного ярусов. Высота деревьев определялась с помощью высотомера Suunto PM-5/1250, возраст определяли по 3–5 модельным растениям.

В пределах каждой пробной площади на трансекте рамкой площадью 0.1 м² закладывали по 30 учетных площадок через 1 м. Всего выполнено 150 описаний учетных площадок. На каждой учетной площадке оценивали: общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса и мохового покрова, проективное покрытие видов с учетом перекрытия в процентах от площади рамки. Для оценки влияния фитоценологических факторов на моховой покров в пределах учетной площадки оценивали проективное покрытие листового опада, ветоши, коры и ветвей, а также сквозистость древостоя (Iratov et al., 1979) над травяно-кустарничковым ярусом (съёмка в зенит цифровым фотоаппаратом, угол обзора 45°–60°).

Статистическую обработку данных проводили с использованием множественного дисперсионного и однофакторного (попарного) дисперсионного анализа (ANOVA). Для покрытий видов мохообразных различия принимали достоверными при доверительной вероятности $P > 95.0\%$; для остальных оцениваемых параметров $P > 99.0\%$. Устойчивость полученных результатов дополнительно проверяли непараметрическими методами: критерием Краскела-Уоллиса и медианным тестом Муди, для оценки взаимосвязи изучаемых факторов с параметрами мохового покрова применяли регрессионный анализ вида $y = a + bx$. Связь считали достоверной при доверительной вероятности не менее $P > 99.9\%$.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования осуществляли на 5 пробных площадях, заложенных по профилю в одном элементе ландшафта. Профиль включает суходольный лисохвостово-крупнотравный луг, образованный на залежи, и граничащий с ним лесной массив площадью 150 м x 40 м. Массив образован двумя осинниками крупнотравными (возраст древесного яруса 20 лет и 55 лет), осинником кисличным (75 лет), осинником вейниковым (95 лет) (табл. 1). Осинник вейниковый наиболее удален от луга и находится на расстоянии 150 м от него. Возраст осинового древостоя являлся маркером времени зарастания исходного лугового сообщества.

Изученные осинники характеризуются однородным монодоминантным древостоем. Только в осиннике с возрастом древостоя 95 лет в составе второго яруса появляются отдельные ели (*Picea abies* (L.) H. Karst.).

Изученный ряд сообществ по ключу для распознавания серий типов леса относится к ряду восстановления типа леса ельника кисличного-таволгового на недостаточно дренированных суглинках (Fedorchuk et al., 2005). К диагностическим видам этого типа относятся виды группы майника (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Equisetum sylvaticum* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Oxalis acetosella* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs, *Trientalis europaea* L., *Rubus saxatilis* L.) и таволги (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Geum rivale* L., *Cirsium oleraceum* (L.) Scop.).

Таблица 1. Параметры древостоя фитоценозов и диагностические виды травяно-кустарничкового яруса

Table 1. Tree stand and indicator species of herb-dwarf shrub layer

Ind	Assoc.	A	Comp.	H	Indicator species
a	Лисохвостово-крупнотравный луг/ Meadow with meadow foxtail and meadowsweet	Нет древесных растений/ no woody plants			<i>Geum rivale, Filipendula ulmaria</i>
b	Осинник крупнотравный/ Aspen forest with meadowsweet	20	10Oc/ 10Populus	7–8	<i>Geum rivale, Filipendula ulmaria</i>
c	Осинник крупнотравный/ Aspen forest with meadowsweet	55	10Oc/ 10Populus	26–26	<i>Dryopteris carthusiana, Equisetum sylvaticum, Filipendula ulmaria, Geum rivale, Luzula pilosa, Maianthemum bifolium, Oxalis acetosella, Rubus saxatilis</i>
d	Осинник кисличный/ Aspen forest with wood-sorrel	75	9Oc1Б/ 9Populus 1Betula	32–33	<i>Calamagrostis arundinacea, Dryopteris carthusiana, Equisetum sylvaticum, Filipendula ulmaria, Geum rivale, Luzula pilosa, Maianthemum bifolium, Oxalis acetosella, Rubus saxatilis, Trientalis europaea</i>
e	Осинник вейниковый/ Aspen forest with purple small-reed	95	9Oc1Б+Е/ 9Populus 1Betula + Picea	32–33	<i>Cirsium oleraceum, Dryopteris carthusiana, Equisetum sylvaticum, Filipendula ulmaria, Geum rivale, Luzula pilosa, Maianthemum bifolium, Oxalis acetosella, Rubus saxatilis, Trientalis europaea</i>

Примечание: Ind – индекс пробной площади; Assoc. – ассоциация; А – возраст древостоя, лет; Comp. – состав древостоя; H – средняя высота древостоя, м; Indicators – диагностические виды типа леса ельника кисличного-таволгового

Note: Ind – plot index; Assoc. – plant association; A – tree stand age, years; Comp. – stand composition formula; H – mean stand height, m; Indicators – Indicator species of oxalis-meadowsweet spruce forest

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В пределах изученного ряда сообществ выявлено 23 вида мхов, два образца определены только до рода (*Plagiomnium* sp. и *Brachythecium* sp.). Общее число видов мхов в осинниках с возрастом древесного яруса 20, 55, 75, 95 лет составило 9, 10, 15, 13, соответственно. Бриофлора напочвенных мохообразных в лесах с участием осины в Нижне-Свирском заповеднике включает 35 видов, относящихся к 12 семействам (Flora..., 1996). 8 выявленных в данном исследовании видов не были ранее отмечены как почвопокровные виды в осиновых лесах заповедника (табл. 2). Выявленные виды мохообразных часто встречаются в напочвенном покрове осиновых лесов. В условиях европейской России виды *Plagiomnium cuspidatum*, *Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Sanionia uncinata* нередко поселяются на комле осины, который выступает как экотонная зона между почвой и стволом дерева (Obabko, Tarasova, 2021; Rubtsova, 2024). *Oxyrrhynchium hians* и *Pseudobryum cinclidioides*, зарегистрированные в осинниках с возрастом древесного яруса 55–75 лет, относятся к индикаторам биологически ценных лесов (Andersson et al., 2009).

Проективное покрытие 9 видов напочвенных мохообразных достоверно различается в пределах рассматриваемого ряда сообществ. Это позволило разделить данные виды мхов на несколько групп по приуроченности к отдельным фитоценозам. Так *Dicranum scoparium*, *Plagiomnium medium*, *Pleurozium schreberi*, *Rhodobryum roseum*, *Sanionia uncinata* зарегистрированы только в осиновых фитоценозах с возрастом древесного яруса 55–95 лет. Ряд видов не имеет строгой привязки к сообществам с определенным возрастом осины и встречаются на разных стадиях лесовосстановления. *Plagiomnium ellipticum* встречается как на лугу, так и в лесу, но имеет максимальное среднее покрытие в осиннике с возрастом древесного

яруса 20 лет. Для *Plagiomnium cuspidatum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Sciuro-hypnum curtum* встречающихся в сообществах уже через 20 лет после заселения залежи осиной, максимальное среднее покрытие зарегистрировано в осинниках с возрастом древесного яруса 55–95 лет.

Таблица 2. Общие характеристики мохового покрова и среднее проективное покрытие видов мхов в сообществах с разным возрастом древесного яруса

Table 2. General characteristics of the moss cover and moss species projective cover in communities with different tree layer ages

Характеристика / Characteristics	Возраст древесного яруса осины, лет / Age of aspen tree stand, years				
	0(a)	20(b)	55(c)	75(d)	95(e)
Общее число видов на пробной площади, ед./ Total number of species per plot, units	3	9	10	15	13
Встречаемость в описаниях,% / Occurrence in descriptions,%	10	37	73	73	57
Среднее число видов на площади 0.1 м ² , ед./ Mean number of species per 0.1 m ² , units	0.1 ^{cde}	0.5 ^{cde}	1.4 ^{ab}	1.8 ^{ab}	1.1 ^{ab}
Общее проективное покрытие на площади 0.1 м ² ,% / Total projective cover per 0.1 m ² ,%	0.3 ^{cde}	2.7 ^d	4.1 ^a	10.6 ^{ab}	4.5 ^a
Проективное покрытие видов на площади 0.1 м ² ,% / Projective cover of species per 0.1 m ² ,%					
<i>Brachytheciastrum velutinum</i> (Hedw.) Ignatov et Huttunen	0	<0.1	0	0	0
<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Schimp.	0	0	<0.1	0.6	0
<i>Brachythecium salebrosum</i> (Hoffm. ex F. Weber et D. Mohr) Schimp.	0	0	<0.1	0	0
<i>Brachythecium</i> sp.	<0.1	0	0	0	<0.1
<i>Calliergon cordifolium</i> (Hedw.) Kindb.	0.1	0.2	0.3	<0.1	0
<i>Dicranum polysetum</i> Sw. *	0	0	0	0	0.1
<i>Hygroamblystegium humile</i> (P. Beauv.) Vanderp., Hedenäs et Goffinet *	0	<0.1	0	0	0
<i>Hylocomiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Ochyra et Stebel	0	0	0	0.2	0.2
<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske *	0	0.2	0	<0.1	0
<i>Plagiomnium rostratum</i> (Schrad.) T.J. Kop. *	0	0	0	<0.1	0
<i>Plagiomnium</i> sp.	0	0	0	<0.1	<0.1
<i>Pseudobryum cinclidioides</i> (Huebener) T.J. Kop.	0	0	0	0.2	0
<i>Sciuro-hypnum starkei</i> (Brid.) Ignatov et Huttunen	0	1.0	0	0	0
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F. Weber et D. Mohr *	0	0	0.2	0.6	0.5
<i>Thuidium assimile</i> (Mitt.) A. Jaeger *	0	0	0.2	0.4	0
<i>Thuidium recognitum</i> (Hedw.) Lindb. *	0	0	0	<0.1	0.3
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	0 ^e	0 ^e	0 ^e	0 ^e	0.3 ^{abcd}
<i>Plagiomnium medium</i> (Bruch et al.) T.J. Kop.	0 ^{cd}	0 ^{cd}	0.8 ^{abc}	0.8 ^{abc}	<0.1 ^{cd}
<i>Pleurozium schreberi</i> (Willd. ex Brid.) Mitt. *	0 ^d	0 ^d	0 ^d	0.4 ^{abce}	0 ^d
<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	0 ^e	0 ^e	0 ^e	0 ^e	0.4 ^{abcd}
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	0	0	0	0	0.1 ^{abcd}
<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	0 ^d	<0.1 ^d	0.3 ^d	3.3 ^{abc}	0.4
<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J. Kop. *	0.3 ^b	1.1 ^{ac}	0.3	0.3	<0.1 ^b
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J. Kop.	0 ^{de}	<0.1 ^{de}	1.1	1.9 ^{ab}	1.8 ^{ab}
<i>Sciuro-hypnum curtum</i> (Lindb.) Ignatov	0 ^d	0.1 ^d	1.1	1.9 ^{ab}	0.4

Примечание: буквенные индексы обозначают достоверно различающиеся выборки величин на пробных площадях с разным возрастом осины. Для общих параметров мохового покрова доверительная вероятность P>0.99 (уровень значимости $\alpha<0.01$). Для проективных покрытий видов мхов на площади P>0.95 (уровень значимости $\alpha<0.05$); * новые виды для флоры осиновых лесов заповедника.

Note: letter indices indicate significantly different samples of values on sample plots with different ages of the aspen tree layer. For the general parameters of the moss cover, the confidence probability is $P > 0.99$ (significance level $\alpha < 0.01$). For the mean projective cover of species within the plot, $P > 0.95$ (significance level $\alpha < 0.05$); * new species for the flora of the aspen forests of the reserve.

Во всех изученных сообществах мхи не образуют сплошной покров. Их присутствие носит эпизодический характер. Наибольшая частота встречаемости площадок, на которых были встречены мхи, наблюдается в зрелых осиновых лесах. Если на лугу частота встречаемости площадок, на которых присутствовали мхи, составляют всего 10%, то уже в 20-летнем осиннике этот показатель возрастает до 37% (табл. 2). В более зрелых осиновых лесах (55, 75 и 95 лет) частота встречаемости площадок со мхами достигает 73%, что говорит о формировании более благоприятных условий для их развития в условиях сомкнутого лесного сообщества.

Проективное покрытие мхов, также демонстрирует связь с возрастом осинового древостоя. На лугу оно минимально, в среднем составляя 0.3% (варьирует от 0 до 3%), медианное значение равно 0%. В молодом осиннике (20 лет) покрытие немного увеличивается до 2.7% (0–10%), однако медианное значение остается 0%. Значительный скачок происходит в 55-летнем осиннике, где среднее покрытие составляет 4.1% (0–30%), а медиана 3%. Среднее покрытие мхов в 75-летнем осиннике составляет 10.6% (0–80%), медиана 5%. В 95-летних осиновых лесах покрытие мхов 4.5% (0–15%), медиана 5%. Эти данные подтверждают статистически значимые различия в проективном покрытии мхов между луговыми сообществами, молодым осинником и зрелыми лесами.

Видовая насыщенность мхов, то есть количество видов на единицу площади (0.1 м²), также коррелирует с возрастными изменениями ($r = 0.43$, $\alpha < 0.001$). На лугу и в молодом (20-летнем) осиннике видовая насыщенность крайне низка, 0.1–0.5 вида. В зрелых осиновых лесах (55–95 лет) видовая насыщенность мхов существенно увеличивается, достигая 1.1–1.8 вида, свидетельствуя о формировании более стабильных и разнообразных условий местообитания мхов под пологом леса.

В таблице 3 приведены параметры сообществ с разным возрастом древесного яруса осины. Анализ данных показывает четкое снижение сквозистости древесного яруса по мере увеличения возраста осины от 0 до 55 лет со 100% до 31%, в более старших возрастных группах сквозистость незначительно увеличивается, достигая 40% в 95-летнем древостое.

Среднее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса при переходе от луга к молодому осиновому лесу (возраст древостоя 20 лет) снижается с 74% до 61%. В сообществах с возрастом древесного яруса 55–95 лет покрытие травяно-кустарничкового яруса снижается в 2.5–3 раза по сравнению с лугом и варьирует в пределах 24–29% (табл. 3).

Таблица 3. Характеристика параметров сообществ с разным возрастом древесного яруса

Table 3. Community parameters in communities with different tree layer ages

Параметр / Parameter	Возраст древесного яруса осины, лет / Age of aspen tree stand, years				
	0(a)	20(b)	55(c)	75(d)	95(e)
Сквозистость, % / Transparency, %	100 ^{bcd}	61 ^{acde}	31 ^{abc}	36 ^{ab}	40 ^{abc}
Среднее проективное покрытие на площади 0.1 м ² , % / Average mean projective cover per 0.1 m ² , %					
травяно-кустарничкового яруса / herb-dwarf shrub layer	74 ^{bcd}	61 ^{acde}	29 ^{ab}	24 ^{ab}	27 ^{ab}
ветоши трав / herb litter	81 ^{bcd}	47 ^{acde}	8 ^{ab}	2 ^{ab}	2 ^{ab}
листья осины / aspen leaves	0 ^{cde}	10 ^{cde}	51 ^{ab}	66 ^{ab}	57 ^{ab}
коры и ветвей осины / aspen bark and branches	0 ^{cde}	1 ^{de}	6 ^{ade}	13 ^{abce}	23 ^{abcd}
мертвых растительных остатков на почве / dead plant material on the soil surface	81 ^{bc}	57 ^{ade}	66 ^{ade}	81 ^{bc}	82 ^{bc}

Примечание: буквенные индексы обозначают выборки величин на пробных площадях с разным возрастом древесного яруса из осины. Наличие буквенного индекса у значения величины обозначают пробную площадь, с которой различия по данной величине достоверны (доверительная вероятность $P > 0.99$, уровень значимости $\alpha < 0.01$)

Note: letter indices denote samples obtained from plots with different ages of the aspen tree layer. The presence of a letter index next to a value indicates the plot(s) from which differences in this parameter are statistically significant ($P > 0.99$; significance level $\alpha < 0.01$)

С увеличением возраста древесного яруса в исследованном ряду сообществ изменяется состав напочвенного мертвого покрова (верхнего слоя подстилки). Проективное покрытие ветоши трав по мере зарастания луга осиной снижается более чем в 10 раз: от 81% (луг, древесный ярус отсутствует) до 47% (фитоценоз с возрастом осинового древостоя 20 лет) и до 2–8% в сообществах с возрастом древесного яруса 55–95 лет. Интересна динамика покрытия опавших листьев осины. На начальных стадиях формирования древесного яруса при возрасте осинового древостоя 20 лет проективное покрытие листового опада осины составляет 10%, и увеличивается до 51–66% в осинниках возрастом 55–95 лет. Проективное покрытие коры и ветвей осины в мертвом покрове меняется так же, увеличиваясь от 1% в осиннике с возрастом древостоя 20 лет до 6–13% в осинники с возрастом древостоя 55–75 лет. Наибольшее проективное покрытие (23%) эта фракция опада достигает в сообществе с возрастом древостоя 95 лет, отражая естественный процесс старения и отмирания частей деревьев. Суммарное проективное покрытие мертвых растительных остатков в исследованных сообществах варьирует в пределах от 57% до 82%, при этом в сообществах с возрастом древесного яруса 20 лет и 55 лет регистрируются более низкие значения (табл. 3).

Проведенные исследования показали, что при зарастании луга осиновым лесом происходит существенная трансформация условий местообитания мхов: сквозистости, проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса, суммарного покрытия мертвых растительных остатков. Эти изменения отражаются на величине проективного покрытия и видовой насыщенности мхов. На основании различия указанных параметров в изученном сукцессионном ряду можно выделить три стадии: «луговую», «переходную» (20 лет) и «стадию сформированных осиновых лесов» (с возрастом древостоя 55–95 лет).

Переход от луга к осиновому лесу представляет собой классический пример сукцессионных изменений, где трансформация светового режима и конкурентных взаимодействий приводит к перестройке всего растительного сообщества, включая моховой покров. Главным фактором, ограничивающим развитие мохового покрова является общее количество мертвых растительных остатков (коэффициент корреляции с проективным покрытием мхов $r = -0.38$, $\alpha < 0.001$), среди которых в сообществах с возрастом древесного яруса 0–55 лет основной фракцией является ветошь трав ($r = -0.33$, $\alpha < 0.01$), а в осиновых лесах 75–95 лет – листья осины ($r = -0.37$, $\alpha < 0.001$).

Увеличение видового разнообразия мохового покрова при зарастании травянистых фитоценозов осиновым древостоем показано и другими исследованиями (Boudreault et al., 2000). Согласно литературным данным проективное покрытие мхов в луговых сообществах с доминированием таволги может достигать 5% в пределах лесной зоны (Cherednichenko, Bogodulina, 2017), но в условиях Северо-Запада Европейской России мохообразные на влажных лугах имеют низкое покрытие (менее 0.1%) (Vasilevich, 2006). В осиновых лесах с возрастом древесного яруса 55–70 лет проективное покрытие напочвенных мхов достигает 5–9% (Fedorchuk et al., 2005; Lebedeva et al., 2008; Makarova, 2020), при этом все исследователи указывают на ограничение роста мхов под воздействием листового опада (Lebedeva, Tykchodeeva, 2003; Startsev et al., 2008; Jean et al., 2017).

Установленные в данном исследовании закономерности характеризуют динамику мохового покрова при лесовосстановлении на залежах, но отличаются от наблюдаемых при зарастании вырубок. При зарастании лугов восстановление лесного набора видов протекает медленнее, чем после рубки (Nitsenko, 1961). На вырубках давностью 2–10 лет в условиях северо-запада России проективное покрытие напочвенных мохообразных достигает 45–70% (Genikova, Kryshen, 2018), и среди них велико участие бореальных видов *Hylocomiadelphus triquetrus*, *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium* (Troshin, Mirin, 2024), которые в нашем исследовании были отмечены только в осиновых лесах с возрастом древесного яруса 75–95 лет. Листовой опад других видов деревьев в условиях тайги будет ограничивать развитие мохового яруса сходным с осиной образом (Lebedeva, Tykchodeeva, 2003), но возрастание участия ели в осиново-еловых и еловых лесах приводит к изменению структуры фракций опада и увеличению проективного покрытия мохообразных до 50–86% (Fedorchuk et al., 2005; Rubtsova, 2024).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения динамики напочвенных мхов в сукцессионном ряду восстановления ельника кисличного-таволгового на залежи состоящего из участка суходольного луга и осиновых лесов с возрастом древостоя 20, 55, 75 и 95 лет было выявлено 23 вида мхов, относящихся к 12 семействам.

На основании анализа фитоценологических условий и участия мхов в исследованном сукцессионном ряду выделены три стадии: луговая, переходная – молодые осиновые леса (с возрастом древостоя 20 лет) и стадия сформированных осиновых лесов (55–95 лет). Наибольшее видовое богатство напочвенных мхов (10–15 видов), видовая насыщенность (1.4–1.8 вида/0.1 м²) и проективное покрытие мхов (4–10%) зарегистрировано в сформированных осиновых лесах.

Важным ограничивающим фактором при формировании мохового покрова является суммарное проективное покрытие мертвых растительных остатков.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность научному сотруднику заповедника Рычковой Анне Леонидовне за помощь в проведении полевых исследований.

Работа выполнена в рамках государственного задания по плановой теме БИН РАН «Растительность Европейской России и северной Азии: разнообразие, динамика, типы местообитаний» № 126020616772-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Andersson et al.] Андерссон Л., Алексеева Н.М., Кузнецова Е.С. 2009. Выявление и обследование биологически ценных лесов на Северо-Западе Европейской части России. Том 2: Пособие по определению видов. — СПб. 258 с.

Boudreault C., Gauthier S., Bergeron Y. 2000. Epiphytic lichens and bryophytes on *Populus tremuloides* along a chronosequence in the southwestern boreal forest of Québec, Canada. — *The Bryologist*. 103(4): 725–738. <http://www.jstor.org/stable/3244336>

Caudullo G., Welk E., San-Miguel-Ayanz J. 2017. Chorological maps for the main European woody species. — *Data in Brief*. 12: 662–666. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2017.05.007>

[Cherednichenko, Borodulina] Чередниченко О.В., Бородулина В.П. 2017. *Filipendula ulmaria* meadows in the Polistovsky Nature Reserve. — *Bulletin of Bryansk Department of Russian Botanical Society*. 3(11): 63–68. <https://doi.org/10.22281/2307-4353-2017-3-63-68>

[Fedorchuk et al.] Федорчук В.Н., Нешатаев В.Ю., Кузнецова М.Л. 2005. Лесные экосистемы северо-западных районов России: типология, динамика, хозяйственные особенности. — СПб. 382 с.

[Flora...] Флора и фауна заповедников. Вып. 62. Мхи, водоросли, лишайники Нижнесвирского заповедника: Листостебельные мхи, водоросли, лишайники: (аннотированные списки видов). 1996. М. 34 с.

[Genikova, Kryshen] Геникова Н.В., Крышень А.М. 2018. Динамика напочвенного покрова северотаежного ельника черничного в первые годы после рубки. — *Ботанический журнал*. 103(3): 364–381. <https://doi.org/10.1134/S0006813618030067>

[Geobotanical...] Геоботаническое районирование Нечерноземья европейской части. РСФСР. Л.: Наука, 1989. 64 с.

Grau-Andrés R., Wardle D.A., Kardol P. 2022. Bryosphere Loss Impairs Litter Decomposition Consistently Across Moss Species, Litter Types, and Micro-Arthropod Abundance. — *Ecosystems*. 25:1542–1554. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00731-8>

Hardenbol A., Junninen K., Kouki J. 2020. A key tree species for forest biodiversity, European aspen (*Populus tremula*), is rapidly declining in boreal old-growth forest reserves. — *Forest Ecology and Management*. 462: 118009. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118009>

[Ipatov et al.] Ипатов В.С., Кирикова Л.А., Бибииков В.П. 1979. Сквозистость древостоев (измерение и возможности использования в качестве показателя микроклиматических условий под пологом леса). — *Ботанический журнал*. 64(11): 1615–1624.

Jean M., Alexander H.D., Mack M.C., Johnstone J.F. 2017. Patterns of bryophyte succession in a 160-year chronosequence in deciduous and coniferous forests of boreal Alaska. — Canadian Journal of Forest Research. 47(8): 1021–1032. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0013>.

Kivinen S., Koivisto E., Keski-Saari S., Poikolainen L., Tanhuanpää T., Kuzmin A., Viinikka A., Heikkinen R., Pykälä J., Virkkala R., Vihervaara P., Kumpula T. 2020. A keystone species, European aspen (*Populus tremula* L.), in boreal forests: Ecological role, knowledge needs and mapping using remote sensing. — Forest Ecology and Management. 474: 118008. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118008>

Koranda M., Michelsen A. 2020. Mosses reduce soil nitrogen availability in a subarctic birch forest via effects on soil thermal regime and sequestration of deposited nitrogen. — Journal of Ecology. 109: 1424–1438. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13567>

[Lebedeva, Tykchodeeva] Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю. 2003. Взаимоотношения видов напочвенного покрова на разных стадиях развития ельника чернично-зеленомошного. — Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 1:30–47

[Lebedeva et al.] (Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Ипатов В.С. 2008. Влияние деревьев на напочвенный покров в осиннике черничном. — Ботанический журнал. 93(7): 996–1010.

[Makarova] Макарова М.А. 2020. Осиновые (*Populus tremula*) леса Северо-Западного Приладожья. — Ботанический журнал. 105(10): 957–980. DOI 10.31857/S0006813620100063.

[Nitsenko] Ниценко А.А. 1961. Изменение естественной растительности Ленинградской области под воздействием человека. — Л.: Изд-во Ленинградского университета. 51 с.

[Obabko, Tarasova] Обабко Р.П., Тарасова В.Н. 2021. Эпифитная бриофлора южной Карелии. — Труды Карельского научного центра Российской академии наук. 8:41–49. <http://dx.doi.org/10.17076/bg1464>

Ojala E., Mönkkönen M., Inkeröinen J. 2000. Epiphytic bryophytes on European aspen *Populus tremula* in old-growth forests in northeastern Finland and in adjacent sites in Russia. — Canadian Journal of Botany. 78(4):529-536 <https://doi.org/10.1139/b00-023>

Oldén A., Ovaskainen O., Kotiaho J.S., Laaka-Lindberg S., Halme P. 2014. Bryophyte Species Richness on Retention Aspens Recovers in Time but Community Structure Does Not. — PLoS ONE. 9(4):e93786. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093786>

[Rubtsova] Рубцова А.В. 2024. Бриофлора Удмуртской Республики: монография. — Ижевск: Удмуртский университет. 169 с.

[Scientific...] Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Ч. 1-6. Вып. 3. Карельская АССР, Ленинградская, Новгородская, Калининская и Смоленская области. 1989. Л. 344 с.

Startsev N., Loeffers V.J., Landhäusser S.M. 2008. Effects of leaf litter on the growth of boreal feather mosses: Implication for forest floor development. — Journal of Vegetation Science. 19: 253–260. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18367>

Tarasova V.N., Obabko R.P., Himelbrant D.E., Boychuk M.A., Stepanchikova I.S., Borovichev E.A. 2017. Diversity and distribution of epiphytic lichens and bryophytes on aspen (*Populus tremula*) in the middle boreal forests of Republic of Karelia (Russia). — Folia Cryptogamica Estonica. 54: 125–141. <https://doi.org/10.12697/fce.2017.54.16>

[Troshin, Mirin] Трошин Д.С., Мирин Д.М. 2024. Динамика растительности и биотопа ельника черничного: 10 лет после вырубki с сохранением *Populus tremula* — Трансформация экосистем. 7:1(24):237-254. <https://doi.org/10.23859/estr-23082>

Turetsky M., Bond-Lamberty B., Euskirchen E., Talbot J., Frolking S., McGuire A., Tuittila E. 2012. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. — New Phytologist. 196(1): 49–67. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04254.x>.

Turetsky M., Mack M., Hollingsworth T., Harden J. 2010. The role of mosses in ecosystem succession and function in Alaskan boreal forest. — Canadian Journal of Forest Research. 40: 1237–1264. <https://doi.org/10.1139/x10-072>

[Vasilevich] Василевич В.И. 2006. Влажные разнотравные луга Северо-Запада Европейской России. — Ботанический журнал. 91(9): 1313–1328.

Yarmishko V.T., Potokin A.F., Antonov O.I., Ignatieva O.V., Kapitsa E.A. 2020. The composition and structure of mature aspen forests in Lisinsky Forestry Unit of the Leningrad region. — IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 574: 012087. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/574/1/012087>

DYNAMICS OF THE MOSS COVER IN ASPEN STANDS DURING THE RESTORATION OF A SPRUCE FOREST ON FALLOW LAND

© 2026 I.V. Varganova^{1,*}, V.V. Gorshkov^{2,3}, G.Ya. Doroshina², I.Yu. Bakkal², D.A. Starikov⁴

¹*N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources
42, 44, Bolshaya Morskaya Str., Saint Petersburg, 190000, Russia*

²*Komarov Botanical Institute of the RAS*

2, Professora Popova St., Saint Petersburg, Russia, 197022

³*Saint Petersburg State Forest Technical University*

5, Institutskiy Ln., Saint Petersburg, 194021, Russia

⁴*Nizhne-Svirsky Nature Reserve*

27, Karla Marksa Str., Lodeynoye Pole, Leningrad region, 187700, Russia

**e-mail: Varganova_irina@mail.ru*

Abstract: An assessment was carried out of the species composition and abundance of ground mosses along a successional sequence of spruce forest restoration on fallow land of 5 phytocoenosis: dry meadow site and aspen stands aged 20, 55, 75, and 95 years in the Nizhne-Svirsky Nature Reserve (Leningrad Region, Russia). Geobotanical descriptions were conducted on 30 sample plots of 0.1 m², established along a transect at 1 m intervals within each phytocoenosis of the sequence. A total of 23 species of ground mosses were identified. The list of these species and their mean projective cover values is provided. The relations between moss projective cover, moss species richness, the age of the aspen stand, and phytocoenotic environmental factors are examined. Based on the analysis, three stages were distinguished: meadow, transitional (aspen forest with tree stand of 20 years), and the stage of developed aspen forests (aspen age 55–95 years). The highest species richness of ground mosses (10–15 species), number of moss species per 0.1 m² (1.4–1.8 species) and projective cover (4–10%) were recorded in the developed aspen forests. The influence of the projective cover of dead plant material as the important limiting factor on the development of the moss cover along a successional sequence was observed.

Key words: *Populus tremula*, succession, boreal forest, mosses layer, spatiotemporal series, chronosequence, bryophyte.

Submitted: 19.03.2026. **Accepted for publication:** 15.05.2026.

For citation: Varganova I.V., Gorshkov V.V., Doroshina G.Ya., Bakkal I.Yu., Starikov D.A. 2026. Dynamics of the moss cover in aspen stands during the restoration of a spruce forest on fallow land. — Phytodiversity of Eastern Europe. 20(2): 11–21. DOI: 10.24412/2072-8816-2026-20-2-11-21

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors express gratitude to research associate Anna Rychkova for her assistance in data collection. The work was carried out within the framework of the state assignment for the planned topic of the Botanical Institute of the RAS “Vegetation of European Russia and Northern Asia: diversity, dynamics, habitat types” № 126020616772-4.

REFERENCES

Andersson L., Alexeeva N.M., Kuznetsova E.S. 2009. Survey of biologically valuable forests in North-Western European Russia. Vol. 2: Identification manual of species to be used during survey at stand level. Saint-Petersburg. 258 p. (In Russ.).

Boudreault C., Gauthier S., Bergeron Y. 2000. Epiphytic lichens and bryophytes on *Populus tremuloides* along a chronosequence in the southwestern boreal forest of Québec, Canada. — The Bryologist. 103(4): 725–738. <http://www.jstor.org/stable/3244336>

Caudullo G., Welk E., San-Miguel-Ayanz J. 2017. Chorological maps for the main European woody species. — Data in Brief. 12: 662–666. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2017.05.007>

Cherednichenko O.V., Borodulina V.P. 2017. *Filipendula ulmaria* meadows in the Polistovsky Nature Reserve. — Bulletin of Bryansk Department of Russian Botanical Society. 3(11): 63–68 <https://doi.org/10.22281/2307-4353-2017-3-63-68> (In Russ.).

Fedorchuk V.N., Neshatayev V.Yu., Kuznetsova M.L. 2005. Forest ecosystems of the North-Western regions of Russia: typology, dynamics, forests management features. St.Petersburg, 382 p. (In Russ.).

Flora and fauna of nature reserves. Issue 62. Mosses, algae, lichens of the Nizhnesvirsky Nature Reserve: Leaf-stem mosses, algae, lichens: (annotated lists of species). 1996. Moscow. 34 p. (In Russ.).

Genikova N.V., Kryshen A.M. 2018. Dynamics of ground cover in *Piceetum myrtillosum* in northern taiga during the first years after clear-cutting. — Botanicheskii Zhurnal. 103(3): 364–381. <https://doi.org/10.1134/S0006813618030067>. (In Russ.).

Geobotanical zoning of the Non-Black Earth Region of the European part RSFSR. 1989. Leningrad: Nauka, 64 p. (In Russ.).

Grau-Andrés R., Wardle D.A., Kardol P. 2022. Bryosphere Loss Impairs Litter Decomposition Consistently Across Moss Species, Litter Types, and Micro-Arthropod Abundance. — Ecosystems. 25:1542–1554. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00731-8>

Hardenbol A., Junninen K., Kouki J. 2020. A key tree species for forest biodiversity, European aspen (*Populus tremula*), is rapidly declining in boreal old-growth forest reserves. — Forest Ecology and Management. 462: 118009. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118009>

Ipatov V.S., Kirikova L.A., Bibikov V.P. 1979. The value of transparence of a woodstand, its measurement and the possibility of its usage as an index of microclimatic conditions under a forest canopy. — Botanicheskii Zhurnal. 64(11): 1615–1624. (In Russ.).

Jean M., Alexander H.D., Mack M.C., Johnstone J.F. 2017. Patterns of bryophyte succession in a 160-year chronosequence in deciduous and coniferous forests of boreal Alaska. — Canadian Journal of Forest Research. 47(8): 1021–1032. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2017-0013>.

Kivinen S., Koivisto E., Keski-Saari S., Poikolainen L., Tanhuanpää T., Kuzmin A., Viinikka A., Heikkinen R., Pykälä J., Virkkala R., Vihervaara P., Kumpula T. 2020. A keystone species, European aspen (*Populus tremula* L.), in boreal forests: Ecological role, knowledge needs and mapping using remote sensing. — Forest Ecology and Management. 474: 118008. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118008>

Koranda M., Michelsen A. 2020. Mosses reduce soil nitrogen availability in a subarctic birch forest via effects on soil thermal regime and sequestration of deposited nitrogen. — Journal of Ecology. 109: 1424–1438. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13567>

Lebedeva V.Ch., Tykchodeeva M.U. 2003. Plant interaction of living soil-cover species on different stages of development of bilberry-green moss spruce forest. — Vestnik of Saint Petersburg University. Series 3. Biology. 1:30–47. (In Russ.).

Lebedeva V.Kh., Tikhodeeva M.Yu., Ipatov V.S. 2008. Influence of trees on ground vegetation in a bilberry aspen forest. — Botanicheskii Zhurnal. 93(7): 996–1010. (In Russ.).

Makarova M.A. 2020. Aspen (*Populus tremula*) forests of the north-western Ladoga region. — Botanicheskii Zhurnal. 105(10): 957–980. DOI 10.31857/S0006813620100063. (In Russ.).

Nitsenko A.A. 1961. Izmeneniye yestestvennoy rastitelnosti Leningradskoy oblasti pod vozdeystviyem cheloveka [Changes in the natural vegetation of the Leningrad Region under human impact]. — Leningrad: Leningrad State University Press. 51 p. (In Russ.).

Obabko R.P., Tarasova V.N. 2021. Epiphytic bryoflora of Southern Karelia. — Transactions of The Karelian Research Centre of The Russian Academy of Sciences. 8:41–49. <http://dx.doi.org/10.17076/bg1464>. (In Russ.).

Ojala E., Mönkkönen M., Inkeröinen J. 2000. Epiphytic bryophytes on European aspen *Populus tremula* in old-growth forests in northeastern Finland and in adjacent sites in Russia. — Canadian Journal of Botany. 78(4):529–536 <https://doi.org/10.1139/b00-023>

Oldén A., Ovaskainen O., Kotiaho J.S., Laaka-Lindberg S., Halme P. 2014. Bryophyte Species Richness on Retention Aspens Recovers in Time but Community Structure Does Not. — PLoS ONE. 9(4):e93786. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093786>

Rubtsova A.V. 2024. Brioflora of the Udmurt Republic: monograph. – Izhevsk: Udmurt University, 2024. – 169 p. (In Russ.).

Scientific and applied handbook on the climate of the USSR. Series 3. Long-term data. Parts 1-6. Issue 3. Karelian ASSR, Leningrad, Novgorod, Kalinin and Smolensk regions. 1989. Leningrad. 344 p. (In Russ.).

Startsev N., Lieffers V.J., Landhäuser S.M. 2008. Effects of leaf litter on the growth of boreal feather mosses: Implication for forest floor development. — *Journal of Vegetation Science*. 19: 253–260. <https://doi.org/10.3170/2008-8-18367>

Tarasova V.N., Obabko R.P., Himelbrant D.E., Boychuk M.A., Stepanchikova I.S., Borovichev E.A. 2017. Diversity and distribution of epiphytic lichens and bryophytes on aspen (*Populus tremula*) in the middle boreal forests of Republic of Karelia (Russia). — *Folia Cryptogamica Estonica*. 54: 125–141. <https://doi.org/10.12697/fce.2017.54.16>

Troshin D.S., Mirin D.M. 2024. Vegetation and biotope dynamics in spruce-bilberry forests *Piceetum myrtillosum*: ten years after clearcutting with retention of European aspen *Populus tremula*. — *Ecosystem Transformation* 7:1(24):237–254. <https://doi.org/10.23859/estr-23082> (In Russ.).

Turetsky M., Bond-Lamberty B., Euskirchen E., Talbot J., Frohking S., McGuire A., Tuittila E. 2012. The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. — *New Phytologist*. 196(1): 49–67. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04254.x>.

Turetsky M., Mack M., Hollingsworth T., Harden J. 2010. The role of mosses in ecosystem succession and function in Alaskan boreal forest. — *Canadian Journal of Forest Research*. 40: 1237–1264. <https://doi.org/10.1139/x10-072>

Vasilevich V.I. 2006. Vlazhnyye raznotravnyye luga Severo-Zapada Evropeiskoi Rossii [Moist forb meadowa in the North-Western Russia] — *Botanicheskii Zhurnal*. 91(9): 1313–1328. (In Russ.).

Yarmishko V.T., Potokin A.F., Antonov O.I., Ignatieva O.V., Kapitsa E.A. 2020. The composition and structure of mature aspen forests in Lisinsky Forestry Unit of the Leningrad region. — *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 574: 012087. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/574/1/012087>