

РЕЗУЛЬТАТЫ МНОГОЛЕТНИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ГОДИЧНОГО ПРИРОСТА МХОВ РОДА *SPHAGNUM* L. В СРЕДНЕТАЕЖНОЙ КАРЕЛИИ

© 2024 г. С. И. Грабовик^а, Л. В. Канцерова^а, *, С. Р. Знаменский^а

^а Институт биологии — обособленное подразделение ФГБУН
Федерального исследовательского центра
“Карельский научный центр Российской академии наук”,
Россия 185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

*e-mail: Kancerova.L@mail.ru

Поступила в редакцию 12.05.2023 г.

После доработки 28.03.2024 г.

Принята к публикации 12.04.2024 г.

Исследования выполняли на территории Киндасовского лесоболотного научного стационара Карельского научного центра РАН, расположенного в подзоне средней тайги (61°48' с.ш., 33°35' в.д.). Эксперименты проводили на естественном мезоэвтрофном болоте аапа типа Неназванное на 7 постоянных болотных участках, расположенных в различных эколого-ценотических условиях. В статье приведены многолетние результаты (от 10 до 38 лет) исследований динамики годичного прироста широко распространенных гигро- и гидрофильных 11 видов сфагновых мхов. На основании колебаний средних данных годичного прироста в годы исследования наибольшие приросты имели *Sphagnum riparium* (140 мм) и *S. obtusum* (93 мм), произрастающие в сильно обводненных топяных участках и не выдерживающие высыхания; средние приросты *S. fallax* (65 мм), *S. subsecundum* (57 мм), *S. majus* (42 мм), *S. balticum* (36 мм), *S. warnstorffii* (28 мм) встречаются в слабопроточных обводненных топях, мочажинах и на коврах; самый низкий прирост у *S. divinum* (17 мм), *S. centrale* (15 мм), *S. papillosum* (12 мм), *S. fuscum* (8 мм), произрастающих на грядах, невысоких кочках и коврах в условиях резко переменного режима увлажнения.

Корреляционный анализ по изучению влияния осадков и средней температуры на годичный прирост сфагновых мхов не показал значимой зависимости прироста мхов от температуры за вегетационный период. У *S. fuscum*, *S. obtusum* и *S. warnstorffii* в разные месяцы вегетационного периода наблюдаются отрицательные зависимости от температуры отдельных месяцев. Осадки за вегетационный период являются главным фактором, определяющим зависимость годичного прироста сфагновых мхов. Для видов *S. obtusum*, *S. papillosum*, *S. centrale*, *S. fallax*, *S. subsecundum* выявлена значимая зависимость годичного прироста от осадков за вегетационный период, а у *S. divinum*, *S. fuscum* и *S. majus* — значимость слабая.

Ключевые слова: Карелия, *Sphagnum*, годичный прирост, болотные участки

DOI: 10.31857/S0367059724040021 **EDN:** BJIUPG

В среднетаежной Карелии болота занимают 3.63 млн га [1]. Болотные экосистемы играют уникальную роль в регулировании углеродного баланса Земли: они связывают большие объемы углекислого газа в накапливающемся торфе и на тысячелетия выводят его из круговорота [2]. На многих болотах среднетаежной зоны сфагновые мхи выступают важнейшими торфообразователями. Для сфагновых мхов характерен неограниченный верхушечный рост и питание за счет всасывания воды и питательных веществ всей поверхностью. Большинство видов сфагновых мхов являются гигро- и гидрофитами, поэтому процессы их роста и продуктивности очень тесно связаны с климатическими условиями вегета-

онного периода и в первую очередь с режимом увлажнения местообитаний.

Первая обстоятельная сводка работ по величине годичного прироста сфагновых мхов была составлена Н. Кацем с соавт. [3]. Позднее были опубликованы многочисленные исследования и обзоры, посвященные этому вопросу [4–13].

В первые десятилетия XXI в. появились работы, посвященные изучению линейного прироста сфагновых мхов на болотах Северной Европы, Канады, США. Известно, что на величину годичного прироста сфагновых мхов влияют температура воздуха [14–18], сумма осадков [14, 15, 18–21],

частота и сила дождей [20, 22], а также уровень болотных вод (УБВ) [19, 23].

Климат непосредственно влияет на распространение, прирост и продуктивность сфагновых мхов. Анализ литературных данных показал, что прирост мхов варьирует по годам [9, 11, 24, 25] и зависит от погодных условий в одной и той же климатической зоне [14].

Основными факторами, влияющими на прирост сфагновых мхов в глобальном масштабе, являются количество поступающей солнечной радиации [14], температура воздуха [15], а на локальном уровне — условия увлажнения. По литературным данным [14, 26] рост сфагновых мхов начинается при температуре чуть выше 0°C, а повышение температуры в течение вегетационного периода приводит к увеличению линейного прироста мхов и продуктивности [22, 24, 27]. На величину линейного прироста при одинаковых условиях внешней среды влияет видовая принадлежность мхов [13, 24, 27, 28].

При изучении прироста и продуктивности сфагновых мхов на 99 голарктических торфяниках было установлено [29], что прирост мхов реагирует на изменение климата, уровень грунтовых вод и другие параметры. Например, *Sphagnum fuscum* на кочках слабее реагирует на климатические изменения, чем *S. magellanicum*, растущий в более влажных условиях. Осадки и температура усиливают рост *S. magellanicum*. В более теплом климате его прирост увеличивается до тех пор, пока количество осадков не уменьшается, тогда как *S. fuscum* более устойчив к уменьшению количества осадков. Большинство исследований прироста сфагновых мхов под влиянием метеорологических условий выполнено за короткий промежуток времени, а более длительных наблюдений относительно мало [24, 30–32].

Многолетние стационарные исследования функционирования ценопопуляций сфагновых мхов с учетом климатических и фитоценологических условий сотрудники лаборатории болотных экосистем Института биологии КарНЦ РАН ведут более 40 лет в подзоне средней тайги как на естественных, так и на трансформированных болотных массивах [13, 30, 32–36].

Цель данной работы — оценить величину и долгосрочную динамику годичного прироста сфагновых мхов и определить, какие факторы влияют на их прирост. В задачи исследования

входило выявление закономерностей годичного прироста 11 видов сфагновых мхов, произрастающих в различных эколого-ценотических условиях на естественных болотах, в зависимости от погодных условий (осадки и температура воздуха в течение вегетационного периода).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования выполняли на территории Киндасовского лесоболотного научного стационара КарНЦ РАН, расположенного в подзоне средней тайги (61°48' с.ш., 33°35' в.д.) на естественном болоте Неназванное, которое относится к эвтрофно-мезотрофному типу с периферически олиготрофным ходом развития. Площадь болотного массива 540 га [37]. По данным Г.А. Елиной [38], болото занимает плоскую проточную котловину, сложенную позднеледниковыми озерными глинами. Для растительного покрова болота характерна пестрая серия разнотипных по трофности и гидрологическому режиму сообществ и комплексов (рис. 1).

Метеорологические условия за период исследований отличались от средних многолетних данных. По многолетним наблюдениям длительность вегетационного периода на территории стационара составляет в среднем 152 дня, т.е. колеблется от 145 до 175 дней. По данным В.А. Чеснокова [39], большая часть осадков приходится на теплый период года — с апреля по сентябрь, когда выпадает 70% годовой суммы. Максимальное количество осадков в виде дождей отмечается в августе, а минимальное — в марте. Среднегодовое количество осадков составляет 565 мм.

Вегетационные периоды 1979–2016 гг. характеризовались повышенным, а в отдельные годы экстремально высоким температурным фоном по сравнению со среднемноголетними показателями — 11.9°C, увлажнение также было в основном выше нормы — среднее многолетнее количество осадков 316 мм (рис. 2). В целом из 38 вегетационных сезонов 21 был влажным, из них 4 очень влажными с осадками значительно выше средней многолетней, а 17 сезонов с осадками ниже нормы, из них 4 очень сухими. Таким образом, за период исследований количество лет с осадками выше и ниже средних многолетних данных было практически одинаковым (см. рис. 2) [40].

Исследовали широко распространенные гидро- и гидрофильные виды сфагновых мхов (11 видов): секция *Cuspidata* — *Sphagnum balticum* (Russow)

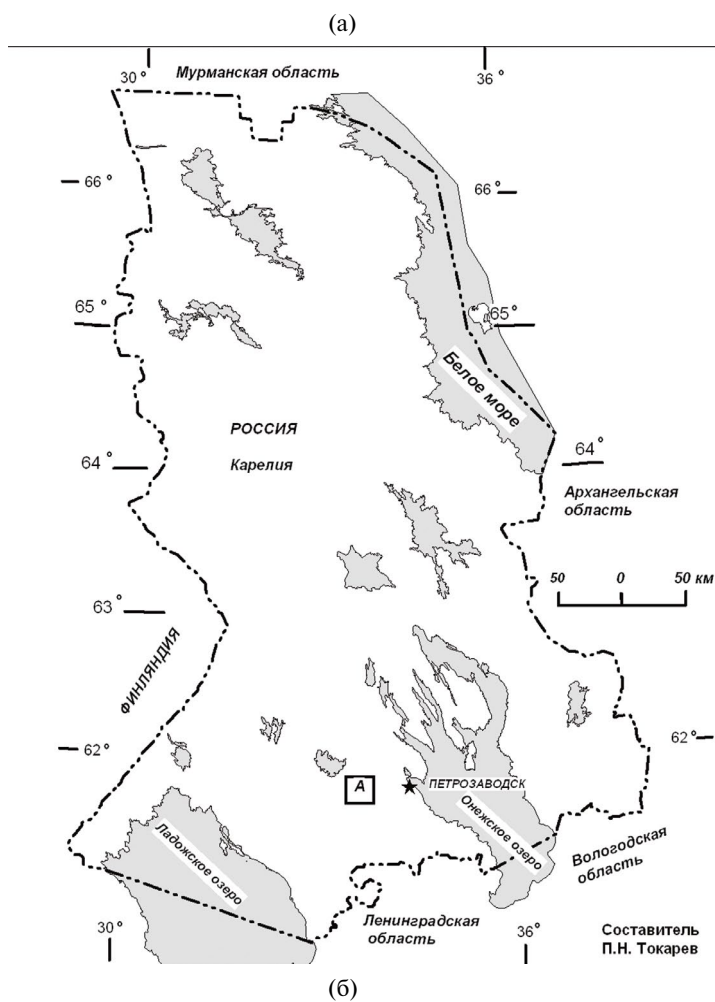


Рис. 1. Географическое положение болотного массива Неназванное в пределах Карелии: а – болотный массив Неназванное [А], б – болотные участки (БУ): 1 – олиготрофный грядово-мочажинный комплекс; 2 – мезоолиготрофный кочковато-мочажинный комплекс; 3 – мезотрофный кочковато-равнинный комплекс; 4 – мезотрофная узкая транзитная травяно-сфагновая топь; 5 – мезотрофный кочковато-топяной комплекс; 6 – эвтрофно-мезотрофный кочковато-топяной комплекс; 7 – мезоэвтрофный кочковато-топяной комплекс.

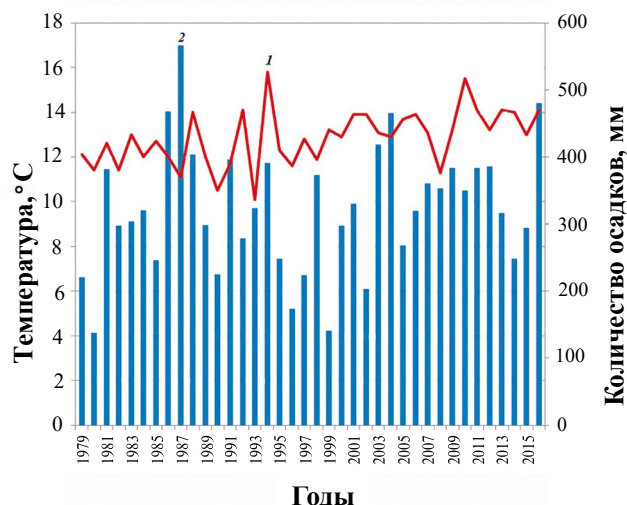


Рис. 2. Изменение средней температуры (1) и уровня осадков (2) за вегетационные периоды 1979–2016 гг. Средние многолетние значения температуры – 11,9°С, осадков – 316 мм за вегетационный период.

С.Е.О. Jensen, *S. fallax* (Н. Klinggr.) Н. Klinggr., *S. majus* (Russow) С.Е.О. Jensen, *S. obtusum* Warnst., *S. riparium* Ångstr.; секция Subsecunda – *S. subsecundum* Nees; секция Palustre – *S. centrale* С.Е.О. Jensen, *S. divinum* Flatberg & Hassel, *S. papillosum* Lindb.; секция Acutifolia – *S. fuscum* (Schimp.) Н. Klinggr., *S. warnstorffii* Russow.

Эксперименты по изучению линейного прироста проводили на постоянных болотных участках с 1979 г. по 2016 г. Все исследуемые нами сфагновые мхи произрастают на 7 увлажненных болотных участках, но в различных по трофности и проточности местообитаниях (табл. 1) [33]. Годичный прирост сфагновых мхов определяли широко распространенным апробированным и модифицированным методом перевязок [13]. В мае на всех болотных участках в выбранных ценопопуляциях исследуемых видов на площади 0,25 м² перевязывали цветными нитками по 50 особей каждого вида на 1 см ниже головки. В мае следующего года мхи срезали и измеряли их годичный прирост. Каждый год мхи перевязывали на одних и тех же болотных участках, но при небольшом смещении перевязок в нетронутые участки моховой дернины.

Болотный участок (БУ) 1. Олиготрофный грядово-мочажинный комплекс. Гряды длиной до 6 м, шириной 3 м и высотой до 40 см, заняты кустарничково-морозово-сфагновыми сообществами с доминированием *Andromeda polifolia*, *Rubus chamaemorus* и *Sphagnum fuscum* в моховом ярусе. Мочажины пушицево-сфагновые – доминируют *Eriophorum vaginatum* и *S. balticum*.

Болотный участок 2. Мезоолиготрофный кочковато-мочажинный комплекс с обильным застойным увлажнением. Невысокие плоские кочки длиной 10 м и шириной 6 м заняты кустарничково-травяно-сфагновыми сообществами. Одни кочки с доминированием *S. papillosum*, а другие – с *S. divinum* в моховом ярусе. Моховой покров сплошной, плотный. Мочажины заняты осоково-вахтово-сфагновыми сообществами с доминированием *S. majus* в моховом ярусе.

Болотный участок 3. Мезотрофный кочковато-равнинный комплекс. Осоково-сфагновые ковры с доминированием *S. fallax* в моховом ярусе.

Болотный участок 4. Мезотрофная узкая транзитная травяно-сфагновая топь, проходит по границе участка с *S. fallax*. Топи заняты вахтово-сфагновыми сообществами. Сфагновый покров рыхлый, с доминированием *S. riparium*.

Болотный участок 5. Мезотрофный кочковато-топяной комплекс. Постоянный режим увлажнения в пределах комплекса поддерживается за счет выхода подземных вод. В пределах участка не наблюдается больших колебаний уровня грунтовых вод (16–22 см ниже поверхности сфагнового покрова). Кочки представлены осоково-сфагновыми сообществами. Прирост *S. fuscum* и *S. papillosum* измеряли в микроценозах плоских кочек.

Болотный участок 6. Эвтрофно-мезотрофный кочковато-топяной комплекс в транзитной топи. На низких кустарничково-травяно-сфагновых кочках доминирует *S. obtusum* в моховом ярусе. В узких топяных понижениях произрастают небольшие дернинки *S. subsecundum*.

Болотный участок 7. Мезоэвтрофный кочковато-топяной комплекс с обильным слабопроточным увлажнением находится на периферии центральной части болота. Кочки высотой 60 см, длиной 6 м и шириной 5 м, заняты кустарничково-сфагновыми сообществами с доминированием *Andromeda polifolia* и *S. centrale*. В топиях небольшими дернинками произрастает *S. warnstorffii*.

По данным В.Д. Лопатина [41], все сфагновые мхи по отношению к режиму влажности являются гидрофильными. К первой гидрофильно-психрофильной группе относятся *Sphagnum fuscum*, *S. divinum*, *S. centrale*. Эти виды выдерживают значительное и продолжительное пересыхание, неизбежное при произрастании

Таблица 1. Описание болотных участков массива Неназванное

№ БУ	Болотные комплексы	Вид	Микроценоз	Уровень болотных вод, см	Годы изучения	Продолжительность наблюдений, лет
1	Олиготрофный грядово-мочажинный	<i>Sphagnum fuscum</i>	Гряды	от -15 до -35	1979–1992	14
		<i>S. balticum</i>	Мочажина	от -7 до -10	1979–1994	16
2	Мезоолиготрофный кочковато-мочажинный	<i>S. majus</i>	Мочажина	от -1 до -3	1979–2014	36
		<i>S. papillosum</i>	Невысокие кочки	от -3 до -7	1979–2016	38
		<i>S. divinum</i>	Кочки	от -5 до -10	1979–1994	16
3	Мезотрофный кочковато-равнинный	<i>S. fallax</i>	Ковры	от -10 до -15	1993–2016	23
4	Мезотрофная узкая транзитная топь	<i>S. riparium</i>	Топь	от -1 до -2	2006–2016	11
5	Мезотрофный кочковато-топьяной	<i>S. fuscum</i>	Невысокие кочки	от -16 до -22	1979–1988	10
		<i>S. papillosum</i>	Невысокие кочки	от -16 до -22	1979–1988	10
6	Эвтрофно-мезотрофный кочковато-топьяной	<i>S. obtusum</i>	Низкие кочки	от -5 до -13	1993–2016	24
		<i>S. subsecundum</i>	Топь	от -1 до -5	1995–2016	22
7	Мезоэвтрофный кочковато-топьяной	<i>S. centrale</i>	Кочки	от -15 до -35	1997–2012	16
		<i>S. warnstorffii</i>	Топь	от -1 до -5	1997–2011	15

на более или менее значительных повышениях микрорельефа, где устанавливается резко переменный режим влажности. Во вторую гидрофильно-субпсихрофильную группу входят полутопяные виды *S. fallax*, *S. papillosum*, которые выдерживают лишь кратковременное и не очень сильное высушивание (умеренно переменный режим влажности). В третью гипергидрофильную группу входят топяные виды *S. balticum*, *S. majus*, *S. obtusum*, *S. riparium*, *S. subsecundum*, *S. warnstorffii*, не выдерживающие обсыхания.

По фактору трофности [37] все сфагновые мхи разделяются на три экологические группы: эвтрофные (*S. obtusum*, *S. subsecundum*, *S. warnstorffii*), мезотрофные (*S. centrale*, *S. fallax*, *S. papillosum*, *S. riparium*) и олиготрофные (*S. fuscum*, *S. balticum*, *S. majus*, *S. divinum*).

Статистические анализы, включая тест на нормальность распределения по критерию Шапиро–Уилка, корреляционный и регрессионный анализы были выполнены в пакете Past 4.13 [42].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наша работа базируется на результатах многолетних исследований, направленных на выявление связи интенсивности роста мхов с климатическими условиями вегетационных периодов. Результаты измерения годичного прироста показали большие колебания роста мхов в пределах одного микроценоза в разные годы, а также различия в течение одного вегетационного периода в разных по трофности и увлажнению местообитаниях.

В статье представлены многолетние (от 10 до 38 лет) годовые приросты 11 видов сфагновых мхов, произрастающие на 7 болотных участках (табл. 1, 2). На основании колебания средних данных годичного прироста за разные годы исследования нами условно выделены 3 группы сфагновых мхов (см. табл. 2, рис. 3): 1 – самые высокие приросты (93–140 мм) имели *S. riparium* и *S. obtusum*, произрастающие на транзитных топяных участках (с хорошей проточностью); 2 – средние приросты (28–65 мм) у *S. fallax*, *S. subsecundum*, *S. majus*, *S. balticum*, *S. warnstorffii*, произрастающие в слабopоточных обводненных топиях, мочажинах и на коврах с умеренно переменным режимом влажности; 3 – самый низкий годичный прирост (7–17 мм) у *S. divinum*, *S. centrale*, *S. papillosum*, *S. fuscum*, произрастающих на грядах и кочках с резко переменным режимом увлажнения.

Виды сфагновых мхов с высоким годичным приростом (1-я группа)

У топяного *Sphagnum riparium*, произрастающего в мезотрофной транзитной травяно-сфагновой топи, за 11 лет наблюдений средний прирост составил 140 мм в год. Максимальный прирост отмечен в 2008 (164 мм), 2011 (175 мм), 2015 (182 мм) и 2016 гг. (257 мм) (см. табл. 2, рис. 3). В эти вегетационные периоды для роста *S. riparium* были благоприятные погодные условия: влажное и теплое лето, температура за вегетационный период была выше средней многолетней, особенно в 2011 и 2016 гг. В 2006 и 2014 гг. отмечен минимальный прирост (50 и 64 мм соответственно). Вероятно, это связано не только с незначительным количеством осадков в июле–августе, но и с высокой температурой воздуха в эти месяцы, что привело к понижению УБВ в данном биотопе.

Наибольший прирост у топяного *S. obtusum*, произрастающего в мезоэвтрофной транзитной травяно-сфагновой топи, за 24-летний период исследований был отмечен в самые дождливые вегетационные периоды 2004, 2009, 2012 и 2016 гг. (140, 124, 132 и 185 мм). Количество осадков за вегетационные периоды этих лет значительно превышало среднемноголетние. Количество выпавших осадков за июль–август было

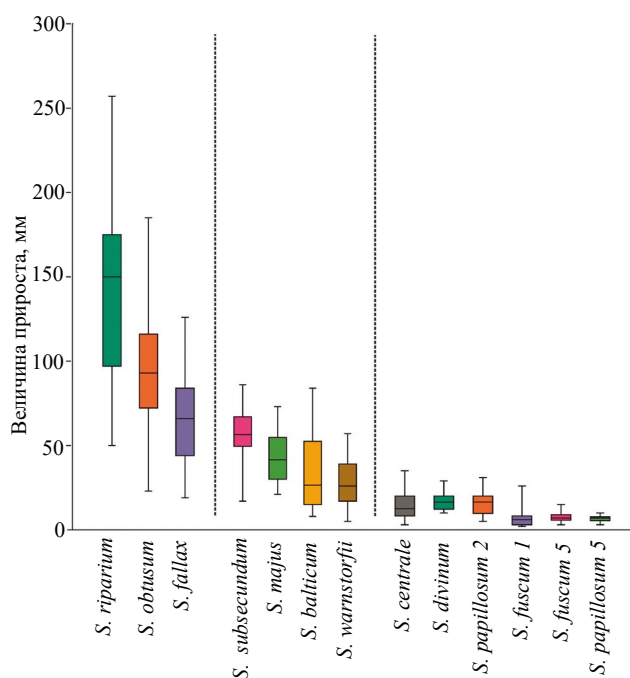


Рис. 3. Диаграмма размаха величин прироста видов сфагновых мхов. Средняя риска соответствует медиане распределения, верх и низ «ящика» – границы 2-го и 3-го квартилей, а «усы» – минимальному и максимальному значению.

Таблица 2. Многолетние годовичные приросты рода *Shagnum* L. в различных болотных комплексах, мм

Годы исследования	Болотные участки												
	1	2			3	4	5		6		7		
	<i>Sphagnum fuscum</i>	<i>S. balticum</i>	<i>S. majus</i>	<i>S. papillosum</i>	<i>S. divinum</i>	<i>S. fallax</i>	<i>S. riparium</i>	<i>S. fuscum</i>	<i>S. papillosum</i>	<i>S. obtusum</i>	<i>S. subsecundum</i>	<i>S. centrale</i>	<i>S. warnstorffii</i>
1979	3	11	47	5	10	—	—	6	4	—	—	—	—
1980	6	8	38	9	12	—	—	9	7	—	—	—	—
1981	3	15	57	16	16	—	—	5	6	—	—	—	—
1982	6	25	35	20	20	—	—	7	7	—	—	—	—
1983	8	18	23	20	21	—	—	9	7	—	—	—	—
1984	3	15	54	19	18	—	—	7	7	—	—	—	—
1985	2	47	25	24	23	—	—	3	3	—	—	—	—
1986	3	66	59	10	11	—	—	6	6	—	—	—	—
1987	7	46	31	19	29	—	—	15	10	—	—	—	—
1988	4	60	26	20	17	—	—	9	10	—	—	—	—
1989	6	10	22	8	20	—	—	—	—	—	—	—	—
1990	9	84	50	6	10	—	—	—	—	—	—	—	—
1991	26	51	26	23	14	—	—	—	—	—	—	—	—
1992	11	20	65	8	13	—	—	—	—	103	—	—	—
1993	—	28	73	15	19	87	—	—	—	89	—	—	—
1994	—	53	30	17	15	60	—	—	—	73	—	—	—
1995	—	—	30	8	—	54	—	—	—	117	55	—	—
1996	—	—	31	7	—	44	—	—	—	50	—	—	—
1997	—	—	43	11	—	54	—	—	—	75	56	9	20
1998	—	—	37	19	—	82	—	—	—	80	59	9	43
1999	—	—	41	16	—	22	—	—	—	48	45	8	9
2000	—	—	51	19	—	126	—	—	—	107	72	17	26
2001	—	—	51	24	—	95	—	—	—	116	59	13	57
2002	—	—	21	8	—	39	—	—	—	69	48	7	5
2003	—	—	31	20	—	84	—	—	—	87	56	11	26
2004	—	—	31	15	—	60	—	—	—	140	67	32	55
2005	—	—	55	14	—	36	—	—	—	78	57	12	36
2006	—	—	62	18	—	76	50	—	—	72	71	3	14
2007	—	—	42	18	—	65	136	—	—	112	17	13	79
2008	—	—	47	15	—	65	164	—	—	116	52	21	21
2009	—	—	56	23	—	70	150	—	—	124	61	7	30
2010	—	—	43	15	—	28	97	—	—	103	71	14	39
2011	—	—	56	31	—	66	175	—	—	25	56	24	17
2012	—	—	64	28	—	68	116	—	—	132	60	35	—
2013	—	—	25	18	—	103	151	—	—	23	39	—	—
2014	—	—	25	8	—	19	64	—	—	58	39	—	—
2015	—	—	—	17	—	67	182	—	—	97	67	—	—
2016	—	—	—	15	—	97	257	—	—	185	86	—	—
Средний прирост	7	35	42	16	17	65	140	8	7	93	57	15	28

Примечание. Названия болотных участков см. в табл. 1.

в 2–2.5 раза выше нормы (165 мм), а минимальное (25 и 23 мм) — в жаркие 2011 и 2013 гг.; осадков было значительно меньше нормы и за вегетационный период, и за летние месяцы июль и август (111 мм). В остальные годы прирост был близок к среднему значению 93 мм (см. табл. 2, рис. 3). Динамика приростов *S. obtusum* наиболее полно соответствует погодным условиям за исследованный период.

Гипергидрофильные виды *S. riparium* и *S. obtusum* не выдерживают высыхания. Высокие приросты в 1-й группе можно объяснить, вероятно, не только гидрологическим режимом местопроизрастания (топяные участки с хорошей проточностью) (см. табл. 1, 2), но и тем, что в самый жаркий месяц (июль) вегетационного периода наблюдаются значимые зависимости прироста от количества выпавших осадков (0.524 и 0.560) и числа дней с осадками за вегетационный период (0.616 и 0.440) соответственно (табл. 3). Таким образом, чем больше осадков и число дней с дождями, тем выше годичный прирост мхов.

Виды сфагновых мхов со средним годичным приростом (2-я группа)

Ко 2-й группе относятся субпсихрофильный полутопяной вид *Sphagnum fallax* и гипергидрофильные топяные виды *S. subsecundum*, *S. majus*, *S. balticum*, *S. warnstorffii*, произрастающие в слабопроточных обводненных топях, мочажинах и на коврах.

Прирост полутопяного *S. fallax* за 23-летний период исследований колебался от 19 до 126 мм, в среднем 65 мм: наибольший прирост — 126 мм в 2006 г. и 103 мм в 2013 г. В сухие и жаркие сезоны 1999, 2010 и 2014 гг. прирост был минимальный — от 19 до 28 мм. Это обусловлено значительным снижением УБВ в его местообитании, что привело к обсыханию головок мха и прекращению роста в летние месяцы.

Годичный прирост топяного вида *S. subsecundum* за 22-летний период исследования колебался от 17 до 86 мм, в среднем 57 мм. Во влажные и теплые вегетационные периоды его прирост был максимальным (см. табл. 2, рис. 2). Можно предположить, что такие приросты обусловлены обильным слабопроточным режимом увлажнения в топи, собирающей сток с обширной площади северной части болота Неназванное.

Для *S. majus*, произрастающего в условиях обильного застойного увлажнения, годичный

прирост за весь период исследований колебался от 21 до 73 мм, среднее значение — 42 мм. Максимальный прирост за 36-летний период был отмечен в 1992, 1993, 2006 и 2012 гг. (65, 73, 62 и 64 мм соответственно). Вегетационные периоды этих лет были близки к норме. Вероятно, в местах произрастания *S. majus* (в мочажинах) наблюдаются меньшие колебания УБВ не только за счет выхода подземных вод, но и притока воды во время таяния снега, когда вода стоит на уровне поверхности головок мха, что положительно сказывается на приросте этого гипергидрофильного вида. Поэтому количество выпавших осадков за этот период не играет решающей роли для роста *S. majus*. Минимальный годичный прирост наблюдался в 1983, 1989 и 2002 гг. — 23, 22 и 21 мм соответственно. Эти вегетационные периоды были сухими и теплыми. В вегетационные периоды с осадками от 300 до 400 мм отмечается наибольший прирост *S. majus*, а при количестве осадков 450 мм и выше происходит замедление роста, что, вероятно, связано с затоплением головок мха из-за поднятия уровня воды.

Годичный прирост *S. balticum* за 16-летний период исследований колебался от 8 до 84 мм, среднее значение — 35 мм. Максимальный прирост был отмечен в 1986, 1988 и 1990 гг. (66, 60 и 84 мм). Для роста *S. balticum* важны не только осадки, выпавшие в летний период, но и высокий УБВ в течение вегетационного периода, так как этот вид не переносит обсыхания. Минимальный прирост отмечен в 1979, 1980 и 1989 гг. (11, 8 и 10 мм соответственно). Температура и количество выпавших осадков в эти вегетационные периоды были значительно ниже нормы (см. табл. 2, рис. 2).

Прирост *S. warnstorffii* за 15-летний период исследований колебался от 5 до 57 мм в год, среднее значение — 28 мм. Минимальный прирост отмечен в годы с минимальным количеством осадков — 1999 г. (9 мм) и 2002 г. (5 мм), максимальный — 2001 г. (57 мм) и 2004 г. (55 мм). Эти годы были влажными и теплыми. В остальные годы прирост колебался (14–43 мм). *S. warnstorffii* — гипергидрофильный топяной вид, который не выдерживает обсыхания.

На рост *S. fallax*, *S. subsecundum*, *S. balticum* большее влияние оказывают осадки, выпавшие за летние месяцы: чем больше осадков, тем больше прирост (см. табл. 2 и 3). *S. majus* и *S. warnstorffii* произрастают в условиях обильного застойного увлажнения. Вероятно, увеличение прироста этих видов происходит при возрастании суммы

Таблица 3. Коэффициенты корреляции Спирмена прироста видов сфагновых мхов за вегетационный период в различных типах болотных участков (см. табл. 1)

Вид		Болотные участки												
		1		2			3	4	5		6		7	
		<i>Sphagnum fuscum</i>	<i>S. balticum</i>	<i>S. magus</i>	<i>S. papillosum</i>	<i>S. divinum</i>	<i>S. fallax</i>	<i>S. riparium</i>	<i>S. fuscum</i>	<i>S. papillosum</i>	<i>S. obtusum</i>	<i>S. subsecundum</i>	<i>S. centrale</i>	<i>S. warnstorffi</i>
Средняя температура	Вег.	−0.247	−0.006	−0.033	0.176	−0.005	−0.085	−0.110	−0.289	−0.222	−0.273	0.099	−0.123	−0.158
	Мая	−0.243	−0.293	0.026	0.163	0.182	0.263	0.146	−0.086	−0.088	0.064	0.296	0.014	−0.009
	Июня	0.175	−0.371	−0.083	−0.114	−0.125	−0.011	0.169	0.437	0.388	−0.562	−0.042	−0.416	−0.582
	Июля	0.012	0.118	0.003	0.297	0.037	−0.136	−0.100	−0.106	0.121	−0.195	0.101	0.098	0.078
	Августа	−0.169	0.382	−0.029	−0.091	−0.358	−0.328	−0.419	−0.624	−0.545	−0.197	−0.203	−0.163	−0.199
	Сентября	−0.133	0.028	0.151	0.283	0.137	−0.195	−0.397	−0.122	−0.070	0.063	0.416	−0.015	0.384
	Год.	0.573	−0.065	−0.098	−0.025	−0.126	0.082	0.382	0.170	0.319	−0.239	−0.156	0.197	−0.371
Уровень осадков	Вег.	0.011	0.474	0.145	0.508	0.271	0.486	0.342	0.247	0.447	0.511	0.459	0.501	0.456
	Мая	0.308	0.150	−0.051	0.173	0.131	−0.244	−0.096	0.426	0.415	−0.098	−0.080	0.195	0.326
	Июня	−0.301	0.366	−0.033	0.452	0.365	0.490	−0.182	−0.241	−0.126	0.386	0.355	0.037	0.426
	Июля	−0.038	0.431	0.381	0.305	−0.060	0.531	0.524	0.025	0.245	0.560	0.522	0.395	0.293
	Августа	0.241	0.300	0.159	0.241	0.197	0.599	0.342	0.216	0.447	0.405	0.424	0.350	0.440
	Сентября	−0.163	0.244	−0.122	0.243	0.211	−0.131	−0.055	0.414	0.485	−0.302	−0.011	−0.203	−0.300
ОДН	Год.	0.147	0.366	0.047	0.327	0.096	0.331	0.575	−0.245	−0.022	0.354	0.280	0.251	0.492
	Вег.	−0.371	0.201	0.045	0.389	0.513	0.299	0.616	0.137	0.307	0.440	0.386	0.649	0.502

Примечание. Год. — годовой период; Вег. — вегетационный период; ЧДО — число дней с осадками; жирный курсив — корреляции с уровнем значимости $p < 0.1$; жирный прямо — корреляции с уровнем значимости $p < 0.05$.

осадков за вегетационный период до 350–400 мм, а дальнейшее увеличение осадков до 560 мм приводит к замедлению роста мхов, так как происходит затопление [18, 21].

Виды сфагновых мхов с низким годичным приростом (3-я группа)

Гидрофильно-психрофильные *Sphagnum fuscum*, *S. centrale*, *S. divinum* и субпсихрофильный вид *S. papillosum* растут в условиях резко переменного и умеренно переменного режимов увлажнения. Данные виды растут рано весной и в начале лета благодаря количеству воды, полученной во время снеготаяния.

Годичный прирост гидрофильно-психрофильного *S. divinum* за 16-летний период исследований в условиях обильного застойного увлажнения колебался от 10 до 29 мм, среднее значение — 7 мм, максимальный прирост был отмечен в 1987 г. — 29 мм, когда осадков за вегетационный период было значительно больше нормы (см. табл. 2 и 3). Минимальный прирост отмечен в 1979, 1986, 1990 гг. (10, 11 и 10 мм соответственно), в остальные годы прирост колебался от 12 до 23 мм. Вероятно, величины его прироста обусловлены довольно стабильным режимом увлажнения.

Гидрофильно-психрофильный *S. centrale* произрастает на высоких кочках мезоэвтрофного кочковато-топяного комплекса. Годичный прирост за 16-летний период исследований колебался от 3 до 35 мм, среднее значение — 15 мм, минимальный прирост был отмечен в 2002 (7 мм), 2006 (3 мм) и 2009 гг. (7 мм). Эти годы отмечались температурой в летние месяцы выше нормы. Так как *S. centrale* — гидрофильно-психрофильный кочковый вид, для которого характерен резко переменный режим влажности, то он не переносит длительного обсыхания. Максимальный прирост был отмечен в 2004 (32 мм) и 2012 (35 мм) гг.; вегетационные периоды этих лет были очень влажными и теплыми.

Годичный прирост полутопяного *S. papillosum* (2-й БУ) за 38-летний период исследований колебался от 5 до 31 мм, среднее значение — 16 мм. В условиях обильного застойного увлажнения максимальный прирост отмечен в 2011 (31 мм), 2012 (28 мм), 1985 и 2001 (24 мм) гг., минимальный — в 1979 (5 мм), 1990 (6 мм) и 1996 гг. (7 мм). Прирост зависит от осадков, особенно выпавших в июне и июле. Минимальный прирост *S. papillosum* наблюдается при значительном выпадении осадков в вегетаци-

онный период (560 мм) или при выпадении осадков меньше нормы (при норме 316 мм).

Sphagnum papillosum также изучали в микроценозах плоских кочек (5-й БУ). Годичный прирост за 10-летний период исследований колебался от 3 до 10 мм, среднее значение — 7 мм, минимальный прирост был отмечен в 1985 (3 мм) и 1979 гг. (4 мм), максимальный — в 1987 и 1988 гг. (по 10 мм). Максимальный прирост отмечается в более влажные годы, особенно во влажный летний период, так как этот вид не переносит длительного пересыхания. По нашим данным, средний прирост варьирует не только по годам, но и по экологическим условиям произрастания. При осадках меньше нормы отмечен минимальный прирост, больше нормы — прирост выше среднего.

Прирост гидрофильно-психрофильного *S. fuscum* на грядах 1-го болотного участка за 14-летний период исследований варьировал от 2 до 26 мм, среднее значение — 7 мм. Значительный годичный прирост отмечается в более влажные вегетационные периоды. Так, максимальный прирост (26 мм) наблюдался в 1991 г., когда сумма осадков составляла 397 мм и выпадали они не только в основные периоды роста мхов — весной и осенью, но и летом. В экстремальные вегетационные периоды (1979, 1980 и 1985 гг.), когда сумма осадков за вегетационный период была существенно ниже средней многолетней нормы (316 мм), наблюдалось значительное снижение роста *S. fuscum* (3, 6 и 2 мм соответственно). Вероятно, это связано с нарушением водоснабжения головок *S. fuscum*.

Годичный прирост *S. fuscum* на кочках 5-го БУ за 10-летний период исследований колебался в среднем от 6 до 9 мм, за исключением 1985 г., когда минимальный прирост составлял 3 мм, а максимальный (15 мм) был отмечен в 1987 г., когда осадков выпало значительно больше нормы (560 мм) (см. рис. 2). На 5-м БУ условия для произрастания мхов более благоприятные, так как здесь наблюдается меньшее колебание УБВ (16–22 см ниже поверхности сфагнового покрова) за счет выхода глубинных подземных вод [43].

По результатам статистической обработки тест нормальности по критерию Шапиро–Уилка показал, что приросты в большинстве выборок распределены нормальным образом. Однако в двух случаях — на 1-м БУ *Sphagnum fuscum* и 7-м БУ *S. centrale* — распределение хотя и было близким к нормальному, но не соответствовало уровню

значимости $p < 0.05$. Поэтому для корреляционного анализа был выбран непараметрический критерий Спирмена (ρ), результаты которого приведены в табл. 3. Анализ влияния осадков и средней температуры на годичный прирост сфагновых мхов не выявил значимой зависимости прироста мхов от температуры за вегетационный период. Однако у *S. fuscum* (5-й БУ), *S. obtusum* (6-й БУ) и *S. warnstorffii* (7-й БУ) в разные месяцы вегетационного периода наблюдаются значимые отрицательные зависимости прироста от температуры: чем выше температура, тем меньше годичный прирост.

На региональном уровне более существенное значение для роста мхов играют осадки за вегетационный период — они являются главным фактором, определяющим зависимость годичного прироста сфагновых мхов от осадков. Некоторые виды (*S. obtusum*, *S. papillosum* (2-й БУ), *S. centrale*, *S. fallax*, *S. subsecundum*) показывают значимую зависимость годичного прироста от осадков за вегетационный период, а у *S. divinum*, *S. fuscum*, *S. majus* — корреляция слабая.

В наших исследованиях продолжительность периода наблюдений для разных видов различалась в разы, поэтому пороговый уровень коэффициента корреляции для разного уровня значимости тоже был различным. Например, корреляция прироста с уровнем осадков июля для *S. subsecundum* значима с уровнем $p < 0.05$ при $\rho = 0.522$, в то время как для *S. riparium* при коэффициенте корреляции $\rho = 0.524$ уровень значимости $p < 0.1$ (см. табл. 3).

Зависимость прироста сфагновых мхов от осадков за вегетационный период варьирует у разных видов от $\rho = 0.011$ до $\rho = 0.511$ (см. табл. 3), что позволило условно разделить их на три группы по значениям коэффициента корреляции.

В первую группу вошли *Sphagnum obtusum*, *S. subsecundum* (6-й БУ), *S. papillosum* (2-й БУ), *S. centrale* (7-й БУ), *S. fallax* (3-й БУ) с наиболее высоким коэффициентом корреляции прироста и уровня осадков за вегетационный период (от 0.459 до 0.511). Вероятно, увеличение прироста у *S. obtusum* и *S. subsecundum* происходит при возрастании суммы осадков за вегетационный период до 350–400 мм, а дальнейшее увеличение количества осадков приводит к замедлению роста мхов. Видимо, замедление роста у топяных видов может происходить в связи с их затоплением, что маловероятно для мхов, растущих на кочках, которые не бывают сильно переувлажненными.

Например, для *S. centrale* характерно обильное слабопроточное увлажнение. Показано [44], что замедление роста может быть объяснено увеличением числа облачных дней. Известно, что дождь приводит к снижению поглощения углерода болотными фитоценозами в течение 1.5 суток после дождя в связи с изменением светового потока и давления пара. По данным [7, 13, 18] более высокие значения осадков для роста сфагновых мхов обусловлены поступлением влаги весной во время снеготаяния, когда наблюдается максимальный рост мхов.

Во вторую группу вошли виды *S. balticum*, *S. warnstorffii*, *S. papillosum* (5-й БУ) и *S. riparium*, коэффициент корреляции прироста которых с уровнем осадков в вегетационный период имеет средние значения (от 0.342 до 0.474). *S. balticum*, *S. warnstorffii*, *S. papillosum* и *S. riparium* — топяные и полутопяной виды, произрастающие в условиях с высоким уровнем болотных вод, который зависит не только от количества выпавших осадков за вегетационный период, но и от питания подземными водами. В растительных сообществах, где произрастают эти виды, нет больших колебаний УБВ (см. табл. 1). В течение всего вегетационного периода здесь отмечается высокий уровень стояния болотных вод.

В третью группу вошли виды *S. divinum*, *S. fuscum* (БУ 1, 5) и *S. majus* со слабым коэффициентом корреляции (от 0.011 до 0.271). Прирост *S. divinum*, *S. fuscum* (БУ 1) слабо зависит от суммы осадков за вегетационный период. Это виды гидрофильно-психрофильной группы, они растут на высоких грядах и кочках, для которых характерен резко переменный режим увлажнения. Вероятно, прирост данных видов связан с поступлением влаги во время снеготаяния, на что указывают и Н. Косых с соавт. [18]. Замедление прироста кочковых видов, видимо, связано с капиллярным поднятием воды, которая весной во время снеготаяния находится близко к поверхности сфагновой дернины и этим обеспечивается интенсивный рост мхов весной и иногда прекращение летом [7, 33]. На 5-м БУ более благоприятные условия для произрастания *S. fuscum*, так как здесь наблюдается меньшее колебание уровня грунтовых вод (16–22 см ниже поверхности сфагнового покрова) за счет выхода подземных вод [43].

Для *S. majus*, *S. papillosum* (БУ 2), *S. fallax*, *S. obtusum* и *S. subsecundum* в разные месяцы вегетационного периода также характерна зависимость от осадков (см. табл. 3).

В выделенные нами три группы по значениям коэффициента корреляции попали виды разной экологии. Вероятно, это связано с тем, что видовая принадлежность также влияет на прирост мхов. Регрессионный анализ иллюстрирует зависимость прироста мхов от осадков за вегетационный период — детерминация R^2 варьирует у различных видов от 0.01 до 0.46 (рис. 4). Обращаем внимание на то, что, хотя мы и использовали непараметрический корреляционный анализ, для регрессионного анализа применили классическую линейную модель, построенную методом наименьших квадратов, поскольку, во-первых, данный метод не требует нормального распределения зависимых величин, во-вторых, основное предназначение данного анализа в данном случае — простая иллюстрация.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По нашим данным годичный прирост *S. riparium* за 11-летний период исследований составил от 50 до 257 мм. Эти значения прироста для *S. riparium* превышают показатели, полученные финскими исследователями в южной Финляндии на болоте Suurisuo, где его прирост колеблется от 34 до 54 мм [11]. Прирост *S. obtusum* за 24-летний период исследований — от 23 до 185 мм (см. табл. 2). И.А. Гончарова [45] в Западной Сибири отмечает усредненный линейный параметр фотосинтезирующей части *S. obtusum* от 28 до 30 мм.

Прирост *S. fallax* за 23-летний период исследований колебался от 19 до 126 мм (см. табл. 2). По данным А. Педерсена [46], в Норвегии прирост *S. fallax* составляет 147 мм.

Годичный прирост *S. subsecundum* за 22-летний период исследования колебался от 17 до 86 мм. Годичный прирост *S. majus* за 36-летний период — от 21 до 73 мм (см. табл. 2). По данным М. Илометса [47], в Северной Европе прирост *S. majus* варьирует от 15 до 54 мм, в Финляндии [11] — от 26 до 29 мм.

Годичный прирост *S. balticum* за 16-летний период исследований колебался от 8 до 84 мм (см. табл. 2). В Финляндии прирост *S. balticum* составляет 19–51 мм [48], в Эстонии — 8–36 мм [6]. В Западной Сибири прирост *S. balticum* изучали один сезон, и он составил в среднем 35 мм [21], что согласуется с нашими данными.

По нашим данным годичный прирост *S. warnstorffii* за 15-летний период исследований — от 5 до

57 мм, а прирост *S. centrale* за 16-летний период — от 3 до 35 мм (см. табл. 2).

По нашим данным прирост *S. divinum* за 16-летний период исследований колебался от 10 до 29 мм. По литературным данным в Северной Европе прирост *S. divinum* варьирует от 10 до 30 мм [49, 50], а в Западной Сибири — в среднем 17 мм [21], в Северной Европе — 25 мм [48].

Годичный прирост *S. papillosum* на 2-м БУ за 38-летний период исследований колебался от 5 до 31 мм, на 5-м БУ за 10-летний период исследований — от 3 до 10 мм. В Северной Европе, по данным М. Илометса [47], прирост *S. papillosum* варьирует от 15 до 22 мм.

Годичный прирост *S. fuscum* на 1-м БУ за 14-летний период исследований варьировал от 2 до 26 мм. В экстремальные вегетационные периоды (1979, 1980 и 1985 гг.), когда сумма осадков за вегетационный период была существенно ниже среднегогодовой нормы (316 мм), наблюдалось значительное снижение роста *S. fuscum* — 3, 6 и 2 мм соответственно. Вероятно, это связано с нарушением водоснабжения головок *S. fuscum*. Т. Lindholm [10] указывает, что осенью период роста мхов более длительный, и рост *S. fuscum* лимитируется длительностью периода с температурой воздуха выше 0°C, а А.И. Максимов [7] отмечает, что скорость роста определяется влажностью в течение этого периода. В Западной Сибири И.А. Гончарова [45] отмечает усредненный линейный параметр фотосинтезирующей части *S. fuscum* — от 15 до 18 мм. Линейный прирост *S. fuscum* на всех болотных участках составляет от 16 до 25 мм в год [21].

Годичный прирост *S. fuscum* на 5-м БУ за 10-летний период исследований колебался в среднем от 6 до 9 мм. По литературным данным годичный прирост *S. fuscum* может варьировать в Финляндии от 6 до 18 мм [11], в Северной Америке и Канаде — от 7 до 31 мм [51, 52], в Северной Европе — от 5 до 20 мм [47, 49, 50], в Западной Сибири — от 7 до 25 мм [21].

Существенный разброс величин прироста в различных районах исследований характерен для сфагновых мхов, и полученные нами данные в целом соответствуют мировым данным.

Таким образом, результаты большинства работ, посвященных изучению линейного прироста сфагновых мхов в болотах России, Северной

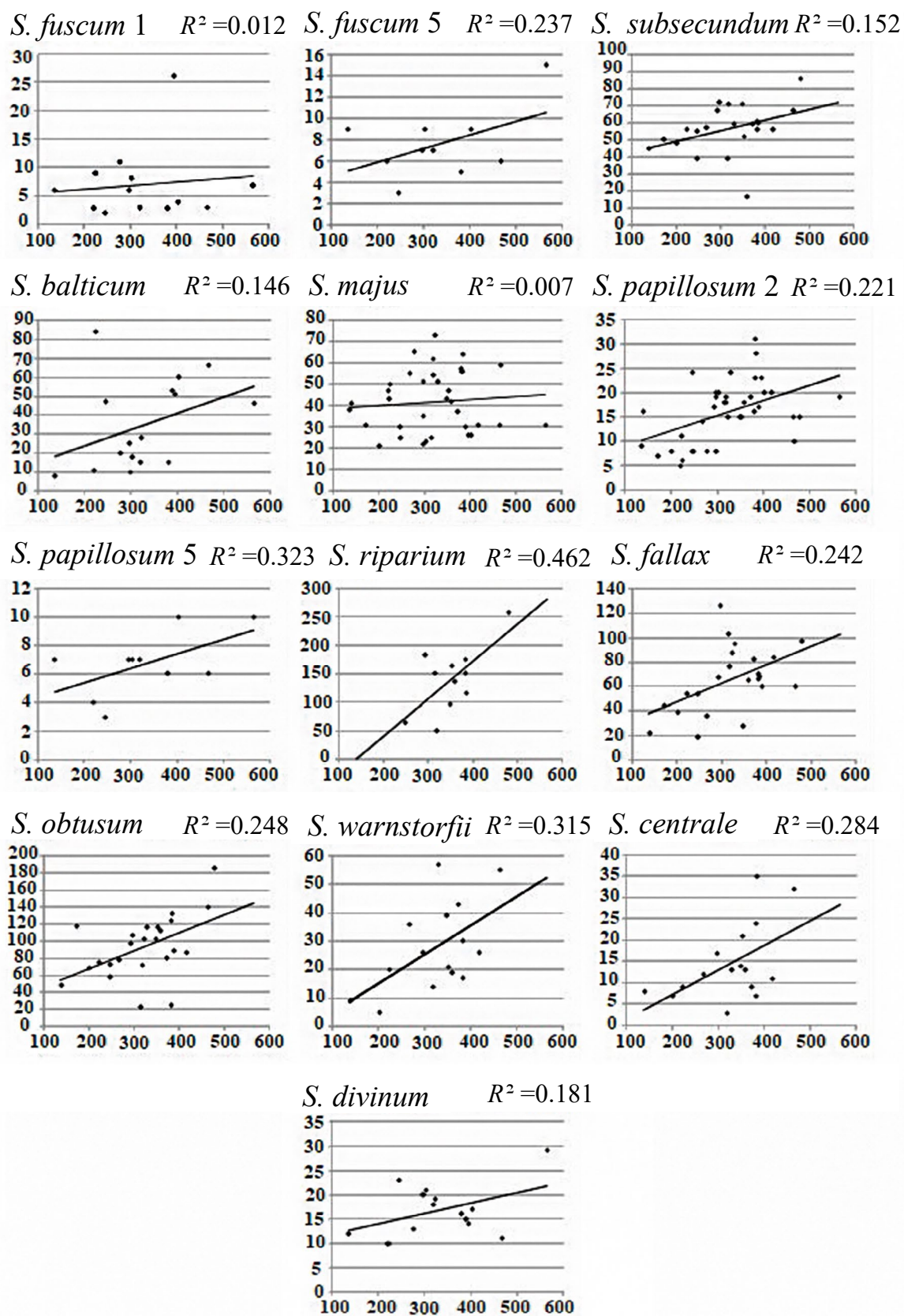


Рис. 4. Диаграммы линейной регрессии прироста изученных видов сфагновых мхов в зависимости от уровня осадков в вегетационный период. Приведены величины детерминации (мм/мм)

Европы, Канады, США и Финляндии, позволяют выделить некоторые закономерности варьирования функциональных черт сфагновых мхов, прогнозировать их поведение и выявлять их роль при изменении климата и антропогенной нагрузке [15]. Исследование зависимости их роста и продуктивности от факторов среды является актуальной задачей в рамках общей проблемы изучения отклика биоты на изменение климата [21]. Изучение роста сфагновых мхов также важно для оценки состояния экосистем, в которых они составляют значительную долю среди компонентов общей биомассы.

Наши исследования посвящены актуальной проблеме поиска зависимостей прироста сфагновых мхов от условий абиотической среды, и представленные данные могут быть востребованы для проведения сравнительного анализа и модельных построений в области факторной экологии и болотоведения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании колебаний средних данных годовичного прироста в разные годы нами были выделены 3 группы сфагновых мхов: 1) самые высокие приросты (93–140 мм) имели *S. riparium*, *S. obtusum*, произрастающие в топяных участках с хорошей проточностью и в сильно обводненных понижениях; 2) средние приросты (28–65 мм) — у *S. fallax*, *S. subsecundum*, *S. majus*, *S. balticum*, *S. warnstorffii*, которые произрастают в обводненных слабопроточных топях; 3) самый низкий годовичный прирост (7–17 мм) — у *S. divinum*, *S. centrale*, *S. papillosum* (2-й и 5-й БУ), *S. fuscum* (1-й и 5-й БУ), произрастающих на невысоких кочках и коврах в условиях застойного увлажнения.

Корреляционный анализ влияния осадков и средней температуры на годовичный прирост сфагновых мхов не показал значимой зависимости прироста мхов от температуры за вегетационный период: у *S. fuscum*, *S. obtusum* и *S. warnstorffii* в разные месяцы вегетационного периода наблюдаются отрицательные зависимости от температуры отдельных месяцев.

Осадки за вегетационный период являются главным фактором, определяющим зависимость годовичного прироста сфагновых мхов. Виды *S. obtusum*, *S. papillosum*, *S. centrale*, *S. fallax*, *S. subsecundum* показывают значимую зависимость годовичного прироста от осадков за вегетационный период, а у *S. divinum*, *S. fuscum*, *S. majus* значимость слабая. Проведенный регрессионный

анализ свидетельствует о зависимости прироста мхов от осадков за вегетационный период — коэффициент детерминации варьирует у различных видов от 0.01 до 0.46.

Таким образом, корреляционный и регрессионный анализы показали зависимость годовичного прироста ценопопуляций сфагновых мхов от эколого-ценотических и климатических условий, преимущественно от осадков.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии КарНЦ РАН (FMEN-2022-0008 № 122031700449-3).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам Института биологии КарНЦ РАН д.б.н. О.Л. Кузнецову за консультации и рекомендации при написании статьи, к.б.н. В.К. Антипину, ведущему биологу П.Н. Токареву — за составление карт, ведущему биологу Е.Л. Талбонен — за помощь в полевых исследованиях.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов изучения.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Пьявченко Н.И., Коломыцев В.А. Влияние осушительной мелиорации на лесные ландшафты Карелии // Болотно-лесные системы Карелии. Л., 1980. С. 52–71.
2. Кузнецов О.Л., Грабовик С.И. Запасы и динамика углерода в фитоценозах и торфяных залежах болот Карелии // Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии: Тезисы докл. III Межд. конф. Пушино, 2007. С. 42.
3. Кац Н., Кириллович М., Лебедева Н. Движение поверхности сфагновых болот и формирование их микрорельефа // Земледелие. 1936. № 38. С. 1–33.
4. Clymo R.S. The growth of *Sphagnum*: methods of measurement // J. Ecol. 1970. V. 58. P. 13–49.
5. Clymo R.S. The growth of *Sphagnum*: some effects of environment // J. Ecol. 1973. V. 61. P. 849–869.

6. Илометс М.А. Прирост и продуктивность сфагнового покрова в юго-западной Эстонии // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 2. С. 279–290.
7. Максимов А.И. К вопросу о приросте сфагновых мхов // Комплексные исследования растительности болот Карелии. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1982. С. 170–179.
8. Грабовик С.И., Антипин В.К. Годичный прирост и величина живой части некоторых видов сфагновых мхов и их связь с гидрометеорологическими показателями // Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1982. С. 195–203.
9. Moore T.R. Growth and net production on *Sphagnum* at five fen sites, subarctic eastern Canada // Can. J. Bot. 1989. V. 67. P. 1203–1207.
10. Lindholm T. Growth dynamics of the peat moss *Sphagnum fuscum* on hummocks on a raised bog in southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1990. Vol. 27. P. 67–78.
11. Lindholm T., Vasander H. Production of eight species of *Sphagnum* at Suurisuo mire southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1990. Vol. 27. P. 145–157.
12. Боч М.С., Кузьмина Е.О. Ритмика прироста и продуктивности некоторых видов рода *Sphagnum* L. в юго-западном Приладожье (Ленинградская область) // Раст. ресурсы. 1994. Т. 30. Вып. 1–2. С. 135–142.
13. Грабовик С.И. Влияние климатических условий на годичный прирост сфагновых мхов Южной Карелии // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 4. С. 81–86.
14. Asada H. H., Shaltis P., Reisner A. et al. Mobile monitoring with wearable photoplethysmographic biosensors // IEEE Eng. Med. Biol. Magazine. 2003. Vol. 22. P. 28–40.
<https://doi.org/10.1109/memb.2003>
15. Gunnarsson U. Global patterns of *Sphagnum* productivity // Journal of Bryology. 2005. V. 27. P. 269–279.
<https://doi.org/10.1179/174328205X70029>
16. Robroek B.J.M., Limpens J., Breeuwer A., Schouten M.G.C. Effects of water level and temperature on performance of four *Sphagnum* mosses // Plant Ecology. 2007. V. 190. P. 97–107.
<https://doi.org/10.1007/s11258-006-9193-5>
17. Грабовик С.И. Годичный прирост сфагновых мхов на болотах Карелии (Россия) // Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: прошлое и настоящее: Мат-лы 4-го Междунар. полевого симпозиума / Под ред. Титляновой А.А. и Дергачёвой М.И. Томск, 2014. С. 171–173.
18. Косых Н.П., Коронатова Н.Г., Гранат Г. Влияние температуры и осадков на линейный прирост *Sphagnum fuscum* и *S. magellanicum* на территории Западной Сибири // Экология. 2017. № 3. С. 161–170.
19. Luken J.O. Zonation of *Sphagnum* mosses: Interactions among shoot growth, growth form, and water balance // The Briologist. 1985. V. 88. № 4. P. 374–379.
20. Robroek B.J.M., Limpens J., Breeuwer A. et al. Precipitation determines the persistence of hollow *Sphagnum* species on hummocks // Wetlands. 2007. V. 27. № 4. P. 979–986.
21. Косых Н.П., Коронатова Н.Г., Лапшина Е.Д. и др. Годичный прирост и продукция сфагновых мхов в средней тайге Западной Сибири // ДОСиГИК. 2017. Т. 8. № 1 (15). С. 3–13.
22. Krebs M., Gaudig G., Joosten H. Record growth of *Sphagnum papillosum* in Georgia (Transcaucasus): rain frequency, temperature and microhabitat as key drivers in natural bogs // Mires and Peat. 2016. V. 18. Art. 4. P. 1–16.
<https://doi.org/10.19189/MaP.2015.OMB.190>
23. Granath G., Strengbom J., Rydin H. Rapid ecosystem shifts in peatlands: linking plant physiology and succession // Ecology. 2010. V. 91. № 10. P. 3047–3056.
24. Grabovik S.I., Nazarova L.E. Linear increment of *Sphagnum* mosses on Karelian mires (Russia) // Arctoa. 2013. V. 22. № 1–4. P. 23–26.
25. Beckéus I. Weather variables as predictors of *Sphagnum* growth on a bog // Holarct Ecol. 1988. V. 11. P. 146–150.
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1988.tb00793.x>
26. Moore T.R., Lafleur P.M., Poon D.M.I. et al. Spring photosynthesis in a cool temperate bog // Glob. Change Biol. 2006. V. 12. P. 2323–2335.
27. Breeuwer A., Heijmans M.P.D., Robroek B.J.M., Berendse F. The effect of temperature on growth and competition between *Sphagnum* species // Oecologia. 2008. V. 156. P. 155–167.
<https://doi.org/10.1007/s00442-008-0963-8>
28. Loisel J., Gallego-Sala A.V., Yu Z. Global-scale pattern of peatland *Sphagnum* growth driven by photosynthetically active radiation and growing season length // Biogeosciences. 2012. V. 9. P. 2737–2746.
<https://doi.org/10.5194/bg-9-2737-2012>
29. Bengtsson F., Rydin H., Baltzer J.L. et al. Environmental drivers of growth in mires across the Holarctic region // J. Ecol. 2021. V. 109. № 1. P. 417–431.
<https://doi.org/10.1111/1365>
30. Грабовик С.И. Динамика годичного прироста у некоторых видов *Sphagnum* L. в различных комплексах болот Южной Карелии // Раст. ресурсы. 2002. Т. 38. Вып. 4. С. 62–68.
31. Косых Н.П., Коронатова Н.Г. Линейный прирост и чистая первичная продукция некоторых видов сфагновых мхов Западной Сибири // Материалы Международной бриологической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Анастасии Лаврентьевны Абрамовой. Санкт-Петербург, 2015. С. 83–86.
32. Грабовик С.И., Кузнецов О.Л. Рост и продуктивность ценопопуляций сфагновых мхов на естественных

- и трансформированных болотах Карелии // Труды КарНЦ РАН. Серия “Экологические исследования”. Петрозаводск, 2016. № 4. С. 59–69.
33. Грабовик С.И. Динамика продуктивности ценопопуляций сфагновых мхов Южной Карелии // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 4. С. 41–48.
34. Grabovik S.I. The effect of climatic conditions on the annual increment of *Sphagna* in Southern Karelia // Finnish-Karelia symposium on mire conservation and classification. Helsinki, 1995. P. 42–48.
35. Грабовик С.И., Антипин В.К. Тенденции динамики годичного прироста сфагновых мхов на болотах Юной Карелии // Научное обозрение. 2014. № 7. С. 22–27.
36. Mironov V.L., Grabovik S.I., Ignashov P.A., Kantseva L.V. Geotropic curvatures of *Sphagnum*: environmental features of their genesis and trial application for estimation shoot length increment // Arctoa. 2016. V. 25. № 2. P. 353–363.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.25.27>
37. Елина Г.А., Кузнецов О.Л., Максимов А.И. Структурно-функциональная организация и динамика болотных экосистем Карелии. Л.: Наука, 1984. 128 с.
38. Елина Г.А. Принципы и методы реконструкции растительности голоцена. Л.: Наука, 1981. 158 с.
39. Чесноков В.А. Влияние осушения на изменение метеорологического и гидрологического режима болот // Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск: Кар. Фил. АН СССР, 1977. С. 19–33.
40. Погода и климат — прогнозы погоды, новости погоды, климатические данные. URL: <http://www.pogodai-klimat.ru> (дата обращения: периодически по 2023 г.).
41. Лопатин В.Д. О принципах классификации торфа болот Северо-Запада на экологической основе // Вопросы комплексного изучения болот. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1973. С. 51–62.
42. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. V. 4. № 1. P. 1–9.
43. Антипин В.К. Структура болотных фаций некоторых болот южной Карелии // Болота Европейского Севера СССР. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1980. С. 113–135.
44. Nijp J. J., Limpens J., Metselaar K. et al. Rain events decrease boreal peatland net CO₂ uptake through reduced light availability // Global Change Biology. 2015. V. 21. P. 2309–2320.
<https://doi.org/10.1111/geb.12864>
45. Гончарова И.А. К вопросу о структуре дерновины и продуктивности сфагновых мхов на олиготрофных болотах // Сибирский экологич. журн. 2005. № 1. С. 131–134.
46. Pedersen A. Growth measurement of five *Sphagnum* species in South Norway // Norw. J. Bot. 1975. V. 22. № 4. P. 277–284.
47. Илометс М.А. Продуктивность сфагнового покрова на примере Гусиного болота // Труды Печеро-Ильчского гос. заповедника. 1976. Вып. 13. С. 40–57.
48. Pakarinen P. Production and nutrition ecology of three *Sphagnum* species in south Finish raised bogs // Ann. Bot. Fenn. 1978. V. 15. № 1. P. 15–26.
49. Heijmans M.P.D., Berendse F., Arp W.J. et al. Effects of elevated carbon dioxide and increased nitrogen deposition on bog vegetation in the Netherlands // Journal of Ecology. 2001. V. 89. P. 268–279.
50. Laiho R., Ojanen P., Ilomets M. et al. Moss production in a boreal, forestry-drained peatland // Boreal Environment Research. 2011. V. 16. P. 441–449.
51. Roschfort L., Quinty F., Campeau S. et al. North American approach to the restoration of *Sphagnum* dominated peatlands // Wetlands Ecology and Management. 2003. V. 11. P. 3–20.
52. Waddington J.M., Rochefort L., Campeau S. *Sphagnum* production and decomposition in a restored cutover peatland // Wetlands Ecology and Management. 2003. V. 11. P. 85–95.

RESULTS OF LONG-TERM STUDIES OF THE ANNUAL GROWTH OF MOSSES OF THE GENUS *SPHAGNUM* L. IN THE CENTRAL TAIGA OF KARELIA

S. I. Grabovik^a, L. V. Kantserova^{a,*}, and S. R. Znamenskiy^a

^a Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences,

Russia 185910 Petrozavodsk

*e-mail: Kancerova.L@mail.ru

Abstract – The studies were carried out on the territory of the Kindasovo forest-bog research station of the Karelian Research Center, Russian Academy of Sciences, located in the middle taiga subzone (61°48' N, 33°35' E). The experiments were carried out in the Nenazvanoe natural mesoeutrophic bog of the aapa type in seven permanent bog areas located in different ecological and coenotic conditions. The paper presents long-term results (from 10 to 38 years) of studies of the dynamics of annual growth of 11 widespread hygro- and hydrophilic species of *Sphagnum* mosses. Based on fluctuations in the average annual growth data during the years of study, the largest increases were observed for *Sphagnum riparium* (140 mm) and *S. obtusum* (93 mm), growing in heavily watered bog areas and not withstanding drying out; medium growths of *S. fallax* (65 mm), *S. subsecundum* (57 mm), *S. majus* (42 mm), *S. balticum* (36 mm), and *S. warnstorffii* (28 mm) are found in low-flow watered bogs, hollows, and on carpets; the lowest growth was shown for *S. divinum* (17 mm), *S. centrale* (15 mm), *S. papillosum* (12 mm), and *S. fuscum* (8 mm), growing on ridges, low hummocks, and carpets under conditions of sharply variable conditions hydration. A correlation analysis to study the influence of precipitation and average temperature on the annual growth of *Sphagnum* mosses did not show any significant dependence of moss growth on temperature during the growing season. For *S. fuscum*, *S. obtusum*, and *S. warnstorffii*, negative dependences on the temperature of individual months are observed in different months of the growing season. Precipitation during the growing season is the main factor determining the dependence of the annual growth of *Sphagnum* mosses. A significant dependence of annual growth on precipitation during the growing season was shown for species *S. obtusum*, *S. papillosum*, *S. centrale*, *S. fallax*, and *S. subsecundum*, while the significance was weak for *S. divinum*, *S. fuscum*, and *S. majus*.

Keywords: Karelia, *Sphagnum*, annual growth, mire plots