

УДК 630\*561.1:581.143.03:582.34

ДИНАМИКА ПРИРОСТОВ ЗЕЛЕННЫХ МХОВ  
В ЛЕСОБОЛОТНЫХ КОМПЛЕКСАХ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2005 г. И. А. Гончарова, А. В. Беньков

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН  
660036 Красноярск, Академгородок  
Поступила в редакцию 17.05.2004 г.

Предлагается использовать некоторые виды зеленых мхов для диагностики годичных приростов. Изучена динамика годичных приростов трех видов зеленых мхов (*Hylocomium splendens*, *Helodium blandowii*, *Tomentypnum nitens*) в лесоболотных комплексах Томской обл. Приводятся значения линейного прироста и фитомассы мхов в различных условиях произрастания за 4-7 лет. Произведено сравнение продуктивности мхов в различных условиях местопроизрастания. Выявлена связь между приростом фитомассы и среднемесячными температурой и осадками. Определены наиболее значимые погодные факторы, влияющие на рост мхов в различных условиях произрастания.

*Зеленые мхи, годичный прирост, коэффициент корреляции.*

Одним из важнейших бонитировочных показателей условий местопроизрастания является величина годичного прироста как всего сообщества в целом, так и образующих его эколого-ценотических группировок. В лесоболотных комплексах продукция мхов варьирует в пределах 190-360 г м<sup>-2</sup> в год, что составляет более 40% от общей продукции [15]. В то же время отсутствие четких границ в годичных приростах мхов затрудняет количественную оценку продукционного процесса, темпов и объемов депонирования растительной биомассы на болотах и, следовательно, атмосферного углерода.

Обстоятельная сводка работ по учету величины годичного прироста сфагновых мхов составлена Н. Кац с соавт. [10], позднее исследования и обзоры по этому вопросу выполнены рядом российских и зарубежных ученых [3-7, 9, 12, 13, 15-20]. Работы по изучению годичных приростов зеленых мхов носят единичный характер [11].

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Для настоящего исследования выбраны виды зеленых мхов, годичные приросты которых визуально дифференцируются и позволяют достаточно надежно оценить их годичную продукцию: *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in B.S.G., *Helodium blandowii* (Web. et Mohr) Warnst., *Tomentypnum nitens* (Hedw.) Loeske (рис. 1). Названия мхов приводятся согласно аннотированному списку видов мохообразных М.С. Игнатова и О.М. Афониной [8].

*Hylocomium splendens* (сем. *Hylocomiaceae*), *Helodium blandowii* (сем. *Thuidiaceae*) и *Tomentypnum nitens* (сем. *Brachytheciaceae*) относятся к бокоплодным видам. *Hylocomium splendens* произрастает в заболоченных лесах и на лесных болотах, обычно по приствольным повышениям и на гнилой древесине. Он образует рыхлые зеленые или желтовато-зеленые блестящие дерновинки. Стебель мха *Hylocomium splendens* состоит из этажно расположенных облиственных веточек (рис. 1, а). Каждый "этаж" соответствует годовому побегу, который закладывается значительно ниже верхушки побега предыдущего года. Годовой побег дуговидно согнутый, внизу без ветвей, с чешуевидными, плотно прижатыми листьями, вверху дважды или трижды перисто разветвленный, с плоско распростертыми ветвями и веточками [1]. Таким образом, данный вид в силу этажности соответствует задаче выявления величины и массы годичных приростов на малых временных рядах.

*Helodium blandowii* произрастает преимущественно на небольших повышениях микрорельефа среди сырых мочажин, а также на умеренно увлажняемых фрагментах блюдцеобразных понижений. Данный вид образует рыхлые крупные желтовато-зеленые неблестящие дерновинки. Стебли прямостоячие, до 15 см длины, однажды перистые, войлочные, от нитевидных, многократно ветвистых парафиллий (рис. 1, б). Стеблевые листья в основании несколько суженные, широкояйцевидно-сердцевидные, с ланцетной острой верхушкой. Веточные листья сходны со стеблевыми, но мельче.



Рис. 1. Общий вид мхов и схема проведения замеров их годичных приростов: а - *Tomentypnum nitens*, б - *Helodium blandowii*, в - *Hylocomium splendens*.

*Tomentypnum nitens* тяготеет к склонам приствольных повышений и к пространствам между кочек. Стебель прямостоячий, обычно правильно-перистый, до верхушки с густым ржаво-бурым ризоидным войлоком. Листья жесткие, ланцетные, длинно и остро заостренные, глубокопродольно-складчатые, низбегающие [1, 2]. Отличительными особенностями *Helodium blandowii* и *Tomentypnum nitens* являются сгущения веточек и стеблевых листьев в конце ежегодных приростов (рис. 1, а, б). Кроме того, разграничение годичных приростов фиксируется по изменению окраски веточных и стеблевых листьев (концентрации хлоропластов) и по другим морфологическим признакам (изгибам стеблей, наличию боковых побегов и т.п.).

Исследования проводились в Лаборатории биогеоценологии в 1998-2002 гг. на территории лесоболотного стационара Института леса СО РАН, расположенного в подзоне южной тайги в Томской обл.

Пробные площади (пр. пл.) 1, 2 заложены на Жуковском болоте евтрофного типа. Болото сформировалось в котловине частично затопляемой прирусловой зоны поймы р. Жуковки. Оно питается напорными грунтовыми водами, поступающими в торфяную залежь из мощных водоносных горизонтов различных уровней залегания, вскрытых эрозией еще до начала образования торфяника. Пр. пл. 1 занимает неосушенную притеррасную часть торфяника, занятую кочкарно-осоковой согрой. Сибирское название "согра" прочно вошло в научную литературу для обозначения болот лесного облика с господством темнохвойных и участием других лесообразующих пород [14]. Поверхность согры относительно плоская, густо покрытая осоковыми кочками (около 60%). Высота кочек 20-50 см, поперечные размеры от 25 см и больше. Помимо кочек имеется много микроповышений, образовавшихся вследствие обрастания скелетных корней деревьев, старых пней и колод валежника мхами. Древостой образован кедром (*Pinus sibirica* Du Tour) с

участием ели (*Picea obovata* Ledeb.), сосны (*Pinus sylvestris* L.), лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.) и березы (*Betula pubescens* Ehrh.). Подлесок довольно редкий. Основное значение в нем имеют куртины можжевельника (*Juniperus communis* L.). Кроме того, встречаются черемуха (*Padus avium* Mill.), жимолость голубая (*Lonicera caerulea* L.), красная и черная смородина (*Ribes nigrum* L., *R. glabellum* (Trautv. and C.A. Mey) Hedl.), рябина (*Sorbus sibirica* Hedl.) и другие кустарники.

Пр. пл. 2 заложена на осушенной в 1964 г. части Жуковского болота с первоначально сплошным осоково-гипновым покровом, куртинными зарослями карликовой березы (*Betula nana* L.) и редким древесным ярусом сосны с незначительной примесью кедра и лиственницы.

Травяной покров почти сплошной и мощно развитый, довольно богатый видами (*Angelica silvestris* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *C. canescens* (Web.) Roth, *Carex cespitosa* L., *C. appropinquata* Schum).

В моховом покрове, занимающем около 60% площади болота, главное место принадлежит зеленым и сфагновым мхам (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Helodium blandowii*, *Sphagnum girgensohnii* Russ., *S. squarrosum* Crome, *S. wulfianum* Girg., *S. warnstorffii* Russ., *S. angustifolium* (Russ. ex Russ.) C. Jens.), распределенным по элементам микрорельефа.

Из напочвенных лишайников отмечен вид *Peltigera aptosa* L. и реже *Cladonia alpestris* (L.) Rabh. и *C. gracilis* (L.) Willd. по моховым приствольным подушкам. Мощность торфяной залежи повсюду более 3 м.

Пр. пл. 3 характеризует контактную зону суходола и евтрофного болота. Микрорельеф контактной зоны, создаваемый приствольными моховыми подушками, более резко выражен. Высота моховых подушек достигает в среднем около 50-55 см, площадь, занятая ими, 50%.

На контактной зоне увеличивается проективное покрытие мезофильных лесных растений (*Sorbus sibirica*, *Juniperus communis*, *Vaccinium uliginosum* L., *Majanthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt) до 75%.

Пр. пл. 4 была заложена на болотном массиве олиготрофного типа. Его генетический центр занимает бессточную котловину на водоразделе небольших рек - Еловки и Жуковки, относящихся к системе р. Томи. Поверхность торфяника имеет ярко выраженную выпуклую форму. Центральная часть занята густыми одноярусными кустарничково-сфагновыми сосняками. Поверхность почвы имеет контрастное расчленение на элементы микрорельефа. Деревья, как правило, приурочены к положительным элементам рельефа. Мощность торфяной залежи в генетическом центре достигает 5.5 м. Степень проективного по-

крытия травяно-кустарничкового яруса составляет 35-40% на периферии болота и 60-75% на вершине. Преобладают кассандра (*Chamaedaphne calyculata* L.), осоки (*Carex globularis* L., *C. limosa* L., *C. rostrata* Stokes), голубика (*Vaccinium uliginosum*), пушица влагалищная (*Eriophorum vaginatum* L.), второстепенное значение имеют багульник (*Ledum palustre* L.) и береза карликовая (*Betula nana*). Совокупно они образуют групповые и местами почти сплошные заросли. Во втором ярусе находятся брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.) и черника (*Vaccinium myrtillus* L.), в синузиях которых встречаются подбел (*Andromeda polifolia* L.), клюква (*Oxycoccus quadripetalus* Gilib.), морощка (*Rubus chamaemorus* L.), росянка круглолистная (*Drosera rotundifolia* L.), довольно равномерно распределенные по сфагновому ковру микропонижений.

Моховые подушки высотой 15-20 см заняты *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. magellanicum* Brid., *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw., а приствольные моховые подушки высотой 30-35 см - зелеными мхами (*Dicranum polysetum* Sw., *Pleurozium schreberi* и др.). В примеси встречается *S. russowii* Warnst., незначительно - *S. rubellum* Wils. К отрицательным элементам микрорельефа приурочен *S. angustifolium*.

Сбор образцов *Hylocomium splendens* осуществлялся:

1. В кедрово-еловой согре евтрофного типа (пр. пл. 1): а) на корневых лапах, находящихся под кронами; б) на моховых подушках под кронами; в) на моховых подушках в просвете древесных крон; г) на валежнике.

2. В контактной зоне суходола и евтрофного болота (пр. пл. 3).

3. В болотном массиве олиготрофного типа (пр. пл. 4).

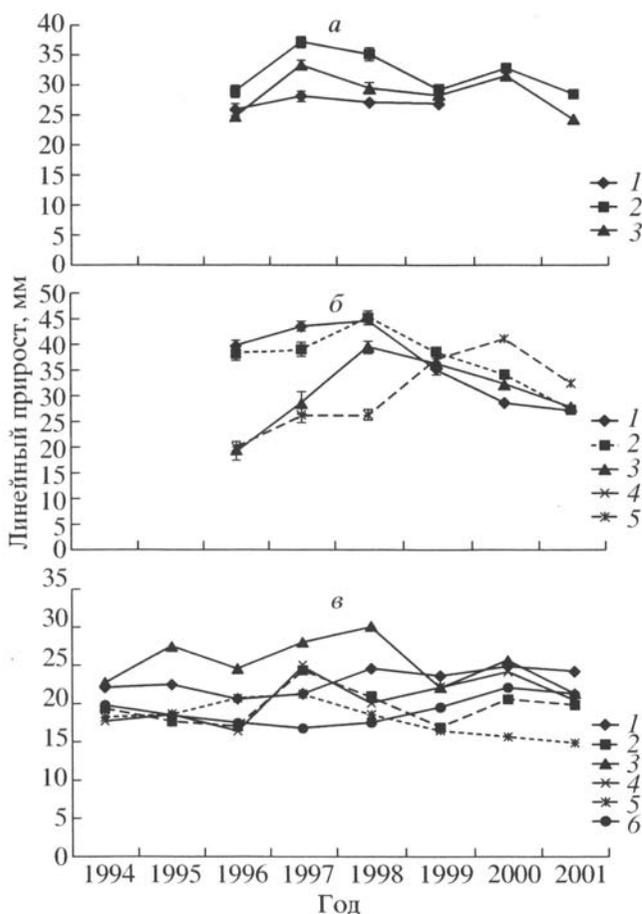
В ряду "евтрофное болото (согра) - контактная зона суходола и евтрофного болота - олиготрофное болото" уменьшаются влажность и минеральное богатство почвы. В условиях евтрофного болота образцы отбирались под древесными кронами и в их просветах, что позволило проследить влияние освещенности на прирост мхов. Валежник характеризуется как субстрат с низкой влажностью и незначительной питательной ценностью.

Экземпляры мха *Helodium blandowii* отбирались:

1. В кедрово-еловой согре (пр. пл. 1): а) среди мочажин; б) на старом валежнике.

2. На осушенной части болота (пр. пл. 2): а) на моховых подушках под кронами деревьев; б) на моховых подушках в просвете древесных крон; в) в зарастающих осушительных канавах.

Кедрово-еловая согра по сравнению с осушенной частью болота отличается более высоким уровнем почвенно-грунтовых вод. Зарастающие осушительные каналы и мочажины характеризуются



**Рис. 2.** Динамика линейных приростов мхов: а - *Tomentypnum nitens* (1 - на бровках осушительных канав; 2 - в просветах крон; 3 - под кронами); б - *Helodium blandowii* (1 - в просветах крон; 2 - в мочажинах; 3 - в осушительных канавах; 4 - под кронами; 5 - на валеже); в - *Hylocomium splendens* (1 - в согре, на корневых лапах; 2 - в согре, в просветах крон; 3 - в согре, на валеже; 4 - в согре, под кронами; 5 - в контактной зоне сучодола и болота; 6 - на олиготрофном болоте).

ются более высокой влажностью почвы по сравнению с другими элементами микрорельефа. Влияние освещенности на прирост изучалось на примере образцов под древесными кронами и в их просветах.

Сбор образцов *Tomentypnum nitens* осуществлен в слабо осушенной части болотного массива (пр. пл. 2): а) на моховых подушках в просвете древесных крон; б) на моховых подушках под кронами деревьев; в) на бровках и кавальерах растущих осушительных канав.

Бровки и кавальеры осушительных канав, будучи выше моховых подушек, отличаются сравнительно меньшей влажностью почвы. Собрано по 100 экз. мха с каждой пробной площади. Измерены годовые линейные приросты (в свежесоб-

ранном и размоченном состоянии) и рассчитаны средние показатели длины стебельков (средняя арифметическая с ошибкой) для каждой конкретной экологической ниши. Годичные приросты стебля с веточками отрезались, высушивались до абсолютно сухого состояния, взвешивались; вычислялся средний вес годового прироста одного растения в стандартной объемной упаковке.

Для оценки относительного влияния климатических переменных на приросты мхов проведен корреляционный анализ для выявления связи между значениями весовых приростов и средними температурами и суммой осадков за вегетационный период и за отдельные месяцы. Значения коэффициентов корреляции ( $R$ ) выше 0.32 являются достоверными с вероятностью 0.90.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При исследовании динамики приростов *Tomentypnum nitens* за 4-6 лет в трех экологических условиях произрастания установлено, что помимо изменчивости линейных приростов существуют различия и в первичной продукции биомассы. Они адекватно отражают микроэкологическую гетерогенность условий произрастания мха в болотном типе леса.

По длине максимальный прирост за рассматриваемый период имеют особи, произрастающие на наиболее освещенных, но сравнительно влажных участках (на моховых подушках в просветах древесных крон) (рис. 2, а). Прирост изменяется в пределах от  $28.4 \pm 0.7$  до  $37.1 \pm 1.0$  мм, среднее значение прироста -  $32.8 \pm 1$  мм. Наименьший прирост у мхов, растущих в наименее увлажненных условиях - на бровках осушительных канав (от  $25.8 \pm 1.3$  до  $28.1 \pm 1.1$  мм со средним значением  $27.0 \pm 1.3$  мм). На графике видно совпадение пиков и спадов прироста в различных экологических условиях. Это свидетельствует об одинаковом отклике на погодные факторы. По приростам биомассы картина несколько иная (рис. 3, а), поскольку корреляционная связь между длиной и массой приростов в различных условиях неодинакова: под кроной связь существенная ( $R = 0.7$ ), на бровках осушительных канав и в просветах древесных крон связь отсутствует ( $R = 0.02$  и  $0.12$ , соответственно). Пики приростов по массе между особями, собранными под кронами и в их просветах, также в целом совпадают. Это свидетельствует об одинаковом отклике на изменения климатических факторов в данных условиях (сходных по режиму увлажнения субстрата), в то же время в просветах крон колебания приростов год от года более выражены, чем под кроной. Это может объясняться влиянием полога леса. По массе наиболее равномерный прирост по годам наблюдается под древесной кроной ( $6.5-8.8$  мг со средним значением  $7.77 \pm 0.82$  мг) и на бровках осушитель-

ных канав (1.5-2.0 мг со средним значением  $1.86 \pm 0.27$  мг). Кроме того, на бровках осушительных канав (в наименее увлажненных местообитаниях) прирост фитомассы заметно ниже, чем в других условиях, и слабо колеблется год от года.

Поскольку именно весовые показатели характеризуют аккумуляцию углерода, большой интерес представляет связь приростов по массе с климатическими данными - среднемесячными температурой и осадками. Это позволяет проследить, какие факторы оказывают влияние на рост мхов в различных экологических условиях.

Анализируя корреляцию между весовыми приростами и температурой окружающей среды, можно сказать, что наблюдается достоверная, близкая к функциональной, отрицательная связь ( $R = -0.99$ ) с температурой всего вегетационного периода (рис. 4, а) у весовых приростов особей, произрастающих на бровках осушительных канав и в просветах древесных крон ( $R = -0.66$ ). Имеется существенная отрицательная связь прироста мхов на бровках осушительных канав с температурой мая ( $R = -0.79$ ), июня ( $R = -0.83$ ), августа ( $R = -0.74$ ) и сентября ( $R = -0.47$ ). У приростов мхов, произрастающих в просветах древесных крон, отмечена более слабая, чем на бровках осушительных канав, отрицательная корреляция со всеми месяцами, кроме сентября. У мхов, произрастающих под кронами деревьев, в большинстве случаев имеется лишь небольшая отрицательная зависимость прироста с температурой июля ( $R = -0.47$ ) и мая ( $R = -0.41$ ).

При изучении влияния атмосферных осадков на прирост по массе нужно отметить, что наиболее сильная положительная связь с осадками всего вегетационного периода наблюдается у *Tomentypnum nitens*, произрастающего в наименее влажных условиях - на бровках осушительных канав (рис. 5, а). Было отмечено сильное влияние на прирост осадков сентября ( $R = 0.96$ ), а также июня ( $R = 0.65$ ) и августа ( $R = 0.50$ ). У особей, собранных в просветах древесных крон, зафиксированы достоверные положительные связи приростов только с осадками июля ( $R = 0.80$ ). В остальные месяцы атмосферные осадки не сказываются на накоплении фитомассы в данных условиях местопроизрастания. У экземпляров, растущих под кронами деревьев, отмечена положительная связь приростов только с осадками, выпавшими в августе.

Таким образом, можно сделать вывод, что у *Tomentypnum nitens* наиболее чувствительны к недостатку влаги особи, произрастающие на бровках осушительных канав (в условиях сравнительно меньшего увлажнения), и для роста мхов в тех условиях наиболее благоприятны прохладные и влажные условия в течение вегетационного периода. В просвете древесных крон (в наиболее освещенных условиях) мхи чувствительны к иссуше-

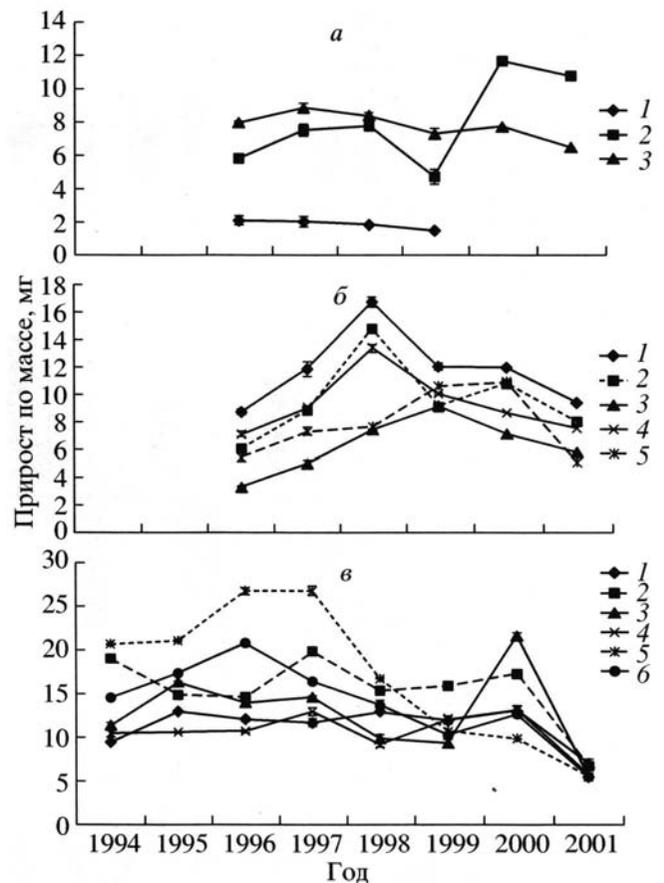
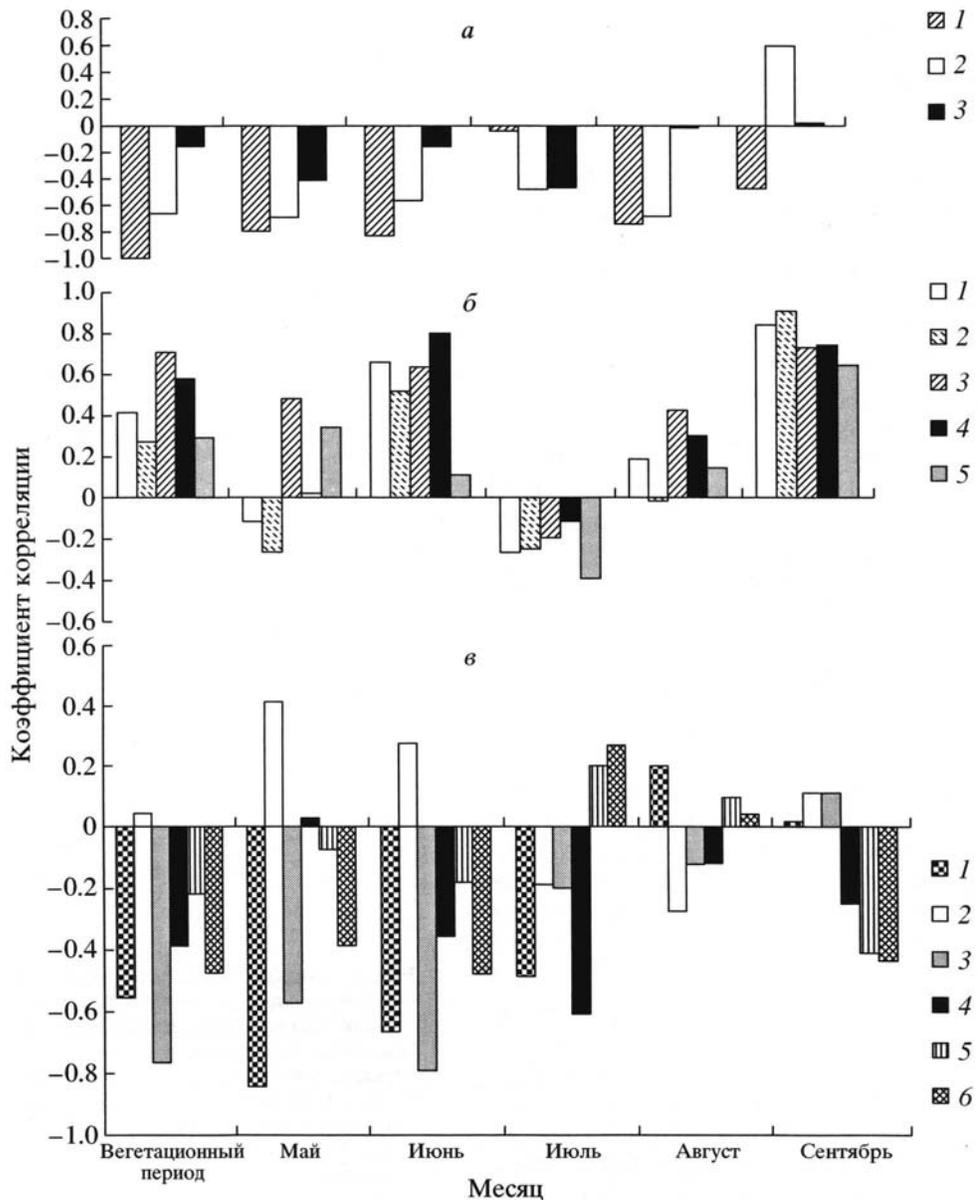


Рис. 3. Динамика прироста фитомассы мхов: а - *Tomentypnum nitens* (1 - на бровках осушительных канав; 2 - в просветах крон; 3 - под кронами); б - *Helodium blandowii* (1 - в просветах крон; 2 - в мочажинах; 3 - в осушительных канавах; 4 - под кронами; 5 - на валеже); в - *Hylocomium splendens* (1 - в согре, на корневых лапах; 2 - в согре, в просветах крон; 3 - в согре, на валеже; 4 - в согре, под кронами; 5 - в контактной зоне суходола и болота; 6 - на олиготрофном болоте).

нию только в самый жаркий месяц - июль, в остальной период к влажности они не чувствительны. Для роста мхов в просветах крон также благоприятен прохладный вегетационный период. Прирост особей, растущих под кроной (в увлажненных и затененных условиях), наименее зависим от климатических факторов. Следует отметить лишь положительную связь с осадками августа.

Изучалась также динамика приростов *Helodium blandowii* за 6 лет в пяти типах экологических условий произрастания. В ходе исследований установлено, что корреляция между длиной и массой годовых приростов во всех условиях местопроизрастания положительна и значима. Коэффициенты корреляции изменяются от 0.5 в просвете древесных крон до 0.96 под кронами деревьев. Полученные результаты показали, что особи, произрастающие на моховых подушках в



**Рис. 4.** Коэффициенты корреляции приростов мхов с температурой: *а* - *Tomentypnum nitens* (1 - на бровках осушительных канав; 2 - в просветах крон; 3 - под кронами); *б* - *Helodium blandowii* (1 - в просветах крон; 2 - в мочажинах; 3 - в осушительных канавах; 4 - под кронами; 5 - на валеже); *в* - *Hylocomium splendens* (1 - в согре, на корневых лапах; 2 - в согре, в просветах крон; 3 - в согре, на валеже; 4 - в согре, под кронами; 5 - в контактной зоне суходола и болота; 6 - на олиготрофном болоте).

просветах древесных крон и среди мочажин (т.е. в более освещенных и более влажных условиях соответственно), в 1996-1998 гг. имели наибольший прирост, линейный и по массе по сравнению с другими местопроизрастаниями (рис. 2, б, 3, б). Максимальные значения линейного прироста в 1998 г. составляют  $44.6 \pm 0.8$  и  $45.1 \pm 0.8$  мм, соответственно. Средние значения прироста за изученный период времени 35.8 и 36.1 мм. Максимальные значения прироста фитомассы, достигнутые в 1998 г., 16.7 и 14.8 мг, а средние -  $11.8 \pm 2.8$  и  $9.6 \pm 2.9$  мг. Экземпляры, собранные в зарастающих

осушительных канавах (при высоком увлажнении), имеют значительные линейные приросты за весь период наблюдений, изменяющиеся в пределах от  $19.2 \pm 2.5$  до  $39.3 \pm 1.7$  мм. При этом прирост биомассы наименьший из рассматриваемых пяти типов экологических условий.

Анализируя зависимость массы годового прироста от температуры (рис. 4, б), можно отметить сильную положительную корреляцию во всех изучаемых условиях произрастания с температурой сентября ( $R$  от 0.65 на валеже до 0.91 в мочажинах). Отрицательных связей с температу-

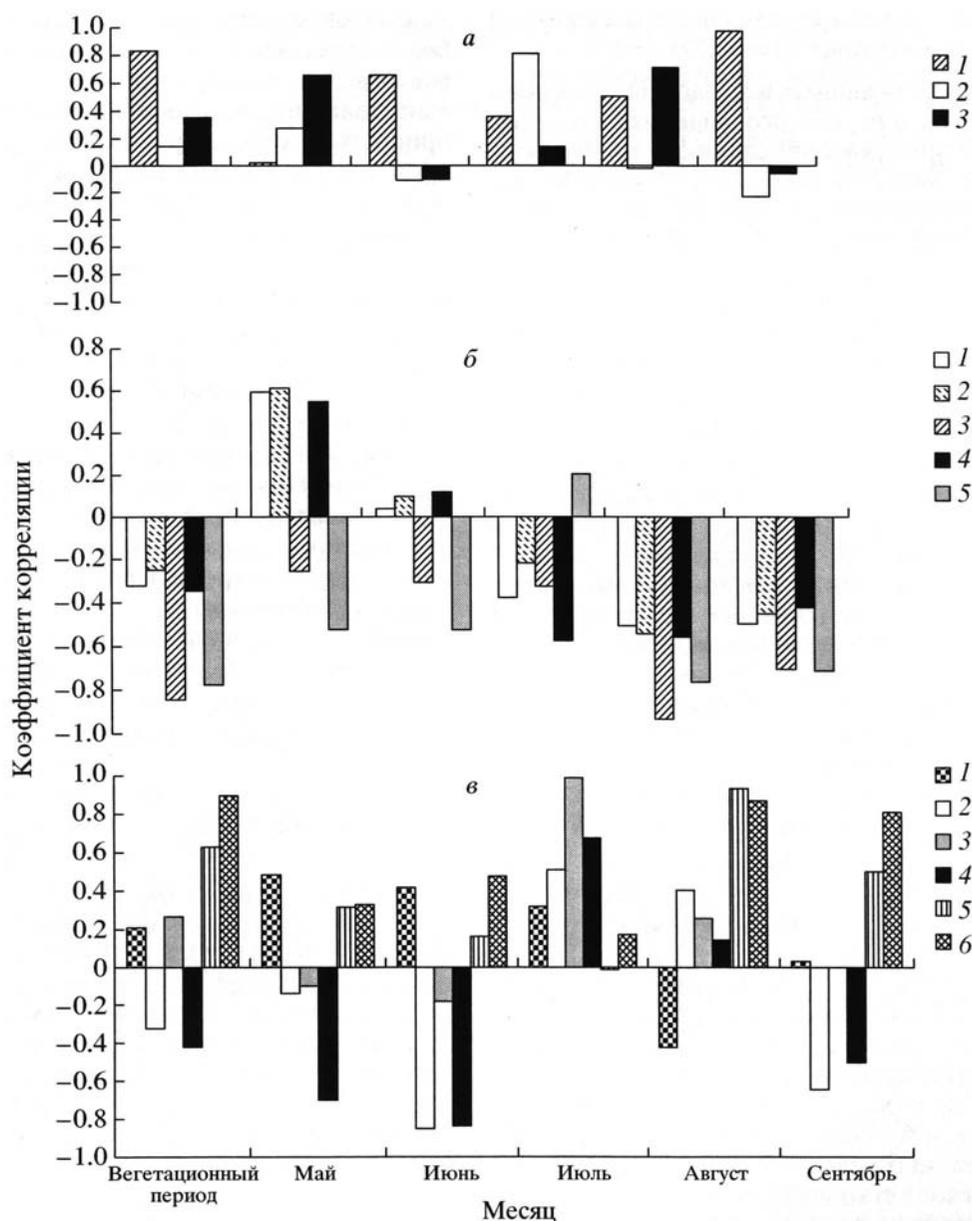


Рис. 5. Коэффициенты корреляции приростов мхов с осадками: а - *Tomentypnum nitens* (1 - на бровках осушительных канав; 2 - в просветах крон; 3 - под кронами); б - *Helodium blandowii* (1 - в просветах крон; 2 - в мочажинах; 3 - в осушительных канавах; 4 - под кронами; 5 - на валеже); в - *Hylocomium splendens* (1 - в согре, на корневых лапах; 2 - в согре, в просветах крон; 3 - в согре, на валеже; 4 - в согре, под кронами; 5 - в контактной зоне суходола и болота; 6 - на олиготрофном болоте).

рой зафиксировано не было. Имеются более слабые по сравнению с температурой сентября связи приростов с температурой июня на всех участках, кроме валежа ( $R$  от 0.5 в мочажинах до 0.79 под кронами). У экземпляров мха, произрастающих в осушительных канавах (в условиях большего увлажнения и сравнительно низкой температуры почвы), наиболее прочная связь отмечена с температурой всего вегетационного периода ( $R = 0.7$ ). Более слабые связи с температурой вегетационного периода зафиксированы под древесными кронами ( $R = 0.57$ ) и в просветах крон ( $R = 0.42$ ). У

особей, произрастающих в мочажинах и на валеже, связей приростов с температурой вегетационного периода не обнаружено.

По отношению к осадкам (рис. 5, б), во всех условиях местопроизрастания была обнаружена отрицательная корреляция с осадками августа-сентября ( $R$  от -0.42 под кронами до -0.93 в осушительных канавах). Причем в осушительных канавах (при сравнительно высокой влажности почвы) зафиксирована наибольшая отрицательная связь ( $R = -0.84$ ) с осадками всего вегетационного периода. Также на валеже был отмечен зна-

чимый коэффициент корреляции с температурой вегетационного периода ( $R = -0.77$ ).

Основываясь на данных исследования, можно заключить, что для данного вида мха большое значение в формировании прироста имеют теплые и сухие август и сентябрь. Особенно это заметно в осушительных канавах (при сравнительно высокой влажности почвы). Наименее чувствительны к влиянию температуры особи, произрастающие на валеже. Наименее требовательны к осадкам экзепляры, растущие в мочажинах (в условиях высокой влажности почвы).

Проведен анализ величины годовых приростов за 7 лет у *Hylocomium splendens*. Было выявлено, что максимальный линейный прирост наблюдается у особей, произрастающих в кедрово-еловой согре на валеже (рис. 2, в). Пределы изменения с 1994 по 2001 г. составляют от  $22.1 \pm 1.1$  до  $30.1 \pm 1.2$  мм, среднее значение 26.1 мм. Более низкие значения - на корневых лапах: пределы изменения от  $20.5 \pm 1.1$  до  $24.8 \pm 0.6$  мм, со средним значением 22.65 мм. Самое низкое значение среднего линейного прироста - на олиготрофном болотном массиве (при бедном минеральном питании); пределы изменения от  $16.7 \pm 0.5$  до  $22.0 \pm 0.5$  мм, среднее значение - 19.4 мм. В то же время прирост по массе довольно высок (рис. 3, в).

Приросты по массе достигают довольно высоких показателей в умеренных по увлажнению и освещенности условиях: в контактной зоне суходола и болота (до 26.7 мг) и в просветах древесных крон в согре (до 19.3 мг) (рис. 3, в). Минимальные приросты по массе зафиксированы на корневых лапах и под древесными кронами в согровых лесах. Подобное несоответствие значений линейных и весовых показателей приростов подтверждается тем, что корреляция между длиной и массой годовых приростов в различных условиях неодинакова. Только в контактной зоне суходола и болота длина и масса связаны почти функционально ( $R = 0.97$ ). На валеже и в приствольной моховой подушке зависимость средняя ( $R = 0.41$  и  $0.46$ , соответственно). На олиготрофном болоте связь между длиной и массой годовых приростов отрицательна и значима ( $R = -0.68$ ). В остальных условиях местопроизрастания зависимость не обнаружена.

Проведен также анализ зависимости приростов по массе от климатических условий. В ходе исследований зафиксировано значимое и отрицательное влияние температур вегетационного периода (рис. 4, в) на прирост биомассы мхов на корневых лапах в притеррасной согре ( $R = -0.55$ ) и на валеже ( $R = -0.76$ ). У мхов, произрастающих под древесными кронами, отмечена отрицательная связь с температурой июля ( $R = -0.6$ ), что, по-видимому, связано с иссушением. Во всех трех случаях ведущую роль играют усиление транспирации деревьев, в связи с чем может возникать водный дефицит у мхов.

Оказалось, что прирост фитомассы гораздо более чувствителен к изменению количества осадков, чем температуры (рис. 5, в). Зафиксирована положительная достоверная связь годовых приростов особей, произрастающих в просветах крон ( $R = 0.51$ ), на валеже ( $R = 0.99$ ) и приствольных моховых подушках ( $R = 0.67$ ), с осадками июля.

Мхи на олиготрофном болоте оказались наиболее чувствительными к изменению количества осадков за вегетационный период по сравнению с другими местопроизрастаниями. Здесь прирост фитомассы больше во влажные годы ( $R = 0.89$ ), а точнее, при наличии влажных августа-сентября ( $R = 0.87$  и  $0.81$ ).

У особей мха, произрастающих под древесными кронами и в их просветах, отмечена достоверная отрицательная связь ( $R = -0.84$  и  $-0.86$ , соответственно) с осадками июня. В начале вегетационного периода уровень почвенно-грунтовых вод еще достаточно высок, и мхи не испытывают дефицита влаги, а, напротив, при избыточном количестве осадков испытывают водный стресс.

На моховые дерновинки, произрастающие на валеже, существенное влияние оказывают осадки июля ( $R = 0.99$ ) и температура июня ( $R = -0.79$ ). Иными словами, чем теплее начало вегетационного периода, чем больше осадков в июле, тем выше прирост биомассы мхов, произрастающих на валеже.

Обобщая вышесказанное, следует отметить, что особи *Hylocomium splendens*, растущие в контактной зоне суходола и болота, слабо чувствительны к величинам среднемесячных температур, за исключением сентября. Особи, растущие на корневых лапах наиболее чувствительны к воздействию осадков. Особи, обитающие на олиготрофном болоте, в гораздо большей степени нуждаются в увеличении количества осадков вегетационного периода, чем те, что произрастают в иных условиях. Наибольшее значение имеет увеличение количества осадков в конце вегетационного периода (август-сентябрь). То же справедливо и для особей, обитающих в контактной зоне. Из этого следует, что годичный прирост *Hylocomium splendens* продолжает формироваться и в сентябре.

Для дерновинок мхов, произрастающих на валеже, более низкая температура и обильные осадки июня-июля благотворно сказываются на приросте фитомассы. Особи под древесными кронами и в их просветах лимитируются обильными осадками июня. Таким образом, специфика лимитирующего действия погодных факторов на прирост фитомассы зависит от экологических особенностей мест обитания.

**Заключение.** Зеленые мхи *Tomentypnum nitens*, *Helodium blandowii* и *Hylocomium splendens* в силу особенностей их строения возможно использовать для выявления величины и массы годовых приростов на малых временных рядах, а годич-

ные изменения линейных приростов и первичной продукции биомассы мхов адекватно отражают микроэкологическую гетерогенность условий их произрастания в лесоболотных комплексах.

Можно утверждать, что существует погодичная изменчивость прироста стеблей мхов. Вероятно, она определяется трофической ценностью почвенного субстрата и конкретными параметрами микроклимата текущего года роста.

Мхи, относящиеся к одному виду, но произрастающие в различных по трофности и увлажнению условиях, по-разному реагируют на воздействие погодных факторов. Различия в величине годичного прироста наблюдаются в течение одного вегетационного периода у мхов одного вида. Мхи, относящиеся к разным видам, по-разному реагируют на изменение погодных условий.

Колебания величины годичного прироста мхов целесообразно применять в качестве критерия оценки уровней соответствия отклика компонентов лесного биогеоценоза на климатические флуктуации в объеме малых временных рядов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абрамова А.А., Савич-Любичская Л.И., Смирнова З.Н.* Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 678-682.
2. *Бардунов Л.В.* Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л.: Наука, 1969. 714 с.
3. *Галкина Е.А.* Годичный прирост сфагнумов-эдикаторов на болотах Карелии // Вопросы комплексного изучения болот. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1973. С. 5-13.
4. *Грабовик С.И.* Влияние некоторых экологических факторов на прирост *Sphagnum fuscum* // Болота охраняемых территорий: проблемы охраны и мониторинга. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991а. С. 88-91.
5. *Грабовик С.И.* Прирост сфагновых мхов в зависимости от эколого-ценотических условий на болотах Карелии // Биология в СССР, ее достижения и перспективы. Львов: Изд-во Львовского ун-та, 1991б. С. 56-59.
6. *Грабовик С.И.* Влияние климатических условий на линейный прирост сфагновых мхов в Южной Карелии // Ботан. журн. 1994. Т. 79. № 4. С. 81-86.
7. *Грабовик С.И., Антипин В.К.* Линейный прирост и величина живой части некоторых видов сфагновых мхов и их связь с гидрометеорологическими показателями // Эколого-биологические особенности и продуктивность растений болот. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1982. С. 195-203.
8. *Игнатов М.С., Афонина О.М.* Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. № 1. С. 1-87.
9. *Илометс М.А.* Прирост и продуктивность сфагнового покрова в юго-западной Эстонии // Ботан. журн. 1981. Т. 66. № 2. С. 279-290.
10. *Кац Н., Крилович М., Лебедева Н.* Движение поверхности сфагновых болот и формирование их микрорельефа // Земледелие. 1936. № 38. С. 1-33.
11. *Кнорре А.А.* Использование регистрирующих структур при оценке годичной продукции компонентов фитоценозов в лесных и болотных экосистемах Приенисейской Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Красноярск, 2003. 17 с.
12. *Косых Н.П.* К методике определения линейного прироста и продукции сфагновых мхов на мезо-олиготрофных болотах Западной Сибири // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования: Матер. конф. М.: ГЕОС, 1992. 392 с.
13. *Максимов А.И.* К вопросу о приросте сфагновых мхов // Комплексные исследования растительности болот Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1982. С. 170-179.
14. *Мульдьяров Е.Я., Лапишина Е.Д.* К характеристике согр лесной зоны Западной Сибири // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Тез. докл. II Российской научн. конф., посвященной 150-летию со дня рождения П.Н. Крылова. Томск: Изд-во ТГУ, 2000. С. 89-91.
15. *Титлянова А.А., Косых Н.П., Мироничева-Токарева Н.П.* Прирост болотных растений // Сиб. экологический журн. 2000. № 5. С. 653-658.
16. *Clymo R.S.* The growth of Sphagnum: methods of measurement // J. Ecol. 1970. V. 58. P. 13-49.
17. *Clymo R.S.* The growth of Sphagnum: some effects of environment // J. Ecol. 1973. V. 61. P. 849-869.
18. *Lindholm T.* Growth dynamics of the peat moss *Sphagnum fuscum* on hummocks on a raised bog in southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1990. V. 27. P. 67-78.
19. *Lindholm T., Vasander H.* Production of eight species of Sphagnum at Suurisuo mire, southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1990. V. 27. P. 145-157.
20. *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.

## Dynamics of Increment in Green Mosses of Forest-Boggy Complexes in Southern Western Siberia

I. A. Goncharova and A. V. Ben'kov

The data on the dynamics of linear increment and phytomass in green mosses of forest-boggy complexes in southern Western Siberia are presented. Relationships between linear and mass increment values and microenvironmental conditions were revealed, as well as between the phytomass increment and the mean monthly temperature and precipitation.