

УДК 581.526.35 (524)14

СРАВНЕНИЕ ЛИНЕЙНЫХ ПРИРОСТОВ И ГОДИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ СФАГНОВЫХ МХОВ, ПОЛУЧЕННЫХ С ПРИМЕНЕНИЕМ ТРЕХ МЕТОДОВ ИССЛЕДОВАНИЙ (БОЛОТНАЯ СИСТЕМА КОЙВУЛАМБИСУО, ЮЖНАЯ КАРЕЛИЯ)

В. Л. Миронов*, **О. Л. Кузнецов**, **Л. В. Канцерова**, **С. А. Кутенков**,
П. А. Игнашов, **Е. Л. Талбонен**, **В. С. Васюта**, **А. Н. Свирида**

*Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *vict.mironoff@yandex.ru*

Интенсивность аккумуляции углерода северными болотами во многом зависит от темпов его фотосинтетической фиксации в приросте сфагновых мхов. Однако оценка этих темпов будет серьезно различаться в зависимости от выбранного метода измерения их прироста. Для лучшего понимания этих различий оценивались линейный прирост и годовая продукция сфагновых мхов, полученные при одновременном использовании методов перевязок, геотропических изгибов и ершиков. Исследование проводилось в пределах болотной системы Койвуламбисуо, входящей в состав научного стационара Карельского научного центра РАН «Киндасово» (Южная Карелия). Оно включало 7 видов сфагновых мхов в 25 микроценозах в составе 9 пробных площадей на трех типах болотных участков, которые являются модельными объектами для оценки пулов углерода в рамках проекта ВИП ГЗ 23-10. У разных видов линейные приросты, полученные методом геотропических изгибов, были на 12,4–144,6 % (на 12,4–62,4 % мочажинные, на 66,8–144,6 % ковровые и кочковые виды) больше полученных методом перевязок и на 51,1–282,3 % (ковровые и кочковые виды) больше полученных методом ершиков. Примечательно, что эти различия между приростами по перевязкам и геотропическим изгибам серьезно сокращаются и даже сверхкомпенсируются в оценках продуктивности разных видов. У ковровых и кочковых видов они значительно сокращаются, в результате чего продуктивность, полученная по геотропическим изгибам, на 12,8–40,4 % превышает таковую по перевязкам. При этом у мочажинных видов продуктивность с использованием перевязок на 6,0–17,4 % выше, чем по геотропическим изгибам. Метод ершиков, применяемый на микроучастках с ковровыми и кочковыми видами, показал, что он имеет тенденцию занижать оценку продуктивности относительно методов перевязок (0,95–52,9 %) и геотропических изгибов (40,3–193,2 %). Необходимо подчеркнуть, что представленные здесь результаты получены на основании одного сезона исследований с благоприятными для роста сфагновых мхов погодными-климатическими условиями. Продолжение исследования позволит лучше оценить, как различия между линейными и продукционными характеристиками ценопопуляций сфагновых мхов, получаемыми с помощью разных методов, зависят от погодных-климатических условий вегетационного сезона.

Ключевые слова: болота; мхи; продуктивность; метод ершиков; метод перевязок; метод геотропических изгибов

Для цитирования: Миронов В. Л., Кузнецов О. Л., Канцерова Л. В., Кутенков С. А., Игнашов П. А., Талбонен Е. Л., Васюта В. С., Свирида А. Н. Сравнение линейных приростов и годичной продукции сфагновых мхов, полученных с применением трех методов исследований (болотная система Койвуламбисуо, Южная Карелия) // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 8. С. 48–64. doi: 10.17076/eco1847

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств проекта «Оценка пулов углерода в болотных экосистемах и агроландшафтах Республики Карелия, создание мониторинговой системы для измерения потоков углерода в агроландшафтах региона» (ГЗ (ВИП) 23-10).

V. L. Mironov*, O. L. Kuznetsov, L. V. Kantserova, S. A. Kutenkov, P. A. Ignashov, E. L. Talbonen, V. S. Vasyuta, A. N. Svirida. COMPARISON OF LINEAR INCREMENTS AND ANNUAL PRODUCTION OF SPHAGNUM MOSSES OBTAINED USING THREE RESEARCH METHODS (KOIVULAMBISUO MIRE SYSTEM, SOUTHERN KARELIA)

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *vict.mironoff@yandex.ru*

The rate of carbon accumulation in northern mires largely depends on photosynthetic fixation by Sphagnum mosses. However, estimates of this rate will vary greatly depending on the method chosen to measure their growth. The simultaneous application of the tied thread, geotropic curvature, and brush wire methods was used to assess the differences in their estimates of linear growth and annual production of Sphagnum mosses. The study was carried out within the Koivulambisuo mire system, which is part of the Kindasovo Research Station of the Karelian Research Centre RAS (southern Karelia). The study examined 7 species of Sphagnum in 25 microcoenoses across 9 sample plots in 3 mire sites. These locations serve as model objects for carbon pool assessment within the national-importance vital innovative project 23-10. In different species, linear increments obtained by the geotropic curvature method were 12.4–144.6 % (12.4–62.4 % – hollow, 66.8–144.6 % – carpet and hummock species) greater than those obtained by the tied thread method, and 51.1–282.3 % (carpet and hummock species) greater than those obtained using the brush wire method. The increment estimation differences between the tied thread and geotropic curvature methods are significantly reduced or even overcompensated when estimating the productivity of different species. In carpet and hummock species, they are significantly reduced, wherefore the productivity determined by the geotropic curvature method is 12.8–40.4 % higher than that obtained by the tied thread method. At the same time, in hollow-dwelling species, productivity determined by the tied thread method is 6.0–17.4 % higher than that estimated by the geotropic curvature method. The brush wire method, applied to plots with carpet and hummock species, has been shown to tend to underestimate productivity relative to the tied thread method (0.95–52.9 %) and geotropic curvature method (40.3–193.2 %). The results presented here were obtained based on one growing season with weather and climatic conditions favorable for the growth of Sphagnum mosses. Further studies will help evaluate how weather and climatic conditions affect the differences between linear growth and production characteristics of Sphagnum mosses estimated by different methods.

Keywords: mires; mosses; productivity; brush wire method; tied thread method; geotropic curvature method

For citation: Mironov V. L., Kuznetsov O. L., Kantserova L. V., Kutenkov S. A., Ignashov P. A., Talbonen E. L., Vasyuta V. S., Svirida A. N. Comparison of linear increments and annual production of Sphagnum mosses obtained using three research methods (Koivulambisuo mire system, southern Karelia). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 8. P. 48–64. doi: 10.17076/eco1847

Funding. The study was funded from the project “Assessment of carbon pools in wetland ecosystems and agricultural landscapes of the Republic of Karelia, creation of a monitoring system for measuring carbon flows in agricultural landscapes of the region” (The most important innovative project of national importance 23-10).

Введение

Северные болота охватывают $3,46 \times 10^6$ км² земной поверхности [Vitt, 2006] и являются одним из крупнейших биосферных резервуаров почвенного углерода. Согласно текущим оценкам, общие запасы углерода в них составляют 473–621 Гт, при этом ежегодно они увеличиваются примерно на 74,4 Мт [Yu et al., 2010]. Основной причиной накопления углерода является небольшой положительный баланс между фотосинтетической фиксацией CO₂ из атмосферы растениями и последующим возвратом в атмосферу CO₂, выдыхаемого растениями и образующегося в результате деятельности микроорганизмов и грибов в торфяной почве.

Наиболее типичными растениями и основными торфообразователями северных болот являются мхи рода *Sphagnum*. Они покрывают около $1,5 \times 10^6$ км² болотной поверхности и являются господствующим компонентом растительного покрова верховых и переходных болот [Rydin et al., 2006]. В процессе существования сфагновые мхи создают обводненную, обедненную кислородом, кислую и бедную ионами среду, которая благоприятна для накопления торфа и обуславливает специфическое биообразие болот. Типичная и хорошо узнаваемая форма существования сфагновых мхов – это сфагновый ковер (дернина), в котором побеги тесно контактируют между собой и поэтому лучше увлажнены и адаптированы к пересыханию.

В течение вегетации разные виды сфагну-ма прирастают от нескольких миллиметров до десятков сантиметров, непрерывно извлекая огромные количества углерода из атмосферы. Подавляющая часть этого углерода с дыханием возвращается в атмосферу и лишь менее 10 % переходит в состав торфяной залежи [Joosten, Clarke, 2002; Limpens et al., 2008]. Точность оценки этого депонируемого углерода серьезно зависит от точности оценок его количества, извлекаемых ежегодно с приростом сфагновых мхов и теряемых в процессе дыхания. И если использование разных методов исследования дыхания относительно слабо влияет на оценку дыхательных потерь, то использование разных методов исследования прироста сфагновых мхов может вести к серьезно различающимся оценкам накопления углерода болотами.

Существует около десятка методов определения линейного прироста сфагновых мхов. Все они направлены на создание строгих систем отсчета, в которых исходными точками для измерений выступают различные естественные и искусственные маркеры [Clueto,

1970; Vitt, 2007]. Однако эти методы имеют специфические систематические ошибки и зачастую оказывают разное воздействие на растущие сфагновые мхи, что в конечном итоге приводит к разным оценкам линейного прироста [Илометс, 1976; Pouliot et al., 2010; Siegenthaler et al., 2014; Mironov et al., 2016]. В связи с этим возникает закономерное опасение, что оценки продуктивности, и в конечном итоге оценка баланса углерода в болотных экосистемах, могут серьезно зависеть от выбранного метода определения прироста.

До сих пор этот вопрос остается слабоизученным, и для ответа на него необходимы сравнительные исследования прироста и продуктивности, проводимые одновременно с использованием различных методов. В данной работе мы ставим целью исследовать этот вопрос, измеряя прирост и продуктивность разных видов сфагновых мхов одновременно методами перевязок, геотропических изгибов и ершиков (ёршиков), используемых в настоящее время болотоведами [Грабовик, 2003; Grabovik, Nazarova, 2013; Mironov et al., 2016; Kosykh et al., 2017]. Данное исследование является частью работ, выполняемых лабораторией болотных экосистем ИБ КарНЦ РАН в 2023 г. по проекту ВИП ГЗ-23-10 «Оценка пулов углерода в болотных экосистемах и агроландшафтах Республики Карелия, создание мониторинговой системы для измерения потоков углерода в агроландшафтах региона» в пределах болотной системы Койвуламбисуо (Южная Карелия). В задачи исследования входило: 1) определение линейного прироста сфагновых мхов с использованием трех методов, 2) оценка плотности ценопопуляций сфагновых мхов, 3) определение и сравнение показателей продуктивности сфагнового покрова, полученных с использованием данных линейного прироста, полученных тремя методами.

Материалы и методы

Характеристика полигона исследования

Исследование проводилось в пределах болотной системы Койвуламбисуо, охраняемой в ранге регионального болотного заказника площадью 1875 га (61,80° с.ш. 33,56° в.д.) и входящей в состав лесоболотного научного стационара Карельского научного центра РАН «Киндасово» (рис. 1). Эта болотная система уже несколько десятилетий служит полигоном для изучения годичного роста сфагновых мхов [Грабовик, Антипин, 1982; Грабовик, 2003; Grabovik, Nazarova, 2013; Грабовик,

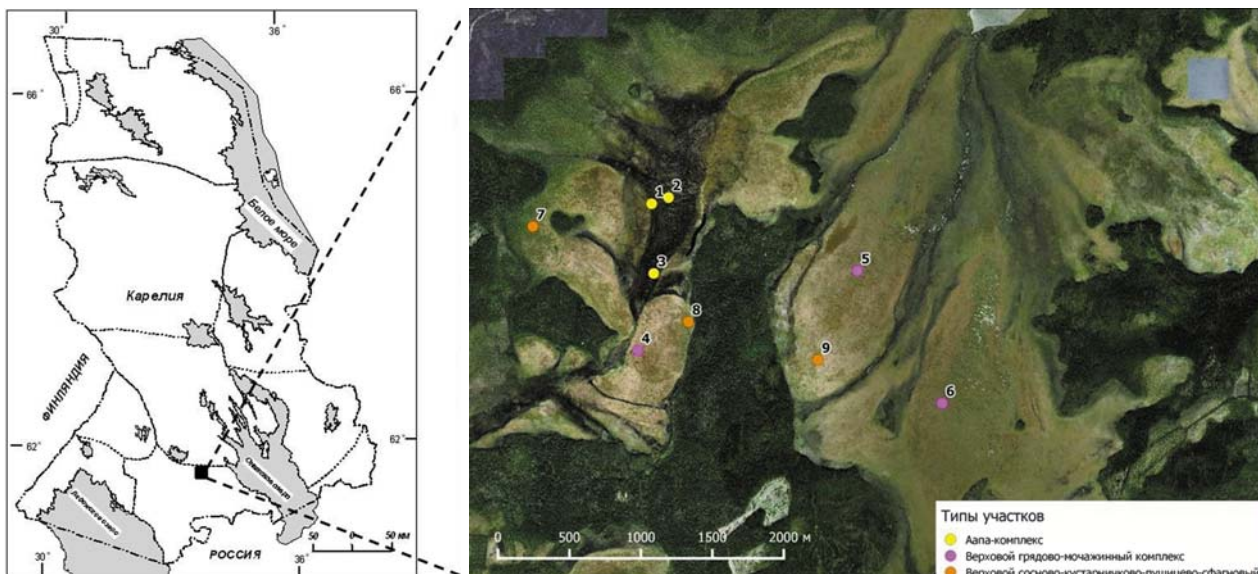


Рис. 1. Местоположение пробных площадей для оценки прироста и продуктивности сфагновых мхов
 Fig. 1. Location of the sample plots where linear growth and productivity of Sphagnum mosses were measured

Кузнецов, 2016]. В пределах болотной системы, включающей болота Неназванное и Мустусуо, наиболее типичными являются участки аапа-типа, а также верховые сфагновые грядово-мочажинные и верховые сосново-кустарничково-пушицево-сфагновые участки. Имеются на ней и переходные травяно-сфагновые и облесенные участки разной трофности, занимающие меньшие площади.

Участки аапа-типа характеризуются вогнутой поверхностью и обводненным центром с мезотрофными или мезоэвтрофными грядово-мочажинными и кочково-топяными комплексами. Аапа-комплексы на болоте Неназванное приурочены к транзитной топи (протяженность около 1,6 км, ширина до 0,4 км), пересекающей болото с севера на юг. Они имеют хорошо развитый кочково-топяной микрорельеф. Сфагновые кочки занимают 20–30 % поверхности и имеют диаметр 1–5 метров, при этом топяные участки имеют редкий травяной ярус и слой воды 10–50 см. На участках с аапа-комплексами были заложены три пробные площади (ПП) для оценки пулов углерода. В рамках этих площадей проводилось изучение прироста и продуктивности сфагновых мхов (рис. 1, ПП 1–3).

Верховые сфагновые грядово-мочажинные участки сконцентрированы на восточном краю болота Неназванное и на болоте Мустусуо, состоящем из двух массивов со стоком в озера Койвуламби и Тальвусламби. Участки слегка варьируют между собой по степени развития и увлажнения мочажин. В комплексе на восточном краю болота Неназванное мочажинны

слабо обводненные пушицево-сфагновые со *Sphagnum balticum*, тогда как на болоте Мустусуо представлены также и более обводненные шейхцерицево-сфагновые со *Sphagnum majus* мочажинны. В пределах этих болотных участков заложено три пробных площади для оценки прироста и продуктивности сфагновых мхов (рис. 1, ПП 4–6).

Верховые сосново-кустарничково-пушицево-сфагновые участки характерны для дренированных окраев болот, нередко они образуют небольшие самостоятельные болотные массивы (1–30 га). В среднетаежной Карелии подобные участки занимают около 10 % болотного фонда. Имеют древостой с высотами от 4 до 10 метров с сомкнутостью 0,1–0,4. Напочвенный покров слабодифференцирован, на более сухих приствольных повышениях выше роль лесных зеленых мхов и кустарничков. На болотной системе Койвуламбисуо сосново-кустарничково-пушицево-сфагновые участки приурочены к окрайкам болот Неназванное и Мустусуо. Для оценки прироста и продуктивности сфагновых мхов в пределах этих болотных участков заложены три пробные площади (рис. 1, ПП 7–9).

Характеристика ПП, заложенных на трех вышеописанных типах участков, представлена в табл. 1.

Краткая погодно-климатическая характеристика периода вегетации

Период вегетации 2023 года, во время которого проводилось исследование, характе-

Таблица 1. Характеристика пробных площадей и виды исследуемых сфагновых мхов

Table 1. Characteristics of the sample plots and species of sphagnum mosses under the study

№ ПП SP	Название участка, болото Name of mire site, mire	pH	Минерализация, мг л ⁻¹ Mineralization, mg l ⁻¹	Виды Species	Элемент микрорельефа, Microrelief	Весенний УБВ, см Spring MWL, cm	Осенний УБВ, см Autumn MWL, cm
1	Аапа 1, Неназванное Aapa 1, Nenazvannoe	5,53	15,9	<i>S. papillosum</i>	Кочка Hummock	-8,2	-13,0
				<i>S. papillosum</i>	Ковер Carpet	-7,8	-2,0
2	Аапа 2, Неназванное Aapa 2, Nenazvannoe	4,99	13,4	<i>S. papillosum</i>	Ковер Carpet	-5,5	-8,0
				<i>S. divinum</i>	Кочка Hummock	-19,0	-18,0
				<i>S. fuscum</i>	Кочка Hummock	-21,0	-
				<i>S. angustifolium</i>	Кочка Hummock	-18,0	-25,5
3	Аапа 3, Неназванное Aapa 3, Nenazvannoe	4,99	8,3	<i>S. papillosum</i>	Ковер Carpet	-12,0	-7,5
				<i>S. papillosum</i>	Кочка Hummock	-	-
				<i>S. obtusum</i>	Мочажина Hollow	-1,0	0,0
				<i>S. angustifolium</i>	Гряда Ridge	-25,0	-14,0
4	ГМК 1, Неназванное RHC 1, Nenazvannoe	3,83	27,4	<i>S. balticum</i>	Мочажина Hollow	-0,5	+5
				<i>S. fuscum</i>	Гряда Ridge	-26,0	-21,5
5	ГМК 2, Мустусуо RHC 2, Mustusuo	3,88	20,8	<i>S. majus</i>	Мочажина Hollow	-2,0	+3,5
				<i>S. balticum</i>	Мочажина Hollow	-5,0	-1,0
				<i>S. fuscum</i>	Гряда Ridge	-19,0	-13,0
6	ГМК 3, Мустусуо RHC 3, Mustusuo	3,84	20,5	<i>S. majus</i>	Мочажина Hollow	-2,3	+7,0
				<i>S. fuscum</i>	Кочка Hummock	-17,5	-11,0
				<i>S. balticum</i>	Мочажина Hollow	-1,5	+5,0
7	Сосновый 1, Неназванное Pine 1, Nenazvannoe	3,78	32,8	<i>S. angustifolium</i>	Ковер Carpet	-15,0	-18,0
				<i>S. fuscum</i>	Кочка Hummock	-27,0	-25,0
8	Сосновый 2, Неназванное Pine 2, Nenazvannoe	3,82	27,7	<i>S. angustifolium</i>	Западина Microdepression	-12,0	-13,0
				<i>S. fuscum</i>	Кочка Hummock	-32,0	-29,0
9	Сосновый 3, Мустусуо Pine 3, Mustusuo	3,85	25,4	<i>S. angustifolium</i>	Ковер Carpet	-7,5	-5,0
				<i>S. fuscum</i>	Кочка Hummock	-33,0	-22,0
				<i>S. divinum</i>	Ковер Carpet	-16,0	-8,0

Примечание. В таблице представлены средние значения pH и минерализации воды для болотного участка, которые были рассчитаны на основе измерения этих показателей в 7–12 точках отбора. УБВ – уровень болотных вод, ПП – пробная площадь, ГМК – грядово-мочажинный комплекс.

Note. The table presents the mean values of pH and water mineralization for the mire site, which were calculated based on measurements at sampling points 7–12. MWL – mire water level, SP – sample plot, RHC – ridge-hollow complex.

ризовался умеренной температурой воздуха и обилием атмосферных осадков. Согласно данным ближайшей к месту исследования метеостанции Петрозаводск (расстояние до исследуемых болот 35 км), за период с 1 мая по 31 октября средняя температура воздуха составила 12,1 °С, общее количество осадков – 496 мм, число дней с осадками – 118, облачность нижнего яруса – 50 %. Температура была слегка выше, а количество осадков – значительно выше средних значений (для температуры – 11,9 °С, для количества осадков – 381 мм) за последние 10 лет метеорологических наблюдений. Подробная климатическая характеристика вегетационного периода 2023 года представлена в табл. 2. Таким образом, в среднем за период вегетации атмосферные осадки разной степени интенсивности регистрировались в течение 64 % дней. Количество осадков, как и количество дней с осадками, было наибольшим с июля по октябрь. Это обстоятельство обусловило благоприятный фон для увлажнения и роста сфагновых мхов.

Оценка линейного прироста

На пробных площадях выбирались типичные микроценозы растительного покрова с доминированием одного вида сфагновых мхов (на разных ПП доминантами были *Sphagnum fuscum*, *S. angustifolium*, *S. divinum*, *S. papillosum*, *S. majus*, *S. balticum*, *S. obtusum*). Полевые работы, связанные с установкой маркеров прироста, для дальнейшего определения линейного прироста сфагновых мхов методами перевязок, геотропических изгибов и ершиков проводились с 15 по 17 мая 2023 года. На кочках и грядах использовались одновременно все три метода, однако в условиях мочажин – толь-

ко методы перевязок и геотропических изгибов (поскольку применение метода ершиков здесь было невозможно). Поскольку дальнейший анализ подразумевал сравнение результатов, разные методы использовались для каждого вида в непосредственной близости друг от друга в пределах одного элемента микрорельефа.

Метод перевязок применялся во всех местообитаниях, включая мочажины, ковры, гряды и кочки. Он имеет более чем вековую историю и считается классическим методом определения прироста сфагновых мхов [Бегак, 1927; Солоневич, 1966; Грабовик, Кузнецов, 2016]. В настоящее время существуют аналоги этого метода, предполагающие использование проволочных индивидуальных меток [Kosykh et al., 2008]. Суть метода перевязок заключается в том, что непосредственно под головкой (апикальной меристемой) сфагнума перевязывают нить, чтобы она не перемещалась вдоль стебля мха и в то же время не пережимала его. После отрастания побега его длина от перевязанной нити до места под головкой (где исходно перевязывалась нить) является линейным приростом. Для получения репрезентативной выборки результатов прироста перевязки выполнялись в каждой ценопопуляции в количестве 50–90 штук. В общей сложности перевязки выполнены в 23 дернинах мхов, из которых 6 – со *Sphagnum fuscum*, 5 – *S. angustifolium*, 4 – *S. papillosum*, 3 – *S. balticum*, 2 – *S. divinum*, 2 – *S. majus*, 1 – *S. obtusum*.

Метод геотропических изгибов охватывал тот же спектр местообитаний, что и метод перевязок. Метод разработан относительно недавно [Mironov et al., 2016], сейчас он активно используется в сезонном мониторинге роста быстрорастущих сфагновых мхов [Mironov et al., 2020; Mironov, 2022]. Применение изгибов сте-

Таблица 2. Основные погодные-климатические показатели вегетационного периода 2023 года

Table 2. Basic weather and climatic indicators of the growing season in 2023

	Май May	Июнь June	Июль July	Август August	Сентябрь September	Октябрь October	Весь период Allperiod
Средняя температура, °С Average temperature, °C	10,6	13,8	15,5	16,7	14,0	2,1	12,1
Количество осадков, мм Precipitation, mm	21	39	155	71	75	134	496
Число дней с осадками Number of days with precipitation	13	14	27	17	19	28	118
Облачность нижнего яруса, % Low level cloud cover, %	40	40	60	50	50	75	50

бля и других естественных маркеров для определения линейных приростов имеет более чем полувековую историю [Корчагин, 1960; Мульдияров, Лапшина, 1983], однако принципиальным ограничением для широкого применения было отсутствие их строгой привязки к триггерам формирования. Метод геотропических изгибов снимает это ограничение. Его суть состоит в использовании геотропических изгибов, которые образуются на стеблях в результате изменения направления их роста после отклонения от исходного направления [Bismarck, 1959]. Существуют разные триггеры геотропических изгибов [Mironov et al., 2016]. В природе основным из них является снеговая нагрузка, обычно вызывающая хорошо различимые изгибы стебля. Однако в условиях плотных сфагновых дернин вес снега может оказаться недостаточным для отклонения побегов и последующего образования изгибов. Поэтому, чтобы гарантированно индуцировать геотропические изгибы, мы дополнительно искусственно вдавливали сфагновый покров на площади 30×40 см. Эта процедура выполнялась одновременно с установкой перевязок и ершиков в весеннее время, когда рост исследуемых видов еще не начался. Поскольку при формировании изгиба стебель меняет направление роста непосредственно под головкой, линейный прирост побега определяется как длина от изгиба до места под головкой. Выборка измерений составляла 30 побегов для каждого вида. В общей сложности изгибы индуцировались в 24 дернинах мха, из которых 7 – со *S. fuscum*, 5 – *S. angustifolium*, 4 – *S. papillosum*, 3 – *S. balticum*, 2 – *S. divinum*, 2 – *S. majus*, 1 – *S. obtusum*.

Метод ершиков применялся в условиях кочек и гряд для измерения линейного прироста мхов с плотной дерниной, которые обычно имеют вертикальное расположение побегов [Rydin, Jeglum, 2013]. Данный метод является одной из последних модификаций хорошо известного метода колышков [Cluto, 1970]. Мы использовали промышленно изготовленные многофункциональные ершики из металла и пластика. Их общая длина составляет 20 см, а диаметр щетины – 1 см. Для исключения прямого контакта со сфагновыми мхами металлические стержни ершиков были изолированы пластиковыми трубками. Нейлоновая щетка ершиков устанавливалась в сфагновую дернину через трубку, и после удаления трубки она надежно фиксировалась в сфагновом покрове. Ершики устанавливались в количестве 10 штук рядами от основания кочек до их вершин в пределах дернины одного вида сфагнума. В общей сложности ершиками было охвачено 12 дернин мхов, среди

которых 7 – со *Sphagnum fuscum*, 2 – *S. angustifolium*, 2 – *S. papillosum* и 1 – *S. divinum*.

Полевые работы по определению приростов мхов разными методами и взятию материала для дальнейшей оценки продукционных характеристик ценопопуляций проводились с 12 по 20 октября 2023 года при наступлении отрицательных среднесуточных температур и прекращении роста мхов.

Плотность сфагнового покрова

Для оценки плотности сфагнового покрова на каждой из дернин рядом с местами измерения прироста (одновременно с осенними работами по измерению прироста мхов) вырезался фрагмент размером 10×10 см в трехкратной повторности. После этого по количеству головок рассчитывалось количество побегов. Конечная оценка плотности рассчитывалась как среднее между тремя повторностями. Эта оценка использовалась в дальнейшем при расчете продуктивности сфагнового покрова по всем трем методам.

Продукционные показатели

Оценки данных годичной продукции, рассчитанные с использованием показателей линейных приростов методами перевязок и геотропических изгибов, отличались от полученных с приростами методом ершиков. Полученные при измерении прироста отрезались от побегов без головок. После этого выборки побегов высушивались до сухого веса в сушильном шкафу при температуре 60 °С в течение суток. Высушенные приросты взвешивались на весах с точностью до 0,001 г. После этого путем деления общей массы приростов на их количество в выборке рассчитывалась средняя масса прироста одного экземпляра. Для получения оценки продуктивности сфагнового покрова средняя масса прироста одного растения, полученного как методами перевязок и геотропических изгибов, умножалась на оценку плотности каждой сфагновой дернины. В результате была рассчитана продуктивность ценопопуляций изученных видов мхов.

По методу ершиков продуктивность оценивалась расчетным способом, который не подразумевал отрезание приростов от побегов. В этом случае средняя масса прироста вычислялась с помощью пропорции из средней массы прироста, полученного методом геотропических изгибов. Такие приросты взяты за основу для расчета по той причине, что они не подвержены повреждению и ростовым аномалиям,

которые провоцирует перевязывание побегов [Солоневич, 1966]. После расчета средней массы одного прироста продуктивность сфагнуовой ценопопуляции оценивалась с помощью умножения веса одного растения на плотность сфагнуовой дернины.

Статистическая обработка данных

В настоящем исследовании обработка данных применялась для расчета средних значений, полученных тем или иным методом. Для этих целей применялись общепринятые статистические методы и приемы [Ивантер, Коросов, 2010]. Обработка данных выполнялась в Microsoft Excel 2007.

Результаты

Линейный прирост

Результаты определения линейного прироста сфагнуовых мхов, полученные тремя методами по всем ПП, представлены на рис. 2. Примеры натурного измерения линейных приростов методами перевязок и геотропических изгибов представлены на рис. 3.

Получены следующие средние значения прироста для разных видов мхов при использовании метода перевязок (см): *S. fuscum* – 1,71; *S. balticum* – 2,16; *S. angustifolium* – 3,60; *S. obtusum* – 8,44; *S. papillosum* – 1,87; *S. majus* – 3,49; *S. divinum* – 1,60. Следует отметить, что показатели приростов отдельных видов в пределах однотипных ПП довольно близки: *S. papillosum* на кочках и коврах аапа-комплексов прирастал на 0,5–2,2 см, *S. fuscum* на грядах верховых комплексов и в сосново-кустарничково-сфагнуовых участках – на 1,0–2,2 см.

Прирост этих видов, полученный методом геотропических изгибов, был следующим (см): *S. fuscum* – 3,00; *S. balticum* – 3,51; *S. angustifolium* – 6,01; *S. obtusum* – 11,05; *S. papillosum* – 3,02; *S. majus* – 3,92; *S. divinum* – 3,92. Метод ершиков дал следующие оценки приростов (см): *S. fuscum* – 1,99; *S. angustifolium* – 2,97; *S. papillosum* – 2,43; *S. divinum* – 1,03.

Таким образом, показатели линейного прироста, полученные разными методами, существенно различаются между собой. Наибольшие значения получены с помощью метода геотропических изгибов, в то время как при использовании методов перевязок и ершиков оценки были явно ниже и ближе между собой.

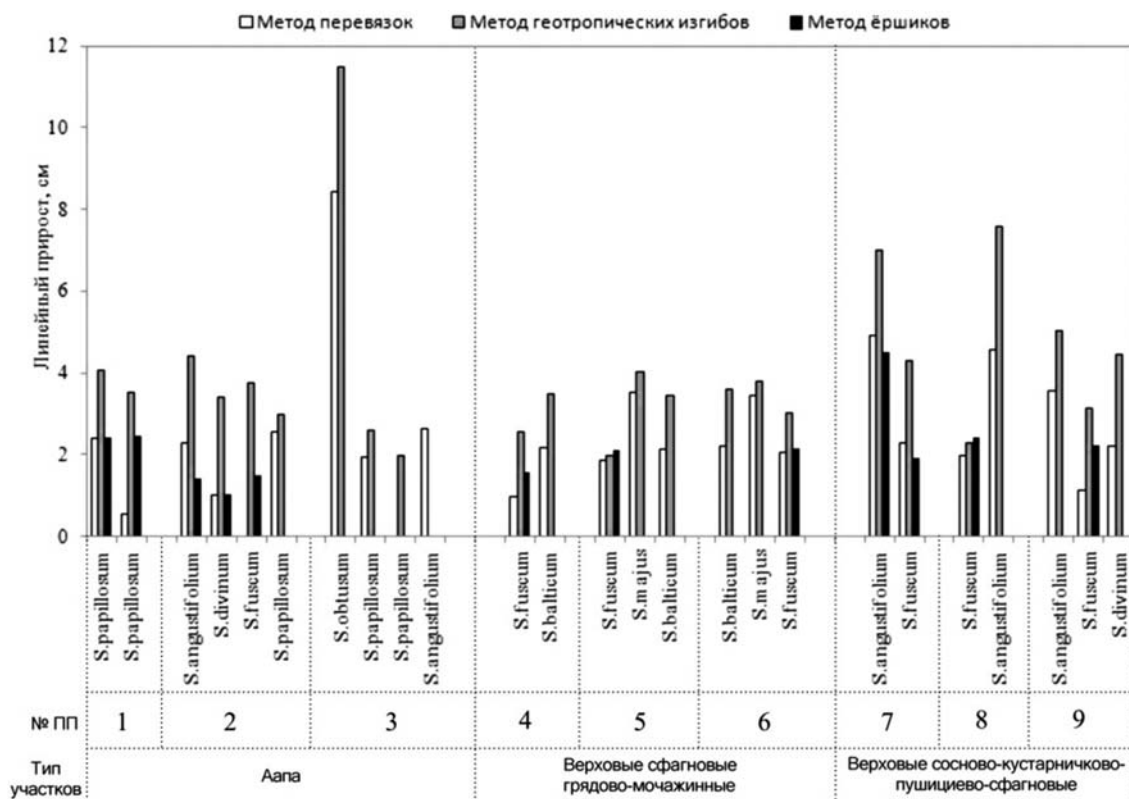


Рис. 2. Линейный прирост сфагнуовых мхов на отдельных пробных площадях

Fig. 2. Linear increment of Sphagnum mosses in different sample plots



Рис. 3. Примеры сфагновых мхов с перевязками и геотропическими изгибами:

в верхнем ряду – *Sphagnum papillosum* (ПП 3), в нижнем ряду – *S. majus* (ПП 6). В обоих случаях слева показаны побеги с перевязками, справа – с геотропическими изгибами

Fig. 3. Examples of Sphagnum mosses with thread tied and geotropic curvatures:

top row – *Sphagnum papillosum* (SP 3), bottom row – *S. majus* (SP 6). In both cases, shoots with thread tied are shown on the left, and with geotropic curvatures – on the right.

Полученные методом геотропических изгибов приросты были больше полученных методом перевязок на 76,0 % для *S. fuscum*, на 62,4 % для *S. balticum*, на 66,8 % для *S. angustifolium*, на 36,3 % для *S. obtusum*, на 61,6 % для *S. papillosum*, на 12,4 % для *S. majus* и на 144,6 % для *S. divinum*. При этом превышение приростов, полученных методом геотропических изгибов, относительно полученных методом ершиков было 51,1 % для *S. fuscum*, 102,1 % для *S. angustifolium*, 24,1 % для *S. papillosum* и 282,3 % для *S. divinum*. Сравнение приростов, измеренных методами перевязок и ершиков, показало, что метод перевязок дал показатели выше на 17,4 % для *S. angustifolium* и на 36,0 % для *S. divinum*, при этом он ниже на 16,5 % для *S. fuscum* и на 30,2 % для *S. papillosum*.

Оценка плотности сфагнового покрова

Результаты определения средней плотности сфагновых дернин по пробным площадям представлены на рис. 4. Данные показывают, что плотность дернин разных видов сфагновых мхов сильно варьирует. На квадратном

дециметре болотной поверхности среднее количество побегов составило: для *S. fuscum* – 773, *S. balticum* – 253, *S. angustifolium* – 311, *S. obtusum* – 90, *S. papillosum* – 170, *S. majus* – 144 и *S. divinum* – 153. Самые большие вариации отмечены у *S. fuscum* – от 600 до 1100.

Оценка продукционных характеристик годичного прироста

Результаты определения средней массы прироста одной особи сфагновых мхов, измеренного разными методами, по пробным площадям представлены на рис. 5. Средние значения при использовании метода перевязок составляют (г): *S. fuscum* – 0,0043; *S. balticum* – 0,0105; *S. angustifolium* – 0,0095; *S. obtusum* – 0,0594; *S. papillosum* – 0,0188; *S. majus* – 0,0209; *S. divinum* – 0,0141. При этом масса прироста особей этих видов при использовании метода геотропических изгибов следующая (г): *S. fuscum* – 0,0052; *S. balticum* – 0,0100; *S. angustifolium* – 0,0118; *S. obtusum* – 0,0528; *S. papillosum* – 0,0215; *S. majus* – 0,0174; *S. divinum* – 0,0147. Метод ершиков дал следующие

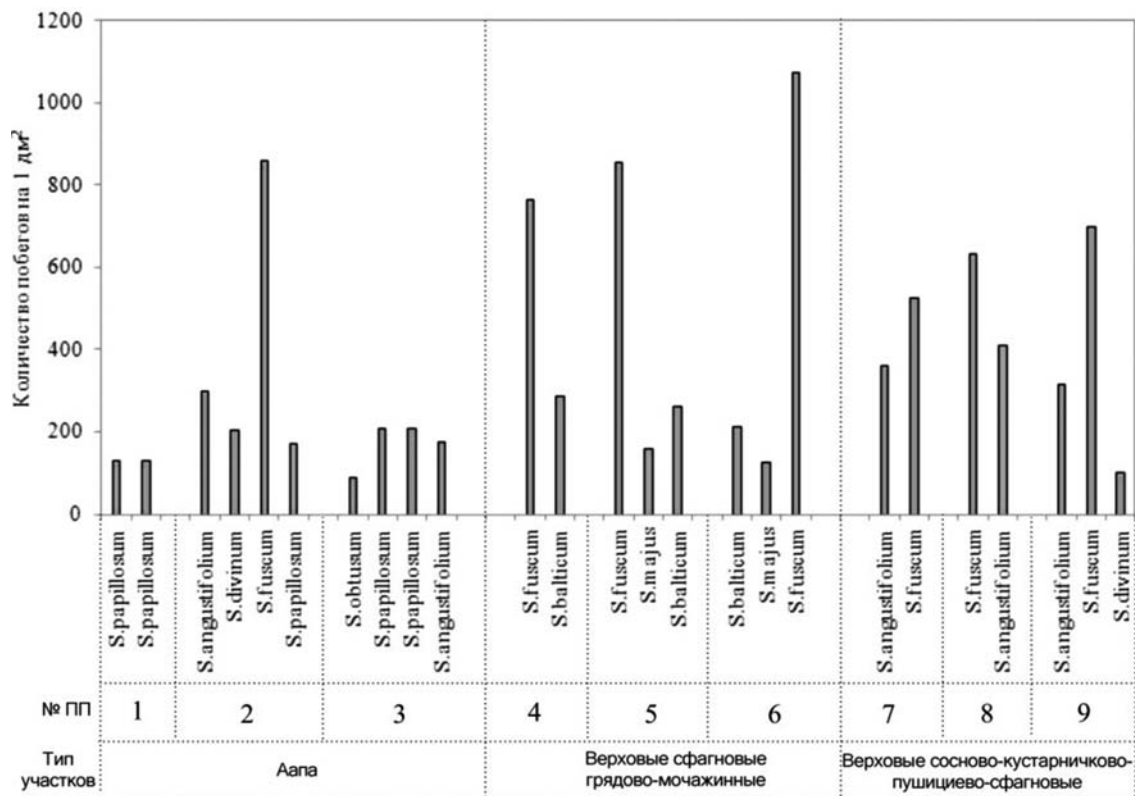


Рис. 4. Плотность сфагнового покрова на разных пробных площадях

Fig. 4. Density of Sphagnum cover in different sample plots

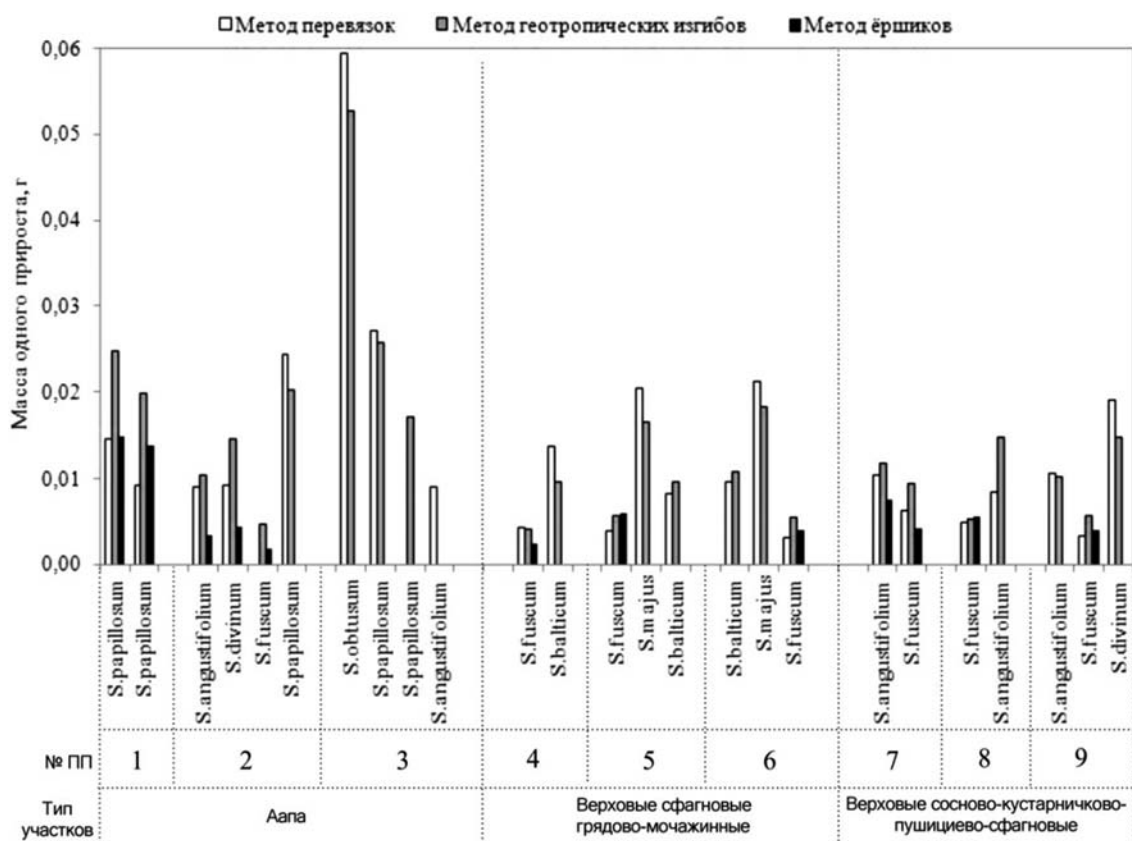


Рис. 5. Масса прироста одной особи сфагновых мхов на разных пробных площадях

Fig. 5. Weight of one increment of Sphagnum mosses in different sample plots

оценки массы прироста особей (г): *S. fuscum* – 0,040; *S. angustifolium* – 0,055; *S. papillosum* – 0,0143; *S. divinum* – 0,0044.

Таким образом, хотя исходно полученные с помощью методов перевязок и геотропических изгибов линейные приросты существенно отличались, мы видим, что значения массы их отдельных особей оказались близки друг к другу. Метод геотропических изгибов продемонстрировал более высокие оценки массы прироста одной особи относительно метода перевязок для *S. fuscum* (20,2 %), *S. angustifolium* (24,3 %), *S. papillosum* (14,5 %) и *S. divinum* (3,6 %) и более низкие оценки для *S. balticum* (–3,9 %), *S. obtusum* (–11,1 %) и *S. majus* (–17,0 %). В то же время метод геотропических изгибов дал явно более высокие оценки массы прироста особей по сравнению с методом ершиков, различия (%) составили: для *S. fuscum* – 28,1; *S. angustifolium* – 114,8; *S. papillosum* – 50,7; *S. divinum* – 232,1. Сравнение методов перевязок и ершиков показало, что метод перевязок во всех случаях дал более высокие оценки массы прироста отдельной особи мха. Она составила (%): для *S. fuscum* – 6,1; *S. angustifolium* – 42,2; *S. papillosum* – 24,0; *S. divinum* – 68,8.

Для понимания причин значительных различий между линейными и весовыми характеристиками прироста, полученного методами перевязок и геотропических изгибов, отдельно была рассчитана средняя масса 1 см прироста особи мха. При использовании метода перевязок она составляет (г): у *S. fuscum* – 0,0027; *S. balticum* – 0,0048; *S. angustifolium* – 0,0029; *S. obtusum* – 0,0070; *S. papillosum* – 0,0115; *S. majus* – 0,0060; *S. divinum* – 0,0089. При этом масса 1 см фрагмента стебля этих видов при использовании метода геотропических изгибов была следующей (г): *S. fuscum* – 0,0020; *S. balticum* – 0,0029; *S. angustifolium* – 0,0020; *S. obtusum* – 0,0046; *S. papillosum* – 0,0074; *S. majus* – 0,0044; *S. divinum* – 0,0038. Эти данные свидетельствуют о том, что в течение вегетации побеги с перевязками активнее накапливали массу, чем побеги с геотропическими изгибами. Эти различия составили (%): у *S. fuscum* – 27,2; *S. balticum* – 40,9; *S. angustifolium* – 29,9; *S. obtusum* – 34,8; *S. papillosum* – 35,3; *S. majus* – 26,0 и *S. divinum* – 57,5.

Продуктивность ценопопуляций сфагновых мхов на ПП, рассчитанная по рассмотренным показателям, представлена на рис. 6.

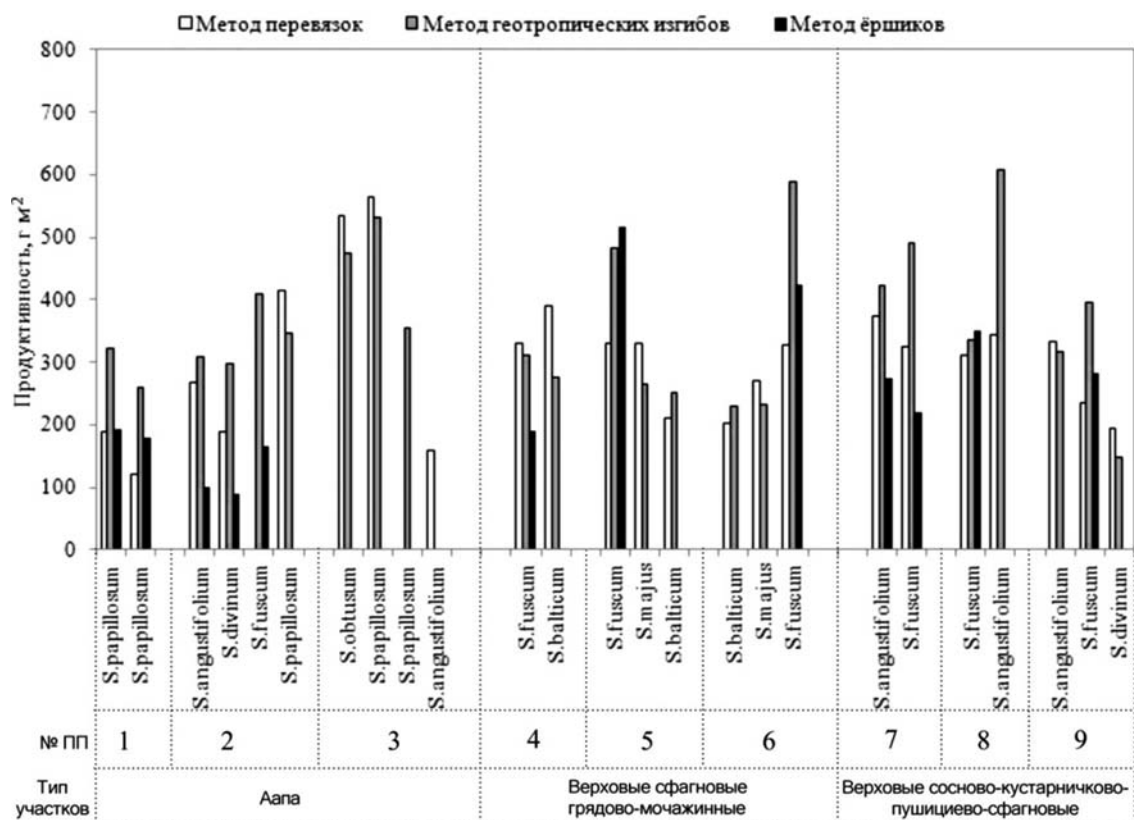


Рис. 6. Продуктивность сфагновых мхов на разных пробных площадях

Fig. 6. Productivity of Sphagnum mosses in different sample plots

Средние значения для видов, исследованных методом перевязок на разных ПП, следующие (г м⁻²): *S. fuscum* – 310,2; *S. balticum* – 268,2; *S. angustifolium* – 295,3; *S. obtusum* – 534,3; *S. papillosum* – 322,2; *S. majus* – 300,5; *S. divinum* – 191,3. При этом установлено большое варьирование показателей у некоторых видов в пределах однотипных ПП в зависимости от локальных условий обитания модельных ценопопуляций. Так, продуктивность *S. papillosum* на коврах в аапа-комплексах составляет от 150 до 560 г м⁻², а *S. balticum* в мочажинах верховых комплексов – от 250 до 400 г м⁻².

Показатели продуктивности, полученные при использовании метода геотропических изгибов, составили (г м⁻²): *S. fuscum* – 431,0; *S. balticum* – 252,1; *S. angustifolium* – 414,7; *S. obtusum* – 474,9; *S. papillosum* – 363,4; *S. majus* – 248,3; *S. divinum* – 264,3. По методу ершиков продуктивность составляет (г м⁻²): *S. fuscum* – 307,3; *S. angustifolium* – 186,8; *S. papillosum* – 186,7; *S. divinum* – 90,1.

Таким образом, метод геотропических изгибов показывает более высокие оценки продуктивности относительно метода перевязок (%) для *S. fuscum* (38,9), *S. angustifolium* (40,4), *S. papillosum* (12,8) и *S. divinum* (38,1) и более низкие для *S. balticum* (–6,0), *S. obtusum* (–11,1) и *S. majus* (–17,4). Также метод геотропических изгибов дал явно более высокие оценки продуктивности по сравнению с методом ершиков, различия (%) составили: для *S. fuscum* – 40,3; *S. angustifolium* – 121,9; *S. papillosum* – 94,6 и *S. divinum* – 193,2. Сравнение методов перевязок и ершиков показало, что метод перевязок во всех случаях дал более высокие оценки продуктивности. Она составила 0,95 % для *S. fuscum*; 36,7 % для *S. angustifolium*; 42,0 % для *S. papillosum* и 52,9 % для *S. divinum*.

Обсуждение

Различие линейных приростов, полученных разными методами

Результаты исследования согласуются с мнением ряда авторов, что использование разных методов ведет к получению явно различающихся оценок линейного прироста сфагновых мхов [Clymo, 1970; Илометс, 1976; Pouliot et al., 2010; Siegenthaler et al., 2014; Mironov et al., 2016]. Анализ полученных данных линейного прироста показал, что оценки, полученные методом геотропических изгибов, почти во всех случаях превышали таковые при использовании методов перевязок или ершиков. Разница в приросте, измеренном методом

перевязок и геотропических изгибов, составила 12,4–144,6 % среди изученных видов, при этом она закономерно отличалась у видов, занимающих разные элементы микрорельефа. У мочажинных видов *S. majus*, *S. balticum*, *S. obtusum* она была явно ниже (12,4–62,4 %), чем у кочковых и ковровых видов *S. fuscum*, *S. divinum*, *S. angustifolium*, *S. papillosum* (66,8–144,6 %).

Имеющиеся среднемноголетние (2001–2010 гг.) данные по приросту мхов на этой же болотной системе Койвуламбису, полученные методом перевязок, свидетельствуют о больших колебаниях показателей в разные годы в зависимости от погодно-климатических условий вегетационного периода [Grabovik, Nazarova, 2013]. Так, средний прирост *S. majus* составил в те годы 50,9 мм/год (22–62), *S. balticum* – 16,3 (8–31), *S. obtusum* – 96,8 (29–140), что в целом согласуется с нашими результатами, полученными в 2023 году методом перевязок.

В качестве одной из наиболее вероятных причин различий приростов при методах перевязок и геотропических изгибов мы рассматриваем влияние перевязывания побегов на рост сфагновых мхов. Эта процедура неизбежно нарушает капиллярное взаимодействие между апикальными участками побегов, что увеличивает уязвимость перевязанных побегов к пересыханию и водному стрессу. Поскольку мочажинные виды растут практически в водной среде, исходно они менее подвержены пересыханию. Плотность их побегов в дернине меньше, поэтому при выполнении перевязок структура их покрова нарушается меньше, чем у кочковых видов. Кроме того, поскольку перевязывание подразумевает механическое воздействие на стебли побегов, оно потенциально может сопровождаться микроповреждениями в апикальных участках побегов. Таким образом, оба эти эффекта могли нарушить нормальное функционирование верхушек побегов, в которых расположены ответственные за рост апикальные меристемы.

Одним из свидетельств того, что функционирование апикальной меристемы на перевязанных побегах действительно нарушается, является аномальное ветвление побегов. Этот феномен широко встречается у перевязанных сфагнов [Солоневич, 1966]. Его физиологической причиной является потеря или ослабление доминирования апикальной меристемы (апикальное доминирование), в результате чего запускается рост побегов из боковых почек [Смоляницкий, 1977]. В нашем исследовании аномальное ветвление было явным у ковровых и кочковых видов в дернинах с перевязками и менее выражено у мочажинных видов.

Эта черта, а также наибольшая разница прироста между побегами с перевязками и геотропическими изгибами (66,8–144,6 %) свидетельствуют о том, что в условиях кочек и ковров происходило более серьезное нарушение функционирования апикальной меристемы. Менее выраженное ветвление перевязанных побегов и значительно меньшая разница прироста между побегами с перевязками и геотропическими изгибами (12,4–62,4 %) в мочажинах указывает на то, что функционирование апикальной меристемы нарушалось здесь слабее относительно ковров и кочек. Таким образом, на основании этих косвенных признаков мы предполагаем, что различие в снабжении влагой вносило больший вклад, чем механическое повреждение, в различие оценок линейного прироста между перевязанными побегами и побегами с геотропическими изгибами.

Также мы не исключаем, что метод геотропических изгибов мог оказать противоположное методу перевязок влияние на оценку линейного прироста сфагновых мхов. В данном исследовании для индукции более четких геотропических изгибов мы дополнительно вдавливали сфагновый покров, в результате чего расстояние между его поверхностью и уровнем болотных вод слегка сокращалось. Это потенциально могло улучшить водоснабжение побегов и ускорить их рост. Однако остается неясным, существовал ли этот эффект в нашем случае, поскольку более высокие оценки линейного прироста побегов с геотропическими изгибами относительно перевязанных побегов отмечаются и без процедуры дополнительного вдавливания [Mironov et al., 2016].

Линейный прирост, измеренный методами ершиков и геотропических изгибов, отличался у разных видов на 51,1–282,3 %. Поскольку применение метода ершиков было невозможно в мочажинных местообитаниях, полученные различия относятся только к кочковым и ковровым видам (*S. fuscum*, *S. divinum*, *S. angustifolium*, *S. papillosum*). Одной из возможных причин выявленных различий могло быть то, что ершики являются подвижными маркерами и предназначены для оценки прироста сфагновой дернины, но не отдельно взятых побегов. Ошибка, возникающая вследствие смещения ершиков, по всей видимости, была случайной, но в некоторых случаях из-за малого количества выборок она могла серьезно повлиять на результат измерения. Кроме того, поскольку побеги в дернине обычно расположены под некоторым наклоном, систематическое влияние метода ершиков будет заключаться в занижении оценки прироста. Поэтому метод ершиков

лучше подходит для измерений видов высоких кочек с малыми приростами.

Различие массовых характеристик, полученных разными методами

Вопрос о том, как оценка линейного прироста, полученная тем или иным методом, соотносится с оценками массового прироста и продуктивности сфагнового покрова, до сих пор остается слабоизученным. Наше исследование дает интересные и достаточно неожиданные результаты в этом направлении.

Анализ средней массы прироста показал, что у перевязанных побегов мочажинных видов (*S. majus*, *S. balticum*, *S. obtusum*) она была на 3,9–17,0 % больше относительно побегов с геотропическими изгибами. При этом у ковровых и кочковых видов (*S. fuscum*, *S. divinum*, *S. angustifolium*, *S. papillosum*) прирост перевязанных побегов оказался на 3,6–24,3 % меньше относительно побегов с геотропическими изгибами. Оценка различий массы одного сантиметра прироста показала, что у перевязанных побегов всех видов она была больше относительно побегов с геотропическими изгибами. У мочажинных видов один сантиметр прироста перевязанных побегов весил на 26,0–40,9 % больше относительно побегов с геотропическими изгибами. При этом в случае кочковых и ковровых видов аналогичные различия составили 27,2–57,5 %. Эти результаты показывают, что, несмотря на существенно более низкие оценки линейного прироста перевязанных побегов относительно побегов с геотропическими изгибами, разница между ними значительно сокращается (в случае кочковых и ковровых видов) или даже сверхкомпенсируется (в случае мочажинных видов) при накоплении биомассы.

Более интенсивное накопление биомассы (как и аномальное ветвление) перевязанных побегов относительно побегов с геотропическими изгибами, по всей видимости, было одним из следствий ослабления в них апикального доминирования. Перевязанные побеги сфагнов становились более мощными и приобретали более высокую плотность расположения веточек, то есть демонстрировали признаки роста не в длину, а в ширину. Вероятно, это и было основной причиной их более высокой биомассы. Похожие ростовые эффекты вызывает пинцировка (прищипывание) апикальных участков растений, широко используемая в сельском хозяйстве для повышения урожайности, продуктивности и жизнестойкости культур. Аномальное ветвление перевязанных побегов вряд ли внесло существенный вклад

в оценку накопления биомассы, поскольку мы отстригали все дополнительные ответвления побегов, поэтому они не влияли на результат взвешивания. Мы допускаем, что определенная систематическая ошибка могла присутствовать на этапе перевязывания побегов. Здесь предпочтение могло отдаваться несколько более крупным побегам, поскольку они удобнее для крепления перевязок. Поэтому если для перевязывания крупные побеги выбирались чаще, чем они встречаются в сфагновом покрове, это закономерно увеличивало оценку накопления биомассы побегов.

Различия в массе прироста побегов, обусловленные методами перевязок и геотропических изгибов, находят отражение в оценках продуктивности. Так, продуктивность мочажинных видов, оцененная методом перевязок, оказалась на 6,0–17,4 % выше относительно метода геотропических изгибов. В то же время в случае кочковых и ковровых видов использование метода перевязок привело к заниженной на 12,8–40,4 % относительно метода геотропических изгибов оценке продуктивности. Таким образом, мы видим, что в условиях мочажин исходно наблюдаемые более низкие оценки линейного прироста у перевязанных побегов относительно побегов с изгибами сопровождаются более высокими оценками продуктивности. При этом в условиях ковров и кочек исходно большие различия между оценками линейного прироста перевязанных побегов и побегов с изгибами сопровождались явным сокращением разницы в продуктивности. Неполное сокращение этой разницы могло быть связано с тем, что для этих местообитаний типична более сильная нехватка влаги, которая не только негативно влияет на линейный рост побегов, но и затрагивает накопление биомассы в них.

Сравнение средней массы прироста, полученного методами ершиков и геотропических изгибов, показало, что метод ершиков давал оценки на 28,1–232,1 % ниже относительно метода геотропических изгибов. При этом продуктивность сфагнового покрова при использовании метода ершиков оказалась на 40,3–193,2 % ниже относительно метода геотропических изгибов. Таким образом, изначально существующая разница в линейных приростах (51,1–282,3 %) между этими методами фактически сохранялась в оценках продуктивности. На оценку различий между методами потенциально могло повлиять то, что при оценке продуктивности методом ершиков применялась экстраполяция средней массы прироста особи, полученной методом

геотропических изгибов. Этот подход использовался по той причине, что приросты с геотропическими изгибами были наиболее близки к интактным растениям.

Заключение

Выбор метода исследования прироста серьезно влияет на оценку линейного прироста, а также продуктивности сфагнового покрова. В данном исследовании мы использовали три метода измерения линейного прироста, однако наиболее полное сравнение проведено для методов перевязок и геотропических изгибов, применявшихся во всех местообитаниях. Метод перевязок дал на 12,4–144,6 % более низкие оценки линейного прироста относительно метода геотропических изгибов. Однако перевязанные особи мхов накопили большую биомассу, поэтому разница в оценках продуктивности ценопопуляций, полученных с помощью этих двух методов, разительно отличалась от оценок линейных приростов. Продуктивность кочковых и ковровых видов, полученная методом перевязок, была на 12,8–40,4 % ниже относительно метода геотропических изгибов. Однако в случае мочажинных видов использование метода перевязок привело к более высокой (на 6,0–17,4 %) оценке продуктивности по сравнению с методом изгибов. В целом наши результаты указывают на то, что для исследования роста, как фундаментального биологического процесса у сфагновых мхов, наиболее рационально использование метода геотропических изгибов. Однако для оценки массовых характеристик приростов и продуктивности сфагнового покрова могут использоваться как метод геотропических изгибов, так и метод перевязок. Что касается метода ершиков, он дает заниженные оценки линейного прироста (51,1–282,3 %) и продуктивности (40,3–193,2 %) относительно метода геотропических изгибов. Столь существенные различия указывают на то, что метод ершиков может иметь тенденцию к занижению оценок продуктивности сфагнового покрова. В заключение мы допускаем, что на результаты исследования могли накладываться отпечаток погодноклиматические условия, которые были благоприятны для роста сфагновых мхов в текущем сезоне вегетации. В более засушливых условиях может быть другое соотношение между линейными приростами, а также продуктивностью, полученными с помощью этих методов. Однако точный ответ на этот вопрос невозможен без дальнейших исследований, которые авторами будут продолжены.

Литература

Бегак Д. А. О приросте торфяников // Торфяное дело. 1927. № 11. С. 300–306.

Грабовик С. И. Динамика продуктивности ценопопуляций сфагновых мхов южной Карелии // Ботанический журнал. 2003. Т. 88, № 4. С. 41–48.

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: Карел. фил. АН СССР, 1982. С. 195–203.

Грабовик С. И., Кузнецов О. Л. Рост и продуктивность ценопопуляций сфагновых мхов на естественных и трансформированных болотах Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2016. № 4. С. 59–69. doi: 10.17076/есо290

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Элементарная биометрия / Ред. Э. В. Ивантер, А. В. Коросов. Петрозаводск: ПетрГУ, 2010. 104 с.

Илометс М. Продуктивность сфагнового покрова на примере Гусиного болота // Труды Печоро-Илычского заповедника. 1976. № 13. С. 40–57.

Корчагин А. А. Определение возраста и длительности жизни мхов и печеночников // Полевая геоботаника. М.; Л.: АН СССР, 1960. Т. 2. С. 279–315.

Мульдьяров Е. Я., Лапшина Е. Д. Датировка верхних слоев торфяной залежи, используемой для изучения космических аэрозолей // Метеоритные и метеорные исследования. Новосибирск: Наука, 1983. С. 75–84.

Смоляницкий Л. Я. Некоторые закономерности формирования дернины сфагновых мхов // Ботанический журнал. 1977. Т. 61, № 9. С. 1266–1272.

Солоневич Н. Г. К биологии сфагновых мхов // Ботанический журнал. 1966. Т. 51, № 9. С. 1297–1302.

Bismarck R. Überdengeotropismus der Sphagnen // Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung. 1959. Vol. 148, n. 1. S. 23–83.

Clymo R. S. The growth of Sphagnum: methods of measurement // J. Ecol. 1970. Vol. 58, no. 1. P. 13–49. doi: 10.2307/2258168

Grabovik S. I., Nazarova L. E. Linear increment of Sphagnum mosses on Karelian mires (Russia) // Arctoa. 2013. Vol. 22, no. 1. P. 23–26. doi: 10.15298/arctoa.22.04.

Joosten H., Clarke D. Wise use of mires and peatlands // International mire conservation group and international peat society. Saarijärvi: Saarijärven Offset Oy, 2002. 304 p.

Kosykh N. P., Koronatova N. G., Naumova N. B., Titlyanova A. A. Above- and below-ground phytomass and net primary production in boreal mire ecosystems of Western Siberia // Wetl. Ecol. Manag. 2008. Vol. 16, no. 2. P. 139–153. doi: 10.1007/s11273-007-9061-7

Kosykh N. P., Koronatova N. G., Granath G. Effect of temperature and precipitation on linear increment of *Sphagnum fuscum* and *S. magellanicum* in Western Siberia // Russian Journal of Ecology. 2017. Vol. 48, no. 3. P. 203–211. doi: 10.1134/S1067413617030080

Limpens J., Berendse F., Blodau C., Canadell J., Freeman C., Holden J., Roulet N., Rydin H., Schaep-

man-Strub G. Peatlands and the carbon cycle: from local processes to global implications – a synthesis // Biogeosci. 2008. Vol. 5, no. 5. P. 1475–1491. doi:10.5194/bg-5-1475-2008

Mironov V. L. Cloud cover disrupts the influence of the lunar cycle on the growth of peat moss *Sphagnum riparium* // Environ. Exp. Bot. 2022. Vol. 194. Art. 104727. doi: 10.1016/j.envexpbot.2021.104727

Mironov V. L., Grabovik S. I., Ignashov P. A., Kantserova L. V. Geotropic curvatures of Sphagnum: environmental features of their genesis and trial application for estimation shoot length increment // Arctoa. 2016. Vol. 25, no. 1. P. 353–363. doi: 10.15298/arctoa.25.27

Mironov V. L., Kondratev A. Y., Mironova A. V. Growth of Sphagnum is strongly rhythmic: contribution of the seasonal, circalunar and third components // Physiol. Plant. 2020. Vol. 168, no. 4. P. 765–776. doi: 10.1111/ppl.13037

Pouliot R., Marchand-Roy M., Rochefort L., Gauthier G. Estimating moss growth in arctic conditions: a comparison of three methods // The Bryologist. 2010. Vol. 113, no. 2. P. 322–332. doi: 10.1639/0007-2745-113.2.322

Rydin H., Gunnarsson U., Sundberg S. The role of Sphagnum in peatland development and persistence // Boreal Peatland Ecosystems. 2006. Vol. 188. P. 47–65. doi: 10.1007/978-3-540-31913-9_4

Rydin H., Jeglum J. K. The biology of peatlands. 2nd ed. 2013. New York: Oxford Univ. Press, 432 p.

Siegenthaler A., Buttler A., Gobat J.-M., Mitchell E. Discrepancies in growth measurement methods of mosses: An example from two keystone species grown under increased CO₂ and N supply in a restored peatland // Am. J. Plant Sci. 2014. Vol. 5. P. 2354–2371. doi: 10.4236/ajps.2014.515249

Vitt D. H. Functional characteristics and indicators of boreal peatlands // Boreal peatland ecosystems. Berlin; Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2006. P. 9–24.

Vitt D. H. Estimating moss and lichen ground layer net primary production in tundra, peatlands, and forests // Principles and standards for measuring primary production. New York: Oxford Univ. Press, 2007. P. 82–105. doi: 10.1093/acprof:oso/9780195168662.003.0006

Yu Z., Loisel J., Brosseau D., Beilman D., Hunt S. Global peatland dynamics since the Last Glacial Maximum // Geophys. Res. Lett. 2010. Vol. 37, no. 13. Art. 13402. doi: 10.1029/2010GL043584

References

Begak D. A. On the growth of peat bogs. *Torfyanoe delo = Peat Business*. 1927;11:300–306. (In Russ.)

Bismarck R. Überdengeotropismus der Sphagnen. *Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung*. 1959; 148(1):23–83.

Clymo R. S. The growth of Sphagnum: methods of measurement. *J. Ecol.* 1970;58(1):13–49. doi: 10.2307/2258168

Grabovik S. I. Dynamics of productivity of sphagnum mosses cenopopulations in southern Karelia. *Bot. Zhurn.* 2003;88(4):41–48. (In Russ.)

Grabovik S. I., Antipin V. K. Linear growth and size of the living part of some species of sphagnum mosses and their dependence on hydrometeorological parameters.

Ekologo-biologicheskie osobennosti i produktivnost' rastenii bolot = Ecological and biological features and productivity of mires plants. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1982. P. 195–203. (In Russ.)

Grabovik S. I., Kuznetsov O. L. Growth and productivity of cenopopulations of Sphagnum mosses in natural and transformed mires of Karelia. *Trudy Kareli'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre of RAS.* 2016;4:59–69. doi: 10.17076/eco290 (In Russ.)

Grabovik S. I., Nazarova L. E. Linear increment of Sphagnum mosses on Karelian mires (Russia). *Arctoa.* 2013;22(1):23–26. doi: 10.15298/arctoa.22.04

Joosten H., Clarke D. Wise use of mires and peatlands. *International mire conservation group and international peat society.* Saarijärvi: Saarijärven Offset Oy; 2002. 304 p.

Ilomets M. Productivity of sphagnum cover on the example of the Gusinoye mire. *Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika = Proceedings of the Pechora-Ilych Nature Reserve.* 1976;13:40–57. (In Russ.)

Ivanter E. V., Korosov A. V. Elementary biometrics. Petrozavodsk: PetrGU; 2010. 104 p. (In Russ.)

Korchagin A. A. Determination of age and lifespan of mosses and liverworts. *Polevaya geobotanika = Field Geobotany.* Moscow-Leningrad: AN SSSR; 1960. Vol. 2. P. 279–315. (In Russ.)

Kosykh N. P., Koronatova N. G., Naumova N. B., Titlyanova A. A. Above- and below-ground phytomass and net primary production in boreal mire ecosystems of Western Siberia. *Wetl. Ecol. Manag.* 2008;16(2): 139–153. doi: 10.1007/s11273-007-9061-7

Kosykh N. P., Koronatova N. G., Granath G. Effect of temperature and precipitation on linear increment of *Sphagnum fuscum* and *S. magellanicum* in Western Siberia. *Russian Journal of Ecology.* 2017;48(3):203–211. doi: 10.1134/S1067413617030080

Limpens J., Berendse F., Blodau C., Canadell J., Freeman C., Holden J., Roulet N., Rydin H., Schaepman-Strub G. Peatlands and the carbon cycle: from local processes to global implications – a synthesis. *Biogeosci.* 2008;5(5):1475–1491. doi:10.5194/bg-5-1475-2008

Mironov V. L. Cloud cover disrupts the influence of the lunar cycle on the growth of peat moss *Sphagnum riparium*. *Environ. Exp. Bot.* 2022;194:104727. doi: 10.1016/j.envexpbot.2021.104727

Mironov V. L., Grabovik S. I., Ignashov P. A., Kantserova L. V. Geotropic curvatures of Sphagnum: environmental features of their genesis and trial application for estimation shoot length increment. *Arctoa.* 2016;25(1):353–363. doi: 10.15298/arctoa.25.27

Mironov V. L., Kondratev A. Y., Mironova A. V. Growth of Sphagnum is strongly rhythmic: contribution of the seasonal, circalunar and third components. *Physiol. Plant.* 2020;168(4):765–776. doi: 10.1111/ppl.13037

Mul'diyarov E. Ya., Lapshina E. D. Dating of the upper layers of a peat deposit used to study cosmic aerosols. *Meteoritnye i meteornye issledovaniya = Meteorite and meteor research.* Novosibirsk: Nauka; 1983. P. 75–84. (In Russ.)

Pouliot R., Marchand-Roy M., Rochefort L., Gauthier G. Estimating moss growth in arctic conditions: a comparison of three methods. *The Bryologist.* 2010; 113(2):322–332. doi: 10.1639/0007-2745-113.2.322

Rydin H., Gunnarsson U., Sundberg S. The role of Sphagnum in peatland development and persistence. *Boreal Peatland Ecosystems.* 2006;188:47–65. doi: 10.1007/978-3-540-31913-9_4

Rydin H., Jeglum J. K. The biology of peatlands. 2nd ed. 2013. New York: Oxford Univ. Press; 432 p.

Siegenthaler A., Buttler A., Gobat J.-M., Mitchell E. Discrepancies in growth measurement methods of mosses: An example from two keystone species grown under increased CO₂ and N supply in a restored peatland. *Am. J. Plant Sci.* 2014;5:2354–2371. doi: 10.4236/ajps.2014.515249

Smolyanitskii L. Ya. Some patterns of formation of sphagnum moss turf. *Bot. Zhurn.* 1977;61(9):1266–1272. (In Russ.)

Solonevich N. G. K On the biology of sphagnum mosses. *Bot. Zhurn.* 1966;51(9):1297–1302. (In Russ.)

Vitt D. H. Functional characteristics and indicators of boreal peatlands. *Borealpeatland ecosystems.* Berlin-Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg; 2006. P. 9–24.

Vitt D. H. Estimating moss and lichen ground layer net primary production in tundra, peatlands, and forests. *Principles and standards for measuring primary production.* New York: Oxford Univ. Press; 2007. P. 82–105. doi: 10.1093/acprof:oso/9780195168662.003.0006

Yu Z., Loisel J., Brosseau D., Beilman D., Hunt S. Global peatland dynamics since the Last Glacial Maximum. *Geophys. Res. Lett.* 2010;37(13):13402. doi: 10.1029/2010GL043584

Поступила в редакцию / received: 06.11.2023; принята к публикации / accepted: 04.12.2023.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Миронов Виктор Леонидович

научный сотрудник лаборатории болотных экосистем

e-mail: vict.mironoff@yandex.ru

Кузнецов Олег Леонидович

д-р биол. наук, главный научный сотрудник лаборатории болотных экосистем

e-mail: kuznetsov@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Mironov, Viktor

Researcher

Kuznetsov, Oleg

Dr. Sci (Biol.), Chief Researcher

Канцерова Любовь Викторовна

канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории болотных экосистем

e-mail: Kancerova.L@mail.ru

Кутенков Станислав Анатольевич

канд. биол. наук, руководитель лаборатории болотных экосистем

e-mail: effort@krc.karelia.ru

Игнашов Павел Алексеевич

младший научный сотрудник лаборатории болотных экосистем

e-mail: paul.ignashov@gmail.com

Талбонен Елена Людвиговна

главный биолог лаборатории болотных экосистем

e-mail: taelena3011@gmail.com

Васюта Вероника Сергеевна

биолог лаборатории болотных экосистем

e-mail: nikusha.2001@yandex.ru

Свирида Анастасия Николаевна

биолог лаборатории болотных экосистем

e-mail: anastasia.svirida@yandex.ru

Kantserova, Lyubov'

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Kutenkov, Stanislav

Cand. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory for Mire Ecosystems

Ignashov, Pavel

Junior Researcher

Talbonen, Elena

Chief Biologist

Vasyuta, Veronika

Biologist

Svirida, Anastasiya

Biologist