

ОЛЬГА ВЛАДИМИРОВНА ЕРМОЛАЕВА
 кандидат биологических наук, научный сотрудник сектора экофизиологии лаборатории физиологии растений, Полярно-альпийский ботанический сад-институт имени Н. А. Аврорина РАН (Кировск, Российская Федерация)
olia.ermolik@yandex.ru

НАТАЛЬЯ ЮРЬЕВНА ШМАКОВА
 доктор биологических наук, руководитель сектора экофизиологии лаборатории физиологии растений, Полярно-альпийский ботанический сад-институт имени Н. А. Аврорина РАН (Кировск, Российская Федерация)
shmanatalya@yandex.ru

РОСТ И НАКОПЛЕНИЕ МАССЫ *HYLOCOMIUM SPLENDENS* В ЛЕСНОМ ПОЯСЕ ХИБИН

Изучена динамика годичного прироста (линейная и по массе) в течение вегетации у *Hylocomium splendens* в лесном пояссе Хибин. Основная доля линейного прироста (80 %) формируется в летний период (с максимумом в середине июля). Осенью, при замедлении линейного роста, активно происходит нарастание массы текущего годичного прироста. Проведено сравнение показателей роста в разных условиях произрастания. Наибольшие значения линейных и весовых показателей приростов характерны для местообитания в просветах крон деревьев. В среднем за 2013–2015 годы линейный прирост составил 18–28 мм, масса – 4–7 мг сухой массы. Рост *H. splendens* продолжается, по крайней мере, в течение 2 лет: формирование длины годичного прироста происходит в основном в первый год жизни, а нарастание массы продолжается и в следующем году. Построена статистическая модель зависимости скорости линейного роста *H. splendens* в просветах крон деревьев от температуры воздуха и количества осадков.

Ключевые слова: *Hylocomium splendens*, линейный прирост, масса годичного прироста, CO₂-газообмен, Хибины

ВВЕДЕНИЕ

Изучение роста мхов важно для оценки состояния экосистем, в которых бриофиты составляют значительную долю среди компонентов общей биомассы. В Хибинах *Hylocomium splendens* встречается в разных растительных поясах. В лесных сообществах является доминантом и содоминантом, а в ряде местообитаний представляет собой микрогруппировки с проективным покрытием 80–100 %. Это гигромезофит, довольно чувствительный к условиям обитания, и его часто используют в качестве индикатора на влияние факторов среды. Имеет четкие, визуально отличающиеся границы годичных приростов.

Формирование годичной продукции *H. splendens* и факторы, влияющие на этот процесс, оценены в разных географических районах: в non-arctic North American [16], в Субарктике [11], в лесотундре и северной тайге Центральной Сибири [5], [6], лесоболотных комплексах Томской области [1], в темнохвойных насаждениях южной тайги юго-восточной части Западной Сибири [8], в различных типах леса Приангарья в Красноярском крае [3], в кедровых лесах Ямало-Ненецкого АО [2] и др.

Несмотря на значительное число исследований, данных для понимания особенностей ростовых процессов у *H. splendens* недостаточно. Результаты данного исследования являются продолжением работы, начатой в 2009 году [12].

Цель исследования – изучение особенностей роста и накопления массы мха в зависимости от местообитаний и метеоусловий.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2013–2015 годах в редкостойном березово-еловом лесу (около 300 м над ур. м.) на территории Полярно-альпийского ботанического сада, Хибины (67°38' с. ш.). Природные условия этой территории подробно описаны [7].

Объект исследования – мох гилякомиум блестящий *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al. (Hylocomiaceae), представитель бокоплодных мхов. Встречается на почве и разложившейся древесине. Образует рыхлые зеленые или желтовато-зеленые дерновинки. Стебель состоит из этажно-расположенных облиственных веточек, каждый этаж соответствует годичному побегу за год. Наблюдения и замеры проводили на годичных приростах, которые развивались посередине обветвленной части стебля предыдущего года.

Пробные площади были заложены в местообитаниях *H. splendens* с разным уровнем освещенности (освещенность в солнечный день/пасмурный день): ПП1 – в просветах крон деревьев (30/5 клюк) и ПП2 – открытое местообитание (70/10 клюк). В 2013 году измерения длины и массы годичного побега были проведены в течение вегетации, в 2014–2015 годах – в конце вегетационного пери-

ода. За начало и конец вегетационного периода принимали время, когда наблюдали устойчивый переход температуры воздуха через +5 °C. Линейный прирост измеряли на маркированных особях (по 50–100 штук в куртинах каждого местообитания). Для определения массы прироста отбирали особи из аналогичных куртин, находящихся рядом. Периодичность измерений составляла от 5 до 15 суток. На дату измерения определяли длину (мм) и сухую массу прироста (мг), рассчитывали скорость роста побега (мм или мг в сутки) за период между измерениями. Интенсивность CO₂-газообмена годичных побегов определяли с помощью инфракрасного газоанализатора Гамма-100 (Россия). Контроль за температурой воздуха проводили измерительными комплексами (модель iBDLR-3-U-X). Количество осадков определяли с помощью осадкометров.

Температурный режим и количество осадков за вегетационные периоды представлены в табл. 1. В целом 2013 год характеризовался ранним началом вегетационного периода (с 16 мая), относительно высокими и выровненными температурами весеннего и летнего периодов с минимальным количеством осадков. Отмечено высокое значение суммы эффективных (1516 °C) и активных температур (1271 °C) в сезоне. Вегетационный период 2014 года отличался холодной и длительной весной, жарким летом и холодной осенью. 2015 год был самым холодным, с аномально низкой температурой в июле и почти ежедневными осадками. Сумма активных температур (+10 °C и выше) за сезон оказалась очень низкой – всего 712 °C, что на 34 °C меньше многолетних данных для территории ПАБСИ [9].

Статистическая обработка полученных данных выполнена с использованием универсальной программы STATISTICA 10.0.

Таблица 1

Среднемесячные показатели температуры воздуха и количества осадков за вегетационный период

Год	2013	2014	2015
Среднемесячная температура, °C			
VI	13,8	7,8	9,5
VII	14,7	16,6	10,5
VIII	13,4	13,0	11,6
IX	7,7	6,6	8,4
В среднем за вегетацию	12,4	11,0	10,0
Количество осадков, мм			
VI	23	20	97
VII	29	36	65
VIII	23	62	34
IX	11	29	61
Всего за вегетацию	86	147	257

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонная динамика длины и массы годичного прироста

Накопление фитомассы и изменение длины прироста являются связанными показателями, но фитомасса – более информативный показатель продуктивности [15]. В зависимости от поставленной цели некоторые исследователи изучают лишь линейный прирост мхов [4], [10].

В 2013 году для *H. splendens* на ПП1 изучение сезонной динамики линейного годичного прироста проведено одновременно с изменением его массы. В весенний и раннелетний период нарастание годичного побега в длину идет более интенсивно, чем накопление массы (рис. 1). Несмотря на продолжительную весну в этом году, к началу летнего периода длина прироста составила 5,7 мм (скорость роста не превышала 0,2 мм/день) и была на 28 % меньше, чем в благоприятный по условиям сезон 2009 года, когда скорость роста составляла 0,3–0,35 мм/день. Для *H. splendens* высокая скорость роста была отмечена нами при следующем сочетании факторов: температура – 10–13 °C, осадки 2–4 мм в день [12]. В 2013 году повышенная температура воздуха (12–18 °C) и осадки меньше 2 мм в день (рис. 1C), вероятно, не позволили реализовать ростовые возможности. Наибольшая скорость роста отмечена во второй половине июля – 0,5 мм/день, что на 30–40 % ниже, чем в благоприятные по климатическим условиям годы. Увеличение массы прироста связано с началом его ветвления и наблюдается также с серединой июля. В летний период скорость нарастания массы составила 0,06–0,08 мг/день. К концу летнего периода длина линейного прироста составляет уже 80 %, а масса всего 56 % от годичной величины (27,7 мм и 6,7 мг, табл. 2). Осенью интенсивность удлинения снижается, но увеличивается масса прироста. При этом скорость нарастания массы была в 1,6 раза выше (0,13 мг/день), чем летом. Между длиной и массой приростов на ПП1 установлена высокая корреляционная связь ($r = 0,9$).

На основе регрессионного анализа материалов трехлетних наблюдений (2009, 2012–2013 годы, $n = 33$) была построена следующая статистическая модель зависимости скорости линейного роста (Y , мм/день) *H. splendens* на ПП1 от температуры воздуха (T , °C) и количества осадков (P , мм) за весь период вегетации:

$$Y = -0,501 + 0,098T - 0,003T^2 + 0,083P - 0,007P^2 + 0,001TP$$

$$(R = 0,636; R^2 = 40,4\%; F(5, 27) = 3,66 > F_{0,05} = 2,56; p < 0,01),$$

где R – коэффициент множественной корреляции, R^2 – коэффициент множественной детерминации; F – расчетное значение критерия Фишера (в скобках после буквы F – число степеней свободы).

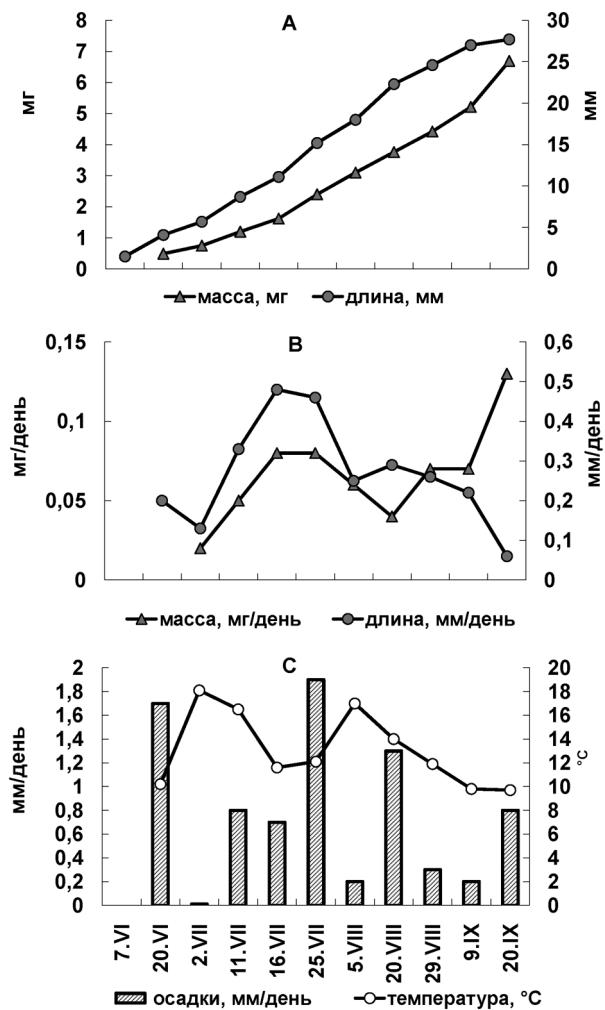


Рис. 1. Динамика роста (линейная и по массе) годичного прироста мха *Hylocomium splendens* в просветах крон деревьев в течение вегетации 2013 года (А); суточный прирост в периоды между измерениями (Б); количество осадков и температура воздуха в периоды между измерениями (С)

Данное уравнение можно использовать для прогнозирования скорости роста *H. splendens* в длину в реальном диапазоне вариаций мете-

орологических факторов за период вегетации. Необходимо отметить, что характер связи роста *H. splendens* с метеоусловиями отличался в разные периоды вегетации. Летом корреляция между скоростью роста и температурой была теснее ($r = 0,50$; $p < 0,05$), чем с осадками ($r = 0,41$; $p < 0,05$). Осенью (на фоне пониженных температур воздуха) зависимость ростовых процессов *H. splendens* от температурного фактора усиливалась ($r = 0,76$; $p < 0,01$), а с осадками приобретала выраженную отрицательную направленность ($r = -0,44$; $p < 0,05$).

Годичный прирост в разных местообитаниях

Как видно из данных табл. 2, более высокие значения длины и массы приростов *H. splendens* характерны для местообитаний на ПП1, причем величины линейного прироста оказались одинаковыми при разной характеристики вегетационных сезонов, а различия отмечены только по массе. Колебания величин линейного прироста по годам наблюдений сильнее выражены на ПП2. Диапазон варьирования массы годичного прироста в годы наблюдений одинаков в обоих местообитаниях. Удельный вес прироста (нарастание массы относительно длины годичного прироста, M/L) мало изменчив в разные годы наблюдений. Самый низкий годичный прирост отмечен в 2013–2014 годах на ПП2. В дождливый и холодный сезон вегетации (2015) различия в величине длины прироста в разных условиях обитания выражены менее, чем в жаркие и сухие годы.

В среднем за годы исследований (2013–2015) длина линейного прироста у *H. splendens* на ПП1 составила $27,2 \pm 1,7$ мм, масса – 6,9 мг, на ПП2 – меньше на 28 % и 38 % соответственно. Следует отметить, что длина годичного прироста на 20 % меньше, чем в благоприятные по климатическим факторам годы (2009, 2012), когда величина годичного прироста достигала 35 мм [12]. Недостаток осадков и высокие температуры летних периодов 2013–2014 годов привели к замедлению роста в длину, не позволяя реализовать ростовой потенциал. В этих условиях наблюдали высыхание верхнего органогенного слоя почвы и развитие водного стресса у мхов, что особенно

Таблица 2
Длина и масса годичного прироста *Hylocomium splendens* в конце вегетационного периода в зависимости от местообитания

Год	ПП1				ПП2			
	n	L	M	M/L	n	L	M	M/L
2013	47	$27,7 \pm 0,7$	6,7	0,24	44	$18,2 \pm 0,5$	4,0	0,22
2014	65	$26,9 \pm 0,6$	7,4	0,28	174	$18,7 \pm 0,4$	4,4	0,24
2015	97	$27,0 \pm 0,7$	6,6	0,24	46	$22,2 \pm 0,8$	4,5	0,20
среднее		$27,2 \pm 1,7$	$6,9 \pm 0,3$	0,25		$19,7 \pm 1,3$	$4,3 \pm 0,3$	0,22

Примечание. L – длина годичного прироста (мм); M – масса годичного прироста (мг сухого веса); M/L – нарастание массы относительно длины (удельный вес прироста, мг/мм).

заметно у особей на открытых местообитаниях. В 2015 году при низких температурах и достаточном количестве осадков линейный годичный прирост также небольшой.

Представленные данные сравнимы с имеющимися сведениями по *H. splendens* в других районах и экосистемах России. Максимальный линейный годичный прирост имеет тенденцию к увеличению от лесотундры к северной тайге. Так, в кедровых лесах Ямало-Ненецкого района линейный прирост составил 14–21 мм, масса 7 мг [2]; в лесоболотных комплексах юга Западной Сибири годичный прирост – 19–26 мм, масса – 19–27 мг [1]; в различных типах леса Приангарья линейный прирост варьирует от 10 до 23 мм, масса – от 5 до 14 мг [3]; в разных лесорастительных зонах Сибири годичный прирост составляет 9–15 мм, масса – 4–11 мг [5].

Измерение длины и массы годичного прироста 2014 года в течение 2 лет жизни (рис. 2) показало, что в конце второго года жизни длина годичного прироста в обоих местообитаниях почти одинакова, различия видны только по массе. В варианте ПП1 масса годичного прироста в конце 2-го года жизни увеличилась на 37 %, ПП2 – на 46 %. Удельный вес прироста изменился на ПП1 от 0,28 до 0,40, на ПП2 от 0,24 до 0,38. Таким образом, удлинение годичного прироста происходит в первый год жизни, а нарастание массы продолжается в следующем году и увеличивается на 40–50 %, что указывает на рост *H. splendens*, по крайней мере, в течение 2 лет.

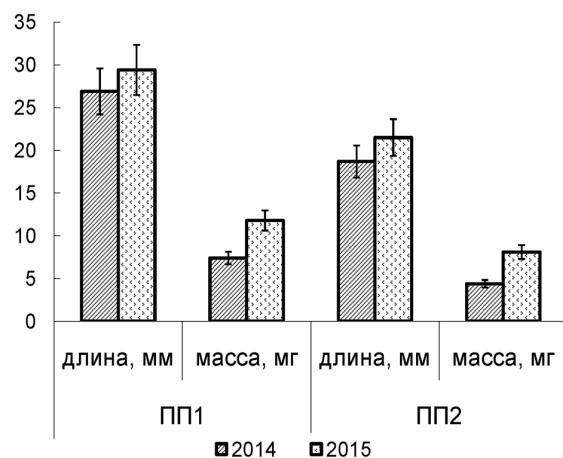


Рис. 2. Изменение длины и массы годичного прироста *Hylocomium splendens* (2014 – годичный прирост текущего года, 2015 – прирост 2-го года жизни)

Масса годичного прироста, нарастающая за год, определяется фотосинтетической продуктивностью. Интенсивность углекислотного газооб-

мена *H. splendens* измеряли в приростах текущего и второго года жизни в разных местообитаниях (табл. 3). Уровень газообмена в приростах текущего года несколько выше на ПП1 по сравнению с ПП2. В приростах второго года жизни уровень газообмена был ниже, но на ПП1 на 40 %, а на ПП2 на 20 %. Вероятно, этим можно объяснить большее изменение массы в течение второго года жизни на ПП2.

Таблица 3
Интенсивность фотосинтеза *Hylocomium splendens* (мг $\text{CO}_2/\text{г сух. в. ч}$) в разных местообитаниях

Годичный прирост	ПП1	ПП2
Текущего года	$5,00 \pm 0,58$	$4,68 \pm 0,49$
Второго года жизни	$3,05 \pm 0,33$	$3,71 \pm 0,41$

Примечание. $n = 16$, содержание воды в побегах не менее 60 %.

Таким образом, формирование годичного прироста *H. splendens* продолжается, по крайней мере, в течение 2 лет. Рост годичного прироста в длину завершается в основном в первый год жизни, а формирование массы происходит в течение двух лет. Большая доля линейного прироста формируется в летний период, а его массы – в осенний. Полученные нами данные о разделении во времени линейного роста и накопления биомассы согласуются с результатами, полученными для таких видов, как *Brachythecium rutabulum*, *Thuidium tamariscinum* и *Lophocolea bidentata*, и не согласуются для *Plagiomnium undulatum* и *Pseudoscleropodium purum* [14].

Более высокие значения показателей линейных размеров и массы приростов характерны для местообитаний на ПП1 – в более затененных условиях (просветах крон), что также согласуется с регуляторной ролью освещенности в линейном росте мха в работе [13], где в условиях низкой освещенности отмечалось значительное вытягивание растений.

Величина годичной продукции мхов зависит от количества осадков и температуры воздуха вегетационного периода. Условиями, ингибирующими рост мхов в летний период, являются относительно высокие температуры и небольшое количество осадков, особенно в условиях открытых местообитаний.

Сопоставимость полученных данных с аналогичными для других регионов с разными условиями вегетационных периодов свидетельствует о генетической детерминированности потенциальных значений функциональной ростовой активности *H. splendens* и возможности его реализации на большом градиенте условий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гончарова И. А., Беньков А. В. Динамика приростов зеленых мхов в лесоболотных комплексах юга Западной Сибири // Лесоведение. 2005. № 1. С. 43–51.

2. Гончарова И. А. Продуктивность *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) в кедровых лесах Ямало-Ненецкого автономного округа // Растительные ресурсы. 2013. Т. 49. Вып. 2. С. 175–180.
3. Гончарова И. А., Собачкин Р. С. Годичные приrostы и годичная продукция мхов *Helodium blandowii* (Thuidiaceae) и *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) в лесах Приангарья // Растительные ресурсы. 2013. Т. 49. Вып. 4. С. 490–497.
4. Грабовик С. И. Динамика годичного прироста у некоторых видов *Sphagnum* L. в различных комплексах болот Южной Карелии // Растительные ресурсы. 2002. Т. 38. Вып. 4. С. 62–68.
5. Кнорре А. А., Ваганов Е. А. Особенности роста и годичная продукция *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) в северных экосистемах // Растительные ресурсы. 2005. Т. 41. Вып. 4. С. 12–21.
6. Кнорре А. А., Кирдянов А. В., Ваганов Е. А. Изменчивость годичной продукции надземной фитомассы основных доминантов высоколигротных сообществ Центральной Сибири // Растительные ресурсы. 2007. Т. 43. Вып. 1. С. 3–17.
7. Костина В. А., Белкина О. А., Константинова Н. А. Краткий очерк природных условий // Мохообразные и сосудистые растения территории Полярно-альпийского ботанического сада. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2001. С. 8–15.
8. Кошурникова Н. Н. Годичная продукция мохового яруса в темнохвойных лесах Кеть-Чулымского лесорастительного округа (на примере гилякомиума блестящего *Hylocomium splendens*) // Известия РАН. Серия биологическая. 2007. Вып. 5. С. 636–640.
9. Семко А. П. Режим тепла и влаги для роста и развития дикорастущих и интродуцированных растений в центральной части Кольского полуострова. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР, 1989. 30 с.
10. Тимлянова А. А., Косях Н. П., Мирончева-Токарева Н. П. Прирост болотных растений // Сибирский журнал экологии. 2000. № 5. С. 653–658.
11. Callaghan T. V., Carlson B. A., Sonesson M., Temesvary A. Between-year variation in climate-related growth of circumarctic populations of the moss *Hylocomium splendens* // Funct. Ecol. 1997. Vol. 11. P. 157–165.
12. Ermolaeva O. V., Shmakova N. Yu., Lukyanova L. M. Of the growth of *Polytrichum*, *Pleurozium* and *Hylocomium* in the forest belt of the Khibiny Mountains // Arctoa. 2013. Vol. 22. P. 7–14.
13. Gimme J. M. Bryophyte Ecology. 2007. Vol. 1. Chapters 4, 5, 12. Available at: <http://www.bryoecol.mtu.edu> (accessed 12.05.2016).
14. Rincon E., Grime J. P. Plasticity and light interception by six bryophytes of contrasted ecology // J. Ecol. 1989. Vol. 77. P. 439–446.
15. Stark L. R. Invited essay, new frontiers in bryology and lichenology: phenology and its repercussions on the reproductive ecology of mosses // Bryologist. 2002. Vol. 105. P. 204–218.
16. Vitt D. H. Growth and production dynamics of boreal mosses over climatic, chemical and topographic gradients // Bot. J. Linn. Soc. 1990. Vol. 104. P. 35–59.

Ermolaeva O. V., Polar-alpine Botanical Garden-Institute of RAS (Kirovsk, Russian Federation)
Shmakova N. Yu., Polar-alpine Botanical Garden-Institute of RAS (Kirovsk, Russian Federation)

THE GROWTH AND MASS ACCUMULATION OF *HYLOCOMIUM SPLENDENS* IN KIBINY MOUNTAIN FOREST BELT

The annual increment dynamics (linear and mass) of *Hylocomium splendens* during vegetation periods in the forest belt of Khibiny mountains are examined. The main part of the linear growth (80 %) was formed in summer (with its maximum in mid-July). In autumn, the linear growth slowed down, but the mass of annual increment was actively growing. The growth indicators of moss in different conditions were compared. The linear and mass increments are the largest in the openings found between trees. The average growth of the linear increment in 2013–2015 was 18–28 mm/year, and the average growth of the dry mass amounted to 4–8 mg/year. It was revealed that the growth of *H. splendens* continued during two years: the length of the annual increment was formed mainly in the first year of its life, and the increase in the masses continued through the next year. A statistical model reflecting dependence of the growth rate of *H. splendens* in the openings between trees with main environmental factors is presented.

Key words: *Hylocomium splendens*, linear growth, mass annual increment, CO₂-exchange, Khibiny mountains

REFERENCES

1. Goncharova I. A., Ben'kov A. V. Dynamics of increments in green mosses of forest-boggy complexes in the south of Western Siberia [Dinamika prirostov zelenykh mkhov v lesobolotnykh kompleksakh yuga Zapadnoy Sibiri]. *Lesovedenie*. 2005. № 1. P. 43–51.
2. Goncharova I. A. *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) productivity in Siberian pine forests of Yamal-Nenets region [Produktivnost' *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) v kedrovym lesakh Yamalo-Nenetskogo avtonomnogo okruga]. *Rastitel'nye resursy* [Plant Resources]. 2013. Vol. 49. Issue 2. P. 175–180.
3. Goncharova I. A., Sobachkin R. S. Annual increases and annual production of green mosses *Helodium blandowii* (Thuidiaceae) and *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) in forests of Angara region [Godichnye prirosty i godichnaya produktsiya mkhov *Helodium blandowii* (Thuidiaceae) i *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) v lesakh Priangar'ya]. *Rastitel'nye resursy* [Plant Resources]. 2013. Vol. 49. Issue 4. P. 490–497.

4. Grabovik S. I. Dynamics of annual increment in some *Sphagnum* L. species in different complexes of mires of South Karelia [Dinamika godichnogo prirosta u nekotorykh vidov *Sphagnum* L. v razlichnykh kompleksakh bolot Yuzhnay Karelii]. *Rastitel'nye resursy* [Plant Resources]. 2002. Vol. 38. Issue 4. P. 62–68.
5. Norre A. A., Vaganov E. A. The growth and annual productivity of *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) in northern ecosystems [Osobennosti rosta i godichnaya produktiya *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) v severnykh ekosistemakh]. *Rastitel'nye resursy* [Plant Resources]. 2005. Vol. 41. Issue 4. P. 12–21.
6. Norre A. A., Kirdyanov A. V., Vaganov E. A. Variation of main dominants of above-ground phytomass annual production of Central Siberia [Izmenchivost' godichnoy produktii nadzemnoy fitomassy osnovnykh dominantov vysokoshirotnykh soobshchestv Tsentral'noy Sibiri]. *Rastitel'nye resursy* [Plant Resources]. 2007. Vol. 43. Issue 1. P. 3–17.
7. Kostina V. A., Belkina O. A., Konstantinova N. A. Short overview of environmental condition [Kratkiy ocherk prirodnykh usloviy]. *Mokhoobraznye i sosudistye rasteniya territorii Polyarno-al'piyskogo botanicheskogo sada*. Apatity, 2001. P. 8–15.
8. Koshurnikova N. N. Annual production of the moss layer in dark coniferous forests of Ket-Chulym forest district (by the example of moss *Hylocomium splendens*) [Godichnaya produktiya mokhovogo yarusa v temnokhvoynikh lesakh Ket'-Chulymskogo lesorastitel'nogo okruga (na primere gilyakomiuma blestyashchego *Hylocomium splendens*)]. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya* [Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Biological series]. 2007. Issue 5. P. 636–640.
9. Semko A. P. *Rezhim tepla i vlagi dlya rosta i razvitiya dikorastushchikh i introducirovannykh rasteniy v tsentral'noy chasti Kol'skogo poluostrova* [Regime of the warmth and moisture for the growth and development of wild and introductory plants in the central part of Kola Peninsula]. Apatity, KNTs AN SSSR Publ., 1989. 30 p.
10. Timlyanova A. A., Kosykh N. P., Mironycheva-Tokareva N. P. The increment of mire plants [Prirost bolotnykh rasteniy]. *Sibirskiy zhurnal ekologii*. 2000. № 5. P. 653–658.
11. Callaghan T. V., Carlson B. A., Sonesson M., Temesvary A. A year to year variation in climate-related growth of arctic populations of the moss *Hylocomium splendens* // *Funct. Ecol.* 1997. Vol. 11. P. 157–165.
12. Ermolaeva O. V., Shmakova N. Yu., Lukyanova L. M. On the growth of *Polytrichum*, *Pleurozium* and *Hylocomium* in the forest belt of the Khibiny Mountains // *Arctoa*. 2013. Vol. 22. P. 7–14.
13. Glime J. M. *Bryophyte Ecology*. 2007. Vol. 1. Chapters 4, 5, 12. Available at: <http://www.bryoecol.mtu.edu> (accessed 12.05.2016).
14. Rincón E., Grime J. P. Plasticity and light interception by six bryophytes of contrasted ecology // *J. Ecol.* 1989. Vol. 77. P. 439–446.
15. Stark L. R. Invited essay, new frontiers in bryology and lichenology: phenology and its repercussions on the reproductive ecology of mosses // *Bryologist*. 2002. Vol. 105. P. 204–218.
16. Vitt D. H. Growth and production dynamics of boreal mosses over climatic, chemical and topographic gradients // *Bot. J. Linn. Soc.* 1990. Vol. 104. P. 35–59.

Поступила в редакцию 08.06.2016