

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 *POLYTRICHUM COMMUNE* В ЛЕСНОМ ПОЯСЕ ХИБИН

Оценена продуктивность (линейный и весовой прирост) *Polytrichum commune* Hedw. в лесном поясе Хибин. Годичный прирост в 2013–2016 годах в разных местообитаниях составил 30–46 мм, что соответствует 11–23 мг сухой массы. Наибольшая продуктивность побегов отмечена на открытом местообитании. В течение вегетации линейный и весовой прирост происходят одновременно, но с разной скоростью. Переход к периоду с максимальной скоростью роста отмечен после накопления определенной суммы эффективных температур и возможен в разные сроки в зависимости от температурного режима начала вегетационного периода. Высокие скорости роста наблюдали при температуре 11–18 °С и осадках 0,5–2,5 мм/день. В конце августа рост в длину замедляется, ростовые процессы связаны с увеличением массы прироста.

Ключевые слова: *Polytrichum commune*, линейный прирост, весовой прирост, Хибинны

ВВЕДЕНИЕ

Мхи, как важный компонент напочвенного покрова лесного фитоценоза, играют значительную роль в накоплении органического вещества и в биологическом круговороте веществ экосистем. Они поддерживают температурный режим почвы, заселяя и закрепляя прежде всего «безжизненный» субстрат. В северных экосистемах мохообразные выполняют важную средообразующую функцию, являясь местом обитания многих беспозвоночных животных [1].

Мох *Polytrichum commune* Hedw. в Хибинах встречается в разных растительных поясах. В лесных сообществах является доминантом и содоминантом, а в ряде местообитаний представляет собой микрогруппировки с проективным покрытием 80–100 %.

Несмотря на широкое распространение *P. commune* в разных экосистемах и частое использование его в качестве модельного объекта в многочисленных исследованиях, данных по особенностям линейного роста и накоплению массы прироста, а также связи этих процессов с факторами среды недостаточно. Имеющиеся сведения дают оценку в основном запасам фитомассы, годичной продукции и фотосинтетической продуктивности *P. commune* [4], [5], [7], [9], [12], [15], [17], [18].

Цель исследования – изучение линейного и весового прироста побегов *P. commune* в зависимости от местообитаний и метеоусловий.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в редкостойном березово-еловом лесу на территории Полярно-альпийского ботанического сада, Хибинны (300 м над ур. моря, 67° 38' с. ш., 33° 40' в. д.). Природные условия этой территории подробно описаны в работе В. А. Костиной и др. [3].

Объект исследования – политрихум обыкновенный *Polytrichum commune* Hedw. (*Polytrichaceae*), один из наиболее крупных представителей верхоплодных мхов. Данный вид часто встречается во влажных слабо заболоченных лесах, преимущественно ельниках и березняках с черничным или травяным покровом, долинных тундрах, влажных моховых и мохово-лишайниковых тундрах на средних по минеральному богатству почвах. Транспорт водных растворов и минеральных веществ происходит по внутренней системе тканей, поэтому вид является эндогидрильным [14], [16]. Образует рыхлые или густые темно-зеленые дерновники. По нашим неопубликованным данным, фотосинтетически активными являются приросты двух лет.

Изучение линейного и весового прироста побегов за 2013–2016 годы проводилось на пробных площадях (ПП), заложенных в местообитаниях с разным уровнем освещенности. ПП 1 была заложена в открытом местообитании (70 клк – солнечный день/10 клк – пасмурный день), ПП 2 – в просветах крон деревьев (30/5 клк), ПП 3 – под кронами елей (15/3 клк). Линейный и ве-

совой прирост *P. commune* определяли на выборке побегов ($n = 50\text{--}208$) по окончании вегетационного периода. В качестве исходных маркеров были взяты общеизвестные морфологические признаки побегов [2]. После измерения длины (в мм) приросты срезали и высушивали в общей навеске. После этого рассчитывали средний вес прироста одного побега (в мг).

В 2013 году провели изучение сезонной динамики линейного и весового прироста одновременно на ПП 2 с интервалом между наблюдениями 7–15 суток. Ранее наше исследование было ориентировано лишь на изучение только линейного прироста [11]. Динамика линейного прироста в течение вегетации прослеживалась на одних и тех же пронумерованных побегах (не менее 50). Для оценки динамики весового прироста использовали побеги со смежных участков моховой дернины (объем выборки не менее 20). Среднесуточную скорость линейного и весового прироста побегов рассчитывали за интервал между наблюдениями, принимая ее одинаковой в каждый день этого периода.

Измерение температуры воздуха проводили логгерами iBDLR-3-U-X. Количество осадков определяли с помощью осадкомеров. Данные по температурному режиму и количеству осадков за вегетационные периоды годов наблюдения представлены в табл. 1. Согласно классификации А. П. Семко [6] режимов температуры воздуха и атмосферных осадков для территории Полярно-альпийского ботанического сада, исследованные

годы были: 2013 год – теплый и сухой; 2014 и 2016 годы – теплые и умеренные по увлажнению; 2015 год – умеренный по температуре и увлажнению.

Статистическая обработка данных включала в себя определение основных параметров исследуемых выборок, а также расчет коэффициентов корреляции между значением измеренных факторов среды и скоростью роста побегов. Данная обработка выполнена с использованием программы STATISTICA 10.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Годичный прирост в разных местообитаниях

Данные по длине и массе годичного прироста *P. commune* за 2013–2016 годы представлены в табл. 2. Наибольшие средние значения длины и массы прироста имеют побеги на ПП1 (открытое), наименьшие – на ПП3. Различия указанных параметров составляют соответственно 17 % и 22 %. Способность растений (в том числе бриофитов) открытых местообитаний к регуляции интенсивности освещения путем удлинения стеблей отмечена в работе Morgan, Smith [13].

Во всех местообитаниях длина и вес приростов варьируют по годам наблюдений. Разница между минимальным и максимальным значениями линейного и весового прироста составляет на ПП1 – 17 и 32 %, на ПП2 – 22 и 31 %, на ПП3 – 32 и 46 % соответственно. Можно отметить, что наибольший диапазон отличий указанных параметров характерен для затененного местообитания (под елью).

Таблица 1
Среднемесячные показатели температуры воздуха и количества осадков за вегетационный период

Год	2013	2014	2015	2016
Вегетационный период	16.V – 21.IX (129 дней)	30.V – 18.IX (112 дней)	26.V – 28.IX (126 дней)	14.V – 2.X (142 дня)
Сумма эффективных температур, °C	1516	1351	1223	1585
Сумма активных температур, °C	1271	1038	712	1143
Среднемесячная температура, °C				
VI	13,8	7,8	9,5	10,7
VII	14,7	16,6	10,5	16,9
VIII	13,4	13,0	11,6	11,9
IX	7,7	6,6	8,4	6,8
В среднем за вегетацию	12,4	11,0	10,0	11,6
Количество осадков, мм				
Количество дней с осадками	43	46	70	69
Всего за вегетацию	86	147	257	220

Примечание. По среднегодовым данным в Хибинах [6]: вегетационный период – 105 дней; сумма эффективных температур ($> +5\text{ }^{\circ}\text{C}$) – 1100; сумма активных температур ($> +10\text{ }^{\circ}\text{C}$) – 746 $^{\circ}\text{C}$; средняя температура вегетационного периода – 9,1 $^{\circ}\text{C}$; количество осадков за вегетацию – 455 мм.

Таблица 2

Длина и масса годовичного прироста *Polytrichum commune* в конце вегетационного периода в зависимости от местообитания

Год	n	L ± SE	V	M	M/L
Открытое (ПП1)					
2013	56	40,6 ± 1,3	16,8	20,6	0,51
2014	155	38,0 ± 1,5	28,3	15,7	0,41
2015	125	45,7 ± 0,9	22,0	16,8	0,37
2016	175	45,6 ± 0,7	18,8	23,0	0,5
Среднее		42,5 ± 1,9	21,5	19,0	0,45
Просветы (ПП2)					
2013	51	40,1 ± 2,2	25,0	17,1	0,43
2014	139	35,7 ± 1,1	29,8	14,6	0,41
2015	98	41,5 ± 1,1	25,3	15,9	0,38
2016	197	45,8 ± 1,0	29,5	21,2	0,46
Среднее		38,3 ± 3,0	27,4	17,2	0,42
Под елью (ПП3)					
2013	50	30,8 ± 1,6	26,4	11,3	0,37
2014	166	29,9 ± 0,8	18,3	12,6	0,42
2015	141	44,1 ± 0,8	21,9	14,9	0,34
2016	208	43,3 ± 0,7	23,9	20,9	0,48
Среднее		35,3 ± 3,5	22,8	14,9	0,40

Примечание. L – длина годовичного прироста (мм); SE – стандартная ошибка; V – коэффициент вариации длины годовичного прироста (%); M – масса годовичного прироста (мг сухого веса); M/L – нарастание массы относительно длины (удельный вес прироста, мг/мм).

Наименьшие и близкие значения линейного прироста на ПП1 и ПП3 получены в 2013–2014 годах. Эти годы отличались малым количеством осадков. По данным А. П. Семко [6], если количество осадков и дней с их наличием меньше 50 % от среднегодовой нормы, то растения испытывают недостаток влаги. По-видимому, мхи испытывали недостаток влаги в эти годы, что отразилось на низкой величине продуктивности. Наибольшие за все годы наблюдений значения весового прироста отмечены в 2016 году. Это может быть связано с удлинением осеннего этапа вегетационного периода (см. табл. 1), когда происходит в основном нарастание массы.

Сезонная динамика линейного и весового прироста

Сезонная динамика линейного и весового прироста *P. commune* на ПП2 за 2013 год представлена на рис. 1 и в табл. 3.

Вегетационный период 2013 года отличался ранним началом. Линейный прирост к третьей декаде июня составил 7,4 мм и был близким к данным, полученным в предыдущие годы исследований [11]. Максимальную среднесуточную

скорость роста (линейный прирост – 0,9 мм/сут, весовой – 0,45 мг/сут) наблюдали с 20 июня по 3 июля. К этому времени сумма эффективных температур составила 389 °С. Подобный факт перехода к активному росту после накопления определенной суммы температур был отмечен для *Hylocomium splendens* и *Leucobryum glaucum* [8], [10].

Период активного роста совпал с отсутствием осадков. Однако *P. commune*, как эндогидрильный вид, способен долго удерживать воду в тканях, сопротивление диффузии влаги из листьев в несколько раз выше по сравнению с различными видами сосудистых растений [19], что определяет его устойчивость к потере влаги. Поэтому количество выпавших накануне осадков и отмеченная способность к удержанию воды позволили максимально реализовать ростовой потенциал при содержании воды в тканях 65 %. Даже при длительном отсутствии осадков (19 дней) *P. commune* способен удержать до 55 % воды в тканях, но при этом скорость роста уменьшилась в 3,5 раза. К 9 июля было сформировано около 50 % при-

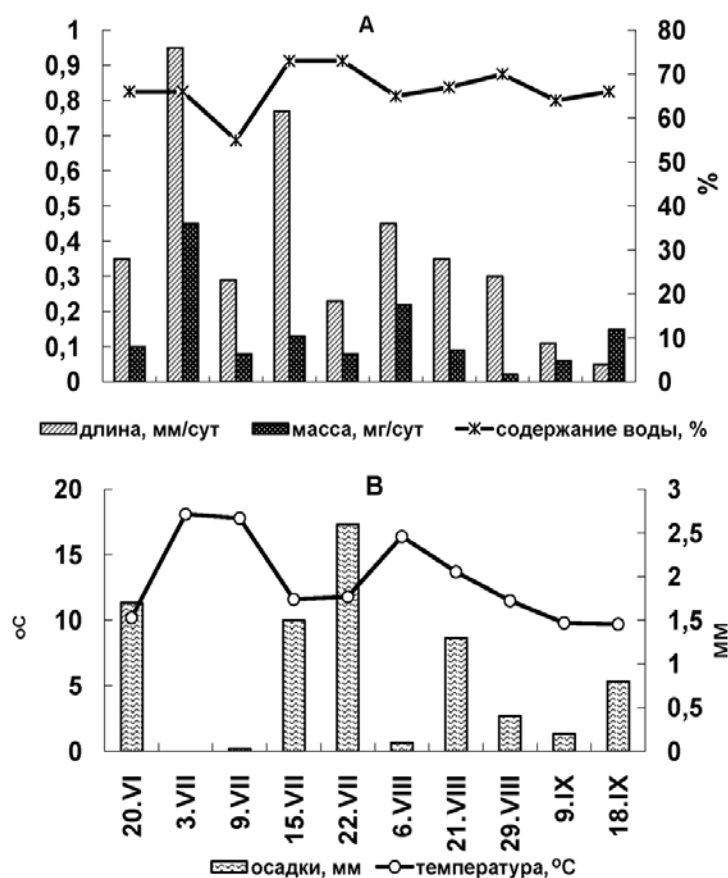


Рис. 1. Динамика линейного и весового прироста *P. commune* в просветах крон деревьев (2013 год): А – среднесуточная скорость роста в период между измерениями; Б – количество осадков и температура воздуха между измерениями

Динамика формирования прироста *Polytrichum commune* в 2013 году (в просветах крон деревьев)

Таблица 3

Показатели	20.VI	03.VII	09.VII	22.VII	06.VIII	21.VIII	09.IX	18.IX
Линейный прирост, мм (%)	7,4 (18)	19,1 (48)	20,8 (52)	27,0 (67)	33,8 (84)	36,0 (90)	39,6 (99)	40,1 (100)
Весовой прирост, мг (%)	2,5 (15)	7,4 (43)	8,4 (49)	9,8 (57)	13,2 (77)	14,6 (85)	15,4 (90)	17,1 (100)
Вес 1 стебля без листьев, мг (%)	–	3,40 (61)	3,65 (66)	4,07 (74)	5,06 (92)	5,13 (93)	5,23 (95)	5,53 (100)
Вес листьев на 1 стебле, мг (%)	–	4,0 (35)	4,75 (41)	5,73 (50)	8,14 (70)	9,47 (82)	10,17 (88)	11,57 (100)
Вес 1 листа, мг	–	0,118	0,122	0,133	0,150	0,152	0,156	0,170
Кол-во листьев на стебле, шт.	–	34	39	43	54	62	65	68

роста от годичной величины (см. табл. 3). Понижение температуры воздуха с 9 по 15 июля вызвало уменьшение скорости линейного роста до 0,75 мм/сут, массы – до 0,1 мг/сут. В августе скорость роста составляла 0,3–0,4 мм/сут и 0,2

мг/сут. В летний период изменения линейного и весового прироста происходят синхронно. К концу летнего периода линейный прирост составил 96 %, а весовой – 86 % от годичной величины. Осенью скорость линейного прироста

снижается (меньше 0,1 мм/сут), а весовой прирост продолжает увеличиваться со скоростью 0,15 мг/сут.

Отдельное внимание было уделено формированию весового прироста, который включает массу стебля, количество и массу листьев, вклад которых мы попытались оценить (см. табл. 3). Подобных данных для мхов в литературе неизвестно. При визуальной оценке складывается впечатление доминирования стебля. Однако в действительности это впечатление ошибочно. Для *P. comtune* доля стебля в общем годовичном приросте составляет около 30 %, остальная приходится на ассимилирующую часть (листья). На начальном этапе формирования прироста происходит равноценное увеличение массы структурных частей (соотношение масса листьев:масса стебля равно 1,2). В дальнейшем эта величина увеличивается, достигая к концу вегетации 2,1, что указывает на преобладание ассимилирующей массы в приросте. В течение вегетации, пока происходит линейный прирост, количество листьев постепенно увеличивается, формируя к осени основную часть (91 %) ассимилирующих органов. Масса листьев также увеличивается постепенно и составляет к концу летнего периода около 85 %, а масса стебля к этому времени – уже более 93 % от годичной величины. То есть осеннее увеличение массы прироста происходит в основном за счет изменения массы листьев.

Зависимость скорости линейного роста от основных метеоусловий показана на рис. 2. Коэффициенты парной корреляции среднесуточной скорости линейного роста *P. comtune* с температурой воздуха составили 0,54 ($p = 0,001$). Статистическая связь с осадками является отрицательной, слабо выраженной и недостоверной. Такая зависимость была получена при обработке данных с содержанием воды в ас-

симилирующих органах в узком (типичном) диапазоне 55–75 %. Поэтому на фоне характерной для *P. comtune* оводненности, лимитирующим фактором для него является температура. Анализ связи весового прироста с факторами среды проведен на небольшой выборке данных за один сезон вегетации ($n = 10$), что объясняет недостоверный уровень значимости полученных коэффициентов корреляции. Тем не менее отмечено существование положительной связи весового прироста с температурой ($r = 0,59$, $p = 0,07$). При рассмотрении отдельных периодов вегетации выявлено, что осенью зависимость линейного роста от температуры усиливалась ($r = 0,62$, $p < 0,01$), а связь с осадками в этот период приобрела достоверный характер ($r = -0,60$, $p < 0,05$). Активный рост мха наблюдали при температуре 11–18 °C и осадках 0,5–2,5 мм/день. Скорость роста побегов в среднем за вегетацию составила $0,38 \pm 0,09$ мм/сут. Скорость линейного прироста в течение большей части вегетации была близка к средней величине и варьировала от 0,29 до 0,45 мм/сут.

Таким образом, годовичная продукция *P. comtune* в Хибинах составила 30–46 мм и 11–23 мг, наиболее высокие показатели роста отмечены на открытых участках. В течение вегетации линейный и весовой прирост у *P. comtune* происходят одновременно, но с разной скоростью. Линейный прирост чаще всего происходит со средней скоростью и замедляется к концу августа. Дальнейший прирост обусловлен увеличением его массы. Анализ температурных условий, предшествующих периоду активного роста, в разные годы наблюдений показал, что для *P. comtune* переход к периоду с максимальной линейной скоростью определяется накоплением необходимой суммы эффективных температур.

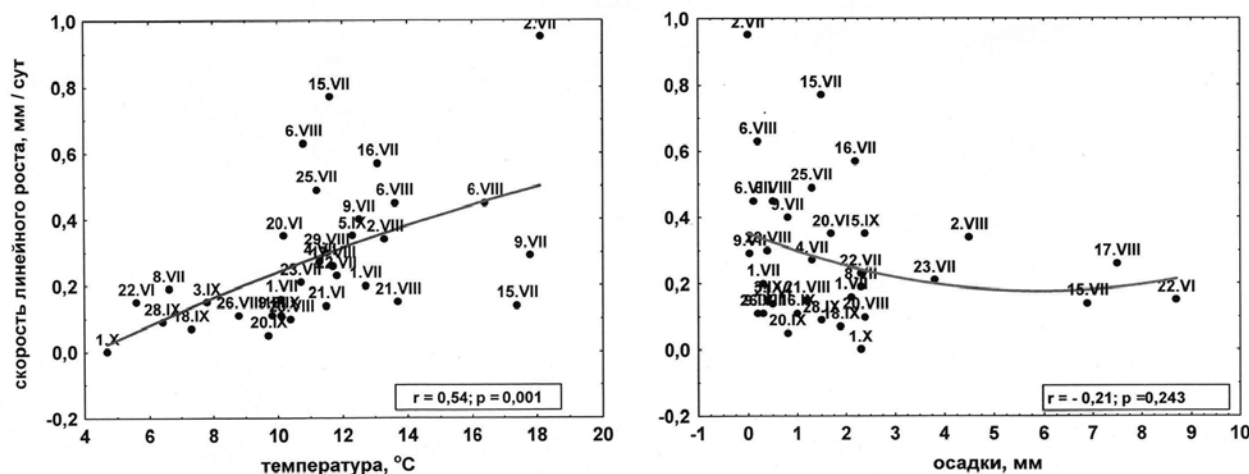


Рис. 2. Зависимость скорости линейного роста ($n = 33$, 2009, 2012, 2013 годы) *P. comtune* от температуры воздуха и количества осадков (в просветах крон деревьев)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белкина О. А., Константинова Н. А., Королева Н. Е., Конорева Л. А., Давыдов Д. А., Савченко А. Н., Лихачев А. Ю. Мохообразные // Мохообразные, лишайники, цианопрокариоты окрестностей Пирамиды (Шпицберген): Краткий путеводитель. СПб., 2015. С. 14–16.
2. Корчагин А. А. Определение возраста и длительности жизни мхов и печеночников // Полевая геоботаника. 1960. Т. 2. С. 279–314.
3. 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.
4. Левина В. И. Определение массы ежегодного опада в двух типах соснового леса на Кольском полуострове // Ботанический журнал. 1960. Т. 45. № 8. С. 418–423.
5. Осипов А. Ф., Манова С. О., Бобкова К. С. Запасы и элементный состав растений напочвенного покрова в среднетаежных сосняках послепожарного происхождения (Республика Коми) // Растительные ресурсы. 2014. Т. 50. Вып. 1. С. 3–11.
6. 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.
7. Шпак О. В., Шамова Н. Ю. Первичная продукция мхов в Хибинах (Кольский полуостров) // Растительные ресурсы. 2010. Т. 46. Вып. 2. С. 42–50.
8. Bates J. W. Growth of *Leucobryum glaucum* cushion in a Berkshire oakwood // J. Bryology. 1989. Vol. 15. P. 785–791.
9. Callaghan T. V., Collins N. J., Callaghan C. H. Photosynthesis, growth, and reproduction of *Hylocomium splendens* and *Polytrichum commune* in Swedish Lapland // Oikos. 1978. Vol. 31. P. 73–88.
10. Callaghan T. V., Carlson B. A., Sonesson M., Temesváry A. Between-year variation in climate-related growth of circumpolar populations of the moss *Hylocomium splendens* // Funct. Ecol. 1997. Vol. 11. P. 157–165.
11. 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.
12. Maslova S. P., Dalke I. V., Plusnina S. N., Brosova K. Yu. Structure and functional properties of the orthotropic and the plagiotropic shoots of *Climacium dendroides* and *Polytrichum commune* (Bryophyta) // Arctoa. 2015. Vol. 24. P. 452–458.
13. Morgan D. C., Smith H. Non-photosynthetic responses to light quality // Lange O. L., Nobel P. S., Osmond C. B., H. Ziegler (eds.). Physiological Plant Ecology. Springer-Verlag, New York, 1981. P. 109–134.
14. Proctor M. C. F. Physiological Ecology // Shaw A. J., Goffinet B. (eds.). Bryophyte Biology. Cambridge Univ. Press., 2000. P. 225–247.
15. Proctor M. C. F. Why do Polytrichaceae have lamellae? // J. of Bryology. 2005. Vol. 27. P. 221–229.
16. Schofield W. B. Introduction to bryology. Department of Botany. University of British Columbia, 1985. Vol. 24. Physiology. P. 309–329.
17. Skre O., Oechel W. C. Moss functioning in different taiga ecosystems in interior Alaska. I. Seasonal, phenotypic, and drought effects on photosynthesis and response patterns // Oecologia. 1981. Vol. 48. P. 50–59.
18. Sveinbjörnsson B., Oechel W. C. The effect of temperature preconditioning on the temperature sensitivity of net CO₂ flux in geographically diverse populations of the moss *Polytrichum commune* // Ecology. 1983. Vol. 64. P. 1100–1108.
19. Thomas R. J., Ryder S. H., Gardner M. I., Sheetz J. P., Nichols S. D. Photosynthetic function of leaf lamellae in *Polytrichum commune* // The Bryologist. 1996. Vol. 99. P. 6–11.

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)

GROWTH AND MASS ACCUMULATION OF POLYTRICHUM COMMUNE IN Khibiny MOUNTAINS FOREST BELT

The productivity (linear and weight increments) of *Polytrichum commune* in Khibiny mountains forest belt is estimated. The annual increment in 2013–2016, depending on the habitat, amounted to 30–46 mm/year and to 11–23 mg/year in dry mass. The length and the mass increments are the largest in the forest meadow. The linear and the weight increments during vegetation periods occur simultaneously but at different rates. A period with the ultimate growth rate can occur at any time of the growing season and depends on the temperature regime at the beginning of the vegetation period. It was revealed that the transition to this period was noted after the accumulation of a certain effective temperature sum. A high growth rate of the stem was observed at the air temperature of 11–18 °C and precipitations of 0.5–2.5 mm per day. At the end of August the linear growth of the plant slowed down. The autumn growth processes are connected with the increasing mass increment.

Key words: *Polytrichum commune*, linear increment, weight increment, Khibiny mountains

REFERENCES

1. Belkina O. A., Konstantinova N. A., Koroleva N. E., Konoreva L. A., Davydov D. A., Savchenko A. N., Likhachev A. Yu. Bryophytes [Mokhoobraznye]. *Mokhoobraznye, lishayniki i tsianoprokarioty okrestnostey Piryamydy (Shpitsbergen): Kratkiy putevoditel'*. St. Petersburg, 2015. P. 14–16.
2. Korchagin A. A. Determination of mosses and liverworts' age and duration of life [Opredelenie vozrasta i dlitel'nosti zhizni mkhov i pechenochnikov]. *Polevaya geobotanika*. 1960. Vol. 2. P. 279–314.

3. Kostina V. A., Belkina O. A., Konstantinova N. A. A short overview of environmental conditions [Kratkiy ocherk prirodnnykh usloviy]. *Mokhoobraznye i sosudistyie rasteniya territorii Polyarno-al'piyskogo botanicheskogo sada*. Apatity, KNTs RAN Publ., 2001. P. 8–15.
4. Levina V. I. Determination of the mass of the annual litter in two types of pine forests on Kola Peninsula [Opredelenie massy ezhegodnogo opada v dvukh tipakh osnovnogo lesa na Kol'skom poluostrove]. *Botanicheskii zhurnal*. 1960. Vol. 45. № 8. P. 418–423.
5. Osipov A. F., Manova S. O., Bobkova K. S. Reserves and element composition in ground cover plants in the pine forests of post-fire origin (The Komi Republic) [Zapasy i elementnyy sostav rasteniy napochvennogo pokrova v srednetazhykh sosnyakakh poslepozhar'nogo proiskhozhdeniya (Respublika Komi)]. *Rastitel'nye resursy*. 2014. Vol. 50. Issue 1. P. 3–11.
6. Semko A. P. *Rezhim tepla i vlagi dlya rosta i razvitiya dikorastushchikh i introdutsirovannykh rasteniy v tsentral'noy chasti Kol'skogo poluostrova* [Regime of the warmth and moisture for growth and development of wild and introductory plants in the central part of Kola Peninsula]. Apatity, KNTs AN SSSR Publ., 1989. 30 p.
7. Shpak O. V., Shmakova N. Yu. Some moss species productivity in Khibiny (Kola Peninsula) [Pervichnaya produktiya mkhov v Khibinakh (Kol'skiy poluostrov)]. *Rastitel'nye resursy*. 2010. Vol. 46. Issue 2. P. 42–50.
8. Bates J. W. The growth of *Leucobryum glaucum* cushion in a Berkshire oak wood // *J. Bryology*. 1989. Vol. 15. P. 785–791.
9. Callaghan T. V., Collins N. J., Callaghan C. H. Photosynthesis, growth, and reproduction of *Hylocomium splendens* and *Polytrichum commune* in Swedish Lapland // *Oikos*. 1978. Vol. 31. P. 73–88.
10. Callaghan T. V., Carlson B. A., Sonesson M., Temesvary A. Between-year variation in climate-related growth of circumpolar populations of the moss *Hylocomium splendens* // *Funct. Ecol.* 1997. Vol. 11. P. 157–165.
11. 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.
12. Maslova S. P., Dalke I. V., Plusnina S. N., Brosova K. Yu. The structure and functional properties of orthotropic and plagiotropic shoots of *Climacium dendroides* and *Polytrichum commune* (Bryophyta) // *Arctoa*. 2015. Vol. 24. P. 452–458.
13. Morgan D. C., Smith H. Non-photosynthetic responses to light quality // Lange O. L., Nobel P. S., Osmond C. B., Ziegler H. (eds.). *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, New York, 1981. P. 109–134.
14. Proctor M. C. F. *Physiological Ecology* // Shaw A. J., Goffinet B. (eds.). *Bryophyte Biology*. Cambridge Univ. Press., 2000. P. 225–247.
15. Proctor M. C. F. Why do Polytrichaceae have lamellae? // *J. of Bryology*. 2005. Vol. 27. P. 221–229.
16. Schofield W. B. *Introduction to bryology*. Department of Botany. University of British Columbia, 1985. Vol. 24. *Physiology*. P. 309–329.
17. Skre O., Oechel W. C. Moss functioning in different taiga ecosystems in interior Alaska. I. Seasonal, phenotypic, and drought effects on photosynthesis and response patterns // *Oecologia*. 1981. Vol. 48. P. 50–59.
18. Sveinbjörnsson B., Oechel W. C. The effect of temperature preconditioning on the temperature sensitivity of net CO₂ flux in geographically diverse populations of the moss *Polytrichum commune* // *Ecology*. 1983. Vol. 64. P. 1100–1108.
19. Thomas R. J., Ryder S. H., Gardner M. L., Sheetz J. P., Nichols S. D. Photosynthetic function of leaf lamellae in *Polytrichum commune* // *The Bryologist*. 1996. Vol. 99. P. 6–11.

Поступила в редакцию 21.04.2017