

УДК: 551.0 + 556.56

ЛИНЕЙНЫЙ ПРИРОСТ И ПРОДУКЦИЯ СФАГНОВЫХ МХОВ В СРЕДНЕЙ ТАЙГЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

*Косых Н.П.¹⁾, Коронатова Н.Г.¹⁾, Лапшина Е.Д.²⁾, Филиппова Н.В.²⁾,
Вишнякова Е.К.¹⁾, Степанова В.А.¹⁾*

¹⁾ ФГБУН Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск

²⁾ Югорский государственный университет

npkosykh@mail.ru

Приведены данные линейного прироста 3 видов мхов в средней тайге Западной Сибири, полученные за последние 3 года. Линейные приросты S. fuscum и S. magellanicum, растущих на повышенных элементах болотного микрорельефа, имеют сходную динамику, как по годам, так и по ключевым участкам, и зависят от годовой и летней суммы осадков. Средняя скорость прироста этих видов варьировала от 0.05 до 0.25 мм/день в зависимости от года исследования и ключевого участка. Прирост мочажинного вида S. balticum на 30% больше, чем линейный прирост мхов повышенных элементов микрорельефа, и имеет 2 пика – весенний и летний. Максимальная скорость прироста S. balticum приходится на летний период и составляет 0.55 мм/день, при средней скорости – 0.23 мм в день. Первичная продукция S. fuscum была выше продукции S. magellanicum, при этом продукция обоих видов различалась по годам и между ключевыми участками. Продукция S. magellanicum была наибольшей на западе региона, постепенно снижаясь к востоку.

Ключевые слова: линейный прирост, чистая первичная продукция, скорость линейного прироста, сфагновые мхи, средняя тайга, Западная Сибирь.

Цитирование: Косых Н.П., Коронатова Н.Г., Лапшина Е.Д., Филиппова Н.В., Вишнякова Е.К., Степанова В.А. 2017. Линейный прирост и продукция сфагновых мхов в средней тайге Западной Сибири // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. Т. 8. № 1 (15). С. 3-13.

ВВЕДЕНИЕ

Западно-Сибирские торфяники занимают площадь около 600 000 км² и содержат 70.2 Пг углерода, что составляет до 26% всего наземного запаса углерода, накопленного с времени последнего оледенения [Smith et al., 2004]. Наибольшие площади сфагновых торфяных болот сосредоточены в средней тайге Западной Сибири, где они занимают 34% территории [Лисс и др., 2001], а в отдельных районах заболоченность достигает 80% [Васильев, Перегон, 2003]. Эдификаторы и торфообразователи верховых болот – сфагновые мхи, являются основными продуцентами болотных экосистем, и выявление зависимости их роста и продуктивности от факторов среды является актуальной задачей в рамках общей проблемы изучения отклика биоты на изменение климата.

В течение последних 30 лет появился ряд статей, посвящённых изучению линейного прироста и чистой первичной продукции сфагновых мхов в болотах Северной Европы, Канады и США, также проведены и описаны лабораторные эксперименты, моделирующие разные условия произрастания сфагновых мхов. Накопленные данные позволяют прогнозировать поведение сфагновых мхов и выявлять их роль при изменении климата и антропогенной нагрузке [Gunnarsson, 2005]. Известно, что на величину линейного прироста и первичной продукции сфагновых мхов влияют температура воздуха [Asada et al., 2003; Dorrepaal et al., 2003; Gunnarsson et al., 2005; Robroek et al., 2007b; Breeuwer et al., 2008; Grabovik, 2013; Deane-Coe et al., 2015]; сумма осадков [Luken, 1985; Weltzin et al., 2001; Asada et al., 2003; Gunnarsson et al., 2005; Robroek et al., 2007b; Hájek, 2009; Grabovik, 2013], а также частота и сила дождей [Robroek et al., 2007a; Nijp et al., 2015; Krebs et al., 2016], уровень болотных вод (УБВ) [Luken, 1985; Heijmans et al., 2001; Mulligan et al., 2001; Weltzin et al., 2001; Granath et al., 2010], условия освещения [Грабовик, 1994; 1998; Титлянова и др., 2000]. Есть работы, иллюстрирующие роль снежного покрова, который является комплексным фактором, влияющим на температурный режим и условия увлажнения сфагнового ковра, но обычно рассматривается с точки зрения его обогревающего действия [Dorrepaal et al., 2003; Yazaki and Yabe, 2012; Deane-Coe et al.,

2015]. При этом в широком географическом масштабе основными факторами являются – количество поступающей солнечной радиации [Loisel et al., 2012] и/или температура воздуха [Gunnarsson et al., 2005], а на локальном уровне – условия увлажнения. Менее значимыми факторами являются наличие доступных для растений элементов питания и кислотность болотных вод [Грабовик, 1994; 1998; Heijmans et al., 2001; Wieder et al., 2010]. Видовая принадлежность мхов существенна для линейного прироста и продукции при одинаковых условиях внешней среды [Грабовик, 1994; Титлянова и др., 2000; Breeuwer et al., 2008; Hájek, 2009; Loisel et al., 2012; Grabovik, Nazarova, 2013]. В благоприятных условиях, виды, принадлежащие секции *Cuspidata*, растут быстрее и более продуктивны по сравнению с видами секции *Acutifolia* [Gunnarsson et al., 2005; Bengtsson et al., 2016].

Для измерения линейного прироста в большинстве исследований применялся метод коленчатой проволоки, предложенный R.S. Clymo (1970), а в последнее время его модификация – метод ёршиков [Heijmans et al., 2001; Dorgerpaal et al., 2003; Breeuwer et al., 2008; Bengtsson et al., 2016]. Реже использовался метод перевязок [Грабовик, 1994; Hájek, 2009; Krebs et al., 2016]. Для определения первичной продукции сфагновых мхов, кроме величины линейного прироста, используются данные сухой массы прироста и плотности сфагновой дернины.

Несмотря на огромную площадь болот и большие запасы торфа на территории Западной Сибири, для этого региона имеется очень мало данных о линейном приросте и продуктивности сфагновых мхов и закономерностях их динамики. Цель настоящего исследования заключается в оценке величины и динамики линейного прироста и чистой первичной продукции трех наиболее широко распространенных видов сфагновых мхов (*Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. magellanicum* Brid., *S. balticum* (Russ.) Russ. ex C.Jens.) в подзоне средней тайги Западной Сибири в зависимости от температуры воздуха и условий увлажнения.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В средней тайге Западной Сибири на типичных олиготрофных грядово-мочажинных выпуклых болотных массивах были выбраны 5 ключевых участков между 59 – 62° с.ш. и 63 – 77° в.д. (рис. 1).

Приросты мхов определяли на повышенных элементах микрорельефа верховых болот, к которым относятся рямы и гряды, и на пониженных элементах микрорельефа, к которым относятся обводненные мочажины. Гряды и мочажины входят в состав грядово-мочажинных, грядово-озерковых и грядово-мочажинно-озерковых комплексов. Растительность рямов и гряд представлена сосново-кустарничково-сфагновыми сообществами с доминированием *S. fuscum* в моховом ярусе. На низких кочках и по склонам гряд поселяется *S. magellanicum*, его проективное покрытие составляет в среднем около 10%. В мочажинах развиты осоково-сфагновые сообщества с участием *Carex limosa*, *Scheuchzeria palustris*, *Eriophorum russeolum* в травяном ярусе и господством *Sphagnum balticum* моховом покрове.

Первые три участка, «Кондинские озёра», «Мухрино» и «Нижневартовск», были выбраны на одной широте в западном, центральном и восточном секторе подзоны средней тайги в направлении возрастания континентальности климата. Еще два ключевых участка расположены в южной и северной частях среднетаёжной подзоны: более южный ключевой участок «Кытнелор» был выбран на территории Юганского заповедника, а участок «Когалым» в Сургутском Полесье расположен севернее остальных.

На каждом ключевом участке в типичных растительных сообществах с доминированием в моховом покрове *Sphagnum fuscum* и *S. magellanicum* заложены по 4 учётные площадки, размером 50 x 50 см, на которых выполнялись описания растительности и измерения уровня болотных вод (УБВ) в начале и в конце вегетационного сезона в течение двух лет (2013-2014). На 2-х участках в Мухрино и Когалыме наблюдения были продолжены также в 2015 году.

Линейный прирост мхов повышенных элементов микрорельефа, которые растут плотной дерниной вертикально вверх, оценивался по обрастанию трёх-четырёх меток – «ёршиков» на каждой учётной площадке. Метод «ёршиков» заключается в том, что в моховой ковёр устанавливают металлическую проволоку со щетиной в нижней части, которая, расправляясь в моховой дернине, надёжно фиксирует метку. Высота метки над поверхностью мха составляла 100 мм. Расстояние между поверхностью мха и концом метки уменьшалось по мере роста мха. Линейный прирост определяли как разность между 100 мм и высотой метки над моховым покровом (мм).

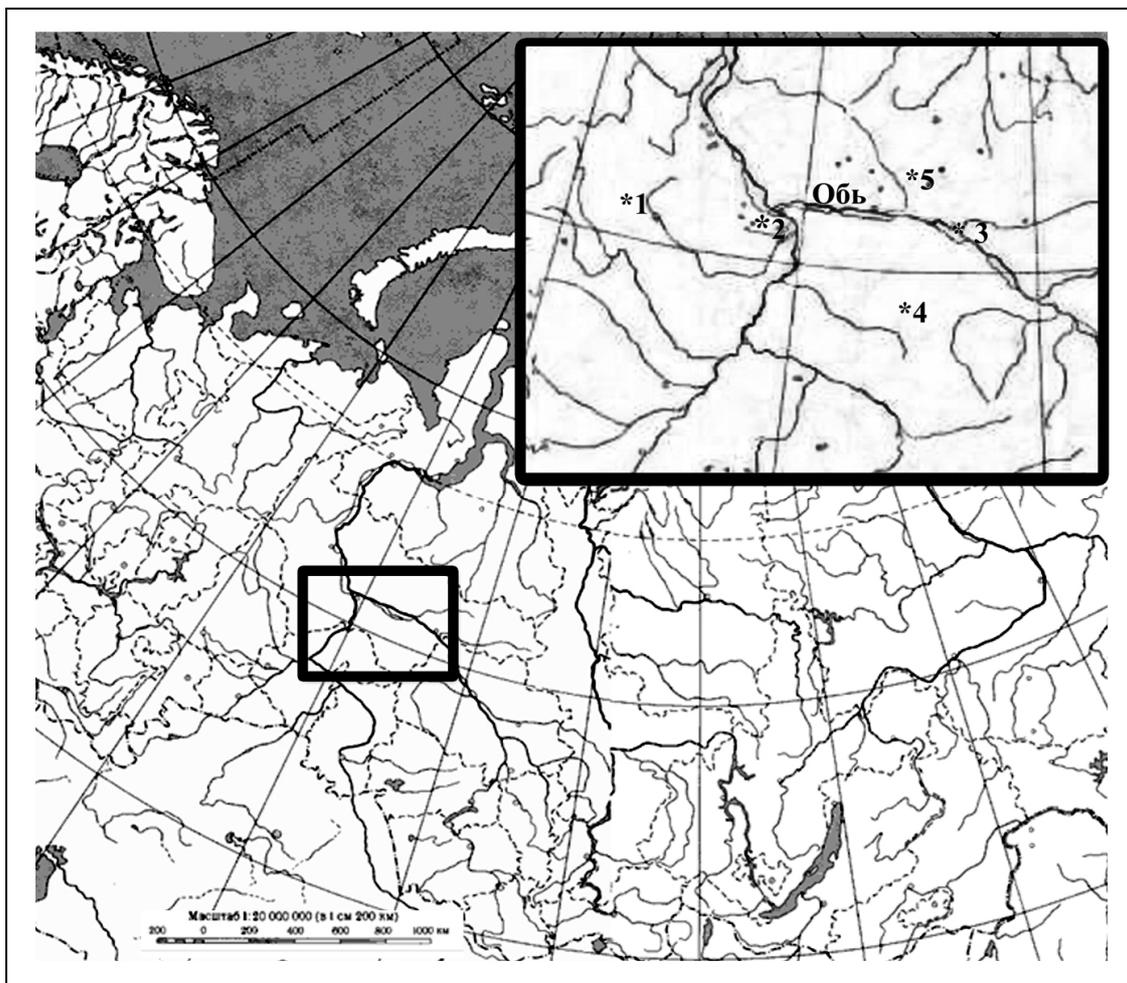


Рис. 1. Расположение ключевых участков: 1 – Природный парк «Кондинские озера» (Конд): 60,85° N – 63,52° E; 2 – Мухрино (Мухр): 60,89° N – 68,67° E; 3 – Нижневартовск (НВ): 60,92° N – 76,81° E; 4 – Кытнелор (Кытн): 59,51° N – 74,81° E; 5 – Когалым (Ког): 62,23° N – 74,13° E

Мочажинные мхи располагаются рыхлой дерниной, их стебли часто растут наклонно в зависимости от изменения УБВ, что не позволяет закрепить метки – «ёршики» и получить надёжные результаты линейного прироста. Поэтому для мочажинных мхов применялся метод «индивидуальных» меток [Kosykh et al., 2008], который позволяет фиксировать линейный прирост вне зависимости от направления роста мхов. Он заключается в том, что на одном конце металлической проволоки длиной 20-30 см, делают кольцо диаметром 10-15 мм, продевают в него стебель мха, и закрепляют метку под апикальной верхушкой (капитулой), осторожно скручивая проволоку. При этом металлическое кольцо сужается до 3-5 мм и не может перемещаться вдоль стебля мха за счёт латерально расположенных ветвей, и в то же время не пережимает стебель. На другом конце проволоки прикреплен бирка из фольги, которая помогает отыскать метку. После отрастания, длина стебля от кольца до места под капитулой считается линейным приростом данного вида мочажинных мхов.

Метод «индивидуальных» меток является модификацией метода «перевязок» [Бегак, 1928], который позволяет измерять длину приросшей части, зафиксированной на самом растении в отличие от метода «ёршиков», когда металлическая проволока не фиксируется непосредственно на растении, но вокруг которой идёт вертикальный рост мхов. Опыт применения метода «ёршиков» для мочажинных мхов, вынудил некоторых исследователей делать дополнительные сложные усовершенствования и получать расчётные величины прироста [Asada et al., 2003], либо заявить о непригодности данного метода для измерения прироста любых сфагновых мхов [Siegenthaler et al., 2014], что представляется нам ошибочным. Применение разных методик оценки линейного прироста сфагновых мхов повышенных и пониженных элементов микрорельефа является целесообразным в связи с разным характером их роста, плотностью дернины и УБВ. Bengtsson et al. (2016) в своей работе убедительно продемонстрировали эффективность такого подхода.

Метки были установлены в конце мая – начале июня, число «ёршиков» и «индивидуальных» меток для каждого вида на каждом ключевом участке варьировало от 9 до 15. В конце сентября – начале октября измеряли линейный прирост и производили отбор кернов мха площадью 1 дм² и глубиной до 10 см возле каждой учётной площадки. Керны разбирали на две фракции: апикальные верхушки и верхние 3 см стеблей сфагновых мхов. Затем фракции высушивались до воздушно-сухого состояния при температуре 60°С. Первичная продукция рассчитывалась как произведение годового линейного прироста (мм) на вес 1 мм стеблей мхов, взятых с площадки 1 дм² и выраженных в граммах.

Прирост мочажинного мха – *Sphagnum balticum* измеряли только на одном ключевом участке «Мухрино». Для выявления динамики линейного прироста *S. balticum* измерения проводили 5 раз в течение вегетационного сезона 2015 года методом «индивидуальных меток». Поскольку метки были установлены, когда мхи уже тронулись в рост, ранневесенний прирост 2015 года определяли по морфологическим признакам: светло-зеленой молодой части стебля, сформировавшегося выше места расположения капитулы прошлого года, которое определяется по сгущению стеблевых листьев и утолщению стебля [Лапшина и Мульдьяров, 1971].

Таблица 1. Значения температуры воздуха и суммы осадков в период исследования

Ключевой участок	Год	Средняя температура		Сумма осадков	
		годовая	летняя*	за год	за лето*
Кондинские озера	2013	-0.90	13.4	450	167
	2014	-1.68	12.0	532	281
Мухрино	2013	-0.53	14.2	639	300
	2014	1.65	13.0	690	360
	2015	н.д.	13.3	н.д.	468
Когалым	2013	-2.42	13.6	515	200
	2014	-2.64	12.0	512	271
	2015	н.д.	13.2	н.д.	467
Кытнелор+ Нижневартонск	2013	-0.95	14.1	468	152
	2014	-1.24	12.5	501	301

Примечание: * – период с начала июня по конец сентября, н.д. – нет данных

Метеорологические данные для ключевых участков приведены в таблице 1 (использованы данные сайта gr5.ru). Судя по средним значениям годовой и летней температуры воздуха, 2014 г. был холоднее, чем 2013 г. Самая низкая среднегодовая температура воздуха была на ключевом участке «Когалым», расположенном севернее остальных на 1.5-2.0 градуса широты. В то же время в 2014 г. выпало больше осадков по сравнению с 2013 г., особенно в летний период, а их максимальное количество за летний период было зарегистрировано в 2015 году. Сумма осадков на ключевом участке «Мухрино», расположенном на левобережной террасе в долине р. Иртыш, была значительно выше по сравнению с остальными ключевыми участками. 2014 год характеризовался очень влажной весной и сухими летом и осенью, в 2015 г. повышенная сумма осадков была весной и летом, осенью также было достаточно влажно.

Статистическую обработку полученных данных проводили в программах Statistica V8.0 и Microsoft Office Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Линейный прирост

В средней тайге Западной Сибири за 3 года наблюдения средний линейный прирост *S. fuscum* на всех ключевых участках составил $15,7 \pm 1,7$ мм в год. Среднее минимальное значение было равно $6,7 \pm 1,0$ мм в год (Кондинские озёра в 2013 г.), а среднее максимальное – $24,3 \pm 2,7$ и $25,0 \pm 2,3$ мм в год (Мухрино в 2014 и 2015 гг., соответственно) (рис. 2А). Линейный прирост *S. magellanicum* составил в среднем $16,8 \pm 2,0$ мм в год (рис. 2Б), при этом минимум и максимум были отмечены на тех же болотах и в то же время, что и для *S. fuscum*. Согласно обобщающим работам Loisel et al. (2012), которые проанализировали данные многих авторов, работающих на болотах Северной Европы и Северной Америки, средний прирост *S. fuscum* и *S. magellanicum* составляет 12 и 16-17 мм в год, соответственно. То есть, полученные нами данные для *S. magellanicum* соответствуют мировым, а прирост *S. fuscum* оказался на 3-4 мм выше.

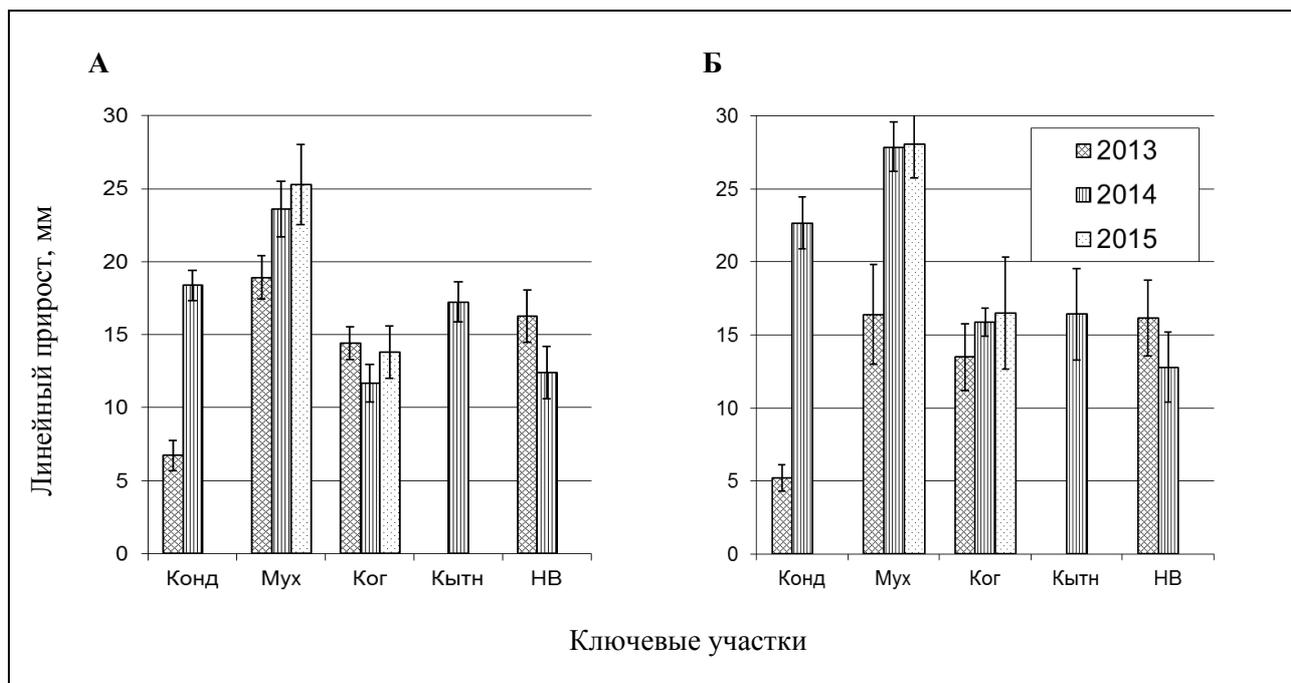


Рис. 2. Динамика линейного прироста мхов, мм: А – *S. fuscum*, Б – *S. magellanicum*. Здесь и далее данные представлены в виде средней арифметической с доверительными интервалами.

Линейный прирост *S. balticum* был на 30-40% выше, чем рост мхов повышенных элементов микрорельефа и составил 35 ± 2 мм в год.

Наибольший разброс значений линейного прироста наблюдался на самом западном участке – «Кондинские озёра», где линейный прирост у *S. fuscum* и *S. magellanicum* в 2014 г. по сравнению с 2013 г. увеличился в 3-4 раза. На остальных ключевых участках прирост менялся по годам на 4-10%. На северном участке «Когалым» происходит снижение прироста мхов. По литературным данным линейный прирост *S. fuscum* может варьировать от 7 до 31 мм в год в Северной Америке и Канаде [Rocheffort., 2002; Moore, 1989; Rocheffort et al., 1990; Waddington et al., 2003; Asada et al., 2003]. В Северной Европе рост *S. fuscum* составляет 5-20 мм в год, а *S. magellanicum* 10-30 мм в год [Grabovik, 1995; Heijmans et al., 2001; Laiho et al., 2011; Bengtsson et al., 2016]. Таким образом, существенный разброс величин прироста повсеместно характерен для сфагновых мхов, и полученные нами данные в целом соответствуют мировым.

Обращает на себя внимание, что общая динамика изменения приростов на разных болотах, а также на одних и тех же болотах в разные годы, сходна для обоих видов. Очевидно, это может быть вызвано внешними факторами, существенно варьирующими год от года и одинаковыми для всех фитоценозов в данный момент времени. Для выявления причин, влияющих на величину линейного прироста сфагновых мхов, были проанализированы факторы: уровень болотных вод, среднегодовая температура воздуха, средняя температура воздуха летом (с начала июня по конец сентября), годовая сумма осадков, сумма осадков за лето (с начала июня по конец сентября). Была выявлена зависимость величины линейного прироста от годовой суммы осадков (рис. 3): коэффициент корреляции составил 0.55 для *S. fuscum* и 0.52 для *S. magellanicum* при высоком значении уровня значимости ($P = 0.00001$). Установлена также статистически значимая зависимость величины прироста от суммы летних осадков (рис. 4), которая оказалась ниже, чем от годовых осадков.

Мы полагаем, что увеличение прироста происходит при возрастании суммы летних осадков до 350-400 мм, а дальнейшее увеличение суммы осадков приводит к замедлению роста мхов. Замедление роста может происходить у мочажинных мхов в связи с их затоплением, что маловероятно для мхов, растущих на кочках, которые никогда не бывают сильно переувлажнены. Видимо, замедление роста *S. fuscum* и *S. magellanicum* в данном случае может быть объяснено увеличением числа облачных дней: известно, что дождь приводит к снижению поглощения углерода болотным фитоценозом в течение 1-1,5 суток после него в связи с изменением светового потока и давления пара (Nijp et al., 2015). Мы полагаем, что более высокая значимость годовых осадков для роста сфагновых мхов обусловлена поступлением влаги весной во время снеготаяния, когда наблюдается максимум роста мхов, и в то же время обеспечение снеговой влагой не связано с повышенной облачностью.

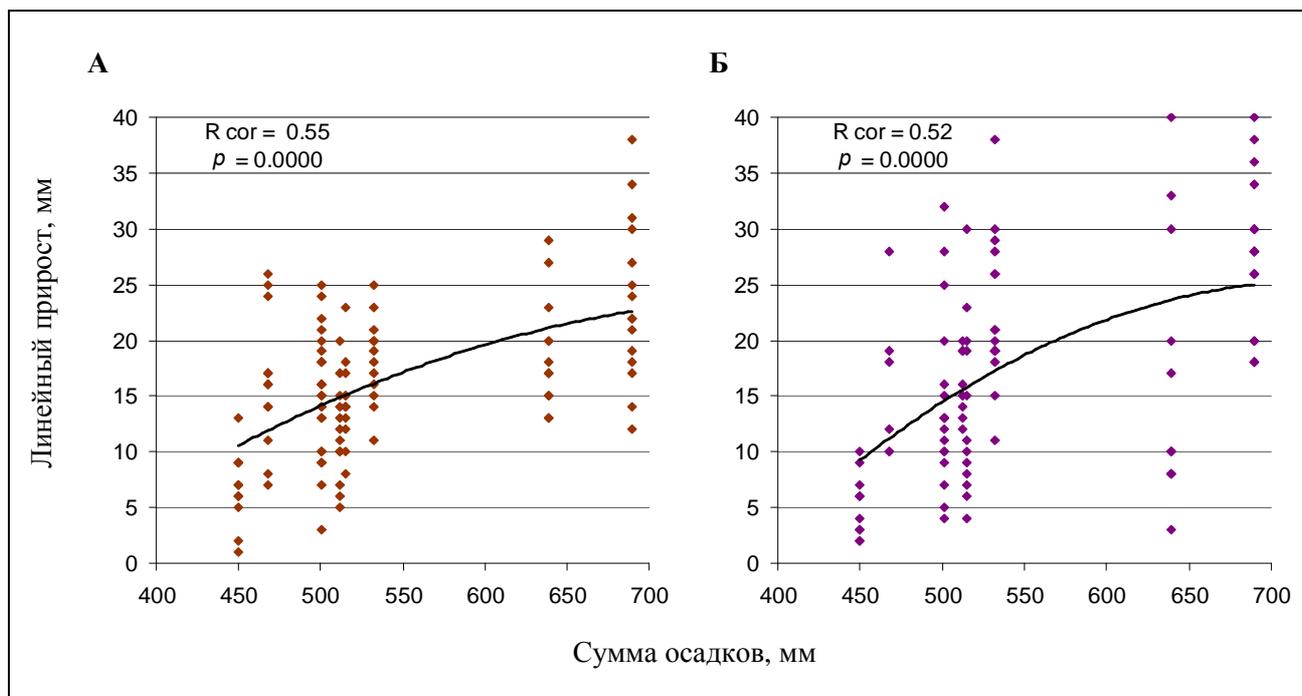


Рис. 3. Корреляция линейного прироста мхов и годовых осадков: А – *S. fuscum*, Б – *S. magellanicum*.

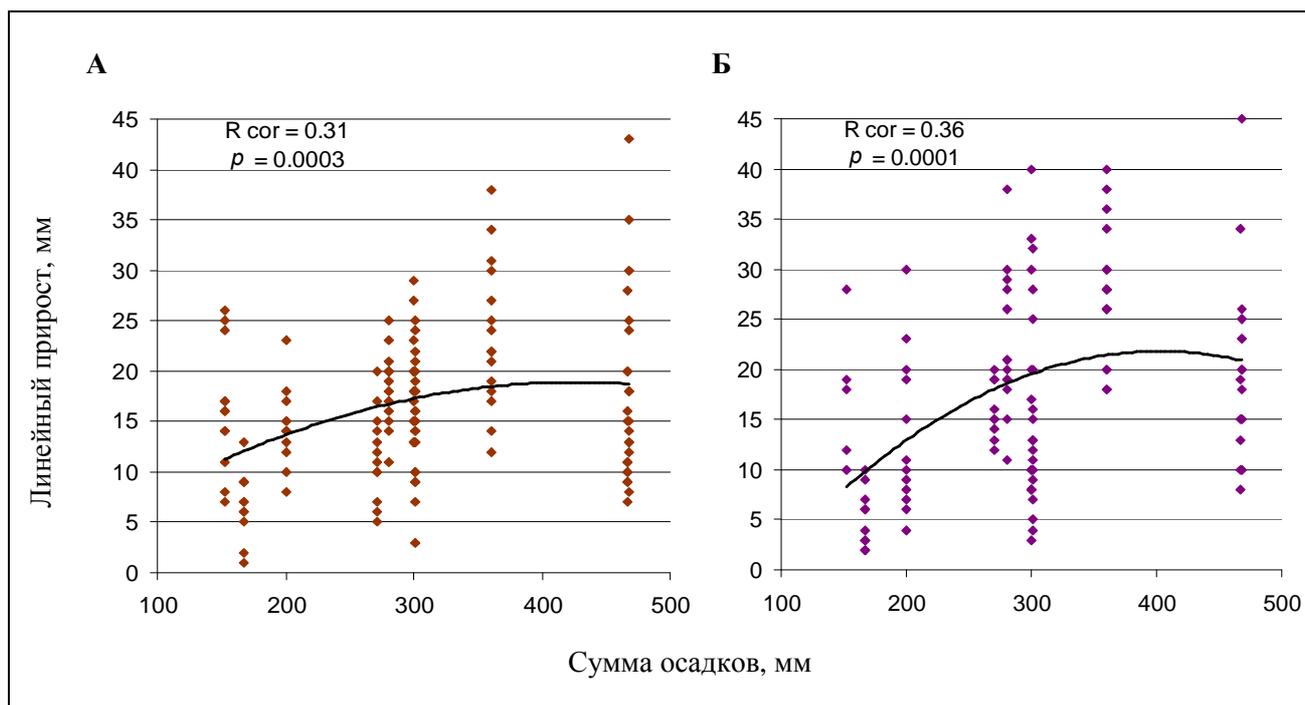


Рис. 4. Корреляция прироста и летних осадков: А – *S. fuscum*, Б – *S. magellanicum*.

Нами не установлена связь линейного прироста мхов с УБВ и средними значениями температур года и летнего периода. В исследованиях других авторов роль УБВ была неоднозначна: связь УБВ с приростом и продукцией прослеживалась не для всех видов, не всегда подтверждалась статистическим анализом или вовсе отсутствовала [Mulligan, Gignac, 2001; Weltzin et al., 2001; Robroek et al., 20076; Robroek et al., 2009; Granath et al., 2010]. В то же время значимые зависимости продукционных характеристик сфагновых мхов от УБВ были установлены в лабораторных экспериментах и на отдельных болотах, где остальные факторы оставались относительно постоянными. Полагаем, что на региональном уровне, варьирование других факторов среды становится более значимым и маскирует роль УБВ. С другой стороны, есть работы, иллюстрирующие связь продуктивности мхов с температурой, которая выявляется в широком географическом

масштабе [Gunnarsson, 2005] или в лабораторных экспериментах, где разница между заданными температурными условиями составляла 3-4°C [Robroek et al., 2007б; Breeuwer et al., 2008]. В нашем случае исследование проводилось в пределах одной среднетаёжной подзоны, где разница между средними температурами на болотах была меньше (см. табл. 1). Поэтому на региональном уровне более существенное значение для роста сфагновых мхов приобретают осадки.

Скорость и динамика прироста

Скорость линейного прироста мхов изменялась от 0.05 до 0.25 мм/день для обоих видов с максимумом на болоте «Мухрино» (рис. 5). Схожие значения были получены для *S. fuscum* на болотах Канады – до 0.2 мм в день [Asada et al., 2003], а в горах Чехии – до 0.1 мм в день для обоих видов [Hajek, 2009].

В среднем величина скорости линейного прироста для *S. balticum* была 0,23 мм/день, но в течение сезона значительно отклоняется от средней величины. В 2015 году ранняя весна привела к быстрому и продолжительному росту мочажинного мха *S. balticum* с двумя пиками в течение сезона. С. Грабовик отмечает, что для болот Карелии, которые находятся почти на той же широте (61,80°N 33,58°E), средний многолетний прирост этого же вида составил 16,3±0,9 мм [Grabovik et al., 2013], что меньше, чем на болотах средней тайги Западной Сибири. Автором прирост измерялся в течение двух десятилетий методом «перевязок», и показал линейный рост от 8 до 65 мм в год [Грабовик, 1994; Grabovik et al., 2013]. В нашем исследовании климатические условия 2015 года оказались наиболее благоприятными для роста мочажинных мхов в условиях средней тайги Западной Сибири и обеспечили максимальный прирост.

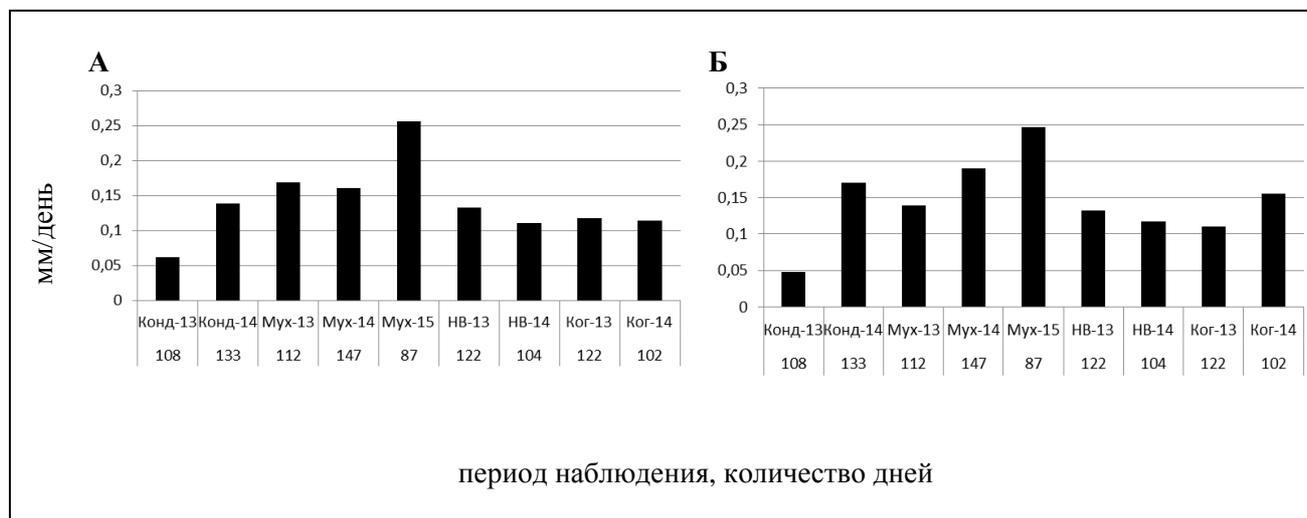


Рис. 5. Изменение скорости прироста мхов, мм/день: А – *S. fuscum*, Б – *S. magellanicum*.

Проследив динамику линейного прироста *S. balticum* на ключевом участке «Мухрино» можно отметить 2 пика роста (табл. 2). Несмотря на малое количество выпавших осадков в мае, первый пик пришелся на весну, влаги оказалось достаточно за счет растаявшего снега. Несмотря на теплую погоду и большое количество осадков, в июне мхи снизили скорость своего роста. В июле произошел второй пик прироста. Как отмечает Laine et al. [2011] в Финляндии (64,75°N 24,70°E) вклад летнего прироста *S. balticum* составляет 75% от годового. В периоды максимального роста скорость прироста достигла значительной величины 0,4-0,5 мм в день, в период покоя скорость снижалась до 0,1-0,18 мм в день, осенью скорость роста становится минимальной, опускаясь до 0,01 мм в день.

А.И. Максимов [1991] отмечает, что в условиях Карелии мхи обеспечены водой в достаточном для роста количестве только весной и осенью, за исключением экстремальных лет. Этим обусловлен наиболее интенсивный рост мхов весной и замедление, а иногда и временное прекращение летом. Осенью обычно происходит некоторое увеличение скорости роста сфагновых мхов. Осенний прирост наиболее выражен у мочажинных и ковровых видов и почти отсутствует у кочковых [Максимов, 1991].

Из таблицы 2 видно, что в течение весны и всего лета скорость прироста была высокой при низком стоянии УБВ и падала при подъёме УБВ к поверхности. Полагаем, что при подъёме УБВ *S. balticum* страдал от затопления. Изучение физиологии сфагновых мхов показало, что интенсивность

фотосинтеза увеличивается при увеличении влажности тканей до определённого предела, после которого падает [Schipperges and Rydin, 1998].

Таблица 2. Линейный прирост *S. balticum* в олиготрофных мочажинах ключевого участка «Мухрино»

	01мая-01июня	02июнь-07июля	8июля-01августа	02августа-27августа	28августа-19сентября
Прирост, мм	12.7*	6.20	12.90	2.81	0.1
Прирост, % от общего	36.6	17.9	37.1	8.1	0.3
УБВ, мм	-89	+13	-19	-2	-20
Кол-во осадков, мм	12	124	195	80	43
T, °C	11.8	14,0	10,0	10,0	0,9

Примечание: УБВ (-) под поверхностью мха и (+) над поверхностью мха; *прирост определялся визуально, по морфологическим признакам.

Первичная продукция

Величина линейного прироста и плотность моховой дернины определяют значение первичной продукции мхов. Продукция *S. fuscum* изменялась от 1.5 до 4.0 г/дм² за сезон и значительно различалась по годам, причём на крайних западном и восточном ключевых участках значения по годам отличались в 2.0-2.5 раза (рис. 6А). Максимум отмечен на болоте Мухрино – в долине реки Иртыш в районе слияния ее с рекой Обь. Первичная продукция *S. magellanicum* варьировала от 0.5 до 2.1 г/дм² за сезон, существенные различия по годам зафиксированы только на болоте Мухрино (рис. 6Б). Продукция этого вида была наибольшей на западе региона – на ключевых участках «Кондинские озёра» и «Мухрино», и постепенно снижалась к востоку. Первичная продукция *S. fuscum* была выше, чем продукция *S. magellanicum*, несмотря на то, что линейный прирост *S. magellanicum* часто был таким же или выше, чем прирост *S. fuscum* (см. рис 2).

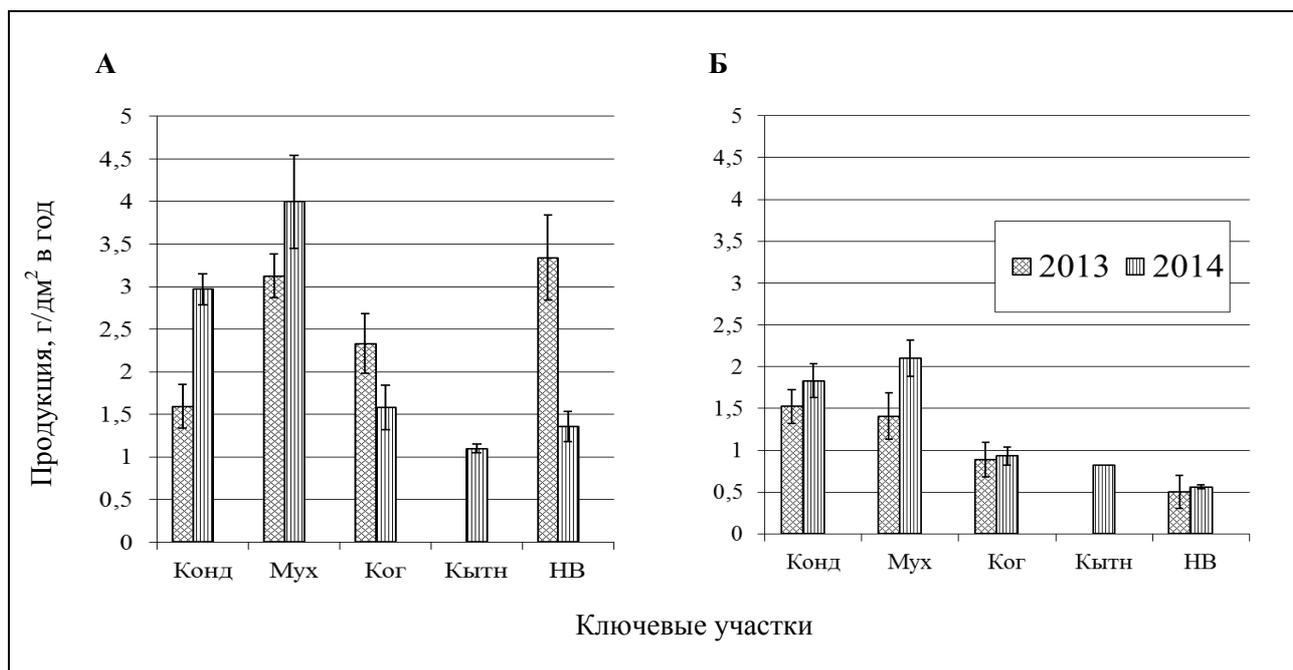


Рис. 6. Продукция мхов, г/дм² в год: А – *S. fuscum*, Б – *S. magellanicum*.

Эти результаты в целом согласуются с имеющимися в литературе данными [Crigal, 1985; Thormann and Bayley, 1997; Wallen et al., 1988; Wieder and Landg, 1983; Базилович, 1983; Титлянова и др., 2000], за исключением того, что в мировом масштабе продукция *S. magellanicum* несколько превышает продукцию *S. fuscum* [Gunnarsson, 2005]. Полагаем, что меньшее количество осадков в Западной Сибири, по сравнению с верховыми болотами Северной Европы и Северной Америки, угнетает рост *S. magellanicum*, который чувствителен к условиям увлажнения [Schipperges, Rydin, 1998; Mulligan, Gignac, 2001; Robroek et al., 2007b].

Для *S. fuscum* была выявлена значимая функциональная связь линейного прироста с чистой первичной продукцией (рис. 7А). Корреляция между линейным приростом и продукцией для вида

S. magellanicum была ниже и статистически не значима (рис. 7б). Оптимум для максимального развития сфагновых мхов находится в центральной части средней тайги.

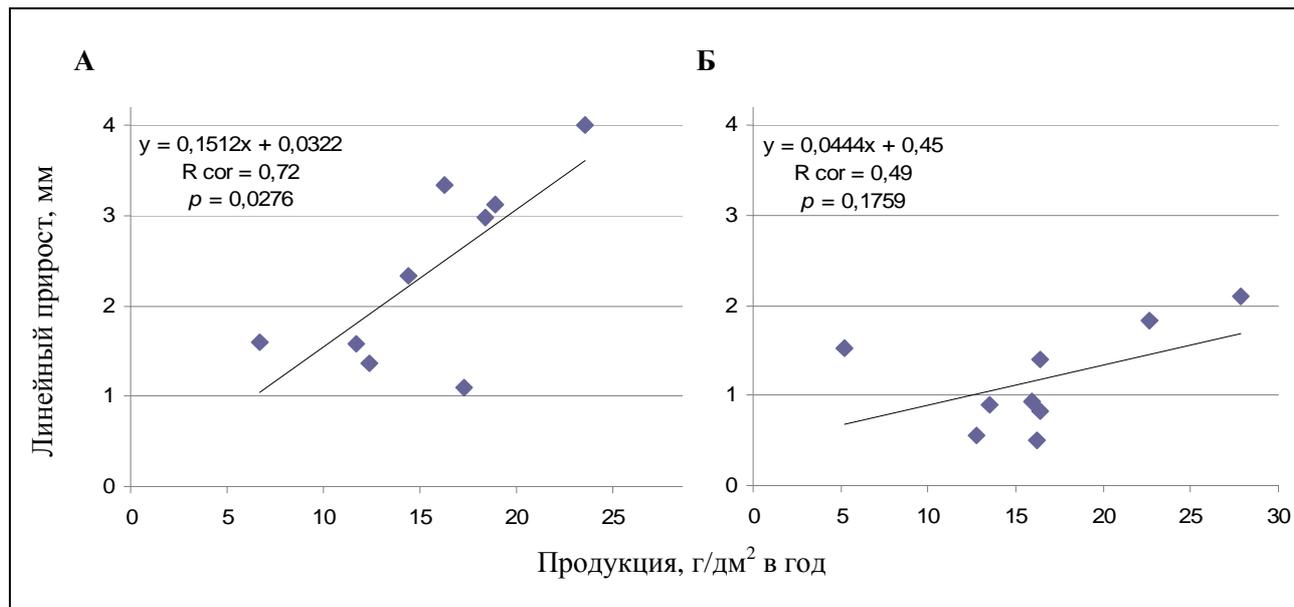


Рис. 7. Связь линейного прироста и продукции мхов: А – *S. fuscum*, Б – *S. magellanicum*

Таким образом, линейные приросты *S. fuscum* и *S. magellanicum* зависят от годовой и летней суммы осадков средней тайги Западной Сибири. Они оказались наибольшими на ключевом участке «Мухрино», где за время исследования (в 2013-2015 гг.) выпало максимальное количество осадков. Сумма годовых осадков более значима для величины прироста, чем сумма летних осадков. Прирост мочажинного вида *S. balticum* на ключевом участке «Мухрино» на 30% больше, чем линейный прирост мхов повышенных (экосистем) элементов микрорельефа. Скорость прироста данного вида в течение вегетационного сезона увеличивалась при снижении УБВ и снижалась при повышении УБВ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и правительства Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (№14-05-00775, № 15-44-00091).

ЛИТЕРАТУРА

- Базилевич Н. И. 1993. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука. 295 с.
- Бегак Д.А. 1928. Прирост Торфяника «Галицкий мох» // Труды Научно-исслед. Торфян. Инст. Вып. 1.
- Васильев С.В., Перегон А.М. 2003. Среднемасштабное ландшафтное картографирование болотных и заболоченных территорий (на примере Васюганского болотного комплекса) // Вестник ТГУ. №7. С. 38-48.
- Грабовик С.И. 1994. Влияние климатических условий на линейный прирост сфагновых мхов в Южной Карелии // Ботанический журнал. Т. 79. № 4. С. 81-86.
- Грабовик С.И. 2000. Динамика годичного прироста у некоторых видов *Sphagnum* L. в различных комплексах болот Южной Карелии // Растительные ресурсы. Вып. 2. С. 62-68.
- Грабовик С.И. 1998. Экологические особенности размножения сфагновых мхов // Ботанический журнал. Т. 83. № 4. С. 92-96.
- Косых Н.П., Коронатова Н.Г. 2014. Изменение линейного прироста и продукции двух видов сфагновых мхов по широтному градиенту // Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: Матер-лы IV Междунар. Полевого симп. (Новосибирск, 4-17 августа 2014) / Под ред. А.А. Титляновой, М.И. Дергачевой. Томск: Изд-во ТГУ. С. 186-188.
- Лисс О.Л., Абрамова Л.И., Авертов Н.А., Березина Н.А., Инишева Л.И., Курникова Т.В., Слука З.А., Толпышева Т.Ю., Шведчикова Н.К. 2001. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. Тула: Гриф и К°. С. 584.
- Максимов А.И. 1982. К вопросу о приросте сфагновых мхов // Комплексные исследования растительности болот Карелии / Под ред. В.Д. Лопатина, В.Ф. Юдина. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР. С. 170 -179.
- Мульдьяров Е.Я., Лапшина Е.Д. 1983. Датировка верхних слоев торфяной залежи, используемой для изучения космических аэрозолей // Метеоритные и метеорные исследования. Новосибирск.: Наука, Сибирское отд-ние. С. 75-84.

- Расписание погоды [Электронный ресурс]: банк данных содержит гидрометеорологические данные наблюдений, выполненных на 13600 метеостанциях и поступающих с сервера данных международного обмена (NOAA), США, и автоматической системы передачи данных (АСПД). 2004. Росгидромет, Россия. СПб. URL: <http://tr5.ru>
- Титлянова А.А., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П. 2000. Прирост болотных растений // Сибирский экологический журнал. Т. 5. С. 653-658.
- Taro A., Warner B. G., Banner A. 2003. Growth of mosses in relation to climate factors in a hypermaritime coastal peatland in British Columbia, Canada // *The Bryologist*. V. 106 (4). P. 516-527.
- Bengtsson F., Granath G., Rydin H. 2016. Photosynthesis, growth, and decay traits in *Sphagnum* – a multispecies comparison // *Ecology and Evolution*. Doi: 10.1002/ece3.2119
- Breeuwer A., Heijmans M. M.P.D., Robroek B. J.M., Berendse F. 2008. The effect of temperature on growth and competition between *Sphagnum* species // *Oecologia*. V. 156. P. 155-167. DOI: 10.1007/s00442-008-0963-8.
- Clymo R.S. 1970. The growth of *Sphagnum*: methods of measurement // *Journal of Ecology*. Vol. 58. №1. P. 13-50.
- Crigal D.F. 1985. *Sphagnum* production in forested bogs of northern Minnesota // *Canadian Journal of Botany*. V. 63 (7). P. 1204-1207.
- Kirsten K., Mauritz M., Celis G., Salmon V., Crummer K.G., N. Susan M., Schuur E.A.G. 2015. Experimental Warming Alters productivity and isotopic signatures of tundra mosses // *Ecosystems*. DOI: 10.1007/s10021-015-9884-7.
- Dorrepaal E., Aerts R., Cornelissen J. H.C., Callaghan T.V., Van Logtestijn R.S.P. 2003. Summer warming and increased winter snow cover affect *Sphagnum fuscum* growth, structure and production in a sub-arctic bog // *Global Change Biology*. V. 10. P. 93-104. DOI: 10.1046/j.1529-8817.2003.00718.x
- Genet H., Oberbauer S.F., Colby S.J., Staudhammer C.L., Starr G. 2013. Growth responses of *Sphagnum* hollows to a growing season lengthening manipulation in Alaskan Arctic tundra // *Polar Biology*. V. 36. P. 41-50.
- Grabovik Sv., Nazarova L. 2013. Linear increment of *Sphagnum* mosses on Karelian mires (Russia) // *Arctoa*. Vol. 22. P. 1-4.
- Granath G., Strengbom J., Rydin H. 2010. Rapid ecosystem shifts in peatlands: linking plant physiology and succession // *Ecology*. V. 91 (10). P. 3047-3056.
- Gunnarsson U. 2005. Global patterns of *Sphagnum* productivity // *Journal of Bryology*. V. 27. P. 269-279. DOI: 10.1179/174328205X70029.
- Hájek T. 2009. Habitat and species controls on *Sphagnum* production and decomposition in a mountain raised bog // *Boreal Environment Research*. V. 14. P. 947-958.
- Heijmans M.P.D., Berendse F., Arp W.J., Masselink Ab K., Klees H., De Visser W., Van Breemen N. 2001. Effects of elevated carbon dioxide and increased nitrogen deposition on bog vegetation in the Netherlands // *Journal of Ecology*. V. 89. P. 268-279.
- Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Peregon A.M., and E.K. Parshina. 2008. Net primary production in peatlands of middle taiga region in western Siberia // *Russian Journal of Ecology*. V. 39(7). P. 466-474.
- Krebs M., Gaudig G., Joosten H. 2016. Record growth of *Sphagnum papillosum* in Georgia (Transcaucasus): rain frequency, temperature and microhabitat as key drivers in natural bogs // *Mires and Peat*. V. 18. Article 04. P. 1-16. DOI: 10.19189/MaP.2015.OMB.190.
- Laine A., Eija J., Sanna E., E.Tuittila. 2011. *Sphagnum* growth processes and their interlinks // *Oecologia*. V. 167. P. 1115-1125.
- Loisel J., Gallego-Sala A.V., Yu Z. Global-scale pattern of peatland *Sphagnum* growth driven by photosynthetically active radiation and growing season length // *Biogeosciences*. V. 9. P. 2737-2746. DOI: 10.5194/bg-9-2737-2012.
- Luken J.O. 1985. Zonation of *Sphagnum* mosses: Interactions among shoot growth, growth form, and water balance // *The Bryologist*. V. 88 (4). P. 374-379.
- Mulligan R. C., Gignac L. D. 2001. Bryophyte community structure in a boreal poor fen: reciprocal transplants // *Canadian Journal of Botany*. V. 79. P. 404-411. DOI: 10.1139/cjb-79-4-404
- Nijp J. J., Limpens J., Metselaar K., Peichl M., Nelsson M. B., Van Der Zee Sjoerd E.A.T.M., Berendse F. 2015. Rain events decrease boreal peatland net CO₂ uptake through reduced light availability // *Global Change Biology*. V. 21. P. 2309-2320. DOI: 10.1111/geb.12864
- Laiho R., Ojanen P., Ilomets M., Hajek T., Tuittila E. 2011. Moss production in a boreal, forestry-drained peatland // *Boreal Environment Research*. Helsinki. V. 16. P. 441-449.
- Robroek B.J.M., Limpens J., Breeuwer A., Schouten M. G.C. 2007b. Effects of water level and temperature on performance of four *Sphagnum* mosses // *Plant Ecology*. V. 190. P. 97-107. DOI: 10.1007/s11258-006-9193-5.
- Robroek B.J.M., Limpens J., Breeuwer A., van Ruijven J., Schouten M.G.C. 2007a. Precipitation determines the persistence of hollow *Sphagnum* species on hummocks // *Wetlands*. V. 27 (4). P. 979-986.
- Robroek B.J.M., Schouten M.G.C., Limpens J., Berendse F., Poorter H. 2009. Interactive effects of water table and precipitation on net CO₂ assimilation of three co-occurring *Sphagnum* mosses differing in distribution above the water table // *Global Change Biology*. V. 15. P. 680-691. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2008.01724.x.
- Schipperges B., Rydin H. 1998. Response of photosynthesis of *Sphagnum* species from contrasting microhabitats to tissue water content and repeated desiccation // *New Phytologist*. V. 140. P. 677-684.
- Siegenthaler A., Buttler A., Grosvernier P., Gobat J., Mitchell E. 2014. Discrepancies in growth measurement methods of mosses: an example from two keystone species grown under increased CO₂ and N supply in a restored peatland // *American Journal of Plant Sciences*. V. 5. P. 2354-2371.
- Smith L.C., MacDonald G.M., Velichko A.A., Beilman D.W., Borisova O.K., Frey K.E., Kremenetski K.V., Sheng Y. 2004. Siberian peatlands a net carbon sink and global methane source since the Early Holocene // *Science*. V. 33. P. 353-356.
- Thormann M.N., Bayley S.E. 1997. Aboveground net primary production along a bog–fen–marsh gradient in southern boreal Alberta, Canada // *Ecoscience*. Vol. 4. P. 374-384.
- Tuittila E.S., Vasander H., Laine J. 2003. Successes of re-introduced *Sphagnum* in cut-away peatland // *Boreal Environment Research*. № 8. P. 245-250.
- Waddington J.M., Rochefort L., Campeau S. 2003. *Sphagnum* production and decomposition in a restored cutover peatland // *Wetlands Ecology and Management*. V. 11. P. 85-95.

Wallen B. Falkengren-Grerup U, Malmer N. 1988. Biomass, productivity and relative rate of photosynthesis of *Sphagnum* at different water level on a South Swedish peat bog // *Holarctic ecology*. № 11. P. 70-76.

Weltzin J.F., Harth C., Bridgham S. D., Pastor J., Vonderharr M. 2001. Production and microtopography of bog bryophytes: response to warming and water-table manipulations // *Oecologia*. V. 128. P. 557-565. DOI: 10.1007/s004420100691.

Wieder R. K., Vitt D.H., Burke-Scoli M., Scott K.D., House M., Vile M.A. 2010. Nitrogen and sulphur deposition and the growth of *Sphagnum fuscum* in bogs of the Athabasca Oil Sands Region, Alberta // *Journal of Limnology*. V. 69 (Suppl. 1). P. 161-170. DOI: 10.3274/JL10-69-S1-16.

Wieder R.K., Landg G.E. 1983. Net primary production of the dominant bryophytes in a *Sphagnum*-dominated wetland in West Virginia // *The Bryologist*. Vol. 86. PP. 280-286.

Yazaki T., Yabe K. 2012. Effects of snow-load and shading by vascular plants on the vertical growth of hummocks formed by *Sphagnum papillosum* in a mire of northern Japan // *Plant Ecology*. V. 213. P. 1055-1067. DOI:10.1007/s11258-012-0065-x.

LINEAR GROWTH AND PRODUCTION OF SPHAGNUM MOSSES IN THE MIDDLE TAIGA ZONE OF WEST SIBERIA

Kosykh N.P., Koronatova N.G., Lapshina E.D., Filippova N.V., Vishnyakova E.K., Stepanova V.A.

The data of linear increase of three Sphagnum species in the middle taiga of Western Siberia are presented for the period of the last 3 years. Linear increments of hummock species S. fuscum and S. magellanicum have similar dynamics, both for years and for study sites, and depend on the annual and summer precipitation. The average growth rate of S. fuscum and S. magellanicum ranged from 0.05 to 0.25 mm/day depending on a year and a study site. Linear increment of hollow species S. balticum is 30% higher than the linear growth of hummock species and has 2 peaks: in spring and in summer. The S. balticum growth rate reaches maximum in summer (0.55 mm per day) having an average rate of 0.23 mm per day. Primary production of S. fuscum is higher than that of S. magellanicum and varies for both species from year to year and between study sites. Production of S. magellanicum is highest in the west of the middle taiga decreasing gradually to the east.

Key words: Sphagnum growth, NPP, net primary production, Sphagnum, middle taiga, West Siberia.

Citation: Kosykh N.P., Koronatova N.G., Lapshina E.D., Filippova N.V., Vishnyakova E.K., Stepanova V.A. 2017. Linear growth and production of Sphagnum mosses in the middle taiga zone of West Siberia // *Environmental dynamics and global climate change*. V. 8. No. 1. P. 3-13.

Поступила в редакцию: 30.05.2016
Переработанный вариант: 20.08.2016