

БИОЛОГИЯ
РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ВЛИЯНИЕ МЕТЕОУСЛОВИЙ НА ГОДИЧНЫЙ ПРИРОСТ
HYLOCOMIUM SPLENDENS (HYLOCOMIACEAE, BRYOPHYTA)
В ЛЕСНОМ ПОЯСЕ ХИБИН (МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2021 г. О. В. Ермолаева¹, *, Н. Ю. Шмакова¹

¹Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина Кольского научного центра РАН,
г. Кировск, Россия

*e-mail: olia.ermolik@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.07.2020 г.

После доработки 24.10.2020 г.

Принята к публикации 10.03.2021 г.

Представлены результаты многолетних наблюдений за годичной продукцией (длина и масса прироста) мха *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. в лесном поясе горного массива Хибин. Дана характеристика погодных условий вегетационных периодов в годы исследований. Годичный прирост побега, в среднем, составил 30 мм и 9 мг сухой массы. Более вариабельным показателем оказалась масса прироста (коэффициент вариации – 24%). Самые низкие значения удельного веса годичного прироста (0.24–0.28 мг/мм) отмечены в засушливые годы (количество дней с осадками меньше 50% от продолжительности периода вегетации), а также в годы с низкими ресурсами тепла. Рассчитаны корреляционные связи ростовых процессов с параметрами метеоусловий. Показано, что условия вегетационного периода достоверно влияют лишь на массу годичного прироста. Наиболее тесная связь массы годичного прироста отмечена с комбинацией факторов количество осадков–сумма эффективных температур в течение периода вегетации ($R = 0.87$, $R^2 = 76\%$, $p < 0.01$).

Ключевые слова: *Hylocomium splendens*, длина годичного прироста, масса годичного прироста, метеоусловия вегетационного периода, северная тайга, Хибин

DOI: 10.31857/S0033994621020047

Проблема продуктивности растений в условиях Крайнего Севера остается актуальным направлением исследования в связи с глобальным изменением климата и прогнозом изменения растительности высоких широт [1, 2], где ведущая роль остается за бриофитами. Мхи встречаются повсеместно вплоть до полярных пустынь и являются доминантами и содоминантами многих растительных сообществ; играют значительную роль в накоплении органического вещества и биологическом круговороте веществ экосистем Севера [3]. Благодаря уникальной физиологии и морфологии, они обладают эффективной системой регуляции водного режима, что позволяет им заселять такие местообитания, где сосудистые растения произрастать не способны. Мхи являются исключительно чувствительным компонентом фитоценозов, хорошо отражающим даже небольшие изменения физико-химических условий среды. Их используют в качестве индикаторов состояния среды обитания, в том числе при контроле ее загрязнения [4–9].

Hylocomium splendens (Hedw.) Schimp. — один из распространенных видов листовостебельных мхов в Хибинах, встречается во всех растительных поясах [10]. В Хибинах оценены некоторые аспекты

роста [11–13] и особенности физиологии *H. splendens* [14–16]. Формирование годичной продукции *H. splendens* и факторы, влияющие на этот процесс, исследовались в других географических регионах: в Канаде [17], в лесотундре и северной тайге Центральной Сибири [18, 19], в хвойно-широколиственных лесах Московской обл. [20], в лесоболотных комплексах Томской обл. [21], в темно-хвойных насаждениях южной тайги Западной Сибири [22], в различных типах леса в Приангарье и Красноярском крае [23], в кедровых лесах Ямало-Ненецкого АО [24], в лесостепной зоне Хакасии [25], в Субарктике в целом [26] и др.

Несмотря на значительное число исследований, данных для понимания особенностей ростовых процессов у *H. splendens* недостаточно. Цель настоящего исследования — оценка влияния абиотических факторов на величину годичной продукции (линейный прирост и накопление массы) *H. splendens* в лесных сообществах Хибин.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в 2007, 2009, 2012–2019 гг. на территории Полярно-альпийского бо-

танического сада (ПАБСИ) (горный массив Хибин, 67° с.ш., 33° в.д.) в лесном поясе, где преобладают ельники кустарничково-зеленомошные (с большой примесью березы, главным образом *Betula subarctica*). В составе нижнего яруса доминируют *Vaccinium myrtillus*, среди мхов *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, виды рода *Dicranum* [27]. Сомкнутость крон древостоя колеблется от 0.1–0.2 до 0.4, леса относятся преимущественно к IV–V классам бонитета, высота деревьев – 12–18 м [28].

Климат на исследованной территории определяется широтным положением, близостью незамерзающего Баренцева моря и поступлением теплых атлантических воздушных масс в холодный период года, а также местными условиями, создаваемыми горным рельефом. Характерны резкие колебания температурного режима, повышенная облачность, обилие туманов, большое число дней с сильными ветрами. В районе питомников Ботанического сада средняя годовая температура –0.5 °С, средняя температура самого холодного месяца (февраля) –11.6 °С, самого теплого (июля) 12.5 °С. Годовое количество осадков около 900 мм, из них почти 50% выпадает зимой. Продолжительность бесснежного периода колеблется от 80 до 160 дней, безморозный период длится 2.5–3 месяца, но заморозки на почве возможны в любой день лета. Раз в 3–4 года летом бывают засухи до 2–3 нед. [27].

Объект исследования – мох гилякомиум блестящий *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. (Нулокомиасеае) [29], представитель бокоплодных мхов. Растет на почве и разложившейся древесине. В мохово-лишайниковом ярусе лесных сообществ Хибин он, как правило, не образует моновидовых группировок большой площади, но является доминантом и содоминантом [10]. Образует рыхлые зеленые или желтовато-зеленые дерновинки. Стебель лежачий или восходящий до прямостоячего, почти всегда сформирован этажами, каждый из них соответствует годовому побегу. Годовой побег дуговидно согнутый, внизу без ветвей, с чешуевидными, плотно прижатыми листьями, вверху дважды или трижды перисто разветвленный, с плоско распростертыми ветвями и веточками [30]. Это гигромезофит, довольно чувствительный к условиям обитания и его часто используют в качестве индикатора при изучении влияния факторов среды [6]. Поглощение воды и минеральных веществ происходит всей поверхностью гаметофита (эктогидрильный мох).

Наблюдения и замеры проводили на годичных приростах, которые развивались посередине ответвленной части стебля предыдущего года. Образцы *H. splendens* отбирали в местообитаниях, расположенных в межкрупных пространствах деревьев. Измерение длины и массы побегов по-

следнего года проводили по окончании вегетационного периода. В 2009, 2012–2013 гг. – на маркированных особях (на пробных площадках 50 × 50 см в 2–3-кратной повторности, по 50 штук в каждой), в 2007, 2014–2019 гг. – методом случайной выборки (из куртинок площадью 18 см² в 7-кратной повторности; $n = 100–200$ штук). После измерения длины (в мм), приросты срезали и высушивали в общей навеске, затем рассчитывали средний вес прироста одного побега (в мг).

Измерение температуры воздуха проводили ежесуточно с помощью измерительных комплексов (модель iBDLR-3-U-X) на высоте около 1 м над уровнем мохового покрова в установленные метеорологические сроки. Количество осадков измеряли с помощью осадкомеров. В качестве климатической нормы для ПАБСИ приняты средние многолетние значения, рассчитанные А.П. Семко [31] за период с 1964 по 1983 гг. Под “ресурсами тепла” понимали сумму активных температур (свыше 10 °С) за вегетационный период. Статистическая обработка данных выполнена с использованием программы Statistica 10. Для оценки влияния абиотических факторов на прирост мха использовали множественный регрессионный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика вегетационных периодов

Данные по температурному режиму и количеству осадков за вегетационные периоды в годы исследования представлены в табл. 1. В каждом из исследованных вегетационных периодов отметили некоторые особенности. Вегетационный период 2007 г. характеризовался равномерным и обильным выпадением осадков. Условия вегетации 2009 г. – относительно прохладная весна и теплая осень, неравномерное распределение осадков. В 2012 г. была ранняя теплая весна, но холодная и ранняя осень. В 2013 г. раннее начало вегетационного периода (с 16 мая) сочеталось с относительно высокими и выровненными температурами весеннего и летнего периодов. Вегетационный период 2014 г. отличался холодной и длительной весной, жарким летом и холодной осенью. 2015 г. – холодный, с аномально низкой температурой в июле и почти ежедневными осадками. В 2016 г. – высокие значения эффективных и активных температур, близкие к таковым в 2013 г., прохладная осень. Самым холодным и обильным на осадки был 2017 г. В 2018 г. отмечено самое раннее начало вегетационного периода (с 10 мая) с наибольшей суммой эффективных температур и самой высокой средней температурой июля за последние 7 лет наблюдений. Вегетационный период 2019 г. характеризовался относительно теплой дождливой весной и осенью.

Таблица 1. Характеристика вегетационных периодов (Полярно-альпийский ботанический сад, Хибинь)
Table 1. Characteristics of the growing seasons (Polar-Alpine Botanical Garden, Khibiny)

Год Year	S_v , дни S_v , days	$\Sigma T_{\text{effect.}} / \Sigma T_{\text{act.}}$	t	$P (D_p)$
2007	2.VI–1.X (121)	1345/974	11.0	472 (92)
2009	29.V–28.IX (123)	1033/745	10.3	316 (54)
2012	15.V–22.IX (130)	1295/750	10.4	166 (51)
2013	16.V–21.IX (129)	1516/1271	12.4	86 (43)
2014	30.V–18.IX (112)	1351/1038	11.0	147 (46)
2015	26.V–28.IX (126)	1223/712	10.0	257 (70)
2016	14.V–2.X (142)	1585/1143	11.6	220 (69)
2017	3.VI–13.IX (103)	1007/658	9.1	384 (65)
2018	10.V–24.IX (138)	161 /1178	12.1	133 (51)
2019	31.V–16.IX (109)	1171/852	10.1	296 (71)
$m \pm \sigma$	(123 \pm 13)	1313.6 \pm 212.5/932.1 \pm 218.8	10.8 \pm 1.0	247.7 \pm 121.5 (61 \pm 15)
Среднее многолетнее значение [31] Long-term annual average [31]	2.VI–14.IX (106)	1100/746	9.1	472
		Холодный (cold) – ≤ 8.5 Умеренный (moderate) – 9.5 Теплый (warm) – ≥ 10.5		

Примечание. S_v – продолжительность вегетационного периода; $\Sigma T_{\text{effect.}}$ – сумма эффективных температур (выше +5 °C); $\Sigma T_{\text{act.}}$ – сумма активных температур (выше +10 °C); t – среднесуточная температура за вегетацию, °C; P – количество осадков, мм; (D_p) – количество дней с осадками; m – среднее арифметическое (2007–2019); σ – стандартное отклонение.
 Note. S_v – duration of the growing season; $\Sigma T_{\text{effect.}}$ – sum of effective temperatures (above +5 °C); $\Sigma T_{\text{act.}}$ – sum of active temperatures (above +10 °C); t – average daily temperature throughout the growing period, °C; P – amount of precipitation, mm; (D_p) – number of days with precipitation; m – mean (2007–2019); σ – standard deviation.

Отмечено раннее начало вегетационного периода (на 2–3 нед. раньше среднеемноголетних норм) в 2012, 2013, 2016, 2018 гг. и более позднее его окончание (на 10–18 дней) в 2007, 2009, 2015, 2016, 2018 гг. Согласно оценкам А.П. Семко (табл. 1), годы исследований 2007, 2013, 2014, 2016, 2018 можно характеризовать как теплые, а 2009, 2012, 2015, 2017, 2019 – умеренные по среднесуточной температуре воздуха. Относительно сухими считали периоды вегетации, когда количество дней с осадками составляло менее 50% от их продолжительности (2009, 2012, 2013, 2014 гг.). В течение вегетации в 2007, 2017, 2019 гг. число дней с осадками превышает 60% и, эти годы являются влажными. К умеренным по увлажнению годам можно отнести 2015 и 2016 гг.

Таким образом, средняя температура воздуха за вегетационные периоды (табл. 1) находилась в диапазоне 10–12.4 °C (за исключением 2017) и была выше средней многолетней. Высокими ресурсами тепла характеризуются 2013, 2016 и 2018 гг. – суммы активных температур были в среднем выше на 450 °C, чем средние многолетние значения. Аномально низкой сумма активных температур за сезон оказалась в 2017 г. – всего 658 °C, что на 88 °C меньше многолетних данных для территории Ботанического сада. Сумма эффективных температур за годы наблюдений была выше многолетней (за исключением 2009 и 2017 гг.). В среднем за годы исследований продолжительность вегетационного периода в Ботаническом саду составила 123 дня, что почти на 2 недели больше среднеемноголетних

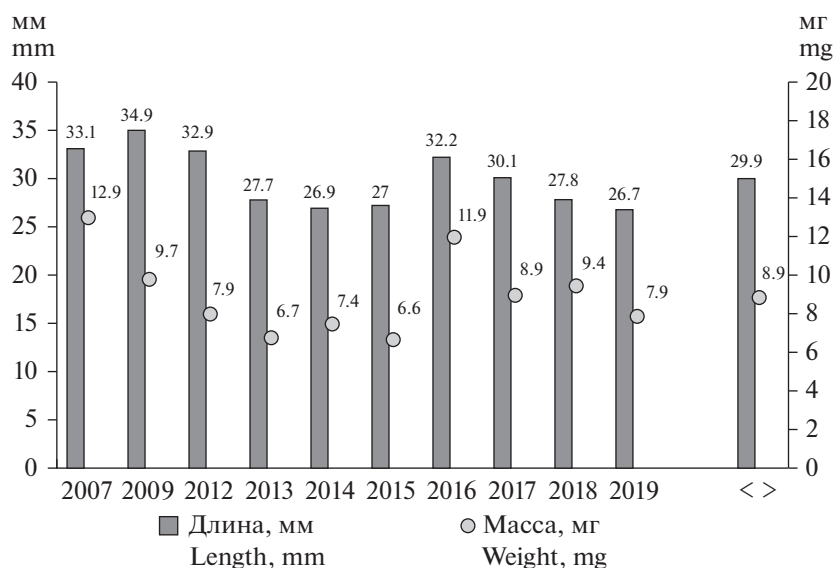


Рис. 1. Длина и масса годового прироста *Hylocomium splendens* в лесном поясе Хибин. Цифры над столбиками – абсолютные значения показателей. По горизонтали – год, по вертикали слева – длина, мм, по вертикали справа – масса, мг.
Fig. 1. Length and weight of the annual increment of *Hylocomium splendens* in the Khibiny forest belt. The numbers above the columns are the absolute indicator values. X-axis – year; y-axis (left scale) – length, mm; y-axis (right scale) – weight, mg.

данных в Хибинах [31]. Особо следует выделить 2017 г. с самой короткой вегетацией (103 дня), когда полное освобождение лесного пояса на территории Ботанического сада от снежного покрова наблюдали лишь в третьей декаде июня. Самый продолжительный вегетационный период (около 140 дней) отмечен в 2016 и 2018 гг. В целом, наиболее оптимальный температурный режим с достаточным увлажнением и продолжительным вегетационным периодом характерен для 2007 и 2016 гг.

Годичная продукция

На рис. 1 представлены данные по параметрам годового прироста *H. splendens* в исследуемые годы. Видно, что длина и масса варьируют по годам наблюдений. Коэффициент вариации (CV) длины годового прироста составляет 10%, что указывает на слабый разброс значений. Более вариabельным показателем оказалась масса прироста ($CV = 24\%$). В среднем за годы исследования длина годового прироста *H. splendens* в Хибинах составила 29.9 ± 3.1 мм, масса – 8.9 ± 2.1 мг. В кедровых лесах Ямало-Ненецкого района линейный прирост этого мха составил 14–21 мм, масса 7 мг [24]; в лесоболотных комплексах юга Западной Сибири – 19–26 мм, масса – 19–27 мг [32]; в различных типах лесов Приангарья линейный прирост варьирует от 10 до 23 мм, масса – от 5 до 14 мг [23]; в разных лесорастительных зонах Сибири годичный прирост составляет 9–15 мм, масса 4–11 мг [18].

Одним из показателей, характеризующим годовую продукцию, является удельный вес прироста (M/L , т. е. масса единицы длины). Этот показатель (табл. 2) в исследуемые годы варьировал в пределах 0.24–0.39 мг/мм, в среднем составил 0.30 ± 0.05 мг/мм ($CV = 17\%$, что говорит о среднем разбросе значений). Наименьшая масса удельного годового прироста ($M/L = 0.24–0.28$ мг/мм) отмечена в годы с низким ресурсом тепла ($712–750$ °С – 2009, 2012, 2015 гг.). Теплые и сухие вегетационные периоды 2013 и 2014 гг. также оказали ингибирующее влияние на рост эктогидрильного мха. Наибольший годичный прирост по длине и массе ($M/L = 0.37–0.39$ мг/мм) отмечен в благоприятные по сочетанию метеофакторов 2007 и 2016 гг. Интересно, что в 2017 г. (аномально холодный и влажный) линейный прирост был на уровне среднего многолетнего показателя. Низкая освещенность (мало солнечных дней и облачность) в течение вегетации 2017 г. могла стать причиной удлинения прироста [33]. Между длиной и массой годового прироста *H. splendens* выявили достоверную положительную связь с коэффициентом корреляции $r = 0.66$ ($p < 0.05$).

В течение вегетационного периода метеорологические параметры оказывали неодинаковое воздействие на годичный прирост *H. splendens*. Для оценки сравнительной силы их влияния были рассчитаны коэффициенты множественной регрессии со следующими климатическими параметрами: количество осадков, число дней с осадками, среднесуточная температура за вегетацию, суммы эффективных и активных температур за ве-

Таблица 2. Удельный вес (M/L, мг/мм) годового прироста *Hylocomium splendens*
Table 2. Specific weight (M/L, mg/mm) of *Hylocomium splendens* annual increment

Год Year	2007	2009	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	$m \pm \sigma$
M/L	0.39	0.28	0.24	0.24	0.28	0.24	0.37	0.30	0.34	0.30	0.30 ± 0.05

Примечание: M – масса годового прироста, мг; L – длина годового прироста, мм; m – среднее арифметическое (2007–2019); σ – стандартное отклонение.

Note. M – weight of annual increment, mg; L – length of annual increment, mm; m – mean (2007–2019); σ – standard deviation.

Таблица 3. Связь массы годового прироста *Hylocomium splendens* с метеофакторами
Table 3. Relationship between the weight of *Hylocomium splendens* annual increment and climatic factors

Сочетания факторов Combination of factors	Статистические характеристики Statistical characters		
	R	R ² , %	p
P, D _p	0.63	40	0.166
P, ΣT_{act}	0.8*	64	0.027
P, ΣT_{effect}	0.87*	76	0.008
P, S _v	0.83*	69	0.017
P, t	0.84*	71	0.015
D _p , ΣT_{act}	0.71	50	0.086
D _p , ΣT_{effect}	0.7	49	0.098
D _p , S _v	0.72	52	0.077
D _p , t	0.72	52	0.075

Примечание: R – коэффициент множественной корреляции; R² – коэффициент множественной детерминации; p – уровень значимости (* – связь достоверна при p < 0.05); ΣT_{act} – сумма активных температур за вегетацию; ΣT_{effect} – сумма эффективных температур; P – количество осадков за вегетацию; D_p – количество дней с осадками; t – среднесуточная температура за вегетацию; S_v – продолжительность вегетационного периода.

Note. R – coefficient of multiple correlation; R² – coefficient of determination; p – significance level (* p < 0.05); ΣT_{act} – sum of active temperatures; ΣT_{effect} – sum of effective temperatures; P – amount of precipitation; D_p – number of days with precipitation; t – average daily temperature throughout the growing season. S_v – duration of the growing season.

гетацію, продолжительность вегетационного периода. На основе данного подхода было выявлено, что достоверное влияние указанные факторы оказывают только на массу годового прироста, тогда как эффект воздействия на длину прироста оказался недостоверным.

Значимая достоверная связь (p < 0.05) массы годового прироста (табл. 3) выявлена с количеством осадков и температурным режимом во время вегетации. Самый высокий коэффициент множественной корреляции отмечен при сочетании факторов – количество осадков и сумма эффективных температур (R = 0.87), а полученный коэффициент детерминации указывает на то, что 76% дисперсии массы прироста объясняется этими независимыми переменными. Комбинация таких факторных признаков, как количество осадков–продолжительность вегетации (R = 0.83, p < 0.05) и количество осадков–среднесуточный температурный режим (R = 0.84, p < 0.05) на 69–71% обуславливают изменение массы годового прироста. Более слабыми, но заслуживающими внимания при условии увеличения продолжительности периода наблюдений, оказались соче-

тания числа дней с осадками с температурными факторами (суммами активных и эффективных температур, средней температурой) и продолжительностью периода вегетации (R = 0.70–0.72, p = 0.08–0.1). А сочетания температурных показателей и зависящей от них продолжительности вегетационного периода, на массу прироста влияния не оказали: множественная регрессия во всех случаях недостоверна (p > 0.2).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Годичный прирост *Hylocomium splendens*, растущего в межкрупных пространствах деревьев в лесном поясе Хибин (березово-еловые леса зеленомошные), составил в среднем 30 мм и 9 мг сухой массы. Длина годового прироста имеет незначительный разброс значений в годы исследования (CV – 10%), а масса оказалась более вариabельным показателем (CV – 24%). Наибольшие значения годового прироста выявлены в теплые годы с умеренным или повышенным увлажнением; наименьшие – в умеренные по температуре, но сухие или умеренные по увлажнению

годы. Сравнение полученных данных годичного прироста *H. splendens* с имеющимися сведениями в литературе показало, что длина оказалась выше, чем в других регионах и экосистемах России, а масса сопоставима, за исключением переувлажненных сообществ юга Западной Сибири.

Выявлено сочетание абиотических факторов, которое является наиболее оптимальным для про-

гноза продуктивности *H. splendens*: количество осадков и сумма эффективных температур в течение периода вегетации. Влияние этого комплекса на массу годичного прироста отличается наиболее высоким коэффициентом множественной корреляции ($R = 0.87$). Достоверная связь длины годичного прироста *H. splendens* с рассмотренными сочетаниями климатических параметров отсутствует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Longton R.E. 1992. The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems. — In: Bates J. W., Farmer A. M. (eds.): Bryophytes and Lichens in a Changing Environment. Clarendon Press, Oxford: 32–76.
2. Martin C.E., Adamson V.J. 2001. Photosynthetic capacity of mosses relative to vascular plants. — J. Bryology. 23(4): 319–323. <https://doi.org/10.1179/jbr.2001.23.4.319>
3. Longton R.E. 1988. Biology of polar bryophytes and lichens. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 391 p.
4. Баушева Э.З. 2007. Разнообразие мохообразных естественных экосистем: подходы к изучению и особенности охраны. — Успехи современной биологии. 127(3): 316–333. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9517502>
5. Андреева Е.Н. 1990. Анатомо-морфологические аспекты реакции мхов на загрязнение. — В сб.: Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л. С. 131–133.
6. Яковлева О.В., Бузников А.А., Паутов А.А. и др. 2001. Морфолого-анатомическая характеристика *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae, Musci) — индикатора загрязнения лесов Карельского перешейка. — Бот. журн. 86(8): 52–62. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20010808&rid=pdf_0004993
7. Potter J.A., Press M.C., Callaghan T.V., Lee J.A. 1995. Growth responses of *Polytrichum commune* and *Hylocomium splendens* to simulated environmental change in the sub-arctic. — New Phytol. 131(4): 533–541. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb03089.x>
8. Bharali B., Bates J.W. 2004. Influences of extracellular calcium and iron on membrane sensitivity to bisulphate in the mosses *Pleurozium schreberi* and *Rhytidadelphus triquetrus*. — J. Bryology. 26(1): 53–59. <https://doi.org/10.1179/jbr.2004.26.1.53>
9. Soltes R., Greguskova E. 2013. Accumulation characteristics of some elements in the moss *Polytrichum commune* (Bryophytes) based on XRF spectrometry. — J. Environ. Protec. 4(6): 522–528. <https://doi.org/10.4236/jep.2013.46061>
10. Белкина О.А., Лихачев А.Ю. 2001. Аннотированный список мхов (*Bryopsida*). — В кн.: Мохообразные и сосудистые растения территории Полярно-альпийского ботанического сада (Хибинские горы, Кольский полуостров). Апатиты. С. 30–45.
11. Шпак О.В., Шмакова Н.Ю. 2010. Первичная продукция мхов в Хибинах (Кольский полуостров). — Раст. ресурсы. 46(2): 42–50. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17028760>
12. Ermolaeva O.V., Shmakova N.Yu., Lukyanova L.M. 2013. Of the growth of *Polytrichum*, *Pleurozium* and *Hylocomium* in the forest belt of the Khibiny Mountains. — Arctoa. 22: 7–14. <https://doi.org/10.15298/arctoa.22.02>
13. Ермолаева О.В., Шмакова Н.Ю. 2016. Рост и накопление массы *Hylocomium splendens* в лесном поясе Хибин. — Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 8(161): 40–45. <https://uchzap.petrsu.ru/files/n161.pdf>
14. Шмакова Н.Ю., Шпак О.В., Лукьянова Л.М. 2008. Содержание пигментов некоторых мхов в Хибинах. — Бот. журн. 93(10): 1578–1586. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20081010&rid=pdf_0004912
15. Шпак О.В., Шмакова Н.Ю., Лукьянова Л.М. 2009. CO₂-газообмен некоторых видов мхов в Хибинах. — Бот. журн. 94(6): 866–876. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20090606&rid=pdf_0004694
16. Ермолаева О.В., Шмакова Н.Ю., Лукьянова Л.М. 2015. Влияние длительности высушивания на фотосинтетический аппарат мхов. — Бот. журн. 100(2): 166–171. <https://doi.org/10.1134/S0006813615020052>
17. Vitt D.H. 1990. Growth and production dynamics of boreal mosses over climatic, chemical and topographic gradients. — Bot. J. Linn. Soc. 104(1-3): 35–59. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1990.tb02210.x>
18. Кнорре А.А., Ваганов Е.А. 2005. Особенности роста и годичная продукция *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) в северных экосистемах. — Раст. ресурсы. 41(4): 12–21.
19. Кнорре А.А., Кирдянов А.В., Ваганов Е.А. 2007. Изменчивость годичной продукции надземной фитомассы основных доминантов высокоширотных сообществ Центральной Сибири. — Раст. ресурсы. 43(1): 3–17. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9449112>

20. Костина М.В., Сафронова Г.А., Барабанищкова Н.С. 2016. Влияние погодных и микроклиматических условий на величину годичных линейных приростов и строение побеговых комплексов бокоплодных мхов Московской области. — Бюл. Моск. О-ва испытательной природы. Отд. биол. 121(1): 53–64. http://herba.msu.ru/russian/journals/bmsn/archive/moip_2016_121_1.pdf
21. Гончарова И.А. 2006. Продуктивность некоторых видов мхов в местообитаниях с избыточным увлажнением в Томской области. — Раст. ресурсы. 42(1): 35–43. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9233534>
22. Кошурникова Н.Н. 2007. Годичная продукция мохового яруса в темнохвойных лесах Кетъ-Чулымского лесорастительного округа (на примере гиллякомиума блестящего *Hylocomium splendens*). — Известия РАН. Серия биол. 5: 636–640. https://elibrary.ru/download/elibrary_9534115_24008614.pdf
23. Гончарова И.А., Собачкин Р.С. 2013. Годичные приросты и годичная продукция мхов *Helodium blandowii* (Thuidiaceae) и *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) в лесах Приангарья. — Раст. ресурсы. 49(4): 490–497. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20298846>
24. Гончарова И.А. 2013. Продуктивность *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) в кедровых лесах Ямало-Ненецкого автономного округа. — Раст. ресурсы. 49(2): 175–180. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18925975>
25. Гончарова И.А., Бенькова А.В. 2015. Влияние погодных факторов на динамику годичного прироста и чистой продукции *Hylocomium splendens* в лесных сообществах лесостепной зоны Хакасии. — Сибирский лесной журн. 6: 54–61. <https://doi.org/10.15372/SJFS20150605>
26. Callaghan T.V., Carlson B.A., Sonesson M., Temesvary A. 1997. Between-year variation in climate-related growth of circumpolar populations of the moss *Hylocomium splendens*. — Funct. Ecol. 11(2): 157–165. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00072.x>
27. Костина В.А., Белкина О.А., Константинова Н.А. 2001. Краткий очерк природных условий. — В кн.: Мохообразные и сосудистые растения территории Полярно-альпийского ботанического сада (Хибинские горы, Кольский полуостров). Апатиты. С. 8–15.
28. Шляков Р.Н., Константинова Н.А. 1982. Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты. 227 с.
29. Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L., Caspari S. et al. 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. — Journal of Bryology. 42(1): 1–116. <https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329>
30. Абрамова А.Л., Савич-Любицкая Л.И., Смирнова З.Н. 1961. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. Москва; Ленинград. С. 678–681.
31. Семко А.П. 1989. Режим тепла и влаги для роста и развития дикорастущих и интродуцированных растений в центральной части Кольского полуострова. Апатиты. 30 с.
32. Гончарова И.А., Бенькова А.В. 2005. Динамика приростов зеленых мхов в лесоболотных комплексах юга Западной Сибири. — Лесоведение. 1: 43–51. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9152581>
33. Glime J.M. 2007. Bryophyte Ecology. 1 (Chapters 4, 5, 12). <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1/>

The Effect of Weather Conditions on the Annual Increment of *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae, Bryophyta) in the Forest Belt of the Khibiny Mountains (Murmansk Region)

O. V. Ermolaeva^{a,*}, N. Yu. Shmakova^a

^aPolar-Alpine Botanical Garden-Institute, Kola Scientific Center, Kirovsk, Russia

*e-mail: olia.ermolik@yandex.ru

Abstract—The results of long-term observations of the annual production (length and weight) of moss *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. in the Khibiny forest belt are presented. Growing season characteristics are given for each observation year. Throughout the observation period, annual shoot increment averaged at 30 mm/year and dry weight increment — 9 mg/year. The shoot increment weight was more variable (coefficient of variation 24%). The lowest specific weight of the annual shoot increment (0.24–0.28 mg/mm) was observed in dry years (less than 50% of the days with precipitation throughout the entire growing season), and in years with low heat accumulation. Correlation relationships of the annual production with weather conditions are estimated. It is shown that weather conditions have significant effect only on the weight of annual shoot increment. A strong reliable relationship was observed between the weight of annual shoot increment and a combination of climatic factors, namely the amount of precipitation and the sum of effective temperatures of the growing season ($R = 0.87$, $R^2 = 76\%$, $p < 0.01$).

Keywords: *Hylocomium splendens*, length of annual increment, mass of annual increment, weather conditions of the growing periods, northern taiga, Khibiny mountains

REFERENCES

1. Longton R.E. 1992. The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems. — In: Bates J.W., Farmer A.M. (eds.): *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. Clarendon Press, Oxford: 32–76.
2. Martin C.E., Adamson V.J. 2001. Photosynthetic capacity of mosses relative to vascular plants. — *J. Bryology*. 23(4): 319–323.
<https://doi.org/10.1179/jbr.2001.23.4.319>
3. Longton R.E. 1988. *Biology of polar bryophytes and lichens*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 391 p.
4. Baisheva E.Z. 2007. The diversity of bryophytes in natural ecosystems: approaches to their studying and conservation. — *Uspekhi Sovremennoy Biologii*. 127(3): 316–333. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9517502> (In Russian)
5. Andreeva E.N. 1990. [Anatomical and morphological responses of mosses to environmental pollution]. In: [Influence of industrial atmospheric pollution on pine forests of the Kola Peninsula]. Leningrad. 195 p. P. 131–133. (In Russian)
6. Yakovleva O.V., Buznikov A.A., Pautov A.A. i dr. 2001. The morphological and anatomical characteristics of *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae, Musci) as a pollution degree indicator of the Karelian Isthmus forest. — *Botanicheskiy Zhurnal*. 86(8): 52–62. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20010808&rid=pdf_0004993 (In Russian)
7. Potter J.A., Press M.C., Callaghan T.V., Lee J.A. 1995. Growth responses of *Polytrichum commune* and *Hylocomium splendens* to simulated environmental change in the sub-arctic. — *New Phytol.* 131(4): 533–541.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1995.tb03089.x>
8. Bharali B., Bates J.W. 2004. Influences of extracellular calcium and iron on membrane sensitivity to bisulphate in the mosses *Pleurozium schreberi* and *Rhytidiadelphus triquetrus*. — *J. Bryology*. 26(1): 53–59.
<https://doi.org/10.1179/jbr.2004.26.1.53>
9. Soltes R., Greguskova E. 2013. Accumulation characteristics of some elements in the moss *Polytrichum commune* (Bryophytes) based on XRF spectrometry. — *J. Environ. Protec.* 4(6): 522–528.
<https://doi.org/10.4236/jep.2013.46061>
10. Belkina O.A., Likhachev A.Yu. 2001. [Annotated list of mosses (*Bryopsida*)]. In: [Bryophytes and vascular Plants of Polar-alpine Botanical Garden-Institute (Khibiny Mountains, Kola Peninsula)]. Apatity. P. 30–45. (In Russian)
11. Shpak O.V., Shmakova N.Yu. 2010. Some moss species productivity in Khibiny (Kola Peninsula). — *Rastitelnye Resursy*. 46(2): 42–50. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17028760> (In Russian)
12. Ermolaeva O.V., Shmakova N.Yu., Lukyanova L.M. 2013. On the growth of *Polytrichum*, *Pleurozium* and *Hylocomium* in the forest belt of the Khibiny Mountains. — *Arctoa*. 22: 7–14.
<https://doi.org/10.15298/arctoa.22.02>
13. Yermolaeva O.V., Shmakova N.Yu. 2016. The growth and mass accumulation of *Hylocomium splendens* in Khibiny mountains forest belt. — *Proceedings of Petrozavodsk State University*. 8(161): 40–45.
<https://uchzap.petrso.ru/files/n161.pdf> (In Russian)
14. Shmakova N.Yu., Shpak O.V., Lukyanova L.M. 2008. Pigment content in some moss species in Khibiny Mountains. — *Botanicheskiy Zhurnal*. 93(10): 1578–1586. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20081010&rid=pdf_0004912 (In Russian)
15. Shpak O.V., Shmakova N.Yu., Lukyanova L.M. 2009. CO₂-exchange of some moss species in Khibiny Mountains. — *Botanicheskiy Zhurnal*. 94(6): 866–876. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20090606&rid=pdf_0004694 (In Russian)
16. Yermolaeva O.V., Shmakova N.Yu., Lukyanova L.M. 2015. The effect of desiccation on the moss photosynthetic apparatus. — *Botanicheskiy Zhurnal*. 100(2): 166–171.
<https://doi.org/10.1134/S0006813615020052> (In Russian)
17. Vitt D.H. 1990. Growth and production dynamics of boreal mosses over climatic, chemical and topographic gradients. — *Bot. J. Linn. Soc.* 104(1-3): 35–59.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1990.tb02210.x>
18. Knorre A.A., Vaganov Ye.A. 2005. [Growth and annual productivity of *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) in northern ecosystems]. — *Rastitelnye Resursy*. 41(4): 12–21. (In Russian)
19. Knorre A.A., Kirdeyanov A.V., Vaganov Ye.A. 2007. Variation of main dominants above-ground phytomass annual production in high-latitude communities of Central Siberia. — *Rastitelnye Resursy*. 43(1): 3–17.
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9449112> (In Russian)
20. Kostina M.V., Safronova G.A., Barabanshchikova N.S. 2016. Weather and microclimate influence on the annual growth of pleurocarpous mosses in Moscow region. — *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 121(1): 53–64. http://herba.msu.ru/russian/journals/bmsn/archive/moip_2016_121_1.pdf (In Russian)
21. Goncharova I.A. 2006. [Some mosses species productivity in areas with redundant moistening in Tomsk region]. — *Rastitelnye Resursy*. 42(1): 35–43. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9233534> (In Russian)
22. Koshurnikova N.N. 2007. Annual production of moss layer in dark coniferous forests of Ket-Chulym forest district (by the example of moss *Hylocomium splendens*). — *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 34(5): 532–536.
<https://doi.org/10.1134/S1062359007050184>

23. *Goncharova I.A., Sobachkin R.S.* 2013. [Annual increases and annual production of green mosses *Helodium blandowii* (Thuidiaceae) and *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) in forests of Angara region. – Rastitelnye Resursy. 49(4): 490–497. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=20298846> (In Russian)
24. *Goncharova I.A.* 2013. *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) productivity in Siberian pine forests of Yamal–Nenets region. – Rastitelnye Resursy. 49(2): 175–180. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18925975> (In Russian)
25. *Goncharova I.A., Ben'kova A.V.* 2015. The impact of weather conditions on dynamics of *Hylocomium splendens* annual increment and net production in forest communities of forest-steppe zone in Khakassia]. – Siberian Journal of Forest Science. 6: 54–61. <https://doi.org/10.15372/SJFS20150605> (In Russian)
26. *Callaghan T.V., Carlson B.A., Sonesson M., Temesvary A.* 1997. Between-year variation in climate-related growth of circumarctic populations of the moss *Hylocomium splendens*. – Funct. Ecol. 11(2): 157–165. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00072.x>
27. *Kostina V.A., Belkina O.A., Konstantinova N.A.* 2001. [Short overview of environmental conditions]. In: [Bryophytes and vascular Plants of Polar-alpine Botanical Garden-Institute (Khibiny Mountains, Kola Peninsula)]. Apatity. P. 8–15. (In Russian)
28. *Shlyakov R.N., Konstantinova N.A.* 1982. [Synopsis of the Bryophytes of the Murmansk Region]. Apatity. 227 p. (In Russian)
29. *Hodgetts N.G., Söderström L., Blockeel T.L., Caspari S. et al.* 2020. An annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. – J. Bryology. 42(1): 1–116. <https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329>
30. *Abramova A.L., Savich-Lyubitskaya L.I., Smirnova Z.N.* 1961. [Key to mosses of Arctic of the USSR]. Moscow; Leningrad. P. 678–681. (In Russian)
31. *Semko A.P.* 1989. [Temperature and moisture conditions necessary for growth and development of wild and introduced plants in the central part of the Kola Peninsula]. Apatity. 30 p. (In Russian)
32. *Goncharova I.A., Ben'kova A.V.* 2005. Dynamics of increment in green mosses of forest-boggy complexes in southern Western Siberia. – Russian Journal of Forest Science. 1: 43–51. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9152581> (In Russian)
33. *Glime J.M.* 2007. Bryophyte Ecology. 1 (Chapters 4, 5, 12). Available at: <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1/>