

УДК [581.44:581.54]:582.32(470.311)

ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ И МИКРОКЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ВЕЛИЧИНУ ГОДИЧНЫХ ЛИНЕЙНЫХ ПРИРОСТОВ И СТРОЕНИЕ ПОБЕГОВЫХ КОМПЛЕКСОВ НЕКОТОРЫХ БОКОПЛОДНЫХ МХОВ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

М.В. Костина, Г.А. Сафронова, Н.С. Барабанищикова¹

Результаты исследования прироста мхов в мезофильном лесном сообществе в Московской обл. 2013–2014 гг. показали, что у *Rhytidiadelphus squarrosus*, *R. subpinnatus*, *R. triquetrus*, *Thuidium assimile*, *Cirriphyllum piliferum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Ptilium crista-castrensis* увеличение линейных размеров при температуре ниже +5–6°C осенью практически полностью прекращается. Начало ростовых процессов весной происходит у мхов после 3–4-недельного пребывания при температуре выше +5–6°C. Наиболее интенсивно мхи растут при дневной температуре выше 20°C. Длина дня не влияет на способность мхов к удлинению. Во время дождливых периодов побеги мхов способны к скачкообразному увеличению линейных размеров, после чего их рост замедляется или приостанавливается, если даже и сохраняется дождливая погода. Величины годовых приростов одних и тех же видов в одном местообитании в 2013 г. и 2014 г. отличались не более чем на 19%. В разных по микроклиматическим условиям местообитаниях годовые приросты у одних и тех же видов различались в 1,5–5 раз.

Ключевые слова: бокоплодные мхи, годовые линейные приросты, динамика нарастания, Московская область.

Бокоплодные мхи играют существенную роль в функционировании лесных сообществ, в том числе и хвойно-широколиственных лесов, занимающих значительные территории Московской обл. и испытывающих мощнейшее антропогенное воздействие. При исследовании способности экосистем поддерживать свою структуру и функции относительно неизменными при внешних воздействиях, а также для выявления пределов устойчивости экосистем необходимо изучение роли всех слагающих ее растительных компонентов, в том числе и мхов. Знание величин годовых линейных приростов, особенностей нарастания и ветвления мхов, а также влияния погодных и микроклиматических условий на эти характеристики позволит объяснить, как пойкилогидричные гаметофиты мхов приспосабливаются к изменяющимся условиям окружающей среды. Полученные данные необходимы также для всесторонней и объективной оценки таких важных параметров экосистем, как годовая продукция и фитомасса.

В зоне хвойно-широколиственных лесов в Московской обл. исследование ростовых процессов

некоторых видов мхов в связи с их микроценотическим окружением проводили Ю.Е. Борисова и Д.М. Мирин (2007). Изучению величин годовых приростов и динамики нарастания *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst., *R. subpinnatus* (Lindb.) T.J. Kop., *R. triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Thuidium assimile* (Mitt.) A. Jaeger, *Cirriphyllum piliferum* (Hedw.) Grout, *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. в 2011–2012 гг. была посвящена работа авторов данной статьи (Костина, Сафронова, Агапов, 2013).

Цель настоящего исследования состояла в продолжении изучения ростовых процессов у тех же видов, а также у *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al. Наблюдения проводили в 2013–2014 гг., весьма контрастные по погодным условиям. Кроме того, скорость нарастания и особенность ветвления мхов в природе сопоставлялись с этими параметрами тех же видов в культуре.

Материалы и методы

Исследования проводили в период с начала апреля по начало ноября в 2013–2014 гг. на одних

¹Все сотрудники кафедры биологии и биотехнологии МГГУ им. М.А. Шолохова: Костина Марина Викторовна – профессор, докт. биол. наук (mkostina@list.ru); Сафронова Галина Алексеевна – аспирант (galyasafronova@mail.ru); Барабанищикова Наталия Сергеевна – доцент, канд. биол. наук (baraba@list.ru).

и тех же группах растений, произрастающих в мезофильно-разнотравно-черничном сосняке с елью вблизи ж.-д. станции Бахчиванджи Щелковского р-на Московской обл.

В районе проведения исследования наиболее массовыми и образующими обширные почвенные покровы являются *Rhytidiadelphus subpinnatus* и *Pleurozium schreberi*, а *Ptilium crista-castrensis*, *Hylocomium splendens* и *Rhytidiadelphus triquetrus* встречаются редко (несколько небольших микроценопопуляций). *Thuidium assimile* и *Cirriphyllum piliferum* встречаются чаще последних трех видов, но в более однообразных условиях, чем *Rhytidiadelphus subpinnatus* и *Pleurozium schreberi*. *Rhytidiadelphus squarrosus* и *R. subpinnatus* относятся к мезогигрофильным мхам, остальные виды – к мезофильным мхам лесной подстилки (Игнатов, Игнатова, 2004).

Определение величин годовых приростов проводили для всех перечисленных выше видов. Для

этого использовали метод перевязок (Корчагин, 1960). На расстоянии 2–3 мм от верхушки побеги перевязывали пластиковыми ленточками, используемыми при оформлении букетов, предварительно расщепив эти ленточки на узкие полоски. Каждый побег отмечали ленточкой определенного цвета. Для выявления особенностей динамики нарастания побегов в течение вегетационного периода в каждой микроценопопуляции маркировали по 20 побегов и измеряли длину прироста от перевязки 3–4 раза в месяц, с середины апреля по ноябрь. Краткая характеристика местообитаний приведена в табл 1. Измерения проводили в периоды между дождями, а также в начале и в конце дождливого периода. Непосредственно в районе исследования в течение всего вегетационного периода отмечали дневные температуры и дождливые дни. Температуру измеряли термометром в 400 м от лесного массива, где проводились наблюдения, 1 раз в день с 15 до 16 ч, в тени на

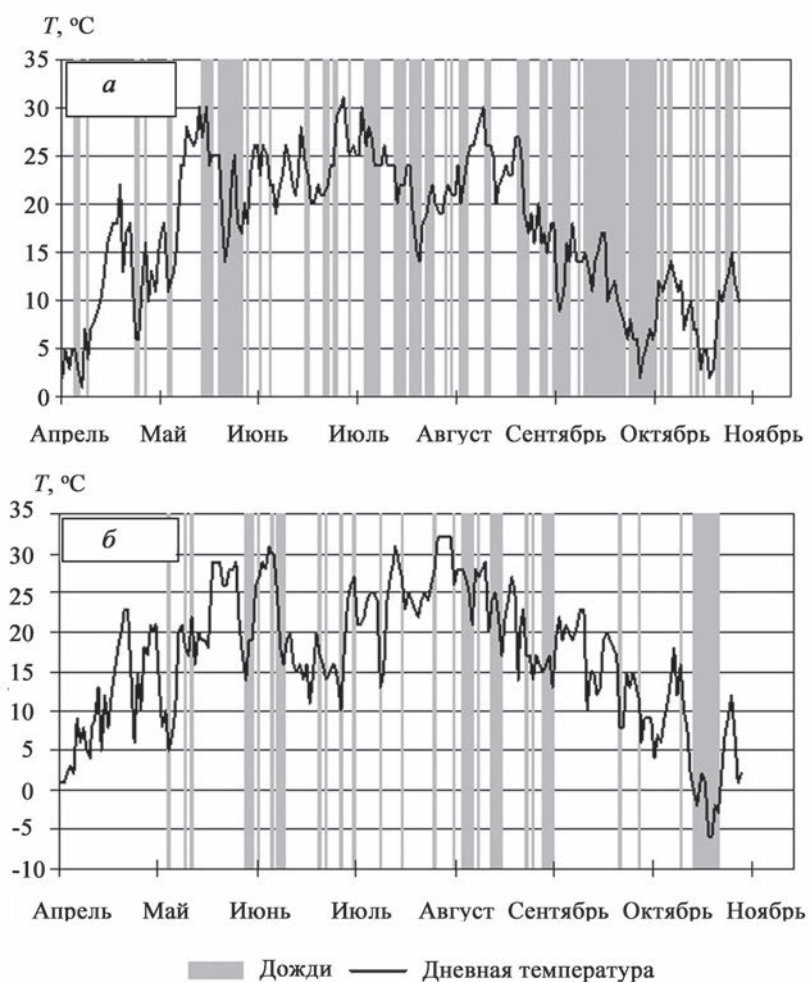


Рис. 1. Периоды дождей и дневные температуры в Щелковском р-не с середины апреля по конец октября 2013 г. (а) и 2014 г. (б) (по данным собственных наблюдений в районе проведения исследования). Риски на оси абсцисс соответствуют началу каждого месяца

Т а б л и ц а 1

Годичные линейные приросты побегов у исследованных видов мхов за 2013–2014 гг.

| Номер вида | Название вида | Характеристика места произрастания | 2013 г. | | 2014 г. | |
|------------|-----------------------------------|---|----------------|---------|-----------------|---------|
| | | | Mean ± Std.Err | Min-Max | Mean ± Std. Err | Min-Max |
| 1 | <i>Rhytidiadelphustriquetrus</i> | в просвете между кронами елей; светло, умеренно влажно | 41,2±1,5 | 37–48 | 40,8±1,8 | 32–45 |
| 2 | <i>Rhytidiadelphustriquetrus</i> | под кроной ели; темно, суховато | 31±1 | 26–36 | 27,1±0,5 | 24–31 |
| 3 | <i>Rhytidiadelphussquarrosus</i> | под кроной черемухи; темно, суховато | 69,8±1,6 | 60–85 | 57,2±2 | 45–72 |
| 4 | <i>Hylocomium splendens</i> | на светлой сырой лужайке среди малины | 97,8±1,9 | 70–114 | 89±1,9 | 66–112 |
| 5 | <i>Hylocomium splendens</i> | под кроной ели; темно, суховато | 39±0,9 | 30–45 | 34±0,9 | 25–40 |
| 6 | <i>Rhytidiadelphussubpinnatus</i> | в просвете между кронами; светло, умеренно влажно | 55±1,6 | 45–75 | 50±1,2 | 40–65 |
| 7 | <i>Rhytidiadelphussubpinnatus</i> | в траве, в микропонижении; светло, очень влажно | 94±2,6 | 81–110 | 90±2,4 | 80–110 |
| 8 | <i>Thuidium assimile</i> | на светлой влажной лужайке | –35,4±0,7 | 33–38 | 33,3±0,4 | 29–33 |
| 9 | <i>Thuidium assimile</i> | под кроной ели; темно и сухо | 25,6±1,2 | 22–30 | 23,5±1,1 | 19–26 |
| 10 | <i>Cirriphyllum piliferum</i> | под кроной ели; темно и сухо | 36±1,2 | 25–45 | 35±1,2 | 23–44 |
| 11 | <i>Cirriphyllum piliferum</i> | на влажной лужайке | 51,3±1,5 | 45 – 65 | 43,6±0,9 | 40–55 |
| 12 | <i>Ptilium crista-castrensis</i> | под кроной ели; темно и сухо | 35,6±1,9 | 31–43 | 34,43±1,7 | 28–39– |
| 13 | <i>Ptilium crista-castrensis</i> | в просвете между кронами сосны и ели; светло, умеренно влажно | 43,8±1,2 | 37–56 | 41,7±1,7 | 35–52 |
| 14 | <i>Hylocomium splendens</i> | в просвете между кронами сосны; полутень, влажновато; нарастание симподильное | 57,4±0,9 | 53–68 | 55,2±0,5 | 50–60 |
| 14 | <i>Hylocomium splendens</i> | там же; нарастание моноподильное | 77,7±1,7 | 63–98 | 69,8±1,9 | 60–81 |
| 15 | <i>Pleurozium schreberi</i> | на пригорочке; сухо, полутень | 20,6±0,5 | 18 – 23 | 19,6±0,6 | 17–22 |
| 16 | <i>Pleurozium schreberi</i> | под кроной сосны, в чернике; полутень, влажновато. | 43,2±1,5 | 41–56 | 40,9±1,5 | 34–50 |

высоте 2 м от уровня почвы. Графики строили по средним величинам.

Погодные условия вегетационных периодов 2013–2014 гг. кратко можно охарактеризовать следующим образом. Весной 2013 г. снег сошел в конце апреля, а в 2014 г. – в конце марта, т.е. на месяц раньше. Лето и осень 2014 г. в целом были менее дождливыми и более теплыми по сравнению с 2013 г. Осенью 2014 г. дневные температуры $+5-6^{\circ}\text{C}$ впервые были отмечены в конце сентября, а в 2013 г. – на неделю раньше (рис. 1).

Для выяснения влияния продолжительности светового дня на способность мхов к нарастанию их перенесли из природных местообитаний в пластиковые кюветы. Это было сделано дважды: 8 января и 9 октября 2014 г. Кюветы были поставлены на подоконник и освещались только через окно. При таких условиях выращивания долгота дня для растений в кюветах соответствовала таковой в природе. Температура в помещении колебалась от 18 до 20°C . Для поддержания побегов во влажном состоянии 3–4 раза в неделю мхи опрыскивали дистиллированной водой.

Для выявления особенностей нарастания и ветвления побегов мхов в культуре 8 января 2014 г. растения всех изучаемых нами видов были взяты из микроценопопуляций 1, 4, 6, 8, 11, 13, 14, 16 (табл. 1) и помещены в две закрытые, но не герметичные пластиковые кюветы. Одна кювета со всеми видами была размещена на подоконнике в помещении с температурой воздуха $18-20^{\circ}\text{C}$, другая, в которой также были все виды, находилась в климокамере «Сапуо MLR32» (8 ч с освещением при 12°C и 16 ч без света при 8°C). Наблюдения за началом возобновления роста побегов проводили для всех видов, но динамику нарастания и ветвления изучали только у шести побегов *Rhytidiadelphus squarrosus* и шести побегов *R. triquetrus*, отмеченных разноцветными пластиковыми ленточками, с 8 января по 20 апреля 2014 г. Продолжительность дня, при которой мхи находились в кюветах на подоконнике с января до середины февраля, колебалась от 7 ч 20 мин до 9 ч 40 мин и примерно соответствовала таковой в климокамере. Этот опыт был частично повторен с 9 октября по 10 ноября 2014 г., когда была определена скорость нарастания всех видов мхов.

Результаты исследования

Динамика нарастания и величины линейных годовичных приростов. Результаты исследования показали, что в 2013 г. динамика нарастания у всех изученных нами видов мхов в целом совпала; различались лишь количественные показате-

ли приростов. Следует отметить, что *Hylocomium splendens* начинает расти несколько раньше других видов, но подснежного роста у этого вида, как и у других, мы не наблюдали.

Мхи в 2013 г. начали активно удлиняться в конце мая во время обильных дождей. В этот период увеличение линейных размеров происходило скачкообразно. Так, побеги *Rhytidiadelphus subpinnatus*, произрастающего в микропонижении, за 4–5 дней выросли на 17–22 мм (рис. 2), а побеги *R. triquetrus* (в просвете между кронами) – на 6–10 мм (рис. 3).

Июнь 2013 г. был жарким и сухим, и мхи практически не росли. В дождливом июле, несмотря на регулярно выпадавшие осадки, скачкообразные периоды нарастания сменялись периодами покоя или периодами замедления роста побегов. Так, линейные размеры *Rhytidiadelphus subpinnatus* (в микропонижении) с 29.06 по 28.07 увеличились на 20–28 мм, а *R. triquetrus* (в просвете между кронами) – на 10–13 мм. В более сухом по сравнению с июлем августе рост мхов совпадал с дождливыми днями. В начале сентября, с приходом весьма дождливой погоды, наблюдались два скачкообразных увеличения линейных размеров побегов. После 20 сентября, когда ночная температура воздуха на несколько дней опустилась ниже $+5-6^{\circ}\text{C}$, заметное (при измерении линейкой в природных условиях) удлинение мхов прекратилось и больше не возобновлялось, хотя октябрь был достаточно теплым (рис. 2, 3).

В 2014 г. динамика нарастания побегов у всех изученных нами видов мхов имела сходный характер и, как и в 2013 г., различались только количественные показатели приростов. В 2014 г. небольшое увеличение линейных размеров побегов мхов мы наблюдали в первой декаде мая. Максимальный прирост *Hylocomium splendens* достигал 6 мм, *Rhytidiadelphus squarrosus* – 4 мм, *R. subpinnatus* – 2–3 мм, *Cirriphyllum piliferum* – 2 мм, остальных – 1,5 мм. Во второй половине мая дождей не было, и мхи не росли. Небольшое удлинение побегов было отмечено в конце мая. Затем скачкообразный рост побегов был отмечен в самом начале июня, когда установилась дождливая погода. В середине и в конце июня было достаточно прохладно, дождей немного; темпы нарастания побегов снизились. С конца июня и до начала августа с приходом жаркой и сухой погоды мхи росли медленно. Несколько скачкообразных периодов роста пришлись на дождливое начало августа, а затем на конец августа и начало сентября, когда прошли обильные дожди. В сухом сентябре мхи росли очень медленно, и увеличение их линейных размеров завершилось в конце сентября, когда температура воздуха

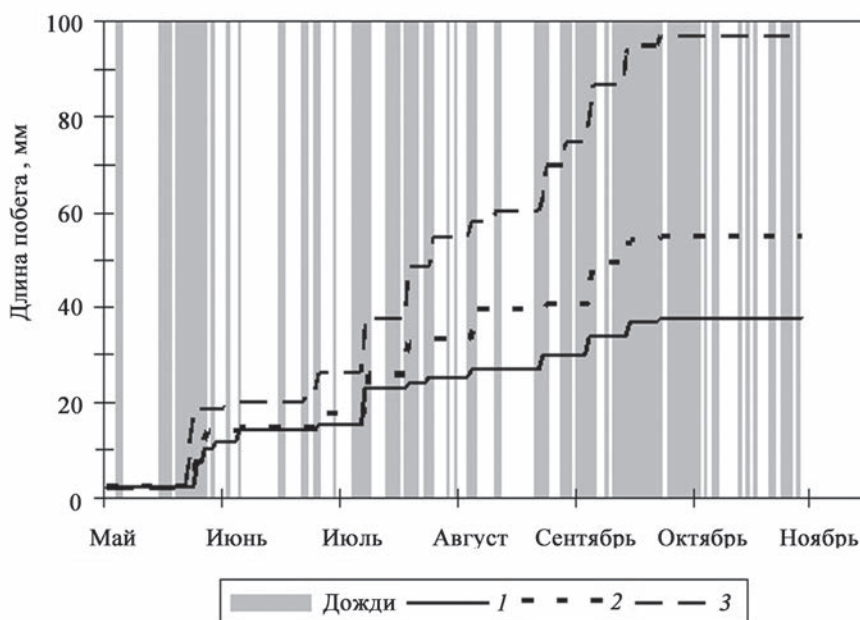


Рис. 2. Динамика нарастания побегов *Rhytidiadelphus subpinnatus* в 2013 г.: 1 – под елью (темно, суховато); 2 – на опушке (светло, умеренно влажно); 3 – в микропонижении, в траве (светло, очень влажно). Риски на оси абсцисс соответствуют началу каждого месяца

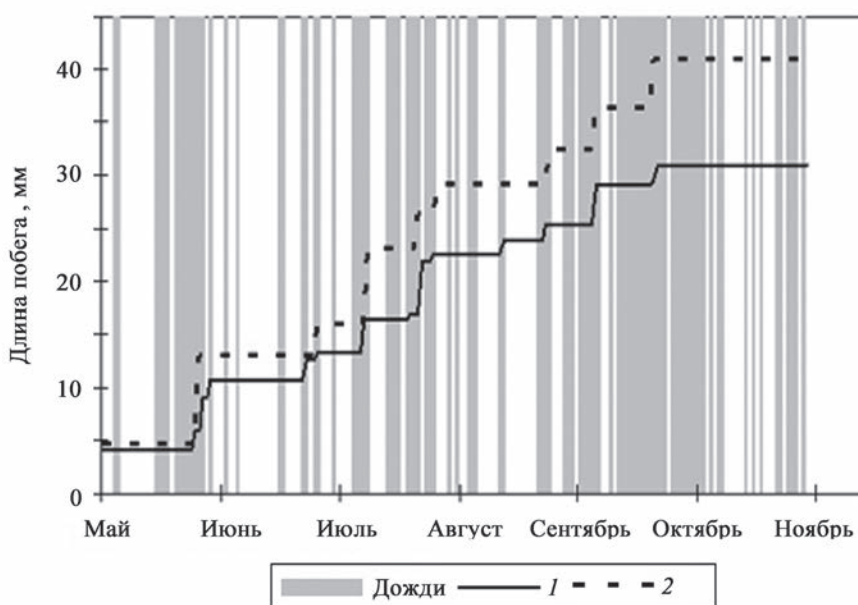


Рис. 3. Динамика нарастания побегов *Rhytidiadelphus triquetrus* в 2013 г.: 1 – под кронами ели (темновато, суховато); 2 – в просвете между кронами (светло, влажновато). Риски на оси абсцисс соответствуют началу каждого месяца

в ночное время опустилась ниже +6°C. В октябре заметный рост побегов мхов не возобновлялся. В качестве примеров, демонстрирующих динамику нарастания мхов в 2014 г., мы приводим графики нарастания побегов *Rhytidiadelphus subpinnatus* и *R. triquetrus* в разных по микроклиматическим условиям местообитаниях (рис. 4, 5).

Результаты сравнения величин годовых линейных приростов в 2013 и 2014 гг. показали, что в более сухом 2014 г. годовые приросты

мхов оказались меньше (до 19%), чем в 2013 г. (табл. 1).

У *Hylocomium splendens* величины годовых приростов определяются не только погодными и микроклиматическими условиями, но и особенностями нарастания скелетных осей, которое может происходить симподиально и моноподиально. В районе проведения исследования у *H. splendens* скелетные оси нарастают в основном симподиально. Обычно они появляются на материнском ске-

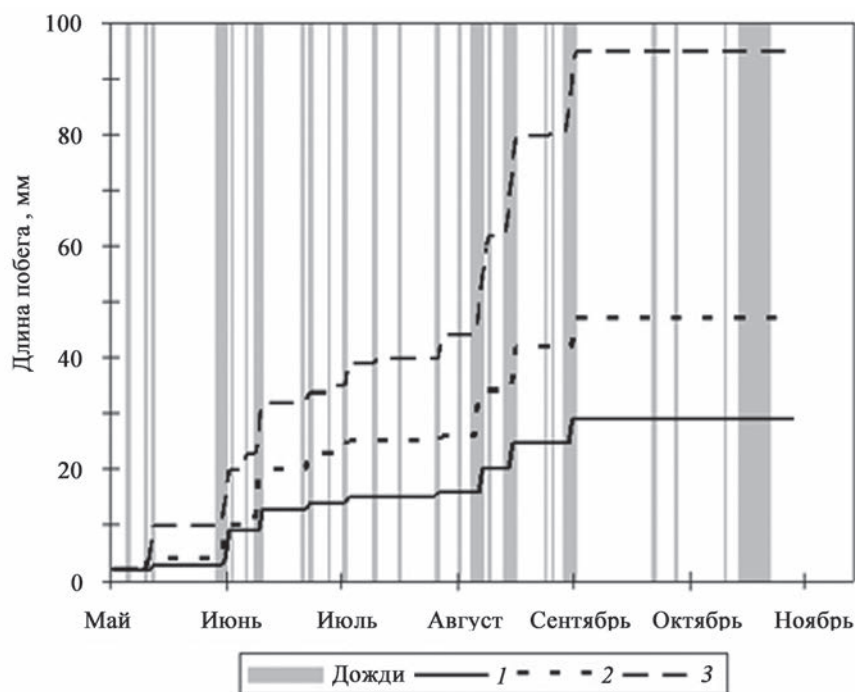


Рис. 4. Динамика нарастания побегов *Rhytidiadelphus subpinnatus* в 2014 г.: 1 – под елью (темно, суховато); 2 – на опушке (светло, умеренно влажно); 3 – в микропонижении, в траве (светло, очень влажно). Риски на оси абсцисс соответствуют началу каждого месяца

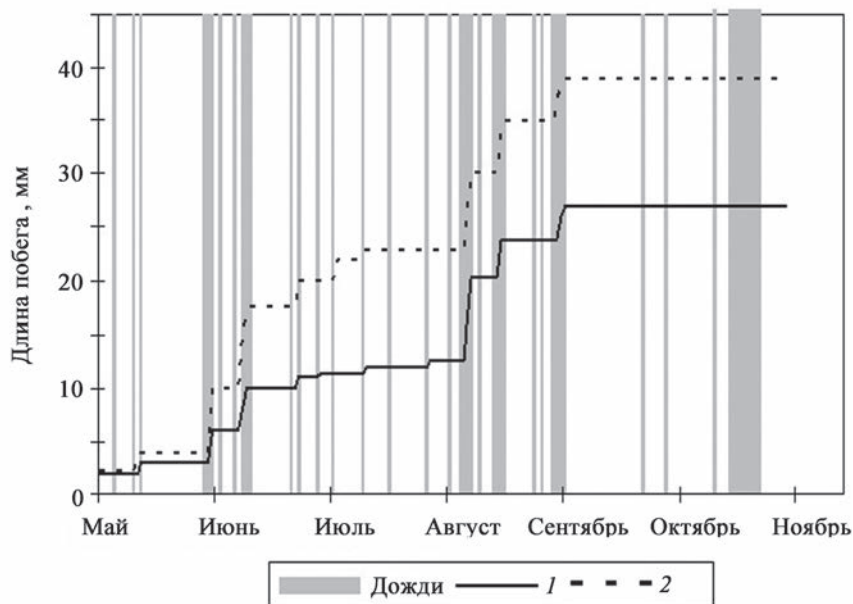


Рис. 5. Динамика нарастания побегов *Rhytidiadelphus triquetrus* в 2014 г.: 1 – под кронами ели (темновато, суховато); 2 – в просвете между кронами (светло, влажновато). Риски на оси абсцисс соответствуют началу каждого месяца

летном побеге в середине августа и к концу вегетационного сезона достигают в длину от 1 до 15 мм. В следующем сезоне скелетные оси продолжают удлиняться, затем ветвятся, а в конце августа верхушечные почки у них израстаются, и они теряют способность к нарастанию (Корчагина, 1960). Однако в просвете между кронами елей нами была обнаружена микроценопопуляция *H. splendens*,

у растений которой одни скелетные побеги в течение нескольких лет нарастали моноподиально, а у других развитие скелетных осей протекало описанным выше типичным образом. Годичные побеги, нарастающие моноподиально, как и у других видов, заметно удлинялись до конца сентября и имели большую величину годичных приростов по сравнению с побегами растений,

у которых ежегодно происходило перевершинивание (табл. 1). Однако в целом длина скелетной оси, образовавшейся при моноподиальном нарастании за вегетационный период с мая по конец сентября, была почти такой же, как и при симподиальном нарастании.

Особенности нарастания мхов в кюветах.

Опыты по выявлению влияния долготы дня на способность мхов к нарастанию показали, что побеги *Rhytidiadelphus triquetrus*, *R. subpinnatus*, *R. squarrosus*, *Cirriphyllum piliferum*, *Pleurozium schreberi* и *Thuidium assimile*, взятые из природы 8 января 2014 г., в кювете на подоконнике возобновили рост немного раньше, чем в кювете в климокамере – в конце января 2014 г. Побеги *Hylocomium splendens* стали расти через неделю после перенесения их в кюветы. Увеличение линейных размеров побегов всех остальных видов мхов, перенесенных из природы в кюветы 9 октября 2014 г., стало отчетливо заметно уже через 5–7 дней.

Эксперименты по выращиванию мхов в кюветах показали, что после возобновления роста у всех видов мхов практически полностью переста-

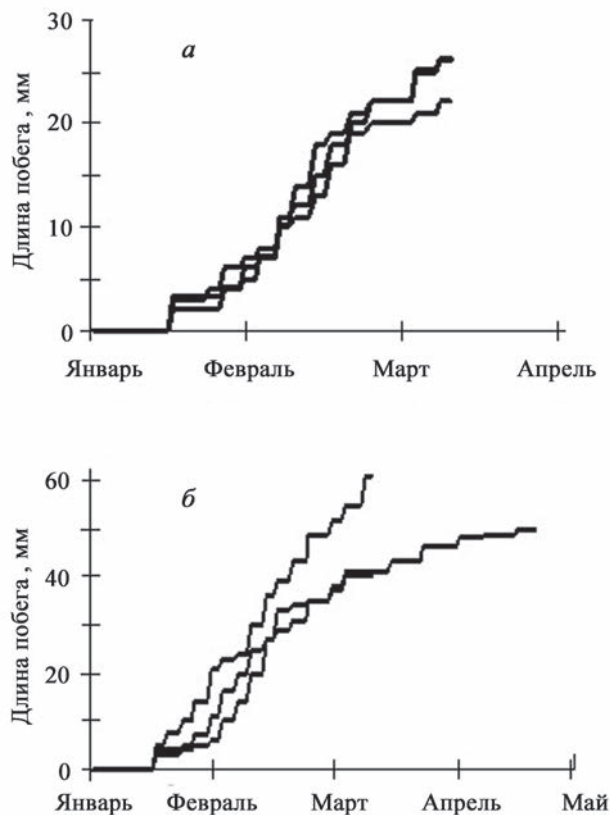


Рис. 6. Динамика нарастания побегов *Rhytidiadelphus squarrosus* в кюветах: б – на подоконнике с 27.01 по 20.04 2014 г.; а – в климокамере с 27.01 по 09.03 2014 г. Риски на оси абсцисс соответствуют началу каждого месяца

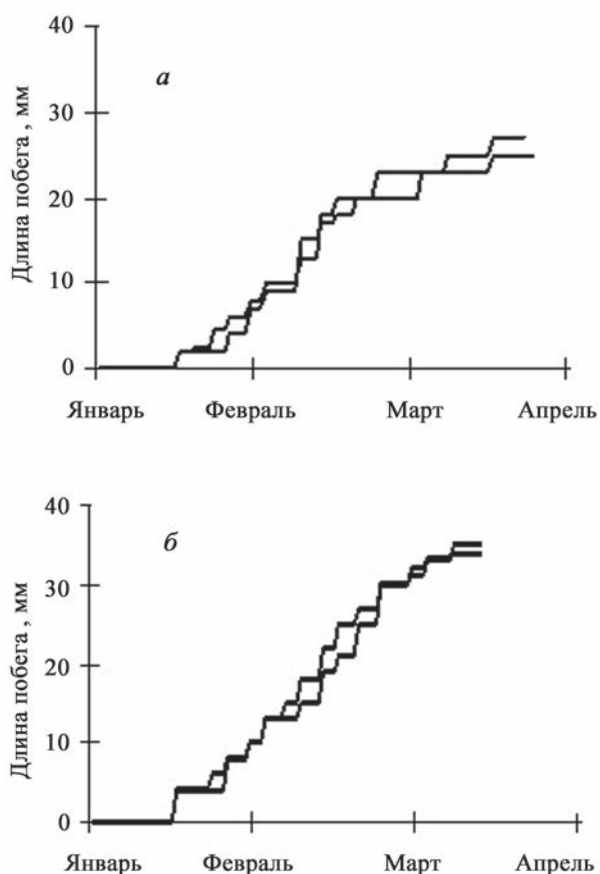


Рис. 7. Динамика нарастания побегов *Rhytidiadelphus triquetrus* в кюветах: а – в климокамере с 27.01 по 09.03 2014 г.; б – на подоконнике с 27.01 по 09.03 2014 г. Риски на оси абсцисс соответствуют началу каждого месяца

ли образовываться веточки и наблюдалось изростание скелетных побегов.

Наблюдения за динамикой нарастания *Rhytidiadelphus triquetrus* и *R. subpinnatus* при выращивании на подоконнике и в климокамере позволили установить, что в течение 4–5 недель после возобновления роста побеги удлинялись очень быстро, но при этом у них утончались стебли, а листья становились все более и более мелкими. Так, один из побегов *Rhytidiadelphus squarrosus* в кювете, стоявшей на окне, с 27.01 по 9.03 2014 г. вырос на 58 мм, а затем его верхушка погибла. Скорость роста этого побега составила 37,8 мм в месяц. Остальные побеги росли медленнее. К середине марта 2014 г. нарастание побегов прекратилось, поскольку у них погибли верхушки. Лишь один побег продолжал нарастать до 20.04.2014 г. (рис. 6, а). Затем у большинства отмеченных нами побегов верхушки стали засыхать или обламываться при измерении длины побегов. После гибели верхушек поддержание ростовых процессов происходило за счет боковых меристем, из которых вы-

Т а б л и ц а 2

Максимальная скорость роста побегов *Rhytidiadelphus triquetrus* и *R. squarrosus* в кюветах и в природе

| Название вида | Кювета на подоконнике температура 18–20°C | | Кювета в климокамере температура 8–12°C | | Щелковский р-н 29.06–28.07 2013 г. |
|-----------------------------------|--|----------------------------------|--|----------------------------------|--|
| | длина прироста, мм 27.01–9.03 2014 г. | скорость роста в месяц, мм | длина прироста, мм 27.01–9.03 2014 г. | скорость роста в месяц, мм | максимальная длина прироста и скорость роста в месяц, мм |
| <i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> | 34 | 24 | 21 | 15 | 12,5 |
| <i>Rhytidiadelphus squarrosus</i> | 53 | 37,8 | 26 | 18,5 | 28 |

растали истонченные побеги. Благодаря этому процессу существование мхов продолжалось в кюветах в течение года. В климокамере побеги *Rhytidiadelphus squarrosus* росли медленнее, чем на подоконнике. Один из побегов с 27.01. по 09.03 2014 г. вырос на 26 мм. Скорость роста этого побега составляла 18,5 мм в месяц. Рост прекратился из-за гибели апикальной клетки. Остальные побеги росли медленнее (рис. 6, б).

Побеги *Rhytidiadelphus triquetrus* в кювете на подоконнике росли быстрее, чем в климокамере (рис. 7, а, б). Два побега на подоконнике с 31.01 по 9.03 2014 г. выросли почти на 34 мм. Затем их верхушки погибли. Скорость роста этих побегов составила более 23 мм в месяц. Остальные побеги в кювете на подоконнике росли медленнее. Максимальная скорость роста побегов в кювете в климокамере составила 15 мм в месяц.

Для сравнения скорости роста побегов в кюветах и в природе мы взяли максимальную скорость роста побегов *Rhytidiadelphus triquetrus* (в просветах между кронами) и *R. squarrosus* (на сырой лужайке) с 29.06. по 28.07 2013 г. В этот период осадки выпадали часто и обильно, и мхи практически не пересыхали. Было установлено, что в кюветах, стоящих на подоконнике, отдельные побеги растут быстрее, чем в природе. Скорость роста побегов в кюветах в климокамере оказалась сопоставима с природной (таб. 2).

При выращивании всех видов мхов в кювете на подоконнике с 9.10 по 10.11 2014 г. при температуре 18–20°C были выявлены все те же особенности нарастания и ветвления, что и в предыдущем опыте. Мхи практически не ветвились, для них была характерна высокая скорость нарастания (табл. 3), и к 25.11 2014 г. более чем у половины побегов засохли или обломались при измерении хрупкие верхушки.

Обсуждение

Результаты проведенного исследования показали, что фактором, приостанавливающим рост побегов в конце вегетационного сезона, является температура. Так, осенью 2013 и 2014 гг. удлинение побегов, которое можно было обнаружить путем измерения линейкой, завершилось после того, как минимальная температура воздуха в течение одного-двух дней стала ниже 5–6°C. В предыдущих исследованиях мы указывали, что рост мхов лимитируется температурами, близкими к 0°C (Костина и др., 2013; Kostina et al., 2013).

Температура определяет и начало весеннего роста побегов, который возобновляется приблизительно через месяц после того, как сходит снег, и температура перестает опускаться ниже +5–6°C.

Т а б л и ц а 3

Величина максимальных линейных приростов мхов в кюветах на подоконнике с 9.10 по 10.11 2014 г.

| Название вида | Максимальная длина прироста в кювете на подоконнике, мм |
|-----------------------------------|--|
| <i>Hylocomium splendens</i> | 38 |
| <i>Thuidium assimile</i> | 19 |
| <i>Pleurozium schreberi</i> | 30 |
| <i>Ptilium crista-castrensis</i> | 22 |
| <i>Cirriphyllum piliferum</i> | 38 |
| <i>Rhytidiadelphus squarrosus</i> | 38 |
| <i>R. subpinatus</i> | 34 |
| <i>R. triquetrus</i> | 22 |

По данным Ермолаевой и др. (Ermolaeva et al., 2013), проводивших наблюдения за динамикой нарастания *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* в лесном поясе Хибин, побеги этих видов продолжают очень медленно удлиняться и при температуре ниже $+6^{\circ}\text{C}$, а рост побегов у *Hylocomium splendens* весной возобновляется на месяц раньше, чем у *Pleurozium schreberi*. У всех изученных нами мхов заметное удлинение побегов и завершение их роста происходят практически одновременно. Исключение представляет *Hylocomium splendens*, который начинает расти примерно на неделю раньше других видов.

Температура также влияет и на скорость нарастания мхов. Так, в дождливом и теплом июле 2013 г., когда средние дневные температуры были выше 20°C , мхи росли быстрее, чем в не менее дождливом, но более прохладном сентябре того же года, в котором дневные температуры были значительно ниже $+20^{\circ}\text{C}$. О влиянии температуры на рост мхов свидетельствуют и наши данные, полученные при выращивании мхов в искусственных условиях: мхи в климокамере при температуре $8\text{--}12^{\circ}\text{C}$ росли медленнее, чем на подоконнике при температуре $18\text{--}20^{\circ}\text{C}$. R.E. Longton, S.W. Greene (1979) также отмечали, что при выращивании *Pleurozium schreberi* в климокамере скорость роста побегов возрастала с повышением температуры от $+5^{\circ}\text{C}$ до $+20^{\circ}\text{C}$ независимо от фотопериода. По данным S.B. Furness, J.P. Grime (1982b), которые экспериментировали с мхами в климокамере, оптимальная температура для роста многих мхов находится в диапазоне $15\text{--}25^{\circ}\text{C}$, однако у *Brachythecium rutabulum* (Hedw) Bruch et al. скорость роста при температурах ниже $+5^{\circ}\text{C}$ снижается всего на 40% (Furness, Grime, 1982a).

Как показали проведенные нами опыты по выращиванию мхов в кюветах, поставленных на подоконник в январе и октябре 2014 г., продолжительность дня не влияет на способность мхов к нарастанию. Побеги в кювете удлинялись в октябре–ноябре; удлинение происходило также и в январе–марте. Однако следует отметить, что возобновление способности мхов к увеличению линейных размеров прямо зависело от времени их пребывания при низких температурах. В работе Proctor (1990) также указывается на то, что скорость и полнота восстановления мхов зависят от интенсивности и продолжительности высыхания.

Величина линейных приростов изученных нами мхов определяется видовой принадлежностью и достигает максимальных значений у *Rhytidiadelphus subpinnatus* и *R. squarrosus*. Однако все изученные виды сходным образом реагируют

на изменение внешних условий, что определяет сходство динамики их нарастания. Так, кратковременные дожди и выпадение росы по утрам в жаркую погоду не вызывают видимого увеличения линейных размеров мхов, или оно происходит очень медленно. Способность мхов к быстрому росту наблюдается, когда на смену засушливой погоде приходит дождливая, и мхи в течение нескольких дней находятся в обводненном состоянии. Скачкообразный рост побегов у мхов во время дождливой погоды может продолжаться не более 5–6 дней. За этот период они могут вырасти на 1/6 от общей длины их годового прироста. Даже если дожди не прекращаются, рост мхов приостанавливается или идет с меньшей скоростью. Можно предположить, что способность мхов к быстрому увеличению линейных размеров обусловлена тем, что во время кратковременного увлажнения росой или небольшими дождями апикальная клетка делится, но образующиеся клетки остаются мелкими. Во время дождливой погоды наряду с образованием новых клеток происходит быстрое увеличение размеров всех недавно поделившихся клеток, что вызывает скачкообразный рост линейных размеров самих побегов.

По нашим данным, от погодных условий зависит не только динамика нарастания побегов мхов, но и величина годовых приростов изученных видов мхов. Сопоставление величин годовых приростов показало, что во многих местообитаниях в засушливом и теплом 2014 г. мхи выросли на меньшую величину, чем в дождливом и прохладном 2013 г. При этом особенности ростовых процессов мхов в значительной степени сглаживали эти различия. В дождливом 2013 г. мхи росли более или менее постоянно, но медленно, а в засушливом 2014 г. их рост происходил скачкообразно и совпадал с дождливыми периодами.

В большей степени на линейные размеры изучаемых нами мхов влияли микроклиматические условия произрастания. Например, длина годовых приростов в микроценопопуляциях *Rhytidiadelphus subpinnatus*, находящихся на расстоянии 1–3 м друг от друга, различалась в 1,5–5 раз (табл. 1). Это связано, вероятно, с разной скоростью обсыхания побегов. При обсыхании, которое начинается с дистальной части побега, листья теряют тургор и «сжимаются», т.е. уменьшаются их длина и объем. В процессе измерения длины приростов мы нередко сталкивались с такой картиной: в микропонижении побеги *Rhytidiadelphus subpinnatus* после дождя находились во влажном состоянии, на опушке у них начинали обсыхать верхушки, а под кроной ели они уже успевали полностью обсохнуть.

На зависимость годовых линейных приростов зеленых мхов от погодных условий обращали внимание многие исследователи (Корчагин, 1960; Гончарова, Беньков, 2005; Гончарова, 2006; Шпак, Шмакова, 2010; Asada et al., 2003). На различия более чем в полтора раза в величинах годовых приростов у *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* в разных местообитаниях указывали О.В. Ermolaeva et al. (2013). Сходные данные по *H. splendens* и некоторым другим бокоплодным мхам приводили И.А. Гончарова и А.В. Беньков (2005). Подчеркивая влияние микроклиматических условий произрастания на развитие мхов, В.Р. Филин (1978) отмечал, что напочвенные мохообразные живут в условиях более мягкого и ровного микроклимата, факторы которого (температура, влажность воздуха, сила ветра и т.п.) существенно отличаются от соответствующих показателей, сообщаемых в метеосводках.

Многие исследователи обращали внимание на то, что темпы роста мхов коррелируют с уровнем грунтовых вод, определяются балансом между количеством осадков, проникшим сквозь полог, густотой этого полога и интенсивностью испарения (Корчагин, 1960; Кнорре, Ваганов, 2005; Гончарова, Беньков, 2005; Гончарова, 2006; Busby et al., 1978; Proctor, 1990; Ermolaeva et al., 2013). Весь этот комплекс факторов, трудно поддающихся оценке и учету, определяет различия в количестве осадков и интенсивности испарения воды в каждом конкретном местообитании, а следовательно, и длительность пребывания побегов мхов во влажном состоянии, что сказывается на величине годовых линейных приростов. В мезофитных сообществах, по данным Т.В. Callaghan et al. (1997), К.Дж., Stewart, А.У. Mallik (2006), рост и жизнеспособность лесных мхов, таких как, например, *Hylocomium splendens*, зависят прежде всего от микроклимата приземного слоя воздуха, так как эти мхи не в состоянии при удалении легкого затенения, даваемого подлеском, компенсировать потерю воды из почвы, как это может сделать *Polytrichum commune* Hedw.

Результаты проведенного исследования, показывающие меньшую зависимость величины годовых приростов от погодных условий, в целом сопоставимы с нашими собственными данными по *Pleurozium schreberi* (Kostina et al., 2013) и другим видам мхов (Костина и др., 2013). Есть расхождение с данными за 2011 г., когда методика измерения длины побегов и выбор микроценопопуляций только обрабатывались. Можно высказать предположение, что особенности ростовых про-

цессов мхов обеспечивают стабильность их годичной продукции. На незначительное изменение годичной продукции *Hylocomium splendens* в одних и тех же местообитаниях указывали А.А. Кнорре и Е.А. Ваганов (2005). О.В. Ermolaeva et al. (2013) также указывали на мало различающиеся величины линейных приростов у *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и *Polytrichum commune* в схожих условиях в разные годы.

Результаты исследования показали, что при выращивании мхов в кюветах они практически сразу теряют способность к образованию веточек. Нарушение морфофункциональных процессов проявляется также и в том, что в кюветах скорость роста побегов длительное время (до полутора месяцев) остается высокой, а затем снижается. Во время интенсивного нарастания побеги быстро израстаются – стебли становятся тонкими и хрупкими, листья уменьшаются в размерах. У многих побегов верхушки засыхают или обламываются при измерении их длины. На вытягивание побегов и слабое ветвление *Pleurozium schreberi* при выращивании в климокамере обращали внимание R.E. Longton и S.W. Greene (1979). Такой характер нарастания сильно отличается от природного. В природе, как уже отмечалось выше, после периодов быстрого увеличения линейных размеров побегов следуют периоды замедленного их роста. На высокую скорость роста *Pleurozium schreberi* при выращивании в фитотроне указывали R.E. Longton, S.W. Greene (1979): за 8 недель побеги вырастали на 40–57 мм, что было сопоставимо с величинами годовых приростов в природных местообитаниях в Британии. S.B. Furness и J.P. Grime (1982) отмечали, что многие мхи при абсолютной влажности воздуха и температуре +35° С после периода очень быстрого роста, темпы которого у *Brachythecium rutabulum* были сравнимы с темпами роста рассады некоторых видов сосудистых растений, быстро погибали.

Заключение

Заметное увеличение линейных размеров изученных видов мхов происходит при температуре воздуха выше +5–6°С. Температура воздуха определяет начало и завершение ростовых процессов в весенне-осенний период, а также скорость нарастания мхов в летний период. Долгота дня на широте Московской обл. в осенне-зимне-весеннее время не препятствует удлинению побегов изученных нами видов в культуре.

Величины годовых линейных приростов зависят от погодных условий, но в большей степени определяются комплексом микроклиматических условий каждого конкретного местообитания, от

которых зависит длительность пребывания побегов мхов во влажном состоянии.

Динамика нарастания определяется также биологическими особенностями ростовых процессов мхов, специфика которых состоит в том, что в засушливый период видимого увеличения их линейных размеров практически не происходит. Во время затяжных дождей в течение 3–5 дней мхи способны к скачкообразному увеличению линейных размеров, после которого рост по-

бегов на некоторое время приостанавливается или протекает медленно, даже если сохраняется дождливая погода.

При выращивании мхов в кюветах происходят серьезные нарушения морфофизиологических процессов, связанных с ветвлением и нарастанием побегов.

Авторы выражают признательность М.С. Игнатову (ГБС РАН им. Н.В. Цицина) за критическое чтение и конструктивное обсуждение рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Борисова Ю.Е., Мирин Д.М. Связь ростовых характеристик некоторых видов мхов с микроценоотическим окружением // Актуальные проблемы геоботаники. III всероссийская школа-конференция. Ч. I. Петрозаводск, 2007. С. 74–77 [Borisova Yu.E., Mirin D.M. Svyaz' rostovykh kharakteristik nekotorykh vidov mkhov s mikrotsenoticheskim okruzheniem // Aktual'nye problemy geobotaniki. III vserossiiskaya shkola-konferentsiya. Ch. I. Petrozavodsk, 2007. S. 74–77.]
- Гончарова И.А., Беньков А.В. Динамика приростов зеленых мхов в лесоболотных комплексах юга Западной Сибири // Лесоведение. 2005. № 1. С. 43–51. [Goncharova I.A., Ben'kov A.V. Dinamika prirostov zelenykh mkhov v lesobolotnykh kompleksakh yuga Zapadnoi Sibiri // Lesovedenie. 2005. № 1. S. 43–51].
- Гончарова И.А. Продуктивность некоторых мхов в местообитаниях с избыточным увлажнением в Томской области // Растительные ресурсы. 2006. Вып. 1. С. 35–43 [Goncharova I.A. Produktivnost' nekotorykh mkhov v mestoobitaniyakh s izbytochnym uvlazhneniem v Tomskoi oblasti // Rastitel'nye resursy. 2006. Vyp. 1. S. 35–43].
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. М., 2003. Т. 1. 608 с. [Ignatov M.S., Ignatova E.A. Flora mkhov srednei chasti evropeiskoi Rossii. M., 2003. T. 1. 608 s.].
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. М., 2004. Т. II. С. 609–944 [Ignatov M.S., Ignatova E.A. Flora mkhov srednei chasti evropeiskoi Rossii. M., 2004. T. II. S. 609–944].
- Кнорре А.А., Вагинов Е.А. Особенности роста и годичная продукция *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) в северных экосистемах // Растительные ресурсы. 2005. Вып. 4. С. 12–21 [Knorre A.A., Vaginov E.A. Osobennosti rosta i godichnaya produktsiya *Hylocomium splendens* (Hylocomiaceae) v severnykh ekosistemakh // Rastitel'nye resursy. 2005. Vyp. 4. S. 12–21].
- Корчагин А.А. Определение возраста и длительности жизни мхов и печеночников. Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. С. 279–314 [Korchagin A.A. Opredelenie vozrasta i dlitel'nosti zhizni mkhov i pechenochnikov. Polevaya geobotanika. M.; L., 1960. S. 279–314].
- Костина М.В., Сафронова Г.А., Агапов П.А. Годичные приросты, строение и динамика развития побеговых систем бокоплодных мхов // Бот. журн. 2013. Т. 98. № 11. С. 1370–1384 [Kostina M.V., Safronova G.A., Agapov P.A. Godichnye prirosty, stroenie i dinamika razvitiya pobegovykh sistem bokoplodnykh mkhov // Bot. Zhurn. 2013. T. 98. № 11. S. 1370–1384].
- Шпак О.В., Шмакова Н.Ю. Первичная продукция мхов в Хибиных (Кольский полуостров) // Растительные ресурсы. 2010. Вып. 2. С. 42–49 [Shpak O.V., Shmakova N.Yu. Pervichnaya produktsiya mkhov v Khibinakh (Kol'skii poluostrov) // Rastitel'nye resursy. 2010. Vyp. 2. S. 42–49].
- Филин В.Р. Мохообразные / Водоросли, лишайники и мохообразные СССР. М., 1978. С. 154–343 [Filin V.R. Mokhoobraznye / Vodorosli, lishainiki i mokhoobraznye SSSR. M., 1978. S. 154–343].
- Asada T., Warner B.G., Bannerc A. Growth of Mosses in Relation to Climate Factors in a Hypermaritime Coastal Peatland in British Columbia, Canada // The Bryologist. 2003. Vol. 106. N 4. P. 516–527.
- Busby J.R., Bliss L.C., Hamilton C.D. Microclimate control of growth rates and habitats of boreal forest mosses, *Tomenthypnum nitens* and *Hylocomium splendens* // Ecological Monographs. 1978. Vol. 48. N 2. P. 95–110.
- Callaghan T. V., Collins N.J., Callaghan C.H. Photosynthesis, Growth and Reproduction of *Hylocomium splendens* and *Polytrichum commune* in Swedish Lapland. Strategies of Growth and Population Dynamics of Tundra Plants 4 // Oikos 1978. Vol. 31. Fasc. 1. P. 73–88.
- 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 // J. Bryology. 2013. Vol. 22. P. 7–14.
- Furness S. B., Grime J. P. Growth Rate and Temperature Responses in Bryophytes: I. An Investigation of *Brachythecium rutabulum* // J. Ecology. 1982. Vol. 70. N 2. P. 513–523.
- Furness S.B., Grime J.P. Growth Rate and Temperature Responses in Bryophytes: II. A Comparative Study of Species of Contrasted Ecology // J. Ecology. 1982. Vol. 70. N 2. P. 525–536.
- Kostina M.W., Safronova G.A., Agapov P.A. On the growth of *Pleurozium schreberi* (Bryophyta) in

- Moscow Province // J. Bryology. 2013. Vol. 22. P. 15–22.
- Longton R.E., Greene S.W. Experimental studies of growth and reproduction in the moss *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. // J. Bryology. 1979. Vol. 8. Issue 3. P. 337–356.
- Proctor M.C.F. The physiological basis of bryophyte production // Botanical Journal of the Linnean Society. 1990. Vol. 104. Issue 1–3. P. 61–77.
- Stewart K.J., Mallik A.U. Bryophyte responses to microclimatic edge effects across riparian buffers // Ecological Applications. 2006. Vol. 16. N 4. PP. 1474–1486.

Поступила в редакцию / Received 05.02.2015
Принята к публикации / Accepted 09.11.2015

WEATHER AND MICROCLIMATE INFLUENCE ON THE ANNUAL GROWTH OF PLEUROCARPOUS MOSSES IN MOSCOW REGION

M.V. Kostina, G.A. Safronova, N.S. Barabanshchikova¹

The observations in mesic forests of Moscow regions revealed that *Rhytidiadelphus squarrosus*, *R. subpinnatus*, *R. triquetrus*, *Thuidium assimile*, *Cirriphyllum piliferum*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis* stop their growth in the autumn after temperature drops below +5...6°C. In spring the growth resumes after 3–4 weeks after temperature exceeds +5...6°C. The maximal growth occurs when day temperature is above +20°C, while the day-time length shows no effect on the moss shoot elongation. Rainy periods result in abrupt linear growth accelerations, which is however soon slowing down to complete interruption even if rains continue. The annual increments of the same species in 2013 and 2014 differs not more than 19%, while the variation among different habitat types was 1.5–5 times. Microclimate corresponding to high air humidity keeps plants moist and affects much on their elongation.

Key words: pleurocarpous mosses, annual increment, growth dynamics, Moscow Province.

¹All the members of the Chair of Biology and Biotechnology of MSGU after M. Sholokhov: Kostina Marina Viktorovna (mkostina@listl.ru), Safronova Galyna Alekseevna (galyasafronova@mail.ru), Barabanshchikova Natalya Sergeevna (baraba@list.ru).