

На правах рукописи

ШПАК Ольга Владимировна

**ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МХОВ В ХИБИНАХ**

03.00.12 – «Физиология и биохимия растений»

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург - 2008

Работа выполнена в Полярно-альпийском ботаническом саду-институте им. Н.А. Аврорина
Кольского научного центра РАН

Научные руководители: д.б.н., профессор, чл.-корр. РАН
Жиров Владимир Константинович
д.б.н., с.н.с.
Шмакова Наталья Юрьевна

Официальные оппоненты: д.б.н., профессор
Марковская Евгения Федоровна
д.б.н., вед.н.с.
Слемнев Николай Николаевич

Ведущая организация: Санкт-Петербургская Государственная лесотехническая академия
им. С.М. Кирова

Защита состоится 25 июня 2008 года в _____ часов на заседании диссертационного
совета _____ при Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН по адресу:
197376. г. Санкт-Петербург, ул. профессора Попова, д. 2.
Факс: (812) 346-36-43
Тел: 346-37-42

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического института им. В.Л.
Комарова РАН

Автореферат разослан _____ 2008 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

О.С. Юдина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. При изучении продукционных процессов в горно-тундровых сообществах Хибинских гор (Шмакова, 2006) выяснилось, что практически отсутствуют сведения о физиологии таких важных компонентов растительного покрова как мхи, которые во флоре Хибин представлены 288 видами против 449 видов сосудистых растений и являются доминантами и содоминантами многих растительных сообществ. В то же время многими исследователями высоко оценивается роль мхов в циклах углерода и минеральных элементов в разных сообществах (O'Neill, 2002; Mues, 2002; Turetsky, 2003). Продуктивность и особенности биологии роста изучали довольно подробно для сфагновых мхов, видов лесных сообществ и болот, тундровых экосистем, расположенных в зоне вечной мерзлоты и некоторых видов, которые используются в качестве индикаторов загрязнения (Андреева, 1990; Бузников и др., 1995; Грабовик, 2002; Turetsky, 2003; Кноппе, Ваганов, 2005). В литературе для мхов приводятся результаты исследований в самых разных регионах от Арктики до Антарктики, применяются разные методы и методики. Поэтому сведения о динамике процессов и показателей часто противоречивы и не сопоставимы.

Монографические работы по мохообразным посвящены в основном биологии, систематике, частично - анатомии и морфологии (Schofield, 1985; Longton, 1988; Tenhunen et al., 1992; Bryophyte Biology, 2000; Proctor, 2002). Рассмотренные в сводках данные о физиологии мхов немногочисленны. Широко распространено мнение, что этой группе растений присущи низкая фотосинтетическая активность, медленный рост и незначительная биомасса. Остаются малоизученными реакции фотосинтетического аппарата разных по экологии и морфологии видов мхов на меняющиеся условия среды в суточной и сезонной динамике.

Цель и задачи исследований.

Цель работы - оценка функциональной активности некоторых видов мхов, произрастающих в разных растительных поясах Хибин.

Были поставлены следующие задачи:

- определить характер сезонной и суточной динамики основных показателей фотосинтетической деятельности (углекислотный газообмен, содержание пигментов пластид);
- изучить зависимость фотосинтетических реакций от температуры и освещенности;
- выяснить особенности водного режима (содержание воды в ассимилирующих органах) мхов;
- получить данные о продуктивности исследованных видов по:
 - а) размерам фитомассы моховых дернин;
 - б) размерам годовых приростов особей (линейным и по массе);
- выявить адаптационные возможности исследованных видов мхов в местообитаниях Хибинских гор.

Научная новизна. Впервые дана сравнительная эколого-физиологическая характеристика 10 видов мхов из разных семейств и контрастных экологических групп, играющих значительную роль в лесных и горно-тундровых сообществах Хибин. Выявлены особенности фотосинтетической деятельности мхов в зависимости от экологических условий (разные растительные пояса, микроместообитания), установлены диапазоны оптимальных условий CO₂-газообмена. Впервые определены запасы и структура надземной фитомассы, размеры хлорофилльного индекса и его прямая связь с годичной продукцией для одновидовых моховых дернин. Показатели функционирования изученных видов мхов сравнимы с таковыми вечнозеленых и листопадных кустарничков в тех же условиях.

Теоретическая и практическая значимость. Данные по физиологическим показателям и продуктивности мхов позволяют оценить их роль в сохранении биоразнообразия и вклад в общую продуктивность растительного покрова Крайнего Севера.

Материалы работы могут быть использованы при чтении курсов лекций по физиологии растений, экологической физиологии, анатомии.

Апробация работы. Результаты исследований и материалы диссертации были представлены и доложены на Международной конференции «Устойчивость экосистем и проблема сохранения биоразнообразия на Севере» (Кировск, 2006), Международной конференции и VI съезде ОФР «Современная физиология растений: от молекул до экосистем» (Сыктывкар, 2007), на Совместном заседании секций физиологии растений и бриологии РБО и семинара лаборатории экологической физиологии БИН РАН (Санкт-Петербург, май 2007), на Научном семинаре лаборатории экологической физиологии БИН РАН и секций физиологии растений и бриологии РБО (Санкт-Петербург, апрель 2008).

Работа выполнена в лаборатории экологической физиологии растений Полярно-альпийского ботанического сада-института Кольского НЦ РАН в период прохождения курса аспирантуры (2004-2007 гг.), является частью темы НИР «Влияние видового состава и структуры растительных сообществ Хибин на продукционно-деструкционные процессы» (№ Гр 01200407341), поддержана грантом РФФИ № 05-04-97518 «Роль мохообразных в продукционном процессе растительных сообществ Хибин».

Публикации. Материалы диссертации в полном объеме опубликованы в 2 статьях и 3 материалах совещаний и конференций.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав, заключения и выводов, списка использованной литературы. Работа изложена на 95 страницах текста, содержит 22 таблицы, 27 рисунков. Список литературы включает 176 источников, из них 70 иностранных авторов.

Благодарности. Автор глубоко признателен д.б.н. Н.Ю. Шмаковой, к.б.н. Л.М. Лукьяновой, чл.-корр. РАН, профессору В.К. Жирову за руководство и неоценимую помощь в организации исследований. Искреннюю благодарность выражаю Л.М. Федоровой, принимавшей активное участие в ходе проведения исследования, за ценные консультации коллегам лаборатории флоры и растительных ресурсов ПАБСИ д.б.н. Н.А. Константиновой, к.б.н. О.А. Белкиной, н.с. А.Ю. Лихачеву, н.с. В.А. Костиной.

Особую благодарность за консультации, теплую эмоциональную атмосферу и моральную поддержку при обсуждении материалов исследования выражаю сотрудникам лабораторий экологической физиологии и бриологии Ботанического института им. В.Л. Комарова чл.-корр. РАН, профессору Ю.В. Гамалею, д.б.н., профессору О.А. Семихатовой, к.б.н. Т.Г. Масловой, к.б.н. Н.С. Мамушиной, д.б.н. О.М. Афоной.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. Обзор литературы по экологии и физиологии мхов

Проанализированы данные литературы по физиологии и экологии мхов (Schofield, 1985; Longton, 1988; Tenhunen et al., 1992; Bryophyte Biology, 2000; Proctor, 2002). Имеются многочисленные работы по исследованию функциональной активности мхов (Busby, Whitfield, 1978; Glime, Witt, 1984; Nokatsubo, 1993; Schroeter, Sancho, Valladares, 1999; Hermander-Garcia et al., 1999; Masaki et. al., 2002; Heijmans, Chapin, 2004). Полученные данные противоречивы и сложны для понимания различных аспектов жизнедеятельности и продуктивности этой группы бриофитов в широком спектре разнообразных экологических условий Хибин. Это свидетельствует о важности локальных исследований эколого-физиологических особенностей мхов в различных растительных поясах Хибинских гор.

ГЛАВА 2. Объекты и методы исследования

Исследования проведены в 2005-2007 гг. на территории Полярно-альпийского ботанического сада (ПАБСИ) в условиях Хибинского горного массива (67° 38' с.ш.) для 10 широко распространенных видов мхов, на северо-восточном склоне г. Вудъяврчорр в трех растительных поясах (табл. 1).

Выбор объектов, местообитаний, показателей характеристики жизнедеятельности, методик исследования был сделан, исходя из имеющихся сведений об анатомии, морфологии и распространении мхов в условиях Хибин.

Образцы мхов для исследований отбирали:

В лесном поясе (320 м н.у.м.): Л* - ельник кустарничково-зеленомошный (с большой примесью березы, главным образом *Betula subarctica* Orlova). Л** - редкостойный еловый лес с примесью березы и рябины (*Sorbus Gorodkovii* Pojark.). Водоток прирусловых ручьев р. Вудъяврйок.

В поясе березового криволеся (420 м н.у.м.): Кр* - березовое криволестье, кустарничково-зеленомошное. По составу растительности нижних ярусов сходно с таковыми в ельниках.

В горной тундре: Т* - верхняя часть тундрового пояса (620 м н.у.м.), мохово-кустарничковые, травяно-кустарничковые тундры; Т** - нижняя, относительно влажная часть тундрового пояса (500 м н.у.м.), в ложбине.

Обозначения мест отбора проб для каждого местообитания даны в табл. 1.

Таблица 1

Краткая характеристика исследованных видов мхов

(по 1 – Р.Н. Шлякову, 1961; Р.Н. Шлякову, Н.А. Константиновой, 1982; 2 – М.С.Ф. Proctor, 1982; W.B. Schofield, 1985)

Вид	Экологическая группа	Типичные местообитания	Обозначение
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	Мезотрофный мезогигрофит (1), эндогидрильный (2)	Влажные леса, ельники и березняки, моховые тундры (1)	Л* Кр* Т*
<i>P. piliferum</i> Hedw.	Ксерофит (1), эндогидрильный (2)	В сосняках, на горячих, сухих тундрах, камнях, скалах (1)	Л* Т*
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L.S	Эвтрофный или мезоэвтрофный мезофит(1), эндогидрильный(2)	В условиях умеренного увлажнения в лесах и тундрах (1)	Л*
<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp. in B.S.G.	Мезотрофный мезофит (1), эктогидрильный(2)	Зеленомошные леса, моховые тундры (1)	Л*,** Кр* Т*, **
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	Олиготрофный мезофит (1), эктогидрильный (2)	В лесах с умеренной влажностью, в затенении, с влажными почвами (1)	Л* Кр* Т*
<i>Dicranum majus</i> Sm.	Мезотрофный гигромезофит (1)	От равнины до верхних частей склонов, в умеренном увлажнении (1)	Л*
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	Мезотрофный, нередко оксилотрофный мезофит или гигрофит (1)	В лесах травяных и зеленомошниках в условиях увлажнения проточными водами (1)	Л*
<i>Pohlia wahlenbergii</i> (Web. et Mohr) Andrews in Grout.	Преимущественно мезотрофный гигрогидрофит (1), эндогидрильный (2)	По местам, увлажняемым проточными водами, по берегам ручьев, часто в воде (1)	Л**
<i>Bryum weigelii</i> Spreng.	Эвтрофный гидрофит (1)	По мокрым ключевым болотцам, берегам ручьев (1)	Л**
<i>Racomitrium microcarpon</i> (Hedw.) Loeske	Литофильный мезофит или ксеромезофит (1)	На сухих валунах, склонах и уступах скал (1)	Л* Т*

* - мезофильные местообитания; ** - местообитания с избыточным увлажнением

В работе использовали общепринятые методы и методики исследования:

Интенсивность углекислотного газообмена - с помощью инфракрасного газоанализатора ГИАМ-15М, включенного по абсолютной схеме в открытой системе

(Вознесенский, 1977; Вознесенский, Щербатюк, 1982), рассчитывали в мг CO₂ на г сухой массы ассимилирующих органов в час или на м² площади, занимаемой дернинами со 100% проективным покрытием. Для сезонной динамики использовали данные, полученные в утренние (9-12) часы, т.е. до периода заметного снижения влажности воздуха, во время суточных опытов образцы мхов отбирали каждые 1.5-2 часа.

Содержание основных фотосинтетических пигментов – хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов определяли в спиртовой вытяжке с использованием спектрофотометра СФ-26 (Сапожников и др., 1978; Lichtenthaler, Wellburn, 1983). Отбор образцов проводили 5-10 раз в течение вегетации. Данные по содержанию хлорофиллов и массе ассимилирующих органов отдельных видов использовали для расчета хлорофилльного индекса моховых дернин (ХИ, г/м²). Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК, % от общего содержания хлорофиллов) рассчитывали, приняв, что практически весь хлорофилл *b* находится в ССК и соотношение *a/b* в нем равно 1.2 (Lichtenthaler, 1987).

Содержание воды в ассимилирующих частях мхов определяли одновременно с отбором проб на измерение интенсивности газообмена и содержания пигментов. После длительных сухих и дождливых периодов оводненность измеряли специально. Материал высушивали при 105 °С до абсолютно сухого веса.

Для *анатомических исследований* использовали свежий и размоченный материал зрелых листьев с верхних ярусов стебля мха (отступая от верхушки 0.5 см). Работу проводили на световом микроскопе Ахиоплан 2 (Carl Zeiss). Измерения показателей и фотографии срезов сделаны с использованием Color Vision camera module 3CCD.

Для учета *запасов и структуры* фитомассы вырезали 2-4 пробные площадки размерами от 16 до 113 см² (в зависимости от плотности дернин), где покрытие данного вида составляло не менее 90-100%. Сухую массу структурных частей представляли в пересчете на 1 м² площади дернины и на одну особь.

Годичный прирост (*Polytrichum commune*, *Polytrichastrum alpinum*, *Dicranum majus*, *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*) определяли по морфологическим признакам (форме и расположению листьев), изгибанию стеблей, длине неветвящихся частей побега между разветвлениями, методом завязывания нитей (Корчагин, 1960). У остальных видов годичный прирост не определяли из-за отсутствия четких границ.

Латинские названия приведены для сосудистых растений - по С.К. Черепанову (1995), для мхов - по М.С. Игнатову, О.М. Афониной (1992), для лишайников – по R. Santesson (1993). По М.С.Ф. Proctor (1982) и W.B. Schofield (1985) мы использовали разделение видов на *эктогидрильные* и *эндогидрильные*. У первых гаметофит поглощает воду и растворенные минеральные вещества большей частью поверхности, листья обычно однослойные, поэтому хорошо адаптированы к такому способу поглощения. Вторые - получают влагу по внутренней системе листьев и других тканей.

В местообитаниях, где отбирали образцы мхов, в течение трех вегетационных сезонов измеряли *температуру воздуха* (термографы-самописцы М-16АМ). Сравнение наших данных с многолетними наблюдениями метеостанций «Апатитовая гора» и «Хибины горная» (Зюзин, 2006), которые по расположению и высотам над уровнем моря аналогичны местообитаниям на г. Вудъяврчорр, показали их представительность.

Проведена *статистическая обработка* данных (Зайцев, 1991). Достоверность различий оценивали по критерию Стьюдента на доверительном уровне P=95%.

ГЛАВА 3. Углекислотный газообмен

Исследование углекислотного газообмена в течение нескольких лет на одних и тех же видах в суточной и сезонной динамике дает возможность выявить эколого-физиологические особенности, степень адаптации и устойчивости фотосинтетического аппарата целой группы растений к тому или иному фактору, либо их совокупности, и оценить их фотосинтетическую продуктивность.

Данные о сезонной динамике углекислотного газообмена мхов немногочисленны и неоднозначны, что, по-видимому, связано со своеобразием онтогенеза, когда основной формой роста является гаметофит без выраженных фаз развития. У бриофитов, в сравнении с сосудистыми растениями, сезонные изменения фотосинтетических реакций менее заметны (Russel, Botha, 1988). В течение вегетационного периода у исследованных видов мхов колебания величин фотосинтеза довольно велики. Сразу после схода снега (конец мая-начало июня) и в конце сентября-октябре (заморозки на почве, низкая облачность) у большинства мхов фотосинтез несколько понижен.

Величины углекислотного газообмена распределяются в соответствии с особенностями температурного и водного режимов в годы исследований: самые высокие значения фотосинтеза приходятся на более теплый 2007 год, когда средняя за вегетацию температура воздуха была на 1.5 и 2.2 °C выше таковых в 2005 и 2006 годах, соответственно. Сумма активных температур воздуха в лесном поясе значительно выше таковой в горной тундре. Средние и максимальные величины интенсивности углекислотного газообмена мхов (табл. 2) позволяют разделить виды на группы, которые соответствуют либо их принадлежности к таксономической единице, либо условиям местообитания.

Таблица 2

Интенсивность углекислотного газообмена мхов (среднее за 2005-2007 гг.)

Вид	Лесной пояс				Горная тундра			
	п	среднее	мин	макс	п	среднее	мин	макс
<i>Pohlia wahlenbergii</i>	43	7.1±0.6	1.2	14.4				
<i>Bryum weigelii</i>	44	5.9±0.5	2.0	14.9				
<i>Polytrichum piliferum</i>	36	6.4±0.5	1.0	13.0	30	4.2±0.5	0.2	9.8
<i>Polytrichum commune</i>	55	5.3±0.3	1.5	13.0	29	5.1±0.4	0.4	8.6
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	41	5.0±0.4	1.5	9.9				
<i>Sanionia uncinata</i>	42	3.6±0.3	0.3	8.7				
<i>Dicranum majus</i>	50	3.4±0.2	0.5	8.0				
<i>Pleurozium schreberi</i>	53	3.4±0.2	0.2	7.6	24	2.5±0.4	0.2	6.5
<i>Hylocomium splendens</i>	57	3.2±0.2	0.2	6.4	31	2.3±0.3	0.1	5.9
<i>Racomitrium microcarpon</i>	24	1.7±0.3	0.2	4.2	14	1.5±0.2	0.3	3.0

В лесном поясе в одну группу отнесены виды избыточно увлажненных местообитаний (*Pohlia wahlenbergii*, *Bryum weigelii*) и эндогидрильные мхи сем. *Polytrichaceae* (в среднем НИФ 5-7 мг CO₂ на г сухой массы в час, диапазон изменения величин наибольший). В другую группу - эктогидрильные мхи сем. *Hylocomiaceae* и мезофиты (НИФ около 3.5 мг CO₂ на г сухой массы в час). Низкий уровень НИФ обнаружен у ксерофитного мха *Racomitrium microcarpon*, обитающего на валунах, где вероятно, существует дефицит не только влаги, но и питательных веществ. Мхи в горной тундре имеют меньшие величины газообмена, чем одноименные виды в лесном поясе. У видов лесного пояса, лучше обеспеченных влагой не отмечен минимум газообмена ниже 1 мг CO₂/г сухой массы в час. В горной тундре у всех видов минимум фотосинтеза составлял менее 1 мг CO₂/г сухой массы в час.

Мхи, по сравнению с цветковыми растениями, начинают фотосинтезировать раньше весной и остаются в активном состоянии до поздней осени. Для оценки фотосинтетической активности мхов в эти периоды проведены измерения на различных образцах: 1) извлеченных из-под снега в июне (температура моховой подушки не выше 3-5 °C); 2) с участков, где снег только что сошел (температура в подушках 5-8 °C); 3) после осенней оттепели с предшествующим двухнедельным снежным покровом (около 30 см) и температурой воздуха до -10 °C (табл. 3). У растений из-под снега уровень НИФ оказался высоким. Виды, хорошо сохраняющие влагу (*Polytrichum commune*) имеют меньшие

величины НИФ в начале вегетации, а виды, легко теряющие влагу (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Racomitrium microcarpon*) характеризуются значениями фотосинтеза превышающими среднесезонные. Довольно высокой оказалась и дыхательная способность (1-3 мг CO₂/г сухой массы в час), вероятно под влиянием резкой смены температур. Мхи способны быстро восстанавливать фотосинтетическую активность после продолжительных осенних заморозков (величины НИФ заметно ниже, чем весной, но выше минимальных в течение сезона), что заметно удлиняет период их вегетации по сравнению со многими сосудистыми растениями.

Таблица 3

Интенсивность углекислотного газообмена (мг CO₂/г сухой массы в час) мхов в начале и конце вегетации

Вид	Июнь						Октябрь		
	Из-под снега			С участка без снега			После оттепели		
	НИФ	Д	Содержание воды, %	НИФ	Д	Содержание воды, %	НИФ	Д	Содержание воды, %
<i>Polytrichum commune</i>	3.3	2.1	74	4.8	2,0	72	2.9	0.8	79
<i>Hylocomium splendens</i>	3.7	2.3	86	3.7	2.3	74	1.4	0.6	89
<i>Pleurozium schreberi</i>	3.7	1.8	84	5.2	3.1	76	0.5	0.5	91
<i>Racomitrium microcarpon</i>	2.6	1.1	73	2.6	1.9	63	-	-	-
<i>Pohlia wahlenbergii</i>	-	-	-	-	-	-	1.2	1.2	80
<i>Sanionia uncinata</i>	-	-	-	-	-	-	1.9	1.2	77

НИФ – наблюдаемый газообмен; Д – темновое дыхание.

В период полярного дня были получены кривые суточного хода для 4 видов мхов: *Polytrichum commune*, *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* – во всех растительных поясах, *Polytrichum piliferum* – в лесном поясе и горной тундре (рис. 1). Дневные колебания интенсивности наблюдаемого фотосинтеза (НИФ) четко отражают изменения основных метеорологических факторов в дни опытов.

В пасмурный день содержание воды в листьях эктогидрильных (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*) и эндогидрильных (*Polytrichum commune*) мхов не было ниже 55%, а во время выпадения осадков увеличивалось до 83%. Суточный ход изменений величин НИФ в обоих поясах у всех видов имеет вид одновершинной кривой. В лесном поясе максимум НИФ отмечен с 13 до 16 часов, что связано с подъемом освещенности и температуры до наиболее благоприятного сочетания внешних факторов (15 клк и 15 °С). Интенсивность газообмена постепенно уменьшается после 17 часов в связи со снижением освещенности. Отрицательный газообмен наблюдали с 24 до 4 часов, переход к положительным величинам приходится на 5 часов. Световой компенсационный пункт составляет 400 лк, что соответствует характеристикам теневых растений. В березовом криволесье у эктогидрильных мхов максимум НИФ отмечен в более ранние часы (около 12 часов) и, по сравнению с лесным поясом, ниже на 15-30%. Период отрицательного газообмена у видов этой группы более продолжителен, чем у *Polytrichum commune*. У эндогидрильного мха – различий в характере суточной динамики и величине максимума НИФ между поясами не выявлено. В этот день корреляция газообмена с факторами среды очень высока ($r = 0.82$).

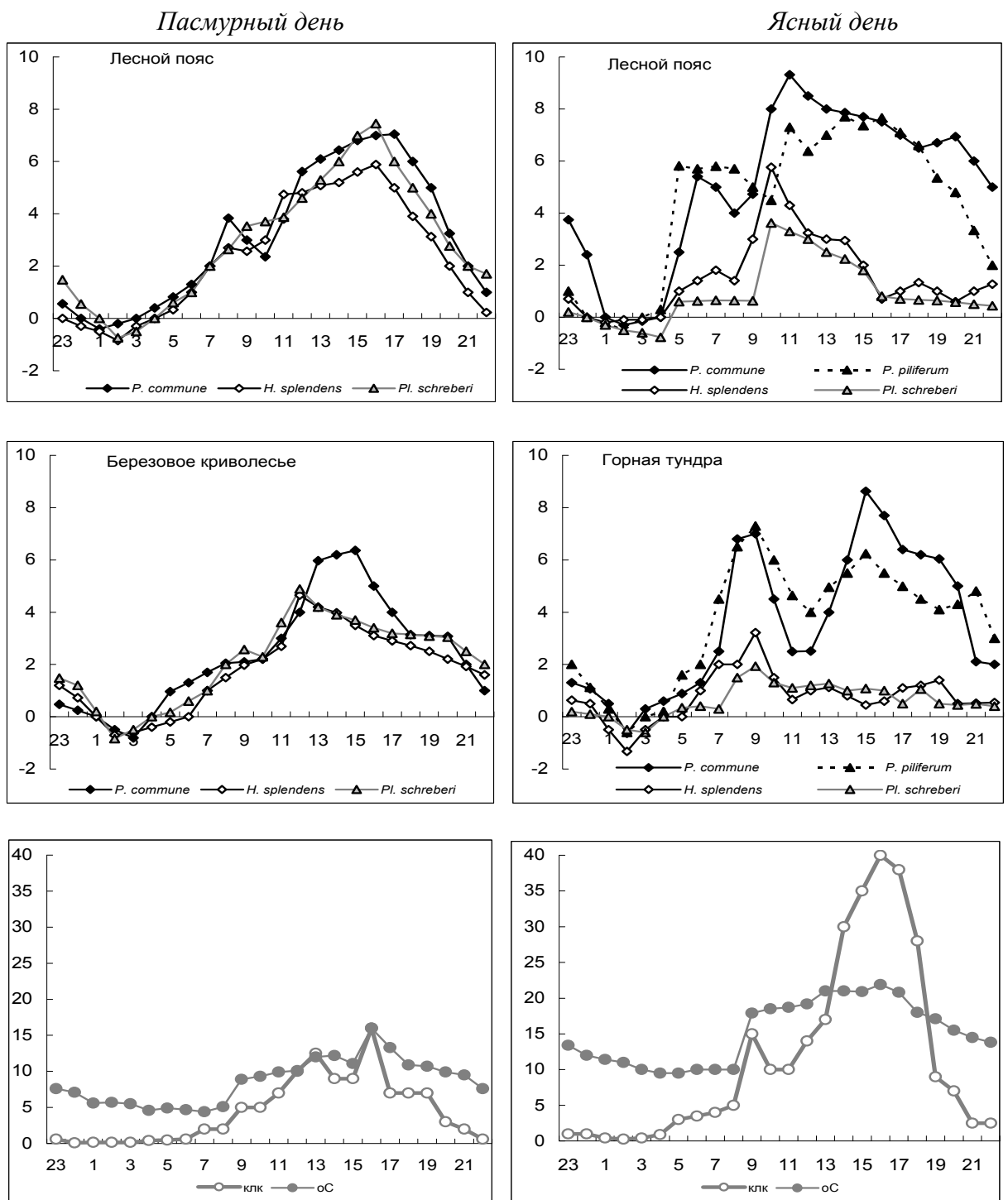


Рис. 1. Суточная динамика интенсивности углекислотного газообмена (мг CO₂/г сухой массы в час) мхов в разных местообитаниях. По осям абсцисс время суток.

В ясный день у видов сем. *Polytrichaceae* (эндогидрильные мхи) суточный ход имеет вид двухвершинной, а у видов сем. *Hylocomiaceae* (эктогидрильные мхи) - одновершинной кривой. Содержание воды в листьях колебалось в более широком пределе (чем в пасмурный день), особенно, это проявилось у эктогидрильных мхов, где во время послеполуденного повышения температуры и освещенности оводненность снизилась до 21%, у эндогидрильных – не снижалась ниже 42% в течение дня. Потеря влаги у эндогидрильных мхов в лесном поясе и горной тундре составляла 10 и 8%, у эктогидрильных – 25 и 15% соответственно.

Виды сем. *Polytrichaceae* уже после 5 часов утра начинают интенсивно фотосинтезировать. Первый максимум в обоих поясах приходится на ранние часы (7-9), и по

величине сравним с таковым в пасмурный день, однако, в горной тундре у этих видов величина НИФ выше, чем в лесном поясе. С дальнейшим повышением освещенности наступает второй максимум в 1.5 раза превышающий первый (в лесном поясе этот максимум приходится на полуденные часы, а в горной тундре – сдвинут к 15 часам). Эти виды проявляют высокую фотосинтетическую активность до 18-20 часов, до момента значительного снижения освещенности (3-5 клк).

У видов сем. *Hylocomiaceae* в горной тундре максимум НИФ приходится на те же часы, что и у видов сем. *Polytrichaceae*, а в лесном поясе – сдвинут на предполуденные часы (10-11), когда сочетание факторов оптимально (15 клк, 18 °С). Спад интенсивности газообмена отмечен уже к 13 часам, а после 15 – уровень газообмена стабилизируется вплоть до перехода к отрицательным значениям. Следует отметить, что для эндогидрильных мхов интенсивность наблюдаемого газообмена связана с изменением освещенности в большей степени, чем для эктогидрильных. Корреляция с факторами среды в этот день гораздо слабее, чем - в пасмурный.

Условия среды в лесном поясе в пасмурный день были более благоприятны для фотосинтеза эктогидрильных мхов, а в ясный день – для эндогидрильных. Такая разница в реакции на свет и температуру связана с тем, что жесткие и толстые листья видов сем. *Polytrichaceae* более устойчивы к потере влаги при нагреве, чем листья *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*.

Самая высокая суточная продуктивность НИФ (рис. 2) среди изученных видов в лесном поясе - у *Polytrichum commune* в ясный день - 126 мг CO₂/г сухой массы, а в пасмурный – этот показатель на 40% меньше. У видов сем. *Hylocomiaceae* суточная продуктивность не превышает 71 мг CO₂/г сухой массы, причем продуктивность в пасмурный день на 31% выше, чем в ясный. У одноименных видов в поясе березового криволесья и горной тундре суточная продуктивность ниже, чем в лесном поясе. Минимальная суточная продуктивность отмечена в горной тундре у эктогидрильных (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*) мхов – не более 14-19 мг CO₂/г сухой массы. Доля ночного дыхания от суточной продуктивности у эндогидрильных мхов составляет 0.4 - 2.4%, у эктогидрильных - заметно увеличена (2 - 5.5% в пасмурный день и 12% в ясный день). Суточная продуктивность НИФ для эндогидрильных мхов сравнима с величинами, полученными для листопадных кустарничков горно-тундровых сообществ Хибин (в среднем около 100 мг CO₂/г сухой массы), а для эктогидрильных мхов – не превышает 20-70% этой величины (Герасименко, Швецова, 1989).

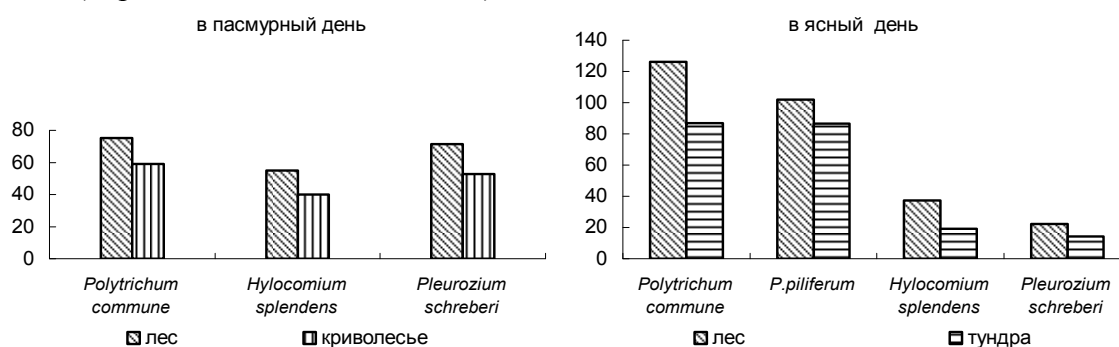


Рис. 2. Суточная фотосинтетическая продуктивность мхов (мг CO₂/г сухой массы)

На основе большого массива данных были получены экологические кривые зависимости углекислотного газообмена мхов от освещенности и температуры (рис. 3).

В лесном поясе у всех мхов при низкой интенсивности света (2-5 клк) газообмен достигает более 50% от максимума, что выражается в высоких углах наклона световых кривых, свидетельствуя об эффективной работе ассимиляционного аппарата, и характерно для теневыносливых растений. Насыщение наблюдаемого фотосинтеза светом у всех видов происходит при освещенности до 10 клк, за исключением *Pohlia wahlenbergii*, *Bryum weigelii*, *Racomitrium microcarpon*, для которых эта величина ниже (5-6 клк). Отличия между видами

выражены в уровне плато светового насыщения. Диапазон максимальных величин при насыщающем свете составляет от 4 до 14 мг CO₂/г сух в ч.

В горной тундре на открытых местообитаниях мхи обладают большим светолюбием, угол наклона световых кривых меньше, чем у одноименных видов в лесном поясе. Световое насыщение достигается при тех же величинах освещенности, что и в лесном поясе, лишь с незначительным смещением в сторону повышения. У всех видов величины максимального фотосинтеза при световом насыщении ниже, чем в лесном поясе.

В лесном поясе зона оптимальных для фотосинтеза температур приблизительно одинакова для всех видов – в диапазоне 10-24 °С. Минимальный диапазон температурного оптимума у *Racomitrium microcarpon* – 12-18 °С. В горной тундре зона температурного оптимума НИФ исследованных видов несколько уже, чем в лесном поясе, а нижняя граница сдвинута в область более высоких температур.

Оптимальными для ассимиляции углекислоты в лесном поясе являются освещенность 5-11 клк и температура 10-24 °С. В горной тундре оптимальные диапазоны освещенности сдвинут в сторону более высоких значений (8-18 клк), что указывает на способность мхов адаптироваться к условиям открытых местообитаний.

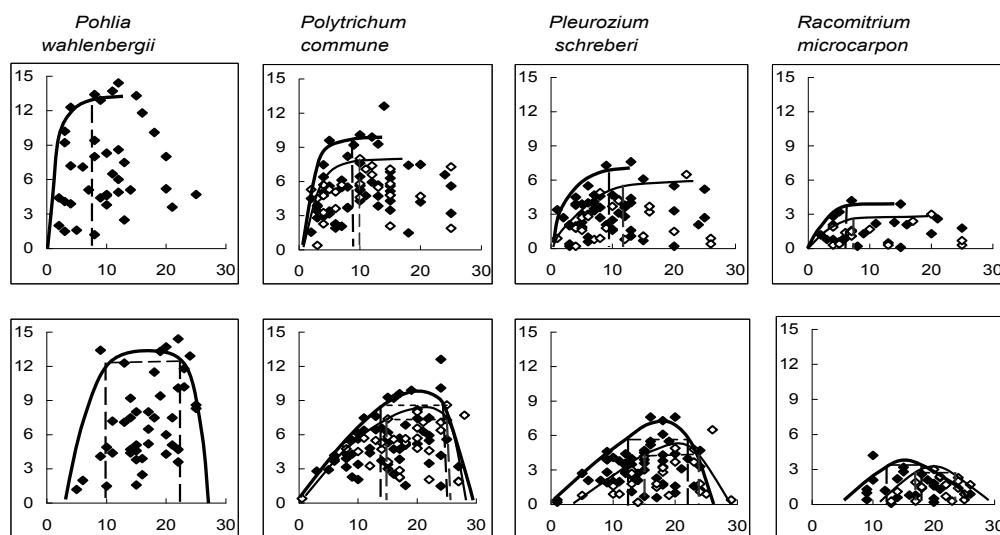


Рис. 3. Зависимость углекислотного газообмена мхов (оси ординат, мгСО₂/г сухой массы в час) от освещенности (клк, верхний ряд графиков) и температуры (°С, нижний ряд графиков). Черные ромбы – лесной пояс, полые ромбы – горная тундра.

ГЛАВА 4. Пигменты пластид

Распределение видов по содержанию зеленых пигментов в лесном поясе сходно с таковым по величинам углекислотного газообмена: на первом месте виды избыточно влажных местообитаний, на последнем - ксерофитный вид, мезофитные и мезоксерофитные виды занимают промежуточное положение. В горной тундре среднее содержание зеленых пигментов по сравнению с лесным поясом снижено на 41-52% (рис. 4).

Если максимальные величины содержания хлорофиллов у разных видов мхов в лесном поясе заметно различаются (от 7.2 до 1.7 мг/г сухой массы), то минимумы составляют интервал 2.2-0.6 мг/г сухой массы. Диапазон между минимальными и максимальными величинами в горной тундре составляет от 0.7 до 1.5 мг/г сухой массы. Исследованные виды мхов близки по величине отношения хлорофиллов *a/b* - от 2.0 до 2.8, что характерно для растений теневого типа.

Виды с высоким содержанием хлорофиллов (мхи избыточно увлажненных местообитаний) имеют и высокое содержание каротиноидов (0.8 мг/г сухой массы). Минимальное количество желтых пигментов у ксерофита *Racomitrium microcarpon* (0.3 мг/г сухой массы). Количество каротиноидов снижено в поясе горных тундр на 24-29% у

Polytrichum commune и *Hylocomium splendens*, и на 32-44% у остальных. Полученные величины не согласуются с данными о том, что в горных районах содержание желтых пигментов в листьях растений с высотой увеличивается (Попова, 1967; Maslova, Porova, 1993). Вероятно, в Хибинах отсутствие такого явления связано не столько с высотным фактором (разница в высотах всего 300-350 м), сколько с иным составом света по сравнению с южными высокогорьями (особенно в области УФ-части спектра). В таких условиях нет необходимости экранирования каротиноидами пластидного аппарата, а биосинтез желтых, как и зеленых пигментов, тормозится низкими температурами.

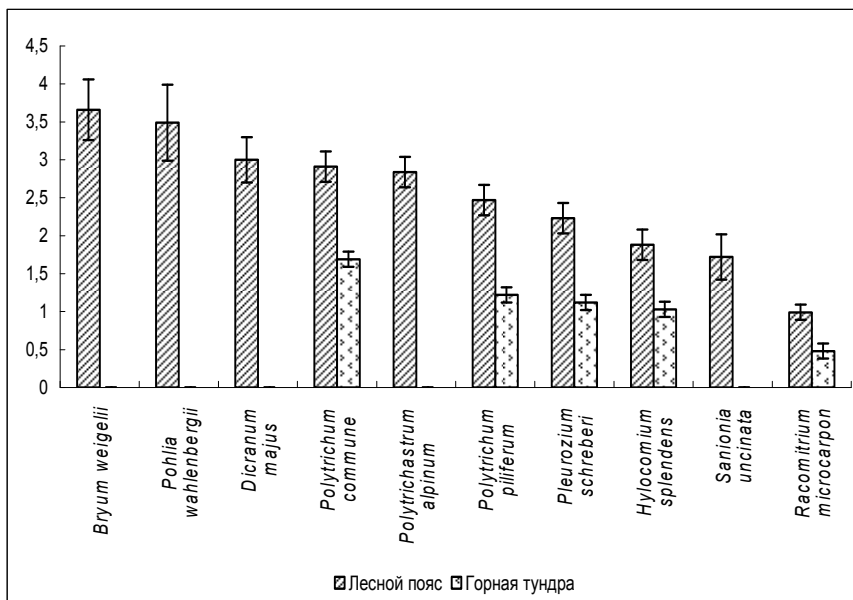


Рис. 4. Содержание зеленых пигментов (мг/г сухой массы) в ассимилирующих органах мхов (среднее, 2005-2007 гг.).

В ССК исследованных видов мхов содержится значительное количество хлорофиллов (в среднем, около 63%). Этот параметр у разных видов варьирует меньше, чем общее содержание хлорофиллов. Вероятно, величина ССК у мхов видоспецифична и позволяет им сохранять широкую экологическую амплитуду.

ГЛАВА 5. Водный режим

Благодаря уникальной физиологии и морфологии, мхи обладают эффективной системой регуляции содержания воды: приспособлением к возможным потерям влаги (загибание и скручивание листьев), способностью к быстрой регидратации. Отсутствие устьиц и эффективной кутикулы у многих видов приводит к свободному обмену растворами и газами через клеточные стенки (Chapin, Shaver, 1985; Turetsky, 2003). Мхи особенно зависят от обеспеченности водой, а ее источники – осадки, туман и роса - не регулярны, поэтому, сохранение влаги имеет первостепенное значение. Водный режим тесно связан с размерами мхов (Proctor, 1982), их жизненной формой - совместным ростом особей (Вильде, 1984).

В **лесном поясе** самое высокое содержание воды (84-87%) и минимум колебаний в сезонах отмечено у *Bryum weigelii* и *Pohlia wahlenbergii* (табл. 4). У остальных видов мхов оводненность составляет 59-69%. Виды сем. *Polytrichaceae* - эндогидрильные мхи - имеют почти одинаковое среднее содержание воды – 60-63%. У мезофитов (*P. commune* и *Polytrichastrum alpinum*) при длительном сухом периоде оводненность листьев не ниже 40-25%, у мезоксерофита *P. piliferum*, произрастающего на валунах, может снижаться до 13%, а при выпадении осадков быстро увеличиваться. Эктогидрильные мхи *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* очень быстро теряют воду до 15-20%, а и при благоприятных условиях

Содержание воды (%) в ассимилирующих органах мхов (2005-2007 гг.)

Вид	Лесной пояс			Горная тундра		
	Среднее	Мин.	Макс.	Среднее	Мин.	Макс.
<i>Bryum weigelii</i>	87.0±0.8	64	95	-		
<i>Pohlia wahlenbergii</i>	83.8±0.7	66	93			
<i>Dicranum majus</i>	69.0±1.6	25	84			
<i>Sanionia uncinata</i>	67.0±2.3	27	85			
<i>Pleurozium schreberi</i>	67.5±1.8	20	92	62.3±3.3	12	89
<i>Hylocomium splendens</i>	64.5±2.2	15	92	57.8±3.2	11	87
<i>Polytrichum commune</i>	63.4±0.8	40	81	56.7±1.3	26	73
<i>P. piliferum</i>	59.3±1.5	13	77	55.5±1.1	17	69
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	59.7±1.1	25	73	-		
<i>Racomitrium microcarpon</i>	60.9±2.6	20	83	59.7±2.9	20	80

быстро ее сорбируют и, тогда оводненность листьев может достигать 92%, что сравнимо с таковым у видов в избытке обеспеченных влагой. *Racomitrium microcarpon* – ксерофит, обитает на голых валунах, где дефицит или избыток влаги быстро сменяют друг друга, и растение адаптируется к таким условиям. Особи этого мха имеют очень мелкие размеры, и за счет образования плотных подушек способны переносить зачастую длительные периоды иссушения (оводненность листьев снижается до 20%). Этот мох, также как и *P. piliferum*, с которым они часто составляют единое моховое сообщество, может быстро терять и также быстро насыщаться водой до 83% при выпадении осадков.

В горной тундре (табл. 4) по сравнению с лесным поясом содержание воды в листьях *Polytrichum commune*, *P. piliferum*, *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi* ниже на 6-10%, что связано с меньшей влажностью почвы и быстрым её испарением на открытых пространствах тундры. По среднему содержанию воды, минимальным и максимальным величинам у *Racomitrium microcarpon* в лесу и в горной тундре различия практически отсутствуют, так как условия микроместообитаний этого вида одинаковы.

Способность мхов сохранять влагу сильно зависит от температуры и освещенности в сухие периоды и неодинакова у видов разных экологических групп (табл. 5).

Таблица 5

Изменения оводненности (%) ассимилирующих органах мхов в сухие периоды сезонов

Вид	после выпадения осадков (15.08.05)	через 10 дней без осадков при 13-17 °С и 3-10 клк	потеря влаги, %	после выпадения осадков (07.08.06)	через 8 дней без осадков при 15-24°С и 10-35 клк	потеря влаги, %
<i>Pohlia wahlenbergii</i>	80	80	0	79	77	3
<i>Bryum weigelii</i>	83	83	0	89	84	6
<i>Dicranum majus</i>	78	73	6	75	46	39
<i>Polytrichum commune</i>	72	64	11	57	49	14
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	69	60	13	52	42	19
<i>P. piliferum</i>	71	53	25	57	30	47
<i>Pleurozium schreberi</i>	81	50	38	69	42	39
<i>Hylocomium splendens</i>	77	45	42	54	30	44
<i>Racomitrium microcarpon</i>	68	41	40	-	-	-
<i>Sanionia uncinata</i>	-	-	-	75	38	49

При длительном отсутствии осадков эктогидрильные мхи теряют в 2-3 раза больше влаги из листьев, чем эндогидрильные. Потеря влаги листьями эктогидрильных мхов слабо зависит от сочетания основных метеофакторов, что связано с особенностями их морфологического строения.

ГЛАВА 6. Первичная продуктивность

В течение вегетационных периодов 2006 и 2007 годов определили (на площадках со 100% проективным покрытием) запасы надземной фитомассы и годичной продукции мхов (табл. 6). Разные виды мхов в лесном поясе в среднем накапливают от 194 до 1231 г сухой массы на м², в горной тундре – от 154 до 614 г сухой массы на м². Наибольший запас надземной фитомассы в лесном поясе у мхов, образующих плотные куртины, что обеспечивается за счет увеличения количества относительно мелких особей на единице площади, по сравнению с меньшим числом крупных особей у других видов.

Таблица 6

Структура надземной фитомассы мхов

Вид	Надземная фитомасса, г/м ²				Густота стеблей, тыс. шт/м ²	Вес 1 особи, мг сухой массы
	Всего	Годичный прирост	Зеленая часть прошлых лет	Бурая часть		
Лесной пояс						
<i>Dicranum majus</i>	1231±170	337	273	621	88	14
<i>Racomitrium microcarpon</i>	1098±33	-	390	708	140	8
<i>Sanionia uncinata</i>	510±25	48	202	260	59	9
<i>Bryum weigelii</i>	526±18	-	302	224	181	3
<i>Pohlia wahlenbergii</i>	462±30	-	231	231	149	3
<i>Polytrichum piliferum</i>	293±19	-	185	108	77	4
<i>Polytrichum commune</i>	287±58	94	91	102	7	41
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	281±31	54	78	149	18	16
<i>Pleurozium schreberi</i>	479±41	101	205	173	15	32
<i>Hylocomium splendens</i>	194±35	54	105	35	4	48
Горная тундра						
<i>Racomitrium microcarpon</i>	614±121	-	153	461	83	7
<i>Pleurozium schreberi</i>	479±36	83	160	236	21	22
<i>Polytrichum commune</i>	182±3	38	67	77	13	14
<i>Polytrichum piliferum</i>	166±17	-	80	86	64	3
<i>Hylocomium splendens</i>	154±10	31	72	51	5	31

Значительный интерес представляет распределение структурных частей фитомассы у разных видов в зависимости от местообитания (рис. 5). У видов лесного пояса *Polytrichastrum alpinum*, *Dicranum majus*, *Sanionia uncinata*, *Bryum weigelii*, *Pohlia wahlenbergii* ассимилирующая и бурая части составляют примерно одинаковые доли от надземной фитомассы (около 50%), у остальных видов бурой части меньше. Такое

соотношение, возможно, связано с большей скоростью перехода нижних зеленых частей фитомассы в бурые у мхов при постоянном избыточном увлажнении или за счет большого количества влаги в нижних слоях плотных куртин. Заметно увеличена доля бурой части (до 64%) у *Racomitrium microcarpon*. Очевидно, разложение нижних слоев надземной фитомассы (бурой) замедлено из-за дефицита влаги на валунах. У *Polytrichum commune*, *P. piliferum* и *Pleurozium schreberi* масса ассимилирующей части занимает более 60% от надземной, а у *Hylocomium splendens* эта доля еще больше – 80%. У них сохраняются зелеными приросты не только текущих, но и предыдущих, иногда (у *Hylocomium splendens*) даже и более трех лет. В горной тундре в связи с тем, что влажность почвы и ее температура ниже, чем в лесном поясе, разложение идет менее интенсивно, бурая часть сохраняется дольше и поэтому ее доля у всех видов мхов заметно увеличена.

Соотношение массы приростов текущего года и прошлых лет дает возможность предполагать, что длительность функционирования ассимилирующей части у разных видов мхов неодинакова (табл. 6). Так, в лесном поясе у *Polytrichum commune* и *Polytrichastrum alpinum* сохраняются зелеными приросты только предыдущего года (размеры приростов текущего и прошлого годов одинаковы); у *Dicranum majus* побурение приростов прошлого года в плотной куртине идет быстрее (вес прошлогодних приростов меньше, чем текущих). У видов сем. *Hylocomiaceae* и у *Sanionia uncinata* масса приростов прошлых лет в два и более раз превышает таковую текущего года. В горной тундре вес приростов прошлых лет почти в 2 раза превышает массу приростов текущего года.

Годичная продукция у изученных видов мхов в лесном поясе имеет величины от 48 до 337 г сухой массы на м², что составляет 9–33% запаса надземной фитомассы, у этих же видов мхов в горной тундре годичная продукция всего 31-83 г на м² и ее доля не превышает 21 % от надземной части (табл. 6, рис. 5). Линейные размеры годичного прироста в горной тундре особей уменьшаются в 1.7-4 раза.

Отмечена зависимость продуктивности мхов от погодных условий года. Изучаемые виды отреагировали на оптимальное сочетание тепла и влаги более значительным приростом отдельных особей в 2007 году.

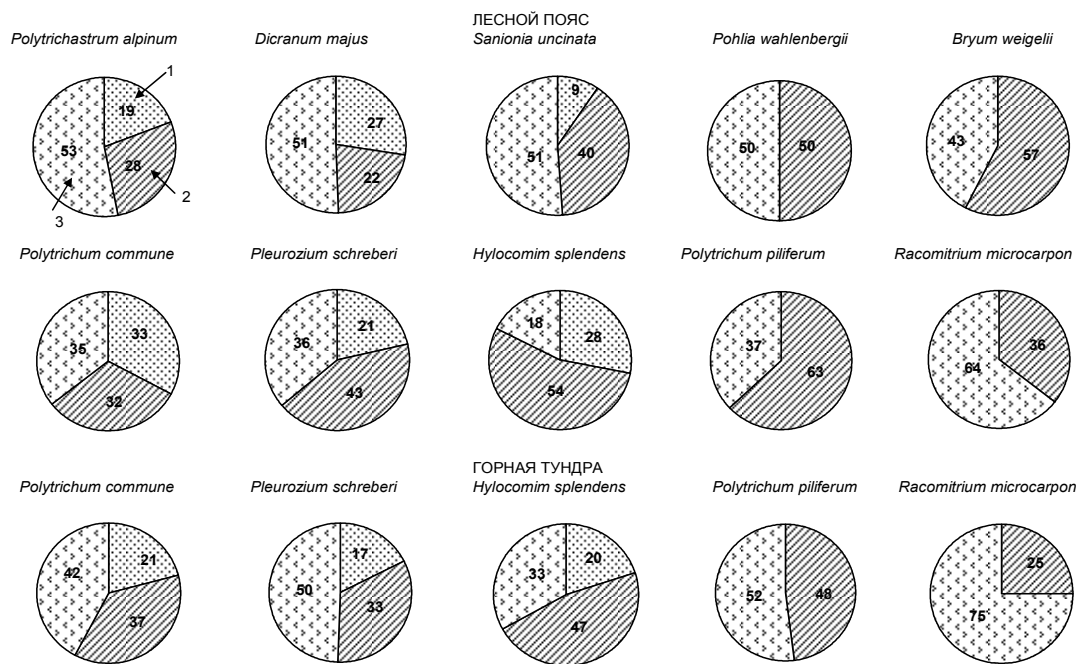


Рис. 5. Структура надземной фитомассы (%) мхов в разных растительных поясах. 1 – прирост текущего года; 2 - зеленая часть прошлых лет; 3 - бурая часть.

Основой продукционного процесса растений является превращение энергии и образование органических веществ при фотосинтезе. Исходя из полученных данных по интенсивности фотосинтеза и запасам фитомассы ассимилирующих органов, мы рассчитали усредненные величины фотосинтетической продуктивности моховых дернин (табл. 7).

Таблица 7

Фотосинтетическая продуктивность (ФП, мг CO₂/м² в час) и хлорофилльный индекс (ХИ, г/м²) моховых дернин

Вид	Лесной пояс		Горная тундра	
	ФП	ХИ	ФП	ХИ
<i>Dicranum majus</i>	2074	1.830		
<i>Bryum weigelii</i>	1782	1.117		
<i>Pohlia wahlenbergii</i>	1640	0.809		
<i>Polytrichum piliferum</i>	1184	0.463	336	0.096
<i>Polytrichum commune</i>	1040	0.536	536	0.179
<i>Pleurozium schreberi</i>	981	0.673	608	0.267
<i>Sanionia uncinata</i>	900	0.425		
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	660	0.370		
<i>Racomitrium microcarpon</i>	663	0.390	230	0.077
<i>Hylocomium splendens</i>	509	0.302	237	0.103

В лесном поясе фотосинтетическая продуктивность оказалась наибольшей у *Dicranum majus* (табл. 7), у которого самая большая фотосинтезирующая часть (610 г/м²) в надземной фитомассе и средние (по сравнению с остальными видами) величины НИФ (табл. 2). Высокую фотосинтетическую продуктивность показали мхи избыточно увлажненных местообитаний. У *Pohlia wahlenbergii* это связано именно с самой высокой интенсивностью газообмена, но при меньшей массе фотосинтезирующей части (всего 231 г/м²). Виды сем. *Polytrichaceae* при небольших размерах ассимилирующей части (185 г/м²) тоже имеют высокую фотосинтетическую продуктивность - 660-1000 мг CO₂/м² в час. Низкой продуктивностью фотосинтеза отличается *Hylocomium splendens*. В горной тундре у всех видов эта величина значительно ниже.

Определение площади листьев мхов затруднительно, а чаще всего, невозможно из-за мелких листьев, поэтому предпочтительнее использовать не листовую, а хлорофилльный индекс (ХИ), характеризующий валовое содержание хлорофиллов в растительном покрове. Полученные нами данные о содержании хлорофилла в ассимилирующих частях фитомассы мхов и величинах годичной продукции у некоторых видов позволили рассчитать ХИ (табл. 7) и выявить зависимость между этими показателями для тех видов, у которых был определен размер приростов (рис. 6).

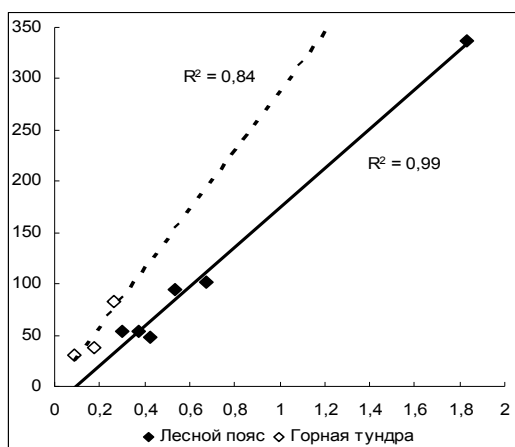


Рис. 6. Зависимость годичной продукции мхов от хлорофилльного индекса
По оси абсцисс –
ХИ, г хлорофиллов /м²;
по оси ординат –
годичная продукция, г/м².

Хлорофилльный индекс оказался очень высоким (1.1-1.8 г/м²) в лесном поясе у дернин *Dicranum majus* и видов избыточно увлажненных местообитаний. Низкий ХИ – менее 0.4 г/м² – у ксерофита *Racomitrium microcarpon*, *Polytrichastrum alpinum* и *Hylocomium splendens*. В горной тундре у всех мхов ХИ снижается в 2-5 раз и не превышает 0.3 г/м². Между количеством хлорофилла и годичной продукцией в расчете на площадь, занимаемую моховыми дернинами (при 100% проективном покрытии), выявлена прямая зависимость. Для сообществ горно-тундрового пояса Хибин хлорофилльный индекс имел величины 0.4-1.2 г/м² (Шмакова, 2006) и прямо коррелировал с годичной продукцией наземной фитомассы. Для моховых сообществ арх. Шпицберген ХИ - 0.78 г/м² (Шмакова, 2005). В горной тундре эффективность работы хлорофилла заметно выше, так как увеличение продукции на 1 г происходит в среднем за счет меньшего количества хлорофиллов.

ГЛАВА 7. Структурно-функциональные особенности отдельных видов мхов в различных экологических условиях

Анатомо-морфологические особенности изучены на примере видов сем. *Polytrichaceae* (*Polytrichum commune*, *P. piliferum*), распространенных в лесном поясе и горной тундре. *Polytrichum commune* - крупное растение, его размеры в 10 и более раз превышают таковые у *P. piliferum*. Высота обоих мхов в лесном поясе в 1.5-2 раза больше, чем в горной тундре (табл. 8).

Таблица 8

Линейные размеры мхов в разных растительных поясах

Вид	Растительный пояс	Длина стебля, мм	Ассимилирующая часть		Длина острия листьев, мкм	Длина влагалища, мм
			Количество листьев, шт	Длина листьев, мм		
<i>Polytrichum commune</i>	Лес	130.6±11.2	90.0±4.0	12.0±0.2	59.7±1.1	3.6±0.05
	Тундра	67.3±5.1	40.0±2.0	7.0±0.5	47.8±2.9	2.1±0.05
<i>Polytrichum piliferum</i>	Лес	11.2±1.8	37.0±5.0	3.0±0.1	1.6±0.08*	1.2±0.04
	Тундра	5.6±0.9	27.0±3.0	2.5±0.1	1.3±0.08*	0.9±0.02

Примечание: * - длина волоска (мм).

Мхи образуют большую ассимилирующую массу на занимаемой площади, несмотря на небольшие размеры листьев, за счет их многочисленности. Длина листа у *P. commune* и *P. piliferum* в лесном поясе всего 12 и 3 мм, а в горной тундре – еще меньше - 7 и 2.5 мм, соответственно. Уменьшение размера листьев более выражено у мезофита *P. commune* по сравнению с ксерофитом, поскольку в горной тундре более жесткий водный режим, что отражено в средних и, особенно, минимальных величинах оводненности (табл. 4). Количество зрелых листьев в ассимилирующей части у *P. commune* в лесном поясе составляет в среднем 90 штук, у *P. piliferum* – 37, а в горной тундре и этот показатель у первого снижен в большей степени, чем у второго. Длина острия у *P. commune* и волоска у *P. piliferum* в горной тундре короче, чем в лесном поясе. Плотность расположения листьев на стеблях заметно повышена в горной тундре, что связано с уменьшением длины влагалищ у обоих видов.

Толщина листа, высота ассимиляционных пластинок у *P. commune* значительно меньше, чем у *P. piliferum* в обоих растительных поясах, несмотря на меньшие размеры последнего (табл. 9). Жилка у *P. piliferum* несколько тоньше, чем у *P. commune*, а количество слоев клеток в ней увеличено, что указывает на большую сомкнутость и мелкоклеточность.

В поясе горных тундр, по сравнению с лесным поясом, листья мхов становятся в 1.3 раза

Анатомические особенности листьев мхов в разных растительных поясах

Растительный пояс	Толщина пластинки, мкм	Толщина эпидермиса, мкм	Ассимиляционные пластинки			Жилка	
			высота мкм	число клеток	высота клеток, мкм	толщина, мкм	число слоев
<i>Polytrichum commune</i>							
Лес	114.9±1.7	5.2±0.3	52.1±1.8	4-6	11.0±1.1	62.8±1.1	4-5
Тундра	153.3±2.3	5.1±0.2	90.4±2.4	7-9	11.1±0.8	63.2±0.9	4-5
<i>Polytrichum piliferum</i>							
Лес	155.6±1.5	5.2±0.4	100.3±2.1	6-7	15.2±0.6	55.7±1.4	6-7
Тундра	190.0±2.2	6.0±0.3	137.8±1.6	6-7	21.3±1.2	53.6±1.1	6-7

толще. Увеличение размеров ассимиляционных пластинок у *P. commune* происходит за счет увеличения числа клеток, у *P. piliferum* – за счет их удлинения. Толщина жилки меняется незначительно.

Сравнение двух мхов одного рода (генетически близких видов) в разных растительных поясах показало однонаправленные изменения особенностей морфологии и анатомии, а именно появление у *P. commune* и усиление у *P. piliferum* признаков ксероморфности под влиянием микроклиматических условий горной тундры.

Эколого-физиологические особенности в связи с условиями местообитаний и возрастом ассимилирующих органов исследованы на примере *Hylocomium splendens*. Это гигромезофит, довольно чувствительный к условиям обитания, часто используется в качестве индикатора факторов среды. По сравнению с другими видами мхов, у которых можно определить границы прироста последнего года жизни, реже двух лет, у *Hylocomium splendens* весьма четкие, визуально отличающиеся границы годовых приростов за 3-4, иногда и более лет.

По средним величинам газообмена, запасу фитомассы значимой разницы между мезофильным и избыточно увлажненным местообитаниями лесного пояса не выявлено. В мезофильных местообитаниях различия при изменении высотного фактора выражены более четко, что связано с контрастностью водного, светового и температурного режимов в этих условиях. В избыточно увлажненных местообитаниях обоих поясов различия сглаживаются за счет стабильности и лучших условий водообеспеченности (табл. 10).

Таблица 10

Некоторые морфо-физиологические показатели *Hylocomium splendens*

Растительный пояс	Лесной пояс		Горная тундра	
	Сухое	Влажное	Сухое	Влажное
Местообитания				
Интенсивность газообмена (мг CO ₂ /г сухой массы в час)	4.2±0.4	4.4±0.6	3.3±0.6	3.3±0.5
Ассимилирующая часть фитомассы, мг/особь	19.3	19.3	8.1	8.9
Хлорофиллы, мг/г сухой массы ассимилирующих органов	1.6	1.0	0.9	0.7
ССК, %	57	51	54	56
Содержание воды, %	64	75	63	70

Особи мезофильных местообитаний визуально заметно отличаются: в лесном поясе - крупные, почти всегда симподиально разветвлены, ассимилирующая часть насыщенно зеленого цвета состоит из 3-4 «этажей», образуют рыхлые куртины; в горной тундре стебель

моноподиальный, ассимилирующая часть светло-зеленая, как правило, из 2-х годовичных приростов, куртины плотные. Особи избыточно увлажненных местообитаний в лесном поясе имеют красноватый оттенок стеблей, светло-зеленую окраску ассимилирующей части, в которой приросты не более двух лет; такой же вид у особей в горной тундре. В наземной фитомассе, включая бурую часть, можно было выделить 5-8 годовичных приростов в лесном поясе и до 10 в горной тундре.

Результаты измерений отдельных особей показали, что длина и масса годовичных приростов в лесном поясе имеют несколько большие величины в сухом местообитании. В горной тундре в мезофильном и избыточно увлажненном местообитании по сравнению с лесным поясом линейные размеры меньше в 2-1.3 раза, соответственно, а по массе - в 3-2.1 раза, т.е. уменьшение размеров особенно заметно в мезофильном местообитании.

Приросты разных лет *Hylocomium splendens* заметно различаются по цвету – от ярко зеленого годовичного прироста до зеленовато-бурого прошлых лет. С возрастом листьев содержание всех пигментов уменьшается. Для приростов 2006, 2005 и 2004 гг в мезофильном местообитании лесного пояса получены величины интенсивности газообмена – 3.0, 1.5 и 0.6 мг CO₂/г сухой массы в час соответственно, т.е. подтверждается прямая связь между фотосинтезом и содержанием хлорофиллов. При этом содержание хлорофиллов в ССК не изменилось – 57, 57 и 55% соответственно.

Выводы

1. Величины и диапазон изменений изученных физиологических показателей зависят от видовой принадлежности, приуроченности к условиям микроместообитаний и морфологических особенностей мхов.

2. Наибольшие средние величины CO₂-газообмена (в расчете на сухую массу) выявлены у мхов, обитающих в условиях избыточного увлажнения (6-7 мг CO₂/г сухой массы в час), наименьшие – у ксерофита, обитающего на голых валунах (1.7 мг CO₂/г сухой массы в час). Интенсивность газообмена одноименных видов в горной тундре на 4-34% ниже, чем в лесном поясе. Не отмечено четко выраженного характера сезонной динамики углекислотного газообмена у мхов.

3. Суточный ход интенсивности газообмена имеет вид одно- или двухвершинной кривой, корреляция с освещенностью и температурой в пасмурный день выше ($r=0.82-0.95$), чем в ясный день ($r=0.25-0.81$), особенно у эктогидрильных мхов. В ночные часы полярного дня мхи прекращают фотосинтез на 4-5 часов.

4. Показаны оптимальные условия для ассимиляции углекислоты с максимальной скоростью: при освещенности 5-11 клк и температуре 10 - 24 °С. В горной тундре световое насыщение сдвинуто в сторону более высоких значений.

5. Среднее содержание хлорофиллов ($a+b$) в ассимилирующей массе мхов в лесном поясе составляет от 3.7 до 1 мг/г сухой массы, в горной тундре - на 41-52% меньше. Отношение хлорофиллов a/b у мхов в обоих растительных поясах колеблется от 2.0 до 2.8, отношение хлорофилл/каротиноиды - от 3 до 5. Величина ССК в среднем составляет 63%, мало изменяясь в разных местообитаниях. Количество каротиноидов в лесном поясе - 0.79-0.26 мг/г сухой массы, в поясе горных тундр на 24-44% ниже.

6. Диапазон варьирования содержания воды у видов избыточно увлажненных местообитаний составляет 25-30%, у ксерофитов - до 60%. В лесном поясе оводненность листьев на 6-10% выше, чем у одноименных видов в горной тундре. При длительном отсутствии осадков эктогидрильные мхи (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*) теряют в 2-3 раза больше влаги из листьев, чем эндогидрильные (виды сем. *Polytrichaceae*, *Pohlia wahlenbergii*), которые обладают способностью сильнее удерживать влагу.

7. Разные виды мхов в среднем накапливают в лесном поясе 194-1231 г сухой массы на м², в горной тундре в полтора-два раза меньше - 154-614 г сухой массы на м². Годичная продукция составляет 9-33% и 17-21% от наземной фитомассы соответственно. Величина хлорофилльного индекса для моховых дернин прямо коррелирует с размерами годовичной

продукции.

8. Установлено, что средний уровень углекислотного газообмена, содержание пигментов и продуктивность моховых дернин вполне сравнимы с таковыми горно-тундровых растительных сообществ, включающих высшие сосудистые растения. Мхи способны к репарации фотосинтетической деятельности после весенних и осенних заморозков и сухих периодов летом, что свидетельствует о высокой устойчивости фотосинтетического аппарата, и позволяет им занимать заметное место в сообществах Арктики и Субарктики.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ

1. **Шпак О.В.** Эколого-физиологическая характеристика мхов в Хибинах (Мурманская область) // Экологическая химия. 2007. Т. 16. № 1. С.40-45.
2. **Шпак О.В.,** Шмакова Н.Ю., Жиров В.К. Годичная продукция некоторых видов мхов в Хибинах (Кольский полуостров) // Растительные ресурсы. 2008. Т. 44. № 2. С. 50-55.
3. **Шпак О.В.** Эколого-физиологическое изучение двух видов мхов рода *Polytrichum* L. // Устойчивость экосистем и проблема сохранения биоразнообразия на Севере: Матер. междунар. конф. Кировск, 2006. Т. 2. С. 291-294.
4. **Шпак О.В.** Характеристика оводненности листьев некоторых мхов в Хибинах (Мурманская область) // Современная физиология растений: от молекул до экосистем: Матер. VI съезда ОФР. Сыктывкар, 2007. Ч. 3. С. 131-132.
5. **Шпак О.В.,** Шмакова Н.Ю. Суточная динамика CO₂-газообмена некоторых мхов в Хибинах (Мурманская область) // Современная физиология растений: от молекул до экосистем: Матер. VI съезда ОФР. Сыктывкар, 2007. Ч. 3. С. 132-134.