

УДК 574.45: 581.5(470.41)

## Влияние различных факторов на продуктивность мохового покрова хвойных лесов Республики Татарстан

Шафигуллина Н. Р., Каржавкина Е. Н., Зиятдинова З. Ф.

Казанский (Приволжский) федеральный университет

Казань, Республика Татарстан, Россия

nadiashafigullina@gmail.com, elenakarzhavkina@gmail.com, zyaziatdinova@gmail.com

Продуктивность мохового покрова определяется на основе линейных приростов и приростов биомассы широкораспространенных видов мхов в разных эколого-фитоценологических условиях хвойных лесов (*Dicranum polysetum* Sw. ex Milchx., *Polytrichum juniperinum* Hedw., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.), которые изучались в сезоны 2016 и 2017 годов в национальном парке «Нижняя Кама» (Россия, Республика Татарстан). Медианные величины линейного прироста в 2016 и 2017 году соответственно равны: у *Pleurozium schreberi* 19 и 22 мм, у *Polytrichum juniperinum* 11,5 и 18 мм, у *Dicranum polysetum* 16 и 17 мм, у *Rhytidiadelphus triquetrus* 21 и 31 мм. Медианные величины прироста биомассы в 2016 и 2017 годах соответственно: у *Pleurozium schreberi* 7,3 и 9 мг, у *Polytrichum juniperinum* 7,3 и 12,9 мг, у *Dicranum polysetum* 4,9 и 4,8 мг, у *Rhytidiadelphus triquetrus* 13,7 и 23,1 мг. Наибольший прирост биомассы наблюдался у *Rhytidiadelphus triquetrus*, наименьший у *Dicranum polysetum*. И прирост биомассы, и линейный прирост у всех выбранных видов в 2017 году был больше, чем в 2016 году, что обусловлено климатическими факторами (аномально холодное и дождливое лето в 2017 году). Количество осадков за период май – октябрь в 2016 году составило 218,2 мм, в 2017 – 371,4 мм. При катастрофических природных явлениях наблюдается процесс нивелирования влияния эколого-фитоценологических характеристик местообитаний на продуктивность мхов. Возраст наблюдаемых дерновинок мхов оценить довольно сложно, однако при сравнении общей длины и биомассы побега с длиной и биомассой прироста побега за один сезон (3:1) можно предположить, что он составляет три года.

**Ключевые слова:** продуктивность мохового покрова, продуктивность лесов, климатические факторы, экологические факторы.

### ВВЕДЕНИЕ

Мхи являются важным компонентом напочвенного покрова лесных экосистем. Они широко распространены, имеют достаточно продолжительный жизненный цикл, оказывают влияние на природную среду, являются пионерами зарастания, способствуют поддержанию влаги, обеспечивают накопление органических веществ в почве и образование первичного гумуса.

Изучение роста мхов важно для оценки состояния экосистем, в которых бриофиты составляют значительную долю среди компонентов общей биомассы (Ермолаева, Шмакова, 2016).

Несмотря на очевидную значимость сообществ мхов в растительном покрове лесных экосистем, они остаются недостаточно изученными. Оценка продукции производится в основном без учета вклада годичной продукции напочвенного покрова. Однако, именно напочвенный покров, в том числе мохово-лишайниковый, вносит существенный вклад в годичную продукцию лесных и лесостепных экосистем (Гончарова, Бенькова, 2015).

Такая ситуация во многом обусловлена тем, что границы между годичными приростами у многих мхов визуально не определяются.

Влияние погодных условий и условий местообитания на величины приростов наиболее изучено для сфагновых мхов, а также для некоторых зеленых мхов, произрастающих в лесоболотных комплексах Сибири, в экосистемах Хибин, в лесотундре и в зоне северной тайги Центральной Сибири (Грабовик, 2003; Грабовик, Назарова, 2013; Ермолаева и др., 2013; Костина и др., 2013; Vona et. al, 2018).

Исследования состояния и продуктивности мохового покрова крайне актуальны для территории Татарстана, который находится на границе лесной и степной зон. В связи с чем, состояние популяций основных лесообразующих хвойных видов деревьев и их возобновление зависят от сохранности и продуктивности мохового покрова. Возобновление ели, пихты и сосны происходит значительно лучше при наличии мохового покрова, как гаранта сохранения и прорастания банка семян этих важных лесообразующих видов. Зная характер мохового покрова, можно характеризовать его влияние на ход роста самосева, а затем и подроста главных древесных пород.

Интересно отметить, что, рассматривая вопрос о вытеснении сосны елью, А. Я. Гордягин (1931) подчеркивает роль мохового покрова в этом процессе, а также тесную связь елового подроста и покрова, образованного мхом *Pleurozium schreberi*.

Цель данной работы – изучение изменчивости годичных приростов (линейного и по массе) некоторых видов мхов и степень их зависимости от экологических факторов в хвойных лесах Республики Татарстан (РТ), на примере хвойно-широколиственных, сосново-еловых, елово-сосново-широколиственных сообществ территории национального парка «Нижняя Кама».

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Территория РТ занимает площадь 68000 км<sup>2</sup>. Она расположена в юго-восточной части Русской равнины. Характерным для территории республики является наличие границ крупных единиц районирования (на уровне зоны и подзоны, области и провинции) практически по всем основным ландшафтообразующим компонентам. Согласно комплексному физико-географическому районированию Русской равнины (Исаченко, 1991) по территории проходят границы подтаежной ландшафтной зоны, северной, или широколиственной, и южной подзоны лесостепной ландшафтной зоны.

Национальный парк «Нижняя Кама» (26460 га) находится на северо-западе РТ, в долине р. Камы и ее притоков. Он создан в 1991 году для сохранения и восстановления уникальных для РТ лесных массивов и пойменных луговых сообществ. Лесные сообщества в основном представлены сосняками (сложными, бруснично-кисличными, зеленомошными, вейниковыми, орляковыми) (Лукьянова, 2015). Исследования проводились в лесном массиве «Танаевский лес» (кв. 109), насаждения которого представлены сосняками различных типов.

Пробные площади были заложены весной в 2016–2017 годы. На каждой пробной площадке маркировалось несколько модельных дерновинок мхов. Площадки выбирали с разными типами эколого-фитоценологических условий, освещенности, микрорельефа и субстрата.

Так как у большинства мхов приросты текущего года неотличимы от прироста предыдущих лет, применялся метод перевязок (Костина, 2013). Весной, в мае, в каждой выбранной дерновинке обвязывалось 12–15 побегов. Обвязка осуществлялась декоративными ленточками на 1 см от верхушки побега.

Осенью, в октябре, побеги срезали в месте обвязки, сушили и измеряли линейный прирост и прирост биомассы.

Измерения биомассы для живых мохообразных часто бессмысленны из-за их большой способности удерживать воду не только внутренне, но и внешне. Например, масса сфагнума в мокром виде может составлять до 20 раз больше сухой массы, делая любой замер влажной массы бессмысленным для сравнения (Glime, 20176).

Измерение прироста всегда были нелегкими. Например, несколько авторов (Rincón, Grime, 1989; Stark, 2001) пришли к выводу, что измерение удлинения стебля может привести лишь к неточной картине истинной продуктивности. У мохообразных, как и у некоторых других растений, увеличение высоты или длины может быть плохо коррелировано с увеличением биомассы. Например, у сосны ветвление становится более плотным в популяциях низкой плотности, но в популяциях высокой плотности деревья растут выше. Увеличение биомассы и удлинение может происходить не одновременно, как отмечает

Л. Р. Старк (Stark, 2002) фактически, накопление биомассы и линейный прирост – это события, не всегда связанные друг с другом, а биомасса – лучший показатель производительности, чем линейный прирост.

Объектами нашего исследования были распространенные мхи хвойно-широколиственных лесов (*Dicranum polysetum* Sw. ex Milchx., *Polytrichum juniperinum* Hedw., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch., *Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr, *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not.).

В ходе сбора и дальнейшего исследования мхов, было выявлено, что некоторые виды не подходят для данного типа исследования по разным причинам. *Climacium dendroides* имеет оригинальную древовидную жизненную форму, которая затрудняет выявление приростов. Использование метода перевязок в его случае невозможно, так как растущие веточки «сбрасывают» с себя перевязку. *Abietinella abietina* и *Ptilium crista-castrensis* были в недостаточном для дальнейшего анализа количестве. Поэтому для определения линейного прироста и прироста по биомассе было выбрано четыре вида распространенных эпигейных лесных видов мхов, из них два вида являются верхплодными (*Polytrichum juniperinum*, *Dicranum polysetum*), и два – бокоплодными (*Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*).

В результате было замаркировано, измерено и взвешено 683 побега четырех видов мхов (табл. 1). Большинство замаркированных побегов относились к *Pleurozium schreberi*, так как этот бокоплодный мох является доминирующим в моховом покрове Танаевского леса.

*Pleurozium schreberi* – крупный мох (6 см), образующий рыхлые дерновинки или обширные покровы. Обычен в напочвенном покрове хвойных лесов, он нередок также на валежнике, наклоненных стволах деревьев, на кочках на болотах. В еловых, елово-сосновых и смешанных зеленомошных лесах образует обширные покровы на лесной подстилке, растет также на гнилой древесине и основаниях стволов деревьев.

*Dicranum polysetum* – крупный мох (5 см), в рыхлых или густых дерновинках. Растет на стволах, валежнике, лесной подстилке, на песчаной почве в сосняках, на кочках на болотах. Иногда образует обширные покровы, но уступает в обилии более массовому виду – *Pleurozium schreberi*.

*Polytrichum juniperinum* – крупный мох (4 см), в рыхлых или густых дерновинках. Растет на открытых местообитаниях: на пустошах, вырубках, гарях, в редкостойных лесах и лесополосах, на различного рода почвенных обнажениях, как естественных, так и антропогенных, в каменистых местообитаниях, иногда на валежнике и в основании стволов.

*Rhytidiadelphus triquetrus* – самый крупный мох (7 см), образующий рыхлые дерновинки, реже обширные покровы. Растет на почве в лесах и на опушках, на камнях, валежнике, в основании стволов.

В 2016 году также были отобраны несколько образцов дерновинок размером 0,01 м<sup>2</sup>. В этих образцах было подсчитано количество побегов, что позволяет оценить плотность побегов в дерновинке, а также определить длину и вес для 10 побегов.

Статистическая обработка данных велась с использованием пакета tidyverse среды статистического анализа R (<https://www.r-project.org>). Для попарного сравнения выборок использовался критерий Вилкоксона – непараметрический статистический тест, используемый для проверки различий между двумя выборками парных или независимых измерений. (Bauer, 1972; Hollander, Wolfe, 1973).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Наибольшие величины линейного прироста и прироста биомассы (табл. 1) отмечены для самого крупного мха – *Rhytidiadelphus triquetrus*, наименьший линейный прирост отмечен для *Polytrichum juniperinum*, а наименьший прирост биомассы для *Dicranum polysetum*.

Медианные значения приростов 2017 года у большинства мхов выше приростов 2016 года (рис. 1, 2). На графиках box plot (диаграмма размаха или «ящик с усами») границами

ящика служат первый и третий квартили, линия в середине – медиана, концы усов – края статистически значимой выборки, маленькие кружки – выбросы, «зарубка» на ящике – среднее арифметическое.

Медианные значения прироста у *Rhytidiadelphus triquetrus* за 2017 год были на 10 мг и 10 мм больше аналогичных за 2016 год (табл. 1, 2). Для остальных трех видов так же наблюдались большие величины приростов за вегетационный сезон 2017 года. Исключение составляет лишь *Dicranum polysetum*, значения приростов которого различаются незначительно, при этом прирост биомассы 2016 года (в отличие от остальных видов) был даже несколько больше прироста 2017 (табл. 1).

Таблица 1

Количество измеренных побегов и средние значения приростов в 2016 и 2017 годы

Год	Количество измеренных побегов		Медианное значение годового линейного прироста, мм		Медианное значение годового прироста биомассы, мг	
	2016	2017	2016	2017	2016	2017
<i>Pleurozium schreberi</i>	171	148	19,0	22	7,3	9,05
<i>Polytrichum juniperinum</i>	84	43	11,5	18	7,3	12,9
<i>Dicranum polysetum</i>	117	81	16,0	17	4,9	4,8
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	21	18	21,0	31	13,7	23,15

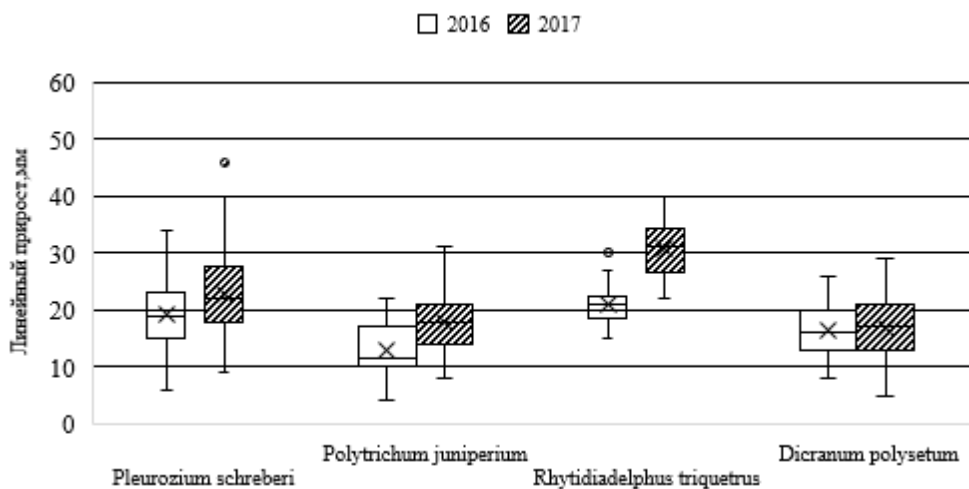


Рис. 1. Линейный прирост *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*, *Dicranum polysetum* и *Rhytidiadelphus triquetrus* в 2016 и 2017 годах

Для сравнения приростов 2017 и 2016 годов отдельно по видам проведен тест Вилкоксона (Bauer, 1972; Hollander, Wolfe, 1973) (табл. 2). Тест Вилкоксона достоверно подтвердил выявленные различия ( $p\text{-value} < 0,05$ ) между приростами 2017 и 2016 годов для всех видов, кроме *Dicranum polysetum*. В 2017 году прирост для видов *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum* и *Rhytidiadelphus triquetrus* достоверно больше.

Для сравнения приростов исследуемых видов на предмет нахождения межвидовых отличий был проведен попарный тест Вилкоксона. Для всех пар видов значения  $p\text{-value} < 0,05$ . Так же был рассчитан коэффициент корреляции и обнаружена значимая связь

между медианными приростами разных видов мхов в 2016 и 2017 годах (коэффициент корреляции равен 0,797 для линейного прироста и 0,976 для прироста биомассы). Можно считать, что каждый вид индивидуален и значительно отличается от другого по линейному приросту и приросту биомассы. То есть у видов мхов, для которых наблюдались большие значения прироста в 2016 году, так же наблюдались большие значения прироста и в 2017, несмотря на то, что все приросты в 2017 году больше, чем в 2016 году.

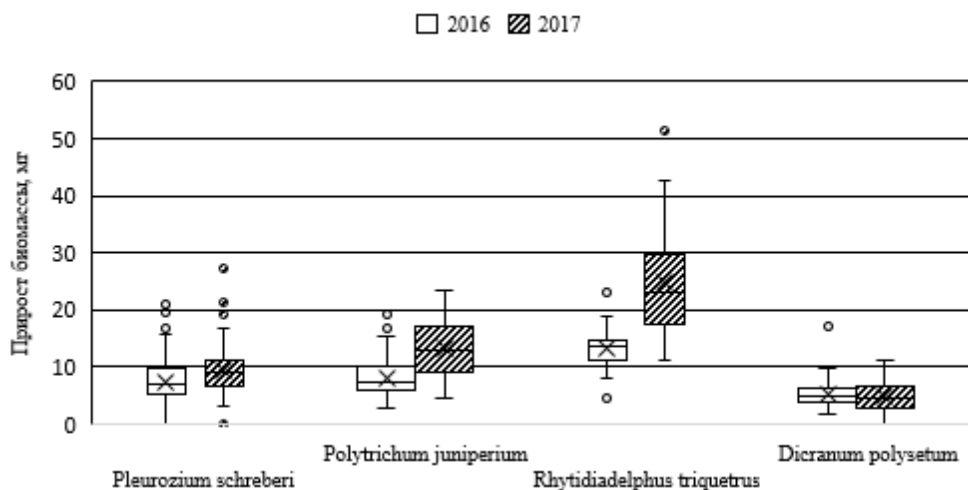


Рис. 2. Линейный прирост биомассы *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum juniperinum*, *Dicranum polysetum* и *Rhytidiadelphus triquetrus* в 2016 и 2017 годах

Таблица 2  
Сравнение прироста 2017 года с приростом 2016 года (тест Вилкоксона)

	Для линейного прироста, мм			Для прироста биомассы, мг		
	P-value	95 % доверительный интервал	Усредненная разница между приростами	P-value	95 % доверительный интервал	Усредненная разница между приростами
<i>Pleurozium schreberi</i>	$1,91 \times 10^{-6}$	1,99–4,99	3,0	$3,37 \times 10^{-6}$	1,00–2,40	1,70
<i>Polytrichum juniperinum</i>	$2,29 \times 10^{-6}$	2,99–6,99	5,0	$7,52 \times 10^{-9}$	3,60–6,70	5,10
<i>Dicranum polysetum</i>	0,4587	–	–	0,7605	–	–
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	$4,12 \times 10^{-6}$	6,00–13,00	10,0	$1,01 \times 10^{-3}$	5,59–15,79	10,18

Примечание к таблице. Для *Dicranum polysetum* значения  $p\text{-value} > 0,05$ , поэтому нельзя достоверно утверждать о разнице между приростами 2016 и 2017 годов, и соответствующие значения не приводятся.

Рассмотрим далее более подробно особенности роста *Pleurozium schreberi*.

Был проведен корреляционный анализ между показателями линейного прироста и прироста биомассы, коэффициент корреляции Пирсона составил 0,404 (95 % доверительный интервал 0,308–0,492,  $p\text{-value} = 5,802 \times 10^{-14}$ ). Величина коэффициента корреляция между линейным приростом и приростом биомассы недостаточная, чтобы по одному из этих показателей можно было судить о другом, поэтому качество анализа зависит от обоих показателей.

По освещенности площадки делили на светлые, в просвете крон (полутень) и под кронами (тьнь). И в 2016 и в 2017 год наибольший прирост наблюдался у плеврозиума в условиях легкого затенения (рис. 3, 4).

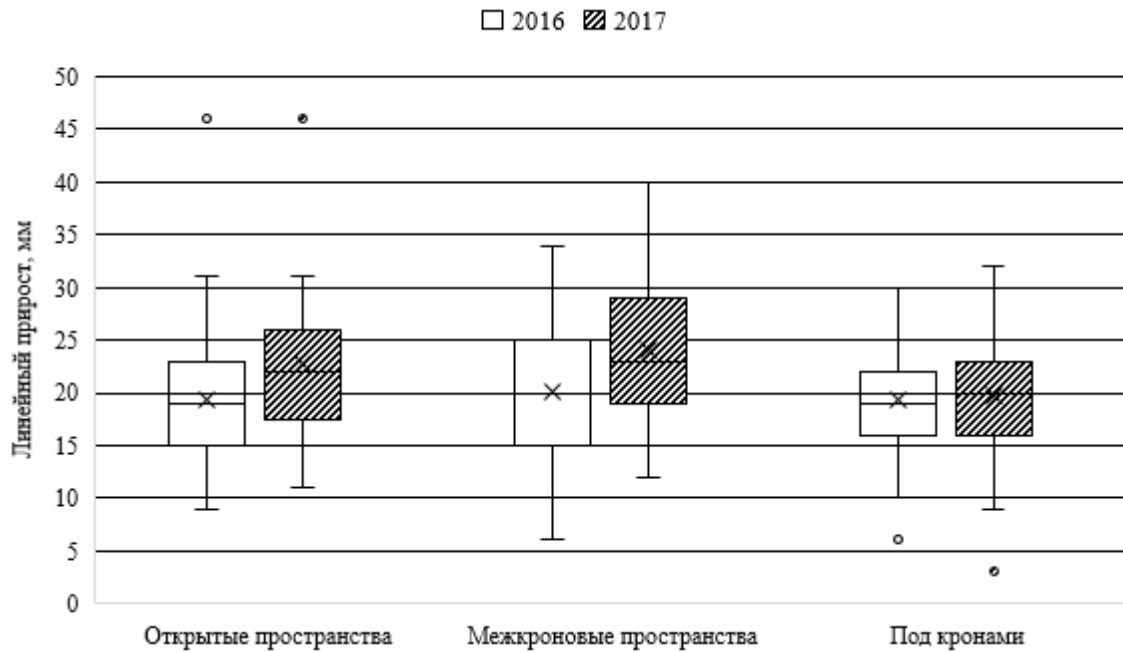


Рис. 3. Влияние освещения на линейный прирост *Pleurozium schreberi* в 2016 и 2017 годах

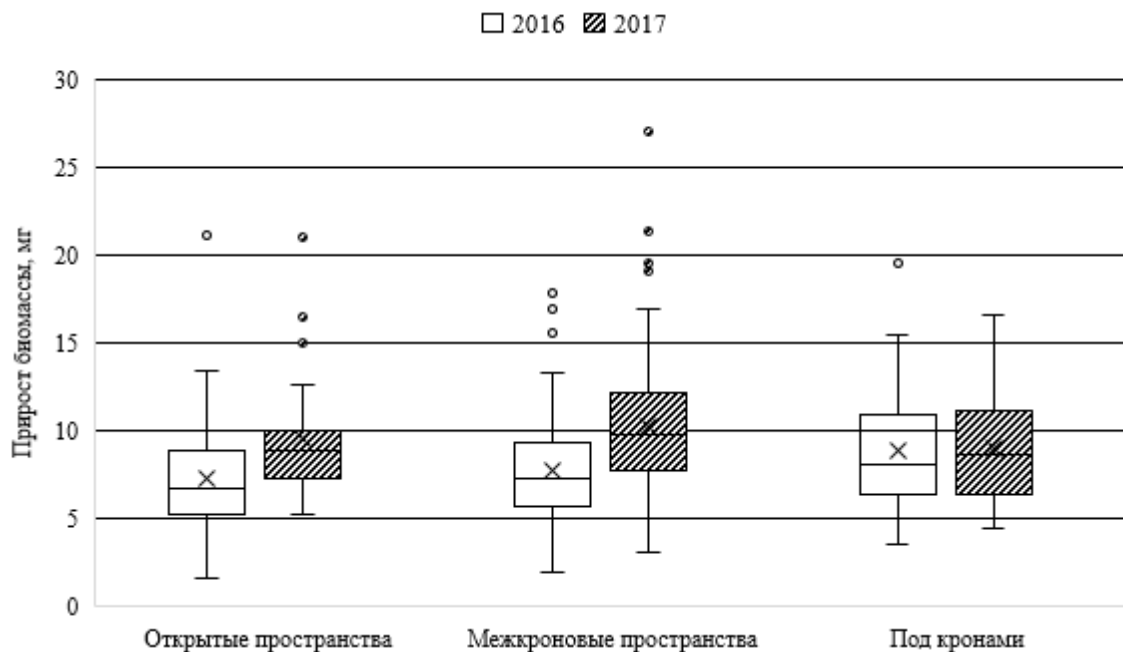


Рис. 4. Влияние освещения на прирост биомассы *Pleurozium schreberi* в 2016 и 2017 годах

Субстраты выбирались разнообразные: лесная подстилка, гниющая древесина, пни, вывороты (рис. 5, 6). Субстрат является для плеврозиума не только местом прикрепления, но и источником питательных веществ. Наибольший прирост биомассы наблюдается на

валежной, гниющей древесине, что в целом подтверждает результаты экспериментов (Glime, 2017б), в которых дерновинки, засыпанные хвоей, лесной подстилкой, показывали большие результаты прироста.

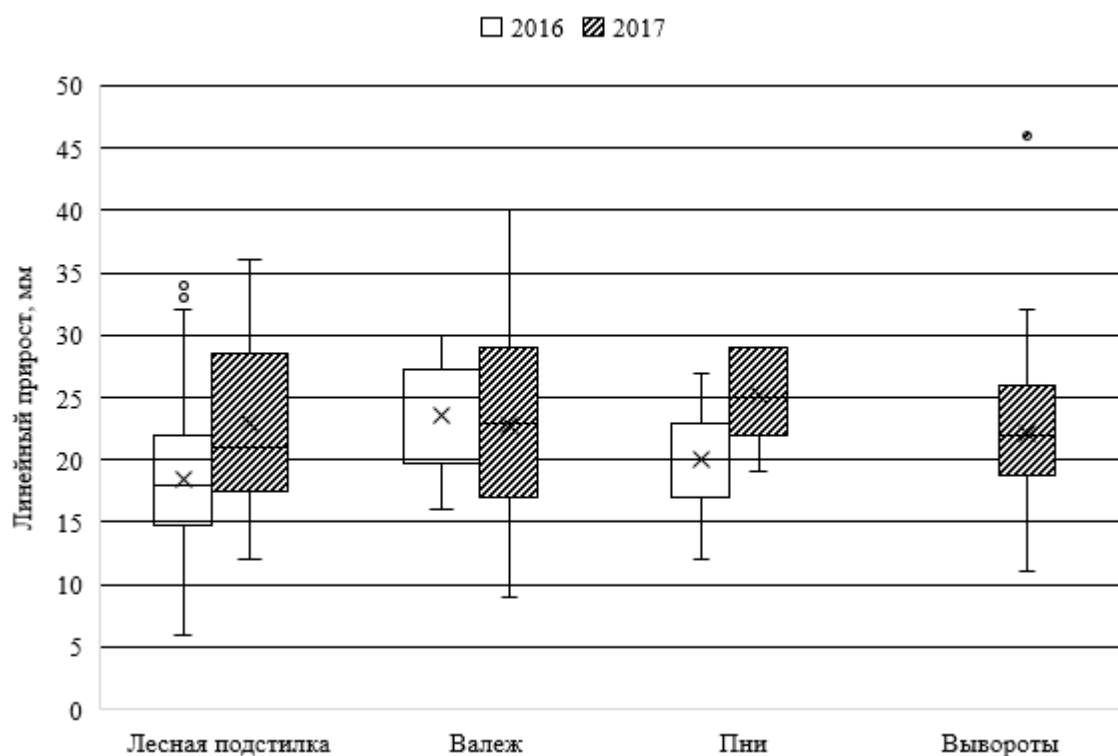


Рис. 5. Влияние субстрата на линейный прирост *Pleurozium schreberi* в 2016 и 2017 годах

Данные по приростам, собранные в разных микрорельефных условиях (рис. 7, 8), сильно варьируют, что обусловлено составом хвойных фитоценозов – на плоском участке и в понижении ель являлась содоминантом сосны, а на склоновом участке практически отсутствовала. Присутствие тенелюбивой ели способствовало и увеличению влажности местообитаний хвойного леса, что сказалось на максимальном приросте *Pleurozium schreberi* и особенно на приросте *Rhytidiadelphus triquetrus*, который развивается преимущественно во влажных и освещенных участках редколесья ели. Кроме того, большое количество валежа было представлено елями, что связано с аномальной засухой 2010 года, приведшей к интенсивному выпадению елей в хвойно-широколиственных бореальных лесах Татарстана (Фардеева и др., 2016).

Однако, различия в приросте *Pleurozium schreberi*, обусловленные метеоусловиями, оказались значительнее, чем обусловленные разными микроместообитаниями. То есть при катастрофических природных явлениях наблюдается процесс нивелирования влияния эколого-фитоценологических характеристик местообитаний.

Подобную картину мы можем наблюдать и для других видов. Например, для *Polytrichum juniperinum* и *Rhytidiadelphus triquetrus* (рис 1, 2).

Мы связываем различия между величинами приростов с климатическими факторами, что подтверждено оценкой корреляции (табл. 3). В 2017 году в течение всего вегетационного сезона, кроме сентября, количество выпавших осадков и относительная влажность были выше, чем в 2016 году. В частности, количество осадков в 2016 году составило 218,2 мм, в 2017 – 371,4 мм, среднемесячная температура, наоборот, была ниже.

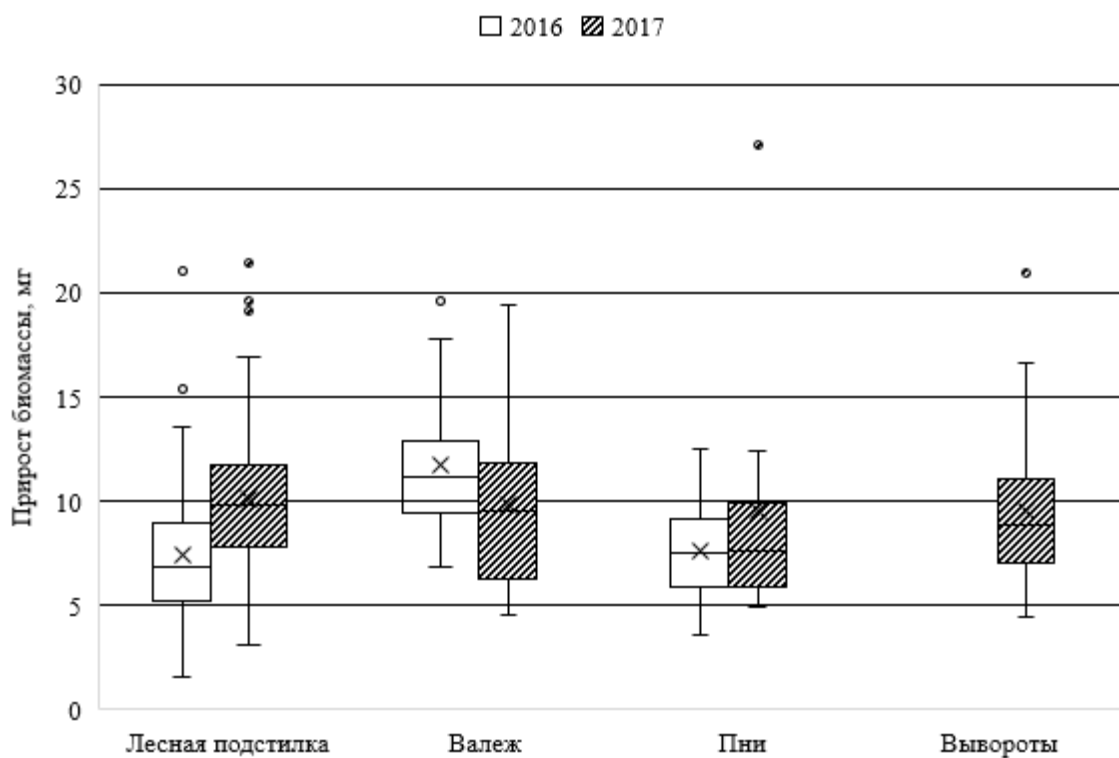


Рис. 6. Влияние субстрата на прирост биомассы *Pleurozium schreberi* в 2016 и 2017 годах

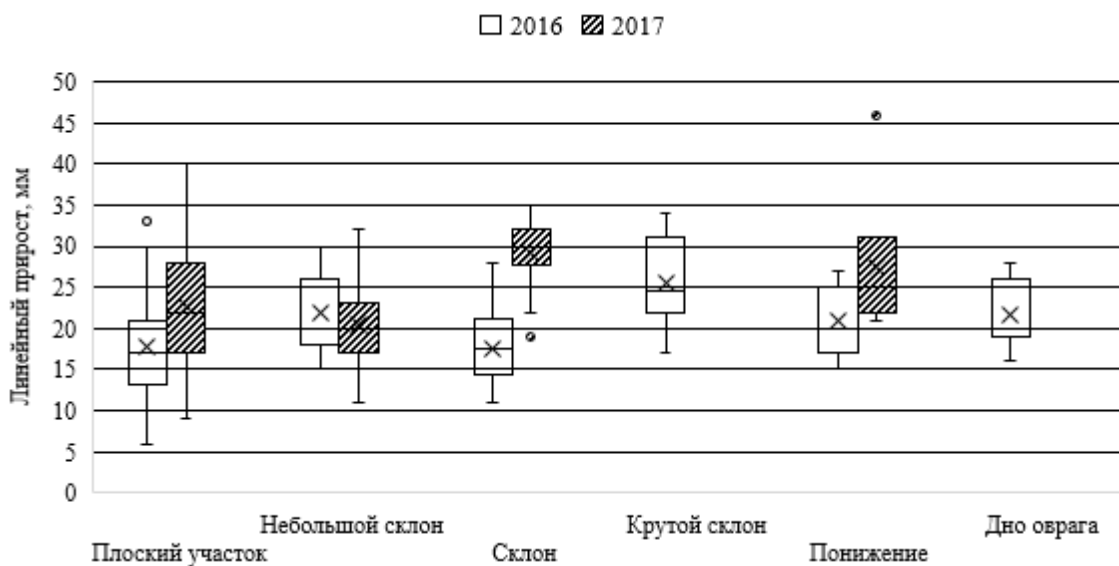


Рис. 7. Влияние рельефа на линейный прирост *Pleurozium schreberi* в 2016 и 2017 годах



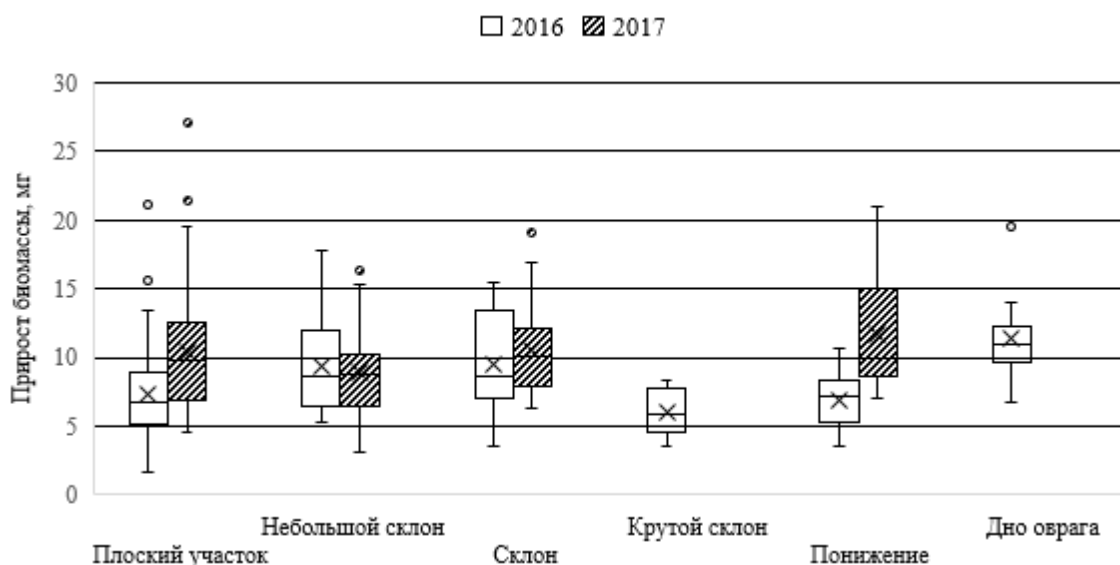


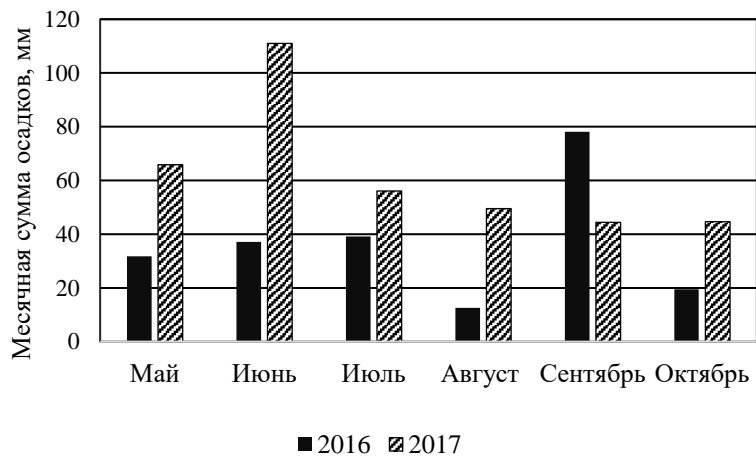
Рис. 8. Влияние рельефа на прирост биомассы *Pleurozium schreberi* в 2016 и 2017 годах

Согласно летописям национального парка, в 2017 году наблюдалось даже запаздывание фенологических фаз на 3 недели. Такие погодные условия оказались оптимальными для выбранных нами бореальных видов. Их рост приостанавливается летом из-за жаркой и сухой погоды (Glime, 2017a), а влажное и прохладное лето способствует более интенсивному и непрерывному росту бореальных видов мхов, что особенно важно для продуктивности и состояния хвойных лесов, находящихся на южной границе распространения.

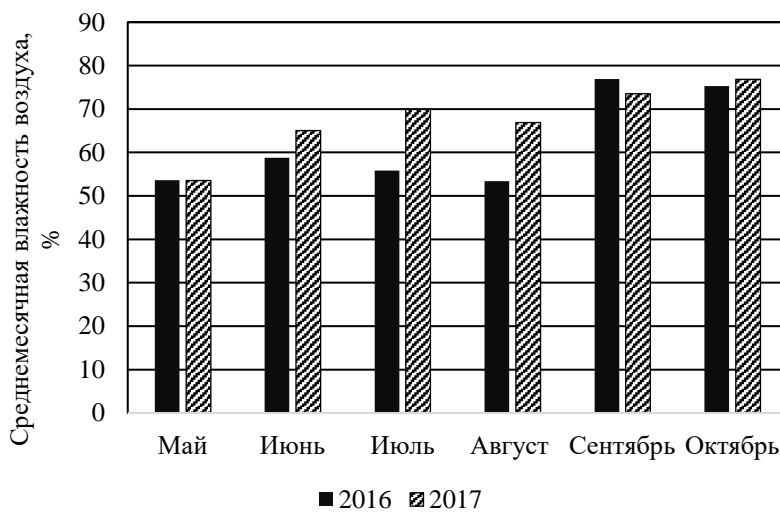
Интересным показателем продуктивности мхов оказывается плотность дерновинки (табл. 4), чем она выше, тем меньше приросты, напротив, чем меньше плотность (число побегов в дерновинке), тем длиннее побеги. То есть у разных видов мхов различно перераспределение питательных веществ, у верхоплодных (*Dicranum polysetum*, *Polytrichum juniperinum*) продуктивность растет за счет увеличения численности побегов в дерновинке, а у бокоплодных (*Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*), для которых характерно интенсивное ветвление боковых побегов, всегда отмечается увеличение общей длины побегов и соответственно веса.

По классификации жизненных стратегий мхов (During, 1979) все изучаемые виды относятся к группе оседлых долгожителей. Они растут сплошными коврами неопределенно долго в одном и том же месте. Причем мхи постоянно нарастают верхушкой, а их нижняя часть постоянно разлагается. Скорость разложения зависит от климатических условий местности. Таким образом, дерновинки лесных видов могут существовать неопределенно долго (сотни лет), и узнать их возраст затруднительно. Но, если сравнить массу целого побега и массу его годового прироста (табл. 4), то можно увидеть, что масса целого побега в среднем больше массы годового прироста в три раза. Длина побега превышает длину годового прироста также в среднем в три раза. Таким образом, можно судить о возрасте дерновинки мхов и предположить, что у изучаемых видов, в условиях Республики Татарстан, возраст составляет три года.

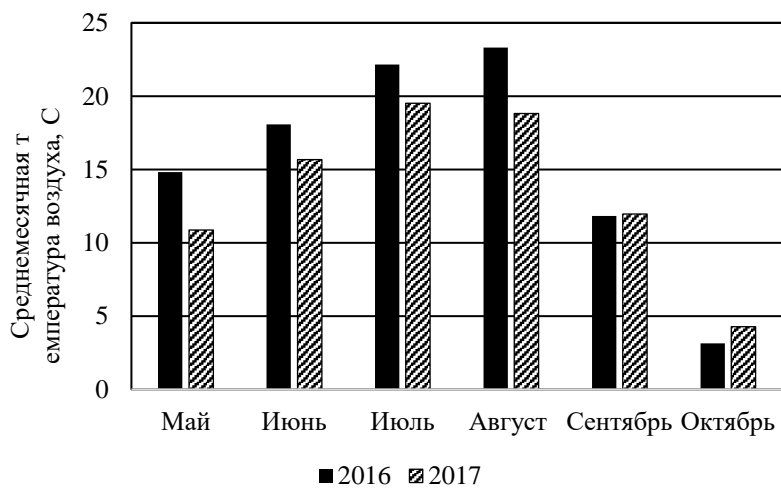
Влияние различных факторов на продуктивность мохового покрова хвойных лесов Республики Татарстан



9



10



11

Рис. 9–11. Метеорологические данные за 2016 и 2017 годы

Количество осадков за месяц (9); среднемесячная влажность (10); среднемесячная температура (11).

Таблица 3

Корреляция между количеством выпавших осадков и приростом по видам

Вид	Коэффициент корреляции для линейного прироста	Коэффициент корреляции для прироста биомассы
<i>Pleurozium schreberi</i>	0,28	0,25
<i>Dicranum polysetum</i>	0,05	0,005
<i>Polytrichum juniperinum</i>	0,44	0,54
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	0,72	0,60

Таблица 4

Данные по продуктивности целых побегов для распространенных лесных видов мхов

Вид	Средняя плотность дерновинки (кол-во побегов на 0,01 м <sup>2</sup> )	Средняя длина побега (мм)	Средний вес побега (мг)	Средний линейный годичный прирост (мм)	Средний годичный прирост биомассы (мг)
<i>Pleurozium schreberi</i>	142,5	62,8	21,0	18,0	7,61
<i>Dicranum polysetum</i>	240,5	50,1	19,5	16,9	5,4
<i>Polytrichum juniperinum</i>	153,0	42,4	16,8	12,5	8,21
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	63,0	70,8	64,1	20,8	13,4

## ВЫВОДЫ

В целом выявлена достоверная зависимость продуктивности мохового покрова от метеорологических факторов. Влажное и прохладное лето способствует более интенсивному и непрерывному росту бореальных видов мхов на южной границе бореального экотона. Однако, наблюдается индивидуальная видовая специфичность в величине линейного прироста и прироста биомассы, которая проявляется даже в условиях аномальных значений климатических факторов.

Наибольшим индикационным потенциалом обладает *Rhytidiadelphus triquetrus*, чуть ниже *Pleurozium schreberi*, которые можно использовать для оценки условий местообитания. Наименьшие различия в приросте показал *Dicranum polysetum*, который, по-видимому, обладает большей толерантностью и мало зависит как от эколого-фитоценологических, так и климатических условий. Причем, при сравнении общей длины и биомассы побега с длиной и биомассой прироста побега за один сезон (3:1) можно предположить, что возраст побега составляет три года.

**Благодарности.** Авторы признательны М. Б. Фардеевой (Казанский федеральный университет, Институт экологии и природопользования) за помощь в работе над рукописью.

## Список литературы

Гончарова И. А., Бенькова А.В. Влияние погодных факторов на динамику годичного прироста и чистой продукции *Hylocomium splendens* в лесных сообществах лесостепной зоны Хакасии // Сибирский лесной журнал. – 2015. – № 6. – С. 54–61.

- Гордягин А. Я. О флоре Раифской лесной дачи // Журнал русского ботанического общества. – 1931. – Т. 16, вып. 23. – С. 51.
- Грабовик С. И., Назарова Л. Е. Линейный прирост сфагновых мхов на болотах Карелии (Россия) // *Arctoa*. – 2013. – Т. 22. – С. 23–26.
- Грабовик С. И. Динамика продуктивности ценопопуляций сфагновых мхов южной Карелии // Ботанический журнал. – 2003. – Т. 88, № 4. – С. 41–48.
- Ермолаева О. В., Шмакова Н. Ю., Лукьянова Л. М. О росте мхов *Polytrichum*, *Pleurozium* и *Hylocomium* в лесном поясе Хибин // *Arctoa*. – 2013. – Т. 22. – С. 7–14.
- Ермолаева О. В., Шмакова Н. Ю. Рост и накопление массы *Hylocomium splendens* в лесном поясе Хибин // Ученые записки Петрозаводского государственного университета, общая биология. – 2016. – № 8 (161). – С. 40–45.
- Исаченко А. Г. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. – М.: Высшая школа, 1991. – 364 с.
- Костина М. В., Сафронова Г. А., Агапов П. А. Годичные приросты, строение и динамика развития побеговых систем бокоплодных мхов // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98, № 11. – С. 1370–1384.
- Костина М. В., Сафронова Г. А., Агапов П. А. О росте *Pleurozium schreberi* (Bryophyta) в Московской области // *Arctoa*. – 2013. – Т. 22. – С. 15–22.
- Лукьянова Ю. А. Национальный парк «Нижняя Кама» // Научные труды национального парка «Нижняя Кама». – 2015. – Вып. 1. – С. 3–8.
- Фардеева М. Б., Ибрагимова А. Ф., Абуталипов А. М. О состоянии популяций хвойных в Раифском лесу // Труды Волжско-Камского природного биосферного заповедника. – Казань: Foliant, 2016. – С. 183–198.
- Bauer D. F. Constructing confidence sets using rank statistics // *Journal of the American Statistical Association*. – 1972. – Vol. 67. – P. 687–690.
- Bona K. A., Hilger A., Burgess M., Wozney N., Shaw C. A peatland productivity and decomposition parameter database // *Ecology*. – 2018. – Vol. 99, Iss. 10. – P. 2406–2406.
- During, H. J. Life strategies of bryophytes: A preliminary review // *Lindbergia*. – 1979. – Vol. 5. – P. 2–18.
- Glime, J. M. Temperature: Heat // *Bryophyte Ecology*. Vol. 1. Physiological Ecology, Chapt. 10-3-1 [Электронный ресурс]. – 2017. Режим доступа: <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology>.
- Glime, J. M. Productivity // *Bryophyte Ecology*. Vol. 1. Physiological Ecology, Chapt. 12-1-1 [Электронный ресурс]. – 2017. Режим доступа: <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology>.
- Hollander M., Wolfe D. A. *Nonparametric Statistical Methods*. – New York: John Wiley & Sons. – 1973. – P. 27–33 (one-sample), 68–75 (two-sample).
- Rincón E., Grime J. P. An analysis of seasonal patterns of bryophyte growth in a natural habitat // *Journal of Ecology*. – 1989. – Vol. 77. – P. 447–455.
- Stark L. R. Invited Essay, *New Frontiers in Bryology and Lichenology: Phenology and its repercussions on the reproductive ecology of mosses* // *Bryologist*. – 2002. – Vol. 105. – P. 204–218.
- Stark L. R., McLetchie D. N., Mishler B. D. Sex expression and sex dimorphism in sporophytic populations of the desert moss *Syntrichia caninervis* // *Plant Ecology*. – 2001. – Vol. 157. – P. 183–196.

**Shafigullina N. R., Karzhavkina E. N., Ziatdinova Z. F. The influence of various factors on productivity of moss cover of coniferous forests, the Republic of Tatarstan, Russia** // *Ekosistemy*. 2019. Iss. 17. P. 44–55.

Productivity of moss cover is calculated using indicators of linear and biomass growth of widespread moss species (*Dicranum polysetum* Sw. ex Milchx., *Polytrichum juniperinum* Hedw., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.). The research was conducted in the different ecological and phytocenotic conditions of coniferous forests. The authors studied mosses in vegetation seasons of 2016 and 2017 in National Park «Nizhnyaya Kama» (Russia, the Republic of Tatarstan). The median values of linear growth in 2016 and 2017 were, correspondingly: 19 and 22 mm for *Pleurozium schreberi*, 11.5 and 18 mm for *Polytrichum juniperinum*, 16 and 17 mm for *Dicranum polysetum*, 21 and 31 mm for *Rhytidiadelphus triquetrus*. The median values of biomass growth in 2016 and 2017 were, correspondingly: 7.3 and 9 mg for *Pleurozium schreberi*, 7.3 and 12.9 mg for *Polytrichum juniperinum*, 4.9 and 4.8 mg for *Dicranum polysetum*, 13.7 and 23.1 mg for *Rhytidiadelphus triquetrus*. The largest biomass growth was observed for *Rhytidiadelphus triquetrus*, the smallest – for *Dicranum polysetum*. Both linear and biomass growth of selected species were larger in 2017 than in 2016 due to climatic factors (abnormally cold and rainy summer of 2017). In 2016 (May–October) precipitation was 218.2 mm, in the same period of 2017 it was 371.4 mm. Extreme natural phenomena mitigate influence of different ecological and phytocenotic features of habitats on moss productivity. It is difficult to estimate the age of the observed moss turf, but comparison of the total length and biomass of the shoots with the length and biomass of the shoot growth in one season (3:1) leads to an assumption that it is three years old.

*Key words:* moss cover productivity, forest productivity, climatic and ecological and phytocenotic factors.

Поступила в редакцию 11.09.18