

DOI: 10.12731/2658-6649-2024-16-3-856

УДК 581.1:581.5



Научная статья

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КОНЦЕНТРАЦИИ И СООТНОШЕНИЯ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ В ТРЕХ ВИДАХ СФАГНОВЫХ МХОВ

А.К. Штанг, Т.И. Пономарева

Обоснование. Есть основания полагать, что у сфагновых мхов, как и сосудистых растений, концентрация фотосинтетических пигментов изменяется в течение года и варьирует от вида к виду. Помимо этого, мочажинные виды сфагнов обладают более высокой скоростью роста и фотосинтеза, чем грядовые, что позволяет предположить наличие различий в пигментном комплексе у видов разных местообитаний.

Цель. Оценка количественных изменений пигментного комплекса сфагновых мхов, произрастающих в разных микроклиматических условиях в пределах верховых болот, в ходе вегетации в высоких широтах.

Материалы и методы. У трех видов сфагновых мхов, растущих в олиготрофных условиях, один раз в месяц с мая по октябрь определяли содержание фотосинтетических пигментов фотометрическим методом в ацетоновой вытяжке. Для *S. fuscum* и *S. lindbergii* исследование проводили в 2021-2022 гг., а для *S. angustifolium* – только в 2022. Статистическую обработку данных осуществляли с помощью программ Microsoft Excel 2010 и SPSS Statistics 11.

Результаты. Для исследованных видов сфагнума была выявлена сезонная и межгодовая изменчивость содержания хлорофиллов, каротиноидов, и их соотношений. На пигментный комплекс *S. lindbergii* и *S. angustifolium* в ходе вегетационного сезона влияет уровень болотных вод и температура воздуха. Изменения в пигментном комплексе *S. fuscum* связаны с количеством выпадающих осадков.

Заключение. По-видимому, сезонная и межгодовая динамика пигментного комплекса сфагновых мхов имеет видоспецифичный характер, но для дополнительной проверки этого утверждения необходимо изучить другие виды сфагнов из тех же местообитаний, поскольку динамика может быть связана не столько с конкретным видом, сколько с экологическими условиями местообитания.

Ключевые слова: хлорофилл; каротиноиды; сезонная динамика; *Sphagnum*
Для цитирования. Штанг А.К., Пономарева Т.И. Сезонные изменения концентрации и соотношения фотосинтетических пигментов в трех видах сфагновых мхов // *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*. 2024. Т. 16, №3. С. 227-249. DOI: 10.12731/2658-6649-2024-16-3-856

Original article

SEASONAL CHANGES IN THE CONCENTRATION AND RATIOS OF PHOTOSYNTHETIC PIGMENTS IN THE THREE SPHAGNUM SPECIES

A.K. Shtang, T.I. Ponomareva

Background. There is reason suppose that the concentration of photosynthetic pigments in sphagnum mosses, as in vascular plants, changes throughout the year and varies from species to species. Moreover, hollow sphagnum species have a higher growth and photosynthesis rate than ridge sphagnum species, which suggests the presence of differences in the pigment complex of species from different habitats.

Purpose. Evaluation of quantitative changes in the pigment complex of the sphagnum mosses growing in different microclimatic conditions within oligotrophic bogs during the growing season at high latitudes.

Materials and methods. The content of photosynthetic pigments in the three *Sphagnum* species growing in oligotrophic conditions was determined using the photometric method in an acetone extract once a month from May to October. The study was carried out for *S. fuscum* and *S. lindbergii* in 2021-2022, and for *S. angustifolium* only in 2022. Statistical data processing was carried out in Microsoft Excel 2010 and SPSS Statistics 11.

Results. Seasonal and interannual variability in the content of chlorophylls, carotenoids, and their ratios was revealed for the studied sphagnum species. The pigment complex of *S. lindbergii* and *S. angustifolium* during the growing season is influenced by the bog water level and air temperature. Changes in the pigment complex of *S. fuscum* are associated with the amount of precipitation.

Conclusion. Apparently, the seasonal and interannual dynamics of the pigment complex of sphagnum mosses is species-specific, but to further verify this statement it is necessary to study other species of sphagnum mosses from the same habitats, since the dynamics may be associated not so much with a peculiar species, but with the ecological conditions of the habitat.

Keywords: *chlorophyll; carotenoids; seasonal dynamics; Sphagnum*

For citation. *Shtang A.K., Ponomareva T.I. Seasonal Changes in the Concentration and Ratios of Photosynthetic Pigments in the Three Sphagnum Species. Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture, 2024, vol. 16, no. 3, pp. 227-249. DOI: 10.12731/2658-6649-2024-16-3-856*

Введение

Мхи рода *Sphagnum* L. являются растениями-эдикаторами, определяющими облик и функционирование бореальных верховых болот [36]. В пределах конкретного болота различные виды сфагновых мхов вдоль вертикального грядово-мочажинного градиента формируют отчетливые, хотя и несколько перекрывающиеся зоны, которые определяются совокупностью морфологических и физиологических признаков каждого вида, а также водным режимом и строением болота [21]. В течение вегетационного сезона сфагновые мхи, растущие в разных зонах вертикального градиента, подвергаются колебаниям таких факторов окружающей среды как освещенность, температура воздуха и доступность влаги, что влияет на интенсивность фотосинтетической ассимиляции углерода в живых частях побегов [34].

У сфагновых мхов, как и других растений, за поглощение и преобразование световой энергии в ходе фотосинтетических реакций, а также за защиту от окислительного стресса отвечают фотосинтетические пигменты [6]. Содержание хлорофилла считается достаточно стабильным консервативным структурным признаком, являющимся индикатором фотосинтетического потенциала отдельных видов растений [17]. Кроме того, существуют исследования, показывающие наличие тесной связи концентрации хлорофиллов со скоростью фотосинтеза у мхов [33]. В частности, количество хлорофилла *a* способно отражать фотосинтетическую продуктивность растений [6].

В северных широтах фотосинтетическая активность у мохообразных характеризуется сезонностью с увеличением к концу вегетационного периода, а сезонные колебания содержания метаболитов носят видоспецифичный характер [28], поэтому есть основания полагать, что концентрация фотосинтетических пигментов и их соотношения у сфагновых мхов также изменяются в течение года и варьируют от вида к виду. Помимо этого, мочажинные виды сфагнов обладают более высокой скоростью роста и фотосинтеза, чем грядовые [22], что позволяет предположить наличие различий в пигментном комплексе у видов разных местообитаний. Тем не менее, основная масса публикаций, посвященных содержанию хлорофиллов и каротиноидов у мохообразных на территории европейской части бореальной зоны, включа-

ет результаты одномоментных измерений в рамках вегетационного сезона, обычно не учитывающих особенности состояния экотопа в разные сезоны года. Имеющиеся данные позволяют охарактеризовать одно из состояний растения в определенный момент времени, но не дают полной картины видоизменения и адаптации фотосинтетического аппарата в течение года.

Целью данной работы является оценка количественных изменений пигментного комплекса сфагновых мхов, произрастающих в разных микроклиматических условиях в пределах верховых болот, в ходе вегетации в высоких широтах.

Материалы и методы исследования

Исследование проводили в 2021-2022 гг. на Иласском болоте олиготрофного типа, расположенном, в 20 км к юго-юго-западу от г. Архангельска в бассейне реки Северная Двина в северной подзоне тайги (64°19'43" N, 40°36'45" E).

Первая пробная площадь располагалась вблизи центра болота на грядово-мочажинном комплексе, где элементы болотного микрорельефа хорошо дифференцированы. Вторая пробная площадь располагалась экотонной зоне лес-болото в сосново-кустарничково-сфагновом сообществе.

В качестве объектов исследования выбраны виды сфагновых мхов, широко распространенные на верховых болотах региона исследования [20]: *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr, *Sphagnum lindbergii* Schimp., *Sphagnum angustifolium* (C. Jensen ex Russow) C. Jensen. Два вида из выбранных (*Sphagnum fuscum* и *S. lindbergii*) считаются исключительно болотными. На верховых болотах *Sphagnum lindbergii* участвует в сложении мохового покрова мочажин [15]. *Sphagnum fuscum* – вид, имеющий высокую фитоценотическую значимость на болотах олиготрофного типа, образующий кочки и покрывающий гряды [16]. *S. angustifolium* – мезо-олиготрофный вид, широко распространенный как на верховых и переходных болотах, так и в заболоченных лесах [19].

В 2021 г. на Иласском болоте были заложены пробные площади размером 50×50 см для отбора проб мхов, по 3 на каждый вид сфагнума. На участках гряд, где отсутствует затенение деревьями, заложили пробные площади с моховым покровом, образованным *S. fuscum*. *S. lindbergii* образует в мочажинах смешанные сообщества с другими сфагнами, поэтому для него заложили пробные площади на участках мочажины с наибольшей концентрацией побегов данного вида. В 2022 г. исследование пигментного комплекса вновь провели на тех же пробных площадях для болотных видов *S. fuscum* и *S. lindbergii*, но добавили еще один вид – растущий в эко-

тонной зоне лес-болото *S. angustifolium*. Пробные площади для него были заложены аналогично двум другим видам.

С каждой пробной площади ежемесячно в течение периода вегетации (с мая по октябрь) отбирали по 5 пучков сфагнов естественной влажности (из мочажин по 6 пучков диаметром 3-5 см (в зависимости от размеров растений). Побеги обрезали до 3 см, считая от верхушки головки, затем из этих частей побегов для каждого вида формировали смешанную пробу.

Пигменты для каждого вида сфагнума экстрагировали на следующий день после отбора проб в трехкратной повторности с помощью 80%-го ацетона. Концентрацию пигментов (хлорофиллов и каротиноидов (сумму каротинов и ксантофиллов)) в полученной ацетоновой вытяжке определяли на спектрофотометре UV-1800 (Shimadzu, Япония). Для записи спектров использовали длины волн и коэффициенты экстинкции для 80 %-го ацетона, предложенные Х.К. Лихтенштейном [29].

Для характеристики погодных условий района исследования в 2021 и 2022 гг. были использованы данные метеостанции «Архангельск», взятые из открытых источников [18]. Для дальнейшего анализа данных значения среднесуточной температуры за десятидневный период усредняли, а количество осадков складывали. Десятидневный период был выбран исходя из того, что пигментный комплекс растений адаптируется к меняющимся условиям среды в течение нескольких предыдущих дней [8].

В гидрологических колодцах, расположенных на гряде, на которой проводили отборы, и в лесу в день отбора проб рулеткой измеряли уровень болотных вод. Для характеристики влагообеспеченности территории в мае-октябре 2021 и 2022 гг. использовали гидротермический коэффициент увлажнения Селянинова [10].

Обработка первичных данных (описательная статистика, вычисления) выполнена в программе Microsoft Excel. При статистическом анализе данных использовали непараметрические критерии, применяемые для малых выборок. Различия в значениях параметров пигментного комплекса по месяцам последовательно оценивали при помощи непараметрического критерия U Манна-Уитни. Связь между параметрами пигментного комплекса и уровнем болотных вод, температурой воздуха и количеством осадков оценивали с применением коэффициента корреляции Спирмена. Данные в таблицах представлены в формате среднее значение±стандартное отклонение. Результаты статистических анализов оценивали при уровне значимости $p=0,05$. Статистический анализ данных выполнен с использованием IBM SPSS Statistics 11.0 [13].

Результаты исследования

Согласно данным сайта www.pogodaiklimat.ru, средняя температура воздуха за период с мая по октябрь в 2021 и 2022 г. составила $11,3 \pm 6,6$ °С и $11,9 \pm 6,5$ °С соответственно. Среднесуточные температуры воздуха в первой трети сезона были, как правило, выше в 2021 г., чем в 2022 г., но начиная с середины июля среднесуточные температуры воздуха в 2022 г. стали превышать показатели 2021 г. (рисунок 1).

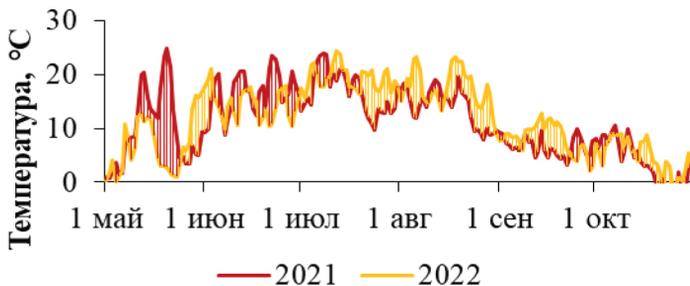


Рис. 1. Среднесуточная температура воздуха в период с мая по октябрь в 2021 и 2022 гг.

Сумма осадков в мае-октябре 2021 г. составила 315,7 мм, а в тот же период 2022 г. – 377 мм. В целом, для летнего периода 2022 г. характерно более равномерное распределение осадков, в то время как для лета 2021 г. можно отметить залповые осадки, выпадающие редко и в большом объеме (рис. 2).

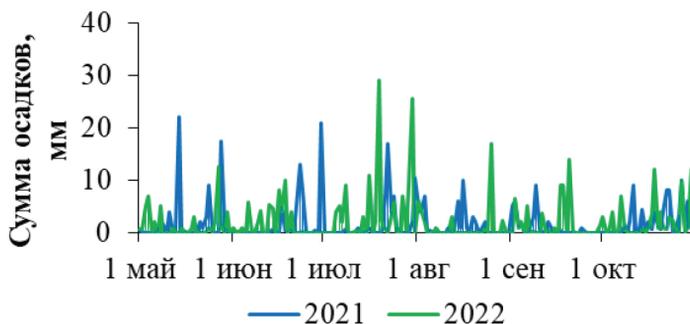


Рис. 2. Суточные суммы осадков в период с мая по октябрь в 2021 и 2022 гг.

Уровень болотных вод на болоте в 2021 г. снижался с мая по август с -14,7 до -35 см, после чего возрастал к октябрю до -13 см. В 2022 г. характер динамики уровня болотных вод был схожим с 2021 г., однако зна-

чения УБВ были выше: отмечалось снижение уровня болотных вод с мая по август с -10 до -22 см с дальнейшим повышением к октябрю до -12 см. В экотонной зоне уровень болотных вод в 2022 г. снижался в мае-июне с -22 до -70 см. В последующие месяцы вода в гидрологическом колодце отсутствовала, т.е. уровень болотных вод находился ниже дна колодца, глубина которого составляет 80 см (рисунок 3).

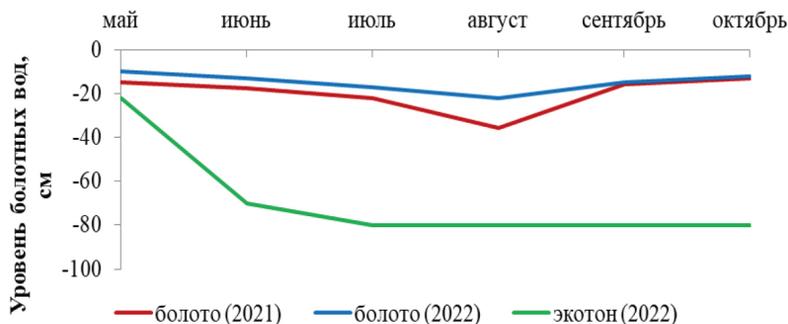


Рис. 3. Уровень болотных вод в лесу и на болоте в период с мая по октябрь в 2021 и 2022 гг.

В ходе изучения пигментного комплекса трех видов сфагновых мхов, растущих на верховом болоте и в сосняке кустарничково-сфагновом, в течение 2021-2022 гг. были получены данные по содержанию фотосинтетических пигментов и их соотношениям (таблица 1). Сумма хлорофиллов (Хл *a*) у исследованных сфагновых мхов находилась в диапазоне $0,09 \pm 0,01$ - $1,22 \pm 0,65$ мг/г. Концентрация хлорофилла *a* у сфагновых мхов за весь период проведения исследований изменялась в пределах $0,06 \pm 0,01$ - $0,94 \pm 0,51$ мг/г. Колебания хлорофилла *b* (Хл *b*) у исследованных видов сфагнов находились в диапазоне $0,04 \pm 0,004$ - $0,29 \pm 0,14$ мг/г, а каротиноидов (Кар) – в пределах $0,04 \pm 0,004$ - $0,51 \pm 0,16$ мг/г. Доля хлорофилла *a* в пигментном комплексе составила 28-60%, хлорофилла *b* – 19-32%, каротиноидов – 20-40%. Соотношение Хл *a/b* у сфагновых мхов за два года проведения исследований изменялось от $0,90 \pm 0,17$ до $3,20 \pm 0,23$ мг/г, а соотношение Хл/Кар – от $1,49 \pm 0,16$ до $4,09 \pm 0,05$ мг/г. Для *S. lindbergii* среднее значение суммы фотосинтетических пигментов за 2021 г. составило $0,89 \pm 0,55$ мг/г, тогда как в 2022 г. это значение составило $0,75 \pm 0,18$ мг/г. Среднее значение суммы фотосинтетических пигментов для *S. fuscum* составило $0,65 \pm 0,26$ мг/г и $0,32 \pm 0,11$ мг/г в 2021 и 2022 гг. соответственно. У *S. angustifolium* средняя сумма фотосинтетических пигментов в 2022 г. составила $0,67 \pm 0,19$ мг/г.

Для каждого отдельного вида сфагнома, выбранного в качестве объекта исследования, была выявлена сезонная изменчивость содержания суммы хлорофиллов, хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов, соотношения Хл *a/b*, соотношения Хл/Кар (Таблица 1).

Таблица 1.

Изменения параметров пигментного комплекса сфагновых мхов в период мая по октябрь 2021-2022 гг. Стрелки (↓ и ↑) означают наличие статистически значимых различий с предыдущим значением и показывают направление изменений (уменьшение или увеличение)

Виды	Дата	Хл, мг/г			Кар, мг/г	Соотношения		
		<i>a</i>	<i>b</i>	(<i>a+b</i>)		<i>a/b</i>	хл/кар	
2021								
<i>S. lindbergii</i>	18.05	0,94±0,51	0,29±0,14	1,22±0,65	0,32±0,16	3,20±0,23	3,72±0,27	
	9.06	0,70±0,16	0,27±0,04	0,97±0,20	0,29±0,03	2,59±0,28 ↓	3,33±0,33	
	13.07	0,61±0,30	0,21±0,09	0,82±0,39	0,24±0,09	2,75±0,37	3,35±0,53	
	26.08	0,26±0,03	0,12±0,01	0,39±0,04	0,10±0,01 ↓	2,13±0,21 ↓	3,74±0,09	
	24.09	0,20±0,01 ↓	0,10±0,01 ↓	0,31±0,02 ↓	0,12±0,01 ↑	1,99±0,04	2,45±0,03 ↓	
<i>S. fuscum</i>	20.10	0,25±0,02 ↑	0,13±0,01 ↑	0,38±0,03 ↑	0,16±0,01 ↑	2,00±0,04	2,36±0,07	
	18.05	0,28±0,10	0,12±0,03	0,40±0,13	0,16±0,05	2,27±0,33	2,55±0,16	
	9.06	0,42±0,003 ↑	0,24±0,003 ↑	0,66±0,01 ↑	0,27±0,005 ↑	1,70±0,01 ↓	2,40±0,05	
	13.07	0,08±0,04 ↓	0,08±0,02 ↓	0,16±0,06 ↓	0,11±0,03 ↓	0,90±0,17 ↓	1,49±0,16 ↓	
	26.08	0,48±0,05 ↑	0,22±0,02 ↑	0,70±0,07 ↑	0,24±0,04 ↑	2,16±0,05 ↑	2,98±0,32 ↑	
<i>S. angustifolium</i>	24.09	0,29±0,08 ↓	0,15±0,03 ↓	0,45±0,12 ↓	0,20±0,03	1,88±0,11 ↓	2,27±0,30 ↓	
	20.10	0,25±0,02	0,14±0,01	0,39±0,04	0,17±0,01	1,74±0,04	2,27±0,05	
	2022							
	<i>S. lindbergii</i>	24.05	0,28±0,05	0,15±0,03	0,43±0,08	0,14±0,02	1,89±0,03	2,97±0,13
		16.06	0,40±0,08 ↑	0,22±0,05 ↑	0,62±0,13 ↑	0,19±0,04 ↑	1,80±0,03 ↓	3,27±0,18
20.07		0,38±0,03	0,19±0,02	0,58±0,05	0,19±0,02	1,96±0,04 ↑	3,03±0,08	
16.08		0,46±0,09	0,21±0,04	0,67±0,13	0,21±0,03	2,23±0,10 ↑	3,19±0,17	
21.09		0,49±0,02	0,23±0,01	0,72±0,03	0,23±0,02	2,14±0,03 ↓	3,15±0,10	
<i>S. fuscum</i>	19.10	0,25±0,01 ↓	0,14±0,01 ↓	0,39±0,02 ↓	0,13±0,01 ↓	1,87±0,04 ↓	2,95±0,07 ↓	
	24.05	0,14±0,02	0,08±0,01	0,23±0,03	0,09±0,01	1,71±0,07	2,54±0,24	
	16.06	0,20±0,01 ↑	0,13±0,01 ↑	0,33±0,01 ↑	0,10±0,01	1,54±0,04 ↓	3,31±0,32 ↑	
	20.07	0,17±0,05	0,08±0,02 ↓	0,25±0,07	0,09±0,02	2,04±0,09 ↑	2,86±0,16	
	16.08	0,13±0,04	0,06±0,02	0,19±0,06	0,08±0,02	2,09±0,06	2,31±0,17 ↓	
<i>S. angustifolium</i>	21.09	0,19±0,04	0,09±0,02	0,28±0,06	0,13±0,02 ↑	2,13±0,04	2,17±0,19	
	19.10	0,06±0,01 ↓	0,04±0,004 ↓	0,09±0,01 ↓	0,04±0,004 ↓	1,65±0,08 ↓	2,25±0,12	
	24.05	0,35±0,05	0,16±0,02	0,52±0,07	0,14±0,01	2,15±0,08	3,77±0,09	
	16.06	0,19±0,04 ↓	0,10±0,02 ↓	0,29±0,06 ↓	0,09±0,01 ↓	1,96±0,06 ↓	3,23±0,21 ↓	
	20.07	0,54±0,05 ↑	0,23±0,02 ↑	0,76±0,07 ↑	0,19±0,01 ↑	2,38±0,03 ↑	4,09±0,05 ↑	
<i>S. angustifolium</i>	16.08	0,37±0,09 ↓	0,18±0,05	0,54±0,14 ↓	0,13±0,03 ↓	2,05±0,07 ↓	4,08±0,12	
	21.09	0,39±0,04	0,17±0,01	0,56±0,06	0,15±0,01	2,23±0,05 ↑	3,77±0,06 ↓	
	19.10	0,36±0,07	0,15±0,03	0,51±0,10	0,14±0,03	2,34±0,09	3,74±0,08	

В 2021 г. концентрация хлорофилла *a* у *S. lindbergii* в период с мая по октябрь снизилась только в сентябре (с $0,26 \pm 0,03$ мг/г до $0,20 \pm 0,01$ мг/г), при этом в октябре произошло повышение концентрации этого пигмента до августовского уровня. Те же тенденции наблюдали и для хлорофилла *b*. Концентрация каротиноидов снизилась в августе (с $0,24 \pm 0,09$ мг/г до $0,10 \pm 0,01$ мг/г), а затем стала увеличиваться, достигнув в октябре $0,16 \pm 0,01$ мг/г. Соотношение хлорофиллов *a/b* было наиболее высоким в мае ($3,20 \pm 0,23$), а затем уменьшилось в июне до $2,59 \pm 0,28$ и в августе до $2,13 \pm 0,21$, и оставалось на этом уровне до октября. Соотношение хлорофиллов и каротиноидов снизилось с $3,74 \pm 0,09$ в августе до $2,45 \pm 0,03$ в сентябре.

Концентрация хлорофилла *a* и *b* у *S. fuscum* постоянно колебалась в период с мая по сентябрь. Концентрация хлорофилла *a* увеличилась в июне с $0,28 \pm 0,10$ мг/г до $0,42 \pm 0,003$ мг/г, снизилась в июле до $0,08 \pm 0,04$ мг/г, затем вновь возросла до $0,48 \pm 0,05$ мг/г в августе и снизилась до $0,29 \pm 0,08$ мг/г в сентябре. Аналогично изменениям содержания хлорофилла *a* концентрация хлорофилла *b* увеличилась в июне с $0,12 \pm 0,03$ мг/г до $0,24 \pm 0,003$ мг/г, снизилась в июле до $0,08 \pm 0,02$ мг/г, затем вновь возросла до $0,22 \pm 0,02$ мг/г в августе и снизилась до $0,15 \pm 0,03$ мг/г в сентябре. Концентрация каротиноидов увеличилась в июне с $0,16 \pm 0,05$ до $0,27 \pm 0,005$ мг/г, снизилась в июле до $0,11 \pm 0,03$ мг/г, затем снова возросла до $0,24 \pm 0,04$ мг/г. Соотношение хлорофиллов *a/b* снижалось от $2,27 \pm 0,33$ в мае до $0,90 \pm 0,17$ в июле, после чего возросло до $2,16 \pm 0,05$ в августе и снизилось до $1,88 \pm 0,11$ в сентябре. Соотношение хлорофиллов и каротиноидов снизилось в июле с $2,40 \pm 0,05$ до $1,49 \pm 0,16$, затем увеличилось до $2,98 \pm 0,32$ в августе и вновь снизилось в сентябре до $2,27 \pm 0,30$.

У *S. lindbergii* в 2022 г. увеличение концентрации хлорофилла *a* произошло в июне (с $0,28 \pm 0,05$ мг/г до $0,40 \pm 0,08$ мг/г). В октябре концентрация хлорофилла *a* снизилась с $0,49 \pm 0,02$ до $0,25 \pm 0,01$ мг/г. Концентрация хлорофилла *b* увеличилась с $0,15 \pm 0,03$ мг/г до $0,22 \pm 0,05$ мг/г в июне и уменьшилась в октябре с $0,23 \pm 0,02$ мг/г до $0,13 \pm 0,01$ мг/г. В те же месяцы произошло увеличение и уменьшение концентрации каротиноидов. В июне концентрация каротиноидов выросла с $0,14 \pm 0,02$ мг/г до $0,19 \pm 0,04$ мг/г, в октябре – снизилась с $0,23 \pm 0,02$ мг/г до $0,13 \pm 0,01$ мг/г. Соотношение хлорофиллов *a/b* снизилось в июне с $1,89 \pm 0,03$ до $1,80 \pm 0,03$, а затем увеличивалось до августа ($2,23 \pm 0,10$). В сентябре-октябре происходило уменьшение соотношения хлорофиллов *a/b* до $1,87 \pm 0,04$. Соотношение хлорофиллов и каротиноидов изменилось только один раз – октябре. В это время произошло снижение соотношения с $3,15 \pm 0,10$ до $2,95 \pm 0,07$.

Концентрация хлорофилла *a* у *S. angustifolium* снизилась в июне с $0,35 \pm 0,05$ мг/г до $0,19 \pm 0,04$ мг/г, выросла в июле до $0,54 \pm 0,05$ мг/г, а затем снизилась до $0,37 \pm 0,09$ мг/г. Снижение концентрации хлорофилла *b* произошло в июне (с $0,16 \pm 0,02$ мг/г до $0,10 \pm 0,02$ мг/г), после чего концентрация выросла до $0,23 \pm 0,02$ мг/г. Концентрация каротиноидов снизилась в июне с $0,14 \pm 0,01$ мг/г до $0,09 \pm 0,01$ мг/г, увеличилась в июле до $0,19 \pm 0,01$ мг/г, а затем снова снизилась до $0,13 \pm 0,03$ мг/г. Соотношение хлорофиллов *a/b* уменьшилось в июне с $2,15 \pm 0,08$ до $1,96 \pm 0,06$, после чего увеличилось в июне до $2,38 \pm 0,03$, затем снова снизилось в августе до $0,13 \pm 0,03$. Снижение соотношения хлорофиллов и каротиноидов произошло в июне с $3,77 \pm 0,09$ до $3,23 \pm 0,21$, после чего последовало увеличение в июле до $4,09 \pm 0,05$. Еще одно снижение этого соотношения отмечено в сентябре (с $4,08 \pm 0,12$ до $3,77 \pm 0,06$).

Таблица 2.

Содержание воды в *S. lindbergii*, *S. fuscum*, *S. angustifolium* в 2021 и 2022 гг.

Вид	Год	Содержание воды, %					
		май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь
<i>S. lindbergii</i>	2021	84,2	85,6	84,8	85,9	84,5	87,6
	2022	94,6	92,9	91,8	94,9	94,9	95,1
<i>S. fuscum</i>	2021	85,5	85,9	80,9	86,9	90,3	87,6
	2022	90,3	89,1	90,2	91,3	90,3	89,6
<i>S. angustifolium</i>	2022	91,4	88,7	90,4	53,1	91,0	89,9

Естественная влажность всех болотных видов сфагновых мхов в мае-октябре 2021 и 2022 гг. изменялась в пределах 81,27-95,08%. Однако, у растущего в лесу *S. angustifolium* в августе 2022 г. естественная влажность снизилась до 53,13%, в остальное время этот вид по показателю влажности находился в диапазоне, выявленном для болотных мхов. Содержание воды в тканях видов, изученных в течение двух лет, в 2022 г. оказалось несколько выше, чем в 2021 г. (Таблица 2). Кроме того, содержание воды в *S. fuscum* и *S. angustifolium* отрицательно коррелирует со среднесуточной температурой воздуха ($r_{\text{fuscum}} = -0,77$; $r_{\text{angustifolium}} = -0,54$; $p < 0,05$).

Для выявления связи между исследуемыми параметрами пигментного комплекса и температурой воздуха, количеством осадков и уровнем болотных вод был проведен корреляционный анализ Спирмена. Величины коэффициентов корреляции и их значимость приведены на рисунке 4.

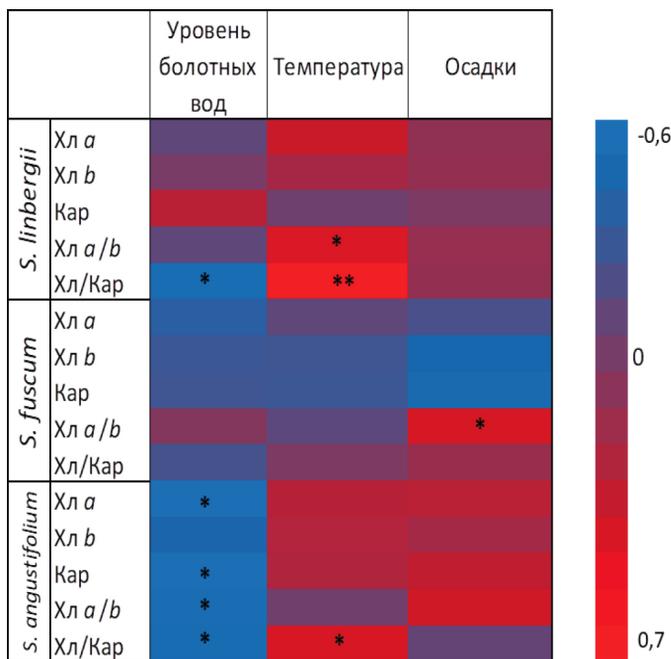


Рис. 4. Тепловая карта корреляций параметров пигментного комплекса сфагновых мхов и микроклиматических характеристик. Звездочками отмечены статистически значимые корреляции: (*) – $p < 0,05$; (**) – $p < 0,01$

Соотношение Chl/Car *S. lindbergii* демонстрирует отрицательную корреляцию с уровнем болотных вод ($p < 0,05$) и положительную – с температурой воздуха ($p < 0,01$). Также с температурой воздуха у этого вида положительно коррелирует соотношение Chl a/b ($p < 0,05$). Для *S. fuscum* отмечена только положительная корреляция соотношения Chl a/b с количеством осадков ($p < 0,05$). Концентрации пигментов (за исключением концентрации хлорофилла b) и их соотношения у *S. angustifolium* отрицательно коррелируют с уровнем болотных вод ($p < 0,05$). Помимо этого, соотношение Chl/Car у *S. lindbergii* положительно коррелирует с температурой воздуха ($p < 0,05$).

Обсуждение

Сфагновые мхи являются растениями, произрастающими в довольно широком диапазоне условий, однако, являясь пойкилогидрическими растениями, эти бриофиты нуждаются в поддержании определенной влажно-

сти окружающей среды. Находясь постоянно в более или менее влажных условиях, сфагновые мхи верховых болот подвергаются воздействию высокоинтенсивного света в своих естественных местообитаниях, в то время как сфагны, растущие в лесах, притенены [26]. Тем не менее, в жаркие и сухие периоды вегетационного сезона пойкилогидрические растения в любых местообитаниях могут сталкиваться с физиологическим стрессом из-за высоких температур и недостатка воды.

Взаимоотношение температуры и количества осадков в районе исследования, влияющее на уровень болотных вод в период проведения исследования, можно выразить через гидротермический коэффициент увлажнения Селянинова (ГТК). ГТК в районе г. Архангельска, где располагается Иласское болото, в период с мая по октябрь в 2021 г. составил 1,09, что соответствует слабо засушливым условиям. За тот же период 2022 г. ГТК составил 1,38, что характеризует условия как влажные. Уровень болотных вод в середине лета 2021 г. опускался ниже, чем в 2022, поскольку такие обильные, но редкие осадки, которые наблюдали в 2021 г., в условиях жаркого лета переходят в связанное состояние в торфяной залежи или сразу же расходуются на испарение, не повышая уровень болотных вод [14].

Несмотря на различия микроклиматических характеристик 2021 и 2022 г. влажность сфагновых мхов на болоте оставалась достаточно высокой и стабильной за счет капиллярного поглощения влаги из торфяной залежи, хотя в 2021 г. было отмечено обгорание верхушек побегов сфагнов как на гряде, так и в мочажине. *S. angustifolium* сохранял высокую влажность тканей на протяжении периода исследования 2022 г., за исключением августа, когда побеги этого мха выглядели сухими. Влажность *S. angustifolium* и *S. fuscum* - мхов наиболее сухих местообитаний – коррелирует с температурой воздуха, поскольку для этих видов почвенная влага менее доступна, чем *S. lindbergii*, растущему в мочажине. Эти два вида растут на некотором расстоянии от уровня болотных вод и, скорее всего, сильно зависят от атмосферной влаги. Стратегия существования *S. fuscum* в условиях определенного водного дефицита состоит в формировании плотных дернин, сохраняющих внутри себя влагу [3], в то время как метаболизм побегов *S. angustifolium* в рыхлых дернинах под пологом леса в отсутствии осадков протекает, по-видимому, за счет выпадающей росы.

По данным Головки и др. (2007, 2010) и Дымова и др. (2016) содержание хлорофиллов в листьях сосудистых растений различных местообитаний таежной зоны составляет 1-17 мг/г сухой массы. В фонде пигментов

этих растений преобладает хлорофилл *a* [2, 7]. Преобладание хлорофилла *a* справедливо и для сфагновых мхов, однако, его количество составляет менее 1 мг/г сухой массы.

Характер сезонной динамики пигментного комплекса отличается у сфагновых мхов различных местообитаний, хотя общее количество пигментов у *S. lindbergii* и *S. angustifolium* в среднем выше, чем у *S. fuscum*, и не различалось между собой. Такое сходство первых двух видов может быть объяснено их принадлежностью к секции Cuspidata, тогда как *S. fuscum* относится к секции Acutifolia. Для видов секции Cuspidata характерны крупные размеры, большая площадь листа, занимаемая хлорофиллоносными клетками и большая продуктивность, чем для видов секции Acutifolia [4, 9, 10, 35]. Кроме того, оказалось, что параметры пигментного комплекса выбранных видов секции Cuspidata коррелируют с уровнем болотных вод и количеством осадков, в то время как для *S. fuscum* обнаруживается корреляция с только количеством осадков. Произрастание *S. fuscum* на некотором расстоянии от уровня болотных вод, вероятно, делает метаболическую активность этого вида зависимой от осадков. В то же время, согласно некоторым исследованиям, скорость создания первичной продукции *S. fuscum* менее зависима от гидротермических условий, чем та же скорость у прочих олиготрофных видов сфагнума [11].

Соотношение хлорофиллов *a/b* может сильно варьировать в зависимости от физиологического состояния растения [27]. Сведений о соотношении хлорофиллов *a/b* у мхов в литературе обнаруживается немного, но авторы существующих исследований говорят о наличии корреляции между низкими соотношениями хлорофиллов *a/b* и условиями низкой освещенности. В своей работе Craig (1980) показал, что соотношение хлорофиллов *a/b* у мхов, растущих в затененных местообитаниях, в среднем, составляет 1,4-2,1 [23]. В работе Martin & Churchill (1982) авторы указывают среднее значения соотношения хлорофилла *a/b* $2,69 \pm 0,27$ для видов открытых местообитаний [32]. Marschall (2004) получил конкретно для сфагновых мхов значения 1,0-3,0 [31]. Средние соотношения хлорофиллов *a* и *b* у сфагновых мхов, полученные в ходе нашего исследования, составляют 0,9-3,2. Эти значения также можно считать низкими по сравнению с соотношениями 2,5-5,5, характерными для сосудистых растений в целом, но вписывающимися в диапазон, характерный для C_3 -растений (2,5-3,5), к которым относят и мохообразных [12, 30]. Соотношение Хл/Кар у растений, растущих в солнечных местообитаниях, обычно составляет 4,2-5,0 а у растений, обитающих в тени – 5,5-7,0. По данным Marschall (2004),

соотношение Хл/Кар у сфагновых мхов составляет 4,4-7,3 [31]. У исследованных в данной работе мхов соотношение Хл/Кар составляет 1,5-4,1.

Таким образом, пока одни исследователи отмечают низкую фотосинтетическую активность сфагновых мхов открытых болот, связывая это с длительным фотоингибированием в течение лета [25], другие отмечают высокую степень фотозащиты у таких сфагнов [31]. У *S. lindbergii* и *S. fuscum* в первой половине лета и осенью наблюдали снижение соотношения хлорофиллов a/b , что может указывать на повышение адаптационной способности растений в условиях стресса [1]. У *S. angustifolium* соотношение хлорофиллов снижается в июне, но осеннее снижение отсутствует. Увеличение соотношения хлорофиллов a/b в середине лета, вероятно, связано с избыточностью освещения. Низкие значения соотношения Хл/Кар у сосудистых растений считаются индикатором старения, стресса и повреждения растения и фотосинтетического аппарата [14]. Соотношение Хл/Кар у *S. lindbergii* снижалось только осенью, по-видимому, после снижения температуры воды в мочажинах. У *S. fuscum* данное соотношение в 2021 г. снижалось еще и в июле. Для *S. angustifolium* отмечено два снижения соотношения Хл/Кар – летом и осенью. Стресс в летнее время у последних двух видов может быть связан с длительной сухой и жаркой погодой, оказывающей угнетающее действие на метаболизм сфагнума [22], в то время как мочажинные мхи защищены от подобного влияния.

Нуугуляйнен et. al (2015), помимо сезонной, отмечает межгодовую изменчивость содержания хлорофилла у гигрогидрофильных сфагнов [25]. Согласно данным, полученным в рамках нашего исследования, выраженная межгодовая динамика общего количества пигментов характерна для *S. fuscum*. У *S. lindbergii* различается характер динамики, но общее количество пигментов не меняется, вероятно, в связи с более стабильными условиями произрастания. Для 2021 г. характерен большой разброс значений общего содержания пигментов как для *S. fuscum*, так и для *S. lindbergii*. Большая разница между максимальным и минимальным значением за сезон считается нормальной для видов увлажненных местообитаний, хотя в 2022 г. разброс значений у *S. lindbergii* был значительно меньше, чем в 2021 г. Для видов, произрастающих в более сухих местах, сильный разброс значений обычно объясняют чередованием периодов пересыхания и увлажнения.

Заключение

На пигментный комплекс *S. lindbergii* и *S. angustifolium* в ходе вегетационного сезона влияет уровень болотных вод и температура возду-

ха. Изменения в пигментном комплексе *S. fuscum* связаны с количеством выпадающих осадков. По-видимому, сезонная динамика пигментного комплекса сфагновых мхов имеет видоспецифичный характер, но для дополнительной проверки этого утверждения необходимо изучить другие виды сфагнов из тех же местообитаний, поскольку динамика может быть связана не столько с конкретным видом, сколько с экологическими условиями местообитания. Кроме того, сходные особенности функционирования пигментного комплекса можно предположить у видов одной секции. Характер сезонной динамики сфагновых мхов изменяется от года к году, в зависимости от погодных условий на протяжении вегетационного сезона.

Информация о конфликте интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Информация о спонсорстве. Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 23-24-10022.

Список литературы

1. Амунова О.С., Лисицын Е.М. Влияние различных условий увлажнения на пигментный комплекс листьев сортов мягкой яровой пшеницы различных групп спелости // СНВ. 2019. №3 (28). С.19-25. <https://doi.org/10.24411/2309-4370-2019-13102>
2. Головки Т.К., Далькэ И.В., Дымова О.В., Захожий И.Г., Табаленкова Г.Н. Пигментный комплекс растений природной флоры европейского северо-востока // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2010. № 1. С. 39-46.
3. Гончарова И. А. К вопросу о структуре дерновины и продуктивности сфагновых мхов на олиготрофных болотах // Сибирский экологический журнал. 2005. №1. С. 131-134. URL: <https://www.sibran.ru/upload/iblock/18f/18f9ad83cad2f15e9c5dd1303318155.pdf>
4. Грабовик С.И., Кузнецов О.Л. Рост и продуктивность ценопопуляций сфагновых мхов на естественных и трансформированных болотах Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2016. № 4. С. 59-69. <https://doi.org/10.17076/eco290>
5. Дымова О.В., Головки Т.К. Фотосинтетические пигменты в растениях природной флоры таежной зоны Европейского Северо-Востока России // Физиология растений, 2019. Т. 66, № 3. с. 198-206. <https://doi.org/10.1134/S0015330319030035>
6. Дымова О.В., Головки Т.К. Фотосинтетические пигменты: функционирование, экология, биологическая активность // Известия Уфимского научного

- центра РАН. 2018. № 3(4). С. 5-16. <https://doi.org/10.31040/2222-8349-2018-4-3-5-16>
7. Дымова О.В., Далькэ И.В. Фотосинтетические пигменты и CO₂-газообмен водных макрофитов в подзоне средней тайги // Известия Коми Научного Центра УрО РАН. 2016. № 1 (25). С. 37-44.
 8. Иванов Л.А., Ронжина Д.А., Юдина П.К., Золотарева Н.В., Калашникова И.В., Иванова Л.А. Сезонная динамика содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных и лесных растений на уровне вида и сообщества // Физиология растений. 2020. Т.67, №3. С. 278-288. <https://doi.org/10.31857/S0015330320030112>
 9. Игнатов М.С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1. Sphagnaceae-Hedwigiaceae. Москва: КМК, 2003. 608 с.
 10. Ионова Е.В. Лиховидова В.А., Лобунская И.А. Засуха и гидротермический коэффициент увлажнения как один из критериев оценки степени ее интенсивности (обзор литературы) // Зерновое хозяйство России. 2019. № 6. С. 18-22. <https://doi.org/10.31367/2079-8725-2019-66-6-18-22>
 11. Косых Н.П. Коронатова Н.Г., Гранат Г. Влияние температуры и осадков на линейный прирост *Sphagnum fuscum* и *S. magellanicum* на территории Западной Сибири // Экология. 2017. № 3. С. 161-170. <https://doi.org/10.7868/S0367059717030088>
 12. Мазец, Ж.Э., Жукова, И.И., Деревинская, А.А. Практикум по физиологии растений Минск: БГПУ, 2017. 176 с.
 13. Наследов А.Д. SPSS 15: профессиональный статистический анализ данных. Санкт-Петербург: Питер, 2008. 416 с.
 14. Новиков С.М., Батуев В.И. Гидрометеорологический режим и водный баланс верховых болот Северо-Запада России (на примере болота Ламмин-Суо). Санкт-Петербург: Свое издательство, 2019. 448 с.
 15. Носкова М.Г. Полевой атлас-определитель сфагновых мхов таежной зоны Европейской России. Тула: Аквариус, 2016. 112 с.
 16. Попов С.Ю., Федосов В.Э. Ценогическое распределение и экологические предпочтения сфагновых мхов (Sphagnaceae) в северной тайге европейской России (Пинежский заповедник, Архангельская область) // Труды Карельского научного центра РАН. 2017. № 9. С. 3-29. <https://doi.org/10.17076/есо610.9>
 17. Слемнев Н.Н., Шереметьев С.Н., Маслова Т. Г., Цоож Ш., Алтанцоож А. Разнообразии фотосинтетического аппарата растений Монголии: анализ биологических, экологических и эволюционных рядов // Ботанический журнал. 2012. № 11. С. 1377-1396. <http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=5334>

18. Справочно-информационный портал «Погода и климат». URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/> (дата обращения: 18.01.2022)
19. Чуракова Е. Ю. Листостебельные мхи таежной зоны Архангельской области // *Арктоа*. 2002. Т. 11. С. 351-392. <https://doi.org/10.15298/arctoa.11.24>
20. Юрковская Т.К. География и картография растительности болот европейской России и сопредельных территорий. СПб: Ботанический институт им. В. Л. Комарова, 1992. 256 с.
21. Andrus R.E., Wagner D.J., Titus J.E. Vertical zonation of Sphagnum mosses along hummock-hollow gradients // *Canadian Journal of Botany*. 1983. Vol. 61, № 12. P. 3128-3139. <https://doi.org/10.1139/b83-352>
22. Campbell C. Sphagnum limits. Physiology, morphology and climate: Digital Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology 1826. Uppsala: Acta Universitatis Upsaliensis, 2019, 40 p.
23. Craig E.M. Chlorophyll a/b ratios of eleven North Carolina mosses // *The Bryologist*. 1980. Vol. 83, no. 1, pp. 84-87. <https://doi.org/10.2307/3242401>
24. Glime J.M. Light. In: *Bryophyte Ecology Volume 1: Physiological Ecology*. Houghton, Michigan, United States of America: Michigan Technological University and the International Association of Bryologists, 2017. URL: <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/> (accessed 30.07.2023).
25. Hájek T., Tuittila E.S.; Ilomets M.; Laiho R. Light responses of mire mosses – a key to survival after water-level drawdown? // *Oikos*. 2009. Vol.118, № 2. P. 240-250. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16528.x>
26. Hyryläinen A., Rautio P., Turunen M., Huttunen S. Seasonal and inter-annual variation in the chlorophyll content of three co-existing Sphagnum species exceeds the effect of solar UV reduction in a subarctic peatland // *SpringerPlus*. 2015. Vol. 4. Art.no. 478. P. 1-11. <https://doi.org/10.1186/s40064-015-1253-7>
27. Kouril R., Ilik P., Naus J., Schoefs B. On the limits of applicability of spectrophotometric and spectrofluorimetric methods for the determination of chlorophyll a/b ratio. // *Photosynthesis Research*. 1999. Vol 62, № 1. P. 107-116. <https://doi.org/10.1023/A:1006359213151>
28. Lappalainen N., Hyryläinen A., Huttunen, S. Seasonal and Interannual Variability of Light and UV Acclimation in Mosses. In: *Bryophyte Ecology and Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2011. P. 71-90. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511779701.006>
29. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // *Methods in enzymology*. 1987. Vol. 148. P. 350-382. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/0076687987480361>

30. Lichtenthaler H.K., Buschmann C. Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy// Current protocols of food analytical chemistry. 2001. P. F 4-3-1 – F 4-3-8. <https://doi.org/10.1002/0471142913.faf0403s01>
31. Marschall M. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll a, chlorophyll b and total carotenoids// Annals of Botany. 2004. Vol. 94, № 4. P. 593-603. <https://doi.org/10.1093/aob/mch178>
32. Martin C. E., Churchill S. P. Chlorophyll concentrations and a/b ratios in mosses collected from exposed and shaded habitats in Kansas // Journal of Bryology. 1982. Vol. 12. P. 297-304. <https://doi.org/10.1179/jbr.1982.12.2.297>
33. McCall K.K.; Martin C.E. Chlorophyll concentrations and photosynthesis in three forest understory mosses in northeastern Kansas // The Bryologist. 1991. Vol. 94. P. 25-29. <https://doi.org/10.2307/3243713>
34. Rydin H; Jeglum J.K. The Biology of peatlands, 2nd ed. New York: Oxford University press, 2013, 343 p. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199602995.001.0001>
35. Sytiuk A., Cereghino R., Hamard S., Delarue F., Dorrepaal E., Küttim M., Lamentowicz M., Pourrut B., Robroek B., Tuittila E.S., Jassey V. Biochemical traits enhance the trait concept in Sphagnum ecology // Oikos. 2022. Vol. 2022. Issue 4. Article no. e09119. 45 p. <https://doi.org/10.1111/oik.09119>
36. Vitt D., Wieder, R. The structure and function of bryophyte-dominated peatlands. In Bryophyte Biology. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. P. 357-392. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511754807.010>

References

1. Amunova O. S., Lisicyan E. M. Vlijanie razlichnyh uslovij uvlazhnenija na pigmentnyj kompleks list'ev sortov m'jagkoj jarovoj pshenicy razlichnyh grupp spelosti [The influence of different moisture conditions on the pigment complex of leaves of soft spring wheat varieties of different ripeness groups]. *SNV*, 2019. no. 3 (28), pp. 19-25. <https://doi.org/10.24411/2309-4370-2019-13102>
2. Golovko T. K., Dal'kje I. V., Dymova O. V., Zahozhij I. G., Tabalenkova G. N. Pigmentnyj kompleks rastenij prirodnoj flory evropejskogo severo-vostoka [Pigment complex of plants of the natural flora of the European northeast]. *Izvestija Komi nauchnogo centra UrO RAN*, 2010, no. 1, pp. 39-46.
3. Goncharova I.A. K voprosu o strukture dernoviny i produktivnosti sfagnovyh mhov na oligotrofnyh bolotah [On the issue of turf structure and productivity of sphagnum mosses in oligotrophic bogs]. *Contemporary Problems of Ecology*, 2005, no. 1, pp. 131-134. URL: <https://www.sibran.ru/upload/iblock/18f/18f9ad834cad2f15e9c5dd1303318155.pdf>

4. Grabovik S.I., Kuznecov O.L. Rost i produktivnost' cenopopuljacij sfagnovyh mhov na estestvennyh i transformirovannyh bolotah Karelii [Growth and productivity of sphagnum moss coenopopulations in natural and transformed bogs of Karelia]. *Truda Karel'skogo nauchnogo centra RAN*, 2016, no. 4, pp. 59-69. <https://doi.org/10.17076/eco290>
5. Dymova O.V., Golovko T.K. Fotosinteticheskie pigmenty v rastenijah prirodnoj flory taezhnoj zony Evropejskogo Severo-Vostoka Rossii [Photosynthetic pigments in plants of the natural flora of the taiga zone of the European North-East of Russia]. *Russian journal of plant physiology*, 2019, vol. 66, no. 3, pp. 198-206. <https://doi.org/10.1134/S0015330319030035>
6. Dymova O.V., Golovko T.K. Fotosinteticheskie pigmenty: funkcionirovanie, jekologija, biologicheskaja aktivnost' [Photosynthetic pigments: functioning, ecology, biological activity]. *Izvestija Ufimskogo nauchnogo centra RAN*, 2018, no. 3(4), pp. 5-16. <https://doi.org/10.31040/2222-8349-2018-4-3-5-16>
7. Dymova O. V., Dal'kje I. V. Fotosinteticheskie pigmenty i CO₂-gazoobmen vodnyh makrofitov v podzone srednej tajgi [Photosynthetic pigments and CO₂ gas exchange of aquatic macrophytes in the middle taiga subzone]. *Izvestija Komi Nauchnogo Centra UrO RAN*, 2016, no. 1 (25), pp. 37-44.
8. Ivanov L.A., Ronzhina D.A., Judina P.K., Zolotareva N.V., Kalashnikova I.V., Ivanova L.A. Sezonnaja dinamika sodержanija hlorofillov i karotinoidov v list'jah stepnyh i lesnyh rastenij na urovne vida i soobshhestva [Seasonal dynamics of the content of chlorophylls and carotenoids in the leaves of steppe and forest plants at the species and community level]. *Russian journal of plant physiology*, 2020, vol. 67, no. 3, pp. 278-288. <https://doi.org/10.31857/S0015330320030112>
9. Ignatov M.S., Ignatova E. A. *Flora mhov srednej chasti evropejskoj Rossii. T. 1. Sphagnaceae-Hedwigiaceae* [Moss flora of the central part of European Russia. T. 1. Sphagnaceae-Nedvizhiaseae]. Moscow: KMK, 2003, 608 p.
10. Ionova E. V. Lihovidova V. A., Lobunskaja I. A. Zasuha i gidrotermicheskij koeficient uvlazhnenija kak odin iz kriteriev ocenki stepeni ee intensivnosti (obzor literatury) [Drought and hydrothermal coefficient of moisture as one of the criteria for assessing the degree of its intensity (literature review)]. *Zernovoe hozjajstvo Rossii*, 2019, no. 6, pp. 18-22. <https://doi.org/10.31367/2079-8725-2019-66-6-18-22>
11. Kosyh N. P., Koronatova N. G., Granat G. Vlijanie temperatury i osadkov na linejnyj prirost *Sphagnum fuscum* i *S. magellanicum* na territorii Zapadnoj Sibiri [The influence of temperature and precipitation on the linear growth of *Sphagnum fuscum* and *S. magellanicum* in Western Siberia]. *Ecology*, 2017, no. 3, pp. 161-170. <https://doi.org/10.7868/S0367059717030088>

12. Mazec Zh.Je., Zhukova I.I., Derevinskaja A.A. *Praktikum po fiziologii rastenij* [Workshop on plant physiology]. Minsk: BGPU, 2017, 176 p.
13. Nasledov A. D. *SPSS 15: professional'nyj statisticheskij analiz dannyh* [SPSS 15: professional statistical data analysis]. Saint Peterburg: Piter, 2008, 416 p.
14. Novikov S. M., Batuev V. I. *Gidrometeorologicheskij rezhim i vodnyj balans vverhovyh bolot Severo-Zapada Rossii (na primere bolota Lammin-Suo)* [Hydrometeorological regime and water balance of bogs in the North-West of Russia (the case of the Lammin-Suo bog)]. Saint-Peterburg: Svoe izdatel'stvo, 2019, 448 p.
15. Noskova M.G. *Polevoj atlas-opredelitel' sfagnovyh mhov taezhnoj zony Evropejskoj Rossii* [Field atlas-identifier of sphagnum mosses of the taiga zone of European Russia]. Tula: Akvarius, 2016, 112 p.
16. Popov S.Ju., Fedosov V.Je. Cenoticheskoe raspredelenie i jekologicheskie predpochtenija sfagnovyh mhov (Sphagnaceae) v severnoj tajge evropejskoj Rossii (Pinezhszkij zapovednik, Arhangel'skaja oblast') [Coenotic distribution and ecological preferences of sphagnum mosses (Sphagnaceae) in the northern taiga of European Russia (Pinezhsky Nature Reserve, Arkhangelsk Region)]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN*, 2017, no. 9, pp. 3-29. <https://doi.org/10.17076/eco610.9>
17. Slemnev N.N., Sheremet'ev S.N., Maslova T. G., Coozh Sh., Altancoozh A. Raznoobrazie fotosinteticheskogo apparata rastenij Mongolii: analiz biologicheskikh, jekologicheskikh i jevoljucionnyh rjadov [Diversity of the photosynthetic apparatus of plants in Mongolia: analysis of biological, ecological and evolutionary series]. *Botanicheskij zhurnal*, 2012, no. 11, pp. 1377-1396. <http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=5334>.
18. *Spravochno-informacionnyj portal «Pogoda i klimat»* [Reference and information portal "Weather and Climate"]. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/> (accessed 18.01.2022)
19. Churakova E. Ju. Listostebel'nye mhi taezhnoj zony Arhangel'skoj oblasti [Leafy mosses of the taiga zone of the Arkhangelsk region]. *Arctoa*, 2002, vol. 11, pp. 351-392. <https://doi.org/10.15298/arctoa.11.24>
20. Jurkovskaja T.K. Geografija i kartografija rastitel'nosti bolot evropejskoj Rossii i sopredel'nyh territorij [Geography and cartography of vegetation of swamps of European Russia and adjacent territories]. SPb: Botanicheskij institut im. V. L. Komarova, 1992, 256 p.
21. Andrus R.E., Wagner D.J., Titus J.E. Vertical zonation of Sphagnum mosses along hummock-hollow gradients. *Canadian Journal of Botany*, 1983, vol. 61, no. 12, pp. 3128-3139. <https://doi.org/10.1139/b83-352>
22. Campbell C. Sphagnum limits. Physiology, morphology and climate: Digital Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology 1826. Uppsala: Acta Universitatis Upsaliensis, 2019, 40 p.

23. Craig E.M. Chlorophyll a/b ratios of eleven North Carolina mosses. *The Bryologist*, 1980, vol. 83, no. 1, pp. 84-87. <https://doi.org/10.2307/3242401>
24. Glime, J. M. Light. In: *Bryophyte Ecology Volume 1: Physiological Ecology*. Houghton, Michigan, United States of America: Michigan Technological University and the International Association of Bryologists, 2017. URL: <https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/> (accessed 30.07.2023)
25. Hájek T., Tuittila E.S.; Ilomets M.; Laiho R. Light responses of mire mosses – a key to survival after water-level drawdown? *Oikos*, 2009, vol. 118, no. 2, pp. 240-250. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16528.x>
26. Hyryläinen A., Rautio P., Turunen M., Huttunen S. Seasonal and inter-annual variation in the chlorophyll content of three co-existing Sphagnum species exceeds the effect of solar UV reduction in a subarctic peatland. *SpringerPlus*, 2015, vol. 4, Art. no. 478, pp. 1-11. <https://doi.org/10.1186/s40064-015-1253-7>
27. Kouril R., Ilik P., Naus J., Schoefs B. On the limits of applicability of spectrophotometric and spectrofluorimetric methods for the determination of chlorophyll a/b ratio. *Photosynthesis Research*, 1999, vol. 62, no. 1, pp. 107-116. <https://doi.org/10.1023/A:1006359213151>
28. Lappalainen N., Hyryläinen A., Huttunen, S. Seasonal and Interannual Variability of Light and UV Acclimation in Mosses. In: *Bryophyte Ecology and Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2011, pp. 71-90. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511779701.006>
29. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in enzymology*, 1987, vol. 148, pp. 350-382. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/0076687987480361>
30. Lichtenthaler H.K., Buschmann C. Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV-VIS Spectroscopy. *Current protocols of food analytical chemistry*, 2001, pp. F 4-3-1 – F 4-3-8. <https://doi.org/10.1002/0471142913.faf0403s01>
31. Marschall M. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light responses and proportions of chlorophyll a, chlorophyll b and total carotenoids. *Annals of Botany*, 2004, vol. 94, no. 4, pp. 593–603. <https://doi.org/10.1093/aob/mch178>
32. Martin C. E., Churchill S. P. Chlorophyll concentrations and a/b ratios in mosses collected from exposed and shaded habitats in Kansas. *Journal of Bryology*, 1982, vol. 12, pp. 297-304. <https://doi.org/10.1179/jbr.1982.12.2.297>
33. McCall K.K.; Martin C.E. Chlorophyll concentrations and photosynthesis in three forest understory mosses in northeastern Kansas. *The Bryologist*, 1991, vol. 94, pp. 25-29. <https://doi.org/10.2307/3243713>

34. Rydin H; Jeglum J.K. The Biology of peatlands, 2nd ed. New York: Oxford University press, 2013, 343 p. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199602995.001.0001>
35. Sytiuk A., Cereghino R., Hamard S., Delarue F., Dorrepaal E., Küttim M., Lamentowicz M., Pourrut B., Robroek B., Tuittila E.S., Jassey V. Biochemical traits enhance the trait concept in Sphagnum ecology. *Oikos*, 2022, vol. 2022, no. 4, Article no. e09119, 45 p. <https://doi.org/10.1111/oik.09119>
36. Vitt D., Wieder, R. The structure and function of bryophyte-dominated peatlands. In *Bryophyte Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 2008, pp. 357-392. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511754807.010>

ВКЛАД АВТОРОВ

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку статьи для публикации.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

The authors contributed equally to this article.

ДАННЫЕ ОБ АВТОРАХ

Штанг Анастасия Константиновна, младший научный сотрудник

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н. П. Лаверова Уральского отделения Российской академии наук
пр-кт Никольский, 20, г. Архангельск, 163020, Российская Федерация
a_shtang@inbox.ru*

Пономарева Тамара Игоревна, к.с.-х.н., старший научный сотрудник

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н. П. Лаверова Уральского отделения Российской академии наук
пр-кт Никольский, 20, г. Архангельск, 163020, Российская Федерация
ponomtamera@gmail.com*

DATA ABOUT THE AUTHORS

Anastasiya K. Shtang, Junior Researcher

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences

20, Nikolsky Ave., Arkhangelsk, 163020, Russian Federation

a_shtang@inbox.ru

SPIN-code: 7367-2707

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6718-476X>

ResearcherID: HFZ-8306-2022

Scopus Author ID: 57225150286

Tamara I. Ponomareva, PhD in Agriculture, Senior Researcher

*N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural
Branch of the Russian Academy of Sciences*

20, Nikolsky Ave., Arkhangelsk, 163020, Russian Federation

ponomtamara@gmail.com

SPIN-code: 2813-2476

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7981-8072>

ResearcherID: AAG-4731-2019

Scopus Author ID: 57198145345

Поступила 08.11.2023

После рецензирования 14.12.2023

Принята 22.12.2023

Received 08.11.2023

Revised 14.12.2023

Accepted 22.12.2023