

УДК 630*161:581.5
DOI 10.17513/use.38166

ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ СВЕТОВОГО ДНЯ НА ОСОБЕННОСТИ ПИГМЕНТНОГО КОМПЛЕКСА И РОСТОВЫХ ПРОЦЕССОВ СФАГНОВЫХ МХОВ

Штанг А.К., Пономарева Т.И., Скрыбина А.О.

ФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики
имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН, Архангельск, e-mail: ponomtamura@gmail.com

Влияние удлиненного светового дня на продукционные процессы сфагновых мхов, в отличие от сосудистых растений, на данный момент не изучено, хотя знания об особенностях продукционных процессов в течение года крайне важны для формирования принципов промышленного выращивания сфагновых мхов в условиях высоких широт. В рамках исследования изучены особенности роста и количественные характеристики фотосинтетического пигментного комплекса у четырех видов сфагновых мхов, доминирующих в моховом покрове олиготрофных болот Архангельской области, в ходе вегетации в условиях искусственно созданного 7- и 24-часового фотопериода. Сфагновые мхи *Sphagnum lindbergii* и *S. majus* (мочажинные), *S. capillifolium* и *S. fuscum* (грядовые) выращивали под лампами полного спектра в течение двух месяцев в лабораторных условиях в двух вариантах опыта: при 7- и 24-часовом фотопериоде. Были изучены особенности накопления фотосинтетических пигментов и линейный прирост. В ходе эксперимента установили, что продолжительность светового дня не оказала влияния на концентрацию хлорофиллов, каротиноидов и их соотношений у *S. lindbergii*, *S. majus* и *S. fuscum*. У *S. capillifolium* в условиях 24-часового фотопериода концентрация хлорофилла а была в 2 раза выше, а соотношение хлорофиллов а/б – в 1,3 раза выше, чем при 7-часовом фотопериоде. У всех видов сфагнов средний линейный прирост за месяц в условиях 24-часового фотопериода превысил прирост при 7-часовом фотопериоде. При этом в пределах вариантов опыта отмечена разница в величине прироста по месяцам. Полученные результаты могут быть применены при разработке методов культивирования сфагновых мхов в условиях теплиц и плантаций.

Ключевые слова: фотопериод, хлорофилл, каротиноиды, линейный прирост, *Sphagnum*, болотное земледелие

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 23-24-10022).

INFLUENCE OF PHOTOPERIOD ON THE FEATURES OF THE PIGMENT COMPLEX AND GROWTH PROCESSES OF SPAGNUM MOSSES

Shtang A.K., Ponomareva T.I., Skryabina A.O.

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch
of the Russian Academy of Science, Arkhangelsk, e-mail: ponomtamura@gmail.com

The influence of elongated photoperiod on the production processes of sphagnum mosses, unlike vascular plants, is not currently investigated. Although knowledge of the peculiarities of production processes during the year is essential for the formation of the principles of industrial cultivation of sphagnum mosses in high latitudes. The study investigated the growth and quantitative characteristics of the photosynthetic pigment complex in four species of Sphagnum mosses dominating the moss cover of oligotrophic bogs of the Arkhangelsk region, during vegetation under the conditions of artificially created 7-hour and a 24-hour photoperiod. *Sphagnum lindbergii* and *S. majus* (hollow species), *S. capillifolium* and *S. fuscum* (hummock species) mosses were grown under full spectrum lamps for two months in the laboratory conditions under two types of experience: 7- and 24-hour photoperiod. Photosynthetic pigment accumulation and linear growth were studied. The experiment found that the duration of photoperiod did not affect the concentration of chlorophylls, carotenoids and their ratios in *S. lindbergii*, *S. majus* and *S. fuscum*. In *S. capillifolium*, chlorophyll a was 2 times higher in the 24-hour photoperiod and chlorophyll a/b ratio was 1.3 times higher than in the 7-hour photoperiod. For all sphagnum species, the average linear increment per month in the 24-hour photoperiod exceeded the increment in the 7-hour photoperiod. The obtained results can be applied in the development of methods of cultivation of sphagnum mosses under conditions of greenhouses and plantations.

Keywords: photoperiod, chlorophyll, carotenoids, linear growth, *Sphagnum*, paludiculture

The research was supported by a grant from the Russian Science Foundation (project no. 23-24-10022).

В последние десятилетия как в мире в целом, так и в России происходит спад торфодобычи и широко обсуждаются идеи восстановления болот. В противовес осушению болот для сельского хозяйства как более экологичная альтернатива предлагается развитие болотного земледелия [1]. Прежде

всего, интерес к нему связан с выращиванием болотных ягод и, в ряде случаев, лекарственных растений. Однако во многих сферах применяются и другие болотные растения. В частности, на мировом рынке наблюдается устойчивый спрос на субстраты для выращивания растений на осно-

ве сфагнома. Развитие новых бизнес-моделей с включением мохообразных рода *Sphagnum* в перечень сельскохозяйственной продукции может открыть новые возможности для развития сильно заболоченных регионов и регионов с большими площадями осушенных и выработанных торфяников, требующих рекультивации [2]. Выращивание биомассы на влажных естественных торфяниках сохраняет торфяную почву и сводит к минимуму негативное воздействие на окружающую среду; способствует получению больших объемов биомассы мхов для промышленных производств и сельского хозяйства и расширяет спектр экосистемных услуг, оказываемых этими участками [3]. Культивирование сфагнома повышает устойчивость экосистем к климатическим изменениям, снижает выбросы CO₂ в атмосферу, способствует долгосрочному промышленному использованию торфяников, сохранению древних природных и антропогенных объектов, современного биоразнообразия, регуляции водного режима прилегающих территорий, оказывает местный охлаждающий эффект на биогеоценозы [4].

Разработка эффективных способов применения сфагновых мхов в контексте болотного земледелия невозможна без понимания особенностей их продукционных процессов. Оценить протекание продукционных процессов в растениях позволяет ряд показателей, в частности линейный прирост и интенсивность фотосинтеза. Интенсивность фотосинтеза является одним из основных определяющих факторов производства биомассы, по крайней мере, у растений с С3-типом фотосинтеза, к которым относятся сфагновые мхи [5]. Скорость роста отдельных видов сфагнов варьирует в широких пределах, при этом рост в длину коррелирует с приростом биомассы [6].

Перспективные с точки зрения болотного земледелия обширные заболоченные территории наиболее распространены в высоких широтах. Один из важных аспектов жизни растений в таких условиях – короткий вегетационный период, который предоставляет растениям меньше времени на формирование и запасание органического вещества. Однако для субарктических территорий характерно сочетание короткого вегетационного периода с удлиненным световым днем, что, на первый взгляд, может дать растениям возможность создавать значительное количество живой биомассы

даже при непродолжительном периоде вегетации. Тем не менее, существующие исследования говорят о возможном стрессе, который мохообразные испытывают, произрастая в условиях длинного дня [7, с. 10]. Вместе с тем, для сосудистых растений на севере наиболее быстрый рост при благоприятных температурных условиях выявлен в период белых ночей [8]. Влияние белых ночей на продукционные процессы сфагновых мхов на данный момент не изучено, хотя знания об особенностях продукционных процессов в течение года крайне важны для формирования принципов промышленного выращивания сфагновых мхов в условиях высоких широт.

Цель исследования состоит в изучении особенностей ростовых процессов и количественных характеристик фотосинтетического пигментного комплекса у четырех видов сфагновых мхов, доминирующих в моховом покрове олиготрофных болот Архангельской области, в ходе вегетации в условиях искусственно созданного 7- и 24-часового фотопериода для установления специфики функционирования сфагновых мхов в условиях разной длины светового дня как элемента теоретической основы эффективного болотного земледелия в условиях заболоченных территорий высоких широт.

Материал и методы исследования

Иласский болотный массив – олиготрофное болото южноприбалтийского типа. Болото площадью более 90 км² расположено в Приморском районе Архангельской области, в бассейне реки Северная Двина (64°19'43" N, 40°36'45" E). Образцы сфагновых мхов для проведения эксперимента отбирали в границах регрессивного грядово-мочажинного комплекса Иласского болотного массива (ИБМ). В качестве объектов исследования были выбраны виды сфагнов, преобладающие в биогеоценозах такого типа. *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr. – наиболее массовый вид на грядах верховых болот и основной эдификатор, преобладающий в составе торфа. *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw. образует дерновинки, часто в смеси с другими видами, на олиготрофных болотах и в заболоченных лесах. *Sphagnum majus* (Russ.) C. Jens. – широко распространенный мочажинный и ковровый вид крупных олиготрофных массивов, встречающийся также в озерах. Побеги *Sphagnum lindbergii* Schimp. формируют ковры в мочажинах олиготрофных болот [9 с. 37–43].



Рис. 1. Выращивание сфагновых мхов *in vitro*

Эксперимент *in vitro* проводили путем выращивания сфагновых мхов в условиях искусственно созданного 7- и 24-часового фотопериода для определения длины линейного прироста и концентрации фотосинтетических пигментов (рис. 1).

Для изучения линейного прироста группы побегов отобрали в пластиковые контейнеры, заполненные водой из мочажины. Дернинки грядовых мхов (*S. fuscum* и *S. capillifolium*) высотой 10 см разместили в контейнерах объемом 1,35 л (по 2 контейнера для каждого вида) с отверстиями в дне так, чтобы они вплотную прилегли к стенкам контейнера. Для поддержания влажности мха один контейнер со *S. fuscum* и один – со *S. capillifolium* поместили в контейнер объемом 10 л, в котором поддерживали уровень болотной воды 1 см. Аналогично заполнили второй такой же 10-литровый контейнер. Среди побегов мха разместили пластиковые палочки, на которых отметили начальный уровень, на котором располагались верхушки головок мха. Побеги мочажинных мхов, в естественных условиях растущих совместно (*S. majus* и *S. lindbergii*), поместили в два пластиковых контейнера объемом 4,2 л, заполненных болотной водой так, чтобы побеги полностью находились в воде. Предварительно каждый побег был обрезан до длины 10 см.

Контейнеры, закрытые пищевой пленкой, во время эксперимента располагались под фитолампами, представляющими собой светодиодные лампы полного спектра (Uniel E27 220 В 15 Вт, 20 мкмоль/с, белый свет), вкрученные в светильники на прищепках (Светкомплект R63 E27 40Вт), расположенные на высоте 20 см над контейнерами. Освещенность у поверхности мха при таких условиях составляла около 10000 лк (летом,

в естественных условиях болотного массива, освещенность может достигать 100000 лк). Температуру воздуха в помещении поддерживали на уровне 22–26°C. В первом варианте опыта фотопериод составил 7 ч, во втором – 24 ч. Замеры линейного прироста проводили спустя 30 и 60 дней после начала эксперимента: у мочажинных мхов с помощью линейки; у грядовых – нанесением новых отметок на уровне головок мха.

Изучение пигментного состава мхов проводили в конце эксперимента (через 60 дней). Фотосинтетические пигменты экстрагировали с помощью 80%-ного ацетона. Концентрацию пигментов (хлорофиллов и каротиноидов (сумму каротинов и ксантофиллов)) в полученной ацетоновой вытяжке определяли на спектрофотометре UV-1800 Shimadzu (Япония). [10]. Определение влажности образцов мхов проводили методом высушивания до постоянной массы при $t = 105^{\circ}\text{C}$.

Полученные в ходе эксперимента численные значения приведены в тексте статьи и в таблицах в формате среднее значение \pm стандартное отклонение, либо в виде диапазона значений. Для определения достоверности различий между выборками в программе SPSS Statistics 11 использовали критерий U Манна–Уитни – непараметрический аналог критерия Стьюдента, применяемый для малых выборок. Различия считали статистически значимыми при уровне значимости критерия (p) меньше 0,05 [11, с. 49].

Результаты исследования и их обсуждение

В ходе эксперимента были получены значения концентраций фотосинтетических пигментов (хлорофиллов *a*, *b* и каротиноидов) и их соотношения, приведенные в

таблице 1. Установлено, что большая часть пигментного комплекса сфагновых мхов представлена хлорофиллом *a* (52–57%), концентрация которого в обоих вариантах опыта изменялась от $0,37 \pm 0,06$ до $1,65 \pm 0,39$ мг/г в зависимости от вида. Меньшую часть пигментного комплекса составили вспомогательные пигменты – хлорофилл *b* (15–28%) и каротиноиды (17–29%), концентрация которых изменялась в пределах от $0,15 \pm 0,03$ до $0,71 \pm 0,18$ мг/г и от $0,13 \pm 0,02$ до $0,56 \pm 0,07$ мг/г соответственно. Согласно полученным результатам, соотношение хлорофиллов *a/b* в пигментном комплексе сфагновых мхов, в основном, не превышало 3,5, а доля хлорофилла в светособирающем комплексе во всех вариантах опыта оказалась выше 60%. Соотношение хлорофиллов и каротиноидов в эксперименте достигало 4,5.

В ходе анализа экспериментальных данных различия в пигментном комплексе, связанные с длиной фотопериода, были обнаружены только у вида *S. capillifolium*, у которого средняя концентрация хлорофилла *a* при 24-часовом фотопериоде оказалась в 2 раза выше, чем при 7-часовом фотопериоде, а соотношение хлорофиллов *a/b* – в 1,3 раза больше ($p < 0,05$). Для оставшихся трех видов значимых различий в пигментном комплексе по вариантам опыта выявлено не было ($p > 0,05$). При выращивании грядковых мхов в условиях удлиненного фотопериода у этих видов была отмечена пониженная доля хлорофиллов в светособирающем комплексе по сравнению со мхами, выращиваемыми при более коротком фотопериоде, при этом разница составила 16–18%. У мочажинных мхов доля хлорофиллов в светособирающем комплексе не различалась в обоих вариантах опыта.

В таблице 2 приведены результаты измерения линейного прироста сфагновых мхов после 30- и 60-дневного культивирования. В ходе эксперимента в ряде случаев были выявлены различия по линейному приросту как между опытами с разной длиной светового дня, так и между первым и вторым месяцем выращивания. Побеги *S. majus* при 7-часовом фотопериоде продемонстрировали больший прирост за второй месяц выращивания ($2,00 \pm 1,11$ см) по сравнению с первым ($1,32 \pm 0,97$ см). В варианте опыта с 24-часовым фотопериодом прирост за первый месяц ($3,40 \pm 1,40$ см), напротив, был больше, чем прирост за второй ($2,70 \pm 1,35$ см). Все выявленные различия для этого вида были статистически значимы при $p < 0,05$. Для *S. lindbergii* в обоих вариантах опыта изменения прироста по месяцам не произошло ($p > 0,05$): прирост побегов за первый и второй месяцы при 7-часовом фотопериоде составил $0,77 \pm 0,56$ и $1,00 \pm 0,69$ см, при 24-часовом фотопериоде – $2,30 \pm 1,07$ и $2,40 \pm 1,30$ см). Тем не менее, при круглосуточном освещении все значения прироста оказались выше, чем при 7-часовом фотопериоде ($p < 0,05$).

При 7-часовом фотопериоде приросты по месяцам у грядковых видов *S. fuscum* и *S. capillifolium* не различались. Приросты за первый и второй месяцы в этом варианте опыта у *S. fuscum* составили $0,19 \pm 0,09$ и $0,20 \pm 0,11$ см, у *S. capillifolium* – $0,22 \pm 0,10$ и $0,20 \pm 0,09$ см ($p > 0,05$). При 24-часовом фотопериоде для каждого грядкового вида линейный прирост за второй месяц в среднем оказался в 2 раза больше, чем за первый ($p < 0,05$). Грядковые виды, как и мочажинные, при 24-часовом фотопериоде росли быстрее, чем при 7-часовом ($p < 0,05$).

Таблица 1

Средние значения и стандартные отклонения содержания и соотношения фотосинтетических пигментов в сфагновых мхах при различном фотопериоде

Вид	Фотопериод	Хл, мг/г		Кар, мг/г	Соотношения		Доля Хл в ССК, %
		<i>a</i>	<i>b</i>		<i>a/b</i>	хл/кар	
<i>S. lindbergii</i>	7 ч	$1,32 \pm 0,11$	$0,59 \pm 0,05$	$0,48 \pm 0,03$	$2,22 \pm 0,01$	$3,96 \pm 0,06$	68
	24 ч	$1,49 \pm 0,2$	$0,66 \pm 0,09$	$0,56 \pm 0,07$	$2,24 \pm 0,02$	$3,87 \pm 0,05$	65
<i>S. majus</i>	7 ч	$1,65 \pm 0,39$	$0,71 \pm 0,18$	$0,53 \pm 0,12$	$2,32 \pm 0,14$	$4,48 \pm 0,24$	66
	24 ч	$1,60 \pm 0,03$	$0,68 \pm 0,03$	$0,55 \pm 0,02$	$2,37 \pm 0,05$	$4,16 \pm 0,05$	68
<i>S. fuscum</i>	7 ч	$0,37 \pm 0,06$	$0,17 \pm 0,05$	$0,18 \pm 0,005$	$2,31 \pm 0,35$	$2,96 \pm 0,61$	70
	24 ч	$0,40 \pm 0,10$	$0,15 \pm 0,06$	$0,21 \pm 0,04$	$2,78 \pm 0,67$	$2,67 \pm 0,41$	59
<i>S. capillifolium</i>	7 ч	$0,31 \pm 0,06$	$0,15 \pm 0,03$	$0,13 \pm 0,02$	$1,99 \pm 0,12$	$3,47 \pm 0,38$	74
	24 ч	$0,62 \pm 0,06$	$0,24 \pm 0,03$	$0,25 \pm 0,02$	$2,60 \pm 0,08$	$3,49 \pm 0,13$	61

Таблица 2

Средние значения и стандартные отклонения месячного прироста сфагновых мхов (см) при различном фотопериоде

Длина фотопериода	Кол-во дней культивирования	<i>Sphagnum majus</i>	<i>S. lindbergii</i>	<i>S. fuscum</i>	<i>S. capillifolium</i>
7 ч	30	1,32±0,97	0,77±0,56	0,19±0,09	0,22±0,10
	60	2,00±1,11	1,00±0,69	0,20±0,11	0,20±0,09
24 ч	30	3,40±1,40	2,30±1,07	0,30±0,12	0,70±0,38
	60	2,70±1,35	2,40±1,30	0,60±0,32	1,43±0,43

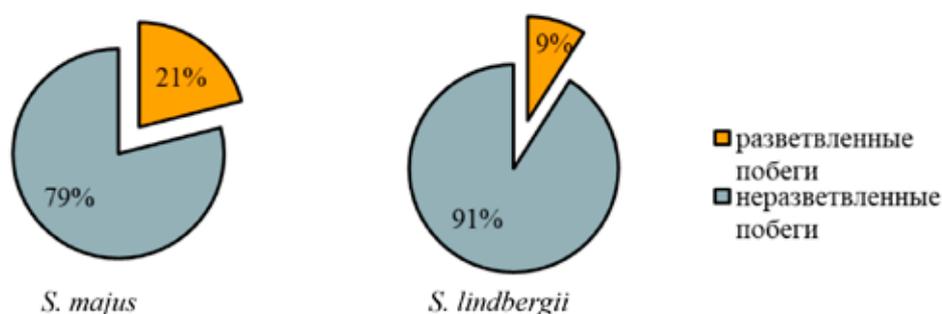


Рис. 2 Доля (%) разветвленных и неразветвленных побегов у сфагновых мхов после двухмесячного эксперимента при 24-часовом фотопериоде

Кроме того, по истечении 60 дней эксперимента наблюдали морфологические изменения исследуемых мхов. После двух месяцев выращивания мочажинных видов сфагнов при 24-часовом фотопериоде верхушки некоторых побегов разветвились, образовав 2–3 новые головки (рис. 2). Интересное наблюдение касается грядкового вида *Sphagnum capillifolium*: при круглосуточном освещении растения этого вида начали давать зеленые боковые побеги в довольно большом количестве.

Дернинки грядковых мхов, обычно плотно растущие, спустя два месяца эксперимента оказались рыхлее, чем в самом начале. Мочажинные мхи, растущие погруженными в воду, приобрели водную форму роста, характеризующуюся крупными размерами листьев, веточек и головок. Грядковый вид *S. capillifolium* приобрел зеленую окраску (характерную для данного вида в затененных местообитаниях), утратив антоцианы, дающие этому виду в сильно освещенных местообитаниях красную окраску и выполняющие функцию защиты от фотоповреждения.

Проанализировав результаты эксперимента, можно предположить, что темпера-

тура воздуха и освещенность, поддерживаемые в вариантах опыта, а также состав болотной воды создали условия, благоприятные для формирования первичной продукции, которые привели к изменениям морфологии мхов. Влажность воздуха и субстрата была достаточной, а для грядковых видов даже избыточной, что и привело к разрыхлению дернинок, а отсутствие света высокой интенсивности поспособствовало утрате антоциановой окраски мхами, первоначально имеющими красный цвет.

Несмотря на то что результаты существующих лабораторных исследований указывают на ингибирование фотосинтетического аппарата растений при вегетации в условиях длинного светового дня [12, 13], 24-часовой фотопериод не оказал негативного влияния на пигментный комплекс исследуемых видов сфагнов. Круглосуточное освещение ускорило рост сфагнов, при этом мочажинные виды росли в 2–11 раз быстрее грядковых. Выводы о более быстром росте мочажинных видов сфагновых мхов и о большем содержании фотосинтетических пигментов по сравнению с грядковыми согласуются с результатами проведенных ранее исследований [6, 14].

Заключение

По окончании лабораторного эксперимента было установлено, что пигментный комплекс сфагновых мхов на 52–57% был образован хлорофиллом *a*. Хлорофилл *b* и каротиноиды составляли 15–28% и 17–29% от всего пигментного комплекса соответственно. В зависимости от вида содержание хлорофилла *a* при обоих вариантах опыта изменялось в пределах 0,39–1,62 мг/г, содержание хлорофилла *b* составило 0,10–0,85 мг/г, каротиноидов – 0,13–0,62 мг/г. Соотношение хлорофиллов *a/b* в данном исследовании, в основном, не превышало 3,5, а доля хлорофиллов в ССК варьировала в пределах 59–74%. Соотношение хлорофиллов и каротиноидов не превышало 4,5 и оставалось постоянным у всех исследованных видов сфагновых мхов в обоих вариантах опыта. Сравнение концентраций хлорофиллов и каротиноидов и их соотношений у мхов, выращиваемых при 7-часовом и 24-часовом фотопериоде, не показало статистически значимых различий для *S. fuscum*, *S. majus* и *S. lindbergii*. У *S. capillifolium* при 24-часовом фотопериоде концентрация хлорофилла *a* и соотношение хлорофиллов *a/b* оказались выше, чем при 7-часовом. У этого вида, как и у *S. fuscum*, при удлиненном фотопериоде доля хлорофиллов в ССК была выше в 1,2 раза. Грядовые мхи реагировали снижением доли хлорофиллов в ССК на удлиненный фотопериод, тогда как этот показатель для мочажинных мхов не менялся в зависимости от длины фотопериода. В лабораторном эксперименте показано, что в условиях постоянной влажности и комнатной температуры проросты у *S. lindbergii* при 7-часовом фотопериоде составили 0,1–2,5 см/месяц, у *S. majus* – 0,1–3,9 см/месяц, у *S. fuscum* – 0,1–0,6 см/месяц, у *S. capillifolium* – 0,1–0,5 см/месяц; при 24-часовом фотопериоде у *S. lindbergii* значения варьировали в пределах 0,5–6,1 см/месяц, у *S. majus* – 0,4–6 см/месяц, у *S. fuscum* – 0,2–1,6 см/месяц, у *S. capillifolium* – 0,2–2,1 см/месяц. Наибольшие значения линейного прироста все виды продемонстрировали при выращивании в условиях 24-часового периода. Различия по линейному приросту в вариантах опыта являются статистически значимыми.

Таким образом, при выращивании сфагновых мхов установлено, что в искусственных условиях продолжительность светового дня положительно влияет на продуктивность культивируемых видов сфагнов,

не оказывая значительного влияния на пигментный комплекс этих растений. Полученные результаты могут быть применены при разработке методов культивирования сфагновых мхов в условиях теплиц и плантаций, однако отдельное внимание при этом стоит уделить поддержанию температуры и влажности воздуха и субстрата.

Список литературы

1. Панов В.В., Мисников О.С. Современные тенденции развития торфяной отрасли России // Труды Инсторфа. 2015. № 11 (64). С. 3-12.
2. Ludwig G. Opportunities and Challenges of Sphagnum Farming & Harvesting: dissertation for the defence of degree Doctor Philosophiae in Natural Resources, Bioeconomy Development. Defence place: JAMK University of applied sciences. Jyväskylä, 2019. 33 p.
3. Wichmann S., Krebs M., Kumar S., Gaudig G. Paludiculture on former bog grassland: Profitability of Sphagnum farming in North West Germany // Mires and Peat. 2020. Vol. 26. № 8. P. 1-18. DOI: 10.19189/Map.2019.SNPG.StA.1768.
4. Grobe A., Tiemeyer B., Graf M. Recommendations for successful establishment of Sphagnum farming on shallow highly decomposed peat // Mires and Peat. 2021. Vol. 27. P. 1-18. DOI: 10.19189/Map.2020.APG.StA.2022.
5. Sukhbir S., Angadi S.V., Hilaire R.S., Grover K., VanLeeuwen D.M. Spring safflower performance under growth stage based irrigation in the southern high plains // Crop Science. 2016. Vol. 56. P. 1878-1889. DOI: 10.2135/cropsci2015.08.0481.
6. 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. DOI: 10.17076/eco290.
7. Glime J.M. Light: Seasonal Effects. Chapter 9-4. In: Glime J.M. Bryophyte Ecology. Volume 1. Physiological Ecology. Houghton, Michigan, United States of America: Michigan Technological University and the International Association of Bryologists, 2021. 11 с.
8. Коровин А.И. О периодичности суточного роста растений на севере // Известия Карельского и Кольского филиалов АН СССР. 1958. № 5. С. 84-88.
9. Игнатов М.С., Игнатова Е. А. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1. Sphagnaceae-Hedwigiaceae. М.: КМК. 2003. 608 с.
10. Lichtenthaler H. K. Chlorophylls and carotenoids – pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in enzymology. 1987. Vol. 148. P. 350–382. DOI: 10.1016/0076-6879(87)48036-1.
11. Бондаренко А.С., Жигунов А.В. Статистическая обработка материалов лесоводственных исследований: учебное пособие. СПб: Из-во Политехнического университета. 2016. 125 с.
12. Икконен Е.Н., Шибяева Т.Г., Шерудило Е.Г., Титов А.Ф. Кратковременные ежесуточные понижения температуры могут нивелировать негативный эффект круглосуточного освещения на фотосинтетический аппарат растений // Физиология растений. 2023. Т. 70, № 4. С. 402-409. DOI: 10.31857/S0015330323600092.
13. Gerdol R. The growth dynamics of Sphagnum based on field measurements in temperate bog and on laboratory cultures // Journal of Ecology. 1995. Vol. 83. № 3. P. 431-437.
14. Kuttim M. Ecophysiology of boreal mire mosses – Effects of winter conditions and consequences of climate change: dissertation for the defence of degree Doctor Philosophiae in Ecology. Defence place: the Doctoral Studies Council of natural Sciences of Tallin University. Tallin, 2020. 126 p.