

УДК 582.323.581.526.33 (470.22)

ДИНАМИКА ПРОДУКТИВНОСТИ СФАГНОВЫХ МХОВ НА БОЛОТАХ СРЕДНЕТАЕЖНОЙ КАРЕЛИИ

С. И. Грабовик*, О. Л. Кузнецов, П. А. Игнашов

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*svetagrab@yandex.ru

В статье представлены результаты многолетних исследований (от 10 до 38 лет) динамики продуктивности 11 широко распространенных видов гигро- и гидрофильных сфагновых мхов: *Sphagnum balticum*, *S. centrale*, *S. divinum*, *S. fallax*, *S. fuscum*, *S. majus*, *S. obtusum*, *S. papillosum*, *S. riparium*, *S. subsecundum*, *S. warnstorffii*. По усредненным показателям годичной продуктивности выделено три группы видов: 1 – самая высокая продуктивность у *Sphagnum riparium* (11 г/дм²), который произрастает в сильно обводненных топяных участках и не выдерживает пересыхания; 2 – средняя продуктивность у *S. fallax* (6 г/дм²), *S. majus* (6 г/дм²), *S. obtusum* (5 г/дм²), *S. balticum* (5 г/дм²), *S. warnstorffii* (5 г/дм²), *S. subsecundum* (4 г/дм²), которые произрастают в слабoproточных обводненных топях, мочажинах и на коврах; 3 – самая низкая годичная продуктивность у *S. centrale* (2,5 г/дм²), *S. papillosum* (1 г/дм²), *S. fuscum* (1 г/дм²), *S. divinum* (0,8 г/дм²), произрастающих на грядах и невысоких кочках в условиях резко переменного режима увлажнения. Продуктивность ценопопуляций сфагновых мхов, главным образом, зависит от условий увлажнения их местообитаний, а также от биологических особенностей видов и плотности их ценопопуляций. Результаты регрессионного анализа зависимости количества осадков за июль – август и продуктивности сфагновых мхов показали, что статистическая значимая корреляция между количеством осадков и продуктивностью для ряда видов сфагновых мхов отсутствует. Лишь для четырех видов (*S. obtusum*, *S. centrale*, *S. fallax*, *S. papillosum*) установлено, что продуктивность положительно коррелирует с количеством осадков за эти месяцы. При повышении уровня болотных вод в летние сезоны с обильными осадками гидрофильные сфагновые мхи имеют более высокую продуктивность.

Ключевые слова: Карелия; болотные участки; сфагновые мхи; продуктивность; уровень болотных вод; осадки

Для цитирования: Грабовик С. И., Кузнецов О. Л., Игнашов П. А. Динамика продуктивности сфагновых мхов на болотах среднетаежной Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2026. № 7. С. 50–63. doi: 10.17076/eco2373

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт биологии КарНЦ РАН, тема FMEN-2022-0008).

S. I. Grabovik*, O. L. Kuznetsov, P. A. Ignashov. THE PRODUCTIVITY DYNAMICS OF SPHAGNUM MOSSES ON MIRES OF MID-BOREAL KARELIA

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *svetagrab@yandex.ru*

The article presents the results of long-term (10 to 38 years) studies on the productivity dynamics in 11 widespread Sphagnum moss species: *Sphagnum balticum*, *S. centrale*, *S. divinum*, *S. fallax*, *S. fuscum*, *S. majus*, *S. obtusum*, *S. papillosum*, *S. riparium*, *S. subsecundum*, *S. warnstorffii* in mid-boreal mires of Karelia. Three groups of species were distinguished based on averaged annual productivity levels: 1 – the highest productivity, found in *Sphagnum riparium* (11 g/dm²), which grows in inundated swampy habitats and does not tolerate drying out; 2 – average productivity in *S. fallax* (6 g/dm²), *S. majus* (6 g/dm²), *S. obtusum* (5 g/dm²), *S. balticum* (5 g/dm²), *S. warnstorffii* (5 g/dm²), and *S. subsecundum* (4 g/dm²), which grow in low-flow flarks, hollows, and on carpets; 3 – the lowest annual productivity in *S. centrale* (2.5 g/dm²), *S. papillosum* (1 g/dm²), *S. fuscum* (1 g/dm²), and *S. divinum* (0.8 g/dm²), which grow on ridges and low hummocks with abrupt moisture fluctuations. The productivity of Sphagnum moss cenopopulations is predicated primarily on the habitat moisture patterns, as well as on the species' biological features and the cenopopulation density. Regression analysis of the relationship between July-August precipitation volumes and Sphagnum moss productivity showed a lack of significant correlation for a number of species. Only four species (*S. obtusum*, *S. centrale*, *S. fallax*, *S. papillosum*) exhibited a positive correlation between their productivity and precipitation volumes in these months. When the mire water table rose in the summer seasons with abundant precipitation, hydrophilic Sphagnum mosses demonstrated higher productivity.

Keywords: Karelia; mire sites; Sphagnum mosses; productivity; water table depth; precipitation

For citation: Grabovik S.I., Kuznetsov O.L., Ignashov P.A. The productivity dynamics of Sphagnum mosses on mires of mid-boreal Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2026. No. 7. P. 50–63. doi: 10.17076/eco2373

Funding. The study was financed from the Russian federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre RAS (Institute of Biology KarRC RAS, FMEN-2022-0008).

Введение

Биологическая продуктивность является важнейшим показателем функциональной роли экосистем в биосфере. Болотные экосистемы имеют уникальную динамику органического вещества, аккумулируют часть его торфяных отложений и выводят из круговорота на тысячелетия, тем самым оказывая большое влияние на регулирование углеродного баланса на планете [Пьявченко, 1985; Кузнецов, Грабовик, 2007]. На многих болотах таежной зоны сфагновые мхи выступают основными продуцентами и торфообразователями. На олиготрофных и мезоолиготрофных болотах сфагновые мхи составляют до 80 % надземной фитомассы и создают 40–65 % годичной продукции этих сообществ [Грабовик, Кузнецов, 2016].

Функционирование ценопопуляций сфагновых мхов тесно связано с микроклиматическими

и гидрологическими условиями их местообитаний, так как их водно-минеральное питание осуществляется всей массой дернины. Вследствие этого годичный прирост и продукция разных видов сфагновых мхов сильно варьируют в зависимости от метеоусловий вегетационных периодов. В засушливый период при пересыхании поверхности дернин их рост прекращается. При изучении прироста и продуктивности сфагновых мхов на 99 голарктических болотах было установлено, что прирост мхов реагирует на изменение климата, уровень грунтовых вод и другие параметры [Bengtsson et al., 2021]. Например, *Sphagnum fuscum* на кочках слабее реагирует на климатические изменения, чем *S. magellanicum*, растущий в более влажных условиях. Осадки и температура усиливают рост *S. magellanicum*. В более теплом климате его прирост увеличивается до тех пор, пока количество осадков не уменьшается, тогда как

S. fuscum более устойчив к уменьшению количества осадков. При высоких температурах поверхности мхов усиливается расход продуктов фотосинтеза на дыхание и также прекращается их рост [Курец и др., 1993; Таланов и др., 2000]. Следует отметить, что рост некоторых видов сфагновых мхов начинается при температуре поверхности дернины около 0° [Lindholm, 1990], а в мочажинах – даже под тонким слоем прозрачного льда [Миронов, 2017]. Обзоры исследований по годичным приростам сфагновых мхов и авторские результаты опубликованы [Грабовик, 1994, 2003; Gunnarson, 2005; Косых и др., 2017; Грабовик и др., 2024]. В них частично отражены связи показателей прироста мхов с климатическими и гидрологическими характеристиками их местообитаний. Однако в имеющихся работах почти нет данных по многолетней динамике продуктивности ценопопуляций сфагновых мхов. Такие данные для ряда видов были опубликованы ранее нами [Грабовик, Кузнецов, 2016; Грабовик, 2025], они есть и в ряде работ других авторов [Миронов и др., 2023; Santelmann et al., 2025].

Целью данной статьи является обобщение многолетних данных по годичной продукции ценопопуляций целого ряда видов сфагновых мхов в среднетаежной Карелии, по отдельным видам ряды наблюдений составляют от 10 до 38 лет (1979–2017 гг.). В задачи исследования входило выявление закономерностей продуктивности 11 видов сфагновых мхов, произрастающих в различных эколого-ценотических условиях на естественных болотах, в зависимости от погодных условий (сумма осадков не только за вегетационный период, но и за июль – август).

Объекты и методы исследований

Исследования выполнялись на территории Киндасовского лесоболотного научного стационара КарНЦ РАН, расположенного в подзоне средней тайги (61°48' с. ш. и 33°35' в. д.). Эксперименты проводились на болотной системе Койвуламбисуо, включающей болотные массивы аапа и верхового типов. Модельные ценопопуляции 11 видов сфагновых мхов (*Sphagnum balticum*, *S. centrale*, *S. divinum*, *S. fallax*, *S. fuscum*, *S. majus*, *S. obtusum*, *S. papillosum*, *S. riparium*, *S. subsecundum*, *S. warnstorffii*) изучались на семи болотных участках разной трофности (от олиготрофных до эвтрофных) и на разных элементах микрорельефа. Эксперименты проводились в дернинах со 100 % покрытием изучаемого вида.

Болотный участок (БУ) 1. Олиготрофный грядово-мочажинный комплекс. Гряды

длиной до 6 м, шириной 3 м и высотой до 40 см заняты кустарничково-морошково-сфагновыми сообществами с доминированием *Andromeda polifolia*, *Rubus chamaemorus* и *Sphagnum fuscum* в моховом ярусе. Мочажины пушицево-сфагновые – доминируют *Eriophorum vaginatum* и *S. balticum*. Здесь изучалась продукция *Sphagnum fuscum* и *S. balticum*.

БУ 2. Мезоолиготрофный кочковато-мочажинный комплекс с обильным застойным увлажнением. Невысокие плоские кочки длиной 10 м и шириной 6 м заняты кустарничково-травяно-сфагновыми сообществами. Одни кочки с доминированием *S. papillosum*, а другие – с *S. divinum* в моховом ярусе. Моховой покров сплошной, плотный. Мочажины заняты осоково-вахтосфагновыми сообществами с доминированием *S. majus* в моховом ярусе. Изучалась продукция *Sphagnum majus*, *S. papillosum*, *S. divinum*.

БУ 3. Мезотрофный кочковато-равнинный комплекс. Осоково-сфагновые ковры с доминированием *S. fallax* в моховом ярусе. Здесь изучалась продукция *S. fallax*.

БУ 4. Мезотрофная узкая транзитная травяно-сфагновая топь, проходит по границе участка с *S. fallax*. Топи заняты вахтосфагновыми сообществами. Сфагновый покров рыхлый, с доминированием *S. riparium*. На нем изучалась продукция *Sphagnum riparium*.

БУ 5. Мезотрофный кочковато-топяной комплекс. Постоянный режим увлажнения в пределах комплекса поддерживается за счет выхода подземных вод. В пределах участка не наблюдается больших колебаний уровня грунтовых вод (16–22 см ниже поверхности сфагнового покрова). Кочки представлены осоково-сфагновыми сообществами. Продуктивность *Sphagnum fuscum* и *S. papillosum* измеряли в микроценозах плоских кочек.

БУ 6. Эвтрофно-мезотрофный кочковато-топяной комплекс в транзитной топи. На низких кустарничково-травяно-сфагновых кочках доминирует *S. obtusum* в моховом ярусе. В узких топяных понижениях произрастают небольшие дернинки *S. subsecundum*. Здесь изучалась продукция *Sphagnum obtusum* и *S. subsecundum*.

БУ 7. Мезоэвтрофный кочковато-топяной комплекс с обильным слабопроточным увлажнением находится на периферии центральной части болота. Кочки высотой 60 см, длиной 6 м и шириной 5 м заняты кустарничково-сфагновыми сообществами с доминированием *Andromeda polifolia* и *S. centrale*. В топиях небольшими дернинками произрастает *S. warnstorffii*. Изучалась продукция *Sphagnum centrale* и *S. warnstorffii*.

Годичный прирост сфагнов определяли методом перевязок [Бегак, 1927; Грабовик и др., 2024]. Для определения годичной продуктивности отбирали по 100 сантиметровых отрезков каждого вида мха в пятикратной повторности (без головок) и рассчитывали ее как произведение величины линейного прироста на массу отобранных отрезков. Для расчета продукции мха в пятикратной повторности подсчитывалась плотность ценопопуляции на площадках 100 см², с учетом которой определялась ее продуктивность. Так, при весе годичного прироста 100 особей *Sphagnum riparium* 4,0 г/дм² при средней плотности дернины 120 растений на 100 см² годичная продукция составляет 4,8 г/дм². Все расчеты выполнены для образцов в абсолютно-сухом весе.

Сфагновые мхи по отношению к режиму влажности местообитаний делятся на три группы [Лопатин, 1973]. К первой гидрофильно-психрофильной группе относятся *Sphagnum fuscum*, *S. divinum*, *S. centrale*. Эти виды выдерживают значительное и продолжительное пересыхание, неизбежное при произрастании на значительных повышениях микрорельефа, где устанавливается резко переменный режим влажности. Во вторую гидрофильно-субпсихрофильную группу входят полутопяные виды *S. fallax*, *S. papillosum*, *S. warnstorffii*, которые выдерживают лишь кратковременное и не очень сильное обсыхание (умеренно переменный режим влажности). В третью гипергидрофильную группу входят топяные виды *S. balticum*, *S. majus*, *S. obtusum*, *S. riparium*,

S. subsecundum, плохо выдерживающие обсыхания. По фактору трофности исследованные виды относятся к трем экологическим группам: эвтрофные (*S. obtusum*, *S. subsecundum*, *S. warnstorffii*), мезотрофные (*S. centrale*, *S. fallax*, *S. papillosum*, *S. riparium*) и олиготрофные (*S. fuscum*, *S. balticum*, *S. majus*, *S. divinum*) [Kuznetsov et al., 2018]. Это необходимо учитывать при интерпретации влияния климатических факторов на линейный прирост и годичную продукцию разных видов сфагнов.

Для установления зависимостей годичной продукции сфагновых мхов были использованы климатические показатели (среднемесячная температура воздуха и суммарное количество осадков как за вегетационный период (май – сентябрь) и сумма осадков за июль – август (средний показатель – 165 мм)) на ближайшей метеостанции в пос. Пряжа. Как показал анализ этих данных, вегетационные периоды 1979–2016 гг. характеризовались повышенным, а в отдельные годы экстремально высоким температурным фоном по сравнению со среднемноголетними показателями – 11,9 °С, количество осадков за вегетационный период также было в основном выше нормы при среднем показателе 316 мм. В целом из 38 вегетационных сезонов 21 был влажным, из них 4 очень влажными с осадками значительно выше среднемноголетних значений; 17 сезонов – с осадками ниже нормы, из них 4 – очень сухими. Таким образом, за период исследований количество лет с осадками выше и ниже средних многолетних показателей было практически одинаковым (рис. 1).

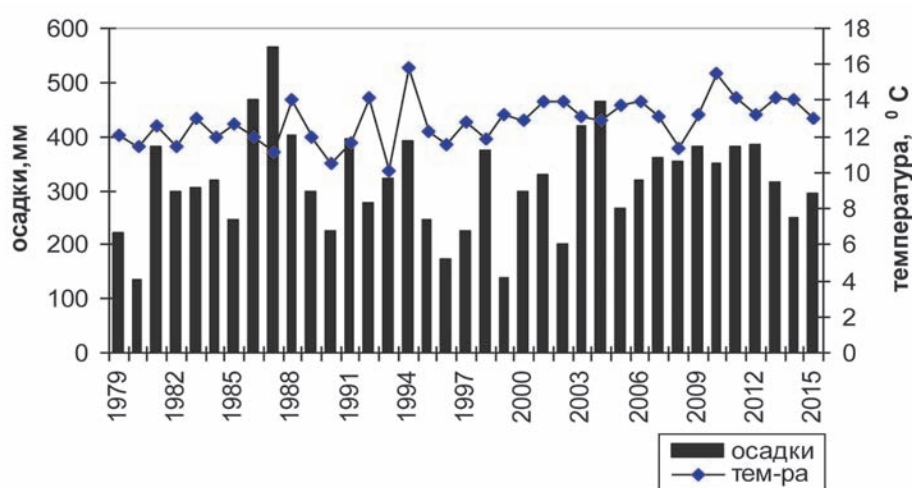


Рис. 1. Изменение средней температуры и количества осадков за вегетационные периоды 1979–2016 гг.

Fig. 1. Changes in average temperature and precipitation during the growing seasons of 1979–2016

Для выявления зависимости продуктивности каждого вида сфагнов от количества осадков за июль – август был использован регрессионный анализ [Ивантер, Коросов, 2010]. Для статистического анализа был использован Microsoft®Excel.

Результаты и обсуждение

Годичный прирост. На основании колебаний средних показателей годичного прироста в разные годы нами было выделено три группы сфагновых мхов: 1 – самые высокие приросты (140–65 мм) имели *S. riparium*, *S. obtusum*, они произрастают в сильно обводненных топях на участках и не выдерживают высыхания; 2 – средние приросты (57–28 мм) установлены у *S. fallax*, *S. subsecundum*, *S. majus*, *S. balticum*, *S. warnstorffii*, которые произрастают в слабопроточных обводненных топях, мочажинах и на коврах; 3 – самый низкий годичный прирост (17–7 мм) у *S. divinum*, *S. centrale*, *S. papillosum*, *S. fuscum*, произрастающих на грядах, невысоких кочках в условиях резко переменного режима увлажнения [Грабовик и др., 2024]. Данные по линейному приросту использованы в расчетах продуктивности ценопопуляций. Результаты показали большие колебания годичного прироста видов в пределах одного микроценоза в разные годы, а также различия в течение одного вегетационного периода в различных эколого-ценотических условиях на естественных болотах. Ранее выполненный статистический анализ связи линейного прироста с количеством осадков за вегетационный

период не выявил их тесной зависимости [Грабовик и др., 2024]

Продуктивность ценопопуляций. Запасы фитомассы и годичная продукция ценопопуляций сфагновых мхов зависят от их видовой принадлежности, размеров особей, а также от плотности их дернин и скорости годичного прироста. Плотность дернин у каждого вида сфагновых мхов тесно связана с УБВ их местообитаний. На высоких кочках и грядах дернины плотные, особи мхов более мелкие. Ковровые и мочажинные виды сфагнов имеют более крупные размеры и рыхлые дернины. Так, например, плотность дернины *Sphagnum majus* (при УБВ – 3 см) 117 шт./дм², а (при УБВ + 1 см) – 56; *Sphagnum fallax* – 157 шт./дм² (при УБВ – 15 см), при (УБВ – 5 см) – 90. *S. riparium* 153 шт./дм² (при УБВ – 7 см), 119 шт./дм² (при УБВ – 2 см).

По усредненным показателям годичной продуктивности среди изученных видов выделено три группы: высоко-, средне- и низкопродуктивные виды.

Группа высокопродуктивных видов включает только *Sphagnum riparium*, произрастающий в мезотрофной транзитной травяно-сфагновой топи. За 11 лет наблюдений его продуктивность колебалась от 4,4 до 16 г/дм² (рис. 2). Максимальная продуктивность отмечена в 2008 (15 г/дм²), 2009 (13 г/дм²), 2011 (16 г/дм²), 2015 (16 г/дм²) гг. В эти вегетационные периоды для роста *S. riparium* были благоприятные погодные условия, в первую очередь высокое количество осадков как за весь вегетационный период (см. рис. 1), так и за июль – август (см. рис. 2).

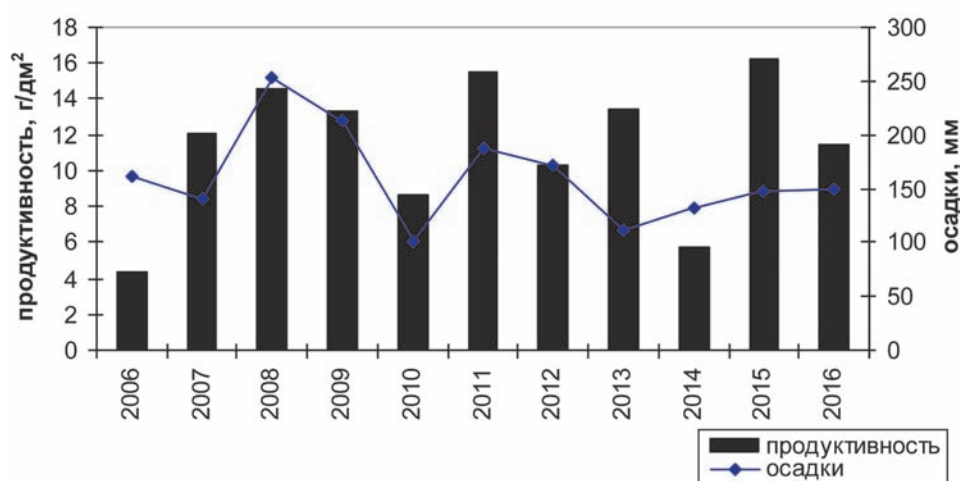


Рис. 2. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum riparium*, г/дм²

Здесь и на рис. 3–14: осадки за июль – август

Fig. 2. Long-term dynamics of *Sphagnum riparium* productivity, g/dm²

Here and in Fig. 3–14: precipitation for July – August

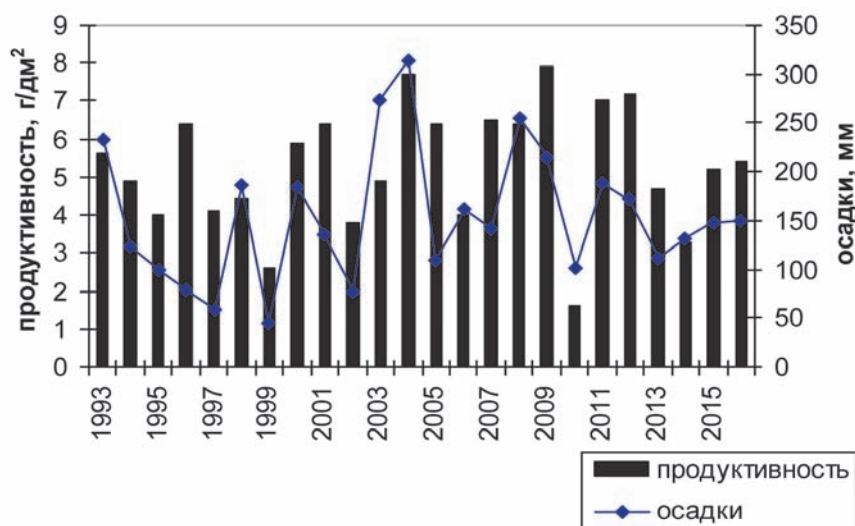


Рис. 3. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum obtusum*, г/дм²

Fig. 3. Long-term dynamics of *Sphagnum obtusum* productivity, g/dm²

В 2006 и 2014 гг. отмечена минимальная продуктивность (5 и 6 г/дм², соответственно). Вероятно, это связано не только с незначительным количеством осадков в июле – августе (см. рис. 2), но и с высокой температурой воздуха в эти месяцы, что привело к понижению УБВ в данном биотопе. В остальные годы продуктивность была близка к среднему значению 11,4 г/дм². Таким образом, чем больше осадков выпадает не только за вегетационный период, но и за июль – август, тем выше продуктивность *S. riparium* (см. рис. 2).

Группа среднепродуктивных видов включает субпсихрофильный полутопяной *Sphagnum fallax*, гипергидрофильные топяные *S. obtusum*, *S. subsecundum*, *S. majus*, *S. balticum* и субпсихрофильный *S. warnstorffii*, произрастающие в слабопроточных обводненных топях, мочажинах и на коврах.

У *S. obtusum*, произрастающего в мезотрофной транзитной травяно-сфагновой топи, за 24-летний период наблюдений была отмечена наибольшая продуктивность (7–8 г/дм²) в 2004, 2009, 2011, 2012 гг. с высоким количеством осадков как за вегетационные периоды (см. рис. 1), так и в июле – августе (рис. 3). В остальные годы продуктивность была близка к среднему значению 5,4 г/дм². Динамика продуктивности *S. obtusum* хорошо отражает связь с погодными условиями за исследованный период, наибольшая продуктивность отмечается в периоды, когда сумма осадков за июль – август выше среднеегоголетнего показателя (165 мм).

У полутопяного *S. fallax* за 23-летний период исследований продуктивность колебалась

от 2 до 11 г/дм², в среднем составила 6 г/дм², наибольшая продуктивность – 11 г/дм² в 2000 г. и 8 г/дм² – в 2015 г. В сухие и жаркие сезоны 1999, 2010 и 2012 гг. продуктивность была минимальной – от 2 до 4 г/дм². Это обусловлено значительным снижением УБВ в его местообитании (количество осадков за июль – август было значительно ниже нормы 165 мм), что привело к обсыханию головок мха и прекращению роста в летние месяцы (рис. 4).

У топяного *S. subsecundum* за 22-летний период исследования продуктивность колебалась от 1 до 5 г/дм², в среднем 4 г/дм². Минимальная продуктивность отмечена в годы с низким количеством осадков (рис. 5). В целом довольно низкая продуктивность этого вида обусловлена низкой плотностью его дернин и незначительными линейными приростами в разные годы исследований.

Для *S. majus*, произрастающего в условиях обильного застойного увлажнения, продуктивность за весь период исследований колебалась от 3 до 10 г/дм², среднее значение – 6 г/дм². Максимальная продуктивность за 36-летний период была отмечена в 1992, 1993, 2006 и 2012 гг. (9, 10, 8 и 8 г/дм², соответственно). За июль – август в эти годы выпало большое количество осадков и в мочажинах сохранялся высокий УБВ. При этом минимальная продуктивность наблюдалась в 1983, 1985, 1989 и 2002 гг. – 3 г/дм², когда сумма осадков за июль – август была значительно меньше нормы (рис. 6). В целом эти вегетационные периоды были сухими и теплыми (см. рис. 1).

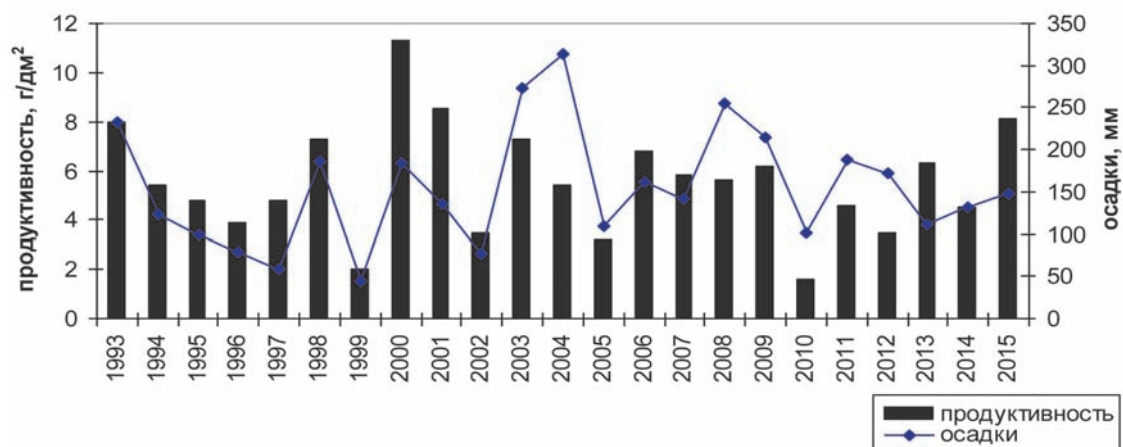


Рис. 4. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum fallax*, г/дм²

Fig. 4. Long-term dynamics of *Sphagnum fallax* productivity, g/dm²

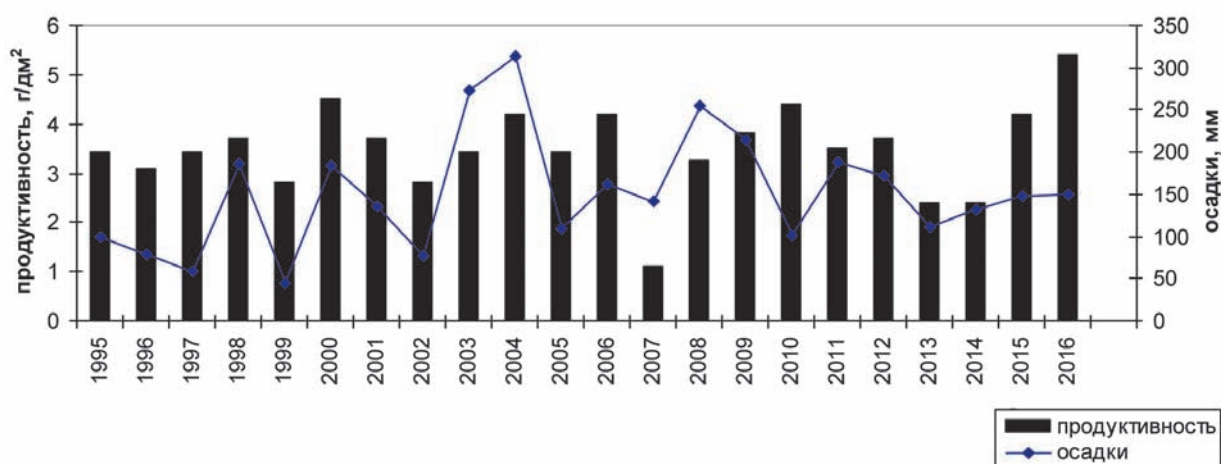


Рис. 5. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum subsecundum*, г/дм²

Fig. 5. Long-term dynamics of *Sphagnum subsecundum* productivity, g/dm²

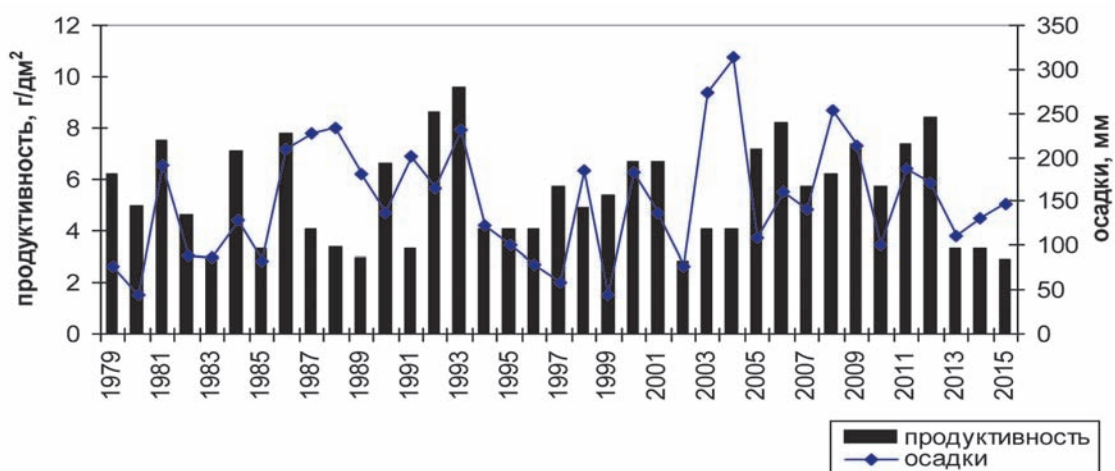


Рис. 6. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum majus*, г/дм²

Fig. 6. Long-term dynamics of *Sphagnum majus* productivity, g/dm²

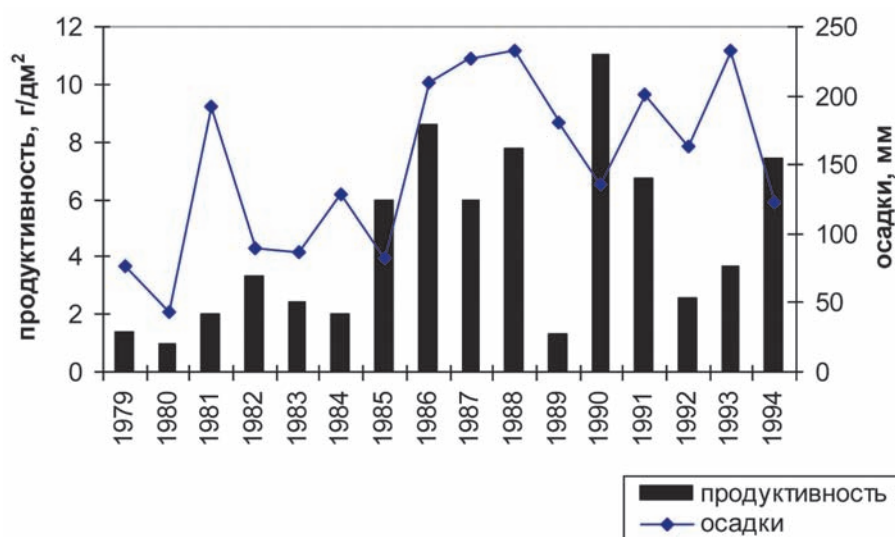


Рис. 7. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum balticum*, г/дм²

Fig. 7. Long-term dynamics of *Sphagnum balticum* productivity, g/dm²

Продуктивность *S. balticum* за 16-летний период исследований колебалась от 1 до 11 г/дм², среднее значение – 5 г/дм². Максимальная продуктивность была отмечена в 1986, 1988 и 1990 гг. (9, 8 и 11 г/дм²) с высоким количеством осадков в летние месяцы. Для *S. balticum* важны не только осадки, выпавшие в летний период, но и высокий УБВ в течение вегетационного периода, так как этот вид не переносит обсыхания. Минимальная продуктивность отмечена в 1979, 1980, 1981, 1984 и 1989 гг. (1–2 г/дм²) (рис. 7).

Продуктивность *S. warnstorffii* за 15-летний период исследований колебалась от 0,8 до 9 г/дм² в год, среднее значение –

4,5 г/дм². Минимальная продуктивность отмечена в годы с минимальным количеством осадков за июль – август – 1999, 2002 (0,8 г/дм²), максимальная – в 2001 (9,4 г/дм²) и 2004 (9 г/дм²) – это годы с большими осадками в июле – августе (рис. 8).

Группа малопродуктивных видов включает гидрофильно-психрофильные *Sphagnum fuscum*, *S. centrale*, *S. divinum* и субпсихрофильный *S. papillosum*, которые растут в условиях резко переменного и умеренно переменного режимов увлажнения. Данные виды растут рано весной и в начале лета благодаря высокому УБВ в их местообитаниях после снеготаяния.

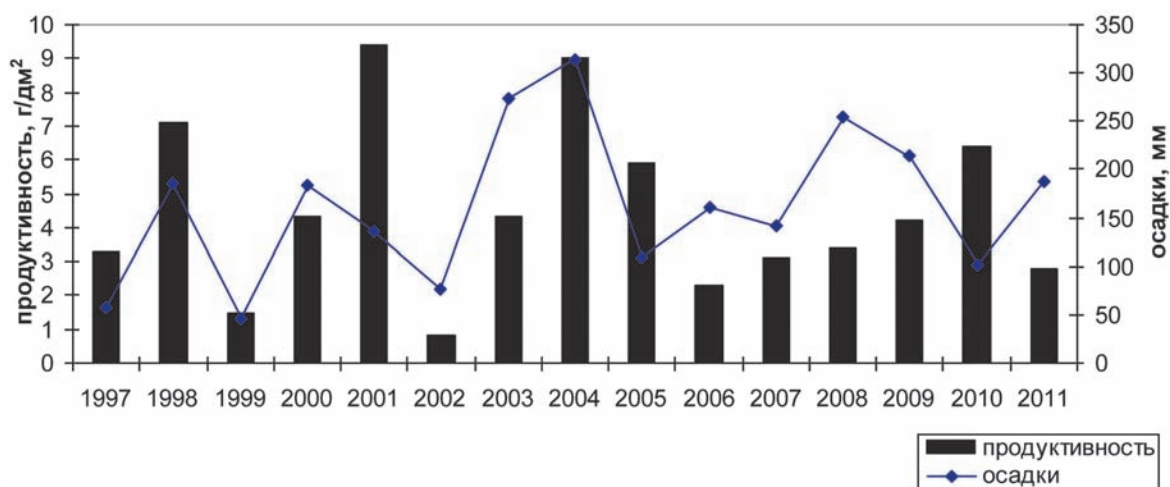


Рис. 8. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum warnstorffii*, г/дм²

Fig. 8. Long-term dynamics of productivity *Sphagnum warnstorffii*, g/dm²

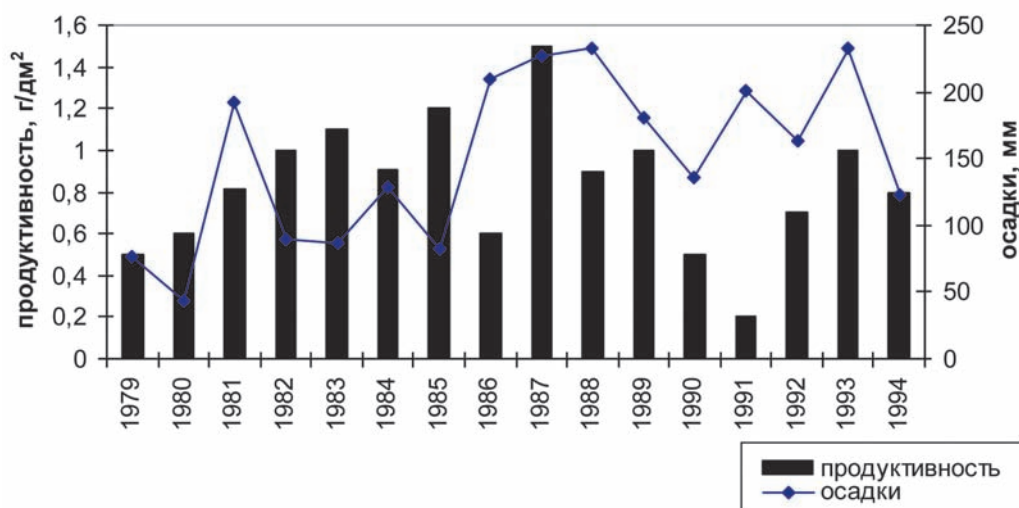


Рис. 9. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum divinum*, г/дм²

Fig. 9. Long-term dynamics of *Sphagnum divinum* productivity, g/dm²

Продуктивность *S. divinum* за 16-летний период исследований в условиях переменного увлажнения колебалась от 0,5 до 1,5 г/дм², среднее значение – 1 г/дм², максимальная продуктивность была отмечена в 1987 г. – 1,5 г/дм², когда осадков за июль – август было значительно больше нормы. Минимальная продуктивность отмечена в 1979, 1986, 1990, 1991 гг. (0,2–0,5 г/дм²), в остальные годы продуктивность колебалась от 0,6 до 1,2 г/дм² (рис. 9). Низкая продуктивность вида также связана с биологией вида и его медленным приростом при переменном режиме увлажнения [Косых и др., 2017; Грабовик и др., 2024].

Гидрофильно-психрофильный *S. centrale* произрастает на высоких кочках мезоэвтрофного кочковато-топяного комплекса. Продуктивность за 16-летний период исследований колебалась от 1,3 до 6 г/дм². Среднее значение – 2,5 г/дм², минимальная продуктивность отмечена в 2002 (1,3 г/дм²), 2006 (0,5 г/дм²) и 2009 (1,2 г/дм²) гг. Максимальная продуктивность наблюдалась в 2004 (5 г/дм²) и в 2012 (6 г/дм²) гг.; июль – август в эти годы были с обильными осадками (рис. 10).

Продуктивность *S. papillosum* на низких кочках (БУ 2) за 38-летний период исследований колебалась от 0,5 до 3,1 г/дм², среднее значение – 1,6 г/дм². В условиях обильного

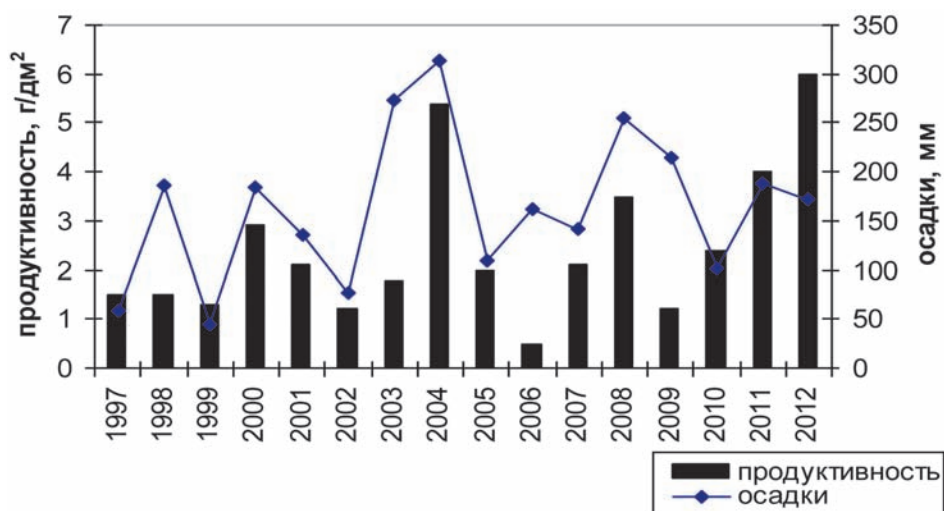


Рис. 10. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum centrale*, г/дм²

Fig. 10. Long-term dynamics of *Sphagnum centrale* productivity, g/dm²

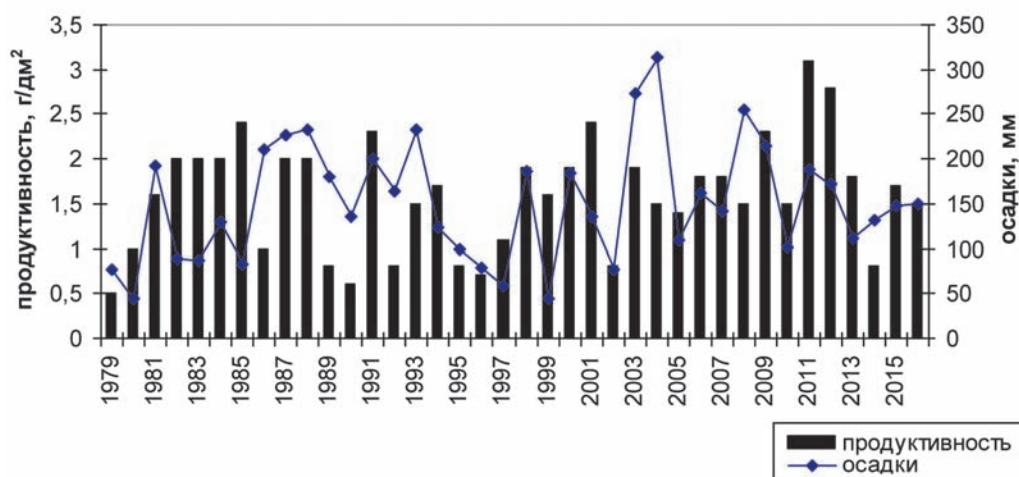


Рис. 11. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum papillosum*, БУ 2, г/дм²

Fig. 11. Long-term dynamics of *Sphagnum papillosum* productivity, MS 2, g/dm²

застойного увлажнения максимальная продуктивность отмечена в 2011 (3,1 г/дм²), 2012 (2,8 г/дм²), 1985 и 2001 (2,4 г/дм²) гг., минимальная – в 1979 (0,5 г/дм²), 1990 (0,6 г/дм²) и 1996 (0,8 г/дм²) гг. (рис. 11). Плотность ценопопуляции составляет в среднем 147 шт./ дм².

S. papillosum также изучали в микроценозах плоских кочек (БУ 5), где он произрастает в условиях с высоким уровнем болотных вод, зависящим не только от количества выпавших осадков за вегетационный период, но и от питания подземными водами. Продуктивность за 10-летний период исследований здесь колебалась от 0,3 до 1 г/дм², среднее значение – 0,7 г/дм², минимальная продуктивность отмечена в 1985 (0,3 г/дм²) и 1979 (0,4 г/дм²) гг., максимальная – в 1987 и 1988 гг. (по 1 г/дм²) (рис. 12).

Низкая продуктивность вида также связана с биологией вида, рыхлостью его дернин (115 шт./дм²) и его медленным приростом во все годы исследований [Грабовик и др., 2024].

Продуктивность гидрофильно-психрофильного *S. fuscum* на грядах БУ 1 за 14-летний период исследований варьировала от 0,3 до 3,8 г/дм², среднее значение – 1 г/дм². Связь продуктивности с количеством осадков за июль – август (рис. 13) не проявляется, только в экстремальные вегетационные периоды (1979, 1981 и 1985 гг.), когда сумма осадков за эти месяцы была существенно ниже среднемноголетнего значения (165 мм), наблюдалось значительное снижение продуктивности *S. fuscum* (0,3–0,6 г/дм²) (рис. 13). В летние месяцы кочки *S. fuscum* сильно

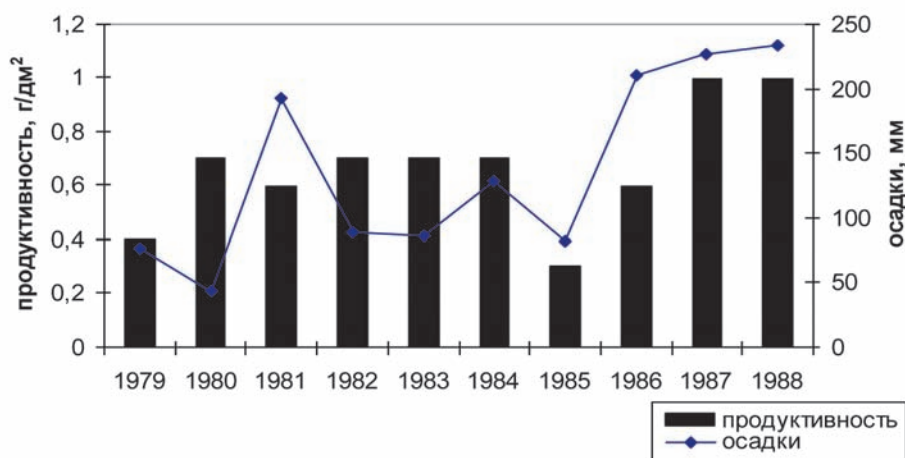


Рис. 12. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum papillosum*, БУ 5, г/дм²

Fig. 12. Long-term dynamics of *Sphagnum papillosum* productivity, MS 5, g/dm²

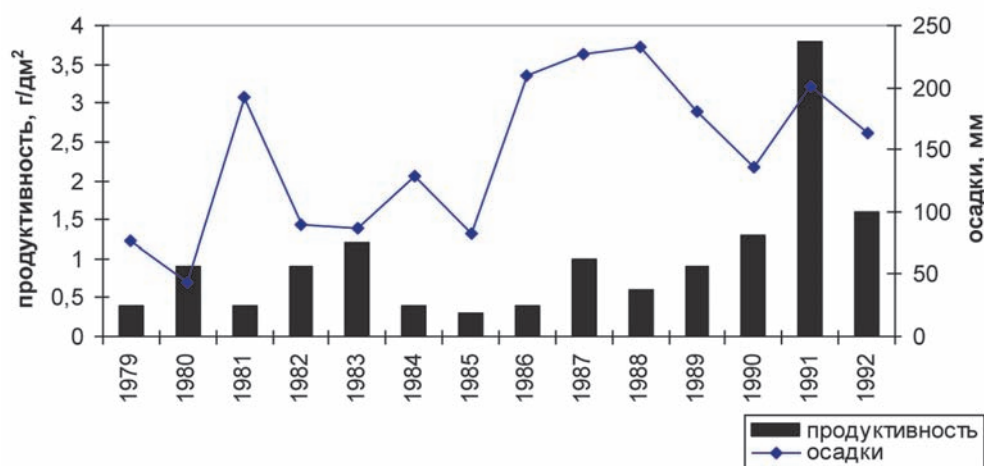


Рис. 13. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum fuscum*, БУ 1, г/дм²

Fig. 13. Long-term dynamics of *Sphagnum fuscum* productivity, MS 1, g/dm²

нагреваются (днем до 40° и более) и пересыхают в связи с низкими УБВ, и его рост прекращается. Основной прирост *S. fuscum* происходит в начале вегетационного периода с высокими УБВ и более низкими температурами, что присуще и другим видам мхов [Максимов, 1982]. При температуре дернины *S. fuscum* выше 18–23° резко возрастает его темновое дыхание, на которое расходуется основная часть продуктов фотосинтеза [Таланов и др., 2000].

Продуктивность *S. fuscum* на кочках БУ 5 за 10-летний период исследований колебалась от 0,2 до 0,8 г/дм², за исключением 1985 г., когда минимальная продуктивность составляла 0,2 г/дм², а максимальная (0,8 г/дм²) была отмечена в 1987 г., с большим количеством осадков в июле – августе (рис. 14).

Регрессионный анализ зависимости количества осадков за июль – август и продуктивности сфагновых мхов показал, что статистически значимая корреляция между количеством осадков и продуктивностью для ряда видов сфагновых мхов отсутствует (табл.). Отсутствие корреляции объяснимо экологией топяных и мочажинных видов (*S. riparium*, *S. majus*, *S. balticum*), которые произрастают в условиях застойного и обильного увлажнения, практически всегда погружены в воду, и поэтому влияние количества осадков в летние месяцы на них проявляется не так сильно. Однако в годы с минимальными летними осадками их продуктивность минимальна. У кочковых психрофильных и субпсихрофильных видов (*Sphagnum fuscum*,

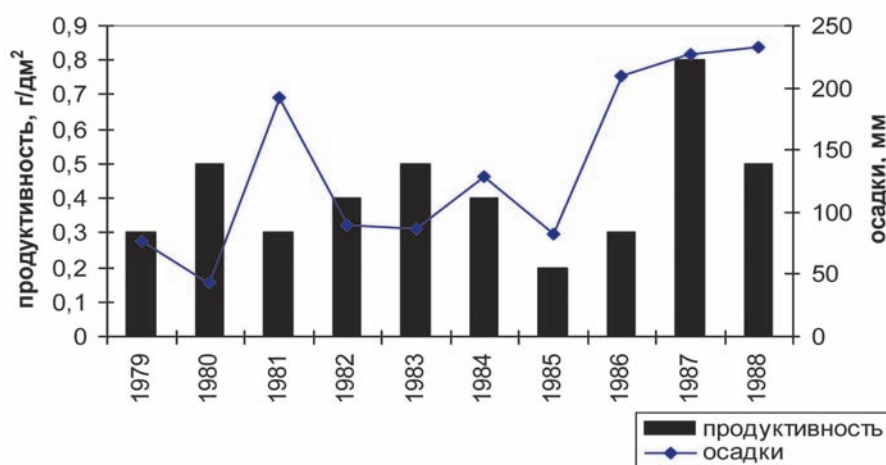


Рис. 14. Многолетняя динамика продуктивности *Sphagnum fuscum*, БУ 5, г/дм²

Fig. 14. Long-term dynamics of *Sphagnum fuscum* productivity, MS 5, g/dm²

Коэффициенты корреляции между количеством осадков за июнь – август и продуктивностью сфагновых мхов
Correlation coefficients between the amount of precipitation for June – August and Sphagnum moss productivity

Вид Species	Кол-во наблюдений Number of observations	Коэффициент корреляции (r) Correlation coefficient (r)	Коэффициент детерминации (R ²) Determination coefficient (R ²)	p
<i>S. fuscum</i> (БУ 1)	14	0,22	0,05	0,460
<i>S. fuscum</i> (БУ 5)	10	0,33	0,11	0,357
<i>S. obtusum</i>	24	0,56*	0,31	0,005
<i>S. divinum</i>	16	0,09	0,01	0,734
<i>S. riparium</i>	11	0,38	0,14	0,249
<i>S. centrale</i>	15	0,58*	0,34	0,023
<i>S. warnstorffii</i>	15	0,37	0,14	0,170
<i>S. papillosum</i> (БУ 2)	37	0,29	0,08	0,082
<i>S. papillosum</i> (БУ 5)	10	0,58	0,34	0,077
<i>S. majus</i>	37	0,19	0,04	0,267
<i>S. fallax</i>	23	0,58*	0,34	0,003
<i>S. subsecundum</i>	22	0,28	0,08	0,214
<i>S. balticum</i>	16	0,36	0,13	0,174

Примечание. * – значимые коэффициенты корреляции.

Note. * – significant correlation coefficients.

S. divinum, *S. warnstorffii*) основной прирост происходит весной и в начале лета при высоких УБВ и низких температурах, а в летние месяцы они пересыхают и практически не растут.

Лишь для четырех видов (*S. obtusum*, *S. centrale*, *S. fallax*, *S. papillosum*) установлено, что продуктивность положительно коррелирует с количеством осадков за эти месяцы. Коэффициент детерминации (R²) указывает, что 31–34 % вариативности продуктивности этих видов обусловлено изменениями количества осадков. Это можно объяснить широкой экологической амплитудой этих видов по отношению к фактору увлажнения, эти виды встречаются как в коврах, так и в западинах. При повышении уровня болотных вод во время сильных осадков они могут давать повышенную продуктивность.

Заключение

Установлено, что продуктивность ценопопуляций ряда видов сфагновых мхов значительно варьирует по годам в зависимости от эколого-ценотических и климатических условий, преимущественно количества осадков, особенно в летние месяцы (июль – август).

На основании средних показателей продуктивности выделено три группы сфагновых мхов: 1 – самую высокую продуктивность имеет *Sphagnum riparium* (11 г/дм²), который произрастает в сильно обводненных топяных участках и не выдерживает высыхания; 2 – средняя продуктивность у *S. obtusum* (5 г/дм²), *S. fallax* (6 г/дм²), *S. subsecundum* (4 г/дм²), *S. majus* (6 г/дм²), *S. balticum* (5 г/дм²), *S. warnstorffii* (5 г/дм²), произрастающих в слабопроточных обводненных топях, мочажинах и на коврах; 3 – самая низкая годовичная продуктивность у *S. divinum* (0,8 г/дм²), *S. papillosum* (1 г/дм²), *S. fuscum* (1 г/дм²), *S. centrale* (2,5 г/дм²), произрастающих на грядах и невысоких кочках в условиях резко переменного режима увлажнения.

Установлено, что статистически значимая корреляция между количеством осадков (за июль – август) и продуктивностью для ряда видов сфагновых мхов отсутствует. Лишь для четырех видов (*S. obtusum*, *S. centrale*, *S. fallax*, *S. papillosum*) установлено, что продуктивность положительно коррелирует с количеством осадков.

Проведенный анализ подтверждает, что репрезентативная оценка продукции сфагнов возможна только на основе многолетних (не менее 10–15 лет) рядов данных.

Литература

Бегак Д. О приросте торфяников // Торфяное дело. 1927. № 1. С. 300–306.

Грабовик С. И. Влияние климатических условий на линейный прирост сфагновых мхов южной Карелии // Ботанический журнал. 1994. Т. 79, № 4. С. 81–86.

Грабовик С. И. Динамика продуктивности ценопопуляций сфагновых мхов Южной Карелии // Ботанический журнал. 2003. Т. 88, № 4. С. 41–48.

Грабовик С. И. Многолетние исследования биологической продуктивности мхов рода SPHAGNUM L. на болотных участках в среднетаежной Карелии. База данных № 2025621197. Дата государственной регистрации в Реестре баз данных 17 марта 2025 г.

Грабовик С. И., Канцерова Л. В., Знаменский С. Р. Результаты многолетних исследований годичного прироста мхов рода *Sphagnum* L. в среднетаежной Карелии // Экология. 2024. № 4. С. 260–276. doi 10.31857/SO367059724040021

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

Ивантер Э. В., Коросов А. В. Элементарная биометрия. Петрозаводск: ПетрГУ, 2010. 104 с.

Косых Н. П., Коронатова Н. Г., Лапшина Е. Д., Филиппова Н. В., Вишнякова Е. К., Степанова В. А. Линейный прирост и продукция сфагновых мхов в средней тайге Западной Сибири // ДОСигИК. 2017. Т. 8, № 1 (15). С. 3–13.

Кузнецов О. Л., Грабовик С. И. Запасы и динамика углерода в фитоценозах и торфяных залежах болот Карелии // Эмиссия и сток парниковых газов на территории Северной Евразии: тез. докл. III междунар. конф. (Пушино, 4–8 июня 2007 г.). Пушино, 2007. С. 42.

Курец В. К., Таланов А. В., Попов Э. Г., Дроздов С. Н. Светотемпературные зависимости видимого фотосинтеза и темновое дыхание некоторых видов сфагновых мхов // Физиология растений. 1993. Т. 40, № 5. С. 704–708.

Лопатин В. Д. О принципах классификации торфа болот Северо-Запада на экологической основе // Вопросы комплексного изучения болот. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1973. С. 51–62.

Максимов А. И. К вопросу о приросте сфагновых мхов // Комплексные исследования растительности болот Карелии. Петрозаводск: Кар. фил. АН СССР, 1982. С. 170–179.

Миронов В. Л. Об экстремальных условиях вегетации *Sphagnum majus* в болотных толях Карелии // Гидрологические исследования болот. Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2017. Вып. 79 (82). С. 115–118.

Миронов В. Л., Кузнецов О. Л., Канцерова Л. В., Кутенков С. А., Игнашов П. А., Талбонен Е. Л., Васюта В. С., Свирида В. Н. Сравнение линейных приростов и годичной продукции сфагновых мхов, полученных с применением трех методов исследований (болотная система Койвуламбису, Южная Карелия)

// Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 8. С. 48–64. doi 10.17076/eco1847

Пьявченко Н. И. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. М.: Наука, 1985. 152 с.

Таланов А. В., Дроздов С. Н., Курец В. К. Изучение CO₂-газообмена как показателя эколого-физиологической характеристики сфагновых мхов // Динамика болотных экосистем северной Евразии в голоцене. Материалы симпозиума. Петрозаводск, 2000. С. 70–72.

Bengtsson F., Rydin H., Baltzer J., Bragazza L., Bu Z.-J., Caporn S., Dorrepaal E., Flatberg K., Galani-na O., Galka M., Ganeva A., Goia I., Goncharova N., Hajek M., Haraguchi A., Harris L., Humphreys E., Jiroušek M., Kajukalo K., Granath G. Environmental drivers of growth in mires across the Holarctic region // Journal of Ecology. 2021. Vol. 109, no. 1. P. 417–431. doi: 10.1111/1365

Gunnarsson U. Global patterns of Sphagnum productivity // Journal of Bryology. 2005. Vol. 27. P. 269–279. doi: 10.1179/174328205X70029

Kuznetsov O. L., Maksimov A. I., Boychuk M. A., Kutenkov S. A. Bryoflora mire biotopes in North European Russia, its diversity and ecological characteristics // Mosses: ecology, life cycle and significance. New York: Nova Science Publishers, 2018. P. 59–87.

Lindholm T. Growth dynamics of the peat moss *Sphagnum fuscum* on hummocks on a raised bog in southern Finland // Ann. Bot. Fenn. 1990. 27. P. 67–78.

Santelmann M. V., Gorham E., Casper K. Growth and productivity of the moss *Sphagnum fuscum* in bogs of northeastern North America // Botany. 2025. 103. P. 1–16.

References

Begak D. A. On the growth of peatland. *Torfyanoe delo* = *Peat Industry*. 1927;11:300–306. (In Russ.)

Bengtsson F., Rydin H., Baltzer J., Bragazza L., Bu Z.-J., Caporn S., Dorrepaal E., Flatberg K., Galani-na O., Galka M., Ganeva A., Goia I., Goncharova N., Hajek M., Haraguchi A., Harris L., Humphreys E., Jiroušek M., Kajukalo K., Granath G. Environmental drivers of growth in mires across the Holarctic region. *Journal of Ecology*. 2021;109(1):417–431. doi: 10.1111/1365

Grabovik S. I. Database: Long-term studies of the biological productivity of mosses of the genus SPHAGNUM L. in bog areas in the middle taiga of Karelia. No. 2025621197. Date of state registration in the Database Register: March 17, 2025. (In Russ.)

Grabovik S. I. Dynamics of productivity of Sphagnum moss coenopopulations in southern Karelia. *Botanicheskii zhurnal* = *Botanical Journal*. 2003;88 (4):41–48. (In Russ.)

Grabovik S. I. Influence of climatic conditions on linear growth of Sphagnum mosses of southern Karelia. *Botanicheskii zhurnal* = *Botanical Journal*. 1994;79 (4):81–86. (In Russ.)

Grabovik S. I., Kantserova L. V., Znamenskii S. R. Results of long-term studies of annual growth of mosses of the genus *Sphagnum* L. in the central taiga

of Karelia. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*. 2024;55(4):260–276. (In Russ.)

Grabovik S. I., Kuznetsov O. L. Growth and productivity of cenopulations of Sphagnum mosses in natural and transformed mires of Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2016;4:59–69. (In Russ). doi: 10.17076/eco290

Gunnarsson U. Global patterns of Sphagnum productivity. *Journal of Bryology*. 2005;27:269–279. doi: 10.1179/174328205X70029

Ivanter E. V., Korosov A. V. Basic biometrics. Petrozavodsk: PetrSU Publ., 2010. 104 p. (In Russ.)

Kosykh N. P., Koronatova N. G., Lapshina E. D., Filipova N. V., Vishnyakova E. K., Stepanova V. A. Annual increment and production of Sphagnum mosses in the middle taiga of Western Siberia. *DOSiGK = Environmental Dynamics and Global Climate Change*. 2017;8;1 (15):3–13. (In Russ.)

Kurets V. K., Talanov A. V., Popov E. G., Drozdov S. N. Light-temperature dependences of visible photosynthesis and dark respiration of some species of sphagnum mosses. *Plant Physiology*. 1993;40(5):704–708. (In Russ.)

Kuznetsov O. L., Grabovik S. I. Carbon reserves and dynamics in phytocenoses and peat deposits in bogs of Karelia. *Emissiya i stok parnikovykh gazov na territorii Severnoi Evrazii: tez. dokl. III mezhdunar. konf. (Pushchino, 4–8 iyunya 2007 g.) = Greenhouse gas emission and sink in Northern Eurasia: Proceed. III int. conf. (Pushchino, June 4–8, 2007)*. Pushchino; 2007. P. 42. (In Russ.)

Kuznetsov O. L., Maksimov A. I., Boychuk M. A., Kutenkov S. A. Bryoflora of mire biotopes in North European Russia, its diversity and ecological characteristics. *Mosses: ecology, life cycle and significance*. New York: Nova Science Publishers; 2018. P. 59–87.

Lindholm T. Growth dynamics of the peat moss Sphagnum fuscum on hummocks on a raised bog in southern Finland. *Ann. Bot. Fenn.* 1990;27:67–78.

Lopatin V. D. On the principles of classification of peat bogs of the North-West on an ecological basis. *Vo-prosy kompleksnogo izucheniya bolot = Issues of comprehensive study of bogs*. Petrozavodsk: Kar. fil. AN USSR; 1973. P. 51–62. (In Russ.)

Maksimov A. I. On the sphagnum moss growth. *Comprehensive studies of the vegetation of bogs in Karelia*. Petrozavodsk: Kar. fil. AN SSSR; 1982. P. 170–179. (In Russ.)

Mironov V. L. On extreme conditions of vegetation of Sphagnum majus in the bog swamps of Karelia. *Gidrologicheskie issledovaniya bolot = Hydrological Studies of Bogs. Transactions of the Institute of Biology of Inland Waters of the RAS*. 2017;79(82):115–118. (In Russ.)

Mironov V. L., Kuznetsov O. L., Kantserova L. V., Kutenkov S. F., Ignashov P. A., Talbonen E. L., Vasyuta V. S., Svirida A. N. Comparison of linear increments and annual production of Sphagnum mosses obtained used three research methods (Koivulambisuo mire system, southern Karelia). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023;8:48–64. (In Russ.). doi: 10.17076/eco1847

Pyavchenko N. I. Peat bogs, their natural and economic significance. Moscow: Nauka; 1985. 152 p. (In Russ.)

Santelmann M. V., Gorham E., Casper K. Growth and productivity of the moss Sphagnum fuscum in bogs of northeastern North America. *Botany*. 2025;103:1–16.

Talanov A. V., Drozdov S. N., Kurets V. K. Study of CO₂ gas exchange as an indicator of ecological and physiological characteristics of sphagnum mosses. *Dinamika bolotnykh ekosistem severnoi Evrazii v golotsene. Materialy simpoziuma = Dynamics of wetland ecosystems of northern Eurasia in the Holocene. Proceedings of the symposium*. Petrozavodsk; 2000. P. 70–72. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 15.04.2026; принята к публикации / accepted: 05.05.2026.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Грабовик Светлана Ивановна

канд. биол. наук, научный сотрудник

e-mail: svetagrab@yandex.ru

Кузнецов Олег Леонидович

д-р биол. наук, главный научный сотрудник

e-mail: kuznetsov@krc.karelia.ru

Игнашов Павел Алексеевич

канд. биол. наук, младший научный сотрудник

e-mail: paul.ignashov@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Grabovik, Svetlana

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Kuznetsov, Oleg

Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher

Ignashov, Pavel

Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher