

УДК 582.32 + 556.114

ПОДХОД К КОЛИЧЕСТВЕННОЙ ОЦЕНКЕ ВКЛАДА МХА (*WARNSTORFIA FLUITANS*) В БАЛАНС УГЛЕРОДА В ДИСТРОФНОМ ВОДОЕМЕ

Е. В. Теканова*, Р. Э. Здоровеннов, М. В. Зобкова, М. Б. Зобков,
А. В. Толстикова, Д. С. Коновалов

Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(пр. А. Невского, 50, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185030), *etekanova@mail.ru

В рамках важнейшего инновационного проекта государственного значения «Единая национальная система мониторинга климатически активных веществ» Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН в 2024 г. начал лимнологические исследования на малом бессточном дистрофном водоеме (заповедник «Кивач», Карелия) для целей разработки системы мониторинга запасов углерода и потоков парниковых газов в водных экосистемах (водоемах, водотоках) бореальной зоны Европейского Севера России. В таких озерах дно покрыто зелеными мхами, которые могут вносить значительный вклад в круговорот углерода. С этой целью проведены исследования фотосинтеза и дыхания доминирующего вида мха *Warnstorfia fluitans* (Hedw.) Loeske из модельного водоема. Методический подход был основан на оценке интенсивности фотосинтеза и дыхания мха кислородным методом Винклера по принципу светлых (фотосинтез) и темных (дыхание) склянок в лабораторном эксперименте. Оценивалось изменение концентрации кислорода в склянках с зелеными побегами *W. fluitans* по отношению к его исходной концентрации после суточной инкубации. Склянки инкубировались в климатостате при установленных температуре, освещенности и длине светового дня, которые соответствовали условиям на поверхности мохового мата в исследуемом водоеме. Рассчитаны величины удельного фотосинтеза (0,052), дыхания (0,02) и эффективность роста (0,032) фотосинтетически активного (зеленого) мха. На основе этих коэффициентов и сырого веса фотосинтетически активного мха с 1 м² верхнего слоя мохового мата были рассчитаны летние суточные величины фотосинтеза (211 мг С), чистой продукции (81 мг С) и дыхания (130 мг С) *W. fluitans*. Ранее кислородный метод Винклера использовался для определения фотосинтеза и дыхания водных бриофитов *in situ*, что представляет собой весьма сложный и трудоемкий процесс. Результаты настоящего исследования вполне сопоставимы с литературными сведениями о чистой продукции и дыхании мхов в высокоширотных водоемах, полученными другими способами, и показали возможность таких измерений *in vitro*.

Ключевые слова: водные бриофиты; дистрофный водоем; фотосинтез; дыхание; эффективность роста; лабораторный эксперимент; кислородный метод Винклера

Для цитирования: Теканова Е. В., Здоровеннов Р. Э., Зобкова М. В., Зобков М. Б., Толстикова А. В., Коновалов Д. С. Подход к количественной оценке вклада мха (*Warnstorfia fluitans*) в баланс углерода в дистрофном водоеме // Труды Карельского научного центра РАН. 2025. № 2. С. 101–110. doi: 10.17076/lim2000

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (ИВПС КарНЦ РАН) в рамках ВИП ГЗ «Российская система климатического мониторинга».

E. V. Tekanova*, R. E. Zdrovennov, M. V. Zobkova, M. B. Zobkov, A. V. Tolstikov, D. S. Konovalov. AN APPROACH TO QUANTIFYING THE CONTRIBUTION OF AQUATIC MOSSES (*WARNSTORFIA FLUITANS*) TO THE CARBON BALANCE IN WATER BODIES

*Northern Water Problems Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (50 Al. Nevsky Ave., 185030 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *etekanova@mail.ru*

In 2024, the Northern Water Problems Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences began limnological studies on a small drainless dystrophic water body (in the Kivach Nature Reserve, Karelia) within the framework of the Key Innovative Project of National Importance “Unified National System for Monitoring Climate-Active Substances” to develop a system for monitoring carbon pools and greenhouse gas fluxes in boreal aquatic ecosystems (water bodies, watercourses) of North European Russia. In such lakes, the bottom is covered with Bryidae mosses, which can make a significant contribution to the carbon cycle. Therefore, studies of photosynthesis and respiration of the dominant moss species *Warnstorfia fluitans* (Hedw.) Loeske from a model water body were carried out. The methodological approach was based on estimating the rates of photosynthesis and respiration of the moss using the Winkler method relying on the principle of light (photosynthesis) and dark (respiration) flasks in a laboratory experiment. The change in the oxygen concentration in flasks with green shoots of *W. fluitans* versus the initial concentration was estimated after 24-hour incubation. The flasks were incubated in a climate chamber at the temperature, illumination, and daylight hours that corresponded to the conditions on the moss mat surface in the studied water body. The specific rate of photosynthesis (0.052), specific rate of respiration (0.02) and growth efficiency (0.032) of photosynthetically active (green) moss were calculated. Based on these indices and the wet weight of photosynthetically active moss from 1 m² area from the upper layer of the moss mat, we derived the summer daily values of gross photosynthesis (211 mg C), net production (81 mg C) and respiration (130 mg C) of *W. fluitans*. Previously, the Winkler method was used to determine the photosynthesis and respiration of aquatic bryophytes *in situ*, which is a very complex and laborious process. The results of the present study are in good agreement with published data on the net production and respiration of mosses in high-latitude lakes obtained by other methods, demonstrating the feasibility of running such measurements *in vitro*.

Keywords: dystrophic water body; aquatic bryophytes; photosynthesis; respiration; growth efficiency; laboratory experiment; Winkler oxygen method

For citation: Tekanova E. V., Zdrovennov R. E., Zobkova M. V., Zobkov M. B., Tolstikov A. V., Konovalov D. S. An approach to quantifying the contribution of aquatic mosses (*Warnstorfia fluitans*) to the carbon balance in water bodies. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tseotra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2025. No. 2. P. 101–110. doi: 10.17076/lim2000

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to the Karelian Research Center RAS (Northern Water Problems Institute KarRC RAS) within the Key Innovative Project of National Importance «Russian Climate Monitoring System».

Введение

В рамках важнейшего инновационного проекта государственного значения «Единая национальная система мониторинга климатически активных веществ» («Ритм углерода») в Институте водных проблем Севера Карельского научного центра РАН проводятся исследования

для разработки системы мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов в водных экосистемах Европейского Севера России. В 2024 г. одной из задач работы являлась оценка поглощения и выделения углекислого газа в модельном водоеме Чудесная ламба, расположенном на тестовом полигоне в заповеднике «Кивач» (Карелия).

Известно, что важный вклад в баланс углерода в водной экосистеме вносит биота. Если автотрофная продукция (фотосинтез) превышает экосистемное дыхание, углекислый газ поглощается из воды, в обратном случае происходит пополнение водоема углекислым газом и возможна его эмиссия [del Giorgio et al., 1997; Dodds, Cole, 2007]. В озерах Арктики, Антарктики, высокогорных районов, болот, заболоченных лесов доминирующими продуцентами органического вещества часто являются бриофиты, так как они способны благополучно развиваться в условиях нехватки биогенных веществ, низкой освещенности, температуры, pH [Bryophyte..., 2011].

Методы оценки вклада мхов в биопродуктивность водоемов хорошо разработаны (метод пробных площадок, метод реконструкции). В их основе лежат измерения прироста мха, т. е. чистой продукции, с площади дна за определенный период. В то же время исследований дыхания подводных мхов, как показал анализ литературы, крайне мало. В нашем распоряжении оказались лишь две публикации по оценке фотосинтеза и дыхания мхов *in situ* в высокоширотных водоемах, выполненной кислородным методом Винклера в 1970-е годы [Welch, Kalff, 1974; Priddle, 1980]. Такие измерения представляют собой сложный и трудоемкий процесс. Возможно измерение динамики кислорода и углекислого газа непосредственно в открытой воде озера при условии точного расчета газообмена между водой и атмосферой. Однако такой способ может быть реализован в том случае, если бриофиты являются основным продуцентом, создавая более 90 % первичной продукции [Pedersen et al., 2013]. Современные экспериментальные методы измерения фотосинтеза и дыхания погруженных растений основаны на электрохимическом измерении продукции и убыли кислорода в специально сконструированных установках, требующих отдельного помещения [Pedersen et al., 2013].

Ламба Чудесная в заповеднике «Кивач» относится к категории дистрофных кислых водоемов. Такие озера характеризуются слабым развитием флоры и фауны, донная растительность представлена мхами [Комов, Лазарева, 1994], что определяет необходимость учета этого компонента биоты в продукционно-деструкционных процессах экосистемы. Целью настоящей работы была оценка фотосинтеза и дыхания доминирующего вида мха *Warnstrofia fluitans* (Hedw.) Loeske в ламбе Чудесная *in vitro* кислородным методом Винклера.

Материалы и методы

Бессточная ламба Чудесная расположена на верховом болоте. Ее площадь составляет 0,007 км², глубина 2–4 м. Воды ламбы ультрапресные со средней минерализацией 1,4 мг/л, относятся к гуматному типу, группе кальция. Согласно геохимической классификации поверхностных вод гумидной зоны [Лозовик, 2013], воды соответствуют бесщелочностному кислому классу (pH 4.7, HCO₃⁻ отсутствуют). Водоем мезогумусный (цветность 56 град, ПО 11,3 мг О/л, ХПК 24 мг О/л), дистрофный ввиду кислой реакции среды (P_{общ} 16 мкг/л, P_{мин} 1 мкг/л).

Летом кислорода в воде (до поверхности мха) достаточно для развития аэробных процессов – до 10,5 мг/л (76–86 % насыщения), концентрация углекислого газа высокая – 4–11 мг/л. В период ледостава содержание кислорода в воде критически низкое – до 0,3 мг О₂/л (2–5 % насыщения), а концентрация углекислого газа превышает таковую летом более чем в 2 раза – 12,7–19,5 мг/л.

Дно водоема покрыто мхом. Около 80 % площади покрытия представлено варнстронгией плавающей (*W. fluitans*). Вблизи берега (около 15 % площади) развивается преимущественно сфагнум остроконечный (*Sphagnum cuspidatum* Ehrh. ex Hoffm) (видовое определение мхов выполнено М. А. Бойчук). Эти два вида мхов – обычные обитатели кислых сред с низким содержанием биогенных веществ и часто встречаются вместе.

Высоту мохового мата определяли косвенно по изменению мутности воды, измеренной мультипараметрическим зондом STD90M, фотосинтетически активную радиацию – мультипараметрическим зондом RBR Concerto, прозрачность воды – диском Секки. Физико-химические показатели воды измеряли в соответствии с методическими указаниями [Аналитические..., 2017].

Пробы мха *W. fluitans* для лабораторного эксперимента были собраны в июле 2024 года. В эксперименте измеряли фотосинтетическую (P/B-коэффициент) и дыхательную (R/B-коэффициент) активность и эффективность роста мха. По этим показателям и взвешенной фотосинтетически активной биомассе рассчитывали общий фотосинтез, чистый фотосинтез (прирост фитомассы) и дыхание *W. fluitans* с 1 м² площади дна.

Количественная оценка фотосинтетически активной биомассы мха *W. fluitans*

W. fluitans является растением с центральным стеблем и многочисленными облиственными веточками, верхушки которых постоянно

нарастают, а нижние части растения постепенно отмирают. Поэтому пробы мха брали только из верхнего слоя мохового мата с применением техники подводного плавания. Для этого использовали перевернутый пластиковый контейнер площадью 344 см² и высотой 25 см, который сразу под водой закрывали крышкой. На берегу слегка отжатую фитомассу из контейнера помещали в пластиковый пакет. Всего было получено пять проб, четыре из которых содержали объем одного контейнера и одна – объем двух контейнеров. В собранных пробах содержались как фотосинтетически активные (зеленые), так и отмирающие (коричневые) части побегов. Для измерения веса фотосинтетически активной сырой биомассы из проб выбирали только зеленые побеги. Побеги промывали дистиллированной водой, обсушивали на фильтровальной бумаге в течение 10 мин и взвешивали. Далее их вес с площади 344 см² пересчитывали на 1 м² верхней (25 см) части мохового покрытия. Этот слой включал фотосинтезирующую часть всего мохового мата, так как максимальная длина зеленых побегов составляла 22 см, наиболее часто встречались побеги длиной 10–15 см. Таким же способом взвешивали остальную (коричневую) сырую фитомассу *W. fluitans* в собранных пробах.

*Эксперимент по определению
Р/В-, R/B-коэффициентов
и эффективности роста W. fluitans*

За основу эксперимента взят способ измерения фотосинтеза погруженной водной растительности кислородным методом *in vitro* [Pedersen et al., 2013], адаптированный к нашим возможностям. Сущность метода заключается в оценке изменения содержания кислорода в светлых (фотосинтез) и темных (дыхание) склянках после инкубации по сравнению с его исходной концентрацией. Этот метод широко используется для измерения фотосинтеза и дыхания планктона [Кузнецов, Дубинина, 1989]. До начала эксперимента зеленые побеги *W. fluitans* в течение 4 дней сохраняли в воде из водоема в затененной стеклянной холодильной камере при температуре 13 °С в соответствии с температурой воды над поверхностью мохового мата, измеренной во время сбора проб мха. Перед проведением эксперимента побеги были тщательно промыты дистиллированной водой и обсушены в течение 10 мин на фильтровальной бумаге. Для эксперимента были взяты три разные фитомассы *W. fluitans* – 0,119, 0,564

и 0,810 г. При этом для светлых и темных склянок одного варианта подбирали максимально одинаковую фитомассу. Взвешенную фитомассу помещали в светлые и темные стеклянные склянки с притертыми крышками объемом около 300 мл. После этого склянки с побегами *W. fluitans* через сифон заполняли предварительно подготовленной водой, взятой из слоя воды над моховым матом в исследуемом водоеме. Склянки с мхом помещали на сутки в климатостат при освещенности, длине светового дня и температуре, соответствующих естественным условиям обитания *W. fluitans* в ламбе Чудесная.

Для исключения влияния фотосинтеза и дыхания планктона на результаты эксперимента воду из ламбы Чудесная предварительно подвергли ступенчатому фильтрованию. Сначала воду пропустили через двойной слой газа № 76 для удаления крупной взвеси и зоопланктона, затем – через мембранный ацетатцеллюлозный фильтр «Владипор» с диаметром пор 0,8 мкм для удаления фитопланктона и на последнем этапе – через мембранный ацетатцеллюлозный фильтр «Владипор» с диаметром пор 0,45 мкм для удаления бактериопланктона.

После суточной инкубации с помощью сифона осторожно, не допуская образования пузырьков, перелили воду из каждой экспериментальной склянки в две параллельные склянки с притертыми крышками объемом 120 мл и сразу зафиксировали кислород. Содержание кислорода в склянках определили титриметрическим методом Винклера и рассчитали суточную скорость фотосинтеза и дыхания навески мха [Кузнецов, Дубинина, 1989]. Для пересчета результатов в единицы углерода использовали коэффициент 0,3 [Бульон, 1993]. По разнице между фотосинтезом и дыханием рассчитали чистую продукцию или прирост биомассы, по соотношению фотосинтеза (чистой продукции, дыхания) и массы навесок мха – Р/В-коэффициенты, эффективность роста, R/B-коэффициенты соответственно.

Условия инкубации

Непосредственно перед экспериментом в фильтрованной воде измерили показатели pH, CO₂, HCO₃⁻, O₂ для оценки ее соответствия характеристикам кислотно-щелочного баланса и кислородных условий в озерной воде (табл. 1). Установлено, что в фильтрованной воде снизилась насыщенность кислородом, однако она была достаточной для протекания аэробных процессов.

Таблица 1. Характеристики кислотно-щелочного баланса и содержание кислорода в воде до и после фильтрации

Table 1. Characteristics of acid-base balance and oxygen content in water before and after filtration

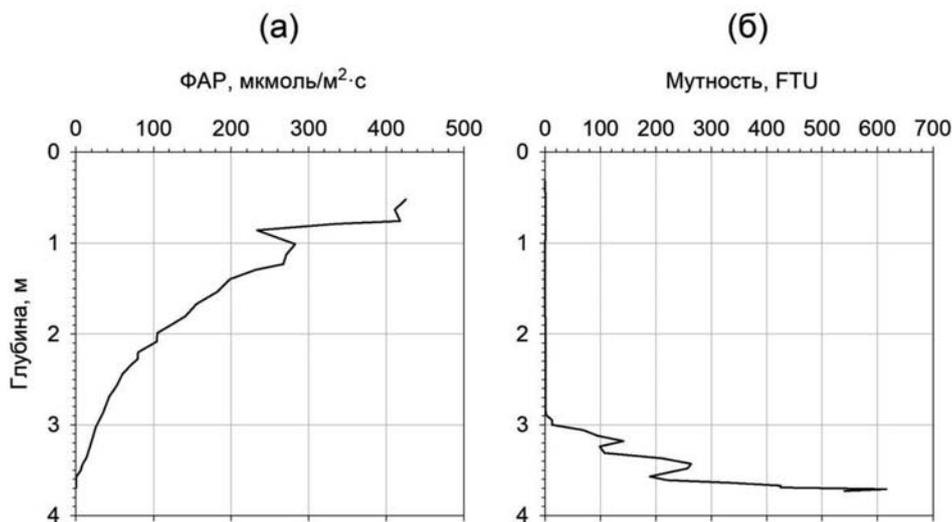
Вода Water	pH	CO ₂ , мг/л mg/L	O ₂ , % насыщ. Water saturation with O ₂ , %	HCO ₃ ⁻ , мг/л mg/L
Озерная вода Lake water	4,60	10,12	77	0
Фильтрованная вода Filtered water	4,63	10,12	61	0

Температура в камере климатостата 13,0 °С была установлена в соответствии с температурой воды в зоне произрастания мха в водоеме. Равномерное распределение температуры по камере обеспечивалось с помощью встроенного вентилятора. Освещенность составляла около 3000 лх, что соответствует фотосинтетически активной радиации над моховым матом около 40 мкмоль/м²·с. Длина светового дня была задана в соответствии с длиной светового дня в г. Петрозаводске на 08.07.24 (19 час.) за вычетом 1 часа перед рассветом и 1 часа перед закатом и составила 17 часов.

Эксперимент проведен на оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты и обсуждение

Летом в период сбора проб в ламбе Чудесная отмечались благоприятные условия для вегетации мхов. Величина прозрачности воды 2,9 м достигала мохового мата. Фотосинтетически активная радиация над матом составляла около 40 мкмоль/м²·с, или около 10 % от поверхностной (рис., а). Насыщение воды кислородом над поверхностью мха составляло 77 %, pH воды – 4,6, концентрация CO₂ – более 10 мг/л (табл. 1). Следует подчеркнуть, что насыщенность воды углекислым газом весьма важна для *W. fluitans*, так как в процессе фотосинтеза она ассимилирует исключительно углекислоту [Riis et al., 2010]. Толщина мохового мата в водоеме достигала 80 см (рис., б).



Фотосинтетически активная радиация (ФАР) (а) и мутность воды (б) в ламбе Чудесная в июле 2024 года. Единица измерения мутности воды 1 FTU = 0,58 мг/л каолина

Photosynthetically active radiation (PAR) (a) and turbidity of the water (b) in Chudesnaya Lamba in July 2024. The unit of measurement of water turbidity is 1 FTU = 0.58 mg/l of kaolin

Максимальная длина зеленых побегов была 22 см, то есть фотосинтетически активный слой составлял лишь около 25 % мата.

Результаты эксперимента по измерению фотосинтеза и дыхания разных навесок фотосинтетически активной фитомассы *W. fluitans* представлены в таблице 2. Во всех вариантах эксперимента зарегистрированные величины фотосинтеза и дыхания мха закономерно возрастали по мере увеличения фитомассы. Так как условия эксперимента исключали фотосинтез и дыхание планктона, можно оценить чистую продукцию или прирост биомассы по разнице между фотосинтезом и дыханием мха (табл. 2). Следует отметить сходство доли чистого фотосинтеза в общей ассимиляции углекислого газа во всех вариантах эксперимента – 61, 63, 53 % соответственно. Остальная часть фиксированного углекислого газа расходовалась на дыхание.

При расчете P/B-, R/B-коэффициентов и эффективности роста *W. fluitans* на основе полученных данных (табл. 2) возникли определенные трудности, связанные с перерасчетом сырой биомассы в единицы углерода. Известно, что в абсолютно сухой массе мхов содержание углерода составляет около 50 % [Pakarinen, Vitt, 1974; Бобкова, Тужилкина, 2001]. Однако сведения о соотношении сухого вещества и воды в биомассе получены при исследовании главным образом наземных мхов, в которых содержание

воды в значительной степени зависит от увлажненности местообитания и поэтому очень сильно варьирует. В публикациях чаще приводятся данные, что абсолютно сухой вес достигает 15–30 % в исходной фитомассе наземных бриофитов [Dilk, Proctor, 1979; Fowbert, 1996 и др.]. Учитывая, что погруженные мхи максимально насыщены водой, в нашей работе содержание сухого вещества было принято за 10 % сырой биомассы, а углерода, соответственно, за 5 %. Очевидно, что при продолжении исследований фотосинтеза и дыхания водного мха кислородным методом для более точных расчетов необходимо будет измерить не только его сырую фитомассу, но и абсолютно сухой вес.

Результаты эксперимента показали очень слабую физиологическую активность *W. fluitans* (табл. 3). Величины P/B-коэффициентов были на 1–2 порядка ниже, чем у фитопланктона [Гутельмахер, 1986].

Обращает на себя внимание то, что с увеличением биомассы (второй и третий варианты эксперимента) удельный фотосинтез и эффективность роста снижаются в 2–3 раза, а удельное дыхание – на порядок (табл. 3). Можно предположить следующие объяснения такого результата, связанные с инкубацией в небольших изолированных объемах воды:

1) Поглощение большого количества кислорода. Насыщение воды кислородом при постановке эксперимента составляло 61 % (табл. 1).

Таблица 2. Суточные величины фотосинтеза и дыхания *W. fluitans* в эксперименте

Table 2. Daily values of photosynthesis and respiration of *W. fluitans* in the experiment

Вариант Variant	Фотосинтез Photosynthesis			Дыхание Respiration	
	B ¹ , мг mg	P _{общ} ² , мкг С/л P _{gross} ² , μg C/L	P _{чист} ³ , мкг С/л P _{net} ³ , μg C/L	B, мг mg	R ⁴ , мкг С/л μg C/L
1	119	305,0	187,6	114	117,3
2	564	603,7	379,5	560	224,2
3	810	727,1	388,1	824	339,0

Примечание. ¹ Сырая биомасса навески, ² фотосинтез общий, ³ фотосинтез чистый, ⁴ дыхание.

Note. ¹ Sample wet weight, ² gross photosynthesis, ³ net photosynthesis, ⁴ respiration.

Таблица 3. Суточные P/B-, R/B-коэффициенты и эффективность роста фотосинтетически активной *W. fluitans* в эксперименте

Table 3. Daily specific rate of photosynthesis and respiration and growth efficiency of photosynthetic active *W. fluitans* in the experiment

Вариант Variant	P/B-коэффициент Specific rate of photosynthesis	Эффективность роста Growth efficiency	R/B-коэффициент Specific rate of respiration
1	0,052	0,032	0,02
2	0,020	0,014	0,008
2	0,020	0,010	0,008

После эксперимента в светлых склянках во всех вариантах оно возросло в результате фотосинтеза, в то время как в темных склянках, где углекислый газ поглощался в процессе дыхания, в первом варианте оно составило 60 %, во втором – 54 %, в третьем – 48 %. Таким образом, недонасыщенность воды кислородом во втором и третьем вариантах могла в определенной мере угнетать аэробные процессы.

2) *Поглощение большого количества углекислого газа.* Несмотря на то что содержание CO_2 в воде по окончании эксперимента не измеряли, для косвенной оценки его поглощения можно привести данные измерений показателей чистого фотосинтеза (табл. 2). Это условно невозвратное поглощение CO_2 на рост биомассы составляло от 188 до 388 мкг С/сут в зависимости от фитомассы. При концентрации CO_2 в воде на начало эксперимента 10,12 мг/л потребление углекислоты на чистый фотосинтез составило лишь 1,8–3,8 %, то есть не могло существенно снижать его количество в экспериментальных склянках.

3) *Самозатенение.* В первом варианте эксперимента в склянку объемом 300 мл были помещены 2 побега, во втором – 5 побегов, в третьем – 8 побегов. Самозатенение побегов во втором и третьем вариантах в результате значительного объема фитомассы в склянках можно считать вполне возможным.

Результаты эксперимента показали, что в будущем при измерениях фотосинтеза и дыхания мхов скляночным кислородным методом фитомасса для инкубации не должна превышать 120 мг при объеме склянки 300 мл или объем склянки должен быть больше во избежание значительного снижения кислорода и самозатенения побегов. Наши дальнейшие расчеты фотосинтеза и дыхания варнстрофии в ламбе Чудесная проводились с использованием результатов первого варианта эксперимента.

В таблице 4 представлены результаты взвешивания фитомассы из пяти проб площа-

дью 344 см² из верхнего (25 см) слоя мохового мата. Так как плотность покрытия дна мхом неравномерна, общая и фотосинтетически активная фитомасса в пробах существенно различались. Как видно из таблицы 4, фотосинтетически активная фитомасса составляла менее 40 % от общей.

Расчеты фотосинтетически активной фитомассы *W. fluitans* с 1 м² площади дна представлены в таблице 5. Используя экспериментально полученные для *W. fluitans* P/B- и R/B-коэффициенты, а также эффективность роста – 0,052, 0,02 и 0,032 соответственно (табл. 3), из фотосинтетически активной фитомассы разных проб одного объема (табл. 4) были рассчитаны общий фотосинтез, дыхание и чистая продукция (прирост фитомассы) *W. fluitans* на 1 м² фотосинтетически активного слоя мохового мата (табл. 5). Средняя величина (из пяти проб) общего фотосинтеза составила 211 мг С/м²·сут, дыхания – 81,2 мг С/м²·сут, прирост биомассы – 129,8 мг С/м²·сут.

В литературе практически нет сведений о дыхании водных мхов для сравнения с полученной в эксперименте величиной. В двух доступных публикациях об исследованиях водоемов Арктики и Антарктиды приводятся суточные величины дыхания мхов, схожие с полученными нами для *W. fluitans* в ламбе Чудесная, – 60 мг С/м² [Priddle, 1980] и 77 мг С/м² [Welch, Kalf, 1974]. Показатели чистого фотосинтеза (прироста биомассы) *W. fluitans* с 1 м² в ламбе Чудесная также оказались вполне сопоставимы с литературными сведениями о росте мхов в высокоширотных водоемах, полученными разными методами. Например, в финских озерах величины фотосинтеза мха *W. fluitans* в среднем составляли 330 мг С/м²·сут [Adebayo et al., 2023], в Антарктиде – 121 мг С/м²·сут [Priddle, 1980], в Арктике – 195 мг С/м²·сут [Welch, Kalf, 1974].

В то же время рассчитанная по экспериментальным данным эффективность роста

Таблица 4. Результаты оценки сырой фитомассы *W. fluitans* в пробах, г

Table 4. Results of evaluation of *W. fluitans* wet weight in samples, g

Показатель Indicator	Проба 1 Sample 1	Проба 2 Sample 2	Проба 3 ² Sample 3 ²	Проба 4 Sample 4	Проба 5 Sample 5
Фитомасса ФА ¹ Phytomass PhA ¹	4,655	4,812	2,904	0,117	2,955
Фитомасса общая Total phytomass	23,29	12,175	23,168	10,795	11,264
ФА/общ. фитомасса, % PhA/total phytomas, %	20	39	12	1	26

Примечание. ¹ Фотосинтетически активная фитомасса, ² проба 3 содержала двойной объем (два контейнера) фитомассы.

Note. ¹ Photosynthetic active phytomass, ² sample 3 contained double volume (two containers) of phytomass.

Таблица 5. Фитомасса, фотосинтез и дыхание *W. fluitans* в верхнем слое (25 см) мохового мата с 1 м² площади в ламбе Чудесная

Table 5. Phytomass, photosynthesis and respiration of *W. fluitans* in the upper layer (25 cm) of a moss mat on 1 m² of area in Chudesnaya Lamba

Показатель Indicator	Проба 1 Sample 1	Проба 2 Sample 2	Проба 3 Sample 3	Проба 4 Sample 4	Проба 5 Sample 5
Фитомасса ФА ¹ сырая, г Wet weight of phytomass PhA, g	134,995	139,548	42,108	3,393	85,695
Фитомасса общ. сырая, г Wet weight of total phytomass, g	675,55	353,075	335,936	313,053	326,6
Фитомасса ФА, г С Phytomass PhA, g C	6,75	6,97	2,11	0,17	4,28
Фитомасса общ., г С Total phytomass, g	33,78	17,65	16,80	15,65	16,33
Фотосинтез общий, мг С/сут ² Gross photosynthesis, mg C/day	351,0	362,8	109,5	8,8	222,8
Дыхание, мг С/сут ² Respiration, mg C/day	135,0	139,5	42,1	3,4	85,7
Фотосинтез чист., мг С/сут ² Net photosynthesis, mg C/day	216,0	223,3	67,4	5,4	137,1

Примечание. ¹ Фотосинтетически активная фитомасса, ² расчет производился по фотосинтетически активной фитомассе.
Note. ¹ Photosynthetic active phytomass, ² the calculation is based on photosynthetically active phytomass.

W. fluitans (0,032 сут⁻¹) в ламбе Чудесная оказалась существенно выше, чем встречается в литературных источниках для северных водоемов – 0,001–0,012 сут⁻¹ [Priddle, 1980; Ильяшук, 1999; Riis et al., 2010; Adebayo et al., 2023 и др.]. Это противоречие объяснимо, так как в литературе приводится эффективность роста общей фитомассы, а в настоящей работе – только фотосинтетически активной. Если рассчитать эффективность роста *W. fluitans* по нашим данным о фотосинтезе и общей фитомассе с 1 м² верхнего слоя мха из таблицы 5, то в этом случае она составит 0,0003–0,013 сут⁻¹, в среднем 0,006 сут⁻¹, и не будет отличаться от приводимых в литературе значений. Суточный R/B-коэффициент в расчете на общую фитомассу (табл. 5) уменьшается с 0,02 (табл. 3) до 0,0002–0,008, в среднем 0,004. Эта величина сопоставима с суточным R/B-коэффициентом 0,003, измененным для мха в антарктическом озере [Priddle, 1980].

Заключение

Первые лабораторные исследования интенсивности фотосинтеза и дыхания *W. fluitans* кислородным методом Винклера *in vitro* в ламбе Чудесная показали применимость этого метода в отношении погруженных макрофитов. Исследования выявили слабую метаболическую активность *W. fluitans*. Суточный R/B-коэффициент фотосинтетически активной *W. fluitans* составил лишь 0,052, эффективность роста – 0,032 сут⁻¹, R/B-коэффициент – 0,02 сут⁻¹.

На площади 1 м² *W. fluitans* за сутки поглощает 211 мг и выделяет 81,1 мг углекислоты, чистая продукция при этом составляет 129,8 мг С. Прирост биомассы был больше дыхания в 1,6 раза. В результате метаболизма *W. fluitans* с 1 м² за сутки происходило поглощение 49 мг углекислого газа из внешней среды. В разные временные периоды возможно изменение соотношения фотосинтеза и дыхания *W. fluitans* в зависимости от освещенности, температуры воды, содержания биогенных веществ. Для более точной оценки роли *W. fluitans* в балансе углерода в экосистеме ламбы Чудесная необходимо продолжить экспериментальные исследования, в том числе сезонные, а также оценить содержание абсолютно сухого вещества в сырой биомассе мха. Полученные результаты представляются весьма важными для оценки баланса углерода в дистрофных озерах, где роль мхов в продукционно-деструкционных процессах может быть значительной.

Авторы выражают благодарность М. А. Бойчук за определение видов мхов и И. Ю. Кравченко за химический анализ подготовленной для эксперимента воды.

Литература

Аналитические, кинетические и расчетные методы в гидрохимической практике / Ред. П. А. Лозовик, Н. А. Ефременко. СПб.: Нестор-История, 2017. 272 с.
Бобкова К. С., Тужилкина В. В. Содержание углерода и калорийность органического вещества в лесных экосистемах Севера // Экология. 2001. № 1. С. 69–74.

Бульон В. В. Радиоуглеродный метод определения первичной продукции фитопланктона, его возможности и ограничения в сравнении с кислородным // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 147–157.

Гутельмахер Б. Л. Метаболизм планктона как единого целого. Л.: Наука, 1986. 155 с.

Ильяшук Б. П. Сравнительное изучение роста и продукции водных мхов в закисленных озерах Южной Карелии // Экология. 1999. № 6. С. 421–425.

Комов В. Т., Лазарева В. И. Причины и последствия антропогенного закисления поверхностных вод северного региона на примере сравнительно-лимнологического исследования экосистем озер Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем кислых озер. СПб.: Наука, 1994. С. 5–30.

Кузнецов С. И., Дубинина Г. А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 288 с.

Лозовик П. А. Геохимическая классификация поверхностных вод гумидной зоны на основе их кислотно-основного равновесия // Водные ресурсы. 2013. Т. 40, № 6. С. 583–593. doi: 10.7868/S0321059613060072

Adebayo A., Kiani S., Ruotsalainen A. L., Pirttilä A. M., Lehosmaa K. Growth of floating hook-moss (*Warnstorfia fluitans*) differs with nutrient and water flow adjustments in greenhouse and cold room conditions // Heliyon. 2023. Vol. 9, no. 1. e12821. doi: 10.1016/j.heliyon.2023.e12821

Bryophyte ecology and climate change / Eds. Z. Tuba, N. G. Slack, L. R. Stark. Cambridge: Cambridge University Press, 2011. 506 p.

del Giorgio P. A., Cole J. J., Cimbleris A. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems // Nature. 1997. Vol. 385. P. 148–151.

Dilks T. J. K., Proctor M. C. F. Photosynthesis, respiration and water content in bryophytes // New Phytol. 1979. Vol. 82, no. 1. P. 97–114.

Dodds W. K., Cole J. J. Expanding the concept of trophic state in aquatic ecosystems: It's not just the autotrophs // Aquat. Sci. 2007. Vol. 69. P. 427–439. doi: 10.1007/s00027-007-0922-1

Fowbert J. A. An experimental study of growth in relation to morphology and shoot water content in maritime Antarctic mosses // New Phytol. 1996. Vol. 133, iss. 2. P. 363–373. doi: 10.1111/j.1469-8137.1996.tb01903.x

Pakarinen P., Vitt D. H. The major organic components and caloric contents of high arctic bryophytes // Can. J. Bot. 1974. Vol. 52, no. 6. P. 1151–1161. doi: 10.1139/b74-149

Pedersen O., Colmer T. D., Sand-Jensen K. Underwater photosynthesis of submerged plants – recent advances and methods // Front. Plant Sci. 2013. Vol. 4. Art. 140. doi: 10.3389/fpls.2013.00140

Priddle L. The production ecology of benthic plants in some Antarctic lakes. I. In situ production studies // J. Ecol. 1980. Vol. 68, no. 1. P. 141–153. doi: 10.2307/2259248

Riis T., Olesen B., Katborg C. K., Christoffersen K. S. Growth rate of an aquatic bryophyte (*Warnstorfia fluitans*

(Hedw.) Loeske) from a high Arctic lake: effect of nutrient concentration // Arctic. 2010. Vol. 63, no. 1. P. 100–106. doi: 10.14430/arctic650

Welch H. E., Kalff J. Benthic photosynthesis and respiration in Char Lake // J. Fish. Res. Board Can. 1974. Vol. 31, no. 5. P. 609–620. doi: 10.1139/f74-093

References

Adebayo A., Kiani S., Ruotsalainen A. L., Pirttilä A. M., Lehosmaa K. Growth of floating hook-moss (*Warnstorfia fluitans*) differs with nutrient and water flow adjustments in greenhouse and cold room conditions. *Heliyon*. 2023;9(1):e12821. doi: 10.1016/j.heliyon.2023.e12821

Bobkova K. S., Tuzhilkina V. V. Carbon concentrations and caloric value of organic matter in northern forest ecosystems. *Russian Journal of Ecology*. 2001;32(1):63–65. doi: 10.1023/A:1009582318434

Bulion V. V. Radiocarbon method for determining phytoplankton primary production, its potentialities and limitations as compared with oxygen method. *Metodicheskie voprosy izucheniya pervichnoi produktsii planktona vnutrennikh vodoemov = Methodological issues of studying plankton primary production in inland water bodies*. St. Petersburg: Gidrometeoizdat; 1993. P. 147–157. (In Russ.)

del Giorgio P. A., Cole J. J., Cimbleris A. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. *Nature*. 1997;385:148–151.

Dilks T. J. K., Proctor M. C. F. Photosynthesis, respiration and water content in bryophytes. *New Phytol*. 1979;82(1):97–114.

Dodds W. K., Cole J. J. Expanding the concept of trophic state in aquatic ecosystems: It's not just the autotrophs. *Aquat. Sci*. 2007;69:427–439. doi: 10.1007/s00027-007-0922-1

Fowbert J. A. An experimental study of growth in relation to morphology and shoot water content in maritime Antarctic mosses. *New Phytol*. 1996;133(2):363–373. doi: 10.1111/j.1469-8137.1996.tb01903.x

Gutel'makher B. L. Metabolism of plankton as a whole. Leningrad: Nauka; 1986. 155 p. (In Russ.)

Il'yashuk B. P. A Comparative study of growth and production of aquatic mosses in acidified lakes of southern Karelia. *Russian Journal of Ecology*. 1999;30(6):387–391.

Komov V. T., Lazareva V. I. Causes and consequences of anthropogenic acidification of surface waters in the northern region on the example of a comparative limnological study of the lakes ecosystems in the Darwin Reserve. *Struktura i funktsionirovanie ekosistem atsidnykh ozer = Structure and functioning of acid lake ecosystems*. St. Petersburg: Nauka; 1994. P. 5–30. (In Russ.)

Kuznetsov S. I., Dubinina G. A. Methods for studying aquatic microorganisms. Moscow: Nauka; 1989. 288 p. (In Russ.)

Lozovik P. A. Geochemical classification of surface waters in humid zone based on their acid-base equilibrium. *Water Resources*. 2013;40(6):631–639. doi: 10.1134/S0097807813060067

Lozovik P. A., Efremenko N. A. (eds). Analytical, kinetic and computational methods in hydrochemical practice. St. Petersburg: Nestor-Istoriya; 2017. 272 p. (In Russ.)

Pakarinen P., Vitt D. H. The major organic components and caloric contents of high arctic bryophytes. *Can. J. Bot.* 1974;52(6):1151–1161. doi: 10.1139/b74-149

Pedersen O., Colmer T. D., Sand-Jensen K. Underwater photosynthesis of submerged plants – recent advances and methods. *Front. Plant Sci.* 2013;4:140. doi: 10.3389/fpls.2013.00140

Priddle L. The production ecology of benthic plants in some Antarctic lakes. I. In situ production studies. *J. Ecol.* 1980;68(1):141–153. doi: 10.2307/2259248

Riis T., Olesen B., Katborg C. K., Christoffersen K. S. Growth rate of an aquatic bryophyte (*Warnstorfia fluitans* (Hedw.) Loeske) from a high Arctic lake: effect of nutrient concentration. *Arctic.* 2010;63(1):100–106. doi: 10.14430/arctic650

Tuba Z., Slack N. G., Stark L. R. (eds). Bryophyte ecology and climate change. Cambridge: Cambridge University Press; 2011. 506 p.

Welch H. E., Kalff J. Benthic photosynthesis and respiration in Char Lake. *J. Fish. Res. Board Can.* 1974;31(5):609–620. doi: 10.1139/f74-093

Поступила в редакцию / received: 02.12.2024; принята к публикации / accepted: 26.02.2025.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Теканова Елена Валентиновна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: etekanova@mail.ru

Здоровеннов Роман Эдуардович

канд. геогр. наук, старший научный сотрудник

e-mail: romga74@gmail.com

Зобкова Мария Валентиновна

канд. хим. наук, научный сотрудник

e-mail: rincalika21@yandex.ru

Зобков Михаил Борисович

канд. техн. наук, старший научный сотрудник,
руководитель лаборатории гидрохимии и гидрогеологии

e-mail: ya-mikhailz@yandex.ru

Толстиков Алексей Владимирович

канд. геогр. наук, старший научный сотрудник,
руководитель лаборатории географии и гидрологии

e-mail: alexeytolstikov@mail.ru

Коновалов Даниил Сергеевич

аспирант, инженер-исследователь

e-mail: konovalov.daniil1998@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Tekanova, Elena

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Zdorovennov, Roman

Cand. Sci. (Geog.), Senior Researcher

Zobkova, Maria

Cand. Sci. (Chem.), Researcher

Zobkov, Mikhail

Cand. Sci. (Eng.), Senior Researcher, Head of Laboratory
of Hydrochemistry and Hydrogeology

Tolstikov, Alexey

Cand. Sci. (Geog.), Senior Researcher, Head of Laboratory
of Geography and Hydrology

Konovalov, Daniil

Doctoral Student, Research Engineer