
СООБЩЕНИЯ

ВОССТАНОВЛЕНИЕ ТОРФОГЕННОГО ГОРИЗОНТА МЕЗОТРОФНОГО БОЛОТА ПОСЛЕ ПОЖАРА (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)

© 2024 г. Т. А. Копотева^{1, *}, В. А. Купцова^{1, **}

¹Институт водных экологических проблем ДВО РАН
ул. Ким Ю Чена, 65, Хабаровск, 680000, Россия

*e-mail: kopoteva@ivep.as.khb.ru

**e-mail: victoria@ivep.as.khb.ru

Поступила в редакцию 15.06.2022 г.
Получена после доработки 22.04.2024 г.
Принята к публикации 14.05.2024 г.

Рассматривается структурная организация торфогенного слоя (акротельма) мезотрофного болота на Среднеамурской низменности. Приводятся данные фитомассы и продукции мхов, а также корней сосудистых растений по динамике восстановления структуры деятельного слоя после пожара. Установлено, что через 12 лет после пожара фитомасса живых сфагновых мхов восстановилась примерно на 90% со сменой доминирующего вида. Если до пожара продукция доминировавшего *Sphagnum fuscum* ((84 ± 14) г/м²×год) была больше продукции *S. divinum* ((54 ± 14) г/м²×год) в 1.5 раза, то в конце наблюдений она стала меньше в 1.5 раза на негоревшем в 2008 г. участке и в 4 раза на гари. Дается оценка динамики фитомассы *Polytrichum strictum* в ходе развития пирогенной сукцессии фитоценоза. К концу наблюдений в ходе мониторинга общая фитомасса *P. strictum* в горизонте 0–30 см увеличилась на гари на (1537 ± 540) г/м², на неповрежденном пожаром 2008 г. участке на (2142 ± 366) г/м².

Ключевые слова: пирогенный фактор, торфогенный горизонт, сукцессия, фитомасса, продукция мхов, сфагновый очес, мониторинг

DOI: 10.31857/S0006813624060045, EDN: PZUEJF

С каждым годом пожары становятся все более острой проблемой для большинства регионов России. На российском Дальнем Востоке (РДВ) они особенно часты из-за особенностей климата. Малоснежные зимы, летние засухи, которые в регионе случаются все чаще, а также широко распространенная привычка людей выжигать сухую траву приводят к тому, что пожаров становится все больше, а их масштабы — разрушительнее. Массово начали гореть естественные и осушенные болота в Бурятии, в Астраханской, Иркутской и Новосибирской областях, Краснодарском крае и Подмосковье (Recomendatsii..., 2020). Известно, что торфяные пожары подвергают здоровье людей большему риску, чем лесные, так как выбрасывают в воздух более токсичные продукты пиролиза: метан, сажу, аэрозоли полиароматических углеводородов и др. (Ob utverzhdenii..., 1997; Turetsky et al., 2015).

В ближайшем будущем прогнозируемые изменения климата могут привести к еще большему

увеличению пожарной опасности на болотах и нарушенных торфяниках. Пожары уничтожают основной депонирующий компонент торфяного болота — сфагновый покров, и могут превратить экосистему в источник CO₂ (Turetsky et al., 2002; Benscoter, 2006; Bubier et al., 2007; Vitt, 2007; Benscoter, Vitt, 2008; Wieder et al., 2009; Bu et al., 2011). Результаты исследований западно-сибирских ученых показывают, что часто повторяющийся пирогенный фактор делает структуру сфагнового покрова фрагментарной и она уже не в состоянии обеспечить нормальный водный баланс (Naumov et al., 2009).

В Приамурье частая горимость лесов обусловлена прежде всего климатическими факторами, в частности, режимом увлажнения. При сгорании органики 47% эмиссии C со всех лесоболотных комплексов поступает со слабо облесенных и безлесных болот (марей), в 3 раза больше, чем с заболоченных лесов (Burenina, 2005; 2006). Пожары и палы, уничтожающие растительный покров

кустарничково-сфагновых заболоченных лиственничников, оказывают сильное деградирующее влияние на структуру растительности болот. При частой повторяемости они приводят к необратимой смене кустарничково-сфагновых сообществ на безмоховые ерники. В наиболее населенных районах РДВ в ерники трансформировано уже около 50–70% площадей, которые ранее занимали мари (Burenina, 2006; Kopoteva, Kuptsova, 2016a, b).

Основная торфообразующая роль на болотах, широко представленных на Среднеамурской низменности, принадлежит сфагновым мхам, формирующим верхний аэрируемый слой болота – акротельм (деятельный горизонт), мощностью 30–40 см, где идут процессы водообмена и торфогенеза (первичное разложение растительного вещества). Он образован живыми и мертвыми (очес) мхами, корнями сосудистых растений кустарничково-травяного и древесного ярусов. По литературным данным период восстановления функции торфонакопления после пожара для болот Западной Канады занял около 13 лет благодаря восстановлению растительного покрова (Bourgeau-Chavez et al., 2020).

Цель нашего исследования – выяснить, как происходит восстановление растительного покрова и торфогенного горизонта мезотрофного болотного участка после пожара в условиях Приамурья.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Наблюдения за восстановлением болотного фитоценоза после пожара, прошедшего в июне 2008 г., проводились на двух пробных площадях размерами 25 × 25 м, заложенных на типичном для Среднеамурской низменности кустарничково-сфагновом болоте с угнетенной лиственницей – мари (47°48' N 135°39' E) (рис. 1). Болото расположено на плоском заболоченном водоразделе рек Хор и Кия в окрестностях с. Кия, относится к мезотрофному типу согласно классификации болот юга Дальнего Востока, разработанной Ю. С. Прозоровым (Prozorov, 1985). Несмотря на то что "...питание этих болот идет главным образом за счет атмосферных осадков, почвенные воды вследствие близкого залегания низинных видов торфа еще не настолько бедны питательными солями, чтобы болота могли перейти в стадию олиготрофных" (Prozorov, 1961) (рис. 2).

С 2009 по 2020 г. проводились работы по оценке запасов биомассы напочвенного покрова на участках массива с различной интенсивностью пирогенного поражения (Kopoteva, Kuptsova, 2016a). По классификации (Rekomendatsii..., 2020) это был

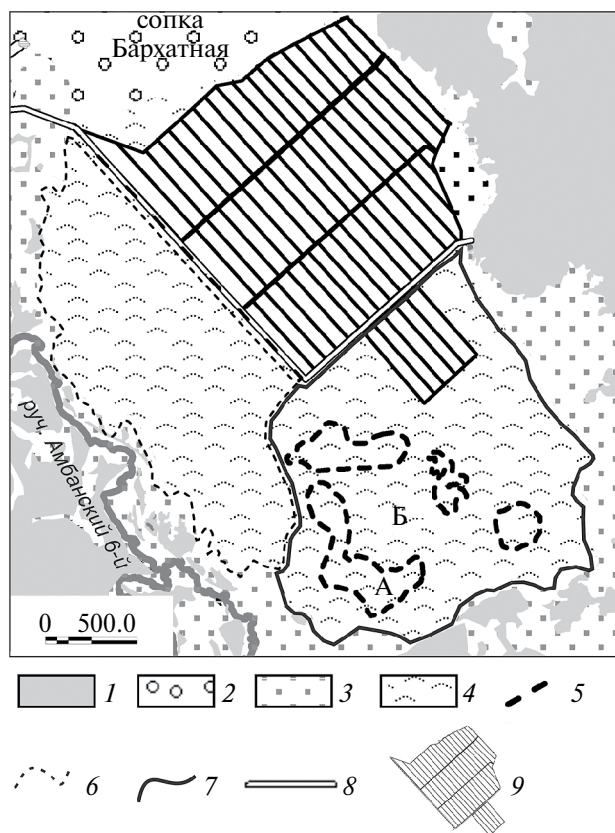


Рис. 1. Картограмма места исследования: А – участок болота, не горевший в 2008 г.; Б – выгоревший участок в 2008 г.; 1 – вторичный березняк-осинник; 2 – кедрово-широколиственный лес; 3 – осоково-вейниковые заболоченные луга с таволгой; 4 – мезотрофное кустарничково-сфагновое болото с лиственницей; 5 – границы участков мезотрофного болота, не горевшие во время пожара 2008 г.; 6 – границы территории болотного массива, подвергшейся серии палов и пожаров с начала 1990-х гг. (безмоховый ерник); 7 – границы болотного массива с полностью выгоревшим растительным покровом от пожара 2008 г.; 8 – дорога; 9 – мелиоративная система (Kopoteva, Kuptsova, 2016a).

Fig. 1. Schematic map of the study area: А – the bog site unburned in 2008; Б – the site burned in 2008; 1 – secondary birch-aspen forest; 2 – Siberian pine-broadleaved forest; 3 – sedge-reedgrass swampy meadows with meadowsweet; 4 – mesotrophic dwarf-shrub-sphagnum bog with larch; 5 – boundaries of the areas of mesotrophic bog, unburned in 2008; 6 – boundaries of the areas of the bog massif subjected to a series of burns and fires from early 1990s (moss-free dwarf-birch thicket); 7 – boundaries of the bog massif with vegetation cover completely burned by the fire of 2008; 8 – road; 9 – meliorative system (Kopoteva, Kuptsova, 2016a).

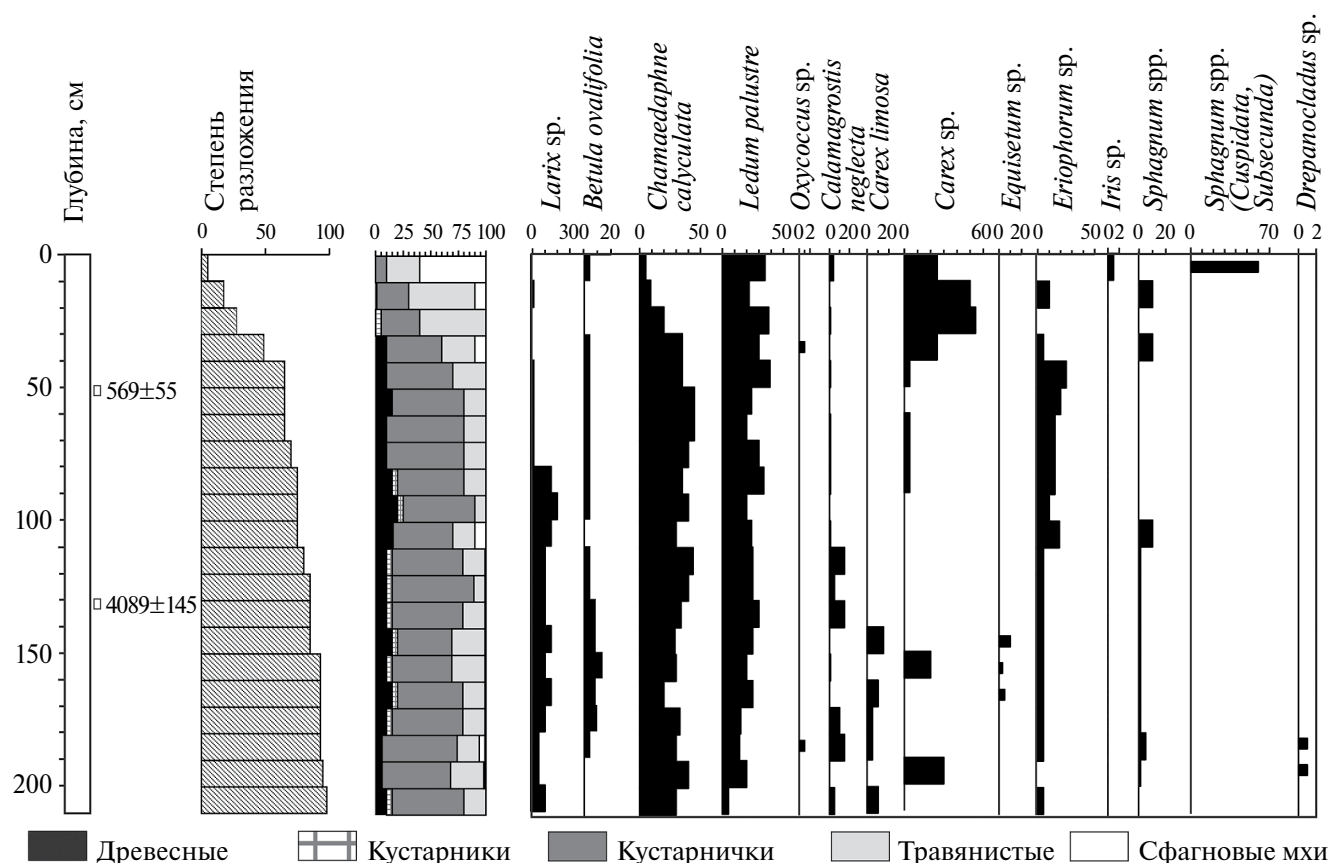


Рис. 2. Ботанический состав торфа изучаемого мезотрофного болота.

Fig. 2. Botanical composition of the peat of the studied mesotrophic mire.

“болотный пожар” — пожар на неосушенном болоте во время засухи, когда выгорают сухие растения кустарничково-травяного яруса, мхи и часть деятельного горизонта. Выгорело около 80% площади болотного массива. Прогорание было мозаичным, произошло в основном на глубину сфагнового очеса на 5–10 см в понижениях и 20–30 см на подушках местами до более разложенного торфа, оставив зольники светло-коричневого цвета. На гари (участок Б) полностью погибли возобновление, подрост и взрослые деревья лиственницы (см. рис. 1). Были полностью уничтожены надземные живая фитомасса и мортмасса кустарничково-травяного яруса, живая фитомасса и значительная часть мортмассы (очеса) мохового яруса. В то же время из-за быстрого прохождения огня при сильных порывах ветра на торфяных болотах всегда остаются отдельные редкие неповрежденные огнем участки вытянутой формы (участок А) (см. рис. 1), самые крупные из них в нашем

случае были размерами до 9 тыс. м² (Kopoteva, Kuptsova, 2016a, b). Далее на гари происходили уплотнение слоя несгоревшего очеса и верхнего торфяного слоя, их проседание и подъем уровня болотных вод, что отмечалось после катастрофических пожаров на торфяных болотах и другими исследователями (Tsaregradskaya, Kositsyn, 1999).

Растительный покров фитоценоза, находящегося до пожара в 2008 г. в субклимаксовом состоянии (Titlyanova et al., 1993), представлен в табл. 1.

Торфяная залежь мощностью 1.9–2 м низинно-переходного типа имеет типичное для мезотрофных болот Среднеамурской низменности строение (Prozorgov, 1961), сложена в основании травяно-древесно-кустарничковыми низинными, выше — травяно-кустарничковыми переходными торфами (рис. 2). Возраст торфяника составляет (9972 ± 166) кал.л.н. (Bazarova et al., 2014; Peskov et al., 2020). Сфагновые мхи встречаются в залежи

Таблица 1. Растительный покров объекта исследований в 2008 г. (до пожара)**Table 1.** Vegetation cover of the study object in 2008 (before fire)

Вид Species	Проективное покрытие (%) Coverage (%)		Участие в надземной живой фитомассе сообщества, % Participation in the above-ground living phytomass of the community, %
Древесный ярус / Tree layer			
Larix cajanderi Mayr.	Сомкнутость 0.1, бонитет Vb, Н 2.3–5.8 м Crown density 0.1, Vb bonitet class, Н 2.3–5.8 m		4–5
Кустарниковый ярус / Shrub layer			
Betula ovalifolia Rupr.	Н 0.9–1.2 м		10
Кустарнички / Dwarf-shrubs	Подушки Cushions	Понижения Depressions	25–29
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench	15–20	30–40	9–10
Ledum palustre L.	10–15	20–30	11–12
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.	5 (пятнами до 20–30) (patches up to 20–30)	5	3–4
Vaccinium uliginosum L.	0–5	5	1–2
Andromeda polifolia L.	<1	<1	<1
Травянистые / Herbs			3–4
Eriophorum vaginatum L.	5–10	5–10	–
Carex globularis L.	3–5	3–5	–
Calamagrostis neglecta (Ehrh.) Gaertn. Mey. & Sc	<1	<1	–
Моховый покров / Moss layer			50–52
Sphagnum fuscum (Schimp.) Klinggr.	40–50	–	28–29
S.divinum Brid.	15–20	5–10	21–22*
S. balticum (Russ.) Russ. ex C. Jens.	0	10	
Polytrichum strictum	<1	<1	<1

Примечание: * Фитомасса *Sphagnum divinum* объединена с фитомассой *S. balticum* (средние за период наблюдений).

Note: * *Sphagnum divinum* plus *S. balticum* phytomass (average for the observation time).

фрагментарно, их доля увеличивается от основания залежи к верхним слоям с 5 до 20%, сильно колеблясь по слоям.

С 2009 по 2012 г. проводилась работа по оценке динамики только надземной фитомассы укосным методом. В конце августа каждого сезона с 2012 по 2020 г. на участках А и Б отбирались монолиты размерами 1 дм² в 10-кратной повторности на глубину 30 см. Первая точка для отбора пробы выбиралась случайно, затем отбор производился

на трансекте с интервалом 30 м. Монолиты разделялись на 3 слоя по 10 см. В камеральных условиях вся фитомасса монолитов разбиралась на фракции: живые сфагновые и политриховые мхи, сфагновый очес, мортмасса политриховых мхов, а также торф, корни травянистых растений и кустарничков и опад листьев кустарничков. Сфагновый очес делился на две фракции: слабой и высокой степени разложения. Очес слабой степени разложения выделялся по следующим признакам: светлая окраска, хорошая сохранность стеблей

сфагнового мха с прикрепленными к ним веточками. Очес высокой степени разложения — от серой до почти черной окраски с крупными фрагментами веточек и стеблей. Торфом мы считали вещество черного цвета — мелкие остатки кустарничков и мхов, трудно различимые визуально.

Продукцию сфагновых мхов изучали в 2005–2013 гг. общепринятыми методами, в основном методом перевязок, а также методом колышков с учетом проективного покрытия вида (Kopoteva, Kuptsova, 2016a; Kuptsova, Kopoteva, 2014; Vitt, 2007). Средняя ежегодная продукция за этот период была определена 131 г/м². Эти данные учитывались при расчете продукции сфагновых мхов в период мониторинга 2012–2020 гг. В процессе камеральной обработки вся фитомасса *Sphagnum divinum* горизонта 0–10 см была отнесена к живой, как показали результаты гистохимического метода (Malysheva, 1970), а продукция была принята за 1/3 от живой фитомассы. При расчете продукции *S. fuscum* на участке А болота в 2012–2020 гг. она была принята за 1/3 от живой фитомассы, а живая фитомасса — за 1/3 от общей фитомассы горизонта 0–10 см. В деятельном горизонте определялась также фитомасса *Polytrichum strictum* и в течение пяти последних лет отделялись окрашенная хлорофиллом, фотосинтезирующая верхняя часть побегов и боковые столоны (Kopoteva, 2019).

Все образцы высушивали в лабораторных условиях в сушильном шкафу при температуре 105°C до абсолютно сухого веса.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На участке Б в ходе мониторинга за 12 лет были зафиксированы пять палов в мае-июне, свидетельством чего было наличие обугленных ветвей кустарничков при отборе фитомассы в конце августа: в 2012 г. — 52.4 г/м², в 2014 г. — 51.1 г/м², в 2017 г. — 50.7 г/м², в 2018 г. — 132.9 г/м² и в 2019 г. — 123.2 г/м². На участке А в 2012 и 2014 г. следы палов на кустарничках обнаружены не были. В 2017–2019 гг. только высокие политриховые кочки были опалены и мхи на них частично погибли, но кустарнички не горели, их обугленные остатки обнаружены не были.

Продукция сфагновых мхов зависит в первую очередь от величин фитомассы живой части сфагновых мхов и в значительной мере от характера увлажнения. Как нами уже неоднократно отмечалось,

в условиях нашего контрастного климата годичная продукция сфагновых мхов сильно колеблется. Так, в экстремально сухой 2008 — год пожара, продукция *Sphagnum fuscum* составила 62.87 ± 5.4 г/м²×год, *S. divinum* — 120.1 ± 13.0 г/м²×год, а в экстремально влажном 2010 г. соответственно: 149.3 ± 34.5 г/м²×год и 94.4 ± 37.4 г/м²×год (табл. 2). Продукцию сфагнового покрова участка А до 2016 г. определял *S. fuscum*, с 2016 по 2020 г. продукция *S. divinum* была выше, чем у *S. fuscum* (см. табл. 2). В составе живой фитомассы до 2016 г. процент участия *S. divinum* колеблется в пределах 14–20%. Затем его участие растет: в 2019 г. уже до 67%, и соответственно снижается доля олиготрофного *S. fuscum*, что является свидетельством увеличения трофности экотопа негоревшего в 2008 г. участка. *S. divinum* в отличие от *S. fuscum* в Приамурье встречается даже на низинных болотах, где доля его участия в моховом ярусе достигает 60% (Prozorgov, 1974: 72, 80).

На участке Б восстанавливается в первую очередь *S. divinum*. (см. табл. 2). Пал 2014 г. вызвал существенное снижение продукции сфагновых мхов. Последующие палы (2017–2019) также оказали негативное влияние на их восстановление, несмотря на благоприятные условия увлажнения в эти годы. В конце наблюдений в условиях переувлажнения доминирует *S. divinum*. Кроме того, после серии палов активизируется рост *Polytrichum strictum*, поэтому сфагновые дернины восстанавливаются медленнее, но равномерно по площади. В 2018 г. от пала пострадали и сфагновые, и политриховые мхи: даже появился *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr., а темпы восстановления *S. fuscum* еще больше снизились. В 2019 г. темпы восстановления *S. fuscum* тоже снижены, несмотря на экстремальное переувлажнение, много восстановившихся мхов (*S. fuscum*) погибло и перешло в очес из-за пала. К концу мониторинга продукция сфагновых мхов на участке Б почти приблизилась к таковой на участке А, в основном за счет *S. divinum*. К концу 2019 г. фитомасса сфагнов в горизонте 0–10 см (414 г/м² в табл. 2) восстановилась на 55% по сравнению с состоянием негоревшего участка в 2012 г., а к 2020 г. — на 91%. Только одна проба из 10 пришлось на непокрытую сфагнами поверхность, и в целом распределение сфагнового покрова стало более равномерным. Если в 2019 г. масса живой части мха у *S. fuscum* на участке А почти в 5 раз больше, чем на Б, то в 2020 г. эта разница стала значительно меньше: только в 1.3 раза (см. табл. 2).

Таблица 2. Динамика фитомассы и продукции сфагновых мхов в горизонте 0–10 см, г/м², в 2009–2020 гг.**Table 2.** Dynamics of phytomass and production of sphagnum mosses in the 0–10 cm horizon, g/m², in 2009–2020

Фитомасса и продукция сфагновых мхов	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
Не горевший в 2008 г. участок (А) / Bog site unburned in 2008 (A)												
Общая фитомасса <i>S. fuscum</i> Phytomass of <i>S. fuscum</i>	Не опр. ND	Не опр. ND	Не опр. ND	596 ± 43	483 ± 45	575 ± 61	686 ± 87	478 ± 97	363 ± 90	486 ± 76	490 ± 117 ¹ 123	615 ± 150 ¹ 96
Фитомасса <i>S. divinum</i> Phytomass of <i>S. divinum</i>	Не опр. ND	Не опр. ND	Не опр. ND	149 ± 30	84 ± 14	92 ± 31	133 ± 46	268 ± 132	258 ± 70	189 ± 58	331 ± 73 ¹ 110	316 ± 71 ¹ 83
Итого / Total	396 ± 52 ²	538 ± 36	748 ± 57	745 ± 53	587 ± 48	667 ± 68	819 ± 99	759 ± 164	621 ± 114	676 ± 95	821 ± 138	931 ± 166
Продукция <i>S. fuscum</i> <i>S. fuscum</i> production	84 ± 14	149 ± 58	194 ± 12	66 ± 7.3	51 ± 5	64 ± 7	76 ± 10	53 ± 11	40 ± 10	54 ± 8	54 ± 13	68 ± 17
Продукция <i>S. divinum</i> <i>S. divinum</i> production	54 ± 14	94 ± 37	289 ± 31	50 ± 10	28 ± 5	31 ± 10	44 ± 15	89 ± 44	86 ± 23	63 ± 19	110 ± 24	105 ± 24
Итого / Total	108 ³	243 ²	273 ± 25 ²	116 ± 13	79 ± 7	95 ± 12	121 ± 18	143 ± 45	126 ± 25	117 ± 21	165 ± 285	174 ± 29
Участок болота, выгоревший от пожара 2008 г. (Б) / Bog site burned in 2008 (B)												
Общая фитомасса <i>S. fuscum</i> Phytomass of <i>S. fuscum</i>	0	Не опр. ND	Не опр. ND	11 ± 8	34 ± 13	80 ± 40	132 ± 80	200 ± 85	458 ± 74	280 ± 85	162 ± 109 ¹ 27	275 ± 101 ¹ 76
Фитомасса <i>S. divinum</i> Phytomass of <i>S. divinum</i>	0	Не опр. ND	Не опр. ND	45 ± 22	100 ± 45	124 ± 67	231 ± 73	271 ± 71	116 ± 24	218 ± 58	252 ± 57 ¹ 92	405 ± 83 ¹ 129
Итого / Total	0	Не опр. ND	Не опр. ND	56 ± 23	134 ± 46	203 ± 78	363 ± 109	470 ± 111	574 ± 78	497 ± 103	414 ± 123	679 ± 131
Продукция <i>S. fuscum</i> <i>S. fuscum</i> production	0	0	Не опр. ND	11 ± 8	34 ± 13	9 ± 4	15 ± 9	22 ± 9	51 ± 8	31 ± 9	18 ± 12	31 ± 11
Продукция <i>S. divinum</i> <i>S. divinum</i> production	0	0	Не опр. ND	45 ± 22	100 ± 45	41 ± 22	77 ± 24	90 ± 24	39 ± 8	73 ± 20	84 ± 19	135 ± 28
Итого / Total	0	0	Не опр. ND	56 ± 23	134 ± 46	50 ± 23	92 ± 26	112 ± 26	90 ± 11	104 ± 22	102 ± 23	165 ± 30
Атмосферные осадки (апрель–октябрь) Atmospheric precipitation (April–October)	693	945	778	562	516	530	602	580	663	636	887	773

Примечание. ¹ Под чертой фитомасса зеленой (окрашенной хлорофиллом) части сфагновых мхов.² Монолиты не разбирались по видам мхов. Указана общая фитомасса мхов в слое 0–10 см.³ Итоговая продукция сфагновых мхов в 2009–2011 гг. считалась с учетом проективного покрытия (Копотева, Купцова, 2016)**Note.** ¹ Below the line: the phytomass of green (chlorophyll-colored) part of sphagnum mosses.² Monoliths were not sorted by moss species. The phytomass of mosses is shown in the 0–10 cm layer.³ Total sphagnum moss production in 2009–2011 was calculated taking projective cover into account (Kopoteva, Kuptsova, 2016).

ND – not determined.

В 2020 г. угольки и остатки бриевых мхов в образцах наблюдались уже на глубине 25–30 см. В условиях повышенного увлажнения происходило быстрое восстановление сфагнового покрова, который по мнению канадских и наших западносибирских исследователей поддерживает определенный уровень влажности, препятствующий снижению устойчивости фитоценоза к пирогенному фактору (Shetler et al., 2008; Naumov et al., 2009). Анализ

динамики структуры продукции фитоценоза показывает, что повторные палы существенно затормаживают восстановление сфагнового покрова.

Политриховых мхов на участке А изначально крайне мало (табл. 3), что подтверждается геоботаническими описаниями, сделанными до пожара (Kopoteva, Kuptsova, 2016a). Динамика фитомассы *P. strictum* имеет пульсирующий характер: то увеличивается, то уменьшается, причем на обоих

Таблица 3. Динамика фитомассы *Polytrichum strictum* в акротельме, г/м², в 2012–2020 гг.**Table 3.** Dynamics of *Polytrichum strictum* phytomass in the acrotelm, g/m², in 2012–2020

Фитомасса / Phytomass	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
Фитомасса в горизонте 0–30 см, А Phytomass in the horizon 0–30 cm, A	3 ± 2	387 ± 251	647 ± 308	1029 ± 250	1505 ± 346	1122 ± 315	1853 ± 436	1119 ± 272	2143 ± 366
Фитомасса в горизонте 0–30 см, Б Phytomass in the horizon 0–30 cm, B	$\frac{356 \pm 186}{9 \pm 8}$	$\frac{126 \pm 73}{119 \pm 49}$	450 ± 197	36 ± 17	616 ± 196	970 ± 244	636 ± 189	557 ± 195	1537 ± 544
Фитомасса в горизонте 0–10 см, А Phytomass in the horizon 0–10 cm, A	2 ± 2	264 ± 186	316 ± 161	345 ± 127	631 ± 119	416 ± 131	631 ± 157	380 ± 102	818 ± 165
Фитомасса в горизонте 0–10 см, Б Phytomass in the horizon 0–10 cm, B	$\frac{253 \pm 130}{9 \pm 8}$	$\frac{100 \pm 49}{119 \pm 49}$	285 ± 102	10 ± 4	410 ± 120	364 ± 88	384 ± 125	278 ± 115	382 ± 130
Фитомасса фотосинтезирующих частей, А Phytomass of photosynthetic parts, A	Не опр. ND	Не опр. ND	Не опр. ND	Не опр. ND	131 ± 28	97 ± 35	161 ± 42	65 ± 14	127 ± 28
Фотосинтезирующая фитомасса, Б Phytomass of photosynthetic parts, B	Не опр. ND	Не опр. ND	Не опр. ND	Не опр. ND	101 ± 44	115 ± 33	43 ± 13	57 ± 22	90 ± 27

Примечание. А – негоревший участок болота; Б – горевший участок болота. Под чертой фитомасса бриевых мхов *Ceratodon purpureus* и *Cynodontium strumiferum*.

Note. A – unburned area of the bog; Б – burned area of the bog. Below the line: phytomass of *Ceratodon purpureus* and *Cynodontium strumiferum*. ND – not determined.

участках, но ее колебания по годам не совпадают. Более подробно сукцессия фитоценоза с *P. strictum* до 2018 г. включительно описана ранее (Kopoteva, 2019). В конце мониторинга его фитомасса максимальна несмотря на значительное переувлажнение. Из 10 повторностей в отборе 2020 г. было 9 полностью сформировавшихся дернин *P. strictum* мощностью от 30 до 70 см. На самых высоких политриховых подушках (60–70 см) начался их распад с южной стороны из-за частичной гибели мхов.

Развитие *P. strictum* на обнаженном торфе выгоревшего участка (Б) началось раньше, чем на участке А с ненарушенным сфагновым покровом. Здесь на поверхности голого торфа активно развивались *Marchantia polymorpha* L. и бриевые мхи (*Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Cynodontium strumiferum*, а также *P. strictum* (Kopoteva, 2019). По результатам геоботанических описаний на участке Б в 2012 г. голый торф занимал (52.3 ± 6.4)% поверхности (*P. strictum* – (25 ± 7.3)%), в 2014 г. (71.2 ± 6.4)% (*P. strictum* – (10.7 ± 1.8)%), в 2016 г. уже (23.0 ± 6.8)% (*P. strictum* – (16.9 ± 6.0)%). В 2013–2014 гг. возраст *P. strictum* в отдельных дернинах насчитывал 5–6 лет. К концу 2020 г. мы обнаружили 8 дернин *P. strictum* (из 10 повторностей), в половине которых мощность дернины не превышала

20 см. В табл. 3 показано, что фитомасса *P. strictum* снижается к концу сезонов относительно влажных 2015 и 2019 гг., а также в 2018 г. из-за сильно обгоревших политриховых подушек. Но в целом можно сказать, что пирогенный фактор является стимулирующим для развития политриховых мхов, о чем говорит развитие их боковых столонов в дернине, даже на глубине 10–20 см, после того как обгорают политриховые подушки (Kopoteva, 2019). К концу сезона 2020 г. фитомасса *P. strictum* участка А увеличилась до 2143 г/м², на участке Б меньше – 1537 г/м² (см. табл. 3). Данные рис. 3 и табл. 3 показывают, как меняются в ходе мониторинга структура и плотность торфогенного слоя на обоих участках.

Основные изменения на участке А связаны с развитием *Polytrichum strictum*. К концу наблюдений (2020 г.) резко возрастает его фитомасса на фоне снижения массы корней сосудистых, увеличивается фитомасса *S. divinum*. Живая фитомасса *P. strictum* для 2012–2015 гг. (рис. 3) рассчитана по средней за 5 лет (с 2016 по 2020 г.) (см. объекты и методы).

На участке Б в течение всего периода наблюдений, кроме 2019 г., доля корней сосудистых

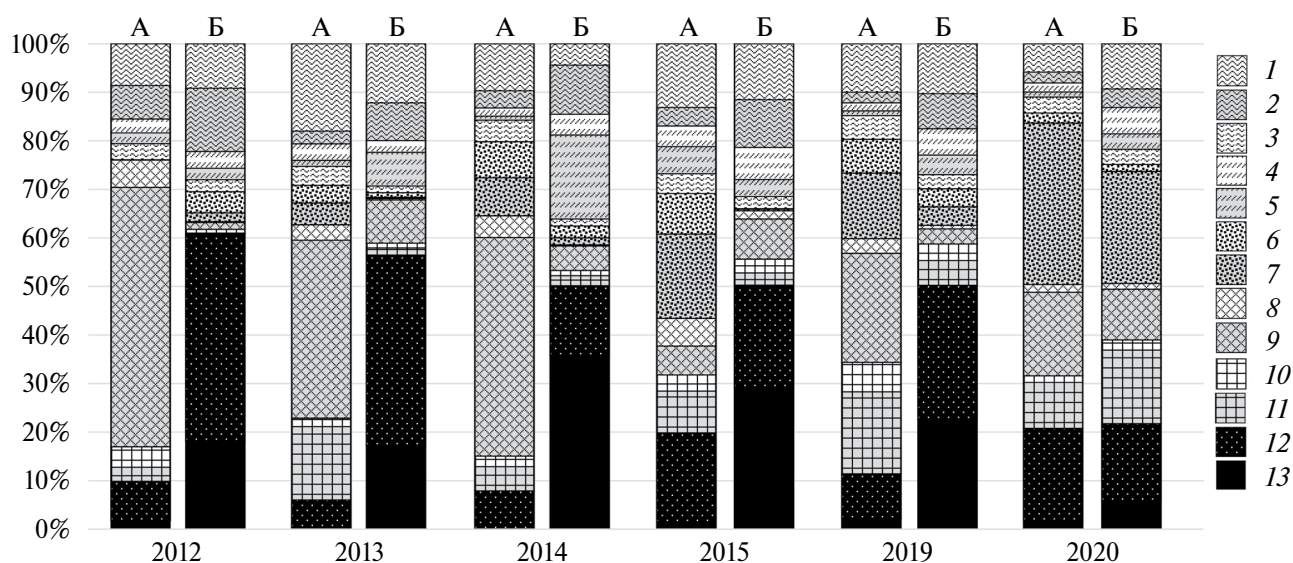


Рис. 3. Динамика структуры акротельма негоревшего участка (А) и гари (Б), г/м²:

1 – живые корни кустарничков; 2 – мертвые корни кустарничков; 3 – опад листьев кустарничков; 4 – живые корни трав; 5 – мертвые корни трав; 6 – живая фитомасса *Polytrichum strictum*; 7 – мортмасса *P. strictum*; 8 – живая фитомасса *Sphagnum fuscum*; 9 – очес *S. fuscum* слабой степени разложения; 10 – живая фитомасса *S. divinum*; 11 – очес *S. divinum* слабой степени разложения; 12 – очес высокой степени разложения; 13 – торф.

Fig. 3. Dynamics of the acrotelm structure in unburned (A) and burned (B) areas, g/m²:

1 – living roots of dwarf shrubs; 2 – dead roots of dwarf shrubs; 3 – falling leaves of dwarf shrubs; 4 – living roots of herbs; 5 – dead roots of herbs; 6 – living phytomass of *Polytrichum strictum*; 7 – mortmass of *P. strictum*; 8 – living phytomass of *Sphagnum fuscum*; 9 – *S. fuscum* tirr of a low degree of decomposition; 10 – living phytomass of *S. divinum*; 11 – *S. divinum* tirr of a low degree of decomposition; 12 – tirr of a high degree of decomposition; 13 – peat.

больше, чем на А. Пирогенный фактор стимулирует продукцию сосудистых растений, особенно кустарничков, что подтверждают и другие исследователи (Malashchuk, Filippov, 2021). После палов происходит увеличение не только массы сосудистых растений, но и скорости разложения в результате увеличения трофности (табл. 4). Влияние пожаров на изменение трофности субстрата давно описано: возрастает количество азота и фосфора (Efremova, Efremov, 1994). В аэробной зоне, как доказано (Titlyanova, 2010), потери за счет минерализации в ненарушенном болотном сообществе в значительной мере компенсируются поступлением свежей фитомассы с отмирающими корнями сосудистых растений. В постпирогенном сообществе на участке Б эта компенсация в 1.5–2 раза больше. Кроме того, с 2013 г. начинается бурное развитие *P. strictum*: увеличивается его фитомасса, снижается фитомасса живых сфагновых мхов. В результате всего этого начинается уплотнение торфогенного горизонта, который в норме должен быть рыхлым (Kalyuzhny, 2019). Увеличение его плотности сопровождается уменьшением порового

пространства, что ограничивает капиллярный подъем воды и ухудшает водообеспечение сфагновых мхов. Уплотнение верхней части торфяной залежи происходит и при снижении уровня болотных вод, которое происходит после пожаров (Tsaregradskaya, Kositsyn, 1999), оно отмечалось в экспериментах (Norby et al., 2019). Действительно, в периоды сезонов 2013–2014 гг. количество атмосферных осадков было значительно меньше нормы (516–560 мм). В 2020 г. осадки были больше нормы (772.6 мм) с предшествовавшим в 2019 г. сильным переувлажнением (885.8 мм), и плотность деятельного слоя на участке Б снижается благодаря восстановлению сфагновых мхов. На участке А к концу наблюдений его плотность увеличена вдвое (см. табл. 4, рис. 3).

Восстановление структуры торфогенного слоя на участке Б происходит медленно в относительно сухой период (2012–2018), зато переувлажнение 2019 г. резко меняет картину: в следующем 2020 г. соотношение фракций участка Б (см. рис. 3) уже не так сильно отличается от А, хотя структура последнего подверглась достаточно сильным изменениям.

Таблица 4. Динамика фракций фитомассы в акротельме (0–30 см); г/м² абс. сух. , в 2012–2015, 2019 и 2020 гг.
Table 4. Dynamics of phytomass fractions in acrotelm (0–30 cm); g/m² abs. dry, in 2012–2015, 2019 и 2020

Фракции фитомассы Phytomass fractions	2012		2013		2014		2015		2019		2020	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Корни сосудистых растений Roots of vascular plants	728 ± 109	1617 ± 178	1205 ± 1787	3047 ± 441	666 ± 93	4049 ± 1042	1070 ± 182	2587 ± 244	806 ± 98	1989 ± 388	664 ± 138	1361 ± 256
Опад листьев кустарничков Fallen leaves of dwarf-shrubs	118 ± 22	144 ± 39	187 ± 23	138 ± 15	189 ± 24	163 ± 25	164 ± 15	204 ± 29	267 ± 21	214 ± 42	120 ± 43	197 ± 39
<i>Polytrichum strictum</i>	3 ± 2	356 ± 186	387 ± 251	126 ± 73	647 ± 308	450 ± 197	1029 ± 250	36 ± 17	1119 ± 272	557 ± 195	2143 ± 366	1537 ± 544
Живые сфагновые мхи Alive Sphagnum mosses	347 ± 34	56 ± 23	245 ± 48	134 ± 46	284 ± 68	150 ± 78	362 ± 99	369 ± 108	494 ± 138	306 ± 123	521 ± 166	496 ± 131
Очес слабой степени разложения Tirr of low degree of decomposition	2007 ± 161	236 ± 129	2494 ± 389	1082 ± 408	2080 ± 232	810 ± 310	2671 ± 250	854 ± 272	2463 ± 376	605 ± 167	2026 ± 242	1606 ± 282
Очес высокой степени разложения и торф Tirr of high degree of decomposition and peat	351 ± 108	3360 ± 562	283 ± 179	5115 ± 1005	335 ± 225	5759 ± 1672	716 ± 308	4134 ± 846	624 ± 212	3711 ± 854	1260 ± 376	1386 ± 490
Итого / Total	3555 ± 226	5770 ± 635	4801 ± 527	9640 ± 1174	4201 ± 462	11382 ± 2006	6012 ± 513	8184 ± 928	5773 ± 538	7382 ± 981	6813 ± 618	6583 ± 836
Плотность, г/см ³ Density, g/cm ³	0.012	0.019	0.016	0.032	0.014	0.038	0.020	0.027	0.019	0.025	0.023	0.022

Примечание. А – негоревший участок; Б – гарь.
Note. А – unburned area of the bog; Б – burned area of the bog.

Динамика массы очеса и торфа, имеющих самую большую долю в деятельном горизонте, представлена на рис. 4, 5. На участке Б (гари) материал отбирался первоначально с поверхности торфа и негоревшего очеса. На рис. 4 четко прослеживается влияние пала 2014 г.: сгорела часть живых мхов и очеса, ускорился переход очеса слабой степени разложения в очес более высокой степени разложения и далее в торф, да и сам отбор углубился в торф. В динамике его структуры участка А тоже прослеживается влияние палов. Снижение массы слабо разложившегося очеса и, соответственно, увеличение массы высоко разложившегося говорит об усилении минерализации вероятно из-за поступления зольных элементов, а также из-за сниженной продукции сфагновых мхов (см. табл. 2).

На увеличение скорости разложения из-за пирогенного фактора указывают и данные динамики опада листьев кустарничков (табл. 5). Этот материал считается быстро и средне разлагающимся (Vishnyakova et al., 2012). За год разлагается треть опада листьев (Golovatskaya, Nikonova, 2013). В верхний горизонт участка Б поступает значительно больше листьев, поскольку пирогенный фактор стимулирует продукцию кустарничков. В конце сезона, в начале которого прошел пал, в горизонте 0–10 см эти превышения составляют 1.7–2.2 раза, в промежутке между палами – 1.2 раза. Сравнивая оба участка сверху вниз по горизонтам, мы видим, что на участке А материал распределяется относительно равномерно: снижение массы листьев на нем происходит постепенно. На участке Б масса

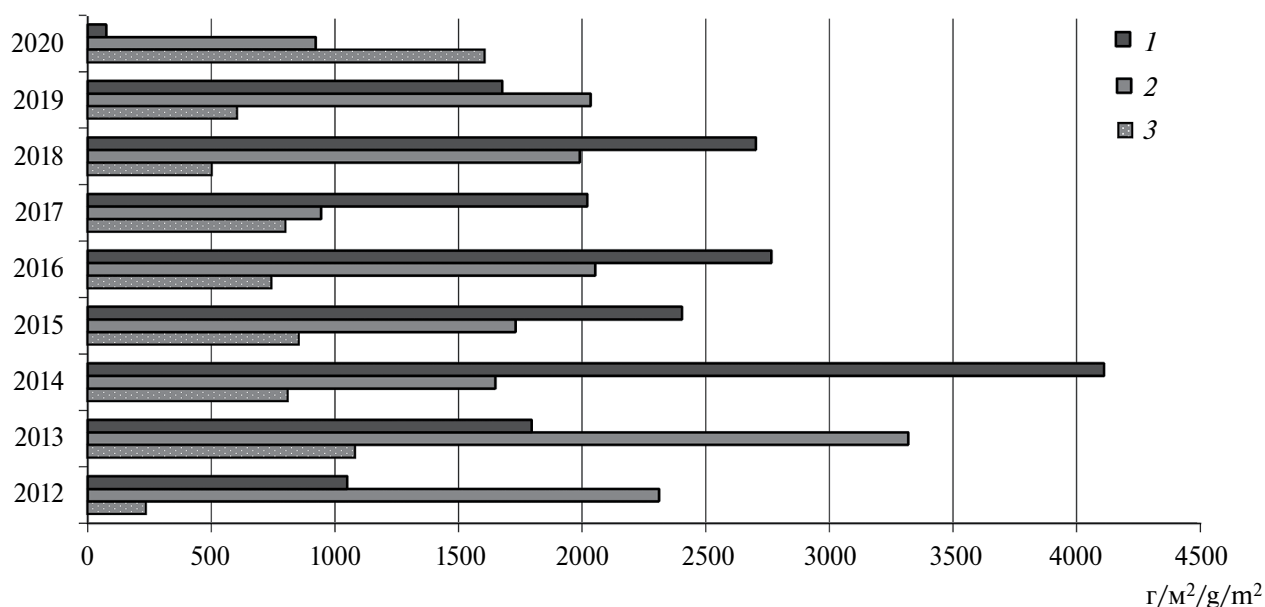


Рис. 4. Динамика восстановления структуры акротельма на гари:

1 – торф; 2 – очес высокой степени разложения; 3 – очес *Sphagnum divinum* + *S. fuscum* слабой степени разложения.

Fig. 4. Dynamics of acrotelm structure recovery in a burned area:

1 – peat; 2 – tirr of a high degree of decomposition; 3 – tirr of *Sphagnum divinum* + *S. fuscum* of a low degree of decomposition.

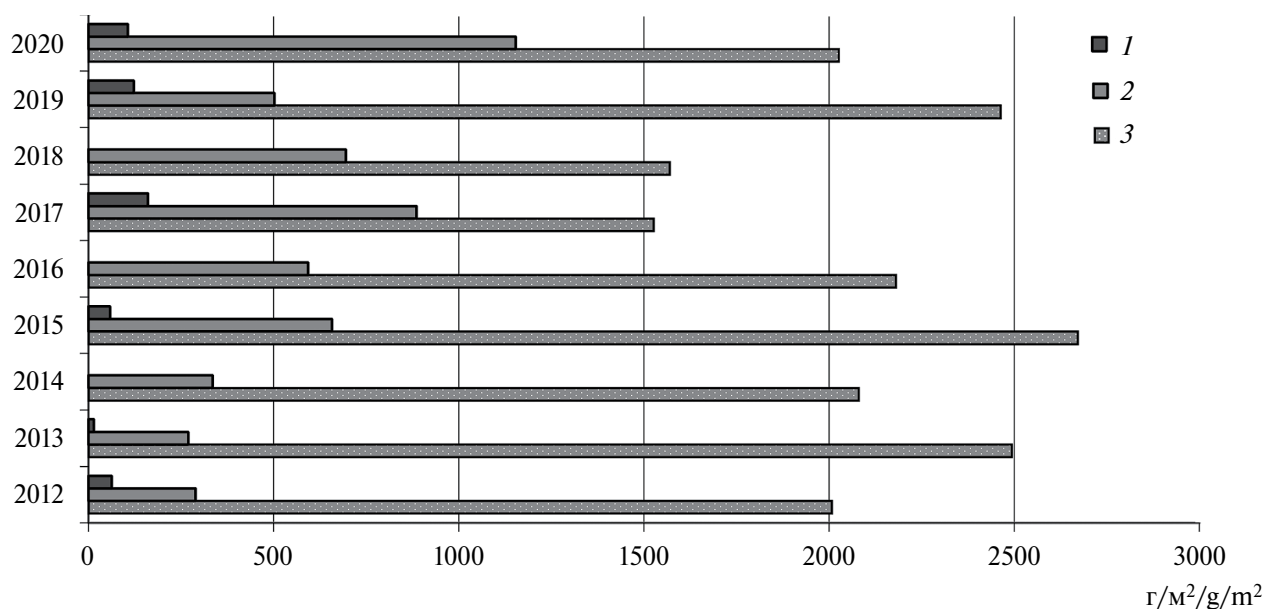


Рис. 5. Динамика соотношений фракций очеса и торфа на негоревшем участке:

1 – торф; 2 – очес высокой степени разложения; 3 – очес *Sphagnum divinum* + *S. fuscum* слабой степени разложения.

Fig. 5. Dynamics of tirr and peat fraction ratios in the unburned area:

1 – peat; 2 – tirr of a high degree of decomposition; 3 – tirr of *Sphagnum divinum* + *S. fuscum* of a low degree of decomposition.

листьев в нижних горизонтах почти все годы резко снижается, что говорит о повышенной скорости минерализации. Масса листьев на гари по сравнению с участком А в нижних горизонтах меньше в 1.5–3 раза. После пала 2014 г. скорость разложения

листьев увеличилась в 3.3 раза, то же происходит после палов 2017–2019 гг.

Роль *Polytrichum strictum* в торфонакоплении практически не изучена. По нашим наблюдениям цикл его развития в условиях Приамурья до

Таблица 5. Динамика опада листьев кустарничков в акротельме, г/м²**Table 5.** Dynamics of leaf fall of shrubs in the acrotelm, g/m²

Горизонт, см Horizon, cm	Годы наблюдений Years of observations								
	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020
А									
0–10	65.4 ± 11.1	96.8 ± 13.8	71.4 ± 8.1	64 ± 8.4	69.5 ± 6.9	58.2 ± 3.9	45.3 ± 7.6	94.6 ± 12.8	58.2 ± 10.9
10–20	44.3 ± 11.9	48.3 ± 8.8	62.9 ± 11.4	60.2 ± 5.2	69.8 ± 7.3	69.9 ± 4.3	44.8 ± 8.2	68.8 ± 12.4	80.4 ± 31.3
20–30	8.6 ± 2.6	42.4 ± 10.4	54.2 ± 11.2	39.6 ± 11.7	62.9 ± 10.4	83.2 ± 22.5	43.3 ± 13.4	103.5 ± 7.9	61.3 ± 19.9
0–30	118.3 ± 22.1	187.4 ± 22.9	188.6 ± 23.9	163.9 ± 15.3	202.1 ± 13.4	211.3 ± 25.8	133.5 ± 22.7	266.9 ± 20.8	199.9 ± 43.2
Б									
0–10	111.0 ± 33.7	109.9 ± 13.0	118.4 ± 26.2	80.2 ± 12.7	83.4 ± 20.3	103.6 ± 10.7	101.0 ± 28.9	112.0 ± 37.7	70.8 ± 13.5
10–20	22.1 ± 7.6	22.4 ± 4.8	27.8 ± 8.2	88.3 ± 23.9	77.2 ± 19.9	80.1 ± 11.6	43.0 ± 7.9	62.5 ± 17.3	63.4 ± 18.2
20–30	11.1 ± 3.9	5.9 ± 2.3	16.3 ± 6.4	35.9 ± 10.6	60.5 ± 30.0	56.7 ± 15.2	29.3 ± 9.2	39.1 ± 18.8	62.7 ± 21.3
0–30	144.3 ± 39.5	138.2 ± 15.0	162.8 ± 25.0	204.5 ± 29.1	221.1 ± 45.8	240.4 ± 25.8	173.3 ± 27.8	213.7 ± 42.2	196.9 ± 39.3

Примечание. А – негоревший участок болота; Б – горевший участок болота.

Note. А – unburned area of the bog; Б – burned area of the bog.

максимума составляет 7–8 лет, затем идет на спад, если не пролонгируется повторными палами. На участке А его массовое спороношение началось на 5-й год, а на 7-й начался распад высоких политриховых подушек из-за гибели мхов с южной стороны. Как известно из литературы (Поров, 2000; Zhuravleva, Ipatov, 2003), в процессе восстановления кустарничково-сфагновых болот после пожара политриховые мхи замещаются сфагновыми. Результаты 12-го года наших наблюдений показывают, что до этого замещения еще далеко.

Улучшение питания минеральными элементами, а также повышение температуры увеличивают продуктивность *P. strictum* за счет бокового ветвления, в то же время угнетая сфагновые мхи (Bubier et al., 2007; Vu et al., 2011). Его продукция увеличивается также при снижении уровня болотных вод, в отличие от сфагновых мхов (Potvin et al., 2015), что подтверждают и наши данные. Однако мы согласны с Juutinen et al. (2016), что “это изменение в составе мохового покрова заслуживает дальнейшего внимания”, поскольку переход к более легко разлагаемому материалу может снизить секвестирование углерода в болотном сообществе.

Как ранний сукцессионный вид он процветает в условиях открытого полога (Benscoter, 2006; Groeneveld et al., 2007). Эти авторы считают, что *P. strictum* облегчает заселение сфагновых мхов

благодаря созданию более благоприятных микроклиматических условий и его стратегии жизненного цикла. По нашим наблюдениям его заселение происходит также непосредственно в ненарушенную дернину *S. fuscum* и развитие происходит гораздо быстрее, эффективнее, чем на голом торфе, где сукцессия на участке Б была, по-видимому, прервана переувлажнением 2010–2011 гг.

К концу сезона 2020 г. фитомасса *P. strictum* увеличилась на 21 т/га на участке А, на Б – на 15 т/га. Возможно, столь значительное увеличение его фитомассы за относительно короткий промежуток времени связано с наличием большого банка спор *P. strictum*, который сохраняется в течение трех последних десятилетий из-за очень частого выгорания участка прилегающей к дороге части мелиоративной системы, расположенной недалеко от нашего объекта – болотного массива (см. рис. 1). Моховый ярус этих участков на 90–95% состоит из политриховых. Причинами могут быть также особенности его развития в разных эдафических условиях, а также, возможно, конкурентные взаимоотношения с вересковыми кустарничками, до конца еще не изученные. Данные, что вересковые кустарнички подавляют продукцию *P. strictum*, требуют подтверждения (Norby et al., 2019).

С одной стороны, *P. strictum* поставляет большое количество растительного вещества, что

в какой-то мере смягчает нарушенную пожаром биосферную функцию фитоценоза и говорит о способности экосистемы к самовосстановлению. При проведении ботанического анализа в слоях торфа с признаками пирогенного поражения (угли) политриховые практически не обнаруживаются (единично), хотя сфагновые мхи присутствуют постоянно. В литературе крайне мало информации о скорости его разложения относительно других растений. Мы нашли только одну экспериментальную работу (Likhanova, 2014) для лесного фитоценоза, подтверждающую факт больших потерь массы *P. strictum* от разложения по сравнению со сфагновыми мхами. С другой стороны, достаточно длительное развитие политриховых в растительном покрове, а этот временной интервал увеличивают повторные палы, может затормаживать восстановление сфагновых мхов, хотя достоверных доказательств этому представленные материалы пока не дают.

Данных о величине фитомассы и продукции *P. strictum* в отечественной литературе крайне мало. Величины его продукции указаны только для мезотрофных болот Канады (97–148 г/м²) (Longton, 1979). В многочисленных англоязычных публикациях продукция *P. strictum* оценивается по линейному росту “сопутствующего” сфагнума, “потому что он имеет такую же скорость роста” (Vitt, 2007). По нашему мнению, это не так: его фитомасса увеличивалась бы тогда только в верхнем 10-сантиметровом слое, а не во всем, что мы наблюдали (см. табл. 3).

В нашем случае продукция *P. strictum* вероятно значительно больше, чем окрашенная хлорофиллом фотосинтезирующая часть растений с боковыми столонами, ранее принимаемые нами за годичный прирост (Kopoteva, 2019), тем более с учетом накопленной за 9 лет фитомассы (минимум 17 т/га, см. табл. 3). В отдельные годы (2013, 2015 на участке Б и в 2017, 2019 гг. на обоих) прироста вообще не было, была убыль, иногда значительная, из-за обгорания высоких политриховых кочек во время палов и других причин. По нашему мнению, это объясняется еще и контагиозным, мозаичным распределением этого вида в растительном покрове. Большая стандартная ошибка (см. табл. 3) указывает, что 10 повторностей для достоверности статистических данных недостаточно и нужны отдельные специальные исследования для определения продукции *P. strictum* и его конкурентных

взаимоотношений с вересковыми кустарничками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Процесс послепожарного восстановления деятельного слоя, где происходит начальная стадия торфогенеза, рассматривается впервые. Только полное восстановление сфагнового покрова является необходимым условием для восстановления депонирующей углерод функции кустарничково-сфагновых болот Приамурья. В ходе его восстановления существуют определенные закономерности, на которые оказывают влияние абиотические факторы, в первую очередь уровень и режим увлажнения.

Наблюдения за восстановлением мохового яруса на гари показали, что сфагновый покров за 12 лет восстановился на 91% благодаря последним двум годам с повышенным количеством атмосферных осадков. Однако состав видов существенно изменился: в восстановившемся после пожара моховом ярусе стал доминировать *Sphagnum divinum*, в то время как до пожара господствовал *S. fuscum*.

Экстремальные пирогенные поражения подобные пожару 2008 г. делают болотные сообщества уязвимыми к повторным палам, затормаживающими восстановление допожарного мохового яруса. На неповрежденных и слабо поврежденных пожаром участках развиваются сукцессионные процессы, которые приводят к снижению продуктивности сфагновых мхов. Необходимы дальнейшие исследования этих сукцессий и их влияния на процессы в деятельном горизонте торфяных болот.

Многократное влияние пирогенного фактора слабой интенсивности в виде палов от сельскохозяйственного выжигания травы приводит к снижению продуктивности мохового яруса. Прогнозируемое возможное изменение климата с уменьшением количества осадков может затормозить этот процесс и даже ускорить деградацию торфяных болот, что уже давно наблюдается вблизи населенных пунктов на территории Приамурья, где широко практикуются весенне-раннелетние выжигания сухой травы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Данные исследования выполнены в рамках государственного задания № 121021500060-4 Института водных и экологических проблем ДВО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- [Bazarova et al.] Базарова В.Б., Гребенникова Т.А., Орлова Л.А., 2014. Динамика природной среды бассейна Амура в малый ледниковый период. — География и природные ресурсы. 3: 124–132.
- Benscoter B.W. 2006. Post-fire bryophyte establishment in a continental bog. — J. Veg. Sci. 17: 647–652.
- Benscoter B.W., Vitt D.H. 2008. Spatial patterns and temporal trajectories of the bog ground layer along a post-fire chronosequence. — Ecosys. 11(7): 1054–1064.
- Bourgeau-Chavez L.L., Grelik S.L., Billmire M., Jenkins L.K., Kasischke E.S., Turetsky M. 2020. Assessing boreal peat fire severity and vulnerability of peatlands to early season wildland fire. — Front. for Glob. Change. 3. Article 20. 13 p. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00020>
- Bu Zh.J., Rydin H., Chen X. 2011. Direct and interaction-mediated effects of environmental changes on peatland bryophytes. — Oecologia. 166(2): 555–563. <https://www.jstor.org/stable/41499857>
- Bubier J.L., Moore T.R., Bledzki L.A. 2007. Effects of nutrient addition on vegetation and carbon cycling in an ombrotrophic bog. — Glob. Change Biol. 13(6): 1168–1186. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01346.x>
- [Burenina] Буренина Т.А. 2005. Восстановление лесов после пожаров в Амурской области. — Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2: 64–71.
- [Burenina] Буренина Т.А. 2006. Изменение запасов надземной фитомассы и эмиссии углерода при пожарах на лесоболотных комплексах о. Сахалин. — Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2: 75–85.
- [Efremova, Efremov] Ефремова Т.Т., Ефремов С.П. 1994. Торфяные пожары как экологический фактор развития. — Экология. 5: 27–34.
- [Golovatskaya, Nikonova] Головацкая Е.А., Никонова Л.Г. 2013. Разложение растительных остатков в торфяных почвах олиготрофных болот. — Вестник ТГПУ. 3(23): 137–151.
- Groeneveld E.V.G., Masse A., Rochefort L. 2007. *Polytrichum strictum* as a Nurse-Plant in Peatland Restoration. — Restor. Ecol. 15(4): 709–719. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00283.x>
- Juutinen S., Moore T.R., Laine A.M., Bubier J.L., Tuittila E.-St., Young A.D., Chong M. 2016. Responses of mosses *Sphagnum capillifolium* and *Polytrichum strictum* to nitrogen deposition in a bog: height growth, ground cover, and CO₂ exchange. — J. Bot. 94(2): 127–138. <https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0183>
- [Kalyuzhnyj] Калужный И.Л. 2019. Гидрофизические свойства деятельного слоя болот Кольского полуострова. — Вестник Кольского научного центра РАН. 1(11): 14–29.
- [Kopoteva] Копотева Т.А. 2019. Пирогенные сукцессии в моховом ярусе на мезотрофном болоте в Приамурье. — Бот. журн. 104(7): 1045–1058.
- [Kopoteva, Kuptsova] Копотева Т.А., Купцова В.А. 2016а. Влияние пожаров на динамику фитомассы и первичной продукции мезотрофного кустарничково-сфагнового болота в Приамурье. — Журнал общей биологии. 77(5): 397–405.
- [Kopoteva, Kuptsova] Копотева Т.А., Купцова В.А. 2016б. Влияние пожаров на функционирование фитонизов торфяных болот. — Экология. 1: 1–7.
- [Kuptsova, Kopoteva] Купцова В.А., Копотева Т.А. 2014. Структура фитомассы и продукция торфяных болот Среднеамурской низменности в разных условиях увлажнения. — Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: прошлое и настоящее: Материалы IV Международного полевого симпозиума (Новосибирск, 4–17 августа 2014). Томск. С. 194–196.
- [Likhanova] Лиханова Н.В. 2014. Роль растительного опада в формировании лесной подстилки на вырубках ельников средней тайги. — Изв. вузов. Лесн. журн. 3: 52–66.
- Longton R.E. 1979. Studies on growth, reproduction and population ecology in relation to microclimate in the bipolar moss *Polytrichum alpestre*. — Bryologist. 82: 325–367.
- [Malaschuk] Малащук А.А., Филиппов Д.А. 2021. Постпирогенная динамика растительного покрова верхового болота Барское (Вологодская область). — Трансформация экосистем. 4(1): 104–121.
- [Malysheva] Малышева Т.В. 1970. К методике разграничения живых и отмерших частей у мхов при учете их фитомассы. — Бот. журн. 55(5): 704–709.
- [Naumov et al.] Наумов А.В., Косых Н.П., Паршина Е.К., Артымук С.Ю. 2009. Верховые болота лесостепной зоны, их состояние и мониторинг. — Сибирский экологический журнал. 2: 251–259.
- Norby R.J., Childs J., Hanson P.J., Warren J.M. 2019. Rapid loss of an ecosystem engineer: Sphagnum decline in an experimentally warmed bog. — Ecol. Evol. 9(22): 12571–12585. <https://doi.org/10.1002/ece3.5722>
- [Ob utverzhdenii...] Об утверждении методик расчета выбросов загрязняющих веществ в атмосферу (часть 2). Приказ Гос. комитет РФ по охране окружающей среды. 05.03.97. № 90.
- [Peskov et al.] Песков А.Ю., Крутикова В.О., Захарченко У.Н., Чаков В.В., Климин М.А., Каретников А.С., Диденко А.Н. 2020. Геохимия и магнетизм торфяников междуречья рек Хор и Кия, Сихотэ-Алинь (предварительные данные). — Тихоокеанская геология. 39(2): 79–89.
- [Popov] Попов С.Ю. 2000. Пирогенные сукцессии сфагновых мхов в Средней России. — Бот. журн. 85(2): 89–96.
- Potvin L.R., Kane E.S., Chimner R.A., Kolka R.K., Lilleskov E.A. 2015. Effects of water table position and plant functional group on plant community, aboveground production, and peat properties in a peatland mesocosm experiment (PEATcosm). — Plant Soil. 387: 277–294. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2301-8>
- [Prozorov] Прозоров Ю.С. 1961. Болота маревого ландшафта Средне-Амурской низменности. М. 121 с.

- [Prozorov] Прозоров Ю. С. 1974. Болота нижеамурских низменностей. — Новосибирск. 211 с.
- [Prozorov] Прозоров Ю.С. 1985. Закономерности развития, классификация и использование болотных биогеоценозов. М. 207 с.
- [Recommendatsii...] Рекомендации по тушению торфяных пожаров на осушенных болотах. 2020. С.-Петербург. ОМННО. "Совет Greenpeace". С. 187.
- Shetler G., Turetsky M.R., Kane E. 2008. Sphagnum mosses limit total carbon consumption during fire in Alaskan black spruce forests. — Can. J. For. Res. 38(8): 2328–2336. <https://doi.org/10.1139/X08-057>
- [Titlyanova] Титлянова А.А. 2010. Роль подземных органов в круговороте С в болотных экосистемах. — Болота и биосфера. Мат-лы VII Всерос. конф. с междунар. участием науч. школы (13–15 сентября 2010 г., Томск). Томск. С. 109–112.
- [Titlyanova et al.] Титлянова А.А., Афанасьев А.Н., Наумова Н.Б. 1993. Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск. 157 с.
- [Tsaregradskaya, Kositsyn] Цареградская С.Ю., Косицын В.Н. 1999. Оценка состояния растительного покрова после сильного торфяного пожара. — Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования: Материалы межд. конф. М. С. 156–158.
- Turetsky M.R., Benscoter B.W., Page S., Rein G., van der Werf G.R., Watts A. 2015. Global vulnerability of peatlands to fire and carbon loss. — Nat. Geosci. 8(1): 11–14. <https://doi.org/10.1038/ngeo2325>
- Turetsky M., Wieder K., Halsey L., Vitt D.H. 2002. Current disturbance and the diminishing peatland carbon sink. — Geophys. Res. Lett. 29(11): 21–1–21–4. <https://doi.org/10.1029/2001GL014000>
- [Vishnyakova et al.] Вишнякова Е.К., Миронычева-Токарева Н.П., Косых Н.П. 2012. Динамика разложения растений на болотах Васюганья. — Вестник ТГПУ. 7(122): 87–93.
- Vitt D.H. 2007. Estimating moss and lichen ground layer net primary production in tundra, peatlands and forests. — Principles and Standards for Measuring Primary Production. New York. P. 82–105.
- Wieder R.K., Scott K.D., Kamminga K., Vile M.A., Vitt D.H., Bone T., Xu B.I.N., Benscoter B.W., Bhatti J.S. 2009. Postfire carbon balance in boreal bogs of Alberta, Canada. — Glob. Change Biol. 15: 63–81. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01756.x>
- [Zhuravleva, Ipatov] Журавлева Е.Н., Ипатов В.С. 2003. Взаимоотношения видов рода *Sphagnum* (Sphagnaceae) и *Polytrichum commune* (Polytrichaceae) в заболоченных сосновых лесах. — Бот. журн. 88(8): 20–27.

RECOVERY OF PEAT-FORMING LAYER AFTER A FIRE ON MESOTROPHIC BOG (Khabarovsk Territory)

T. A. Kopoteva¹*, V. A. Kuptsova¹, **

¹Institute of Water and Ecology Problems FEB RAS
Kim Yu Chen Str., 65, Khabarovsk, 680000, Russia

*e-mail: kopoteva@ivep.as.khb.ru

**e-mail: victoria@ivep.as.khb.ru

The paper considers the structural organization of the peat active layer (acrotelm) of a mesotrophic bog in the Middle-Amur Lowland. Data on the phytomass and production of mosses as well as vascular plant roots are provided to describe the dynamics of the layer structure restoration after fire. It was established that the phytomass of live sphagnum mosses has recovered by 42% in 12 years after the fire, with a change in the dominating species. The production of dominant *Sphagnum fuscum* ((84 ± 14) g/m²) was 1.5 times more than the production of *S. divinum* ((54 ± 14) g/m²) before the fire, and than decreased by 1.5 times on the site that was unburned in 2008 and by 4 times in the burned site by the end of the observations. An analysis of the *Polytrichum strictum* phytomass dynamics during the pyrogenic succession of the phytocenose is provided. The phytomass of *P. strictum* in the 0–30 cm horizon rose by the end of the monitoring observations by (1537 ± 540) g/m² on the burned site and by (2142 ± 366) g/m² on the site not affected by the 2008 fire.

Keywords: pyrogenic factor, peat-forming layer, succession, phytomass, moss production, sphagnum turr, monitoring

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of the state assignment No. 121021500060-4 of the Institute of Water and Ecology Problems FEB RAS.

REFERENCES

- Bazarova V.B., Grebennikova T.A., Orlova L.A. 2014. Natural-environment dynamics within the Amur basin during the Neoglacial. — Geography and natural resources. 3: 124–132 (In Russ.).
- Burenina T.A. 2005. Reafforestation after fires in Amurskaya oblast. — Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo centra DVO RAN. 2: 64–71 (In Russ.).
- Burenina T.A. 2006. The dynamics of surface phytomass and carbon emission as affected by forest fires on Sakhalin Island. — Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo centra DVO RAN. 2: 75–85 (In Russ.).
- Vishnyakova E.K., Mironycheva-Tokareva N.P., Kosykh N.P. 2012. Decomposition dynamics of plants of bogs (Data: Vasyugan Bog). — Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. 7(122): 87–92 (In Russ.).
- Golovatskaya E.A., Nikonova L.G. 2013. Decomposition of plant residues in peat soils of oligotrophic peatlands. — Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. 3(23): 137–151 (In Russ.).
- Efremova T.T., Efremov S.P. 1994. Peat fires as an ecological factor of development. — Ekologia. 5: 27–34 (In Russ.).
- Zhuravleva E.N., Ipatov V.S. 2003. Interrelations between *Sphagnum* (Sphagnaceae) and *Polytrichum commune* (Polytrichaceae) in bog pine forests. — Bot. Zhurn. 88(8): 20–27 (In Russ.).
- Kalyuzhny I.L. 2019. Hydro-physical properties of the active layer in bogs in the Kola Peninsula. — Vestnik Kol'skogo nauchnogo centra RAN. 1(11): 14–29 (In Russ.).
- Kopoteva T.A., Kuptsova V.A. 2016a. Effect of fires on phytomass and primary production dynamics of the mesotrophic undershrub-sphagnum bog in the Amur region. — Zhurnal obshchey biologii. 5(77): 397–405 (In Russ.).
- Kopoteva T.A., Kuptsova V.A. 2016b. Effect of fires on the functioning of phytocenoses of peat bogs in the Middle-Amur Lowland. — Ekologiya. 1(47): 11–18 (In Russ.).
- Kopoteva T.A. 2019. Pyrogenic succession in moss layer on mesotrophic peat bog of Outer Manchuria (Priamurye). — Bot. Zhurn. 7(104): 1045–1058 (In Russ.).
- Kuptsova V.A., Kopoteva T.A. 2014. Phytomass structure and production of peatlands in the Middle Amur Lowlands in different wetting condition. — West Siberian Peatlands and Carbon Cycle: past and present: Proc. Fourth Int. Field Symposium (Novosibirsk, August 4–17, 2014). Tomsk. P. 194–196 (In Russ.).
- Likhanova N.V. 2014. The role of tree waste in the litter layer formation in cutting arease forests of the Middle Taiga Spruce Forests. — Bull. of Higher Educational Institutions. Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal). 3: 52–66 (In Russ.).
- Malashchuk A.A., Philippov D.A. 2021. Post-pyrogenic dynamics of the vegetation cover of the Barskoe raised bog (Vologda Region, Russia). — Transformatsiya ekosistem. 4(1): 104–121 (In Russ.).
- Malysheva T.V. 1970. On the method of distinguishing between living and dead parts of mosses when taking into account their phytomass. — Bot. Zhurn. 5(55): 704–709 (In Russ.).
- Naumov A.V., Kosykh N.P., Parshina E.K., Artymuk S.Yu. 2009. Forest-steppe raised bogs, their condition and monitoring. — Sibirskiy ekologicheskii zhurnal. 2: 251–259 (In Russ.).
- Ob utverzhdenii metodik rascheta vybrosov zagryaznyayushchikh veshchestv v atmosferu (chast 2). Prikaz Gos. komitet RF po okhrane okruzhayushchei sredy. 05.03.97. No. 90 (In Russ.).
- Peskov A.Yu., Krutikova V.O., Karetnikov A.S., Didenko A.N., Zakharchenko E.N., Chakov V.V., Klimin M.A. 2020. Geochemistry and magnetism of peat deposits in the Khor–Kiya interfluvium, Sikhote–Alin (preliminary results). — Tihookeanskaya geologiya. 2(14): 169–179 (In Russ.).
- Popov S.Yu. 2000. Pyrogenic successions of *Sphagnum* mosses in Central Russia. — Bot. Zhurn. 85(2): 89–96 (In Russ.).
- Prozorov Yu.S. 1961. Mires of the mari landscape of the Middle Amur Lowland. Moscow. 121 p. (In Russ.).
- Prozorov Yu.S. 1974. Bolota nizhnemurskikh nizmennostey [Swamps of the Lower Amur lowlands]. — Novosibirsk. 211 p. (In Russ.).
- Prozorov Yu.S. 1985. Patterns of development, classification and use of mire biogeocenoses. Moscow. 207 p. (In Russ.).
- Rekomendatsii po tusheniyu torfyanykh pozharov na osushennykh bolotakh. 2020. S.-Peterburg. OMNNO. “Sovet Greenpeace”. P. 187. (In Russ.).
- Titlyanova A.A. 2010. The role of belowground plant organs in the carbon turnover in mires, Mires and biosphere. — Proceedings of VII All-Russian Conference with International Participation of Scientific Schools (September 13–15, 2010, Tomsk). Tomsk. P. 109–112 (In Russ.).
- Titlyanova A.A., Afanasiev A.N., Naumova N.B. 1993. Successions and the biological cycle. Novosibirsk. 157 p. (In Russ.).
- Tsaregradskaya S.Yu., Kositsyn V.N. 1999. Assessment of the vegetation cover after heavy peat fire. — Proceedings of International Conference. Moscow. P. 156–158 (In Russ.).
- Benscoter B.W. 2006. Post-fire bryophyte establishment in a continental bog. — J. Veg. Sci. 17: 647–652.
- Benscoter B.W., Vitt D.H. 2008. Spatial patterns and temporal trajectories of the bog ground layer along a post-fire chronosequence. — Ecosystems. 11(7): 1054–1064.
- Bourgeau-Chavez L.L., Grelik S.L., Billmire M., Jenkins L.K., Kasischke E.S., Turetsky M. 2020. Assessing boreal peat fire severity and vulnerability of peatlands to early season wildland fire. — Front. for Glob. Change. Vol. 3. Article 20. 13 p. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2020.00020>
- Bu Zh.J., Rydin H., Chen X. 2011. Direct and interaction-mediated effects of environmental changes on peatland

- bryophytes. — *Oecologia*. 166(2): 555–563.
<https://www.jstor.org/stable/41499857>
- Bubier J.L., Moore T.R., Bledzki L.A. 2007. Effects of nutrient addition on vegetation and carbon cycling in an ombrotrophic bog. — *Glob. Change Biol.* 13(6): 1168–1186.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01346.x>
- Groeneveld E.V.G., Masse A., Rochefort L. 2007. *Polytrichum strictum* as a Nurse-Plant in Peatland Restoration. — *Restor. Ecol.* 15(4): 709–719.
<https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00283.x>
- Juutinen S., Moore T.R., Laine A.M., Bubier J.L., Tuittila E.-St., Young A.D., Chong M. 2016. Responses of mosses *Sphagnum capillifolium* and *Polytrichum strictum* to nitrogen deposition in a bog: height growth, ground cover, and CO₂ exchange. — *J. Bot.* 94(2): 127–138.
<https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0183>
- Longton R.E. 1979. Studies on growth, reproduction and population ecology in relation to microclimate in the bipolar moss *Polytrichum alpestre*. — *Bryologist*. 82: 325–367.
- Potvin L.R., Kane E.S., Chimner R.A., Kolka R.K., Lilleskov E.A. 2015. Effects of water table position and plant functional group on plant community, aboveground production, and peat properties in a peatland mesocosm experiment (PEATcosm). — *Plant Soil*. 387: 277–294.
<https://doi.org/10.1007/s11104-014-2301-8>
- Norby R.J., Childs J., Hanson P.J., Warren J.M. 2019. Rapid loss of an ecosystem engineer: Sphagnum decline in an experimentally warmed bog. — *Ecol. Evol.* 9(22): 12571–12585.
<https://doi.org/10.1002/ece3.5722>
- Shetler G., Turetsky M.R., Kane E. 2008. Sphagnum mosses limit total carbon consumption during fire in Alaskan black spruce forests. — *Can. J. For. Res.* 38(8): 2328–2336.
<https://doi.org/10.1139/X08-057>
- Turetsky M.R., Benscoter B.W., Page S., Rein G., van der Werf G.R., Watts A. Global vulnerability of peatlands to fire and carbon loss. — *Nat. Geosci.* 2015. 8(1): 11–14.
<https://doi.org/10.1038/ngeo2325>
- Turetsky M., Wieder K., Halsey L., Vitt D.H. 2002. Current disturbance and the diminishing peatland carbon sink. — *Geophys. Res. Lett.* 29(11): 21-1–21-4.
<https://doi.org/10.1029/2001GL014000>
- Vitt D.H. 2007. Estimating moss and lichen ground layer net primary production in tundra, peatlands and forests. — *Principles and Standards for Measuring Primary Production*. New York. P. 82–105.
- Wieder R.K., Scott K.D., Kamminga K., Vile M.A., Vitt D.H., Bone T., Xu B.I.N., Benscoter B.W., Bhatti J.S. 2009. Postfire carbon balance in boreal bogs of Alberta, Canada. — *Glob. Change Biol.* 15: 63–81.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01756.x>