

ANNUAL GROWTH AND PRIMARY PRODUCTION OF SPHAGNUM IN RAISED BOG MUKHRINO (FOUR-YEAR OBSERVATIONS: 2019-2022)

Filippova N.V.¹, Kosykh N.P.², Filippov I.V.¹, Niyazova A.V.¹

¹ Югорский государственный университет, Ханты-Мансийск

² Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск

filippova.courlee.nina@gmail.com

Citation: Filippova N.V., Kosykh N.P., Filippov I.V., Niyazova A.V. 2023. Annual growth and primary production of sphagnum in raised bog Mukhrino (four-year observations: 2019-2022). *Environmental Dynamics and Global Climate Change*, 14(1): 21-37.

DOI: 10.18822/edgcc472141

Supplement (дополнительные материалы): <https://edgccjournal.org/EDGCC/article/view/472141>

Изучение динамики линейного прироста и первичной продукции сфагновых мхов актуально в свете той роли, которую они играют в динамике углерода и его консервации в виде торфяной залежи. В глобальном масштабе, определены значения этих параметров для разных видов сфагновых мхов и в связи с разными абиотическими факторами. Однако, до сих пор остается недостаток в данных на территории Западной Сибири. Особенно важны данные многолетнего мониторинга, на основе которых можно говорить о многолетней динамике. В настоящем исследовании использовался метод относительных меток (индивидуальные кольца и «ершики») для определения годовичного прироста и продуктивности 8 видов сфагнума на верховом болоте в зоне средней тайги Западной Сибири. Наблюдения продолжались в течении 4 вегетационных сезонов. Всего сделано 1574 измерения линейного прироста и 200 измерений первичной продукции. Множественный дисперсионный анализ показал влияние нескольких факторов на значения линейного прироста: видовая принадлежность, год, местообитание и уровень болотных вод. Линейный прирост сфагновых мхов варьировал от 1,6 до 3 (в среднем между видами 2,1), далее по видам: S. divum (1,6 см в год), S. fuscum (1,7), S. capillifolium (1,7), S. papillosum (1,9), S. jensenii (2,7), S. angustifolium (3), S. majus (4,5 см в год). Годовая первичная продукция колебалась от 1,2 до 3,7 (в среднем 2,3) г/дм²: S. divum (1,2 г/дм² в год), S. papillosum (2,1), S. fuscum (2,1), S. jensenii (2,2), S. angustifolium (2,2), S. balticum (2,3), S. capillifolium (2,5), S. majus (3,7 г/дм² в год). Эксперимент с повышением температуры на 1,5 градуса не показал значимых изменений в линейном приросте S. balticum. Данные измерений прироста и первичной продукции представлены в виде общедоступного набора данных в депозитории GBIF.

Ключевые слова: продуктивность, первичная продукция, торфяное болото, торф, цикл углерода, Западная Сибирь

The linear growth and primary production of Sphagnum is an important parameter for estimation of carbon balance of peatland ecosystems, given large areas these landscapes cover in the Western Siberia. Sphagnum represents the largest pull of biomass in raised bogs, which in anoxic conditions becomes peat, storing the preserved sources of carbon. Primary production estimates of different Sphagnum species are well studied globally, different authors studied many parameters of growth and production in natural and experimental conditions. The main parameters defining the growth and primary production are: the species biology, humidity, nutrient balance and photosynthetic radiation. Regional monitoring of carbon balance requires local estimates of Sphagnum linear growth and production, registered for specific regional species for a number of years, covering temporal and spatial dynamics. This was the scope of the monitoring program, initiated in Mukhrino field station of Yugra State University in middle taiga zone of Western Siberia 4 years ago.

To cover biological, spatial and temporal variability of Sphagnum linear growth and productivity, a series of permanent plots was established in Mukhrino field station in October 2018. The plots were located along the boardwalks of the station to protect the surface of peatland during permanent monitoring. Eight species of Sphagnum were chosen, each species was measured in 2-3 plots to cover spatial variation, totaling in 27 plots. Each plot contains about 20 markers established to measure growth of a particular species in an exact location. Two types of markers were used for upright-growing ("wire brush") and side-growing ("individual ring") species of Sphagnum. The markers were attached at the end of vegetation season (October) and were measured a year after (the exact dates of measurements were 09.10.2019, 17.10.2020, 09.10.2021 u 13.09.2022). Additionally, a sample of Sphagnum carpet 1 dm³ was extracted from each plot on the date of measurements for estimation of Sphagnum productivity (to calculate

the dry weight of 1-cm shoots per 1 dm², which is then multiplied by a mean annual increment on this plot). To estimate the parameters of linear growth and production, we measured the water level below the surface and described vegetation composition on each plot. Part of plots were established under experimental warming conditions using Open Top Chambers which raised temperature on 1.5 °C on average. Climatic parameters were measured using an automatic weather station in the near proximity to the plots.

Totally 1574 measurements of *Sphagnum* linear growth increment and 200 estimates of *Sphagnum* primary production were made during the four-years period. The collected data were organized in a dataset using Darwin Core standard and published through Global Biodiversity Information Facility to be Findable, Accessible, Interoperable and Reusable by any researcher or project in this discipline. The analytical tools (R scripts) which were applied for the analyses of these data were published in GitHub and could be accessed and reproduced. Additionally, we made a literature database to integrate data of *Sphagnum* linear growth from published sources and compare our data with the previous results.

The following results were estimated during the study. The linear growth increment of eight species of *Sphagnum* varied from 1.6 to 3 (mean between species 2.1) cm per year. The species in ascending order of annual growth: *S. divum* (1.6 cm per year), *S. fuscum* (1.7), *S. capillifolium* (1.7), *S. papillosum* (1.9), *S. jensenii* (2.7), *S. angustifolium* (3), *S. majus* (4.5 cm per year). The annual primary production varied from 1.2 to 3.7 (mean between species 2.3) g/dm². The species in ascending order of annual primary production: *S. divum* (1.2 g/dm² per year), *S. papillosum* (2.1), *S. fuscum* (2.1), *S. jensenii* (2.2), *S. angustifolium* (2.2), *S. balticum* (2.3), *S. capillifolium* (2.5), *S. majus* (3.7). There are statistically significant differences in annual growth increments and primary production between some species, while others are the same. The specific year has significant influence on growth increment and primary production on average for *Sphagnum* species, but different species have positive or negative impact. There is statistically significant correlation between bog water level and growth increment for four species: two species with positive impact and two species with negative impact. When averaged for two habitats (treed bogs and *Sphagnum* lawns), the annual growth increments statistically differ, while the primary production is the same. There wasn't statistical effect of raised temperature (Open Top Chambers) on *Sphagnum* linear growth.

We used literature data to compare our estimates of linear growth increment and primary production with other studies. The statistical analysis proved some difference for three species, but in general our data confirm the global trends.

The following conclusions could be used in modelling of carbon stock in regional models of raised bog ecosystems: 1) there is statistical difference between mean growth increment and primary production of different species of *Sphagnum*; 2) the specific year weather parameters influence growth and production, based on interannual variation; 3) the averaged linear growth estimates of two habitats (treed bogs and *Sphagnum* lawns) differ significantly, but there wasn't statistical difference for primary production between habitats; 4) the linear growth of some species could be influenced by water level, negatively or positively for different species; 5) the mean estimates of species-specific linear growth increment and primary production coincide with literature-based information and could be used in modelling of regional scenarios of carbon cycle.

Key words: productivity, net primary production, peatland, peat, carbon cycle, West Siberia

ВВЕДЕНИЕ

Оценка линейного прироста и первичной продукции сфагноума актуальна в связи с интересом к роли сфагновых болот в глобальном потоке углерода, а также потребностью производств, занимающихся культивированием сфагноума. Активное развитие направление получило в конце 20 века с классических работ R.S. Clymo [Clymo, 1970; Clymo, 1973; Clymo et al., 1982 и др.].

Существует несколько десятков методов, использующихся для измерения линейного прироста и первичной продукции (см. например обзор методов в [Clymo, 1970; Vitt et al., 2007]). Первая группа методов основана на естественных маркерах – присущих сфагнуму годичных отрезках, ограниченных зимним изогнутым коленом стебля [Whinam and Buxton, 1997; Vitt et al., 2007; Mironov et al., 2016; Mironov et al., 2020], изменению уровня пигментации, или других изменениях структуры побега сфагноума [Clymo, 1970; Лапшина и Мульдьяров, 1971]. Ко второй группе можно отнести ручные методы измерения с помощью меток, от которых отсчитывают начало прироста. Исходным методом был предложенный R.S. Clymo метод «коленчатых проволочек» («cranked wire») [Clymo, 1970; Clymo, 1973], использующийся для прямостоячих видов сфагноума с плотной дерниной. Изогнутая инертная проволока закрепляется в дернину и измеряется рост сфагноума относительно начальной метки на проволоке. Модификация этого метода представлена в виде «проволочных ершиков» («brush wire»), где изогнутое колено заменяется ершиком из лески, таким образом, якорь получается более надежным [Gunnarsson and Rydin, 2000]. В дополнение к простому измерению линейкой,

придумали использовать стеклянную размеченную трубочку с воротничком для повышения точности измерений до 0.2 см [Clymo, 1970; Sonesson, 1980; Sonesson and Johansson, 1974]. Для ускоренного измерения прироста «оптом» на площадке исследователи пользуются нейлоновыми сетками (ячейка 1-1,5 см), закрепленными на поверхности головок сфагнома, где измерения проводятся сразу во многих точках, где побеги соприкасаются с нитями сетки [Lindholm, 1990; Laine et al., 2011; Vitt et al., 2007]. В экспериментальных условиях, когда измерения ведутся в камерах или в лотках, метки можно закрепить на дно или на края посуды, обеспечив стабильный рост относительно них сфагновых побегов [Limpens and Berendse, 2003]. Кроме того, в экспериментальных условиях пользуются обрезанием побегов до определенной длины на начальном этапе эксперимента и соответствующий учет прироста относительно этой длины в конце эксперимента. Все вышеперечисленные методы плохо годятся для мочажинных, растущих в бок или плавающих видов сфагнома, для которых используют индивидуальные метки (привязанные под головки сфагнома веревочки или петли из проволоки, которые крепятся к флажкам или колышкам) [Vitt et al., 2007]. Современные авторы в качестве таких меток используют легко доступные в магазинах нейлоновые стяжки для кабелей [Gaudig et al., 2020]. Наконец, к третьему классу методов измерения линейного прироста сфагнома мы отнесли более точный метод радиоактивных меток (C_{14}), который при наличии соответствующего оборудования позволяет наиболее точно оценить прирост и собрать достаточно большое количество измерений [Aerts et al., 1992].

Для пересчета линейного прироста сфагнома в массу первичной продукции на площадь, необходимо дополнительно провести измерения сухой массы сфагнома, соответствующей удельной высоте. Для этого используют отбор дернин сфагнома с единицы площади (5 см² или 10 см²), делают подсчет числа побегов, высушивают и взвешивают определенные (1 или 2 см) отрезки побегов под головками [Clymo, 1970].

Результаты изучения характеристик линейного прироста и удельной первичной продукции сфагнумов представлено в сотнях публикаций с широким географическим охватом. Оценивались как природные параметры (разные виды сфагнумов, влияние погодных условий, микрорельефа и т.д.), так и искусственные (влияние удобрений, искусственное повышение температуры, регулирование уровня болотных вод), в зависимости от задач, поставленных исследователями. В том числе, описаны основные закономерности роста и первичной продукции сфагновых мхов (см. также Gunnarsson, 2005):

1. Избыточное увлажнение и высокий стабильный уровень болотных вод имеют положительное влияние на линейный прирост и первичную продукцию для всех видов сфагнома (и наоборот, периодическая засуха и понижение уровня болотных вод ведут к замедлению роста) [Clymo, 1973; Hayward and Clymo, 1983; Loisel, 2012; Gaudig et al., 2017; McNeil and Waddington, 2003; Bengtsson et al., 2020; Gaudig et al., 2020].
2. Среди экологических групп видов сфагнома по отношению к факторам увлажнения местообитаний, более активный рост имеют гидрофильные виды топей (например, *S. majus*, *S. riparium*, *S. cuspidatum*); виды, растущие на повышениях и имеющие плотную дернину, имеют замедленный рост (*S. fuscum*, *S. divum*).
3. Повышение температуры в ряде экспериментов оказывало положительное влияние на прирост [Moore, 1989; Sonesson et al., 2002; Gunnarsson, 2005; Breeuwer et al., 2008].
4. Затенение и уменьшение уровня ФАР имеют отрицательную корреляцию с линейным приростом [Clymo, 1973; Hayward and Clymo, 1983; Loisel, 2012; Bengtsson et al., 2020].
5. Удобрения азотом, фосфором, калием и кальцием могут оказывать различное влияние в зависимости от уровня насыщенности почвы этими элементами, в случае недостатка элементов оказывая положительное влияние на рост сфагнома [Aerts, 1992; Gunnarsson and Rydin, 2000; Aerts, 2001; Limpens and Berendse, 2003; Gaudig et al., 2017; Bengtsson et al., 2020; Gaudig et al., 2020].
6. Изучено влияние сезона года, в том числе показан активный рост ранней весной и возможность зимнего роста в ряде климатических провинций [Küttim et al., 2020].
7. Существуют исследования, связывающие влияние лунных циклов на периодичность прироста [Mironov et al., 2018]; а также ингибирование роста проникающим ультрафиолетовым излучением [Mironov et al., 2020].

Таким образом, в глобальном масштабе накоплены обширные данные по изучению линейного прироста и первичной продукции разных видов сфагновых мхов и влиянию на них абиотических факторов среды. Однако, до сих пор остается недостаток в данных на территории Западной Сибири.

Особенно ценность представляют данные многолетнего мониторинга, на основе которых можно говорить об общих трендах. Недостаточны или отсутствуют данные по отдельным видам сфагновых мхов.

Целью проекта, лежащего в основе публикации, является организация постоянного мониторинга за приростом и первичной продукцией сфагнома на стационаре «Мухрино» Югорского государственного университета, где ведутся комплексные измерения параметров цикла углерода. **Основной целью публикации** является описание методики получения и структуры открытых данных о линейном приросте и первичной продукции, опубликованных в виде набора данных на портале Глобальной информационной системы о биоразнообразии (GBIF). В публикации впервые обобщаются результаты четырех лет наблюдений на площадках, заложенных на стационаре в 2018 году. Приводятся величины значений прироста и первичной продукции, а также результаты статистических анализов, тестирующих влияние на эти значения различных абиотических факторов.

МЕТОДИКА

Дизайн полевого эксперимента

Для измерения скорости линейного прироста использовали классический метод меток: для прямостоячих видов сфагнома (*Sphagnum fuscum*, *S. divum*, *S. papillosum*, *S. capillifolium*) использовали ершики, для наклонно растущих и плавающих видов (*S. majus*, *S. jensenii*, *S. balticum*, *S. angustifolium*) проволочные кольца (рис. 1). Ершики изготавливались вручную из инертной проволоки (садовая проволока в пластиковой оплетке), которая скручивалась с леской для получения «ершика» и в верхней части помечалась флажком. В нижней трети ершика закреплялась метка, относительно которой измерялся рост сфагнома вверх. Ершики устанавливались в среднем по 10 штук на площадке в радиусе 50 см, так чтобы охватить вариацию в микрорельефе площадки. Проволочные петли скручивали из той же проволоки, затем объединяли по 5 штук на колышек, который также помечался флажком. Два колышка (каждый по 5 петель) устанавливались на площадку на расстоянии 50 см друг от друга.

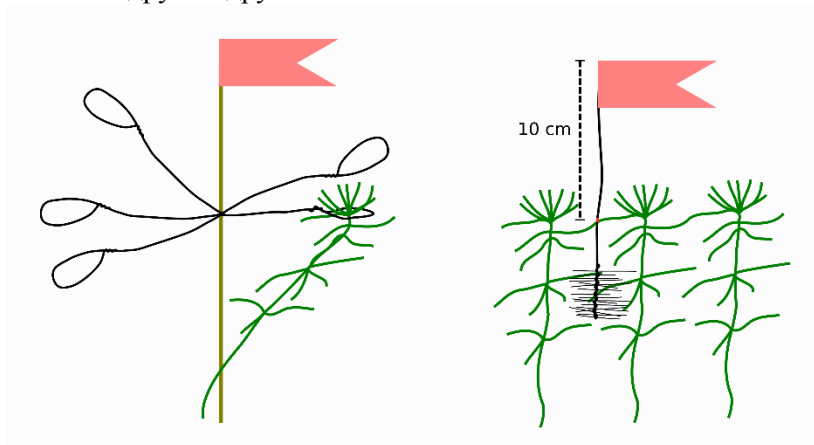


Рисунок 1. Схематичное изображение методики измерений с помощью проволочных петель (слева) и ершиков (справа).

Для измерения прироста разных видов сфагнома заложено 27 площадок так, что каждый вид сфагнома измерялся на 2-3 площадках, чтобы охватить пространственную вариацию (рис. 2). Все площадки заложены в радиусе 500 м вдоль мостков стационара Мухрино (координата центра расположения площадок 60.89190N, 68.68222E) [Dyukarev et al., 2021]. На каждой площадке была снята координата с помощью GPS и один раз (осенью 2019 года) измерен уровень болотных вод (измерения проводили в 3х точках на площадке, и записывалось среднее значение, общее для всей площадки).

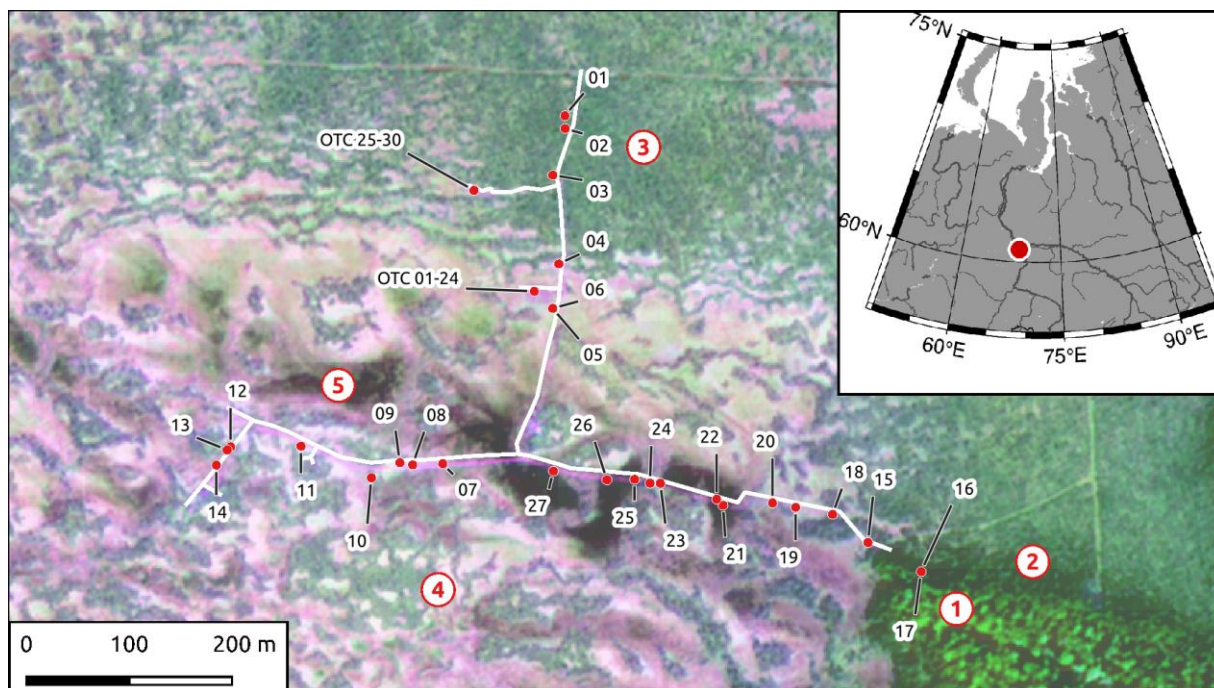


Рисунок 2. Карта расположения площадок для измерения прироста разных видов сфагновых мхов на полигоне «Мухрино» вдоль мостков на верховом болоте. Номера площадок и соответствующие виды сфагнома приведены в Приложении 1. Красными цифрами обозначены типы местообитаний: 1 – смешанный хвойный лес, 2 – рослый рям, 3 – рям, 4 – грядово-мочажинный комплекс, 5 – сфагновые топи.

Метки для измерения скорости линейного прироста устанавливали поздней осенью с тем, чтобы проследить прирост следующего года с ранней весны. Измерения прироста проводили в конце сентября – начале октября (09.10.2019, 17.10.2020, 09.10.2021 и 13.09.2022), соответственно в эти же даты после измерений устанавливались метки на следующий год. Следующей недели проводили дополнительный осмотр меток, чтобы удостовериться в их сохранности перед началом сезона роста.

Для изучения влияния на скорость прироста потепления климата, были заложены площадки на экспериментальном полигоне с камерами с открытым верхом (Open Top Chambers, OTC). Внутри площадки в результате тепличного эффекта создается повышение температуры на 1,5°C [Buttler et al., 2015]. Всего было заложено 15 площадок внутри OTC, и 15 площадок в контроле, где измерялся один вид сфагнома – *S. balticum* методом проволоочных колец. На каждой площадке заложено в среднем по 5 (в отдельные годы по 10) меток.

Для пересчета линейного прироста на удельную фитомассу, во время осенних измерений прироста отбирались пробы для учета плотности сфагнового ковра. На каждой площадке рамкой 5 см² отбирались дернины сфагнома, в которых затем подсчитывали число побегов, а верхние участки стеблей длиной 3 см высушивались для определения средней массы побега на единицу длины.

Хранение и представление данных

Для хранения полученных данных в стандартном формате и обеспечения свободного открытого доступа к ним, была создана таблица в формате DarwinCore, которая загружена, регулярно обновляется, и доступна для скачивания на платформе GBIF [Filippova and Kosykh, 2022; Электронное приложение 1] (табл. 1). Преимущество открытого хранения стандартизованных данных – это возможность их использования другими исследователями.

Таблица 1. Структура полей набора данных, представленного в формате DarwinCore и доступного для скачивания.

Поле таблицы	Тип данных
occurrenceID	Индивидуальный номер измерения, например MuSGrowth_0001
eventID	Индивидуальный номер площадки, например MuSGrowth_01
samplingProtocol	Метод измерения (“cranched wire”, “individual wire ringlet”)
habitat	Тип местообитания (“Oligotrophic Pine-dwarfshrubs-Sphagnum bog”, “Oligotrophic graminoid-Sphagnum bog”)
fieldNotes	Уровень болотных вод, см ниже уровня ковра, среднее из трех измерений, сделанных единожды на площадке
decimalLatitude	Координата площадки, широта
decimalLongitude	Координата площадки, долгота
Datum	Датум, в котором представлена координата площадки (WGS84)
coordinateUncertaintyInMeters	Неточность измерений координаты площадки, в метрах (3 м)
scientificName	Вид сфагнома
organismQuantity	Результат измерений прироста
organismQuantityType	Вид измерений (прирост, вес головок, вес побегов или число головок)
eventDate	Дата начала/окончания измерения
Year	Год, когда происходил прирост
kingdom	Царство (Plantae)
eventRemarks	Примечания к качеству измерений

Статистический анализ

Анализ структуры полученных данных и статистические расчеты выполнены в программном обеспечении R Studio 2022.02.0 [R Core Team, 2022] с использованием пакетов corplot [Wei, Simko, 2021], ggplot2 [Wickham, 2016], ggpubr [Kassambara, 2020], magrittr [Bache and Wickham, 2022], purr [Henry and Wickham, 2022], reshape [Wickham, 2007], rstatix [Kassambara, 2021], stats [R Core Team, 2022], tidyverse [Wickham et al., 2019]. Для определения нормальности распределения использовали тест Шапиро-Вилкоксона, а также построение плотности вероятности с помощью функции `geom_density` пакета `ggplot2`. Для сравнения нескольких групп использовали множественный дисперсионный анализ (функция `aov` пакета `stats`), а также метод Краскела – Уоллиса (функция `kruskal.test` пакета `stats`). Парные различия определяли Т-критерием Вилкоксона (`pairwise.wilcox.test` пакета `stats`) с последующим построением матрицы различий при помощи функции `corplot` одноименного пакета. Проверку зависимости прироста от уровня болотных вод делали при помощи коэффициента корреляции Пирсона (функция `cor.test` пакета `stats`), визуализацию корреляции проводили при помощи параметра `geom_smooth (method = "lm")` функции `ggplot`. Все скрипты для подготовки и анализа данных, подготовки таблиц и графиков были опубликованы в репозитории (проект R) на GitHub (<https://github.com/ninacourlee/MusSGrowth-analysis.git>).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ДИСКУССИИ

Структура полученных данных

Всего в течении четырех лет проведено 1574 измерения линейного прироста. Из них 539 измерений выполнено методом ершиков и 1035 – методом индивидуальных колец. По годам количество измерений распределялось равномерно и варьировало в зависимости от числа сохранившихся меток, всего в 2019 году проведено 365 измерений, в 2020 – 467, в 2021 – 402, в 2022 – 340 измерений. По типам местообитаний, всего в топях сделано 461 измерение, в рядах – 357 измерений. Выполнены измерения восьми видов, в том числе: *Sphagnum angustifolium* – 89 измерений, *S. balticum* – 796, *S. capillifolium* – 83, *S. fuscum* – 125, *S. jensenii* – 175, *S. divum* – 95, *S. majus* – 68, *S. papillosum* – 143 измерения. В рамках эксперимента по искусственному изменению

температуры с помощью камер с открытым верхом (ОТС), всего было выполнено 378 измерений, из них 183 в контроле и 195 внутри камер (все измерения проводились на одном виде сфагнома – *S. balticum*). Измерение первичной продукции выполнено на 200 образцах, из которых около половины выполнена в рамках эксперимента по изменению температуры. Визуализация структуры полученных данных представлена в виде столбиковых диаграмм (рис. 3).

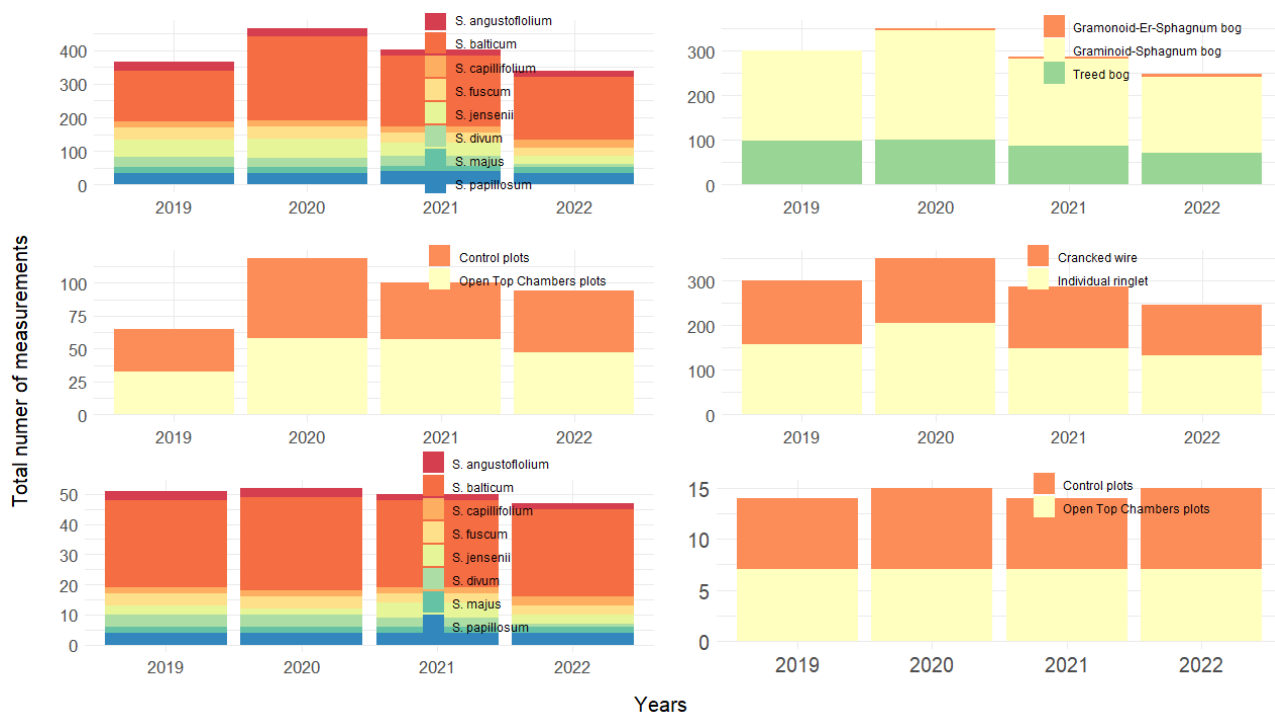


Рисунок 3. Описательные статистики, представляющие общее число полученных измерений линейного прироста сфагнома и первичной продукции по годам, видам, типам местообитаний, экспериментальным условиям и методам измерений на площадках стационара Мухрино за четырехлетний период мониторинга. А-Д: линейный прирост сфагнома, Е-Ф: первичная продукция.

Выбор аналитических методов

Тест Шапиро – Вилкоксона показал, что распределение данных прироста не нормально (логарифмирование не позволяет привести его к нормальному), поэтому все последующие методы анализа должны быть непараметрическими. Диаграммы рассеяния (рис. 4) демонстрируют правосторонний скос распределения годовых приростов сфагнома.

Множественный дисперсионный анализ показал значимое влияние нескольких факторов на скорость прироста: фактора видовой принадлежности, года, местообитания, уровня болотных вод, и взаимодействия этих факторов (табл. 2). Далее подробнее анализируется степень влияния каждого из значимых параметров.

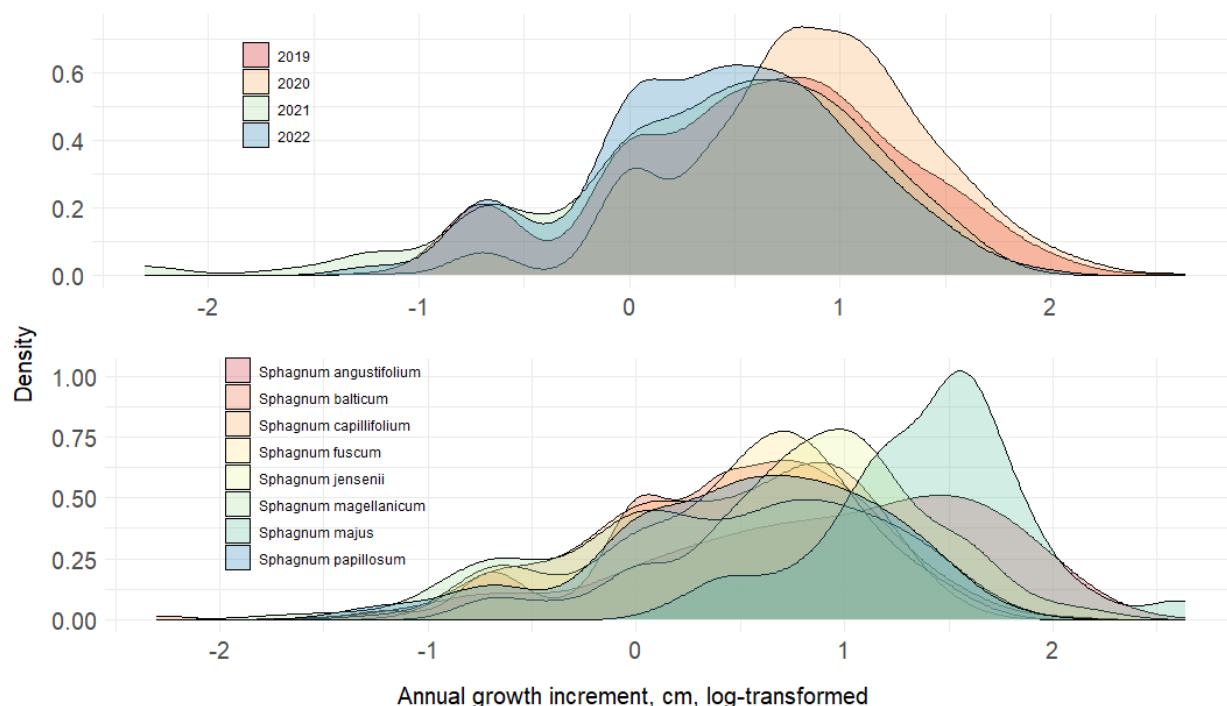


Рисунок 4. Диаграммы рассеяния (geom_density, ggplot) по годам (вверху) и по видам (внизу) на площадках стационара Мухрино за четырехлетний период мониторинга.

Таблица 2. Результаты множественного дисперсионного анализа (aov, stats), показывающие значимое влияние нескольких параметров и их взаимодействия на линейный годовой прирост сфагнома.

№	Effect	Degrees of Freedom in the numerator	Degrees of freedom in the denominator	F-value	p-value	p<.05	Generalized Eta-Squared measure of effect size
1	Вид сфагнома	7	1485	67.17	2.59e-84	***	0.24
2	Год	3	1485	53.573	7.06e-33	***	0.098
3	Местообитание (топь, рям)	5	1485	6.017	1.61e-05	***	0.02
4	УБВ	1	1485	5.227	0.022	*	0.004
5	Вид сфагнома:Год	21	1485	5.453	3.1e-14	***	0.072
6	Вид сфагнома:Местообитание	1	1485	2.095	0.148		0.001
7	Год:Местообитание	13	1485	2.28	0.006	**	0.02
8	Вид сфагнома:УБВ	7	1485	16.896	1.37e-21	***	0.074
9	Год:УБВ	3	1485	1.3	0.273		0.003
10	Местообитание:УБВ	3	1485	6.131	0.000384	***	0.012
11	Вид:Год:УБВ	18	1485	4.398	2.31e-09	***	0.051
12	Год:Местообитание:УБВ	6	1485	1.112	0.353		0.004

Прирост разных видов сфагнома

Различия линейного прироста между видами и отклонения по годам показаны на графике (рис. 5) и в таблице (табл. 3). Анализ различий прироста в зависимости от видовой принадлежности выявил пары видов, между которыми есть достоверные различия в приросте, и пары видов, где различия отсутствуют. Всего из 28 возможных пар, отличия в приросте отсутствуют или низки у 11 (40%) (рис. 6). Наибольшие различия наблюдаются у гидрофильных *S. majus* и *S. jensenii* по сравнению со всеми другими видами. Более активный рост гидрофильных видов сфагнома также повсеместно подтверждается в литературе.

Таблица 3. Средние значения прироста со стандартными отклонениями (sd) на площадках стационара Мухрино за четырехлетний период мониторинга, см/год.

Вид	Среднее по видам	2019	2020	2021	2022
<i>S. divum</i>	1,6(1,3)	1,5(1,3)	2,0(1,5)	1,3(1,0)	1,8(1,1)
<i>S. fuscum</i>	1,7(1,0)	1,8(1,3)	2,0(0,9)	1,4(0,8)	1,7(0,7)
<i>S. capillifolium</i>	1,7(1,9)	1,5(1,3)	2,2(1,0)	1,3(0,7)	1,7(0,8)
<i>S. balticum</i>	1,9(1,1)	1,7(1,1)	2,5(1,2)	1,7(1,0)	1,6(0,9)
<i>S. papillosum</i>	1,9(1,2)	1,7(1,0)	1,8(1,0)	1,7(1,2)	2,4(1,3)
<i>S. jensenii</i>	2,7(1,5)	2,7(1,2)	3,3(1,8)	2,4(1,4)	1,8(1,0)
<i>S. angustifolium</i>	3(2)	3,7(1,9)	3,9(2,1)	1,9(1,5)	2,2(1,5)
<i>S. majus</i>	4,5(2,3)	5,3(2,4)	5,7(2,5)	3,4(1,2)	3,4(1,5)
Среднее по годам	2,1(1,5)	2,2(1,6)	2,7(1,6)	1,8(1,2)	1,8(1,1)

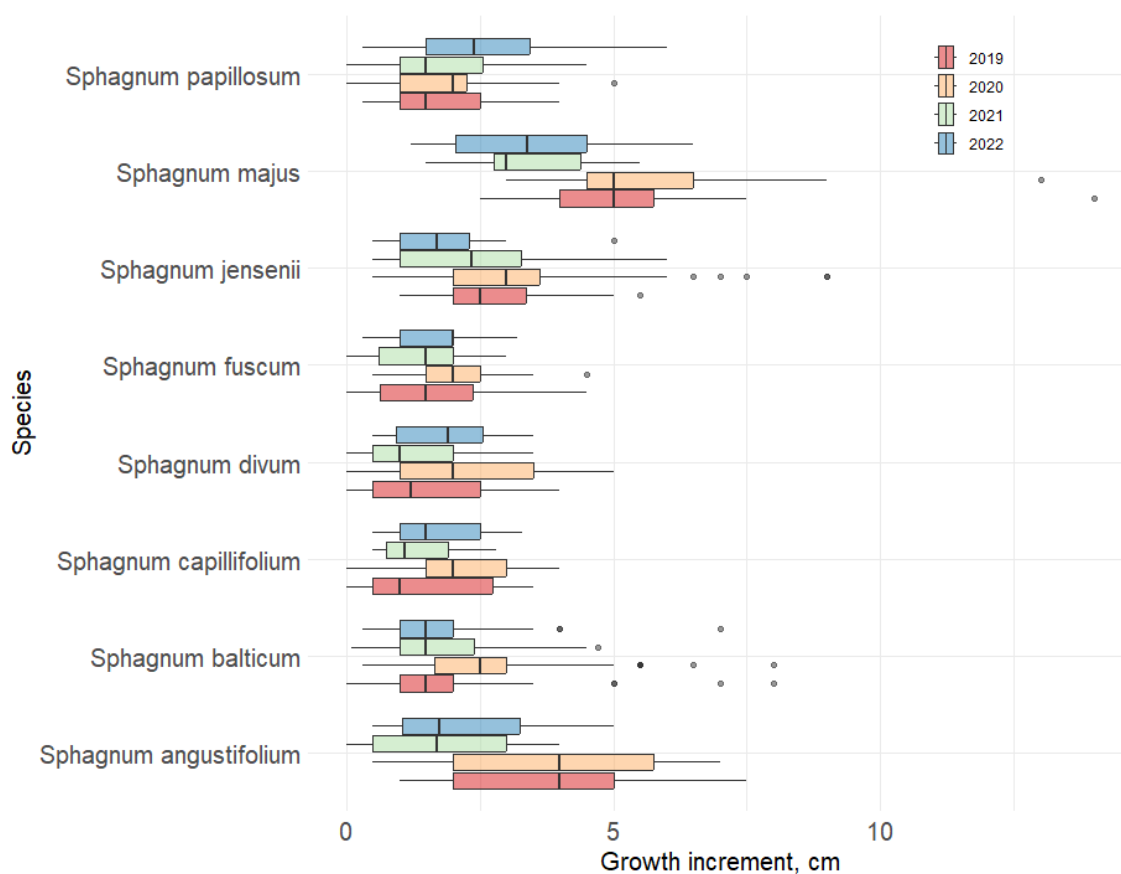


Рисунок 5. Диаграммы размаха (geom_boxplot, ggplot), демонстрирующие различия прироста между видами сфагнома и по годам, на площадках стационара Мухрино за четырехлетний период мониторинга.

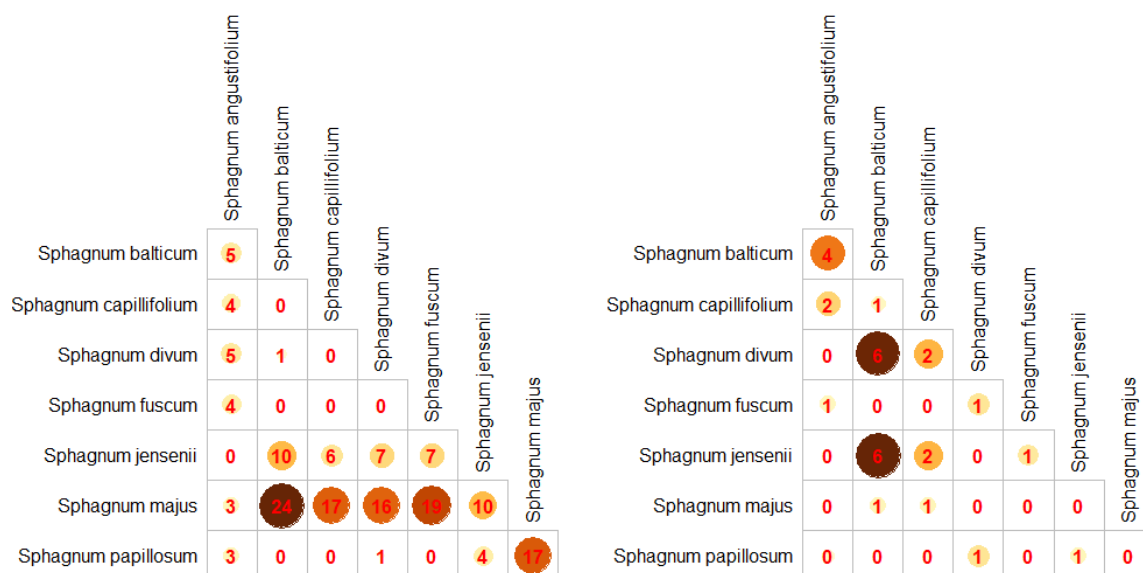


Рисунок 6. Матрица различий в линейном приросте (слева) и первичной продукции (справа) между видами, построенная с использованием критерия Вилкоксона, р-значения были преобразованы ($-\log_{10}$), чтобы визуализировать разницу: чем больше значение, тем больше различие (ноль – различия недостоверны).

Межгодовая динамика прироста

Общий средний (все виды сфагнома) прирост по годам различается, однако не для всех пар лет (табл. 4) различия достоверны. Также, нет общего паттерна активного роста в определенные годы для всех видов, он различается в зависимости от вида (рис. 7).

В настоящее время мы имеем только четыре года наблюдений, что недостаточно для анализа влияния климатических параметров на скорость линейного прироста/первичной продукции. Оценка значимости температуры, влажности воздуха и других параметров погодных условий будет сделана в будущем после накопления многолетнего ряда наблюдений.

Таблица 4. Значение уровня значимости среднего прироста сфагнома между годами, полученные в результате теста Вилкоксона.

p-value	2019	2020	2021
2020	0,14	-	-
2021	0,00	4e-08	-
2022	0,14	0,00	0,14

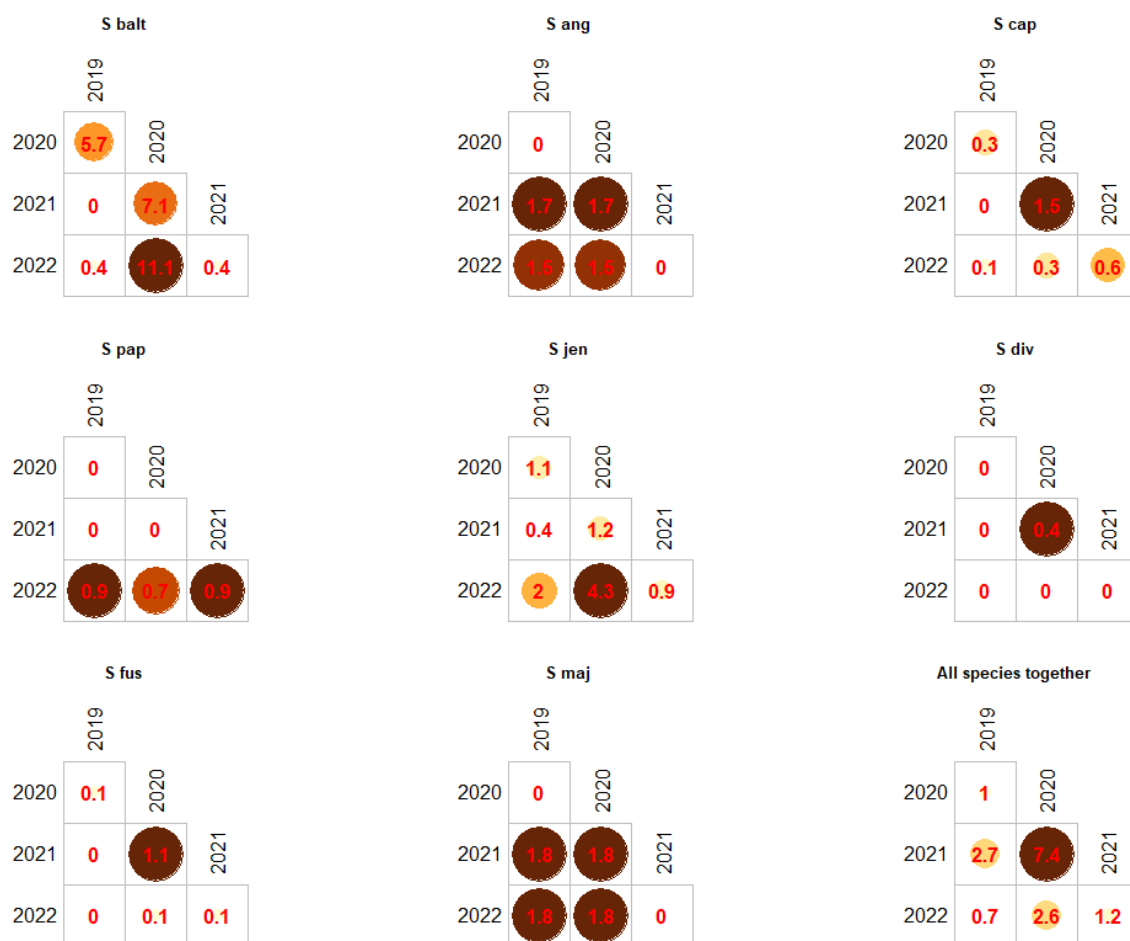


Рисунок 7. Матрицы различий линейного прироста разных видов сфагнома, построенные с использованием критерия Вилкоксона, р-значения были преобразованы ($-\log_{10}$), чтобы показать разницу, 0 – незначительная разница.

Влияние уровня болотных вод

Уровень болотных вод отрицательно коррелирует со скоростью прироста ($p\text{-value} = 3,642e^{-06}$), если объединить все измерения разных видов сфагнома и взять значения УБВ, измеренные на всех площадках (рис. 8). То есть, в целом для разных видов сфагнома с повышением УБВ ближе к поверхности, скорость прироста увеличивается.

Однако, эта интегральная характеристика может меняться, если рассматривать отдельный вид под влиянием изменений УБВ. Косвенно мы изучили этот аспект с помощью сравнения разных площадок (с разным уровнем УБВ) для каждого отдельного вида. Для четырех видов показана статистически значимая корреляция между уровнем болотных вод и скоростью прироста, причем для одних – положительная, то есть с понижением УБВ рост увеличивается (*S. angustifolium*, *S. divum*), для других – отрицательная, с понижением УБВ рост уменьшается (*S. balticum*, *S. papillosum*). Для четырех видов (*S. capillifolium*, *S. jensenii*, *S. fuscum*, *S. majus*) корреляция не была статистически значимой.

В нашем случае не было прямого эксперимента: мы не измеряли изменение УБВ и вслед за этим регулярно прирост. Вместо этого, данные о разных уровнях болотных вод (УБВ) для одного вида сфагнома были взяты из разных площадок (причем, однократные измерения за все годы). В таком случае, влияние на изменения прироста могут оказывать другие (не учтенные) параметры этой площадки. Представленные результаты скорее являются поводом для продолжения более детального исследования этого параметра в будущих экспериментах.

Различия прироста по местообитаниям

Дисперсионный анализ и тест Вилкоксона показали, что существуют достоверные различия между средним приростом сфагновых мхов двух типов местообитаний. Если суммировать виды, обитающие в рямах и топях за все годы наблюдений, то средний линейный прирост (с 95% доверительным интервалом) видов сфагновых мхов топей составляет $2,5 \pm 0,3$ см/год, рямов – $2,1 \pm 0,7$ см/год.

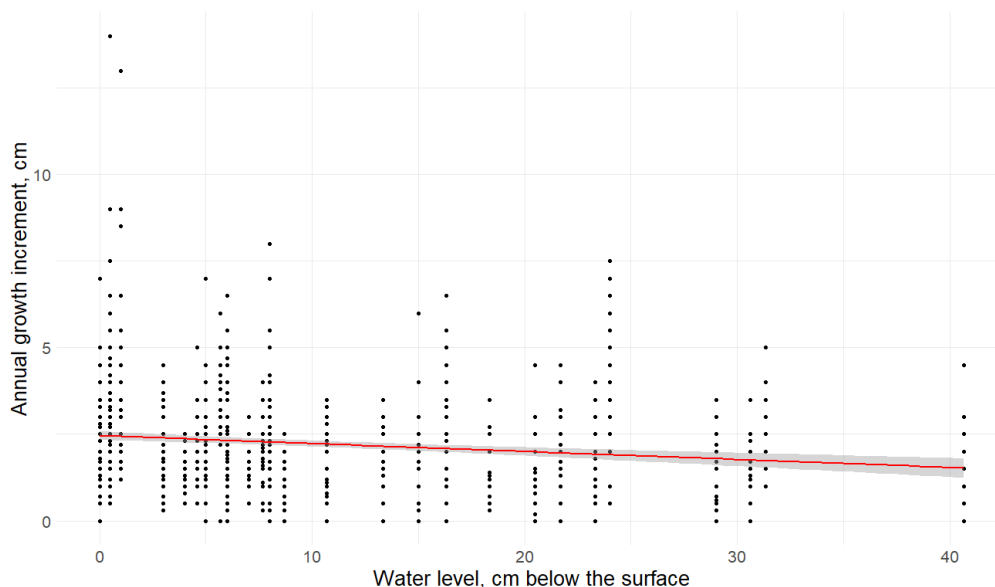


Рисунок 8. График корреляции уровня болотных вод (ось x) и прироста всех видов сфагнума (ось y), на основе метода Пирсона (corr.test) при помощи визуализации geom_point и geom_smooth функции ggplot.

Влияние экспериментального манипулирования температурой на прирост сфагнума

Проверка достоверности различий между приростом внутри площадок ОТС (то есть, при повышенной температуре) и в контроле с помощью теста Вилкоксона, показала отсутствие значимых различий. Также, результаты дисперсионного анализа подтвердили отсутствие влияния экспериментального повышения температуры на достоверные различия в выборке.

Поскольку ранее в литературе [Moore, 1989; Sonesson et al., 2002; Gunnarsson, 2005; Breeuwer et al., 2008] показано положительное влияние повышения температуры на прирост, то вероятно предположить слабый отклик на повышение температуры в приросте конкретного вида (*S. balticum*). Точный ответ может быть получен только в случае дополнительных экспериментов.

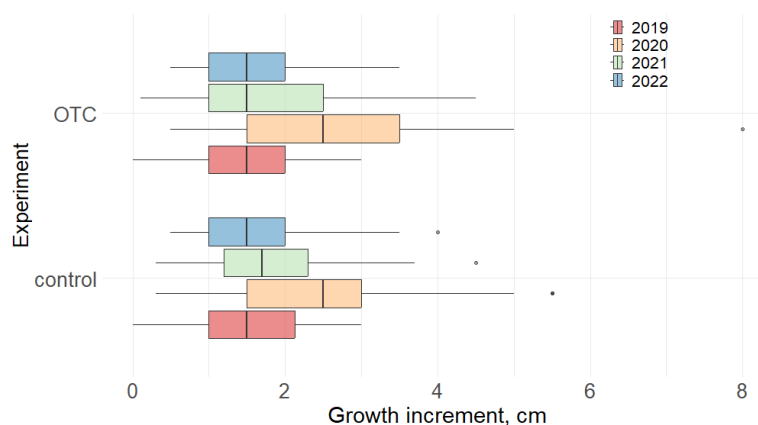


Рисунок 9. Диаграммы размаха (geom_boxplot, ggplot), демонстрирующие различия прироста сфагнума (*S. balticum*) в экспериментальных условиях (повышение температуры с помощью ОТС) и в контроле.

Первичная продукция

Средние оценки первичной продукции разных видов сфагнома по годам и общие по годам и видам показаны в таблице 5. Дисперсионный анализ показал значимость влияния видовой принадлежности и года на величину первичной продукции (табл. 6). Средняя первичная продукция сфагновых видов увеличивается в ряду: *S. divum* – *S. capillifolium* – *S. jensenii* – *S. papillosum* – *S. balticum* – *S. fuscum* – *S. angustifolium* – *S. majus* (рис. 10). Достоверные различия между парами видов показаны в матрице различий (рис. 6), наибольшие различия наблюдаются между *S. divum* и всеми остальными видами. Если игнорировать видовую принадлежность и проанализировать различия между местообитаниями (топями и рядами), в каждом из которых присутствуют разные виды, то достоверных различий в первичной продукции не выявляется. Однако, суждение о первичной продукции на уровне сообщества (болотного участка) должно строиться на оценке проективного покрытия разных видов сфагнома.

Таблица 5. Средние значения первичной продукции со стандартными отклонениями (sd) на площадках стационара Мухрино за четырехлетний период, г/дм² в год.

Вид	Среднее по видам	2019	2020	2021	2022
<i>S. divum</i>	1,2(0,2)	1,0(0,5)	1,5(0,4)	1,2(0,8)	1,1(0,0)
<i>S. papillosum</i>	2,1(0,4)	1,7(0,7)	2,1(0,5)	2,4(1,4)	2,5(1,0)
<i>S. fuscum</i>	2,1(0,7)	1,8(0,7)	3,1(6,1)	2,1(0,7)	1,4(0,4)
<i>S. jensenii</i>	2,2(0,3)	2,0(0,2)	2,7(0,9)	2,1(1,6)	2,1(0,4)
<i>S. angustifolium</i>	2,2(0,4)	2,5(0,4)	2,4(0,9)	1,8(1,3)	1,9(0,9)
<i>S. balticum</i>	2,3(0,5)	2,0(0,8)	3,0(1,2)	2,4(1,1)	1,8(0,7)
<i>S. capillifolium</i>	2,5(0,9)	1,8(0,7)	3,9(0,4)	2,0(0,0)	2,5(1,0)
<i>S. majus</i>	3,7(1,7)	3,0(0,8)	5,2(2,1)	5,0(0,3)	1,5(0,9)
Среднее по годам	2,3(0,7)	2,0(0,6)	3,0(1,1)	2,4(1,1)	1,8(0,5)

Таблица 6. Результаты множественного дисперсионного анализа (aov, stats), показывающие значимое влияние нескольких параметров и их взаимодействия на продукцию сфагнома.

Effect	Degrees of Freedom in the numerator	Degrees of Freedom in the denominator	F-value	p-value	p<.05	Generalized Eta-Squared measure of effect size
Вид сфагнома	7	161	4.844	5.61e-05	*	0.174
Год	3	161	13.929	4.05e-08	*	0.206
Эксперимент ОТС	2	161	0.247	0.781		0.003
Вид:Год	21	161	1.179	0.276		0.133
Год: Эксперимент	5	161	1.099	0.363		0.033

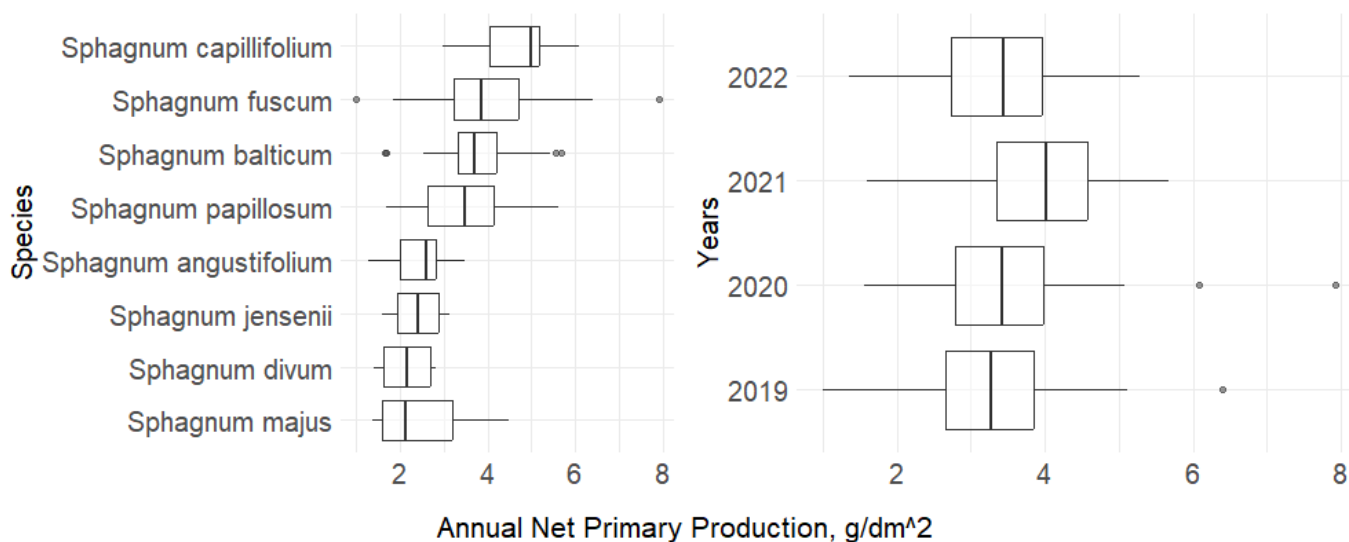


Рисунок 10. Диаграммы размаха (geom_boxplot, ggplot), демонстрирующие различия первичной продукции по видам сфагнома и по годам.

Сравнение результатов с литературными данными

Для сравнения полученных нами значений линейного прироста сфагнома с литературными данными, была составлена база данных приростов разных видов сфагновых мхов, опубликованных в работах разных авторов (Электронное приложение 1). В настоящее время в базу данных включено 33 публикации и одно электронное приложение с исходными данными, что составляет около 1,5 тысяч записей. В базе представлены сведения о линейном приросте и первичной продукции шестнадцати видов сфагновых мхов по всему миру. Географический охват включает 18 стран и три континента (Европа, Азия, Северная Америка). К сожалению, большинство статей не имеют исходных данных о приросте сфагнома в виде электронных приложений и таблиц, часто данные приходится извлекать из столбчатых диаграмм, что не может не сказаться на их качестве. Только одна из изученных работ содержала электронное приложение в виде таблицы, загруженной на Dryad – лучший пример представления исходных данных такого типа, которому нужно следовать [Bengtsson et al., 2020].

Мы сравнивали литературные данные с нашими данными о линейном приросте (рис. 11). С помощью Т-критерия Вилкоксона показано, что у трех видов наблюдаются достоверные различия (при 5% уровне значимости) между измеренным нами приростом, и литературными данными: *S. balticum* и *S. divum* в нашем исследовании имеют меньший прирост, *S. fuscum* несколько больший. Однако, сравнение с глобальными трендами не входило в задачи настоящего исследования, поскольку требует большей работы с качеством исходных данных и использование сложных статистических моделей (например, в работе Bengtsson et al., 2021]. В целом показано, что данные, полученные на Мухрино, не выбиваются из глобальных измерений.

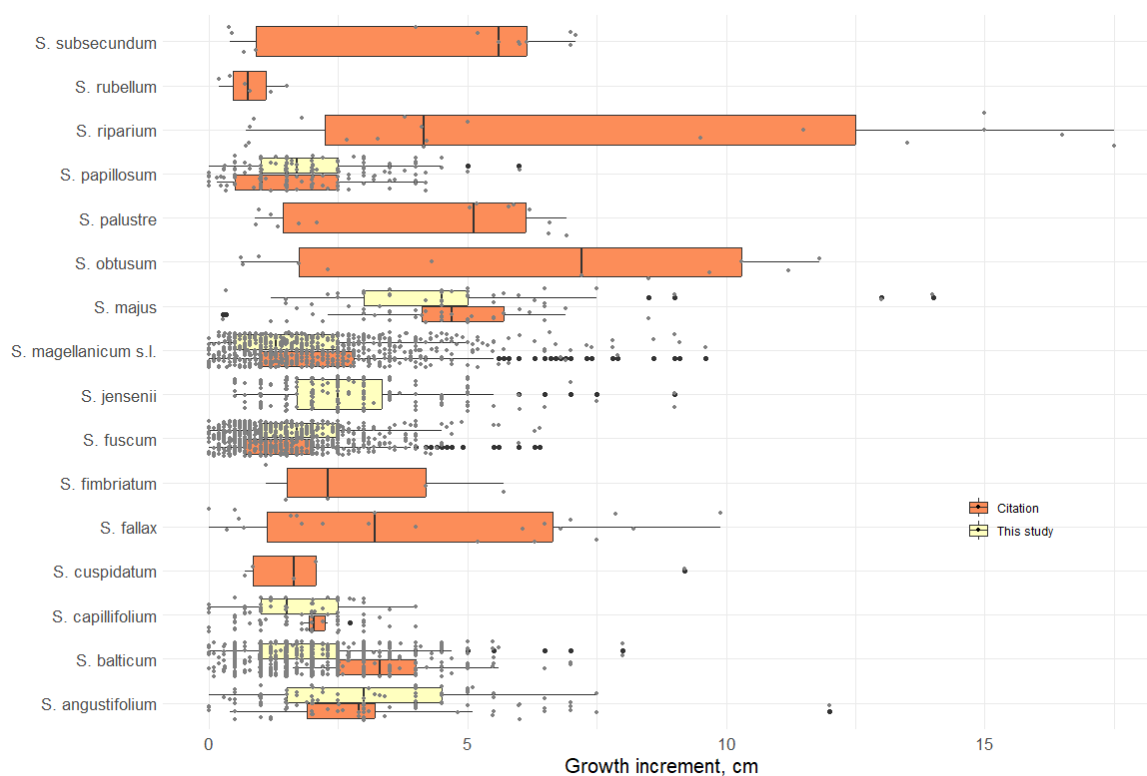


Рисунок 11. Диаграммы размаха (geom_boxplot, ggplot), демонстрирующие различия линейного прироста 15 видов сфагнома по литературным данным (оранжевый) и нашим измерениям (желтый). Серые точки – исходные данные; диаграмма размаха включает среднее, межквартильный размах, мин и макс значения; черные точки – выбросы диаграммы размаха.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Проанализированы результаты 4х-летних измерений линейного прироста и первичной продукции 8 видов сфагновых мхов на участке верхового болота «Мухрино» в средней тайге Западной Сибири (2019-2022), всего проведено 1574 измерения годовичного линейного прироста и 200 измерений первичной продукции. Одновременно с фоновыми участками, изучалось влияние экспериментального повышения температуры в камерах с открытым верхом – Open Top Chambers (OTC).
2. Исходные данные измерений линейного прироста и первичной продукции представлены в стандартизованном формате DwC и опубликованы в открытом доступе через портал GBIF.
3. Множественный дисперсионный анализ показал влияние нескольких факторов на значения годовичного прироста: имеют значение видовая принадлежность, год, местообитание и уровень болотных вод. Эксперимент с ОТС не показал значимых изменений в приросте. Каждый из факторов проанализирован с помощью статистических анализов и визуализации в графиках показаны общие тенденции.
4. Получены средние значения линейного прироста и первичной продукции по видам, по годам и общая средняя оценка для основных местообитаний (рямы, топи) верхового болота «Мухрино» за изученный период.
5. Создана база данных годовичного линейного прироста и первичной продукции сфагновых мхов по литературным данным. Сравнение полученных в нашем исследовании данных с литературными показало, что полученные измерения согласуются с данными из других регионов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование поддержано грантом для организации молодежной лаборатории в Югорском государственном университете (Западно-Сибирский межрегиональный научно-образовательный центр мирового уровня) в рамках национального проекта «Наука и университеты» (Лаборатория разработки методики метагеномного анализа для экспресс-оценки воздействий на среду в условиях интенсивного недропользования). Работа Ниязовой А.В. выполнена в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения (регистрационный номер 123030300031-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Aerts R., Wallen B., Malmer N. 1992. Growth-limiting nutrients in Sphagnum-dominated bogs subject to low and high atmospheric nitrogen supply. *Journal of ecology*, 1(80): 131-140. <https://doi.org/10.2307/2261070>
- Aerts R., Wallén B., Malmer N., De Caluwe H. 2001. Nutritional constraints on Sphagnum-growth and potential decay in northern peatlands. *Journal of Ecology*, 2 (89): 292-299. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00539.x>
- Bache S., Wickham H. 2022. magrittr: A forward-pipe operator for R. R package version 2.0.3. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=magrittr>.
- Bengtsson F., Rydin H., Baltzer J.L., Bragazza L., Bu Z.J., Caporn S.J., Dorrepaal E., Flatberg K.I., Galanina O., Galka M., Ganeva A. 2020. Environmental drivers of Sphagnum growth in peatlands across the Holarctic region. *Journal of Ecology*, 109(1): 417-431. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13499>
- Breeuwer A., Heijmans M.M., Robroek B.J., Berendse F. 2008. The effect of temperature on growth and competition between Sphagnum species. *Oecologia*, 1(156): 155-167. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-0963-8>
- Buttler A., Robroek B.J., Laggoun Défarge F., Jassey V.E., Pochelon C., Bernard G., Delarue F., Gogo S., Mariotte P., Mitchell E.A., Bragazza L. 2015. Experimental warming interacts with soil moisture to discriminate plant responses in an ombrotrophic peatland. *Journal of vegetation Science*, 26(5): 964-974. <https://doi.org/10.1111/jvs.12296>
- Clymo R. S. 1970. The Growth of Sphagnum: methods of measurement. *Journal of Ecology*, 1(58): 13-49. <https://doi.org/10.2307/2258168>
- Clymo R. S. 1973. The growth of Sphagnum: some effects of environment. *Journal of Ecology*, 3(61): 849-869. <https://doi.org/10.2307/2258654>
- Clymo R. S., Hayward P. M. 1983. Bryophyte ecology. In: *The Ecology of Sphagnum*, (A. J. E. Smith, ed.), Springer, Dordrecht, Netherlands, pp. 229-289. https://doi.org/10.1007/978-94-009-5891-3_8
- Dyukarev E., Zarov E., Alekseychik P., Nijp J., Filippova N., Mammarella I., Filippov I., Bleuten W., Khoroshavin V., Ganasevich G., Meshcheryakova A., Vesala T., Lapshina E. 2021. The multiscale monitoring of peatland ecosystem carbon cycling in the middle taiga zone of Western Siberia: the Mukhrino bog case study. *Land*, 10(8): 824. <https://doi.org/10.3390/land10080824>
- Filippova N., Kosykh N. 2023. Sphagnum annual growth and primary production measurements (Mukhrino field station, West Siberia) (2018-2022). Version 1.12. Yugra State University Biological Collection (YSU BC). Occurrence dataset. <https://doi.org/10.15468/fcz7at> Last accessed 15.02.2023.
- Gaudig G., Krebs M., Joosten H. 2017. Sphagnum farming on cut-over bog in NW Germany: Long-term studies on Sphagnum growth. *Mires & Peat*, 20(4): 1-19. <https://doi.org/10.19189/MaP.2016.OMB.238>
- Gaudig G., Krebs M., Joosten H. 2020. Sphagnum growth under N saturation: interactive effects of water level and P or K fertilization. *Plant Biology*, 22(3): 394-403. <https://doi.org/10.1111/plb.13092>
- Gunnarsson U. 2005. Global patterns of Sphagnum productivity. *Journal of Bryology*, 3(27): 269-279. <https://doi.org/10.1179/174328205X70029>
- Gunnarsson U., Rydin H. 2000. Nitrogen fertilization reduces Sphagnum production in bog communities. *The New Phytologist*, 147(3): 527-537. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00717.x>
- Hayward P. M., Clymo R. S. 1983. The growth of sphagnum: experiments on, and simulation of, some effects of light flux and water-table depth. *Journal of Ecology*, 3(71): 845-863. <https://doi.org/10.2307/2259597>
- Henry L., Wickham H. 2022. purrr: functional programming tools. R package version 0.3.5. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=purrr> Last accessed 15.02.2023.
- Kassambara A. 2020. ggpubr: 'ggplot2' based publication ready plots. R package version 0.4.0. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=ggpubr> Last accessed 15.02.2023.
- Kassambara A. 2021. rstatix: pipe-friendly framework for basic statistical tests. R package version 0.7.0. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=rstatix> Last accessed 15.02.2023.
- Kassambara A. 2022. ggcorrplot: visualization of a correlation matrix using 'ggplot2'. R package version 0.1.4. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=ggcorrplot> Last accessed 15.02.2023.
- Küttim M., Küttim L., Ilomets M., Laine A.M. 2020. Controls of Sphagnum growth and the role of winter. *Ecological Research*, 35(1): 219-234. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12074>
- Laine A.M., Juurola E., Hájek T., Tuittila E.S. 2011. Sphagnum growth and ecophysiology during mire succession. *Oecologia*, 167: 1115-1125. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2039-4>
- Limpens J., Berendse F. 2003. Growth reduction of Sphagnum magellanicum subjected to high nitrogen deposition: the role of amino acid nitrogen concentration. *Oecologia*, 135: 339-345. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1224-5>

- Lindholm T., Vasander H. 1990. Production of eight species of *Sphagnum* at Suurisuo mire, southern Finland. *Annales Botanici Fennici*, 27(2): 145-157.
- Loisel J., Gallego-Sala A.V., Yu Z. 2012. Global-scale pattern of peatland *Sphagnum* growth driven by photosynthetically active radiation and growing season length. *Biogeosciences*, 9(7): 2737–2746. <https://doi.org/10.5194/bg-9-2737-2012>
- McNeil P., Waddington J. M. 2003. Moisture controls on *Sphagnum* growth and CO₂ exchange on a cutover bog. *Journal of Applied Ecology*, 2(40): 354-367. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2003.00790.x>
- Mironov V. L., Kondratev A.Y., Mironova A.V. 2020. Growth of *Sphagnum* is strongly rhythmic: contribution of the seasonal, circalunar and third components. *Physiologia Plantarum*, 168(4): 765-776. <https://doi.org/10.1111/ppl.13037>
- Mironov V.L., Grabovik S.I., Ignashov P.A., Kantserova L.V. 2016. Geotropic curvature of *Sphagnum*: environmental features of their genesis and trial application for estimation shoot length increment. *Arctoa*, 25(2): 352-363. <https://doi.org/10.15298/arctoa.25.27>
- Moore T. R. 1989. Growth and net production of *Sphagnum* at five fen sites, subarctic eastern Canada. *Canadian Journal of Botany*, 4(67): 1203-1207. <https://doi.org/10.1139/b89-156>
- R Core Team. 2022. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org/>. Last accessed 15.02.2023.
- Sonesson M., Carlsson B.Å., Callaghan T.V., Halling S., Björn L.O., Bertgren M., Johanson U. 2002. Growth of two peat-forming mosses in subarctic mires: species interactions and effects of simulated climate change. *Oikos*, 99(1): 151-160. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.990115.x>
- Sonesson M., Persson S., Basilier K., Stenström T.A. 1980. Growth of *Sphagnum riparium* Ångstr. In Relation to Some Environmental Factors in the Stordalen Mire. *Ecological Bulletins*, 30: 191-207.
- Vitt D. H. 2007. Estimating Moss and Lichen Ground Layer Net Primary Production in Tundra, peatlands and forests. In: *Principles and standards for measuring primary production*, (T. Fahey, A. Knapp, eds.), Oxford University Press, New York pp. 82-105.
- Wei T., Simko V. 2021. R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix. (Version 0.92). URL: <https://github.com/taiyun/corrplot>. Last accessed 15.02.2023.
- Whinam J., Buxton R. 1997. *Sphagnum* peatlands of Australasia: an assessment of harvesting sustainability. *Biological Conservation*, 82(1): 21-29. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00015-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00015-3)
- Wickham H. 2007. Reshaping data with the reshape package. *Journal of Statistical Software*, 21(12). URL: <https://www.jstatsoft.org/v21/i12/> Last accessed 15.02.2023.
- Wickham H. 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag, New York. URL: <https://ggplot2.tidyverse.org>. Last accessed 15.02.2023.
- Wickham H., Averick M., Bryan J., Chang W., McGowan L.D., Francois R., Grolemund G., Hayes A., Henry L., Hester J., Kuhn M., Pedersen T.L., Miller E., Bache S.M., Muller K., Ooms J., Robinson D., Seidel D.P., Spinu V., Takahashi K., Vaughan D., Wilke C., Woo K., Yutani H. 2019. Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 43. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>

Поступила в редакцию: 15.02.23
Переработанный вариант: 17.05.23