

УДК 630*11+630*18+574.45(571.1)

ПРОДУКТИВНОСТЬ ДРЕВЕСНОГО ЯРУСА НА ВЕРХОВЫХ БОЛОТАХ В ТАЕЖНОЙ ЗОНЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ¹

© 2022 г. Н. Г. Коронатова^a, *, Н. П. Косых^a^aИнститут почвоведения и агрохимии СО РАН, просп. Академика Лаврентьева, 8/2, Новосибирск, 630090 Россия

*E-mail: koronatova@issa-siberia.ru

Поступила в редакцию 15.10.2019 г.

После доработки 09.01.2020 г.

Принята к публикации 06.04.2022 г.

Проведена количественная оценка фракций живой и мертвой органической массы древесного яруса верховых болот таежной зоны Западной Сибири, где доминирует болотная форма сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. f. *litwinowii* с примесью сосны кедровой *P. sibirica* Du Tour. В результате дискриминантного анализа установлено значимое различие между модельными деревьями из южной, средней и северной тайги. Отдельно для каждой из таежных подзон получены полиномиальные уравнения регрессии, аппроксимирующие зависимости фракций биомассы от диаметра ствола. Густота древесного яруса в болотах линейно уменьшалась к северу от 20.3 ± 6.6 до 3.5 ± 0.9 тыс. дер. га⁻¹, что сопровождалось снижением суммарной фитомассы от 1057 до 333 г м⁻², в то время как максимальный запас сухостоя и сухих ветвей отмечен в средней тайге. Максимальная масса корней в толще 0–30 см была в средней тайге, а минимальная – в северной. Характерно увеличение запаса корней сосен с глубиной в южной и средней тайге и снижение – в северной. Показано изменение структуры фитомассы и соотношения фракций вдоль широтного градиента. Надземная первичная продукция древесного яруса в южной, средней и северной тайге оценена в 70.7, 27.3 и 4.7 г м⁻² год⁻¹ соответственно, с максимальным вкладом кедровой сосны в центре таежной зоны, не превышающим 5%. Вклад древесного яруса в общий запас фитомассы верховых болот уменьшался от 28% на юге территории до 9% на севере.

Ключевые слова: древесный ярус, *Pinus sylvestris* L. f. *litwinowii*, *P. sibirica* Du Tour, фитомасса, мортмасса, первичная продукция, верховые болота, таежная зона Западной Сибири.

DOI: 10.31857/S0024114822040052

Торфяные болота широко распространены на территории Западной Сибири, где они занимают 26% площади (Романова, 1985), или 1000330 км² (Yefremov, Yefremova, 2001), что составляет около 30% от всех торфяных болот умеренных широт (Moore, 2002). Поэтому болота данной территории играют существенную роль в формировании регионального, в том числе почвенного климата, регулировании речного стока, газовом обмене с атмосферой, а также вносят значимый вклад в глобальный круговорот углерода.

Преобладающим типом болот в Западной Сибири являются верховые, наиболее широко распространенные в таежной зоне, где занимают по разным оценкам от 216000 км² (Вомперский и др., 2005) до 336000 км² (Романова, 1985) и 416000 км² (Yefremov, Yefremova, 2001). При этом доля облесенных болот составляет в таежных подзонах от

50 до 58%, снижаясь до 39% в подтайге Западной Сибири (Вомперский и др., 2011).

Основной древесной породой верховых болот севера Европы и Сибири является сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L., что отличает евразийские облесенные болота бореальной зоны от североамериканских, где преобладают лиственница американская *Larix laricina* (Du Roi) и ель черная *Picea mariana* (Mill.) Britt., Sterns & Pegg (Vitt, 1994). Сосновые ценозы болот Северной Евразии приурочены к наиболее дренированным участкам (Вомперский, Глухов, 1982). Сосны на верховых болотах характеризуются низкорослостью в связи с высоким уровнем стояния болотных вод, бедностью олиготрофных торфяных почв (Пьявченко, 1967; Биогеоэкологическое ..., 1982; Глебов, 1988) и недостаточным развитием опорной функции корней в рыхлом сфагновом оесе (Панов, 2007), и при высоте менее 10 м не бонитируются (Глебов, 1988). Высокая вариабельность среды на болотах приводит к внутривидовому формообразованию у деревьев (Минаева, Сирин, 2011). В за-

¹ Работа выполнена в рамках государственного задания ИПА СО РАН при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

висимости от линейных размеров и характера кроны выделяют несколько форм болотных сосен: *P. sylvestris* L. f. *uliginosa* Abol. высотой 10–12 м и кроной в верхней трети ствола; *P. sylvestris* L. f. *litwinowii* Sukacz. высотой 2–4 м и кроной в верхней части ствола; *P. sylvestris* L. f. *willkommii* Sukacz., имеющая вид деревца с обильным ветвлением от основания высотой 1–3 м; *P. sylvestris* L. f. *pumila* Abol., имеющая вид куста с обильным ветвлением от основания высотой до 1.5 м (Сукачев, 1973). Считается, что f. *willkommii* может быть как самостоятельной формой, так и переходить в f. *pumila* (Панов, 2007) либо быть подростом f. *litwinowii* (Лешок, Дыренков, 1988). Часто в качестве примеси к сосне обыкновенной на болотах встречается сосна сибирская кедровая *Pinus sibirica* Du Tour, которая в условиях олиготрофности и обводненности также приобретает специфические болотные формы (Храмов, Валуцкий, 1977; Велесевич, Чернова, 2014).

Согласно базе данных В.А. Усольцева (2007) о лесах Евразии, сведения о западносибирских болотных сосняках имеются главным образом для отдельных районов южнотажной подзоны. Здесь параметры их фитомассы и продукции изучали Н.И. Пьявченко (1967), А.А. Храмов, В.И. Валуцкий (1977), Ф.З. Глебов (1988), С.П. Ефремов с соавт. (2005), Т.Т. Ефремова с соавт. (2008), Н.Г. Коронатова и Е.В. Миляева (2011), Е.А. Головацкая (2017). В более северных регионах данной территории такие исследования единичны (Махатков и др., 2007; Косых, Махатков, 2008).

Несмотря на значительную долю облесенных болот в Западной Сибири, при изучении круговорота углерода древесный ярус редко попадает в поле зрения исследователей по следующим причинам. Болотоведы-биогеоценологи сосредоточены на изучении основных продуцентов и эдификаторов — сфагновых мхов, а также травяно-кустарничкового яруса и используют методики, которые неприменимы для древесного яруса. Изучение запасов биомассы древесного яруса сфагновых болот требует модификации подходов, принятых в лесоведении, в связи с миниатюрностью болотных сосен. Хотя облесенные болота могут учитываться как леса (Торфяные болота ..., 2001), низкопродуктивные сосновые ценозы верховых болот обычно не представляют интереса для исследователей. Малодоступность западносибирских болот также обуславливает их меньшую изученность по сравнению с аналогичными экосистемами Северной Европы.

Цель данной работы — получение количественных оценок фракций биомассы и первичной продукции древесного яруса на верховых болотах в таежной зоне Западной Сибири, а также выявление закономерностей их изменения по широтному градиенту.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Ключевые участки располагались на верховых болотах разных таежных подзон Западно-Сибирской равнины (табл. 1). В пределах зоны распространения олиготрофных сфагновых болот деревья растут на повышенных, наиболее дренированных участках болотных микроландшафтов. К ним относятся гряды, которые входят в состав грядово-мочажинных и грядово-озерковых комплексов, а также сосново-кустарничково-сфагновые болота (рямы). В данной работе мы используем понятие “рям” как ландшафтную категорию для обозначения сосново-кустарничково-сфагновых гомогенных болот, которые встречаются на протяжении всей зоны олиготрофных сфагновых болот Западной Сибири (Храмов, Валуцкий, 1977; Боч, Мазинг, 1979; Лапшина, 2003; Филиппов, Лапшина, 2008; Терентьева и др., 2017). Основной породой, формирующей древесный ярус данных болот, является сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L. с преобладающей формой f. *litwinowii*, а на высоких рямах — f. *uliginosa*. Также в небольшом числе часто присутствует сосна сибирская (кедровая) *P. sibirica*. В северной тайге, в зоне распространения бугристых болот, некоторые исследователи отмечают наличие на мерзлотных буграх редкой угнетенной сосны обыкновенной (Кац, 1941), либо лиственницы и кедровой сосны (Боч, Мазинг, 1979), либо всех перечисленных древесных пород (Пьявченко, 1985). Нами, как и в других современных работах (Москаленко, 2009), зафиксировано присутствие молодых деревьев сосны обыкновенной и иногда сосны кедровой на плоско- и крупнобугристых болотах в районе Сибирских Увалов.

В пониженных, наиболее обводненных болотных микроландшафтах — топях, мочажинах, ерсеях, которые образуют комплексы как с грядами, так и с мерзлотными буграми, — деревья не встречаются.

Сосны на верховых болотах отличаются низкорослостью и повышенной густотой (см. табл. 1) по сравнению с сосняками на суходолах, что потребовало модификации общепринятой методики. Во-первых, размер учетной площади сократили до 100 м², поскольку на такой площади насчитывалось в среднем более 200 деревьев в южной тайге, где проводили первые исследования. В болотах средней и северной тайги применяли такую же методику, отработанную ранее в более южных районах. Небольшие размеры и вытянутая форма гряд обусловили выделение удлиненных прямоугольников для учета либо определяли площадь всей гряды. На выделенных площадях провели сплошной пересчет деревьев, подроста и сухостоя. Во-вторых, диаметр деревьев измеряли на уровне мохового покрова, поскольку измерение на высоте 1.3 м невозможно при средней высоте древес-

Таблица 1. Характеристика ключевых участков

Подзона	Название болота	Болотный микро-ландшафт или его элемент	Географические координаты		Состав древесного яруса*	Число учетных площадок, шт.	Размер учетных площадок, м ²	Густота древесного яруса, тыс. дер. га ⁻¹ **			Высота деревьев, м***		Диаметр деревьев, мм***	
			с.ш.	в.д.				сосны обыкновенной	сосны кедровой	сухостоя	среднее значение	разброс значений	среднее значение	разброс значений
Южная тайга	Верх-Тарка	Рям	56°48'	78°42'	10С	1	10 × 10	11.3	0	2.4	1.0	0.4–2.5	25	6–90
	Плотниково	Гряды	56°48'	82°51'	10С, 10СедК	5	По размеру гряд	6.7	0	0.9	н.д.	н.д.	н.д.	н.д.
Средняя тайга		Рям	56°51'	82°50'	10СедК	2	10 × 10	44.6	3.1	3.1	1.5	0.6–2.7	37	13–60
		Рям	56°51'	82°50'	10СедК	2	10 × 10	11.1	0.1	1.2	1.0	0.2–3.1	25	3–80
		Рям	59°45'	75°37'	10СедК, 9С1К	3	10 × 10	11.0	0.2	0.8	1.4	0.6–2.0	31	10–50
		Рям	59°45'	75°37'	10СедК, 9С1К	3	10 × 10	24.0	0.5	1.1	1.3	0.5–2.7	26	5–85
		Рям	59°45'	75°37'	10СедК, 9С1К	3	10 × 10	15.6	1.9	1.4	1.9	0.7–5.1	45	6–200
		Рям	59°39'	75°33'	8С2К	1	1.8 × 72	4.9	0	1.0	2.1	1.0–4.3	49	13–160
		Рям	60°53'	68°39'	10СедК, КеДБ	1	10 × 10	5.9	3.6	1.9	1.7	0.8–3.1	49	20–100
		Рям	60°53'	68°41'	10СедК	1	10 × 10	27.7	2.0	1.5	1.6	0.7–2.5	42	22–67
		Рям	60°53'	68°40'	9С1К	4	1.5 × 10	13.0	2.0	1.7	3.1	0.7–10.6	37	14–160
		Рям	60°54'	76°49'	9С1К	1	5 × 10	29.2	3.2	1.2	1.1	0.3–6.0	17	5–85
Северная тайга	Нижневартовск	Гряды	60°58'	69°45'	9С1К, 10С	2	5.5 × 10, 5.5 × 2.5	2.9	0.4	1.5	1.2	0.3–3.3	26	5–90
	Первое	Гряды	61°03'	69°27'	4С6К	1	10 × 10	12.4	0	2.2	0.9	0.5–2.5	16	9–56
	Чистое	Рям	61°20'	73°05'	10С	1	10 × 10	1.9	2.4	0.4	0.5	0.5–3.0	39	18–75
	Неизвестное озеро	Гряды	61°20'	73°05'	10С	1	10 × 10	7.5	0	0.3	1.7	0.6–3.5	28	15–70
	Федоровское	Рям	61°25'	73°19'	9С1К	1	10 × 10	8.5	0.8	0.6	1.8	0.5–5.2	33	11–64
	Погранич-	Высокий	63°00'	75°12'	10С	1	10 × 10	4.2	0	0.1	1.9	0.7–4.0	46	15–90
	ное	Рям	62°58'	75°11'	10С	1	10 × 10	4.2	0	0.3	1.5	0.6–3.0	38	10–110
	Тегу-	Рям	63°13'	75°43'	10С	1	10 × 20	0.5	0	0.05	2.7	0.5–7.0	70	10–290
	Мамонтогий	Мерзлот-	63°20'	75°22'	7С3К	7	1.5 × 10	2.5	1.7	0.5	2.4	0.4–5.3	54	5–120
	Западно-	Рям	63°20'	75°21'	10СедК	1	10 × 10	6.0	0.2	0.8	1.0	0.5–1.8	30	8–45
Северная тайга	Ноябрьское	Рям	63°20'	75°21'	10СедК	1	10 × 10	6.0	0.2	0.8	1.7	0.4–3.7	37	8–80
		Рям	63°20'	75°21'	10СедК	1	10 × 10	6.0	0.2	0.8	1.1	0.3–2.6	21	5–65

* Определен по количеству деревьев: С – сосна обыкновенная; К – сосна кедровая; Б – береза пушистая.

** Включает все деревья высотой от 30 см и возрастом от 10 лет.

*** Данные высоты и диаметра приведены для сосны обыкновенной старше 20 лет.

ного яруса, составляющей полтора метра, а измерение на уровне шейки корня затруднено в связи с обрастанием мхами и погребением ствола в моховом очесе, так что шейка оказывается на глубине 30–40 см от поверхности болота. Точность измерения диаметра составила 1 мм в связи с малым средним диаметром древесного яруса (около 36 мм). Такие же подходы к оценке таксационных показателей древесного яруса болот можно найти в работах А.А. Храмова и В.И. Валуцкого (1977), Е.А. Романовой (1980), С.Э. Вомперского и др. (1982), Е.А. Головацкой (2017). Высоту деревьев измеряли с точностью до 1 см. Возраст деревьев установили по годичным кольцам срубленных модельных деревьев. Для расчета запасов фракций биомассы и первичной продукции на учетных площадках отбирали по 5–8 модельных сосен высотой от 30 см до 3 м и диаметром ствола 3–70 мм, включая ствол, погруженный в моховой очес, с комлем. Всего с 2006 по 2015 гг. отобрано 115 модельных деревьев болотной формы *f. litwinowii*: 39, 52 и 24 экземпляра в болотах южной, средней и северной тайги, соответственно (от 5 до 15 на каждой учетной площади). Полевые работы велись во второй половине августа или в сентябре, когда вегетация заканчивается.

Для учета корней отбирали почвенные монолиты вглубь от уровня поверхности болота, т.е. от поверхности сфагнового покрова. Такой подход принят при оценке продуктивности верховых болот (Титлянова, 2007; Kosykh et al., 2008; Головацкая, 2009) и связан с тем, что верхний живой слой сфагнового покрова, мощностью в единицы сантиметров, с глубиной обычно без явных морфологических признаков переходит в отмерший очес и далее в торф, образуя единый слой со сходными физическими свойствами плотности, пористости, водоудержания. Для сосудистых растений этот почвенно-моховой слой является субстратом, поверх которого они поселяются, формируют побеги с фотосинтезирующими органами, в то время как корни трав и кустарничков обнаруживаются уже в поверхностном живом слое мха. Поэтому части растений, расположенные выше поверхности болота (мохового покрова) принято относить к наземной фитомассе, а ниже — к подземной. Монолиты объемом 1 дм³ отбирали послойно до глубины 30 см. Всего отобрано 104 монолита, из них 75 — в средней тайге, 12 — в южной и 17 — в северной (кроме бугристого болота). Для изучения распределения корней сосны в торфяной почве в ряме болотного комплекса Мухрино между двумя соснами, растущими на небольших кочках на расстоянии 2.05 м и с выровненным моховым покровом между ними, отбирали монолиты через каждые 15–20 см с отступом от стволов деревьев в 10 см. Отбор проводили послойно до глубины 40 см, поскольку болотные воды стояли ниже 45 см.

Высота одного дерева была 135 см, диаметр 28 мм, другого — 173 см и 40 мм соответственно.

В лаборатории модельные деревья разбирали на фракции хвои, ветвей и ствола выше и ниже мохового покрова, а также сухих побегов (сухие ветви и не опавшая сухая хвоя вместе). Разделения ствола на фракции коры и древесины не проводили. Хвою и ветви, в свою очередь, делили на приросты текущего года и предыдущих лет. Фракции высушивали и взвешивали. Возраст модельных деревьев варьировал от 10 до 60 лет; один экземпляр, отобранный в среднетаежном Сургутском полесье, насчитывал 90 лет, что, по нашим данным, близко к предельному времени жизни сосен на олиготрофных сфагновых болотах. С возрастом увеличивались диаметр и высота деревьев. В среднем сосны от 20 лет и старше обладали диаметром ≥ 10 мм и высотой над уровнем мохового покрова 40–60 см.

Фитомассу разных фракций аппроксимировали полиномиальными уравнениями второй степени в зависимости от диаметра ствола на уровне мохового покрова, что обеспечило получение наибольшего коэффициента детерминации r^2 (табл. 2). Наиболее надежные результаты получены для фракций ствола выше и ниже мохового покрова. Высокие значения коэффициентов детерминации получены для деревьев, которые растут в южной и северной тайге. Средняя тайга включала в данное исследование наиболее протяженную по широте территорию с большим набором ключевых участков, что явилось причиной более низких значений коэффициентов детерминации. Недостатком использования этого типа уравнений явилось то, что в ряде случаев регрессионная кривая уходила в отрицательную область при наименьших значениях диаметра ствола. Поэтому на начальном этапе мы аппроксимировали массу фракций степенными уравнениями для деревьев с диаметром ствола менее 25 мм и полиномиальными — для более крупных модельных деревьев, а затем суммировали результаты для всего древесного яруса на учетной площади. Оказалось, что разница между результатами, полученными обоими способами, составляет от 0.4 до 4.1% как в большую, так и в меньшую сторону, в среднем 1.7%. То есть использование полиномиальных регрессий допустимо для расчета фитомассы всего древесного яруса, но непригодно для группы деревьев с минимальными диаметрами ствола. В северной тайге построение моделей проводили отдельно для деревьев сфагновых олиготрофных и плоскобугристых болот, поскольку их морфометрические и весовые показатели существенно отличались между собой. Число модельных деревьев с мерзлотного плоскобугристого болота составило четыре.

Генеративные органы (стробилы, шишки) встречались среди модельных деревьев возрастом

Таблица 2. Параметры уравнения зависимости фракций фитомассы модельных деревьев от диаметра ствола на уровне мохового покрова, полинома второй степени*

Фракция фитомассы	Коэффициенты			
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	детерминации r^2
Южная тайга ($N = 39$)				
Хвоя текущего года	0.0254	0.0917	−0.0582	0.956
Хвоя прошлого года	0.0306	0.0585	−0.2133	0.885
Трехлетняя хвоя	0.0250	−0.0995	0.7414	0.855
Хвоя 4-х и более лет	0.0060	0.2774	−2.1373	0.863
Ветви текущего года	0.0052	0.0393	−0.2324	0.886
Ветви прошлого года	0.0276	−0.7971	4.9316	0.839
Трехлетние ветви	0.0083	−0.0275	0.1549	0.937
Ветви 4-х и более лет	0.0705	1.0062	−8.3616	0.878
Надземная часть ствола	0.0913	3.7093	−22.6590	0.986
Часть ствола, погребенного мхом, и комель	0.1249	2.9011	−15.4780	0.937
Сухие ветви	−0.0395	3.2241	−17.3580	0.639
Средняя тайга ($N = 52$)				
Хвоя текущего года	−0.0075	1.2853	−7.7307	0.696
Хвоя прошлого года	−0.0047	1.3557	−8.0100	0.730
Хвоя трехлетняя	0.0011	1.1785	−7.5940	0.628
Хвоя четырехлетняя и старше	0.0039	1.1118	−8.3242	0.584
Ветви текущего года	−0.0015	0.2781	−1.6787	0.692
Ветви прошлого года	−0.0021	0.3247	−1.5865	0.682
Ветви трехлетние	−0.0022	0.3643	−1.7657	0.502
Ветви четырехлетние и старше	−0.0137	6.6325	−51.1470	0.674
Надземная часть ствола	0.1374	3.8854	−28.7280	0.955
Часть ствола, погребенного мхом, и комель	0.0959	4.0881	−24.7150	0.868
Сухие ветви	0.0019	2.8488	−24.5910	0.623
Северная тайга ($N = 24$)				
Хвоя текущего года	0.0039	0.1605	−0.4664	0.882
Хвоя прошлого года	0.0016	0.6196	−2.4420	0.916
Хвоя трехлетняя	−0.0080	0.8018	−3.6567	0.854
Хвоя четырехлетняя и старше	−0.0054	0.7179	−1.2208	0.447
Ветви текущего года	0.0018	0.0110	0.0737	0.916
Ветви прошлого года	0.0015	0.0732	−0.2170	0.938
Ветви трехлетние	−0.00007	0.1205	−0.4435	0.943
Ветви четырехлетние и старше	−0.0105	1.7930	−8.5726	0.836
Надземная часть ствола	0.6220	−10.2690	42.7260	0.995
Часть ствола, погребенного мхом, и комель	0.1833	0.3142	−2.6689	0.971
Сухие ветви	−0.0086	1.4013	−8.2968	0.871
Все таежные подзоны ($N = 21$)				
Шишки	−0.0007	0.3987	−4.8177	0.360

* $y = Ax^2 + Bx + C$.

16 лет и старше, диаметром не менее 8 мм и высотой над моховым покровом не менее 45 см. Поскольку доля модельных деревьев с генеративными органами составила чуть более 18%, для оценки фитомассы шишек построили уравнение аппроксимации без разделения по подзонам. Коэффициент детерминации в этом случае составил 0.360, так что полученный результат можно расценивать как ориентировочный.

Модельные деревья сосны кедровой (9 экз.) отобраны на двух болотах: болоте Чистом и грядах Западно-Ноябрьского болота, а полученные регрессионные зависимости применены для деревьев по всей Западной Сибири. Несмотря на достаточно высокие значения коэффициентов детерминации (около 0.9 для части ствола выше и ниже мохового покрова, 0.8 — для многолетних ветвей и хвои, 0.6 — для ветвей и хвои текущего года), малая выборка заставляет рассматривать полученные результаты как предварительные, а коэффициенты регрессионных уравнений не приводятся.

Сухостой на болотах чаще всего представлял собой стволы без ветвей, так что его запас рассчитывали по уравнениям аппроксимации для фракции живых стволов выше и ниже мохового покрова. Сухостой и сухие ветви вместе называли морт-массой.

Первичная продукция (нетто-продукция) характеризует интенсивность образования биомассы за определенный период. Надземную первичную продукцию определяли как сумму запасов хвои и ветвей текущего года. Прирост стволовой древесины напрямую не определяли, а рассчитывали, исходя из соотношения годового радиального прироста ствола к годовому приросту ветвей, равному 2 : 1 (Храмов, Валуцкий, 1977; Вомперский, Иванов, 1982). Прирост многолетних ветвей в толщину считали равным нулю. Оценка подземной продукции деревьев не проведена, поскольку корректное определение возможно на основе изучения динамики запасов корней в течение лета, что в этой работе не было предусмотрено.

Для характеристики почвенных физико-химических условий роста деревьев в болотах проводили замеры портативными приборами в близлежащих топях и мочажинах, которые являются приемниками болотных вод, стекающих с гряд, рямов, бугров. Кислотность болотных вод определяли портативным рН-метром ИТ-1101 (ООО «Измерительная техника», Москва), а общее содержание растворимых солей — солемером HANNA Dist-1 (HANNA Instruments, Германия).

Полиномиальная регрессия, уравнения и степень детерминации зависимости массы фракций деревьев от диаметра ствола на уровне мохового покрова были получены в программе Microsoft Excel 7.0. Для подтверждения гипотезы, что сос-

ны, которые растут на сфагновых олиготрофных болотах в разных таежных подзонах, различаются параметрами фитомассы, в программе Statistica 8 применили процедуру дискриминантного анализа, где группирующим фактором выступили таежные подзоны, а независимыми переменными — запасы фракций фитомассы (хвоя текущего года и многолетняя, ветви текущего года и многолетние, ствол выше мохового покрова и часть ствола, погребенного мхом). Предварительно данные по разным фракциям фитомассы модельных деревьев подвергли логарифмическому преобразованию. Такой же анализ, где группирующим фактором был тип болотной экосистемы (рям и гряда), не выявил достоверных различий. В анализ включили модельные деревья олиготрофных сфагновых болот южной, средней и северной тайги и исключили модели из мерзлотного плоскобугристого болота северной тайги. Различия считали достоверными при значении уровня значимости $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Почвы ключевых сфагновых болот торфяные олиготрофные, бугристых болот — торфяные мерзлотные. Болотные воды в почвах ключевых участков стояли на глубине 20–50 см от поверхности мохового покрова. На сфагновых олиготрофных болотах в южной, средней и северной тайге средние значения рН были 3.6, 3.7 и 3.8, а содержание солей — 39, 34 и 26 мг л⁻¹ соответственно. В топях плоскобугристого мерзлотного болота рН 3.7, содержание солей — 20 мг л⁻¹. Кислая реакция и чрезвычайно низкая минерализация типичны для верховых болот.

Дискриминантный анализ показал, что по запасам фракций фитомассы модельные деревья из южной и северной тайги достоверно различаются, а деревья из средней тайги занимают промежуточное положение, образуя в плоскости двух первых канонических дискриминантных функций совместные области как с северотаежными, так и с южнотаежными деревьями (рис. 1). Только первая дискриминантная функция статистически значима ($P < 0.00001$) разделяла модельные деревья из разных подзон: собственное значение — 1.314104, коэффициент канонической корреляции — 0.75, критерий $\chi^2 = 87.74226$ при числе степеней свободы 12. При этом различия между средними значениями зависимой переменной дискриминантных функций во всех трех исследуемых группах статистически значимы ($P < 0.0001$). Наибольший вклад в дискриминацию трех исследуемых групп внесли фракции фитомассы хвои текущего года и прошлых лет ($P < 0.0001$), а также части ствола выше мохового покрова ($P = 0.0024$), в то время как фракции ветвей текущего года и части ствола, погребенного мхом, имели статистически значимое, но слабое влияние ($P < 0.02$), а фракции мно-

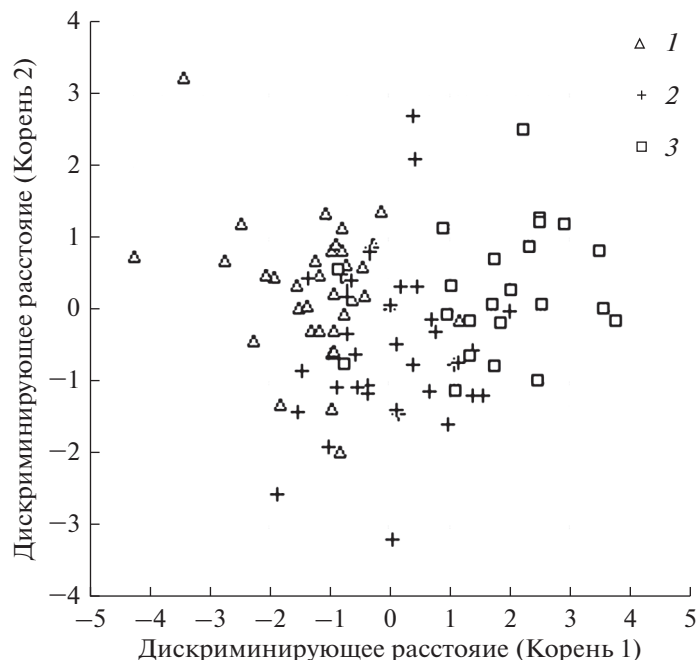


Рис. 1. Распределение модельных сосен в плоскости двух первых канонических дискриминантных функций: 1 — южная тайга; 2 — средняя тайга; 3 — северная тайга. Показатель лямбда Уилкса = 0.3833, f -критерий = 9.1256, $P < 0.00001$. Расстояния Махаланобиса между центроидами подзон следующие: южная тайга — средняя тайга 1.9006, средняя тайга — северная тайга 3.7255, южная тайга — северная тайга 8.8013.

голетних ветвей — несущественное ($P > 0.05$). Полученный результат послужил обоснованием расчета биомассы и продукции древесного яруса болот отдельно для каждой из таежных подзон.

Густота древесного ценоза составила 20.3 ± 6.6 тыс. дер. га^{-1} в южной тайге, 12.5 ± 2.6 — средней и 3.5 ± 0.9 — северной, линейно уменьшаясь с юга на север. Средняя высота на рямах и грядах (без учета высоких рямов) в южной тайге была 106 ± 3 см, средней — 103 ± 3 см, северной — 137 ± 11 см; средний диаметр у поверхности мохового покрова 25 ± 1 , 20 ± 1 и 28 ± 2 мм соответственно. Известно, что древесному ярусу в болотах присуща абсолютная разновозрастность (Ефремов и др., 2005). Возраст сосен на ключевых участках во всех подзонах ограничивался обычно 80–100 годами, причем большая доля пришлась на деревья до 40 лет. Имеются сведения, что самые старые деревья на болотном массиве Мухрино достигают 250 лет и более при диаметре ствола около 18 см (Blanchet et al., 2016), что заставляет предположить их приуроченность к высоким рямам; на наших учетных площадках на этом же болоте таких старых и крупных сосен не встречалось.

Значительная доля сосны кедровой в составе древесного яруса отмечена только в двух местах — на Чистом болоте и грядах Западно-Ноябрьского болота, где средняя высота деревьев была 64 ± 16 и 26 ± 3 см, а средний диаметр — 17 ± 4 и 4 ± 1 мм соответственно. Возраст кедровой сосны на болотах за редким исключением не превышал 40 лет.

Суммарная усредненная надземная и подземная фитомасса древесного ценоза составила 1057, 613 и 333 г м^{-2} в южной, средней и северной тайге (табл. 3). Эти данные оказались ниже, чем по оценкам многих авторов. Так, фитомасса сосняка кустарничково-сфагнового болота в европейской части России была 39.4 т га^{-1} (Вомперский, Иванов, 1978), а такого же сосняка на юге Западной Сибири — 32.4 т га^{-1} (Пьявченко, 1967). Однако в обоих случаях речь шла о высоких рямах, что можно утверждать в первом случае в связи с приведенной оценкой высоты первого яруса деревьев (9 м), а во втором случае — по уточнению, что ценоз сложен не только *f. litwinowii*, но и *f. uliginosa*. Такие же высокие оценки (22.7–33.9 т га^{-1}) есть в работе С.П. Ефремова с соавт. (2005): авторы уточняют, что данные приведены для низких рямов. Возможно, в их работе высокая оценка связана с иным методическим подходом, основанным на расчете запасов фракций фитомассы с помощью конверсионных коэффициентов в зависимости от объема стволовой древесины, либо обусловлена очень высокой густотой древесного яруса, которая, к сожалению, не указана в работе. С другой стороны, в работе Е.А. Головацкой (2017) средняя надземная фитомасса сосен на Бакчарском болоте, где мы тоже проводили исследование, близка к нашим оценкам. Усредненный по подзонам вклад кедровой сосны в общую фитомассу древесного ценоза составил в средней тайге 14%, а в остальных подзонах был незначителен.

Таблица 3. Запасы фракций фитомассы древесного яруса, г м⁻²

Фракция фитомассы	Южная тайга	Средняя тайга	Северная тайга
Сосна обыкновенная			
Хвоя:			
текущего года	49.5 ± 13.1	14.1 ± 1.9	2.9 ± 0.2
прошлого года	56.9 ± 15.1	18.0 ± 2.3	3.6 ± 0.5
трехлетняя	41.7 ± 11.2	19.7 ± 2.5	1.9 ± 1.0
четырёхлетняя и старше	18.8 ± 4.8	19.8 ± 2.6	3.4 ± 0.9
Ветви:			
текущего года	10.6 ± 2.8	5.9 ± 0.8	0.9 ± 0.1
прошлого года	23.2 ± 6.9	3.8 ± 0.5	1.2 ± 0.1
трехлетние	14.0 ± 3.7	4.4 ± 0.6	0.8 ± 0.1
четырёхлетние и старше	153.8 ± 40.0	82.1 ± 10.1	7.3 ± 1.6
Ствол:			
выше мохового покрова	285.0 ± 72.9	185.1 ± 26.6	195.2 ± 47.4
погребенный мхом + комель	323.7 ± 83.8	156.1 ± 21.8	79.8 ± 12.4
Генеративные органы	6.3 ± 1.6	2.9 ± 0.9	1.1 ± 0.3
Сухие ветви	41.1 ± 9.2	39.3 ± 5.0	4.9 ± 1.2
Сухостой:			
выше мохового покрова	29.6 ± 4.3	128.6 ± 50.0	49.0 ± 24.4
ниже мохового покрова + комель	38.9 ± 5.4	102.6 ± 36.8	19.0 ± 9.5
Корни в слое 0–30 см	73.6 ± 23.4	100.9 ± 11.1	34.6 ± 8.2
Сосна кедровая			
Хвоя	0.4 ± 0.3	15.1 ± 9.0	0.4 ± 0.2
Одревесневшие части:			
надземные	0.8 ± 0.7	41.1 ± 25.0	0.9 ± 0.5
подземные + погребенные мхом	0.4 ± 0.3	31.9 ± 18.9	0.9 ± 0.5
Сухие ветви	0.01 ± 0.01	0.7 ± 0.2	0.1 ± 0.1

Примечание. С учетом ошибки среднеарифметического.

Запасы отдельных фракций в южной, средней и северной тайге составили соответственно 167, 72 и 12 г м⁻² для хвои; 202, 96 и 10 г м⁻² — для ветвей; 587, 341 и 275 г м⁻² — для ствола, включая часть, погребенную мхом. Запасы большинства фракций надземной и подземной фитомассы снижались от южной тайги к северной. Запасы хвои четырех лет и более, а также сухих ветвей, включая хвою, сходны в южной и средней тайге, а запас стволов выше мохового покрова сравним в средней и северной тайге.

В отличие от запаса фракций на единице площади, фитомасса фракций ствола в расчете на одно дерево увеличилась к северу, масса шишек была сходной в южной и северной тайге и уменьшилась в средней, а максимальная масса сухих ветвей пришлась на одно дерево в средней тайге (табл. 4). Масса хвои и веток на одном усредненном дереве также уменьшалась к северу, как и их площадные запасы.

В структуре фитомассы характерно снижение с юга на север доли хвои, ветвей и шишек от общего запаса (рис. 2). Древесный ценз в средней тайге отличался максимальным вкладом живых корней, сухих ветвей и сухостоя, а в северной — ствола выше мохового покрова. Полученные различия в структуре фитомассы соснового ценза разных таежных подзон подтверждают важность ее учета при оценке продуктивности древесного яруса разных регионов (Усольцев и др., 2018).

Максимальный запас корней на единице площади наблюдался в средней тайге, а при пересчете на одно дерево приходилось в среднем 36, 81 и 99 г корней в толще 0–30 см в южной, средней и северной тайге соответственно. В этом же ряду отношение всей фитомассы к его корням составило 13, 5 и 9 в пересчете на одно усредненное дерево. Это в целом согласуется с данными об увеличении фитомассы сосущих корней к северу с понижением среднегодовой температуры, полу-

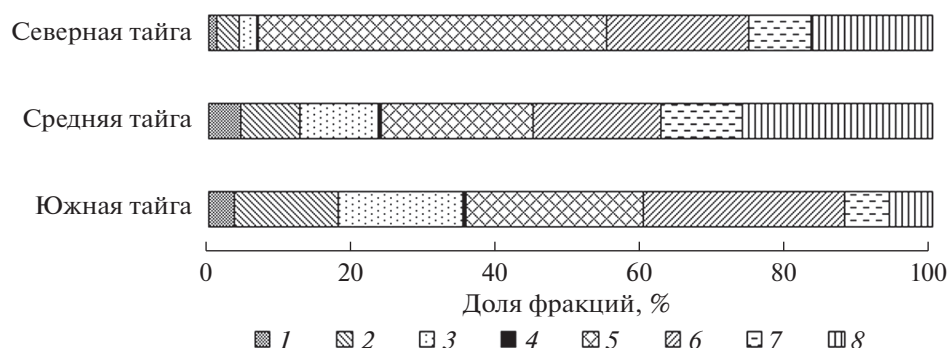


Рис. 2. Соотношение запасов фракций на единице площади в древесном ярусе болот таежных подзон: 1 — сухие ветви; 2 — хвоя; 3 — ветви; 4 — шишки; 5 — ствол выше мохового покрова; 6 — часть ствола, погребенная мхом, и комель; 7 — корни мелкие (до 2 мм в диаметре); 8 — сухостой.

ченными для сосняков на минеральных почвах в Европе (Zadworny et al., 2016), что авторы объясняют адаптацией к снижению доступных ресурсов в более холодных почвах. Нарушение данной закономерности между средней и северной тайгой в нашей работе связано, вероятно, с разной обводненностью болот в этих подзонах.

В послойном вертикальном распределении корней сосен установлены следующие особенности. В северной тайге их запас снижался с увеличением глубины, составив 42% в толще 0–10 см, 37% — 10–20 см и 21% — 20–30 см. Снижение запаса корней с глубиной считается типичным для болотных сосняков (Згуровская, 1963). Однако в более южных районах нами получены данные, которые, напротив, свидетельствуют об увеличении запаса корней сосен с глубиной: в толще 0–10 см он составил 17 и 23%, 10–20 см — 39 и 32%, 20–30 см — 43 и 45% в южной и средней тайге соответственно. Такое распределение кажется труднообъяснимым для экосистем с близким стоянием болотных вод в почвенном профиле. Полагаем, что оно может быть связано с обогащением нижележащих горизонтов элементами питания в

зоне периодического присутствия болотных вод, где деструкция торфа более интенсивна по сравнению с деструкцией вышележащего мохового очеса. Так, потери органического вещества при экспериментальной полевой деструкции в южной тайге за два года составили для мохового очеса из поверхностного слоя 26% (Вишнякова, Миронычева-Токарева, 2014), а для торфа, залегающего глубже, — 45% (Коронатова, 2010).

Более подробное изучение вертикального распределения фракций корней проведено на болоте Мухрино в средней тайге (рис. 3). Показано, что мелкие корни (диаметром менее 1 мм) были единственной фракцией на глубине 0–10 см и преобладали на глубине 20–40 см; фракция средних корней (1–3 мм) преобладала в толще 10–20 см и снижалась с глубиной; фракция крупных корней (более 3 мм) достигала максимума на глубине 30–40 см. Такое распределение отражало выполняемые функции и время жизни подземных органов: долгоживущие крупные проводящие корни находились на максимальной глубине, куда постепенно погружались с нарастанием вверх мохового покрова; отходящие от них средние корни нараста-

Таблица 4. Масса фракций фитомассы в расчете на одно дерево сосны обыкновенной

Фракция фитомассы, г	Таежная подзона		
	южная	средняя	северная
Хвоя	82.2	57.3	33.5
Ветви	99.3	77.0	29.1
Шишки	3.1	2.3	3.1
Ствол выше мохового покрова	140.4	148.1	557.7
Часть ствола, погребенного мхом	159.4	124.9	227.9
Корни	36.3	80.7	98.9
Сухие ветви	20.2	31.5	13.9
Сухостой	33.7	185.0	194.3

Примечание. Масса фракций рассчитана как отношение фракций согласно табл. 3 к средней густоте деревьев в подзоне.

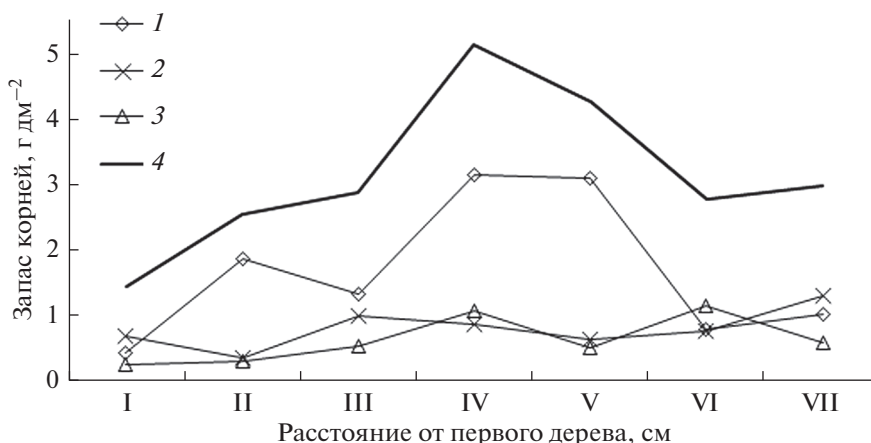


Рис. 3. Распределение корней различного диаметра до глубины 40 см между двумя соснами, растущими на расстоянии 205 см друг от друга. Расстояние от первого дерева (см): I — 10–20; II — 38–48; III — 68–78; IV — 95–105; V — 128–138; VI — 158–168; VII — 185–195. Диаметр корней: 1 — <1 мм; 2 — 1–3 мм; 3 — >3 мм; 4 — все корни.

ли вверх вслед за повышающейся поверхностью; короткоживущие, быстро обновляющиеся мелкие сосущие корни оказывались в обогащенных элементами питания местах — в поверхностном слое, куда поступает свежий опад, и ниже 20 см, где более интенсивны процессы деструкции органического вещества. Оказалось также, что в толще 30–40 см содержится 36% от общего запаса, т.е. в условиях достаточно низкого стояния болотных вод треть массы корней может быть сосредоточена ниже 30 см. Отрицательная геотропия корневых систем болотных сосен, превышение их радиуса над радиусом кроны характерны для изученных сосен и также установлены Л.Н. Згуровской (1963). Особенностью наших результатов является отсутствие снижения запаса корней с глубиной, что мы объясняем интенсивным линейным ростом сфагновых мхов на ключевых участках (Косых и др., 2017) и деструкционными процессам на нижней границе аэробной толщи торфа.

При изучении горизонтального распределения корней сосны в торфяной почве установлено, что максимальный запас сосредоточен на наибольшем удалении от стволов деревьев, причем он обеспечен в основном мелкими сосущими корнями (см. рис. 3). Запас средних и крупных

корней постепенно возрастал по направлению к более высокому дереву.

Надземная первичная продукция древесного яруса в южной, средней и северной тайге составила 70.7 ± 17.7 , 27.3 ± 3.9 и 4.7 ± 0.6 г м⁻² год⁻¹ соответственно, включая сосну кедровую, причем ее вклад в общую продукцию древесного яруса был незначителен на юге территории и увеличился до 5% в средней тайге и 2% — в северной.

Для оценки участия древесного ценоза болот в биотическом круговороте углерода важны соотношения компонентов, из которых складывается общий запас органического вещества растительности (табл. 5). В пределах зоны распространения сфагновых олиготрофных болот (таежная зона) с юга на север происходит увеличение доли ствола выше мохового покрова по сравнению с погребенным в мох, а также доли нефотосинтезирующей фитомассы по сравнению с фотосинтезирующей. Отношения хвои к корням и генеративным органам показывают, что к северу меньше пластических веществ направляется на постройку ассимиляционного аппарата и больше — на продукцию корней и органов размножения деревьев. Известно, что доля хвои сосен выше в оли-

Таблица 5. Соотношение фракций фитомассы и время оборота вещества в зависимости от таежной подзоны

Соотношение	Южная тайга	Средняя тайга	Северная тайга
Нефотосинтезирующая фитомасса : хвоя	5.3	7.6	27.4
Ствол над моховым покровом : часть ствола, погребенная мхом	0.9	1.2	2.4
Хвоя : корни	2.3	0.7	0.3
Хвоя : генеративные органы	26.5	24.7	10.6
Вся фитомасса : вся мортмасса	9.6	2.3	4.3
Время оборота вещества (фитомасса : продукция), год	14.9	23.6	71.8

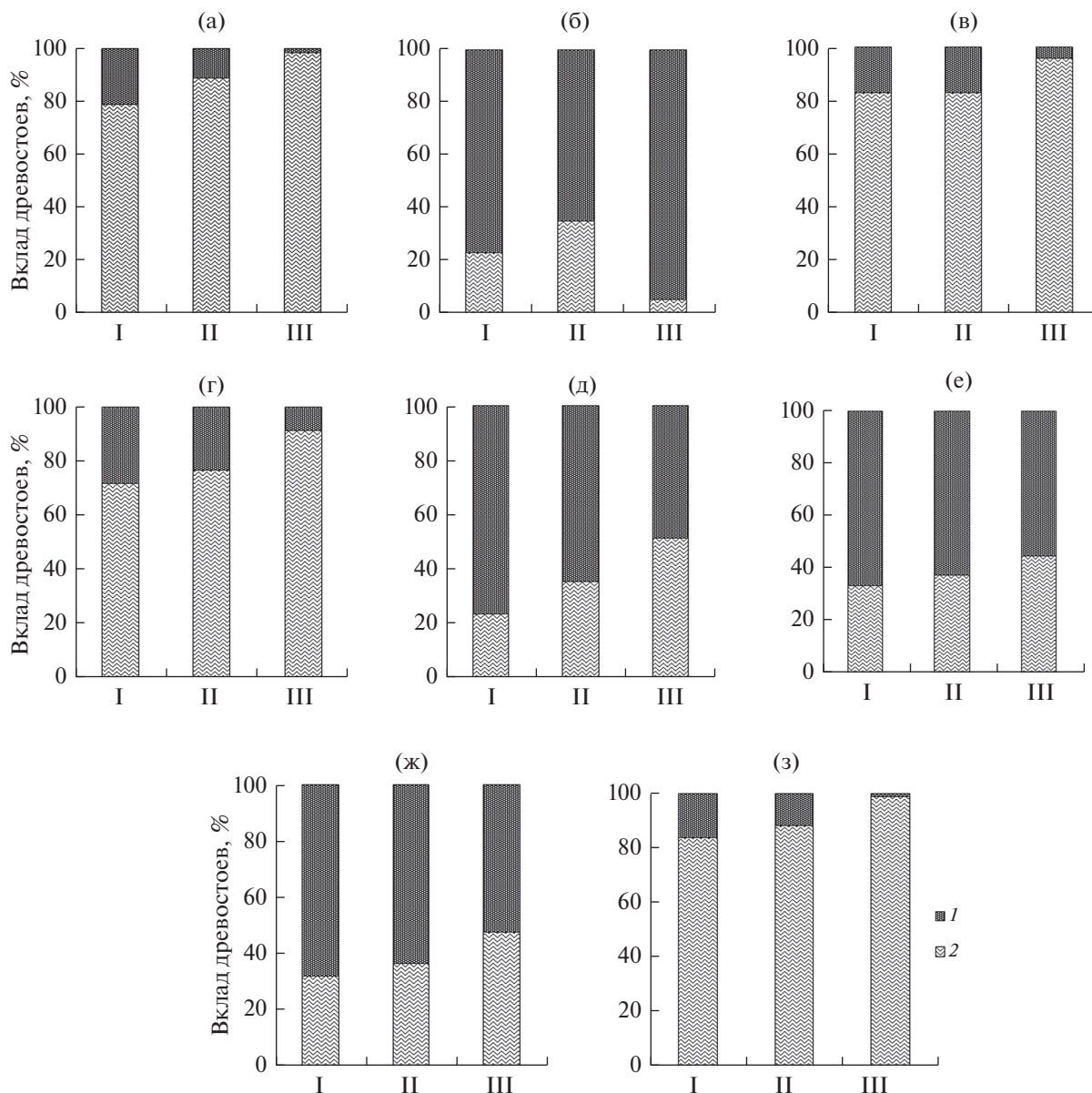


Рис. 4. Вклад фракций фитомассы древесного яруса в общий запас растительных фракций в олиготрофных сфагновых болотах: (а) — хвоя; (б) — нефотосинтезирующая надземная фитомасса; (в) — подземная фитомасса; (г) — вся фитомасса; (д) — надземная мортмасса; (е) — подземная мортмасса; (ж) — вся мортмасса; (з) — надземная продукция. Запасы торфа и мохового оочеса не включены. 1 — доля древесного яруса; 2 — суммарная доля мхов, кустарничков и трав. I — южная тайга; II — средняя тайга; III — северная тайга.

готрофных условиях по сравнению с мезотрофными и евтрофными, поскольку в худших условиях больше органического вещества тратится на поддержание ассимиляционного аппарата (Вомперский, Иванов, 1978). В нашем случае в олиготрофных условиях доля хвои падает с увеличением суровости климата. Вероятно, в экстремальных условиях большая доля ассимилятов направляется на развитие мелких сосущих корней (Zadworny et al., 2016) и органов размножения. Самая высокая доля мортмассы по сравнению с фитомассой была в средней тайге, самая низкая — в южной,

что можно объяснить наиболее благоприятными условиями на юге территории и высокой обводненностью в ее средней части. Время оборота вещества в древесном ярусе, которое рассчитывается как отношение фитомассы к продукции (Титлянова, 1977), замедлилось с 15 лет в южной тайге до 72 лет в северной, что характеризует древесный ярус в круговороте как сток углерода, который депонируется на десятилетия.

В отличие от остальных болот, мерзлотное болото Тету-Мамонтотай лежит в зоне распространения плоскобугристых болот. Здесь сосны пред-

ставлены молодняком возрастом около 20 лет, немногочисленная генерация включала 30–35-летние деревья. Древесный ярус обладал низкими запасами и незначительной годичной продукцией в силу своей разреженности: надземная фитомасса составила 33.9 г м^{-2} , подземная — 6.6 г м^{-2} , мортмасса — 0.4 г м^{-2} , а надземная продукция — $2.4 \text{ г м}^{-2} \text{ год}^{-1}$. В то же время дендрометрические показатели деревьев этого болота оказались значительно выше, чем у деревьев олиготрофных сфагновых болот той же северотаежной подзоны. Так, при сравнении модельных деревьев возрастом 25 и 32 г. оказывается, что, в отличие от модельных деревьев средней и северной тайги, сосны плоскобугристых болот сравнимы или выше на 40 см, их диаметр больше на 4–7 мм, а часть ствола, погребенного мхом, в 2–2.5 раза короче. Запас фракций в расчете на одно усредненное дерево был выше, чем в южной тайге, и составил для хвой — 95 г, для ветвей — 121 г, в то время как запас сухих ветвей оказался самым низким — 9 г. На болоте Тету-Мамонтотяй отсутствовали деревья более старшего возраста, а также сухостой. Складывается впечатление, что сосны появились 2–3 десятилетия назад, возможно, в связи с глобальными климатическими изменениями. Известно, что на границах распространения леса чувствительность к климатическим изменениям максимальна и на севере проявляется в увеличении сомкнутости древостоев (Замолотчиков, Краев, 2016). Для юга Западной Сибири А.В. Глызин с соавт. (2005) отметили оптимум роста сосны в 1993 г. Возможно, в середине 1990-х гг. сложились благоприятные условия для роста сосен по всей Западной Сибири, что могло вызвать появление деревьев на данном болоте, однако это предположение требует подтверждений.

Исходя из опубликованных данных о площадях различных типов болот и доли облесенных болот на территории Западной Сибири (Вомперский и др., 2005, 2011), можно оценить запасы фитомассы древесного яруса в таежной зоне. При расчете на основе данных, опубликованных С.Э. Вомперским с соавт. (2011), мы принимали во внимание, что болотам с редкостойным древесным ярусом соответствуют низкие рямы и гряды с доминирующей формой *f. litwinowii*, сомкнутым — высокие рямы с *f. uliginosa*, для которых полученные результаты утраивали согласно имеющимся в литературе данным фитомассы низких и высоких рямов (Вомперский, Иванов, 1982). В таком случае общая фитомасса древесных ценозов на верховых болотах Западной Сибири в южной тайге равна 13.17 млн т, в средней — 124.47 млн т, в северной — 1.90 млн т, а суммарная — 139.54 млн т, что на порядок меньше, чем по оценкам С.П. Ефремова с соавт. (2005), и в 20 раз больше, чем по оценкам А.М. Peregon et al. (2008). Запасы сухостоя оцениваются в 1.17 млн т в южной, 46.95 млн т — в средней и 0.39 млн т — в северной тайге. Сопоставляя эти величины с данными о запасе сухостоя сосняков

России (Замолотчиков и др., 2011), можно оценить вклад болот Западной Сибири в 4–9%.

Рассмотрим вклад древесного яруса в общую фитомассу и продукцию болот, которые складываются участием деревьев, трав, кустарничков, лишайников и мохового покрова (рис. 4). Данные о продуктивности лишайниково-мохового и травяно-кустарничкового ярусов получены в тех же болотных массивах и опубликованы ранее (Косых, 2004; Косых, Махатков, 2008; Косых и др., 2003, 2008, 2017; Kosykh et al., 2008, 2017 и др.). Вклад хвой и подземной фитомассы деревьев был менее 20% и уменьшался к северу, в то время как участие деревьев в общем запасе нефотосинтезирующей надземной фитомассы, надземной и подземной мортмассы (без учета торфа и мохового очеса) оказалось значительным. Вклад деревьев в надземную первичную продукцию составил 16, 12 и 1% в южной, средней и северной тайге соответственно, что для южной тайги согласуется с опубликованной для Томской области оценкой в 18% (Пьявченко, 1967; Головацкая, 2017). Полученные результаты согласуются с выявленным ранее на автоморфных почвах республики Коми закономерным снижением продукции сосняков и увеличением вклада растений напочвенного покрова по мере продвижения в северном направлении (Осипов, Бобкова, 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В олиготрофных сфагновых болотах Западной Сибири биомасса и годичная продукция низкорослого древесного яруса, где преобладает *P. sylvestris* L. f. *litwinowii*, меняются вдоль широтного градиента. В связи с увеличением суровости климата с юга на север на единице площади уменьшались густота древесного яруса (от 20.3 ± 6.6 до 3.5 ± 0.9 тыс. дер. га^{-1}), общая фитомасса (от 1057 до 333 г м^{-2}) и запас большинства отдельных фракций. Запас фракций фитомассы в расчете на одно дерево также снижался с юга на север, кроме корней, в связи с более суровым климатом, и ствола, в связи с понижением уровня болотных вод в районе Сибирских Увалов. В средней тайге более высокая обводненность, чем в северной тайге, в сочетании с более суровым климатом, чем в южной тайге, послужили причиной максимальных запасов сухих ветвей и сухостоя (271 г м^{-2}). Вклад кедровой сосны в фитомассу древесного яруса максимален в средней тайге, где достигает 14%.

В соотношении фракций древесного яруса олиготрофных сфагновых болот также прослеживаются закономерные изменения с юга на север: время оборота вещества в древесном ярусе замедлилось с 15 лет в южной тайге до 72 лет в северной, что сопровождалось увеличением доли нефотосинтезирующей фитомассы (ветвей, стебля,

корней) и доли генеративных органов, которые приходится на единицу фотосинтезирующей фитомассы. Самая высокая доля мортмассы по сравнению с фитомассой отмечена в средней тайге, самая низкая — в южной.

Установлены различия между древесным ярусом олиготрофных сфагновых и мерзлотных плоскобугристых болот: на мерзлотном болоте фитомасса и годовичная продукция существенно выше в пересчете на одно дерево, но значительно снижаются в пересчете на единицу площади в связи с максимальной разреженностью деревьев.

Полученные оценки не претендуют на полноту, но позволяют сделать предварительные выводы об общих запасах биомассы низкорослого древесного яруса болот на территории Западной Сибири, которые составили в южной тайге 13,17 млн т, в средней — 124,47 млн т, в северной — 1,90 млн т, с вкладом сухостоя 4–9% от сухостоя сосняков на всей территории России. Вклад деревьев в общую фитомассу растительности олиготрофных болот достигает 20% в южной тайге и снижается до 9% в северной тайге, а вклад надземной первичной продукции снижается с 16 до 1% соответственно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Биогеоценологическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидромелиорацией / Под ред. Молчанова А.А. М.: Наука, 1982. 208 с.
- Болота Западной Сибири, их строение и гидрологический режим / Под ред. Иванова К.Е., Новикова С.М. Л.: Гидрометеиздат, 1976. 448 с.
- Боч М.С., Мазинг В.В. Экосистемы болот СССР. Л.: Наука, 1979. 188 с.
- Велисевич С.Н., Чернова Н.А. Морфогенез жизненных форм *Pinus sibirica* (Pinaceae) на олиготрофных болотах юга Западной Сибири // Ботанический журн. 2014. Т. 99. № 9. С. 988–1001.
- Вишнякова Е.К., Миронычева-Токарева Н.П. Разложение сфагновых мхов в болотных экосистемах таежной и лесотундровой зон Западной Сибири // Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: Матер. IV междунар. полевого симпозиума (г. Новосибирск, 4–17 августа 2014 г.). Томск: Изд-во Томского гос. университета, 2014. С. 160–162.
- Вомперский С.Э., Глухов А.И. Геоморфологическое положение болотных лесов и безлесных болот различного генезиса // Биогеоценологическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидромелиорацией. М.: Наука, 1982. С. 50–56.
- Вомперский С.Э., Иванов А.И. Вертикально-фракционная структура и первичная продуктивность сосняков болотного ряда // Лесоведение. 1978. № 6. С. 13–23.
- Вомперский С.Э., Иванов А.И. Первичная биологическая продуктивность болотных сосняков // Биогеоценологическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидромелиорацией. М.: Наука, 1982. С. 94–132.
- Вомперский С.Э., Лебков В.Ф., Иванов А.И. Таксационное строение болотных сосняков // Биогеоценологическое изучение болотных лесов в связи с опытной гидромелиорацией. М.: Наука, 1982. С. 57–94.
- Вомперский С.Э., Сирин А.А., Сальников А.А., Цыганова О.П., Валяева Н.А. Оценка площади болотных и заболоченных лесов России // Лесоведение. 2011. № 5. С. 3–11.
- Вомперский С.Э., Сирин А.А., Цыганова О.П., Валяева Н.А., Майков Д.А. Болота и заболоченные земли России: попытка анализа пространственного распределения и разнообразия // Известия РАН. Серия географическая. 2005. № 5. С. 39–50.
- Глебов Ф.З. Взаимоотношения леса и болота в таежной зоне. Новосибирск: Наука, 1988. 184 с.
- Глызин А.В., Размахнина Т.Б., Корсунов В.М. Дендрохронологические исследования в контактной зоне “лес — степь” как источник информации о ее динамике // Сибирский экологический журн. 2005. № 1. С. 79–83.
- Головацкая Е.А. Биомасса и продукция древесного яруса сосново-кустарничково-сфагновых болот южной тайги Западной Сибири // Лесоведение. 2017. № 2. С. 102–110.
- Головацкая Е.А. Биологическая продуктивность олиготрофных и эвтрофных болот южнотаежной подзоны Западной Сибири // Журн. Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2009. Т. 2. № 1. С. 38–53.
- Ефремов С.П., Ефремова Т.Т., Блоитен В. Биологическая продуктивность и углеродный пул фитомассы лесных болот Западной Сибири // Сибирский экологический журн. 2005. № 1. С. 29–44.
- Ефремова Т.Т., Аврова А.Ф., Ефремов С.П. Опыт построения бонитировочной шкалы местообитаний болотных сосняков южнотаежной подзоны Западной Сибири // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25. № 3–4. С. 269–276.
- Замолодчиков Д.Г., Краев Г. Влияние изменений климата на леса России: зафиксированные воздействия и прогнозные оценки // Устойчивое лесопользование. 2016. № 4(48). С. 23–31.
- Замолодчиков Д.Г., Зукерт Н.В., Честных О.В. Подходы к оценке углерода сухостоя в лесах России // Лесоведение. 2011. № 5. С. 61–71.
- Згуровская Л.Н. Строение и рост корневых систем древесных растений на различных типах болот // Заболоченные леса и болота Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 127–146.
- Кац Н.Я. Болота и торфяники: Пособие для университетов. М.: Учпедгиз, 1941. 400 с.
- Коронатова Н.Г. Исследование разложения торфа в болотах методом инкубации сухих и влажных образцов // Динамика окружающей среды и глобальное изменение климата. 2010. № 1. С. 65–71.
- Коронатова Н.Г., Миляева Е.В. Продуктивность болотных сосняков южной тайги Западной Сибири // Интерэкспо Гео-Сибирь. Новосибирск: Сибирская гос. геодезическая академия, 2011. Т. 4. С. 259–262.
- Косых Н.П. Болотные экосистемы таежной зоны Западной Сибири: фитомасса и продукция. Дис. ... канд. биол. наук: 03.02.05. Томск, 2003. 149 с.
- Косых Н.П., Махатков И.Д. Структура растительного вещества в лесо-болотных экосистемах средней тайги Западной Сибири // Вестник Томского гос. педагогического университета. 2008. Вып. 4(78). С. 77–80.

- Косых Н.П., Миронычева—Токарева Н.П., Паршина Е.К. Биологическая продуктивность болот лесотундры Западной Сибири // Вестник Томского государственного педагогического университета. 2008. № 4(78). С. 53–57.
- Косых Н.П., Миронычева—Токарева Н.П., Блейтен В. Продуктивность болот южной тайги Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Приложение № 7, сер. Биологические науки (биология, почвоведение, лесоведение). 2003. С. 142–152.
- Косых Н.П., Коронатова Н.Г., Лапшина Е.Д., Филиппова Н.В., Вишнякова Е.К., Степанова В.А. Линейный прирост и продукция сфагновых мхов в средней тайге Западной Сибири // Динамика окружающей среды и глобальное изменение климата. 2017. Т. 8. № 1(15). С. 3–13.
- Лапшина Е.Д. Флора болот юго-востока Западной Сибири. Томск: Изд-во Томского ун-та, 2003. 296 с.
- Лешок В.И., Дыренков С.А. Структура болотных сосняков Южной Карелии // Болотные экосистемы европейского Севера. Петрозаводск: Изд-во Карельского научного центра АН СССР, 1986. С. 78–93.
- Махатков И.Д., Косых Н.П., Романцев С.А. Запасы фитомассы и годичная продукция верховых болот средней тайги // Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: прошлое и настоящее: Матер. II междунар. полевого симпозиума (г. Ханты-Мансийск, 24 августа–2 сентября 2007 г.). Томск: Изд-во научно-технической литературы, 2007. С. 112–114.
- Минаева Т.Ю., Сирин А.А. Биологическое разнообразие болот и изменение климата // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131. № 4. С. 393–406.
- Москаленко Н.Г. Изменение температуры пород и растительности под влиянием меняющегося климата и техногенеза в Надымском районе Западной Сибири // Криосфера Земли. 2009. Т. XIII. № 4. С. 18–23.
- Осипов А.Ф., Бобкова К.С. Первичная продукция сосняков республики Коми // Лесоведение. 2019. № 5. С. 423–434.
<https://doi.org/10.1134/S0024114819050073>
- Панов В.В. Болотные формы *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Ботанический журн. 2007. Т. 92. № 5. С. 647–659.
- Пьявченко Н.И. Лесное болотоведение (основные вопросы). М.: Изд-во АН СССР, 1963. 192 с.
- Пьявченко Н.И. Биологическая продуктивность и круговорот веществ в болотных лесах Западной Сибири // Лесоведение. 1967. № 3. С. 32–43.
- Пьявченко Н.И. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. М.: Наука, 1985. 152 с.
- Романова Е.А. Роль гидрологического режима в развитии древесной растительности на верховых болотах Нечерноземья // Значение болот в биосфере. М.: Наука, 1980. С. 147–152.
- Романова Е.А. Растительность болот // Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука, 1985. С. 138–161.
- Сукачев В.Н. О болотной сосне // Избранные труды. Л.: Наука, 1973. Т. 2. С. 13–24.
- Терентьева И.Е., Сабреков А.Ф., Глаголев М.В., Лапшина Е.Д., Смоленцев Б.А., Максюттов Ш.Ш. Новая карта болот южной тайги Западной Сибири для оценки эмиссии метана и диоксида углерода // Водные ресурсы. 2017. Т. 44. № 2. С. 209–220.
- Титлянова А.А. Биологический круговорот углерода в травяных экосистемах. Новосибирск: Наука, 1977. 222 с.
- Титлянова А.А. Чистая первичная продукция травяных и болотных экосистем // Сибирский экологический журн. 2007. Т. 14, № 5. С. 763–771.
- Торфяные болота России: к анализу отраслевой информации / Под ред. А.А. Сирина, Т.Ю. Минаевой. М.: ГЕОС, 2001. 190 с.
- Усольцев В.А. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2007. 636 с.
- Усольцев В.А., Цепордей И.С., Шубаири С.О.Р., Дар Дж.А., Часовских В.П. Аддитивные аллометрические модели фитомассы деревьев и древостоев двухвойных сосен как основа региональных таксационных нормативов для Евразии // Эко-потенциал. 2018. № 1(21). С. 27–47.
- Филиппов И.В., Лапшина Е.Д. Типы болотных микроландшафтов озерно-болотных систем Среднего Приобья // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. Новосибирск, 2008. Т. 8. Вып. 1. С. 115–124.
- Храмов А.А., Валуцкий В.И. Лесные и болотные фитонемы восточного Васюганья (структура и биологическая продуктивность). Новосибирск: Наука, 1977. 222 с.
- Blanchet G., Guillet S., Calliari B., Corona Ch., Edvardsson J., Stoffel M., Bragazza L. Impacts of regional climatic fluctuations on radial growth of Siberian and Scots pine at Mukhrino mire (central-western Siberia) // Science of the Total Environment. 2016. V. 574. P. 1209–1216.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.06.225>
- Kosykh N.P., Koronatova N.G., Granath G. Effect of temperature and precipitation on linear increment of *Sphagnum fuscum* and *S. magellanicum* in Western Siberia // Russian J. Ecology. 2017. V. 48. № 3. P. 203–211.
<https://doi.org/10.1134/S1067413617030080>
- Kosykh N.P., Koronatova N.G., Naumova N.B., Titlyanova A.A. Above- and below-ground phytomass and net primary production in boreal mire ecosystems of Western Siberia // Wetlands Ecology and Management. 2008. V. 16. № 2. P. 139–153.
<https://doi.org/10.1007/s11273-007-9061-7>
- Moore P.D. The future of cool temperate bogs // Environmental Conservation. 2002. V. 29. P. 3–20.
<https://doi.org/10.1017/S0376892902000024>
- Peregon A.M., Maksyutov Sh.Sh., Kosykh N.P., Mironycheva—Tokareva N.P. Map-based inventory of wetland biomass and net primary production in western Siberia // J. Geophysical Research. 2008. V. 113. G01007.
<https://doi.org/10.1029/2007JG000441>
- Vitt D.H. An overview of factors that influence the development of Canadian peatlands // Memoirs of the Entomological Society of Canada. 1994. V. 169. P. 7–20.
- Yefremov S.P., Yefremova T.T. Stocks and forms of deposited carbon and nitrogen in bog ecosystems of West Siberia // Proceedings of the International Field Symposium “West Siberian Peatlands and Carbon Cycle: Past and Present”. 2001. P. 148–151.
- Zadworny M., McCormack M.L., Mucha J., Reich P.B., Oleksyn J. Scots pine fine roots adjust along a 2000-km latitudinal climatic gradient // New Phytologist. 2016. V. 212. № 2. P. 389–399.
<https://doi.org/10.1111/nph.14048>

Forest Stand Productivity on Peat Bogs of Western Siberia's Taiga Zone

N. G. Koronatova^{1, *} and N. P. Kosykh¹

¹*Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian branch of RAS,
Akademika Lavrent'eva prosp. 8/2, Novosibirsk, 630090 Russia*

**E-mail: koronatova@issa-siberia.ru*

There has been conducted an estimation of different fractions of living and dead organic mass of the arborescent stratum in peat bogs of Western Siberia's taiga zone, where the dominating species is the swamp-dwelling form of Scots pine *Pinus sylvestris* L. f. *litwinowii* with an addition of cedar pine *P. sibirica* Du Tour. As a result of discriminant analysis, a significant difference was found between the model pines from the southern, middle, and northern taiga. Separately for each of the taiga subzones, polynomial regression equations have been obtained that approximate the dependences of different fractions of biomass on the trunk diameter. The arborescent stratum's thickness was decreasing linearly toward the north from 20.3 ± 6.6 to 3.5 ± 0.9 thousands trees ha^{-1} , that was accompanied by the total phytomass decreasing from 1057 to 333 g m^{-2} , while the maximum stock of dead trees and limbs was noted in the middle taiga. The maximum mass of roots in a layer of 0–30 cm was in the middle taiga, and the minimum – in the northern one. There was also found that the mass of pine roots increases with depth in the southern and middle taiga and decreases in the northern one. The change was also shown in the structure of phytomass and the ratio of fractions along the latitudinal gradient. Aboveground primary production of forest stands in the southern, middle and northern taiga is estimated at 70.7, 27.3 and 4.7 $\text{g m}^{-2} \text{year}^{-1}$, respectively, with the maximum contribution of cedar pine in the center of the taiga zone being less than 5%. The contribution of the arborescent stratum to the total phytomass reserve of peat bogs decreases from 28% in the south of the territory to 9% in the north.

Keywords: bog forest stands, *Pinus sylvestris* L. f. *litwinowii*, *P. sibirica* Du Tour, phytomass, mortmass, primary production, peat bogs, Western Siberia's taiga zone.

Acknowledgements: The work has been carried out within the framework of the State Contract with the Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian branch of RAS, with a financial support from the Ministry of Science and Higher Education of Russian Federation.

REFERENCES

- Blanchet G., Guillet S., Calliari B., Corona Ch., Edvardsson J., Stoffel M., Bragazza L., Impacts of regional climatic fluctuations on radial growth of Siberian and Scots pine at Mukhrino mire (central-western Siberia), *Science of the Total Environment*, 2016, Vol. 574, pp. 1209–1216. DOI <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.06.225>
- Boch M.S., Mazing V.V., *Ekosistemy bolot SSSR* (Ecosystems of bogs of the USSR), Leningrad: Nauka, 1979, 188 p.
- Bolota Zapadnoi Sibiri, ikh stroenie i gidrologicheskii rezhim* (Bogs of Western Siberia, their structure and hydrological regime), Leningrad: Gidrometeoizdat, 1976, 448 p.
- Efremov S.P., Efremova T.T., Bleuten W., Biologicheskaya produktivnost' i uglerodnyi pul fitomassy lesnykh bolot Zapadnoi Sibiri (Biological productivity and the carbon pool of forest swamps in West Siberia), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2005, Vol. 12, No. 1, pp. 29–44.
- Efremova T.T., Avrova A.F., Efremov S.P., Opyt postroeniya bonitirovochnoi shkaly mestoobitaniya bolotnykh sosnyakov yuzhnootaevskoi podzony Zapadnoi Sibiri (Experience in constructing a grading scale for the habitats of marsh pine forests in the southern taiga subzone of Western Siberia), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2008, Vol. 25, No. 3–4, pp. 269–276.
- Filippov I.V., Lapshina E.D., Tipy bolotnykh mikrolandshaftov ozerno-bolotnykh sistem Srednego Priob'ya (Peatland unit types of lake-bog systems in the Middle Priob'ye (Western Siberia)), *Dinamika okruzhayushchei sredy i global'nye izmeneniya klimata*, 2008, Vol. 8, No. 1, pp. 115–124.
- Glebov F.Z., *Vzaimootnosheniya lesa i bolota v taezhnoi zone* (Interactions between forests and bogs in taiga domain), Novosibirsk: Nauka, 1988, 181 p.
- Glyzin A.V., Razmahina T.B., Korsunov V.M., Dendrokronologicheskie issledovaniya v kontaktnoi zone "les – step'" kak istochnik informatsii o ee dinamike (Dendrochronological studies in the forest-steppe contact zone as a source of information about its time course), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2005, No. 1, pp. 79–83.
- Golovatskaya E.A., Biologicheskaya produktivnost' oligotrofnyykh i evtrofnyykh bolot yuzhnootaevskoi podzony Zapadnoi Sibiri (Biological productivity of oligotrophic and eutrophic mires in the southern taiga of Western Siberia), *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Biologiya*, 2009, Vol. 2, No. 1, pp. 38–53.
- Golovatskaya E.A., Biomassa i produktsiya drevesnogo yarusy sosnovo-kustarnichkovo-sfagnovykh bolot yuzhnoi taigi Zapadnoi Sibiri (Biomass and production of tree story of pine shrubby sphagnum peatlands in boreal domain in West Siberia), *Lesovedenie*, 2017, No. 2, pp. 102–110.
- Kats N.Y., *Bolota i torfyaniki: Posobie dlya universitetov* (Wetlands and Peatlands: A Handbook for Universities), Moscow: Uchpedgiz, 1941, 400 p.
- Khramov A.A., Valutskii V.I., *Lesnye i bolotnye fitotsenozy Vostochnogo Vasyugan'ya* (Phytocenoses of forests and bogs in eastern Vasyugan Region), Novosibirsk: Nauka, 1977, 221 p.
- Koronatova N.G., Issledovanie razlozheniya torfa v bolotakh metodom inkubatsii sukhikh i vlazhnykh obraztsov (Investigation of peat decomposition in bogs by method of

- dry and wet samples incubation), *Dinamika okruzhayushchei sredy i global'noe izmenenie klimata*, 2010, No. 1, pp. 65–71.
- Koronatova N.G., Milyaeva E.V., Produktivnost' bolotnykh sosnyakov yuzhnoi taigi Zapadnoi Sibiri (Productivity of bog pine forests in the southern taiga of Western Siberia), *Interekspo Geo-Sibir'*, 2011, No. 4, pp. 259–262.
- Kosykh N.P., *Bolotnye ekosistemy taizhnoi zony Zapadnoi Sibiri: fitomassa i produktsiya. Diss. kand. biol. nauk* (Bog ecosystems of the taiga zone of Western Siberia: phytomass and products. Candidate's biol. sci. thesis), Tomsk: 2003, 149 p.
- Kosykh N.P., Koronatova N.G., Granath G., Effect of temperature and precipitation on linear increment of *Sphagnum fuscum* and *S. magellanicum* in Western Siberia, *Russian J. Ecology*, 2017, Vol. 48, No. 3, pp. 203–211. DOI <https://doi.org/10.1134/S1067413617030080>
- Kosykh N.P., Koronatova N.G., Lapshina E.D., Filippova N.V., Vishnyakova E.K., Stepanova V.A., Lineinyi prirost i produktsiya sfagnovykh mkhov v srednei taige Zapadnoi Sibiri (Linear growth and production of sphagnum mosses in the middle taiga zone of West Siberia), *Dinamika okruzhayushchei sredy i global'noe izmenenie klimata*, 2017, Vol. 8, No. 1(15), pp. 3–13.
- Kosykh N.P., Koronatova N.G., Naumova N.B., Titlyanova A.A., Above- and below-ground phytomass and net primary production in boreal mire ecosystems of Western Siberia, *Wetlands Ecology and Management*, 2008, Vol. 16, No. 2, pp. 139–153. DOI <https://doi.org/10.1007/s11273-007-9061-7>
- Kosykh N.P., Makhatkov I.D., Struktura rastitel'nogo veshchestva v leso-bolotnykh ekosistemakh srednei taigi Zapadnoi Sibiri (The structure of plant matter in the forest-marsh ecosystems of the middle taiga of Western Siberia), *Vestnik Tomskogo gos. pedagogicheskogo universiteta*, 2008, Vol. 4(78), pp. 77–80.
- Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Bleiten V., Produktivnost' bolot yuzhnoi taigi Zapadnoi Sibiri (Productivity of swamps of the southern taiga of Western Siberia), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Prilozhenie № 7, ser. Biologicheskie nauki (biologiya, pochvovedenie, lesovedenie)*, 2003, pp. 142–152.
- Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Parshina E.K., Biologicheskaya produktivnost' bolot lesotundry Zapadnoi Sibiri (Biological productivity of forest-tundra bogs in Western Siberia), *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta*, 2008, No. 4(78), pp. 53–57.
- Lapshina E.D., *Flora bolot yugo-vostoka Zapadnoi Sibiri* (Bog flora in southeastern West Siberia), Tomsk: Izd-vo TGU, 2004, 296 p.
- Leshok V.I., Dyrenkov S.A., Struktura bolotnykh sosnyakov Yuzhnoi Karelii (The structure of swamp pine forests in South Karelia), In: *Bolotnye ekosistemy evropeiskogo Severa* (Bog ecosystems of the European North), Petrozavodsk: Izd-vo Karel'skogo nauchnogo tsentra AN SSSR, 1986, pp. 78–93.
- Machatkov I.D., Kosykh N.P., Romancev S.A., Zapasy fitomassy i godichnaya produktsiya verkhovykh bolot srednei taigi (Phytomass and production of bogs in the middle taiga), *West Siberian peatlands and carbon cycle: past and present*, Proc. Conf., Khanty-Mansiysk, Russia, 24 August–2 September 2007, Tomsk: Izd-vo nauchno-tekhnikheskoi literatury, 2007, pp. 112–115.
- Minaeva T.Y., Sirin A.A., Peatland biodiversity and climate change, *Biology bulletin reviews*, 2012, Vol. 2, No. 2, pp. 164–175.
- Molchanov A.A., *Biogeotsenologicheskoe izuchenie bolotnykh lesov v svyazi s opytnei gidromelioratsiei* (Biogeocoenological study of bog forests related to experimental hydrotechnical amelioration), Moscow: Nauka, 1982, 208 p.
- Moore P.D., The future of cool temperate bogs, *Environmental Conservation*, 2002, Vol. 29, pp. 3–20. DOI <https://doi.org/10.1017/S0376892902000024>
- Moskalenko N.G., *Izmenenie temperatury porod i rastitel'nosti pod vliyaniem menyayushchegosya klimata i tekhnogeneza v Nadymskom raione Zapadnoi Sibiri* (Permafrost and vegetation changes in the Nadym region of West Siberian northern taiga due to the climate change and technogenesis), *Kriosfera Zemli*, 2009, Vol. XIII, No. 4, pp. 18–23.
- Osipov A.F., Bobkova K.S., Net primary production of carbon in pine forests on european north-east of Russia (Republic of Komi), *Contemporary Problems of Ecology*, 2020, Vol. 13, No. 7, pp. 803–812.
- Panov V.V., Bolotnye formy *Pinus sylvestris* (Pinaceae) (Mire forms of *Pinus sylvestris* (Pinaceae)), *Botanicheskii zhurnal*, 2007, Vol. 92, No. 5, pp. 647–659.
- Peregona A.M., Maksyutov Sh.Sh., Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Map-based inventory of wetland biomass and net primary production in western Siberia, *J. Geophysical Research*, 2008, Vol. 113, G01007. <https://doi.org/10.1029/2007JG000441>
- P'yavchenko N.I., Biologicheskaya produktivnost' i krugovorot veshchestv v bolotnykh lesakh Zapadnoi Sibiri (Biological productivity and circulation of substances in the swamp forests of Western Siberia), *Lesovedenie*, 1967, No. 3, pp. 32–43.
- P'yavchenko N.I., *Lesnoe bolotovedenie: osnovnye voprosy* (Forest paludology: basic issues), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1963, 192 p.
- P'yavchenko N.I., *Torfyanye bolota, ikh prirodnoe i khozyaistvennoe znachenie* (Peat bogs: the natural and economical value), Moscow: Nauka, 1985, 152 p.
- Romanova E.A., Rastitel'nost' bolot (Bog vegetation), In: *Rastitel'nyi pokrov Zapadno-Sibirskoi ravniny* (Vegetation cover of the West Siberian Plain), Novosibirsk: Nauka, 1985, pp. 138–161.
- Romanova E.A., Rol' gidrologicheskogo rezhima v razvitii drevesnoi rastitel'nosti na verkhovykh bolotakh Nechernozem'ya (The role of the hydrological regime in the development of woody vegetation on raised bogs of the Non-Chernozem Region), In: *Znachenie bolot v biosfere* (The significance of bogs in the biosphere), Moscow: Nauka, 1980, pp. 147–152.
- Sukachev V.N., O bolotnoi sosne (On swamp pine), In: *Izbrannyye trudy* (Selecta), Leningrad: Nauka, 1973, Vol. 2, pp. 13–24.
- Terent'eva I.E., Sabrekov A.F., Glagolev M.V., Lapshina E.D., Smolentsev B.A., Maksyutov S.S., A new map of wetlands in the southern taiga of the West Siberia for assessing the emission of methane and carbon dioxide, *Water Resources*, 2017, Vol. 44, No. 2, pp. 297–307.
- Titlyanova A.A., *Biologicheskii krugovorot ugleroda v travyanykh ekosistemakh* (Biological carbon cycling in grass ecosystems), Novosibirsk: Nauka, 1977, 222 p.

- Titlyanova A.A., Chistaya pervichnaya produktsiya travnyanykh i bolotnykh ekosistem (Net primary production of grasslands and peat lands), *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2007, Vol. 14, No. 5, pp. 763–771.
- Torfyanye bolota Rossii: k analizu otraslevoi informatsii* (Peatlands of Russia: supplementary information to the sectoral analysis), Moscow: GEOS, 2001, 190 p.
- Usol'tsev V.A., *Biologicheskaya produktivnost' lesov Severnoi Evrazii: metody, baza dannykh i ee prilozheniya* (Biological production of the forests of Northern Eurasia: methods, database and applications), Ekaterinburg: Izd-vo UrO RAN, 2007, 636 p.
- Usol'tsev V.A., Tsepordei I.S., Shubairi S.O.R., Dar D.A., Chasovskikh V.P., Additivnoe allometricheskie modeli fitomassy derev'ev i drevostoev dvukhvoinnykh sosen kak osnova regional'nykh taksatsionnykh normativov dlya Evrazii (Additive allometric models of tree and stand biomass of two-needled pines as a basis of regional taxation standards for Eurasia), *Eko-potentsial*, 2018, No. 1(21), pp. 27–47.
- Velisevich S.N., Chernova N.A., Morfogenez zhiznennykh form *Pinus sibirica* (Pinaceae) na oligotrofnykh bolotakh yuga Zapadnoi Sibiri (Morphogenesis of *Pinus sibirica* (Pinaceae) life-forms in oligotrophic bogs in the south West Siberia), *Botanicheskii zhurnal*, 2014, Vol. 99, No. 9, pp. 988–1001.
- Vishnyakova E.K., Mironycheva-Tokareva N.P., Razlozhenie sfagnovykh mkhov v bolotnykh ekosistemakh taezhnoi i lesotundrovoi zon Zapadnoi Sibiri (Sphagnum mosses decomposition in bog ecosystems of West Siberia taiga and forest-tundra zone), *West siberian peatlands and carbon cycle: past and present*, Novosibirsk, Proc. of Fourth International Field Symposium, August 4–17, 2014 Tomsk: Izd-vo Tomskogo gos. universiteta, pp. 160–162.
- Vitt D.H., An overview of factors that influence the development of Canadian peatlands, *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 1994, Vol. 169, pp. 7–20.
- Vomperskii S.E., Glukhov A.I., Geomorfologicheskoe polozhenie bolotnykh lesov i bezlesnykh bolot razlichnogo genezisa (Geomorphological position of bog forests and treeless bogs of various genesis), In: *Biogeotsenologicheskoe izuchenie bolotnykh lesov v svyazi s opytnoi gidromelioratsiei* (Biogeocenological study of bog forests in connection with experimental hydromelioration), Moscow: Nauka, 1982, pp. 50–56.
- Vomperskii S.E., Ivanov A.I., Pervichnaya biologicheskaya produktivnost' bolotnykh sosnyakov (Primary biological productivity of bog pine forests), In: *Biogeotsenologicheskoe izuchenie bolotnykh lesov v svyazi s opytnoi gidromelioratsiei* (Biogeocenological study of bog forests in connection with experimental hydromelioration), Moscow: Nauka, 1982, pp. 94–132.
- Vomperskii S.E., Ivanov A.I., Vertikal'no-fraktsionnaya struktura i pervichnaya produktivnost' sosnyakov bolotnogo ryada (Vertical fractional structure and primary productivity of bog pine forests), *Lesovedenie*, 1978, No. 6, pp. 13–23.
- Vomperskii S.E., Lebkov V.F., Ivanov A.I., Taksatsionnoe stroenie bolotnykh sosnyakov (Taxation structure of bog pine forests), In: *Biogeotsenologicheskoe izuchenie bolotnykh lesov v svyazi s opytnoi gidromelioratsiei* (Biogeocenological study of bog forests in connection with experimental hydromelioration), Moscow: Nauka, 1982, pp. 57–94.
- Vomperskii S.E., Sirin A.A., Tsyganova O.P., Valyaeva N.A., Maikov D.A., Bolota i zabolochennyye zemli Rossii: popytka analiza prostranstvennogo raspredeleniya i raznoobraziya (Peatlands and Paludified Lands of Russia: Attempt of Analyses of Spatial Distribution and Diversity), *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya*, 2005, No. 5, pp. 39–50.
- Vompersky S.E., Sirin A.A., Sal'nikov A.A., Tsyganova O.P., Valyaeva N.A., Estimation of forest cover extent over peatlands and paludified shallow-peat lands in Russia, *Contemporary Problems of Ecology*, 2011, Vol. 4, No. 7, pp. 734–741.
- Yefremov S.P., Yefremova T.T., Stocks and forms of deposited carbon and nitrogen in bog ecosystems of West Siberia, “*West Siberian Peatlands and Carbon Cycle: Past and Present*”, Proceedings of the International Field Symposium, 2001, pp. 148–151.
- Zadworny M., McCormack M.L., Mucha J., Reich P.B., Oleksyn J., Scots pine fine roots adjust along a 2000-km latitudinal climatic gradient, *New Phytologist*, 2016, Vol. 212, No. 2, pp. 389–399. DOI <https://doi.org/10.1111/nph.14048>
- Zamolodchikov D., Kraev G., Vliyanie izmenenii klimata na lesa Rossii: zafiksirovannyye vozdeistviya i prognozy otsenki (Effects of climate changes on forests of Russia: Records and forecasts), *Ustoichivoe lesopol'zovanie*, 2016, No. 4(48), pp. 23–31.
- Zamolodchikov D.G., Zukert N.V., Chestnykh O.V., Podkhody k otsenke ugleroda sukhostoya v lesakh Rossii (Approaches to Assessment of Carbon in Dead Standing Trees), *Lesovedenie*, 2011, No. 5, pp. 61–71.
- Zgurovskaya L.N., Stroenie i rost kornevykh sistem drevesnykh rastenii na razlichnykh tipakh bolot (Structure and growth of root systems of woody plants in various types of bogs), In: *Zabolochennyye lesa i bolota Sibiri* (Boggy forests and bogs of Siberia), Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1963, pp. 127–146.