



ИЗМЕНЕНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ БОЛОТНЫХ И ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПО ШИРОТНОМУ ГРАДИЕНТУ

© 2022 А. А. Титлянова , Е. К. Вишнякова 

ФГБУН Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, проспект Академика Лаврентьева, 8/2,
г. Новосибирск, 630090, Россия. E-mail: argenta@issa-siberia.ru

Цель исследования: анализ изменения продуктивности экосистем кустарничково-мохово-лишайниковых, сосново-кустарничково-сфагновых, осоково-сфагновых и травяных болот вдоль широтного градиента.

Методология. Для ряда болотных и травяных экосистем, лежащих на широтном градиенте от 65 до 50° с.ш. и расположенных в интервале долгот от 63 до 95° в.д., рассмотрены величины запасов живой и мертвой, надземной и подземной фитомассы, а также величины надземной (ANP), подземной (BNP) и общей продукции (NPP). Данные приведены для 45 экосистем, сгруппированных в 12 типов от болот лесотундры до опустыненных степей. Растительность экосистем меняется от болотной (мхи, кустарнички и травы) до степной (мезоксерофитные и ксерофитные травы). Приведены усредненные данные для разных типов экосистем.

Основные результаты. Наибольший запас зеленой фитомассы характерен для пойменных лугов (7 т/га), наименьший – для опустыненных степей (0,8 т/га). Запас мертвой надземной фитомассы максимален в низинных болотах лесостепной зоны (10 т/га) и минимален в олиготрофных мочажинах бореальных болот (0,3 т/га). Запас живых подземных органов понижается вдоль широтного градиента от 20 (настоящие степи) до 3 т/га (опустыненные степи), мертвых подземных органов – от 79 (травяные болота лесостепной зоны) до 4 т/га (в рьях средней тайги и опустыненных степях). Надземная продукция наиболее высока в травяных болотах лесостепной зоны (12 т/га в год) и снижается по широтному градиенту вплоть до опустыненных степей (1 т/га в год). Подземная продукция во всех изученных типах экосистем выше надземной и варьирует от 45 (травяные болота лесостепной зоны) до 3 т/га в год (болота в лесотундре). Величина NPP в ряде рассмотренных экосистем изменяется от 57 (травяные болота лесостепной зоны) до 5 т/га в год (болота в лесотундре). Отношение BNP/ANP максимально в опустыненных степях (5,9) и минимально в пойменных лугах (1,9). В интервале широт 56–52° с.ш. находятся экосистемы остепненных лугов, луговых и настоящих степей. Усредненные величины чистой первичной продукции для этих экосистем меняются незначительно – от 22 до 24 т/га в год. В этих же экосистемах формируются наиболее плодородные для данного региона почвы – лугово-черноземные и черноземы обыкновенные. На север и на юг от данной области величина NPP снижается: на север вследствие недостатка тепла, на юг вследствие недостатка влаги.

Заключение. В биотическом круговороте болота отличаются от лугов и степей ежегодным закреплением части входного потока углерода (около 10% от NPP болотной экосистемы) в образующемся торфе. В климатических травяных экосистемах входной поток углерода равен его выходному потоку. Эти экосистемы представляют собой механизм громадного газообмена между почвенно-растительным покровом и атмосферой. Болотные экосистемы в отличие от травяных (не болотных) являются накопителями углерода, понижающими содержание CO₂ в воздухе.

Ключевые слова: запасы растительного вещества; чистая первичная продукция; тайга; луга; степи

Цитирование: Титлянова А.А., Вишнякова Е.К. Изменение продуктивности болотных и травяных экосистем по широтному градиенту // Почвы и окружающая среда. 2022. Том 5. № 2. e176. DOI: [10.31251/pos.v5i2.176](https://doi.org/10.31251/pos.v5i2.176)

ВВЕДЕНИЕ

Продукционный процесс стоит в центре потоков вещества и энергии и обеспечивает жизнь на планете Земля. Что создает продукционный процесс? Это ежегодно образующаяся фитомасса тундр, лесов, лугов, степей и пустынь. Интенсивность продукционного процесса измеряется его производительностью, которая называется чистой первичной продукцией. Оценка продукции естественных экосистем показывает максимальную меру ежегодного создания фитомассы без нарушения экосистемы. Первичный продукционный процесс создает зеленые растения, потребляющие солнечную энергию, двуокись углерода и воду из атмосферы, воду и питательные элементы из почвы. В травяных экосистемах в течение вегетационного сезона и в конце его

надземная и частично подземная фитомасса отмирают, образуется мертвое растительное вещество (подстилка, мертвые подземные органы растений). Растительные остатки со временем минерализуются с выделением двуокси углерода и воды. Часть растительных остатков гумифицируется и поступает в почвенное органическое вещество.

По-другому развиваются процессы в болотных экосистемах. Основная масса ежегодного прироста растений переходит в мортмассу, которая в основном минерализуется, но небольшая часть ее закрепляется в экосистеме в виде торфа. В большей части болотных экосистем нет равновесия. Ежегодное потребление углерода (CO₂) растительностью больше, чем эмиссия CO₂ в атмосферу. Существуют ежегодные колебания интенсивности продукционно-деструкционных процессов. То прирост фитомассы больше интенсивности минерализации мортмассы, то интенсивность минерализации больше прироста. Для получения средних величин продукции и минерализации в травяных экосистемах требуется 5–10 лет наблюдений, в болотных экосистемах – еще больше.

Таким образом, целью нашего исследования было проанализировать изменения продуктивности экосистем кустарничково-мохово-лишайниковых, сосново-кустарничково-сфагновых, осоково-сфагновых и травяных болот вдоль широтного градиента.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Рассмотрены запасы растительного вещества и чистая первичная продукция болотных, луговых и степных экосистем, лежащих в пределах 65–50° с.ш. (от лесотундры до опустыненных степей) и 63–95° в.д. (от Зауралья до Енисея).

Растительный покров в лесотундре представлен лиственничными, березовыми редколесьями и плоскобугристыми болотами. Объектами исследования в лесотундре являлись плоскобугристые болотные комплексы, включающие плоские мерзлые бугры, олиготрофные и мезотрофные мочажины. Бугры приподняты над уровнем мочагин на 30–50 см. Глубина протаивания торфа на буграх в конце лета колеблется от 30 до 50 см. Уровень залегания болотных вод в мочажинах варьирует от 0 до 15 см. Заболоченность лесотундры в среднем 27% (Kosykh et al., 2008b).

На буграх развиты кустарничково-лишайниковые и кустарничково-сфагново-лишайниковые растительные сообщества. Преобладающими видами являются *Ledum palustre* и *Cladonia sp.* Олиготрофные мочажины заняты осоково-сфагновыми и пушицево-сфагновыми сообществами. Травяной ярус представлен *Eriophorum russeolum* и *Carex rotundata*. В моховом покрове доминирует *Sphagnum balticum*. Мезотрофные мочажины занимают небольшие площади в плоскобугристых комплексах, характеризуются высоким и густым травостоем из *Carex rostrata* и *Eriophorum angustifolium*. Виды сфагновых мхов с преобладанием *Sphagnum lindbergii* (Kosykh et al., 2021).

В северной тайге исходная растительность представлена елово-пихтовыми лесами с участием кедра, вторичная – березово-осиновыми лесами. Болота занимают около 30% территории, больше половины болот приходится на плоскобугристые болота (Peregon et al., 2008). От лесотундровых болот они отличаются высотой бугров, достигающей 1 м. Растительность бугров и мочагин сходна с растительностью данных элементов рельефа в лесотундре.

В средней и южной тайге основная территория занята темнохвойными лесами. Болотные комплексы занимают 32–34% территории (Kosykh et al., 2008b). Болота средней и южной тайги похожи и по элементам рельефа и по растительности. Обширные водораздельные олиготрофные болотные массивы включают в себя рямы, грядово-мочажинно-озерковые, грядово-мочажинные комплексы и мезотрофные мочажины. В настоящей статье приведены оценки продуктивности для следующих элементов рельефа болот: рямов, гряд, олиготрофных и мезотрофных мочагин. Рямы и гряды – повышенные элементы рельефа, мочажины – пониженные.

Рям представлен сосново-кустарничково-сфагновым сообществом. Древесный ярус состоит из низких сосен с небольшой примесью кедра. Микрорельеф хорошо выражен: кочки высотой до 30 см и диаметром до 1,5 м занимают 50% площади рьяма. Кочки покрыты кустарничками *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia* и *Vaccinium uliginosum*. Доминантом мохового яруса является *Sphagnum fuscum*. Уровень болотных вод большую часть вегетационного периода колеблется в пределах 20–40 см ниже мохового покрова в межкочьях (Косых и др., 2003).

Гряды в грядово-мочажинном комплексе возвышаются над уровнем мочагин на 20–30 см. Соотношение гряд и мочагин варьирует, но в среднем они занимают примерно равные площади.

Растительность гряд очень похожа на растительность рьяма, но находится в более угнетенном состоянии. Уровень болотных вод колеблется в пределах от 20 до 30 см ниже мохового покрова.

В олиготрофных мочажинах преобладающим сообществом является шейхцериево-сфагновое. Доминант – *Scheuchzeria palustris*, моховой покров сложен *Sphagnum balticum* и *S. papillosum*. Уровень болотной воды – на глубине 5–10 см. Осоково-сфагновые мезотрофные мочажины представляют собой ложбины стока, по которым происходит сброс болотных вод со склонов в озера и ручьи. В мезотрофных мочажинах преобладают крупные осоки (*Carex rostrata* и *C. lasiocarpa*), встречаются *Menyanthes trifoliata*, *C. limosa*, *Rhynchospora alba* и *Scheuchzeria palustris*. Моховой покров отличается рыхлым сложением и обычно состоит из *Sphagnum lindbergii* и *S. fallax* (Косых и др., 2017).

Травяные болота в лесостепной зоне Западной Сибири многочисленны, но не занимают больших площадей. Они приурочены к аккумулятивным позициям рельефа, часто к глубоким впадинам. Почвы торфяно- или торфянисто-болотные. Растительность травяных болот представлена *Phragmites communis*, *Calamagrostis neglecta*, *Scolochloa festucaceae*, *Carex gracilis*.

Экосистемами, наиболее близкими к травяным болотам, являются луга, которые по степени увлажнения ранжируются от заболоченных до остепненных. Луга распространены в лесной, лесостепной и степной зонах. Различают луга пойменные, материковые, и горные. Пойменные луга характерны для долин рек, заливаемых во время половодий. Доминантами пойменных лугов являются *Agrostis gigantea*, *Trifolium repens*, *Poa pratensis*, *Festuca pratensis* и *Carex sp.* Материковые луга расположены на равнинах (вне пойм) и делятся на суходольные и низинные. Растительность материковых лугов обычно представлена *Calamagrostis sp.*, *Poa sp.*, *Alopecurus ventricosus* и *Medicago falcata*. Почвы черноземно-луговые и лугово-черноземные, в степной зоне часто в некоторой степени засоленные.

Остепненные луга характеризуются преобладанием ксеромезофитных луговых корневищных злаков и многочисленных видов разнотравья (*Calamagrostis epigeios*, *Stipa pennata*, *Poa angustifolia*, *Festuca valesiaca*, *Phlomis tuberosa*, *Lathyrus sp.*). Почвы – лугово-черноземные и черноземы обыкновенные (Вагина и др., 1974).

Луговые степи более ксерофильны по сравнению с остепненными лугами. Ранее они были широко представлены в Западной Сибири, в настоящее время сохранились лишь отдельными массивами. Доминантами луговых степей являются *Stipa pennata*, *S. capillata*, *Poa angustifolia*, *Phleum phleoides*, *Bromopsis inermis*, *Carex precox*. Почвы под ними – черноземы обыкновенные, выщелоченные и солонцеватые.

Настоящие степи распространены на юге Западной Сибири и в Казахстане, где они ранее занимали большие площади. Эти разнотравно-дерновинно-злаковые степи подразделяются на умеренно засушливые и засушливые. В травостое умеренно засушливых степей преобладают *Stipa lessingiana*, *S. rubens*, *Helictotrichon desertorum*. Доминантами засушливых степей являются *Stipa lessingiana* и *Festuca valesiaca*. Настоящие степи расположены обычно на обыкновенных, южных черноземах и темно-каштановых почвах.

Сухие степи образованы дерновинными злаками и полукустарничками. Основу травостоя составляют *Stipa sp.*, *Festuca sp.*, *Koeleria cristata*, *Cleistogenes squarrosa* и *Artemisia frigida*. Сухие степи приурочены к каштановым почвам как тяжелого, так и легкого механического состава.

Наиболее ксерофитным вариантом степей являются опустыненные степи, расположенные на светло-каштановых почвах. Для этих степей характерны следующие доминанты: *Stipa glareosa*, *Cleistogenes squarrosa*, *Artemisia frigida*, *Nanophyton erinaceum*. Эти степи отличаются очень низкими величинами запаса и продукции надземной фитомассы (Титлянова, Шибарева, 2017).

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Обозначения. Обозначим фракции фитомассы определенными символами. Зеленая фитомасса – G , максимальная – G_{max} ; живые нефотосинтезирующие ветви кустарничков и древесина деревьев – W ; сухая, стоящая на корню трава и сухостой кустарничков – ветошь, D ; мертвые органы растений, лежащие на почве или на моховом покрове, – подстилка, L ; живые корни и корневища трав и кустарничков, стволы кустарничков, расположенные ниже поверхности мха, – B ; подземная мортмасса, состоящая из мертвых подземных органов трав и кустарничков, очеса, – V . Очес – это отмершие части мхов и лишайников, еще сохранившие связь с живой частью растения. Во фракцию V не включен торф, поскольку его относят к торфяно-болотной почве. Все величины данного ряда имеют размерность т/га или г/м² (с указанием

глубины отбора образцов). Эти величины косвенно характеризуют продукционный процесс. Чистая первичная продукция *NPP* (*net primary production*) состоит из двух частей: *ANP* (*above-ground production*) – надземная продукция и *BNP* (*below-ground production*) – подземная продукция. Величина продукции измеряется в г/м² в год или т/га в год, либо в углероде, либо в абсолютно сухом веществе.

Полевые методы. Методы определения запасов растительного вещества и оценки *ANP* и *BNP* в травяных экосистемах многократно описаны и приведены ранее в изданиях (Базилевич и др., 1978; Титлянова, Шибарева, 2020).

При работе на всех болотных участках применяли одну и ту же методику отбора образцов фитомассы (Косых и др., 2003; Kosykh et al., 2008a). В результатах приведены средние данные за шесть лет наблюдений. В лесотундре и северной тайге было заложено по одному ключевому участку, который включал три пробные площади: на бугре, в олиготрофной мочажине и в мезотрофной мочажине. На пробной площади размером 10×10 м, проводили полное описание растительности. В пределах пробной площади закладывали по 10 площадок размером 40×40 см. С площадки срезалась фитомасса на уровне мохово-лишайникового покрова. В центре площадки вырезали колонку размером 10×10 см до глубины 30 см, и разделяли ее на слои 0–10, 10–20 и 20–30 см. В лабораторных условиях отобранные образцы разделяли на следующие фракции: фотосинтезирующие части трав, кустарничков, мхов (головки и стебли), лишайников; однолетние, многолетние побеги кустарничков; живые и мертвые органы трав и кустарничков; очес; торф. Всю зеленую часть мхов независимо от глубины считали живой (*G*). Очес отнесли к мортмассе (*V*). Все фракции высушивали при температуре 60 °С и взвешивали. Таким образом, были определены запасы фитомассы и мортмассы растений.

На основании полученных данных рассчитывали величины продукции. Чистая первичная продукция складывается из надземной продукции трав, кустарничков и мхов и продукции подземных органов трав и кустарничков. За надземную продукцию трав принимали максимальный запас зеленой фитомассы. Надземная продукция кустарничков состоит из фитомассы побегов текущего года с растущими на них листьями и прироста стволиков. Прирост стволиков кустарничков принимали равным 0,1 от их запаса, следуя Н.И. Базилевич (1993). Продукцию сфагновых мхов определяли по методике «индивидуальных меток» (Косых, 1999). Подземную продукцию трав и кустарничков оценивали по приросту текущего года корней, корневищ и узлов кущения (Косых и др., 2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Как указывалось выше, продуктивность – сложное понятие, характеризующееся двумя параметрами: запасом фитомассы и продукцией. В таблице 1 приведены значения этих показателей для болот лесотундры, северной, средней, южной тайги и лесостепи.

В лесотундре самый большой запас зеленой фитомассы характерен для олиготрофных мочажин. Ветошь и подстилка в наибольшей степени накапливаются в мезотрофных мочажинах. Максимальный запас живых и мертвых подземных органов установлен для мезотрофных мочажин. Таким образом, распределение запасов фитомассы по элементам рельефа отражает условия роста растений. Рост растений максимален при повышении концентрации питательных элементов (мезотрофные мочажины) (Kosykh et al., 2021). Соотношение между массой живых и мертвых подземных органов растений меняется в зависимости от элементов рельефа. На буграх масса живых подземных органов больше массы мертвых, в мочажинах запас мертвых органов больше, чем живых. В лесотундре на различных элементах рельефа величина общей продукции меняется от 5 до 8 т/га в год. Величина *NPP* минимальна на буграх и максимальна в мезотрофных мочажинах. На буграх подземная продукция больше надземной почти в два раза. В надземном ярусе половину продукции дают мхи и лишайники, в подземном она целиком приходится на корни и корневища трав и кустарничков, дающие достаточно высокую продукцию.

В олиготрофных мочажинах величины надземной и подземной продукции практически одинаковы, при этом сложение надземной и подземной продукции различно. Первая на 90% образована сфагновыми мхами, подземная – исключительно травами. В мезотрофных мочажинах самая высокая продукция, при этом *BNP* составляет 65% от *NPP* сообщества. Надземная продукция в основном образована за счет мхов. Величина подземной продукции в ряду бугор – олиготрофная мочажина – мезотрофная мочажина нарастает за счет увеличения обилия трав.

Таблица 1

Запасы и чистая первичная продукция болот (глубина взятия образца – см; запасы – т/га; продукция – т/га в год)

Местоположение, тип болота, координаты	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва (глубина взятия образца)	G_{max}	W	$D+L$	B	V	ANP	BNP	NPP	Литературный источник
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Лесотундра												
ЯНАО, Пангоды, плоскобугристое болото, 65° с.ш., 75° в.д.	Бугры	Олень пастбище, умеренный выпас	Торфяная олиготрофная мерзлотная (0–30)	4,8±0,3	1,1±0,1	0,7±0,3	12,4±1,1	6,7±0,9	1,6±0,1	3,2±0,2	4,8±0,4	Kosykh et al., 2021
	Олиготрофные мочажины	Заповеданы	Торфяная олиготрофная (0–30)	5,6±0,3	0,0	0,3±0,1	5,3±0,6	7,2±1,3	2,6±0,1	2,8±0,3	5,3±0,3	
	Мезотрофные мочажины	«	Торфяная мезотрофная (0–30)	5,3±0,6	0,0	1,0±0,1	17,1±3,1	19,6±1,7	2,7±0,1	5,1±1,5	7,8±1,5	
Северная тайга												
ЯНАО, Ноябрьск, плоскобугристое болото, 63° с.ш., 76° в.д.	Бугры	Олень пастбище, умеренный выпас	Торфяная олиготрофная мерзлотная (0–30)	8,0±0,8	0,6±0,0	0,3±0,1	10,9±0,9	5,0±0,9	3,6±0,4	3,4±0,2	7,0±0,5	Kosykh et al., 2021
	Олиготрофные мочажины	Заповеданы	Торфяная олиготрофная (0–30)	4,6±0,3	0,0	0,2±0,0	4,8±0,5	5,4±0,5	2,3±0,2	3,2±0,4	5,5±0,5	
	Мезотрофные мочажины	«	Торфяная мезотрофная (0–30)	4,1±0,3	0,0	0,8±0,1	14,6±2,1	11,2±0,9	2,8±0,2	8,1±0,4	10,9±0,5	
Средняя тайга												
ХМАО, Ханты-Мансийск, выпуклое олиготрофное болото, 61° с.ш., 70° в.д.	Гряды	Заповеданы	Торфяная олиготрофная (0–30)	4,2±0,2	1,2±0,1	0,9±0,1	10,4±0,4	4,8±1,0	2,7±0,1	3,2±0,2	5,9±0,2	Kosykh et al., 2008b
	Рямы	«	Торфяная олиготрофная (0–30)	4,9±0,2	1,4±0,1	1,0±0,1	10,1±0,5	4,0±0,4	2,8±0,1	3,4±0,2	6,2±0,2	
	Олиготрофные мочажины	«	Торфяная олиготрофная (0–30)	4,4±0,3	0,1±0,0	0,2±0,0	7,7±0,8	11,1±0,9	2,9±0,2	3,8±0,5	6,7±0,5	
	Мезотрофные мочажины	«	Торфяная олиготрофная (0–30)	5,0±0,4	0,1±0,0	0,6±0,1	12,5±1,0	24,1±1,2	3,0±0,3	6,3±0,6	9,3±0,6	

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Южная тайга												
Томская область, Плотниково, выпуклое олиготрофное болото, 57° с.ш., 82° в.д.	Гряды	Заповеданы	Торфяная олиготрофная (0–30)	6,2±0,7	1,1±0,1	0,7±0,1	9,0±0,9	16,0±1,0	4,4±0,5	7,4±0,7	11,8±2,0	Косых и др., 2003
	Рямы	«	Торфяная олиготрофная (0–30)	7,0±0,8	2,3±0,5	1,0±0,1	13,0±1,1	17,7±1,1	3,4±0,3	7,1±0,6	10,5±0,5	
	Олиготрофные мочажины	«	Торфяная олиготрофная (0–30)	5,1±0,5	0,5±0,1	0,2±0,0	4,2±0,4	9,5±0,6	2,7±0,2	5,0±0,5	7,7±0,8	
	Мезотрофные мочажины	«	Торфяная олиготрофная (0–30)	5,2±0,3	0,2±0,1	0,6±0,1	11,7±1,0	22,3±2,1	2,8±0,3	8,0±1,2	10,8±1,0	
Лесостепь												
Красноярский край, Назарово, 56° с.ш., 90° в.д.	Низинное ла- базниково-осо- ковое болото (днище лога)	Заповедано	Торфяно-болотная иловатая слоистая (0–20)	8,6	–	14,7	7,8	70,8	11,2	23,4	34,6	Снытко и др., 1988
НСО, Карачи, 54° с.ш., 75° в.д.	Осоково-свет- лухово-вейни- ковое болото	«	Торфяно-болотная слабосолончаковатая (0–60)	4,7	–	5,7	25,2	87,3	11,8	67,0	78,8	Вагина, Шатохина, 1976

Таблица 2

Запасы и чистая первичная продукция лугов (глубина взятия образца – см; запасы – т/га; продукция – т/га в год)

Местоположение, координаты	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва (глубина взятия образца)	G_{max}	$D+L$	B	V	ANP	BNP	NPP	Литературный источник
Тайга											
Томская обл., 58° с.ш., 82° в.д.	Пойменный луг в элювиальной позиции	Заповедан	Аллювиальная луговая (0–20)	6,4	2,8	8,7	12,1	8,5	10,9	19,4	Титлянова и др., 1994
	Пойменный луг в транзитной позиции	«	Аллювиальная луговая глеевая (0–20)	6,3	4,3	14,1	12,6	9,1	15,6	24,7	
	Пойменный луг в аккумулятивной позиции	«	Лугово-болотная (0–20)	8,5	3,3	15,8	16,0	11,0	18,0	29,0	
Лесостепь											
Красноярский край, Назарово, 56° с.ш., 90° в.д.	Пойменный луг	Заповедан	Аллювиальная луговая карбонатная (0–20)	2,7	2,7	10,4	14,9	5,0	19,4	24,4	Снытко и др., 1988
Красноярский край, Березовский участок, 55° с.ш., 86° в.д.	Лесной низинный луг	«	Темно-серая лесная контактно-луговая глубококовскипающая тяжелосуглинистая на двучленных отложениях (0–20)	4,0	1,9	7,0	11,8	4,9	14,0	18,9	«
Красноярский край, Березовский участок, 55° с.ш., 86° в.д.	Настоящий низинный луг	«	Лугово-черноземная мощная среднесуглинистая (0–20)	6,7	2,9	8,2	22,7	9,3	21,0	30,3	«
НСО, Карачи, 54° с.ш., 75° в.д.	Суходольный вейниковый луг (верхняя часть склона гривы)	«	Черноземно-луговая солонцевато-солончакватая (0–50)	2,4	4,2	15,3	8,0	4,4	23,6	28,0	Титлянова, 1977
	Увлажненный луг (средняя часть склона гривы)	«	Луговая осолодевшая солонцевато-солончакватая (0–60)	2,6	3,6	11,5	34,7	4,1	22,0	26,1	Вагина, Шатохина, 1976
Степь											
Казахстан, Шортанды, 52° с.ш., 71° в.д.	Увлажненный луг	Заповедан	Лугово-болотная (0–50)	2,4	2,1	21,9	26,7	3,7	26,3	30,0	Мордкович и др., 1985

Таблица 3

Запасы и чистая первичная продукция остепненных лугов и луговых степей (глубина взятия образца – см; запасы – т/га; продукция – т/га в год)

Местоположение, координаты	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	B	V	ANP	BNP	NPP	Литературный источник
Остепненные луга											
Красноярский край, Назарово, 56° с.ш., 90° в.д.	Полынно-ковыльный	Заповедан	Лугово-черноземная (0–20)	3,6	4,2	11,4	7,1	5,3	9,9	15,2	Титлянова и др., 1993
НСО, Карачи, 54° с.ш., 75° в.д.	Типчаково-вейниковый	«	Лугово-степной глубо-костолбчатый солонец (0–60)	2,0	3,3	16,8	8,8	4,2	20,3	24,5	Шатохина, Вагина, 1976
НСО, Приобье, 54° с.ш., 83° в.д.	Злаково-разнотравный	«	Лугово-черноземная (0–60)	3,5	5,4	18,6	26,0	6,1	18,4	24,5	Шатохина, 1988
Казахстан, Шортанды, 52° с.ш., 71° в.д.	Разнотравно-ковыльно-типчаковый	«	Черноземно-луговая (0–50)	1,7	3,9	20,0	24,6	3,7	24,1	27,8	Мордкович и др., 1985
Луговые степи											
Красноярский край, Назарово, 56° с.ш., 90° в.д.	Осоково-злаковая	Заповедана	Чернозем обыкновен-ный луговатый мощ-ный (0–20)	4,5	3,1	8,0	12,1	7,5	15,3	22,8	Снытко и др., 1988
Зауралье, Шадринский р-н, 56° с.ш., 63° в.д.	Злаково-разнотравная	«	Чернозем выщелочен-ный (0–50)	3,3	2,3	15,5	7,0	4,8	15,2	20,0	Титлянова, Шибарева, 2017
НСО, Карачи, 54° с.ш., 75° в.д.	Разнотравно-бобово-злаковая (вершина гривы)	«	Чернозем обыкновенный (0–60)	3,1	2,8	15,2	8,5	3,6	18,3	21,9	Титлянова, Шатохина, 1976
Тува, Турано-Уюкская котловина, 52° с.ш., 93° в.д.	Ковыльно-кострецовая	«	Чернозем обыкновен-ный (0–40)	1,6	2,5	16,7	25,7	1,9	21,7	23,6	Титлянова, Самбуу, 2016

Таблица 4

Запасы и чистая первичная продукция настоящих, сухих и опустыненных степей (глубина взятия образца – см; запасы – т/га; продукция – т/га в год)

Местоположение, координаты	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	B	V	ANP	BNP	NPP	Литературный источник
Настоящие степи											
Казахстан, Петропавловская обл., 54° с.ш., 69° в.д.	Разнотравно-дерновинно-злаковая (умеренно засушливая)	Заповедана	Чернозем обыкновенный (0–50)	2,5	3,5	24,2	17,6	4,4	25,7	30,1	Титлянова, Шибарева, 2017
Хакасия, Шушенское, 53° с.ш., 91° в.д.	Осоково-овсецово-тырсовая (умеренно засушливая)	«	Чернозем южный солонцеватый (0–20)	1,9	1,7	18,2	19,7	3,6	11,6	15,2	Хакимзянова, 1988
Казахстан, Шортанды, 52° с.ш., 70° в.д.	Разнотравно-красноковыльно-ковылковая (умеренно засушливая)	«	Лугово-черноземная (0–50)	1,4	4,7	22,0	14,9	3,8	23,1	26,9	Мордкович и др., 1985
	Типчаково-ковылковая (засушливая)	«	Чернозем южный карбонатный (0–50)	1,2	4,5	18,3	14,9	3,5	19,9	23,4	
Тува, Тувинская котловина, 51° с.ш., 94° в.д.	Злаково-разнотравная с <i>Carragana pugnata</i> (засушливая)	«	Чернозем южный (0–40)	2,4	3,9	15,0	22,0	4,7	19,4	24,1	Титлянова, Самбуу, 2016
Сухие степи											
Алтайский край, 52° с.ш., 82° в.д.	Полынно-разнотравно-злаковая	Заповедана	Каштановая	1,6	1,5	5,4	4,9	2,3	5,2	7,5	Базилевич, 1993
Казахстан, Коргалжынский р-н, 50° с.ш., 70° в.д.	Типчаково-ковылковая	«	Каштановая (0–40)	0,7	3,2	15,6	13,6	1,8	14,0	15,8	Титлянова, 1988
Казахстан, Коргалжынский р-н, 50° с.ш., 70° в.д.	Злаково-полынная	Пастбище с легкой нагрузкой	Каштановая солонцеватая	0,6	1,3	5,5	6,3	0,7	5,4	6,1	Базилевич, 1993
Тува, Ончаалан, 50° с.ш., 95° в.д.	Змеево-полынно-ковыльная	Зимнее пастбище с умеренным выпасом	Каштановая щебнисто-песчаная (0–20)	1,0	2,5	10,8	17,8	2,2	12,0	14,2	Титлянова и др., 2020
Тува, Чоогей, 50° с.ш., 95° в.д.	Осоково-житняково-ковыльная	Пастбище со сменой пастбищной нагрузки	Каштановая суглинистая (0–20)	1,1	2,0	11,1	18,2	1,4	12,0	13,4	«
Опустыненные степи											
Тува, Убсунурская котловина, 50° с.ш., 93° в.д.	Разнотравно-змеевковая	Пастбище с сильной нагрузкой	Светло-каштановая щебнистая (0–10)	0,7	0,5	3,3	4,0	1,0	5,8	6,8	Титлянова и др., 2020
Тува, Убсунурская котловина, окр. оз. Тере-Холь, 50° с.ш., 93° в.д.	Нанофитоновая	«	Светло-каштановая супесчаная (0–20)	0,8	1,2	3,5	10,0	1,4	8,4	9,8	Титлянова, Шибарева, 2020

В северной тайге самый большой запас зеленой фитомассы характерен для бугров в связи с очень высокой фитомассой мхов и лишайников (6,4 т/га). Как и в лесотундре, наибольшее накопление ветоши, подстилки, живых и мертвых подземных органов растений установлено для мезотрофных мочажин. Запасы зеленой фитомассы в олиготрофных и мезотрофных мочажинах почти одинаковы и в два раза меньше, чем на бугре. В олиготрофной мочажине надземная фитомасса на 95% сложена мхами. В мезотрофной мочажине доля мхов снижается до 55%, доля трав достигает 40% (см. табл. 1). Чистая первичная продукция на буграх и в мезотрофных мочажинах выше, чем в лесотундре, в олиготрофных мочажинах лесотундры и северной тайги продукция одинакова. В северной тайге *NPP* меняется от 6 (олиготрофная мочажина) до 11 т/га в год (мезотрофная мочажина). Надземная продукция на буграх на 80% состоит из прироста мхов и лишайников, в олиготрофных мочажинах на 90% – из мхов. В мезотрофных мочажинах резко возрастает роль трав, на их долю приходится 60% *ANP*.

По одним показателям болота лесотундры и северной тайги сильно различаются, по другим – почти одинаковы. Надземная продукция на буграх в северной тайге в два раза выше, чем в лесотундре. Величины *ANP* мочажин в лесотундре и северной тайге близки. Подземная продукция, сложенная корнями и корневищами трав и кустарничков, на буграх и в олиготрофных мочажинах лесотундры и северной тайги почти одинакова. В мезотрофных мочажинах величина *BNP* выше в северной тайге.

На болотах средней тайги выделено четыре основных элемента рельефа: рям, гряды, олиготрофная и мезотрофная мочажины. Отличительной чертой болот средней, как и южной, тайги от северной является отсутствие мерзлоты и залесенность рямов и гряд. Запасы фитомассы и продукция древесного яруса, представленного в основном соснами, даны в таблице 5. Исследования показали, что запасы хвои, древесины и веток в ряме и на грядах практически одинаковы. Величины *ANP* и *BNP* древостоев для этих двух экосистем близки. Деревья вносят большой вклад в общую фитомассу экосистемы (80%) и значительно меньше – в надземную продукцию (8%). Подземная продукция древесного яруса без учета прироста крупных корней оценивается в 1 т/га в год, что составляет 20% от *BNP* экосистемы. Определенные значения запасов фитомассы и продукции древостоев, оцененные для рямов и гряд, мало отличаются от данных, приводимых Н.И. Базилевич (1993) для сосново-кустарничково-сфагнового болота в Европейской территории России.

Анализ надземного растительного вещества кустарничково-травяно-мохового яруса в рямах и на грядах показал, что сфагновые мхи дают наибольший вклад в зеленую фитомассу (80%), остальная масса приходится на травы и кустарнички, причем трав намного меньше, чем кустарничков. Величина надземной мортмассы меньше надземной фитомассы. Запас живой подземной фитомассы в два раза больше запаса надземной и состоит в основном из погребенных стволиков кустарничков (см. табл. 1). Запасы зеленой фитомассы в олиготрофных и мезотрофных мочажинах близки и мало отличаются от таковых на повышенных элементах рельефа. Незначительно отличаясь по запасам зеленой фитомассы, мочажины резко отличаются по составу фитомассы: главным компонентом зеленой фитомассы в олиготрофных мочажинах являются сфагновые мхи, в мезотрофных – травы.

Таблица 5

Запасы (т/га) и чистая первичная продукция (т/га в год) *Pinus sylvestris* на болотах средней тайги (Коронатова, Косых, 2014)

Показатели	<i>G</i>	<i>W</i>	<i>D</i>	<i>B</i>	<i>ANP</i>	<i>BNP</i>	<i>NPP</i>
Рям	1,0	5,6	2,0	2,0	0,3	1,0	1,3
Гряды	1,1	6,5	1,2	1,2	0,3	0,7	1,0

Весьма различен видовой состав травяного яруса мочажин в северной и средней тайге. В олиготрофных мочажинах в северной тайге преобладают *Carex rotundata* и *Eriophorum russeolum*, в мочажинах средней тайги доминируют *Shechzeria palustris*, *Carex limosa* и *Rhynchospora alba*. В мезотрофных мочажинах на севере преобладают высокие травы *Carex rostrata* и *Eriophorum angustifolium*, в средней тайге крупная пушица почти не встречается и заменяется на *Carex lasiocarpa*.

На повышенных элементах рельефа основная фитомасса представлена деревьями, зеленая фитомасса – мхами. В олиготрофных мочажинах, так же как и в ряме и на грядах, основная часть зеленой фитомассы состоит из мхов, в мезотрофных – из трав. Надземная продукция в ряме, на грядах и в олиготрофных мочажинах на 80–90% обусловлена мхами, в мезотрофных мочажинах – травами. Величина чистой первичной продукции приблизительно одинакова в рямах, на грядах и в олиготрофных мочажинах, колеблясь на уровне 7–8 т/га в год, и повышается в мезотрофных мочажинах до 9 т/га в год. Следовательно, продукция верховых болот в средней тайге несколько выше, чем в северной, и составляет 7 т/га в год.

Как в средней, так и в южной тайге на болотах выделяются те же четыре элемента рельефа, древостой рямов и гряд представлен болотными соснами. Видовой состав растительности как на повышенных, так и на пониженных элементах рельефа подобен составу растительности болот средней тайги. Запасы и надземная продукция сосняков определялась на грядах. Запас хвой составил 2,7 т/га, древесины – 13, сухостоя – 2,5 т/га. Прирост хвой и веток текущего года определен в 1 т/га в год (Коронатова, Миляева, 2011).

Запасы зеленой фитомассы кустарничково-травяно-мохового яруса близки в рямах и на грядах, доля сфагновых мхов составляет 60% (см. табл. 1). Запасы надземной мортмассы колеблются около 1 т/га. Подземная фитомасса лежит в пределах от 9 до 13 т/га и определяется в основном кустарничками. Олиготрофные и мезотрофные мочажины близки по запасу зеленой фитомассы, резко отличаясь по преобладанию жизненных форм растений. В олиготрофных мочажинах основной вклад в фитомассу вносят мхи (70%), в мезотрофных – травы (60%). Подземная фитомасса в обеих мочажинах состоит из живых корней и корневищ трав. Запас последних в мезотрофных мочажинах почти в три раза больше, чем в олиготрофных.

На повышенных элементах рельефа в связи с увеличением доли трав как надземная, так и подземная продукция возрастают и *BNP* в два раза превышает *ANP* (см. табл. 1). Продукция в южной тайге в олиготрофных и мезотрофных мочажинах возрастает по сравнению с продукцией тех же экосистем средней тайги на 15%, в то время как на грядах и рямах это повышение составляет 50–60%. Значительное увеличение продукции на повышенных элементах рельефа связано с их лучшей прогреваемостью по сравнению с мочажинами.

Переход от южной тайги к лесостепи характеризуется изменением болотной растительности. В лесостепи болота обычно лежат в нижней части рельефа, занимая аккумулятивные позиции. Растительность этих болот в основном представлена травами, в связи с чем продукция резко возрастает (см. табл. 1). Живая надземная фитомасса в низинном болоте в Назарово очень высока за счет листьев и мощных стеблей лабазника. Мертвая надземная фитомасса в два раза превосходит живую, что говорит о замедленном разложении надземной мортмассы. Масса живых подземных органов близка к массе живых надземных. Масса мертвых подземных органов достигает 70 т/га. Подземная продукция в два раза превосходит надземную и составляет 23 т/га в год. Общая продукция в три раза превышает продукцию болот южной тайги.

В травяном болоте, лежащем южнее, запас зеленой фитомассы ниже, чем в низинном болоте в Назарово, в то время как запас живых подземных органов в три раза выше и достигает 25 т/га. В соответствии с запасом зеленой фитомассы запас надземной мортмассы выше на низинном болоте. Масса мертвых подземных органов очень высока на обоих травяных болотах и достигает в осоково-светлухово-вейниковом болоте 87 т/га. Надземная продукция на обоих болотах близка и превышает 11 т/га в год. Большие различия между болотами наблюдаются в величине подземной продукции. В осоково-светлухово-вейниковом болоте величина *BNP* почти в три раза выше, чем в лабазниково-осоковом (см. табл. 1).

Луговые экосистемы развиваются при меньшей обводненности, чем болотные. Луга чрезвычайно разнообразны, их видовой состав различается в зависимости от положения в рельефе, степени увлажнения, типа почвы, степени ее засоления и от сенокосной и пастбищной нагрузки. Три изученных нами пойменных луга (табл. 2) расположены в районе средней тайги в долине реки Обь на катене от террасы по склону до уровня реки. Почвы меняются от аллювиально-луговых до лугово-болотных. В зависимости от положения почвы в рельефе и состава травяного сообщества изменяется продуктивность этих лугов. Все показатели продуктивности фитомассы как в надземной, так и в подземной сфере увеличиваются от элювиальной позиции к аккумулятивной. Надземная продукция возрастает в этом ряду от 8,5 до 11 т/га в год, подземная – от 11 до 18 т/га в год. Отношение величины *ANP* луга в аккумулятивной позиции к таковой в элювиальной составляет 1,3. Это же отношение для *BNP* достигает 1,7, что говорит о большем влиянии

увлажнения на подземную фитомассу по сравнению с надземной. Общая продукция пойменных лугов очень высока и меняется по склону от 20 до 30 т/га в год. По величине NPP заливной луг в аккумулятивной позиции близок к низинному болоту. Пойменный луг, лежащий в лесостепной зоне, характеризуется пониженным запасом зеленой фитомассы и ее продукции и повышенными величинами тех же показателей в подземной сфере.

Материковые луга приурочены к различным элементам рельефа и размещаются на разных почвах: от темно-серой лесной до лугово-болотной (см. табл. 2). Низинный луг в Красноярском крае по всем показателям продуктивности близок к пойменному лугу, лежащему намного севернее, в его в аккумулятивной позиции. Из этого сопоставления следует, что продуктивность лугов зависит прежде всего от обводненности и в меньшей степени – от теплообеспеченности. Два луга, расположенные на катене Карачи на различных элементах рельефа, отличаются друг от друга почвами и составом доминантов. Несмотря на эти различия, почти по всем показателям продуктивности эти луга близки, исключением является лишь запас мертвых подземных органов (V), который в четыре раза выше в увлажненном лугу. Увеличение запаса V связано с медленной минерализацией подземной мортмассы, обусловленной, вероятно, переувлажнением почвы.

Увлажненный луг в степи находится в нижней части катены Шортанды и не испытывает постоянного недостатка влаги. Почти по всем показателям продуктивности он близок к лугам лесостепи в Карачи, но отличается по соотношению BNP/ANP . Если в лесостепной зоне это отношение равно 5, то в степной зоне оно повышается до 7. Даже временный недостаток влаги в начале или середине сезона вызывает усиленный рост подземных органов растений, обеспечивающий зеленую фитомассу водой и питательными элементами.

Величины надземной и подземной продукции в рассматриваемых лугах в зависимости от места расположения луга и почвы меняются в два раза. Отношение BNP/ANP не постоянно и лежит в пределах от 2 до 7. Продукция чрезвычайно изменчива и зависит не только от увлажнения, а в большей степени от сенокосной или пастбищной нагрузки. Например, суходольный мезофитный луг, находящийся под высокой пастбищной нагрузкой, отличается очень низкими показателями B (7 т/га) и BNP (5 т/га в год), в то время как величины G_{max} (2 т/га) и ANP (3 т/га в год) отличаются в меньшей степени от соответствующих показателей лугов без пастбищной нагрузки (Титлянова и др., 1996). Постоянное скусывание трав стимулирует их усиленный прирост, в связи с чем меньшее количество метаболитов поступает в подземные органы растений, а следствием этого являются малые запасы и прирост корней и корневищ трав. Луга отличаются друг от друга как по степени увлажнения и прогревания почвы, так и по показателям биотического круговорота. Общим для всех лугов является высокая чистая первичная продукция, она изменяется в изученных лугах от 19 до 30 т/га в год. Луговые экосистемы чрезвычайно ценны, так как они обеспечивают животноводство кормами: летом травой, зимой сеном.

Остепненные луга и луговые степи похожи по общему облику и часто по составу растительности. Но обычно отличаются по набору растений-доминантов и почв, на которых они расположены. В остепненных лугах G_{max} лежит в пределах 2–4 т/га, запас мертвой надземной фитомассы выше запаса зеленой (табл. 3). Запас B варьирует от 11 до 20 т/га, запас V от 7 до 26 т/га. В остепненных лугах не наблюдается общего превалирования B или V , что говорит о том, что процессы минерализации в среднем идут с такой же скоростью, как и прирост корней и корневищ. Надземная продукция изменяется от 4 (Казахстан) до 6 т/га в год (Приобье), подземная продукция – от 10 (Назарово) до 24 т/га в год (Казахстан).

Луговые степи лежат в тех же пределах широт, что и остепненные луга, отличаясь от последних своей приуроченностью к повышенным элементам рельефа. Величина G_{max} находится в пределах от 2 до 5 т/га и отличается, по сравнению с остепненными лугами, большим разбросом значений. Средние величины G_{max} одинаковы (см. табл. 3). Равенство запасов зеленой и мертвой надземной фитомассы говорит о равновесии процессов: прирост $G \rightarrow$ накопление $D+L \rightarrow$ минерализация $D+L$. Запасы живых подземных органов изменяются от 8 до 21 т/га, составляя в среднем 15 т/га, запас мертвых – в пределах от 7 до 26 т/га, составляя в среднем 15,5 т/га. Равенство средних величин B и V свидетельствует о близкой скорости процессов: прирост $B \rightarrow$ образование $V \rightarrow$ минерализация V . Величина ANP колеблется от 2 до 8 т/га в год, BNP – от 15 до 22 т/га в год. С севера на юг (56–52° с.ш.) в остепненных лугах отношение BNP/ANP нарастает от 2 до 7, в луговых степях – от 2 до 11, хотя по средним показателям продуктивности остепненные луга и луговые степи очень близки.

Изученные нами настоящие степи лежат в пределах 54–51° с.ш. и 69–94° в.д. (табл. 4). Запас зеленой фитомассы в этих степях варьирует от 1,2 до 2,5 т/га, ветоши и подстилки – от 1,7 до 4,7 т/га. Как B , так и V изменяются в пределах от 15 до 24 т/га. Надземная продукция составляет 3,5–4,7 т/га в год, подземная – 12–26 т/га в год. На условной границе раздела луговых и настоящих степей происходит изменение в запасах растительного вещества и интенсивности процессов биотического круговорота. Средние значения G_{max} и ANP в настоящих степях ниже, чем в луговых, а средние значения запасов и интенсивностей в подземной сфере – выше. Величины общей продукции этих степей отличаются в малой степени. Среднее значение отношения BNP/ANP в настоящих степях равно 5 и превышает таковое в луговой степи в 1,3 раза. В настоящих степях нет конкуренции за свет, однако есть конкуренция за влагу, что и вызывает усиленный прирост корней.

Сухие степи отличаются друг от друга очень резко по запасам растительного вещества и величинам чистой первичной продукции, так как лежат на разных элементах рельефа и получают разное количество влаги (см. табл. 4). Так величины ANP и BNP от одной степи к другой могут меняться в три раза. Все показатели биотического круговорота – запасы и продукция растительного вещества – снижены в 2–3 раза по сравнению с соответствующими показателями в настоящих степях. Отношение подземной продукции к надземной в ряду сухих степей изменяется от 2 до 9, что выше, чем в настоящих степях. Нехватка влаги в опустыненных степях резко снижает рост растений и все показатели биотического круговорота. Отношение BNP/ANP такое же, как в сухих степях, что связано со значительным участием в фитоценозе нанофитона – литофитного подушковидного растения с высокой надземной продукцией.

ОБСУЖДЕНИЕ

Поскольку продуктивность зависит прежде всего от суммы температур выше 5 °С и количества осадков за вегетационный период, приводим изменение этих параметров вдоль широтного климатического градиента (рис. 1). Ключевые участки лежат в пределах количества осадков от 320 (подзона средней тайги) до 140 мм (подзона сухих степей). Сумма температур выше 5 °С минимальна в лесотундре (1430 °С×сут) и максимальна в сухих степях в Казахстане (3070 °С×сут). И количество осадков за вегетационный период, и сумма температур от севера к югу меняются в два раза. Пересечение температурной и кривой осадков происходит на 54° с.ш., где количество осадков за вегетационный период составляет 250 мм и сумма температур – 2500 °С×сут.

В зависимости от гидротермических условий меняется чистая первичная продукция экосистем и отношение BNP/ANP . В таблицах 6 и 7 приводятся усредненные данные по типам экосистем. По верховым болотам от лесотундры до южной тайги (табл. 6) даны величины только NPP , для всех травяных экосистем — величины ANP , BNP , NPP и отношение BNP/ANP (табл. 7). В болотах от лесотундры к южной тайге сумма температур непрерывно увеличивается от 1430 до 2230 °С×сут, в то время как количество осадков за вегетационный период колеблется в диапазоне 290–320 мм (см. рис. 1). Величина чистой первичной продукции с севера на юг возрастает от 5 до 10 т/га в год (см. табл. 6), следовательно, величина продукции сфагновых болотных экосистем определяется количеством тепла.

При смене растительности с преимущественно моховой на травяную и повышении суммы температур всего на 100 °С продукция экосистемы возрастает в пять-шесть раз (см. табл. 7). То есть причиной резкого повышения продукции является не изменение климатических условий, а смена кустарничково-травяно-сфагнового покрова болот на травяной. Основную долю суммарной продукции в травяных болотах составляет подземная продукция, достигающая 80% от общей.

Наиболее близки к травяным болотам пойменные луга, которые заливаются водой каждую весну, но на разное время и до разных высотных отметок. Луга являются аazonальной растительностью и встречаются в различных природных зонах. Надземная продукция пойменных лугов, лежащих в пределах 58–56° с.ш., высока и составляет 30–40% от величины чистой первичной продукции, достигающей в среднем по трем лугам 24 т/га в год (см. табл. 7). В группе материковых лугов, лежащих в широком интервале координат (56–52° с.ш., 71–90° в.д.) средняя величина NPP повышается до 27 т/га в год, при этом отношение BNP/ANP увеличивается в два раза. Высокая чистая первичная продукция лугов связана с их постоянным увлажнением не только за счет дождей, но и за счет стока воды с повышенных элементов рельефа.

Таблица 6

Средние величины чистой первичной продукции верховых болот (т/га в год)

Болота	<i>NPP</i>
Плоскобугристые в лесотундре	5,1
Плоскобугристые в северной тайге	6,3
Выпуклые олиготрофные в средней тайге	7,0
Выпуклые олиготрофные в южной тайге	10,0

Таблица 7

Средние величины чистой первичной продукции травяных болот, лугов и степей (т/га в год)

Экосистема	<i>ANP</i>	<i>BNP</i>	<i>NPP</i>	<i>BNP/ANP</i>
Травяные болота в лесостепи	11,5	45,2	56,6	3,9
Луга пойменные	8,4	16,0	24,4	1,9
« материковые	5,3	21,4	26,7	4,0
« остепненные	4,8	18,2	23,0	3,8
Степи луговые	4,5	17,6	22,1	3,9
« настоящие	4,0	19,9	23,9	5,0
« сухие	1,7	9,7	11,4	5,7
« опустыненные	1,2	7,1	8,3	5,9

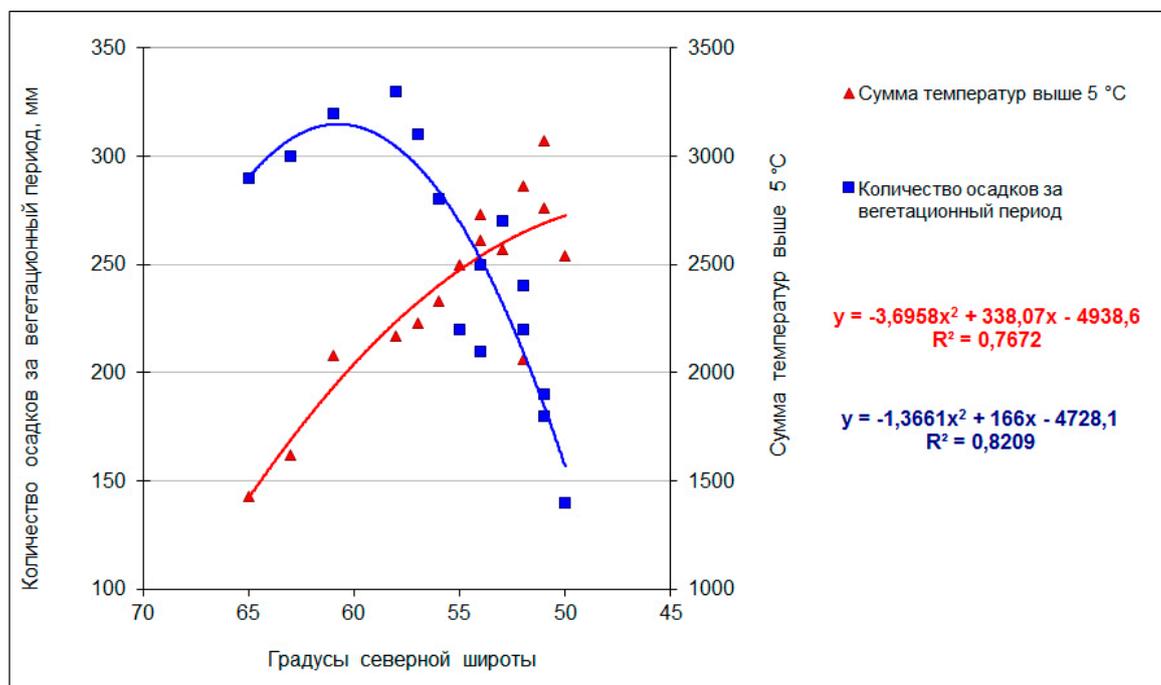


Рисунок 1. Изменение гидротермических условий экосистем вдоль широтного градиента. Точки на рисунке соответствуют координатам ключевых участков по широте (http://rp5.ru/archive.php?wmo_id=29937&lang=ru, дата обращения 15.03.2022).

В интервале 56–52° с.ш. находятся экосистемы остепненных лугов, луговых и настоящих степей. Эти экосистемы лежат в области, близкой к точке пересечения кривых суммы осадков и суммы температур – 54° с.ш. (см. рис. 1). Данное обстоятельство свидетельствует об оптимальном соотношении тепла и влаги для роста травянистых растений. В этих же экосистемах формируются наиболее плодородные для данного региона почвы – лугово-черноземные и черноземы обыкновенные. Усредненные величины чистой первичной продукции в данном ряду экосистем меняются незначительно: от 22 до 24 т/га в год. Отношение *BNP/ANP* несколько увеличивается и в настоящих степях достигает 5. От пойменных лугов к материковым происходит увеличение отношения *BNP/ANP* от 2 до 4, это отношение колеблется в лугово-степных фитоценозах на уровне 4 (см. табл. 7).

В группе от остепненных лугов вплоть до настоящих степей величина *NPP* меняется незначительно – от 22 до 24 т/га в год, но, как мы показали выше, в настоящих степях

увеличивается доля подземной продукции. На увеличение тепла и уменьшение влаги рассматриваемые экосистемы отвечают не заметным изменением величины *NPP*, а сменой растительности от мезофитной (луга) до ксерофитной (настоящие степи), одновременно происходит смена доминантов и луговые травы (*Calamagrostis sp.*, *Poa sp.*) замещаются на степные (*Stipa sp.*, *Helictotrichon sp.*, *Festuca sp.*, *Artemisia sp.*).

Последнюю группу рассматриваемых экосистем представляют сухие и опустыненные степи, лежащие в пределах 52–50° с.ш. Сумма температур в этих степях повышается от 2730 до 3070 °С, количество осадков за вегетационный период значительно снижается – от 270 до 140 мм.

Чистая первичная продукция, составляющая в настоящих степях 24 т/га в год, резко падает к сухим степям (11), затем плавно снижается в опустыненных степях до 8 т/га в год (см. табл. 7). Отношение *BNP/ANP* в ряду луговые степи – опустыненные степи повышается от 4 до 6, в основном за счет уменьшения надземной продукции. На север и на юг от области координат (56–52° с.ш.) величина *NPP* снижается: на север вследствие недостатка тепла, на юг – вследствие недостатка влаги.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Если не единственным, то основным процессом, выводящим углерод (CO_2) из атмосферы, является процесс создания чистой первичной продукции. Содержание углерода в надземной фитомассе колеблется около 45%, в подземной – около 40%. Усредненная по всем травяным экосистемам рассматриваемой территории без учета их площади величина *NPP* составляет 24 т/га в год. Исходя из вышеуказанных предположений, можно считать, что растительный покров одного километра квадратного травяных экосистем ежегодно потребляет из воздуха 940 т С, т. е. 3400 т углекислого газа, и выделяет в воздух 2500 т кислорода. Естественно, что в биотическом круговороте в процессах минерализации растительных остатков луга и степи ежегодно потребляют 2500 т O_2 и выделяют 3400 т CO_2 . Таким образом, травяной покров лугов и степей является интерфейсом громадного обмена газами между атмосферой и травяно-почвенным покровом.

Если в климатических травяных экосистемах вход углерода в атмосферу равен его выходу, то в болотах вход углерода больше выхода, так как часть углерода захоранивается в торфе. Показано, что скорость накопления торфа для болот Западной Сибири составляет около 40 г С/м² в год (Lapshina et al., 2001). Следовательно, в лесотундре, где чистая первичная продукция колеблется около 250 г С/м² в год, часть ее, переходящая в торф, составляет 14–16%. Эта же величина для сфагновых болот южной тайги приблизительно равна 8% от *NPP*. Средняя продукция верховых болот равна 7 т/га в год. Растительный покров 1 км² усредненного болота ежегодно потребляет из воздуха 1000 т углекислого газа, т.е. 275 т углерода, и выделяет в воздух 730 т кислорода. В процессе разложения растительных остатков часть углерода закрепляется в торфе. Эта величина составляет 40 т С/км² в год. В атмосферу в виде CO_2 возвращается 235 т С. Следовательно, растительный покров верховых болот, как и растущие леса, возвращая основную часть углерода в атмосферу, часть его закрепляет в органическом веществе торфа и древесины и таким образом в определенной степени снижают содержание двуокиси углерода в атмосфере.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Н.П. Косых и Н.Г. Коронатовой за помощь в сборе данных.

ФИНАНСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена по государственному заданию ИПА СО РАН при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № 121031700309-1).

ЛИТЕРАТУРА

1. Базилевич Н.И. *Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии*. М.: Наука, 1993. 293 с.
2. Базилевич Н.И., Титлянова А.А., Смирнов В.В., Родин Л.Е., Нечаева Н.Т., Левин Ф.И. *Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах*. М.: Мысль, 1978. 184 с.
3. Вагина Т.А., Базилевич Н.И., Курачев В.М. *Почвы и растительность // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы*. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974. Т. 1. С. 40–45.

4. Вагина Т.А., Шатохина Н.Г. *Динамика запасов надземной и подземной органической массы степных, луговых и болотных фитоценозов* // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. Т. 2. С. 217–264.
5. Коронатова Н.Г., Косых Н.П. *Соотношение продуктивности древесного и мохово-травяно-кустарничкового ярусов на среднетаежных выпуклых олиготрофных болотах* // Торфяники Западной Сибири и цикл углерода: прошлое и настоящее: Сб. матер. IV Междунар. полевого симпозиума (Новосибирск, 04–17 августа 2014 г.). Томск: Изд-во ТГУ, 2014. С. 182–185.
6. Коронатова Н.Г., Миляева Е.В. *Продуктивность болотных сосняков южной тайги Западной Сибири* // ГЕО-Сибирь-2011: Сб. матер. VII Междунар. научн. конгресса «ГЕО-Сибирь-2011» (Новосибирск, 19–29 апреля 2011 г.). Новосибирск: СГГА, 2011. Т. 4. С. 259–262.
7. Косых Н.П. *К методике определения линейного прироста и продукции сфагновых мхов на мезо-олиготрофных болотах Западной Сибири* // Болота и заболоченные леса в свете задач устойчивого природопользования: Сб. матер. науч. конф. (Москва, 01 июля 1999 г.) / Вомперский С.Э., Сирин А.А. (отв.ред.). М.: ГЕОС, 1999. С. 121–122.
8. Косых Н.П., Коронатова Н.Г., Лапина 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 глобальные изменения климата. 2017. Т. 8. № 1 (15). С. 3–13.*
9. Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Блейтен В. *Продуктивность болот южной тайги Западной Сибири* // *Вестник Томского университета. Сер. биол. наук. 2003. № 7. Приложение. С. 142–152.*
10. Мордкович В.Г., Шатохина Н.Г., Титлянова А.А. *Степные катены*. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 117 с.
11. Снытко В.А. Нефедьева Л.Г., Дубынина С.С. *Травяные экосистемы Назаровской впадины, Красноярский край* // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. С. 88–97.
12. Титлянова А.А. *Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах*. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 220 с.
13. Титлянова А.А. *Сухая степь Казахстана, Целиноградская область* // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. С. 25–31.
14. Титлянова А.А., Косых Н.П., Кыргыз Ч.С., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П., Самбуу А.Д., Шибарева С.В. *Продуктивность травяных экосистем Тувы* // *Почвы и окружающая среда. 2020. Т. 3. № 2. e110. DOI: 10.31251/pos.v3i2.110.*
15. Титлянова А.А., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П. *Корни как компонент биоты почв Сибири в травяных экосистемах* // *Почвоведение. 1994. № 12. С. 43–50.*
16. Титлянова А.А., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П. *Подземные органы растений в травяных экосистемах*. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1996. 128 с.
17. Титлянова А.А., Наумова Н.Б., Косых Н.П. *Круговорот углерода в луговых экосистемах* // *Почвоведение. 1993. № 3. С. 32–39.*
18. Титлянова А.А., Самбуу А.Д. *Сукцессии в травяных экосистемах*. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2016. 191 с.
19. Титлянова А.А., Шатохина Н.Г. *Продукционный процесс в степном и луговом биогеоценозах* // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. Т. 2. С. 303–314.
20. Титлянова А.А., Шибарева С.В. *Новые оценки запасов фитомассы и чистая первичная продукция степных экосистем Сибири и Казахстана* // *Известия РАН. Сер. географ. 2017. № 4. С. 43–55. DOI: 10.7868/S0373244417040041.*
21. Титлянова А.А., Шибарева С.В. *Продуктивность травяных экосистем: Справочник*. М.: Изд-во МБА, 2020. 100 с.
22. Хакимзянова Ф.И. *Сукцессия восстановления в настоящей степи Хакасии* // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. С. 42–48.
23. Шатохина Н.Г. *Луговые степи и остепненные луга Западной Сибири, Новосибирская область* // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. С. 76–87.
24. Шатохина Н.Г., Вагина Т.А. *Чистая первичная продукция степных, луговых и болотных фитоценозов* // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. Т. 2. С. 265–299.
25. 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* // *Wetlands Ecology and Management. 2008a. No. 16. P. 139–153. DOI: 10.1007/s11273-007-9061-7.*

26. Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Peregon A.M., Parshina E.K. Biological productivity of bogs in the middle taiga subzone of Western Siberia // *Russian Journal of Ecology*. 2008b. Vol. 39. No. 7. P. 8–16. DOI: [10.1134/S1067413608070023](https://doi.org/10.1134/S1067413608070023).
27. Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Vishnyakova E.K., Koronatova N.G., Stepanova V.A., Kolesnychenko L.G., Khovalyg A.O., Peregon A.M. Plant organic matter in palsa and khasyrei type mires: direct observations in West Siberian Sub-Arctic // *Atmosphere*. 2021. No. 12. 1612. DOI: [10.3390/atmos12121612](https://doi.org/10.3390/atmos12121612).
28. Lapshina E.D., Pologova N.N., Mouldiyarov E.Ya. *Pattern of Development and Carbon Accumulation in homogenous Sphagnum fuscum-peat Deposit on the South of West Siberia* // West Siberian Peatlands and Carbon Cycle: Past and Present. Proc. of the International Field Symposium (Noyabrsk, 18–22 August, 2001). Novosibirsk: ООО "Agenstvo Sibprint", 2001. P. 101–104.
29. Peregon A., Maksyutov S., Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P. Map-based inventory of wetland biomass and net primary production in Western Siberia // *Journal of Geophysical Research Biogeosciences*. 2008. Vol. 113. G01007. DOI: [10.1029/2007JG000441](https://doi.org/10.1029/2007JG000441).

Поступила в редакцию 04.04.2022

Принята 11.04.2022

Опубликована 04.05.2022

Сведения об авторах:

Титлянова Аргента Антониновна – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории биогеоценологии ФГБУН Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск, Россия); argenta@issa-siberia.ru, atitlyanova@mail.ru

Вишнякова Евгения Константиновна – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории биогеоценологии ФГБУН Институт почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск, Россия); vishnyakova@issa-siberia.ru

Авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.



Статья доступна по лицензии [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

PRODUCTIVITY CHANGES OF WETLAND AND GRASSLAND ECOSYSTEMS ALONG A LATITUDINAL GRADIENT

© 2022 A. A. Tinlyanova , E. K. Vishnyakova 

Institute of Soil Science and Agrochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia. E-mail: argenta@issa-siberia.ru

The aim of the study. Analysis of changes in the productivity of dwarf shrub-moss-lichen, pine-dwarf shrub-sphagnum and sedge-sphagnum and grass ecosystems along the latitudinal gradient.

Methodology. For a number of bog and grass ecosystems located along a latitudinal gradient from 65 to 50° N in the range of longitudes from 63 to 95° E the stocks of live and dead, aboveground and belowground phytomass, as well as the values of aboveground (ANP), belowground (BNP) and total production (NPP) were analyzed. The data are given for 45 ecosystems grouped into 12 types from forest-tundra mires to desert steppes. The vegetation of ecosystems is represented by bog one (mosses, shrubs and grasses) to the steppe (mesoxerophytic and xerophytic grasses). Since the spread of data on stocks and production for individual ecosystems is large, we present averaged data for ecosystem types.

Main results. The largest stock of green phytomass was obtained for floodplain meadows (7 t/ha), the smallest stock was found in the desert steppes (0.8 t/ha). The stock of dead aboveground phytomass was maximal in the fens of the forest-steppe zone (10 t/ha) and minimal in the oligotrophic hollows of boreal bogs (0.3 t/ha). The stock of living belowground organs decreases along a latitudinal gradient from 20 (true steppes) to 3 t/ha (desert steppes), whereas the stock of dead belowground organs decreased from 79 (fens of the forest-steppe zone) to 4 t/ha (in the ryams of the middle taiga and desert steppes). Above-ground production was estimated as highest in the fens of the forest-steppe zone (12), decreasing along the latitudinal gradient down to the desert steppes (1 t/ha per year). Belowground production in all types of ecosystems studied was higher than the above-ground one, ranging from 45 (fens of the forest-steppe zone) to 3 t/ha per year (mires in the forest-tundra). The NPP value in some of the studied ecosystems varied from 57

(fens of the forest-steppe zone) to 5 t/ha per year (mires in the forest-tundra). The BNP/ANP ratio averaged over ecosystem types was maximal in the desert steppes (5.9) and minimal in floodplain meadows (1.9). In the range of latitudes 56-52°N, where steppe meadows, meadow steppes and true steppes located, the NPP, averaged over these ecosystems, varied from 22 to 24 t/ha per year. These ecosystems the most fertile soils of the region, i.e. meadow chernozem and ordinary chernozem (Phaeozems) were developed. To the north and south of this area, the NPP value decreases: to the north due to the lack of heat, and to the south due to lack of moisture.

Conclusions. In the biotic cycle in mires differs from that in meadows and steppes by the annual sequestration of a part of the carbon influx in the forming peat. This amount of carbon sequestration is about 10% of the NPP of the wetland ecosystem. In the climax grass ecosystems, the carbon influx is equal to its outflux. These ecosystems are acting as gas exchangers between plants, soil and atmosphere. In contrast to grasslands, wetlands are acting as carbon accumulators that lower the CO₂ in the air.

Key words: plant matter stock; net primary production; taiga; meadow; steppe

How to cite: Titlyanova A.A., Vishnyakova E.K. Productivity changes of wetland and grassland ecosystems along a latitudinal gradient // *The Journal of Soils and Environment*. 2022. 5(2). e176. DOI: [10.31251/pos.v5i2.176](https://doi.org/10.31251/pos.v5i2.176) (in Russian with English abstract).

REFERENCES

1. Bazilevich N.I. *Biological productivity of the ecosystems of Northern Eurasia*. Moscow: Nauka Publ., 1993, 293 p. (in Russian)
2. Bazilevich N.I., Titlyanova A.A., Smirnov V.V., Rodin L.E., Nechaeva N.T., Levin F.I. *Methods for biological cycle studying in different natural zones*. Moscow: Mysl', 1978, 184 p. (in Russian)
3. Vagina T.A., Bazilevich N.I., Kurachev V.M. *Soils and vegetation*. In book: Structure, functioning and evolution of biocenoses system in Baraba. Novosibirsk: Nauka Publ., Siberian Branch, 1974, Vol. 1, p. 40–45. (in Russian)
4. Vagina T.A., Shatokhina N.G. *Dynamics of aboveground and underground organic matter stocks of steppe, meadow and mire phytocenoses*. In book: Structure, functioning and evolution of biocenoses system in Baraba. Novosibirsk: Nauka Publ., Siberian Branch, 1976, Vol. 2, p. 217–264. (in Russian)
5. Koronatova N.G., Kosykh N.P. *Ratio between productivity of tree and moss-grass-dwarf shrub storeys in ombrotrophic raised bogs in the middle taiga*. In book: West Siberian Peatlands and Carbon Cycle: Past and Present. Proc. of the Fourth International Field Symposium (Novosibirsk, 19–29 April, 2011), Tomsk: Publishing House of TSU, 2014, p. 182–185. (in Russian)
6. Koronatova N.G., Milyaeva E.V. *Productivity of bog pine forests in the southern taiga of Western Siberia*. In book: GEO-Siberia-2011. Proc. of the VII International Science Congress (Novosibirsk, 4–17 August, 2014), Novosibirsk: SSGA, 2011, Vol. 4, p. 259–262. (in Russian)
7. Kosykh N.P. *The method for determining the linear growth and production of sphagnum mosses in meso-oligotrophic bogs of Western Siberia*. In book: Wetlands and bog forests in connection of sustainable nature management. Proc. Sci. Conf. (Moscow, 1 July, 1999). Moscow: GEOS, 1999, p. 121–122. (in Russian)
8. Kosykh N.P., Koronatova N.G., Lapshina E.D., Filippova N.V., Vishnyakova E.K., Stepanova V.A. *Linear growth and production of Sphagnum mosses in the middle taiga zone of West Siberia, Environmental dynamics and global climate change, 2017, Vol. 8, No. 1, p. 3–13*. (in Russian)
9. Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Bleuten V. *Productivity of mire of the south taiga of West Siberia, Vestnik of Tomsk State University, The Series Biological Sciences, 2003, No. 7, Appendix, p. 142–152*. (in Russian)
10. Mordkovich V.G., Shatokhina N.G., Titlyanova A.A. *Steppe catenas*. Novosibirsk: Nauka Publ., Siberian Branch, 1985, 117 p. (in Russian)
11. Snytko V.A., Nefedyeva L.G., Dubynina S.S. *Grassland ecosystems of the Nazarovskaya depression, Krasnoyarsk region*. In book: Biological productivity of grassland ecosystems. Novosibirsk: Nauka Publ., Siberian Branch, 1988, p. 88–97. (in Russian)
12. Titlyanova A.A. *Biological carbon cycle in grass biogeocenoses*. Novosibirsk: Nauka Publ., Siberian Branch, 1977, 220 p. (in Russian)
13. Titlyanova A.A. *Dry steppe of Kazakhstan, Tselinograd region*. In book: Biological productivity of grassland ecosystems. Novosibirsk: Nauka Publ., Siberian Branch, 1988, p. 25–31. (in Russian)
14. Titlyanova A.A., Kosykh N.P., Kyrgys Ch.S., Mironycheva-Tokareva N.P., Romanova I.P., Sambuu A.D., Shibareva S.V. *Productivity of grassland ecosystems in the Tyva Republic, Russia, The Journal of Soils and Environment, 2020, Vol. 3, No. 2, e110*. DOI: [10.31251/pos.v3i2.110](https://doi.org/10.31251/pos.v3i2.110) (in Russian)
15. Titlyanova A.A., Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P. *Roots as soils biota component in Siberian grassland ecosystems, Pochvovedenie, 1994, No. 12, p. 43–50*. (in Russian)
16. Titlyanova A.A., Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Romanova I.P. *Below ground organs of plants in grassland ecosystems*. Novosibirsk: Nauka Publ., Siberian Branch, 1996, 128 p. (in Russian)

17. Titlyanova A.A., Naumova N.B., Kosykh N.P. Carbon cycling in meadow ecosystems, *Pochvovedenie*, 1993, No. 3, p. 32–39. (in Russian)
18. Titlyanova A.A., Sambuu A.D. *Succession in grasslands*. Novosibirsk: Publishing House SB RAS, 2016, 191 p. (in Russian)
19. Titlyanova A.A., Shatokhina N.G. *Production process in steppe and meadow biogeocenoses* // In book: Structure, functioning and evolution of biocenoses system in Baraba. Novosibirsk: Nauka Publ., Siberian Branch, 1976, Vol. 2, p. 303–314. (in Russian)
20. Titlyanova A.A., Shibareva S.V. Phytomass stocks and net primary production in the steppe ecosystems of Siberia and Kazakhstan, *Izvestiya RAS, Seriya Geograficheskaya*, 2017, No. 4, p. 43–55. DOI: [10.7868/S0373244417040041](https://doi.org/10.7868/S0373244417040041) (in Russian)
21. Titlyanova A.A., Shibareva S.V. *Productivity of grassland ecosystems: a reference book*. Moscow: Publishing House MBA, 2020, 100 p. (in Russian)
22. Khakimzyanova F.I. *Recovery succession in the true steppe of Khakasia*. In book: Biological productivity of grassland ecosystems. Novosibirsk: Nauka Publ., Siberian Branch, 1988, p. 42–48. (in Russian)
23. Shatokhina N.G. *Meadow steppes and steppe meadows of Western Siberia, Novosibirsk region*. In book: Biological productivity of grassland ecosystems. Novosibirsk: Nauka Publ., Siberian Branch, 1988, p. 76–87. (in Russian)
24. Shatokhina N.G., Vagina T.A. *Net primary production of steppe, meadow and mire phytocenoses*. In book: Structure, functioning and evolution of biocenoses system in Baraba. Novosibirsk: Nauka Publ., Siberian Branch, 1976, Vol. 2, p. 265–299. (in Russian)
25. 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, *Wetlands Ecology and Management*, 2008a, No. 16, p. 139–153. DOI: [10.1007/s11273-007-9061-7](https://doi.org/10.1007/s11273-007-9061-7).
26. Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Peregon A.M., Parshina E.K. Biological productivity of bogs in the middle taiga subzone of Western Siberia, *Russian Journal of Ecology*, 2008b, Vol. 39, No. 7, p. 8–16. DOI: [10.1134/S1067413608070023](https://doi.org/10.1134/S1067413608070023).
27. Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Vishnyakova E.K., Koronatova N.G., Stepanova V.A., Kolesnychenko L.G., Khovalyng A.O., Peregon A.M. Plant organic matter in palsa and khasyrei type mires: direct observations in West Siberian Sub-Arctic, *Atmosphere*, 2021, No. 12, 1612. DOI: [10.3390/atmos12121612](https://doi.org/10.3390/atmos12121612).
28. Lapshina E.D., Pologova N.N., Mouldiyarov E.Ya. *Pattern of Development and Carbon Accumulation in homogenous Sphagnum fuscum-peat Deposit on the South of West Siberia*. In book: West Siberian Peatlands and Carbon Cycle: Past and Present. Book abstracts of the International Field Symposium (18–22 August, 2001), Novosibirsk: OOO "Agenstvo Sibprint", 2001, p. 101–104.
29. Peregon A., Maksyutov S., Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P. Map-based inventory of wetland biomass and net primary production in Western Siberia, *Journal of Geophysical Research Biogeosciences*, 2008, Vol. 113, G01007. DOI: [10.1029/2007JG000441](https://doi.org/10.1029/2007JG000441).

Received 04 April 2022

Accepted 11 April 2022

Published 04 May 2022

About the authors:

Titlyanova Argenta Antoninovna – Doctor of Biological Sciences, Professor, Principal Researcher in the Laboratory of Biogeocenology in the Institute of Soil Science and Agrochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russia), argenta@issa-siberia.ru, atitlyanova@mail.ru

Vishnyakova Evgeniya Konstantinovna – Candidate of Biological Sciences, Researcher in the Laboratory of Biogeocenology in the Institute of Soil Science and Agrochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russia); vishnyakova@issa-siberia.ru

The authors read and approved the final manuscript



The article is available under [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)