УДК 630.52: 630.181: 630.161.32

РАСЧЕТНЫЕ ОЦЕНКИ ВЛИЯНИЯ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛЕСОВ (ОБЗОР ПОДХОДОВ)

М.Д. Корзухин

Институт глобального климата и экологии Росгидромета и РАН, РФ, 107258, г. Москва, ул. Глебовская, д. 20Б, mdkorz@gmail.com

Резюме. Обсуждаются принципы и возможности расчета чистой первичной продукции (*NPP*) лесов с помощью современных математических моделей. Приводятся примеры приложений – оценок *NPP* при изменениях климата в XXI веке. Цитируемые 80 (в основном зарубежных) работ помогут читателю ориентироваться в интенсивно развивающейся области, использующей идеи и теории, слабо известные в России.

Ключевые слова. Продуктивность лесов, изменение климата, расчетные оценки продуктивности, моделирование.

QUANTITATIVE ESTIMATES OF THE IMPACT OF CLIMATE CHANGE ON FOREST PRODUCTIVITY (REVIEW OF APPROACHES)

M.D. Korzukhin

Institute of Global Climate and Ecology of Roshydromet and RAS, 20B, Glebovskaya str., 107258, Moscow, Russia, mdkorz@gmail.com

Summary. The paper discusses the principles and approaches to the calculation of net primary production (*NPP*) of forests using modern mathematical models. Examples of *NPP* estimates under climate change for the 21st century are presented. The 80 literature sources (mainly non-Russian) cited in the paper can help the readers to navigate the actively developing scientific area that is built upon theories and ideas not very well known in Russia

Keywords. Forest productivity, climate change, productivity simulation, modeling.

> Каждая страна имеет свой обычай по климату своему (по особому ее строения чину солнечного ради обхождения и воздушного пошествия) - Зиновий Отенский (ученик Максима Грека), XVI в. от Рождества Христова

(цит. по: С.М. Соловьев, История России с древнейших времен, т. 7, гл. 1)

Введение

Заявленная тема является частью общей проблематики, касающейся изучения влияния климата на состояние лесов. Среди многих параметров состояния важнейшими, по-видимому, можно считать область распространения (ареалы пород), видовой состав, и скорость образования фитомассы (поглощения = ассимиляции углерода). Последняя величина обозначается как *NPP* (Net Primary Production – нетто-продуктивность растительности); предмет настоящей статьи состоит в изложении современных возможностей расчета и прогноза *NPP* при изменениях климата. При извлечении из статей результатов расчетов возникают проблемы: в некоторых случаях авторы не выделяют *NPP* из суммарного баланса C; глобальные модели дают суммарное *NPP* по всем биомам, не выделяя из них собственно лесные. Оценки (напр., Del Grosso et al., 2008) показывают, что глобально *NPP* forest / *NPP* sum ~ 0.62; надеюсь, что из контекста будет понятно, какая именно ситуация имеет место.

Статья не претендует на исчерпывающий обзор состояния области исследований с многими сотнями публикаций. Приводимые работы носят характер представительных примеров в рамках основных направлений. В качестве приложения методов расчета *NPP* приводятся прогнозные оценки, полученные для ожидаемого климата XXI в. Применяемые авторами прогнозные сценарии климата (и лежащие в их основе модели) весьма разнообразны; ниже берутся наиболее вероятные, средние варианты; соответствующие ссылки могут быть найдены в цитируемых работах и не приводятся для облегчения изложения.

Методы и материалы

Методические замечания

Поскольку мы рассматриваем не отдельное дерево, а растительный покров, то *NPP* – это количество углерода, ассимилированного или единицей площади растительного покрова за год, с единицей измерения гС·м⁻²·год⁻¹ (удельная величина), или абсолютное количество, гС·год⁻¹, если рассматривается цикл углерода некоторой территории. По физическому смыслу этого понятия, нетто-продуктивность растительности равна

$$NPP = GPP - Ra, \tag{1}$$

где *GPP* (Gross Primary Production) – первичная брутто-продуктивность (количество поглощенного углерода); *Ra* – суммарные затраты на дыхание растений (выделяемый углерод).

Если стоит задача оценки запасаемого в системе углерода, то из *NPP* следует вычесть величину *Loss* – прочих потерь углерода. В зависимости от объекта, задачи и типа данных, которые предполагается описывать моделью, величина *Loss* имеет разное «наполнение». Если объект – отдельное дерево и исследуется его собственный рост, то

$$Loss = Decay,$$
 (2)

где Decay – опад листвы, ветвей и корней.

Если рассматривается ансамбль деревьев (насаждение), то к Loss добавляется отпад (гибель деревьев). Баланс углерода экосистемы требует введения гетеротрофного дыхания почвы *Rh*, что дает величину

$$NEP = NPP - Rh, \tag{3}$$

где *NEP* (Net Ecosystem Productivity) – нетто-продуктивность экосистемы.

При учете внешних факторов можно ввести потерю биомассы изза нападения любых ее природных (насекомые, травоядные и т.д.) или антропогенных (напр., рубки) потребителей, а также вынос из экосистем растворенного органического и неорганического углерода; из внешних факторов существенны пожары. Все эти факторы продолжают действовать для объектов более высоких уровней – от ландшафтов до лесорастительных зон.

Отклик *NPP* территории на изменение климата происходит, вообще говоря, по двум причинам (коллектив исследователей VEMAP Members, 1995): структурной – из-за изменения площадей биомов, и функциональной – из-за изменения удельной *NPP* данного биома.

Наведению понятийного порядка помогло бы введение индексов, различающих эти варианты – *NPP_K*; также удобно было бы ввести свои обозначения для удельной (напр., *прр*) и абсолютной (напр., *NPP*) продуктивности.

Основные виды данных

Для расчета и прогноза обычно используются базовые климатические параметры:

- температура воздуха *Т*, °С, обычно на высоте 2 м;
- осадки P, мм, за нужный период;
- влажность почвы *W*, мм, в слое выбранной толщины;
- концентрация углекислого газа в приземном слое воздуха [CO₂], ppm;
- фотосинтетически активная радиация Q (в нужных единицах);
- дефицит упругости водяного пара в воздухе *D*, Па.

Прогнозные значения этих величин получаются с использованием тех или иных моделей общей циркуляции атмосферы – GCMs (General Circulation Models).

Огромное количество лесных данных по продуктивности может быть использовано для «запуска» прогнозных моделей с расчетом *NPP*, но практически непригодно для собственно прогноза при изменении климата; в благоприятном варианте данные годятся для (несомненно важной) задачи прогноза при неизменном климате. Основные типы таких данных:

- Базы данных с пробных площадей: Замолодчиков и др. (2003) (крупнейшая из имеющихся для СССР – 535 пробных площадей); Усольцев (2007) (1134 пробных площадей в Северной Евразии, прил. 16); Уткин и др. (1994); Del Grosso et al. (2008) (крупнейшая из имеющихся мировых баз данных – 5600 пунктов, доступна на http://daac.ornl.gov/NPP/html_docs/ EMDI_des.html); Olson et al. (2001): описание баз данных, касающихся измерений NPP с целью дальнейшего моделирования (2523 пунктов и 5164 значений в 0.5°×0.5° сетке); Luyssaert et al. (2007): общедоступная мировая база данных (513 пунктов), основные компоненты углеродного баланса и их зависимость от *T*, *P*.
- Дистанционно определяемые значения *LAI* (см. обзор в Грабовский и др., 1915) и *NPP* (Running et al., 2004), которые могут использоваться для калибровки моделей.
- Ввиду полного охвата ими территории России, особо ценны ежегодные государственные отчетные данные (напр., Лесной фонд..., 2007). Привлекательная возможность использовать их для отслеживания динамики лесов России – иллюзорна (см. обсуждение в Лесные ресурсы..., 2013, стр. 28-29).

Современная «средняя» лесная модель содержит до нескольких десятков параметров, которые, как правило, невозможно достоверно определить для рассматриваемого объекта. Высокая развитость моделирования в лесной экологии позволяет подбирать многие значения в литературе. Таблицы параметров накапливаются десятилетиями. Например, уже в 1993 году вышла работа (Wullschleger, 1993) со сводкой значений максимальных скоростей карбоксилирования (Vcmax) для модели Фаркуара (см. ниже); для нее есть сводки параметров температурных зависимостей (Medlyn et al., 2002). Сводка данных по значениям максимальной устьичной проводимости для многих видов приведена в Körner (1995). Собирание значений параметров для т.н. «gap models» начал Botkin et al. (1972); оно продолжилось, например, в Forest Succession... (1981); Korzukhin et al., 1989; Nikolov, Helmisaari (1992); Shuman (2010). Большая сводка экофизиологических параметров приведена в White et al. (2000).

Основные модельные подходы и примеры прогноза продуктивности

Расчет (прогноз) *NPP* для лесов на любых территориях может проводиться в рамках двух «макро» подходов – эмпирического и механизменного; типичны, однако, промежуточные модели смешанного типа, в которых, например, общая форма описания – физична, а некоторые внутренние зависимости – регрессионны.

Эмпирические модели

При эмпирическом подходе к проблеме нахождения *NPP* используются регрессионные зависимости и нахождения *GPP* и *Ra* не требуется. Идея, например, прогноза проста: пусть *с* – параметры климата; по данным наблюдений для выбранной породы или группы пород находим зависимость

$$NPP(c).$$
 (4)

Пусть *x*, *y* – географические координаты; текущий климат имеет значения $c_0(x, y)$, что дает соответствующее значение $NPP_0(x, y) = NPP(c_0(x, y))$, а прогнозный – $c_1(x, y)$, что дает прогноз продуктивности $NPP_1(x, y) = NPP(c_1(x, y))$. Схема может быть применена к любому параметру растительности независимо от прочих параметров (напр., для прогноза *GPP* или смены набора пород в данной точке); это значит, что полученные оценки не будут согласованы в отношении соблюдения баланса потоков углерода.

Примеры прогноза

Биоклиматическая модель MIAMI (Lieth, 1975), по-видимому, наиболее популярна. В удобной записи формулы выглядят так (*k*₁..*k*₅ – свободные параметры):

$$NPP = \min[f_{1}(T), f_{2}(P)];$$

$$f_{1}(T) = k_{1}/(1 + k_{2} \times \exp(-k_{3} \times T));$$

$$f_{2}(P) = k_{4} \times (1 - \exp(-k_{5} \times P)).$$
(5)

Meyer (1988) применил модель для расчета долговременной эволюции *NPP* со времени последнего оледенения (около 20 тыс. лет назад).

Pittock and Nix (1986) нашли для половины территории Австралии, что к середине нынешнего столетия *NPP* возрастет на 20%.

Zhang et al. (1996) оценили изменение состояния растительности Тибетского плато при потеплении на 4°С, увеличении *P* на 10% и удвоении [CO₂]; результаты прогноза *NPP* неизвестны ввиду недоступности источника.

Модель (4) неоднократно использовалась для прогноза расположения биомов (Smith, Shugart, 1993; Yue et al., 2011 и др.), запаса углерода (Smith, Shugart, 1993) и *GPP* (Beer et al., 2010) при изменении климата.

Механизменные модели

В основе подхода лежит то или иное описание физического устройства объекта.

1. Предложены модели динамики площадей, занятых лесами, находящимися в разных состояниях (назовем их ADM – Area

Dynamics Models – Модели Динамики (лесных) Площадей). Базовые уравнения описывают баланс площадей:

$$S(t+1) = B \times S(t), \tag{6}$$

где S – вектор площадей (∑S = 1); B – матрица удельных скоростей перехода между ними, описывающая процессы смены пород (сукцессии), внешние нарушения, образование и зарастание гарей и вырубок.

Если не описывать рубки, то при неизменном климате *В* можно считать постоянной; введение рубок может сделать *В* зависящей от *S* и система становится нелинейной. Для привязки к динамике запасов (биомассы деревьев) должны быть заданы кривые хода роста пород от возраста. Подробно устройство типичной модели описано, например, в Лесные ресурсы... (2013), гл. 3. При описании породно-возрастной динамики реальной системы (например, лесов Канады или России) с шагом по времени и возрасту в один год размерность системы (6) имеет порядок нескольких тысяч.

Эти конструкции ориентированы на использование государственной отчетности и, помимо собственно динамики площадей, могут рассчитывать потоки углерода в лесах или лесных экосистемах; величина *NPP* и ее прогноз могут быть выделены, как часть общего расчета баланса С. Воздействие климата вводится применением регрессионных зависимостей скоростей роста от параметров климата.

Примеры прогноза

Удачным примером здесь является модель баланса С для России (Кокорин и др., 2000). Пусть *g* – базовая (при текущем климате) скорость роста каждой породы (66 пород в отчетности ГУЛФ –государственного учета лесного фонда), а *K*clim(*T*,*P*,[CO₂],[O₃])×*g* – скорость роста при измененном климате; функция влияния выбранных факторов взята линейной

$$K\operatorname{clim}(T,P,[\operatorname{CO}_2],[\operatorname{O}_3]) = 1 + a \times T + b \times P + c \times [\operatorname{CO}_2] + d \times [\operatorname{O}_3], \quad (7)$$

где *a*, *b*, *c*, *d* – регионально- и породо-специфичные параметры.

К сожалению, значения и даже знаки параметров не приводятся. Результаты дифференцированы по шести геоклиматическим регионам РФ. Расчеты, проведенные для постоянной интенсивности рубок и пожаров, показали, что суммарное поглощение углерода к сере-

дине XXI в. стабилизируется и составит около 150×10¹² гС ·год⁻¹.

Замолодчиков и др. (2013) осуществили прогноз баланса С для управляемых лесов РФ (5.5×10⁶ км² из общих 7.4×10⁶ км²), т.е. величины, линейно зависящей от *NPP*, по ADM модели CBM-CFS3

(Канада) при сохранении текущего климата. Расчет основан на данных ГУЛФ. Сейчас леса поглощают 128×10¹² гС·год⁻¹, к 2050 году прогнозируется уменьшение стока до 28-63×10¹² гС·год⁻¹ за счет постарения лесов. Результаты полезны при сравнении с расчетами, учитывающими изменение климата.

Та же модель с использованием данных ГУЛФ для всех лесов РФ была применена В.И. Грабовским (частное сообщение) для прогноза динамики ряда пулов С при изменении *T* и *P* до 2050 г. по сценариям МГЭИК А1В, А2, В1. Для всех пород была найдена регрессионная зависимость скоростей роста g(T, P). Баланс С (в данном случае – сток) уменьшается с 200×10¹² гС·год⁻¹ до 60×10¹² гС·год⁻¹ (постоянный климат), 10-30×10¹² гС·год⁻¹ («мягкие» сценарии А2, В1), и до –20×10¹² гС·год⁻¹ (жесткий» сценарий А1В).

Модель близкого типа была применена для прогноза компонент баланса С для территории США, с учетом изменений в землепользовании и лесных пожаров (Hurtt et al., 2002).

Ввиду эмпиричности моделей роста, компоненту баланса *NPP* в приведенных случаях вычленить невозможно.

2. Если расчет *NPP* делается на основе баланса углерода, то естественно применять базовую формулу (1). Здесь имеется большая группа механизменных («физических», «mechanistic», «processbased») моделей, основанных на морфологических и экофизиологических зависимостях; именно такой подход составляет «мэйнстрим» мировой науки в обсуждаемой области. Расчет *NPP* обычно производится не сам по себе, но в рамках более общей модели, дающей на выходе значения или только «лесных» переменных, или также и абиотических переменных.

2.1. Динамические модели типа ITM (Individual-Tree Models, модели «в особях») – см. обзор в (Bugmann, 2000), применяются для уровня насаждения (stand). Оперирование деревьями высоко « физично» по очевидным соображениям и позволяет привлекать и интегрировать множество сведений из морфологии, экологии и экофизиологии растений.

Скорость фотосинтеза (или прироста по диаметру) часто берется пропорциональной произведению

$$A \sim \prod f_{k}(\varphi_{k}), \tag{8}$$

где ϕ_k – экологический фактор, f_k – зависимость от него. Воз-

можны и более сложные зависимости (Колобов, Фрисман, 2013).

Подход естественно применим к лесу с любым числом пород. На Западе так считают едва ли не с возникновения вычислительных машин (60-е годы). Сейчас мощность машин позволяет обсчитывать большие территории (конечно, не сплошь, но представительными кусочками). Исходно этот тип моделей был ориентирован на описание лесных сукцессий в многовидовых сообществах и в разных климатических условиях, т.е. на моделирование смен видового состава; расчет углеродного баланса в принципе возможен, но реально проводится редко.

Примеры прогноза

Несмотря на архаичность описания скорости ассимиляции (8) в моделях ITM (в модели EFIMOD – Komarov et al., 2003, есть дополнительные слабые пункты), они применяются в прогнозных расчетах, имеющих реальное прикладное значение.

Авторы модели EFIMOD (Моделирование динамики.., 2007) провели анализ совместного влияния изменения климата и других факторов для бореальных лесов (почему-то) Канады. Изменение удельной *NPP* за 150 лет составит около +47 гС·м⁻²·год⁻¹ (порядка 10% от среднего значения *NPP* для этой зоны; результат можно извлечь из таб. 7.4.6 цитируемой работы).

Lindner et al. (2002): ITM модели SILVA (Pretzsch et al., 2002) и FORESEE(4C) (Bugmann et al., 1997) были применены к расчетам перспектив Лесного Сектора Германии при изменениях климата; модель привязана к данным инвентаризации и включает в себя различные стратегии управления лесами. Найдено, что продуктивность лесов более всего чувствительна к изменениям количества осадков: при сценариях, предсказывающих рост *P*, растет продуктивность ели, сосны и бука. В целом, серьезных изменений для лесного сектора экономики не предвидится.

2.2. Модели более высокого уровня используют идеализацию BLM (Big Leaf Models), когда отдельных деревьев (в модели) нет, а полог представлен сплошным светопоглощающим тонким слоем, иногда распределенным по высоте; все характеристики рассчитываются на единицу поверхности земли. Подход применим к одно- и многовидовому лесу (последнее почти не встречается).

Современное экологическое моделирование активно развивает и использует теоретические построения, касающиеся различных аспектов функционирования растительности. Ниже приводятся некоторые из них (по-видимому, не существует лесной модели, применяющей все эти теории и (под)модели):

а. В центре каждой модели находится та или иная (под)модель фотосинтеза листа. После публикации биохимической модели фотосинтеза Фаркуара (Farquhar et al., 1980; более современный вариант: DePury, Farquhar, 1997) она быстро стала стандартным инструментом для расчета скорости фотосинтеза и часто применяется в моделях разного уровня – от роста насаждения до глобальных моделей растительного покрова, ориентированных на учет влияния климата. Достоинство ее состоит а) в высокой степени физической обоснованности, и b) в эксплицитном оперировании экологически важнейшими климатическими факто-(T, [CO₂], Q); объединение с моделью устьичной рами проводимости включает в описание D, а включение в модель роста дерева – возможность учета влажности почвы W. Центральным параметром модели является максимально возможная скорость карбоксилирования Vc_{max}, мкмоль м ⁻².с⁻¹. В массовом применении модели Фаркуара имеются исключения. Например, по неясным причинам она почти не используется в ITM; в модели TEM (Euskirchen et al., 2009) скорость фотосинтеза (или прироста по диаметру) берется в виде произведения (8). Известная глобальная модель SDGVM (Woodward, Lomas, 2004) использует свою простую формулу для NPP.

b. Оптимальная регуляция устьичной проводимости gs: при любых значениях внешних факторов gs равна такой величине gsopt, чтобы при заданной скорости ассимиляции затраты воды на испарение были минимальны. Теория предложена в (Cowan, 1977), современный расчетный вариант - в (Arneth et al., 2002; Medlyn et al., 2011). В частности, теория предсказывает немонотонную зависимость gs от $[CO_2] = C$: функция gs(C) проходит через максимум при некотором С = С_{тах}; согласно расчетам, С_{тах} лежит во вполне реалистическом диапазоне, C_{max} ~ 200-300 ppm, а уменьшение gs – заметно. Эффект немонотонности gs(C) наблюдается при измерениях. Поведение gs от внешних факторов критически важно при осуществлении климатических прогнозов; например, модель Факуара предсказывает монотонный рост A(C), который при больших [CO] будет замедляться за счет уменьшения gs(C).

с. Теория аллометрического роста (MSTF – Metabolic Scaling Theory of Forests – West et al., 1999) исходно была сформулирована для отдельной особи, однако при определенных условиях имеет расширение на растительный покров (Enquist et al., 1998). Пусть *m* – биомасса дерева (г), *N* – плотность деревьев (м⁻²), тогда в соответствии с теорией *m* и суммарная биомасса *M* = *m*×*N* связаны с максимальным числом особей *N*_{max} как

$$m = a \times N_{\text{max}}^{-4/3}; M = b \times N_{\text{max}}^{-1/3}$$
 (9)

(*a*, *b* – некоторые параметры), что хорошо подтверждается эмпирически для большого диапазона величин *m, M, N_{max}* (Enquist et al., 1998, figs. 2, 3):

$$m = 9191 \times N_{\text{max}}^{-1.341}; M = 103 \times N_{\text{max}}^{-0.325}.$$
 (10)

Соотношение (9) используется в некоторых динамических моделях глобальной растительности (однако, например, в распространенной модели TRIFFID (Сох, 2001) применен вариант теории MSTF для отдельной особи). Современная модификация MSTF содержится в Coomes et al. (2012).

d. В простейшем и часто применяемом в моделях варианте доли ассимилятов, идущие на рост листвы (*aL*), корней (*aR*) и ствола (*aS*) – постоянны. Однако, теория оптимального распределения ассимилятов в ходе роста особи давно и активно разрабатывается и применяется в моделях лесной динамики (Cannell, Dewar, 1994; Arora, Boer, 2005; Collalti et al., 2014, McCarthy, Enquist, 2007 и мн. др.). Самый типичный вариант применения – описание наблюдаемого увеличения *aR* при недостатке влаги, и *aL* при недостатке света; возможно также описание увеличения вложения в рост в высоту при затенении (Mäkelä, Sievanen, 1992). Критерий распределения – максимизация *NPP*.

е. Динамика увеличения высоты полога *h*_{max} существенна для описания динамики *LAI* и распределения ассимилятов. Механизм замедления роста в высоту достоверно неизвестен (Ryan et al., 2006); скорее всего, он связан с совместной регулировкой водного и углеродного балансов особи (снижением проводимости ксилемы с высотой и изменением распределения ассимилятов в ходе роста). Предложены различные теории явления (Woodward, Lomas, 2004; Makela, Sievanen, 1992; Zaehle et al., 2007).

f. Оптимальное строение лесного полога как следствие многочисленных адаптаций к освещенности Q(h) (Chen et al., 2012), что нетрудно перевести в зависимость от $LAI^+(h)$ (накопленный листовой индекс выше h) используя уравнение поглощения света в пологе растительности.

f1. Зависимость Vc_{max}(Q) или Vc_{max}(LAI⁺) типична для BLMs и соответствует известному различию в скорости ассимиляции между световой и теневой листвой (Nikolov, Zeller, 2003; Dai et al., 2004):

$$Vc_{\max}(LAI^{+}) = Vc_{\max}(0) \times \exp(-k \times LAI^{+}).$$
(11)

f2. Удельная поверхность листвы (на единицу массы), *SLA*, см² г C⁻¹, растет с глубиной полога (Anten, 2005); согласно (Thornton, Zimmermann, 2007) зависимость от *LAI*⁺ линейна:

$$SLA(LAI^{+}) = SLA(LAI^{+}) = SLA_{0} + q \times LAI^{+}, q > 0.$$
 (12)

f3. Коэффициент экстинкции *k* зависит от *Q* и *LAI*⁺ через изменение пространственной ориентации и *SLA* листвы – для оптимального улавливания света (*k* растет с ростом *LAI*⁺, т.е. сверху вниз) (Baldocchi et al., 1984; Nikolov and Zeller, 2003; Anten, 2005).

g. Оптимальная величина *LAI* лесного полога (Haxeltine, Prentice, 1996; Kergoat et al., 2002). Ищется величина *LAI*, которая доставляет максимально возможную величину *NPP*. Идея состоит в нахождении компромисса: при увеличении *LAI* растет ассимиляция углерода пологом, но также и испарение воды из почвы, уменьшающее ассимиляцию. Выбирается такое промежуточное *LAI*, при котором ассимиляция пологом, и в результате *NPP* максимальна.

h. Многочисленные адаптации параметров растительности к изменению [CO₂], важнейшие из них:

- При росте [CO₂] морфологическая адаптация ведет к уменьшению числа устьиц на поверхности листа и к уменьшению gs (Boer et al., 2011).
- *Vc*_{max} уменьшается с ростом [CO₂] (Ainsworth, Rogers, 2007).

Обзор многих моделей оптимизации см. в Anten (2005), Dewar et al. (2009).

Идеология BLM отрабатывается на локальном уровне насаждения/экосистемы. Существенно, что эти модели ориентированы на расчет потоков CO₂, H₂O и энергии, и не являются полноценными моделями динамики собственно растительного покрова; это видно, например, из отсутствия уравнений для нахождения *LAI* как независимой переменной, которая задается как внешний параметр (как и прочие параметры растительности). При этих ограничениях, например, модель Mixfor-SVAT (Olchev et al., 2009) для еловых лесов Европейской части России предсказывает к концу XXI в. рост *NPP* до 68%.

Среди моделей, использующих идеализацию BLM, особенно интересны модели глобальной растительности – стационарные SGVM и динамические DGVM (Stationary/Dynamic Global Vegetation Models). Модели оперируют экологически близкими группами видов – PFT (Plant Functional Types) и рассчитывают наиболее полный набор параметров растительности и абиотических переменных,

вплоть до пространственного расположения биомов, углеродного и гидрологического циклов, энергетического баланса растительного покрова. В последнее время эти модели объединяются с моделями GCM (General Circulation Models); также вводится взаимодействие растительности и климата. Перечень наиболее распространенных SGVM, DGVM см. в (Методы оценки..., 2012).

Стационарные модели глобальной растительности

Все прогнозные параметры растительности вычисляются для фиксированного будущего климата без указания времени установления равновесия растительности. Наиболее распространенным здесь является семейство моделей BIOME, которые применяются и сами по себе, и в составе DGVM:

BIOME1 (Prentice et al., 1992) – биогеографическая;

BIOME2, 3, 4 (Haxeltine et al., 1996; Haxeltine, Prentice, 1996; Kaplan et al., 2003) – экофизиологические.

Вводятся 12 функциональных типов древесных и травянистых растений (PFT – Plant Functional Types), которые могут образовывать порядка 15-30 биомов (совокупностей нескольких PFT). Задаются тип и глубина почвы для определения влагоемкости. Пространственной единицей является ячейка градусной сетки, например, 0.5°×0.5°. Ассимиляция углерода считается по модели Фаркуара (исходно предложенной для растений с СЗ типом фотосинтеза, но затем обобщенной на тип С4). Каждый PFT имеет свой набор биоклиматических ограничений, определяющих возможность существования в каждой ячейке. Например, биом «тундра» всегда присутствует при GDD < 350. Аналогично, для всех древесных PFT задается минимально допустимая среднемесячная за год температура T_{min}; например, для биома «бореальный вечнозеленый лес» T_{min} = -45°C. Если РГТ существовать может, то находится такое LAI opt, при котором NPP максимально; найденное NPP должно быть больше заданного порогового значения NPP сгіт, равного величине годичного опада листвы для данного PFT (энергетический предел существования PFT). Принято, что в ячейке доминирует тот древесный PFT, у которого NPP максимально. Затем этот PFT конкурирует с травянистыми или кустарниковыми PFT снова по критерию. наибольшего NPP.

Система условий, определяющих тип биома по найденным PFT, довольно сложна и включает в себя условия на величины *LAI*, влажность почвы и *NPP* (Haxeltine, Prentice, 1996). [CO₂] входит как параметр в устьичное сопротивление и в скорость ассимиляции. Близкая к BIOME2,3 модель с более простыми правилами образования биомов представлена в (Foley et al., 1996). Алгоритмы моделей семейства BIOME половинчаты в том смысле, что кроме экофизиологических механизмов применяются и биогеографические ограничения (которые должны следовать из экофизиологии).

Отсылаем читателя к обзору и сравнению 17 SGVM моделей, созданных уже почти 30 лет тому назад (Cramer et al., 1999).

Примеры прогноза

Melillo et al. (1993) осуществили стационарный прогноз *NPP* для 18 глобальных биомов по модели TEM для сценария, предполагающего удвоение [CO₂] (от 312.5 до 625 ppm) к концу XXI в. Суммарная *NPP* изменится с 51×10¹⁵ гС·год⁻¹ до 64×10¹⁵ гС·год⁻¹.

VEMAP Members (1995) применили три биогеографических (BIOME2, DOLY, MAPSS) и три биогеохимических (термин авторов) модели (CENTURY, TEM, BIOME-BGC) к прогнозу *NPP* для территории CША; прогноз изменения площадей биомов сделан по BIOME2, DOLY, MAPSS, а изменения *NPP* – по CENTURY, TEM, BIOME-BGC. Климатические сценарии включали в себя удвоение [CO₂]. Совокупное изменение площадей биомов и *NPP* для них ведет к увеличению *NPP* территории в среднем на 20%, однако разброс результатов довольно велик. Вклад структурного и функционального откликов *NPP*, примерно, одинаков.

Ni et al. (2000) осуществили стационарный прогноз состояния растительности для территории Китая по BIOME3; [CO₂] менялась от 340 до 500 ppm. Удельная *NPP* почти всех биомов (исключая сильно засушливые) выросла на 5-40%; *NPP* всей территории изменяется, примерно, от 3.4 до 5.0×10¹⁵ гС·год⁻¹, причем наибольший вклад в увеличение вносят два биома – «умеренный листопадный лес» (+0.8×10¹⁵ гС·год⁻¹) и «умеренный широколиственный вечнозеленый лес» (+0.5×10¹⁵ гС·год⁻¹).

Каplan et al. (2003, 2006) осуществили стационарный прогноз состояния растительности для Арктики по BIOME3; к сожалению, приведено только распределение растительности для 2100 г., без *NPP* (хотя она и рассчитывалась для нахождения расположения биомов).

Динамические модели глобальной растительности

Аббревиатура DGVM принята в литературе для семейства моделей, в которых стационарные SGVM расширены добавлением описания динамики всех переменных. По-видимому, самой распространенной можно считать LPJ-DGVM (Lund-Potsdam-Jena) (Sitch et al., 2003; описание модели сильно запоздало относительно ее создания и реального использования). Алгоритм определения биомов взят из BIOME3-SGVM (Нахеltine, Prentice, 1996). В каждой ячейке выбранной градусной сетки для каждого из 10 PFT описывается: динамика числа деревьев (соответственно, их смертность, плодоношение и возникновение новых особей); *LAI*; фенология; углеродный и водный баланс растений и почвы; пожары; сосуществование нескольких PFT с описанием динамики их долей покрытия.

Примеры прогноза

Результаты прогноза *NPP* зависят от того, учитывается ли в модели обратная связь [растительность-климат]; разрабатываются соответствующие модельные подходы (напр., Krinner et al., 2005). Исследования этой связи показывают, что глобальный эффект вза-имного влияния может составить -3-7×10¹⁵ гС·год⁻¹ (т.е. при учете связи *NPP* уменьшается – см., напр., Matthews et al., 2005, fig. 3; состояние растительности рассчитывалось по TRIFFID-DGVM). По сравнению с базовым изменением $\delta NPP \sim 30 \times 10^{15}$ гС·год⁻¹ (рис. 1) это является эффектом второго порядка.



Рисунок 1 – Прогнозируемая глобальная динамика NPP согласно трем численным экспериментам, средняя по пяти DGVM (Cramer et al., 2001): только рост [CO₂] (до 800 ppm к 2100 г.), только рост *T* (на 4°C к 2100 г.), оба изменения вместе.

Расчет глобального углеродного цикла как части климатической системы был проведен с помощью климатической модели Института Физики Атмосферы РАН (Елисеев, 2011); найдено, что за XXI в.

NPP суши возрастет с 74×10¹⁵ гС⋅год^{−1} до 94 − 107×10¹⁵ гС⋅год^{−1} (в зависимости от сценария МГЭИК).

Сгатег et al. (2001) сравнили результаты расчетов по шести DGVM моделям при эмиссионном сценарии IS92a (Climate Change 2001, 2001); усредненный по пяти моделям прогноз дает к 2100 г. глобальное значение *NPP* ~ 90×10¹⁵ гС·год⁻¹ (рис. 1). Найдено также, что к 2100 году растительность будет все еще далека от равновесия.

Zaehle et al. (2007) использовали LPJ-DGVM для расчета углеродного баланса Западной Европы; предсказывается увеличение *NPP* от 1.6×10¹⁵ гС·год⁻¹ до, примерно, 1.8×10¹⁵ гС·год⁻¹ (помимо изменения климата, учтены лесные пожары и изменения в землепользовании).



Рисунок 2 – Модельные оценки *NPP* для растительного покрова Китая при четырех климатических сценариях МГЭИК (A1FI, A2A, B1, B2A) и двух моделях климата (Ni et al., 2000) – CGCM2 и HadCM3.

Сао, Woodward (1998) по модели CEVSA-DGVM предсказывают рост глобального *NPP* с 52×10¹⁵ гС·год⁻¹ (2000 г.) до 62×10¹⁵ гС·год⁻¹ (2070 г.). Модель SDGVM (Woodward, Lomas, 2004) также предсказывает рост большинства региональных (рис. 3), а также глобального значения *NPP*; последняя увеличивается с 50×10¹⁵ гС·год⁻¹ (2000 г.) до, примерно, 67×10¹⁵ гС·год⁻¹ (2100 г.). Та же задача решалась White et al. (1999) с помощью HYBRID.v4.1-DGVM и модели климата HadCM2;

получено, что глобальная *NPP* возрастет с *NPP*(2000) ~ 46×10¹⁵ гС·год⁻¹ до *NPP*(2100) ~ 64×10¹⁵ гС·год⁻¹. Berthelot et al. (2002) применили SLAVE-DGVM к прогнозу *NPP* при климатическом сценарии МГЭИК А2; *NPP* считается по формуле типа (8). Прогнозируется изменение от *NPP*(2000) ~ 65×10¹⁵ гС·год⁻¹ до *NPP*(2100) ~ 80×10¹⁵ гС·год⁻¹.





Рисунок 3 – Глобальное распределение *NPP* для (А) 2000 г. и (Б) 2100 г. согласно модели SDGVM (Woodward, Lomas, 2004).

Цитировавшаяся выше работа Ni et al. (2000) была продолжена для того же объекта (растительность Китая) и для той же задачи (баланс С), но в динамическом варианте, путем применения LPJ-DGVM (Tao, Zhang, 2010) (рис. 2).

Levy et al. (2004) применили HYLAND-DGVM для расчета баланса C на период до 2100 г. при нескольких климатических сценариях МГЭИК, модели климата HadCM3 и прогнозе землепользования. Приводится только величина глобальной *NEP* (3), которая с *NEP*(2000) ~ 2×10¹⁵ гС·год⁻¹ возрастет до *NEP*(2100) ~ 4-8×10¹⁵ гС·год⁻¹ (в зависимости от сценария).

Последние оценки *NPP* (Wieder et al., 2015) сделаны с учетом лимитирования роста растений азотом и фосфором в рамках проекта CMIP5 (Coupled Model Intercomparison Project), занимающегося сравнением глобальных климатических моделей. При сценарии RCP8.5 (прогнозирующем максимальный рост температуры $\delta T(2100) \sim 4.2 - 5^{\circ}$ C) результат приведен в таблице 1.

Таблица 1 – Среднее по 11 моделям СМІР5 глобальное *NPP* при разных вариантах лимитирования N и P (Wieder et al., 2015)

| | 1995-2004 гг., | 2090-2099 гг., | 2090-2099 гг., | 2090-2099 гг., |
|---|----------------|----------------|----------------|----------------|
| | без | без | лимитирование | лимитирование |
| | лимитирования | лимитирования | N | N+P |
| <i>NPP</i> , 10 ¹⁵ гС∙год ^{–1} | 63 | 88 | 69 | 64 |

Заключение

Точность модельных прогнозов динамики углерода пока что невелика, что видно из различий в результатах, даваемых различными DGVM. Например, в Sitch et al. (2008) предпринято систематическое сравнение пяти моделей DGVM; при одинаковых сценариях климата результаты различаются даже для глобальных величин. Тем не менее, область энергично развивается путем включения новых сведений по экофизиологии растений, накопления эмпирических, в частности, спутниковых данных, а также отработкой способов включения моделей растительности в глобальные климатические модели.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грабовский В.И., Зукерт Н.В., Корзухин М.Д. 2015. Оценка индекса листовой поверхности для территории России по данным Государственного лесного реестра. Лесоведение, № 4, с. 255-259.

Елисеев А.В. 2011. Оценка изменения характеристик климата и углеродного цикла в XXI веке с учётом неопределённости значений параметров наземной биоты. Известия РАН, Физика Атмосферы и Океана, т. 47, № 2, c. 147 -170. Замолодчиков Д.Г., Коровин Г.Н., Уткин А.И., Честных О.В., 2003. Углерод Сонген Б. в лесном фонде и сельскохозяйственных угодьях России. – М.: Товарищество научных изданий КМК. 200 с. Д.Г., Грабовский В.И., Коровин Замолодчиков Г.Н.. Гитарский М.Л., Блинов В.Г., Дмитриев В.В. 2013. Бюджет углерода управляемых лесов Российской Федерации в 1990-2050 гг.: ретроспективная оценка и прогноз. Метеорология и Гидрология, № 10, с. 73-92. Колобов А.Н., Фрисман Е.Я., 2013. Моделирование процесса конкуренции за свет в одновозрастных древостоях. Известия РАН, серия биол.,№ 4, с. 73-92. A.O., А.Л., Назаров Кокорин Лелякин И.М. 2000. Моделирование углеродного цикла в лесных экосистемах России. В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, том XVII. – М.: Гидрометеоиздат, с. 142-157. Лесной фонд России (по данным государственного учета лесного фонда по состоянию на 1 января 2007 г.). Справочник. 2007. – М.: Рослесинфорг / ВНИИЛМ. 637 с. Лесные ресурсы: динамика, прогнозирование И оптимальное управление: науч. Издание. 2013. Коровин Г.Н., Голованов А.С., Зукерт Н.В., Корзухин М.Д., Нефедьев В.В. – М.: ЦЕПЛ РАН. 173 с. Методы оценки последствий изменения климата для физических и биологических систем. 2012. С.М.Семенов (ред.). – М.: Росгидромет. 508 с. Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. 2007. Комаров и др.; (ред. Кудеяров В.Н.). Ин-т физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН. – М.: Наука. 380 с. Усольцев В.А. 2007. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: Методы, база данных и ее приложения.

Екатеринбург, УрО РАН. 640 с.

Уткин А.И., Гульбе Я.И., Гульбе Т.А., Ермолова Л.С. 1994. Биологическая продуктивность лесных экосистем. Компьютерная база данных. – М.: ИЛ РАН, ЦЭПЛ РАН.

Ainsworth E.A., A. Rogers. 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. Plant, Cell and Environment, v. 30, pp. 258-270.

Anten N.P.R. 2005. Optimal photosynthetic characteristics of individual plants in vegetation stands and implications for species coexistence. Annals of Botany, v. 95, pp. 495-506.

Arneth A., Lloyd J., Santruckova H., Bird M., Grigoriev S., Kalaschnikov Y.N., Gleixner G., Schulze E.-D. 2002. Response of central Siberian Scots pine to soil water deficit and long-term trends in atmospheric CO_2 concentration. Global Biogeochemical Cycles, v. 16, No 1, pp. 1-13.

Arora V.K., Boer G.J. 2005. A parameterization of leaf phenology for the terrestrial ecosystem component of climate models. Global Change Biology, v. 11, No 1, pp. 39-59.

Baldocchi D.D., Matt D.R., Hutchison B.A., McMillen R.T. 1984. Solar radiation within an oak–hickory forest: an evaluation of the extinction coefficients for several radiation components during fully-leafed and leafless periods. Agricultural and Forest Meteorology, v. 32, No 3-4, pp. 307-322.

Beer C., Reichstein M., Tomelleri E., Ciais P., Jung M., Carvalhais N., Rödenbeck C., Arain M.A., Baldocchi D., Bonan G.B., Bondeau A., Cescatti A., Lasslop G., Lindroth A., Lomas M., Luyssaert S., Margolis H., Oleson K.W., Roupsard O., Veenendaal E., Viovy N., Williams C., Woodward F.I., Papale D. 2010. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. Science, v. 329, pp. 834-838.

Berthelot M., Friedlingstein P., Ciais P., Monfray P., Dufresne J. L., Le Treut H., Fairhead L. 2002. Global response of the terrestrial biosphere to CO_2 and climate change using a coupled climate-carbon cycle model. Global Biogeochemical Cycles, v. 16, No 4, art. 1084.

Boer H.J. de, E.I. Lammertsma, F. Wagner-Cremer, D.L. Dilcher, M.J. Wassen, S.C., Dekker. 2011. Climate forcing due to optimization of maximal leaf conductance in subtropical vegetation under rising CO_2 . Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, v. 108, No 10, pp. 4041-4046.

Botkin D.B., J.F. Janak, and J.R. Wallis. 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth. Journal of Ecology, v. 60, pp. 849-872.

Bugmann H., Grote R., Lasch P., Lindner M., Suckow F. 1997. A new forest gap model to study the effects of environmental change on forest structure and functioning.In: Impacts of Global Change on Tree Physiology and Forest Ecosystems. Eds. G.M.J. Mohren, K. Kramer and S.Sabate. Proceedings of the International Conference on Impacts of Global Change on Tree Physiology and Forest Ecosystems, Wageningen. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, pp. 255-261.

Bugmann H.K.M. 2000. A review of forest gap models. Climatic Change, v. 51, pp. 259-305.

Cannell M.G.R., Dewar R.C. 1994. Carbon allocation in trees: a review of concepts for modelling. Advances in Ecological Research, v. 25, pp. 59-104.

Cao M., Woodward F.I. 1998. Dynamic responses of terrestrial ecosystem carbon cycling to global climate change. Nature, v. 393, No 6682, pp. 249-252.

Chen J.M., Mo G., Pisek J., Liu J., Deng F., Ishizawa M., and Chan D. 2012. Effects of foliage clumping on the estimation of global terrestrial gross primary productivity. Global Biogeochemical Cycles, v. 26, GB1019.

Climate Change 2001. 2001. The Scientifc Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, J.T. Houghton Y., Ding D.J., Griggs M., Noguer P.J., van der Linden X., Dai K., Maskell C.A., Johnson (eds.), Cambridge United Kingdom and New York, NY, USA, Cambridge University Press. 881 pp.

Collalti A., Perugini L., Santini M., Chiti T., Nolè A., Matteucci G., Valentini R. 2014. A process-based model to simulate growth in forests with complex structure: Evaluation and use of 3D-CMCC Forest Ecosystem Modeling a deciduous forest in Central Italy. Ecological Modelling, v. 272, pp. 362-378.

Coomes D.A., Holdaway R.J., Kobe R.K., Lines E.R., Allen R.B. 2012. A general integrative framework for modelling woody biomass production and carbon sequestration rates in forests. Journal of Ecology, v. 100, pp. 42-64.

Cowan I.R. 1977. Stomatal behaviour and environment. Advances in Botanical Research, v. 4, pp. 117-227.

Cox P.M. 2001. Description of the «TRIFFID» dynamic global vegetation model. Hadley Centre Technical note 24, Hadley Centre, Meteorologial Office, London, UK. 28 pp.

Cramer W., Kicklighter D.W., Bondeau A., Moore III B., Churkina G., Nemry B., Ruimy A., Schloss A.L. 1999. The Participants of the Potsdam NPP model Intercomparison. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (*NPP*): overview and key results. Global Change Biology, v. 5 (Suppl. 1), pp. 1 - 15.

Cramer W., Bondeau A., Woodward F.I., Prentice I.C., Betts R.A., Brovkin V., Cox P.M., Fisher V., Foley J.A., Friend A.D., Kucharik C., Lomas M.R., Ramankutty N., Sitch S., Smith B., White A., Young-Molling C. 2001. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. Global Change Biology, v. 7, No 4, pp. 357-373.

Dai Y., Dickinson R.E., Wang Y-P. 2004. A two-big-leaf model for canopy temperature, photosynthesis, and stomatal conductance. Journal of Climate, v. 17, pp. 2281-2299.

Del Grosso S., Parton W., Stohlgren T., Zheng D., Bachelet D., Prince S., Hibbard K., and Olson R. 2008. Global potential net primary production predicted from vegetation class, precipitation and temperature. Ecology, v. 89, No 8, pp. 2117-2126.

DePury D.G.G., Farquhar G.D. 1997. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. Plant, Cell and Environment, v. 20, pp. 537-557.

Dewar R.C., Franklin O., Mäkelä A., McMurtrie R.E., Valentine H.T. 2009. Optimal function explains forest response to global change. BioScience, v. 59, pp. 127-139.

Enquist B., Brown J., West G. 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. Nature, v. 395, No 6698, pp. 163-166.

Euskirchen E.S., A.D. McGuire, F.S. Chapin, III, S. Yi, and C.C. Thompson. 2009. Changes in vegetation in northern Alaska under scenarios of climate change, 2003-2100: implications for climate feedbacks. Ecological Applications, v. 19, No 4, pp. 1022-1043.

Farquhar G.D., von Cammerer S., Berry J.A. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. Planta, v. 9, pp. 78-90.

Foley J.A., Prentice I.C., Ramankutty N., Levis S., Pollard D., Sitch S., Haxeltine A. 1996. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. Global Biogeochemical Cycles, v. 10, No 4, pp. 603-628.

Forest Succession: Concepts and Application. 1981. Eds. D.C. West, H.H. Shugart and D.B. Botkin. New-York: Springer-Verlag. 512 pp.

Haxeltine A., Prentice I.C. 1996. BIOME3: An equilibrium terrestial biosphere model based on ecological constrains, resource availability, and competition among plant functional types. Global Biochemical Cycles, v. 10, No 4, pp. 693-709.

Haxeltine A., Prentice I.C., Creswell I.D. 1996. A coupled carbon and water flux model to predict vegetation structure. Journal of Vegetation Science, v. 7, No 5, pp. 651-666.

Hurtt G.C., Pacala S.W., Moorcroft P.R., Caspersen J., Shevliakova E., Houghton R.A., Moore III B. 2002. Projecting the future of the U.S. carbon sink. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, v. 99, No 3, pp. 1389-1394. Kaplan J.O., Bigelow N.H., Prentice I.C., Harrison S.P., Bartlein P.J., Christensen T.R., Cramer W., Matveyeva N.V., McGuire A.D., Murray D.F., Razzhivin V.Y., Smith B., Walker D.A., Anderson P.M., Andreev A.A., Brubaker L.B., Edwards M.E., Lozhkin A.V. 2003. Climate change and arctic ecosystems II: Modeling, paleodata-model comparisons, and future projections. Journal of Geophysical Research, v. 108, No D19, pp. 8171.

Kaplan J.O., New M. 2006. Arctic climate change with a 2°C global warming: Timing, climate patterns and vegetation change, Climatic Change, v. 79, No 3-4, pp. 213-241.

Kergoat L., Lafont S., Douville H., Berthelot B., Dedieu G., Planton S., Royer J.-F. 2002. Impact of doubled CO₂ on globalscale leaf area index and evapotranspiration: Conflicting stomatal conductance and LAI responses. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, v. 107, Issue D24, 4808.

Komarov A., Chertov O., Zudin S., Nadporozhskaya M., Mikhailov A., Bykhovets S., Zudina E. and Zoubkova E. 2003. EFIMOD 2 – a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems. Ecological Modelling, v. 170, No 2-3, pp. 373-392.

Körner C. 1995. Leaf Diffusive Conductances in the Major Vegetation Types of the Globe. Chapter 22 in: Ecophysiology of Photosynthesis. Springer Study Edition. v. 100, pp. 463-90.

Korzukhin M.D., Rubinina A.E., Bonan G.B., Solomon A.M., Antonovski M.Ya. 1989. The silvics of some east European and Siberian boreal forest tree species. Working Paper of IIASA, Laxenburg, Austria. WP-89-56. 27 pp.

Krinner G., Viovy N., de Noblet-Ducoudrée N., Ogée J., Polcher J., Friedlingstein P., Ciais P., S. Sitch, Prentice I.C. 2005. A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system. Global Biogeochemical Cycles, v. 19, GB1015.

Levy P.E., Cannell M.G.R., and Friend A.D. 2004. Modelling the impact of future changes in climate, CO₂ concentration and land use on natural ecosystems and the terrestrial carbon sink. Global Environmental Change, v. 14, pp. 21-30.

Lieth H. 1975. Modeling the primary productivity of the world. In: Primary Productivity of the Biosphere, H. Lieth and R. H. Whittaker (eds.)., New York, USA, Springer-Verlag, pp. 237-264.

Lindner M., Badeck F.-W., Bartelheimer P. et al. (26 authors in total) 2002. Integrating forest growth dynamics, forest economica and decision making to assess the sensitivity of the German forest sector to climate change. Forstwirtschaft. Cbl. 121, Supplement 1, pp. 191-08.

Luyssaert S., Inglima I., Jung M. et al. (65 authors in total) 2007. The CO_2 -balance of boreal, temperate and tropical forests derived from a global database. Global Change Biology, v. 13, No 12, pp. 2502-2537.

Mäkelä A., Sievanen R. 1992. Height growth strategies in opengrown trees. Journal of Theoretical Biology, v. 159, No 4, pp. 443-467.

Matthews H.D., Weaver A.J., Meissner K.J. 2005. Terrestrial carbon cycle dynamics under recent and future climate change. Journal of Climate, v. 18, No 10, pp. 1609-1628.

McCarthy M.C., Enquist B.J. 2007. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. Functional Ecology, v. 21, No 4, pp. 713-720.

Medlyn B.E., Dreyer E., Ellsworth D., Forstreuter M., Harley P.C., Kirschbaum M.U.F., Roux X. Le, Montpied P., Strassemeyer J., Walcroft A., Wang K., Loustau D. 2002. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. Plant, Cell and Environment, v. 25, No 9, pp. 1167-1179.

Medlyn B.E., Duursma R.A., Eamus D., Ellsworth D.S., Prentice I.C., Barton C.V.M., Crous K.Y., Angelis P.D., Freeman M., Wingate L. 2011. Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance. Global Change Biology, v. 17, No 6, pp. 2134-2144.

Melillo J.M., McGuire A.D., Kicklighter D.W., Moore B., Vorosmarty C.J., Schloss A.L. 1993. Global climate change and terrestrial net primary production. Nature, v. 363, No 6426, pp. 234-240.

Meyer M.K. 1988. Net primary productivity estimates for the last 18000 years evaluated from simulations by a global climate model. University of Wisconsin, Madison.

Ni J., Sykes M.T., Prentice I.C., Cramer W. 2000. Modelling the vegetation of China using the process-based equilibrium terrestrial biosphere model BIOME3. Global Ecology and Biogeography, v. 9, No 6, pp. 463-479.

Nikolov N., Helmisaari H. 1992. Silvics of the circumpolar boreal forest tree species. A systems analysis of the global boreal forest (ed. by H.H. Shugart, R. Leemans and G.B. Bonan), pp. 13-84. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Nikolov N.T., Zeller K.F. 2003. Modeling coupled interactions of carbon, water, and ozone exchange between terrestrial ecosystems and the atmosphere. I: Model description. Environmental Pollution, v. 124, No 2, pp. 231-246.

Olchev A., Novenko E., Desherevskaya O., Krasnorutskaya K., Kurbatova J. 2009. Effects of climatic changes on carbon

dioxide and water vapor fluxes in boreal forest ecosystems of European part of Russia. Environmental Research Letters, v. 4, No 4, 045007 (8 pp).

Olson R.J., Johnson K., Zheng D., Scurlock J.M.O. 2001. Global and regional ecosystem modeling: databases of model drivers and validation measurements. ORNL/TM-2001/196. Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tennessee, USA. 95 pp.

Pittock A.B., Nix H.A. 1986. The effect of changing climate on Australian biomass production – a preliminary study. Climatic Change, v. 8, No 3, pp. 243-255.

Prentice C., Cramer W., Harrison S.P., Leemans R., Monserud R.A., Solomon A.M. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. Journal of Biogeography, v. 19, No 2, pp. 117-134.

Pretzsch H., Biber P., Durský J. 2002. The single tree-based stand simulator SILVA: construction, application and evaluation. Forest Ecology and Management, v. 162, No 1, pp. 3-21.

Running S.W., Nemani R.R., Heinsch F.A., Zhao M., Reeves M., Hashimoto H. 2004. A continuous satellite derived measure of global terrestrial primary production. BioScience, v. 54, No 6, pp. 547-560.

Ryan M.G., Phillips N., Bond B.J. 2006. The hydraulic limitation hypothesis revisited. Plant, Cell and Environment, v. 29, No 3, pp. 367-381.

Shuman J.K. 2010. Russian forest dynamics and response to changing climate: a simulation study. A Dissertation. 156 pp.

Sitch S., Smith B., Prentice I.C., Arneth A., Bondeau A., Cramer W., Kaplan J.O., Levis S., Lucht W., Sykes M.T., Thonicke K., Venevsky S. 2003. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. Global Change Biology, v. 9, No 2, pp. 161-185.

Sitch S., Huntingford C., Gedney N., Levy P.E., Lomas M., Piao S.L., Betts R., Ciais P., Cox P., Friedlingstein P., Jones C.D., Prentice I.C., Woodward F.I. 2008. Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate-carbon cycle feedbacks using five Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs). Global Change Biology, v. 14, No 9, pp. 2015-2039. Smith T.M., Shugart H.H. 1993. The transient response of

terrestrial carbon storage to a perturbated climate. Nature, v. 361, No 6412, pp. 523-526.

Tao F., Zhang Z. 2010. Dynamic responses of terrestrial ecosystems structure and function to climate change in China. Journal of Geophysical Research, v. 115, G03003.

Thornton P.E., Zimmermann N.E. 2007. An improved canopy integration scheme for a land surface model with prognostic canopy structure. Journal of Climate, v. 20, No 15, pp. 3902-3923.

VEMAP Members (J.M. Melillo, J. Borchers, J. Chaney, H. Fisher, S. Fox, A. Haxeltine, A. Janetos, D.W. Kicklighter, T.G.F. Kittel, A.D. McGuire, R. McKeown, R. Neilson, R. Nemani, D.S. Ojima, T. Painter, Y. Pan, W.J. Parton, L. Pierce, L. Pitelka, C. Prentice, B. Rizzo, N.A. Rosenbloom, S. Running, D.S. Schimel, S. Sitch, T. Smith, and I. Woodward). 1995. Vegetation/ecosystem Modelling and Analysis Project: Comparing biogeography and biogeochemistry models in a continental-scale study of terrestrial ecosystem responses to climate change and CO_2 doubling. Global Biogeochemical Cycles, v. 9, No 3, pp. 407-437.

West GB, Brown J.H, and Enquist B.J. 1999. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. Nature, v. 400, No 6745, pp. 664-667.

White A., Cannell M.G.R., Friend A.D. 1999. Climate change impacts on ecosystems and the terrestrial carbon sink: a new assessment. Global Environmental Change, v. 9, S21-S30.

White M.A., Thornton P.E., Running S.W. 2000. Parameterization and sensitivity analysis of the Biome-BGC terrestrial ecosystem model. Earth Interactions, v. 4, No 1, pp. 1-85.

Wieder W.R., Cleveland C.C., Smith W.K., Todd-Brown K. 2015. Future productivity and carbon storage limited by terrestrial nutrient availability. Nature Geoscience, v. L8, pp. 441-445.

Woodward F.I., Lomas M.R. 2004. Vegetation dynamics – simulating responses to climate change. Biological Reviews, v. 79, pp. 643-670.

Wullschleger S.D. 1993. Biochemical limitations to carbon assimilation in C_3 plants. A retrospective analysis of the A/C_i

curves from 109 species. Journal of Experimental Botany, v. 44, No 5, pp. 907-920.

Yue T.-X., Fan Z.-M., Chen C.-F., Sun X.-F., Li B.-L. 2011. Surface modelling of global terrestrial ecosystems under three climate change scenarios. Ecological Modelling, v. 222, No 14, pp. 2342-2361.

Zaehle S., Bondeau A., Carter T.R., Cramer W., Erhard M., Prentice I.C., Reginster I., Rounsevell M.D.A., Sitch S., Smith B., Smith P.C., Sykes M. 2007. Projected changes in terrestrial carbon storage in Europe under climate and land-use change, 1990-2100. Ecosystems, v. 10, No 3, pp. 380-401. Zhang X.S., Yang D.A., Zhou G.S., Liu C.Y., Zhang J. 1996. Model expectation of impacts of global climate change on biomes of the Tibetan Plateau. In: K. Omasa, K. Kai, H. Taoda, Z. Uchijima, M. Yoshino (Eds.), Climate change and plants in East Asia. Tokyo, JP: Springer-Verlag. pp. 25-38.