

# ГЛАВА 6

## ПРИРОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ СУШИ

*Г. Э. Инсаров, О. К. Борисова, М. Д. Корзухин, В. Н. Кудеяров, А. А. Минин,  
А. В. Ольчев, С. М. Семенов, А. А. Сурин, В. И. Харук*

---

Природные экосистемы суши обладают многообразными функциями. Они являются источником биологических ресурсов для человека, естественными хранилищами видового разнообразия и важными регуляторами биогеохимических циклов многих веществ включая воду и диоксид углерода.

Слагающие экосистемы виды имеют определенные требования к климату местообитания. В то же время экосистема, которая является совокупностью взаимодействующих популяций в единстве с косной средой обитания на данной территории, обладает своими климатическими требованиями, которые в общем случае — не простая сумма ограничений, свойственных слагающим ее видам.

Экосистемы — не только объект воздействия меняющегося климата, но и существенный фактор его формирования, поскольку обратные связи в системе растительность — климат очень сильны.

Основная сложность при изучении ответной реакции природных экосистем суши на изменение климата — ее многофакторность. Воздействующие на экосистемы изменения климата и их последствия многообразны. Они включают изменение температуры и осадков, режима увлажнения почвы и частоты лесных пожаров, таяние вечной мерзлоты и ледников, другие процессы и явления. Помимо изменений климата многие экосистемы подвергаются воздействиям иного характера, например, загрязнению природной среды и другим нагрузкам хозяйственного использования, таким как трансформация или уничтожение место-

обитаний, чрезмерная эксплуатация, биотические инвазии и преднамеренная (непреднамеренная) интродукция чужеродных видов, антропогенное распространение патогенных организмов. Один фактор, оказывающий доминирующее воздействие на экосистемы в определенный период, со временем может быть замещен другим. В этих условиях выделить климатический сигнал довольно сложно.

Данная глава посвящена вопросам изучения ответной реакции природных экосистем суши и экологических комплексов, частью которых они являются, на изменение климата методами мониторинга и моделирования.

### ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ СОБЫТИЯ

Сезонные явления живой природы, сроки их наступления и причины, определяющие эти сроки, изучает фенология. Под фенологией также понимают изучение повторяющихся стадий жизненного цикла растений и животных. У растений регистрируются сезонные фазы развития: набухание и раскрытие почек, облиствение, цветение (начало и конец), созревание плодов и семян, осеннее расцвечивание листвы, листопад; у животных — пробуждение от спячки, начало спаривания, появление молоди, сезонные линьки и миграции (у млекопитающих); у птиц — гнездование, откладка яиц, вылупление и вылет птенцов, а у перелетных — также весенний и осенний перелеты; у членистоногих — пробуждение зимовавших особей, вылупление личинок, появление взрослых насекомых из куколок, сро-

ки откладки яиц, развитие личинок, куколок, появление новых поколений, диапаузы и т. д.

Сроки наступления фенологических событий в живой природе имеют важное значение не только с фундаментальной точки зрения, но и с прикладной. Согласованность сроков фенологических событий в жизни животных и растений часто в существенной степени обеспечивает их нормальные взаимодействия в экосистеме (трофические, конкурентные и т. д.), а сдвиги этих сроков во времени, напротив, могут приводить к рассогласованию взаимодействий, что оказывает влияние на численность популяций и успешность воспроизводства. С точки зрения человека, однако, такие последствия могут быть как позитивными, так и негативными.

Для многих видов растений и животных установлено, что условия погоды в большой степени определяют сроки наступления определенных фенологических событий. Это означает, что при изменении климата (т. е. “средней погоды” в разные периоды календарного года) в сроках фенологических событий также наступят систематические изменения — они сместятся в сторону более ранних или более поздних дат. Утверждение это, разумеется, справедливо только в том случае, когда одновременно с изменением климата не происходят какие-либо другие изменения среды (например, изменение в землепользовании), влияние которых превалирует и маскирует климатический сигнал.

Из сказанного выше следует, что для оценки экологических последствий изменения климата надо иметь возможность обнаруживать сдвиги в сроках фенологических событий в жизни растений и животных, произошедшие вследствие изменения климата, и оценивать такие сдвиги, ожидаемые в связи с будущими изменениями климата.

Решение первой задачи требует системы наблюдений за фенологическими явлениями (фенологический мониторинг) на определенной сети пунктов наблюдений и методов анализа данных (в том числе атрибуции выявлен-

ных изменений), а второй — методов расчета сроков фенологических событий исходя из данных о климате. Эти вопросы будут обсуждены далее.

### *Фенологический мониторинг*

В последние годы значительно увеличилось внимание к рядам данных долговременных фенологических наблюдений как к источнику информации о трендах и межгодовой изменчивости состояния популяций.

В Европе активно идут процессы интеграции национальных фенологических сетей, унификации методик наблюдений и анализа многолетних рядов (Growth stages..., 1997). Это дает возможность получать оценки изменения фенологических показателей широкого географического охвата. В качестве зависимого от климата фенологического показателя для растений широко используется срок зацветания. Его однонаправленные изменения на больших территориях свидетельствуют об их климатогенности, поскольку другие факторы среды имеют более локальный характер и на столь значительных территориях обычно не меняются в одном направлении.

Так, можно квалифицировать, например, смещение сроков наступления весенних явлений у растений на более ранние даты во второй половине XX в. В умеренных широтах Северного полушария оно составило 6, 7 и более дней (Peñuelas, Filella, 2001; Минин, 2000; Гордиенко, Минин, 2006). По результатам анализа данных наблюдений сети международных фенологических садов (IPG), на территории Европы в период с 1959 по 1993 г. в среднем увеличение продолжительности вегетационного периода составило 10,8 дней вследствие более раннего начала вегетации весной и более позднего ее завершения осенью (Menzel, Fabian, 1999).

В России к настоящему времени накоплен значительный объем фенологических данных. В связи с проблемой изменения климата особенно ценными являются материалы на-

блюдений, проводимых в заповедниках, где влияние локальных антропогенных факторов минимально. Несмотря на ряд сложностей (смена объектов наблюдений и наблюдателей, перерывы в рядах и т. д.), в последние годы предприняты усилия по систематизации летописных данных и сформированы вполне пригодные для анализа ряды продолжительностью 40—60 лет и более. Однако такими материалами из имеющихся в настоящее время более 100 заповедников России располагают всего полтора-два десятка. Эти данные были систематизированы (по 13 заповедникам с наиболее длинными рядами наблюдений) и проанализированы в рамках конкурса Российского представительства Всемирного фонда дикой природы (WWF) на проведение в заповедниках работ по анализу данных о прошлых и современных климатических изменениях и вызываемых ими эффектах (Влияние изменений климата..., 2001), а также при подготовке региональных климатических паспортов (Региональные изменения..., 2001—2003).

Материалы фенологических наблюдений научных стационаров и экспедиций, как правило, ограничены в объеме и периоде исследований рамками соответствующего проекта.

На многих агрометеорологических и гидрометеорологических станциях до сих пор ведутся фенологические наблюдения, в том числе и за объектами дикой природы. Но данные этих наблюдений, имеющих статус “нагрузки” к основной работе, разрознены и труднодоступны (за некоторыми исключениями).

В то же время наша страна имеет еще один опыт, который незаслуженно недооценивается — опыт массовых добровольных фенологических наблюдений (фенологического мониторинга), в ходе которых уже накоплен огромный массив информации о состоянии природы всех регионов страны.

Фенологические наблюдения в России имеют более чем 250-летнюю историю (Шульц, 1981). В основном их развитие шло в рамках Русского географического общества

(РГО). В середине XX в. в бывшем СССР число корреспондентов-фенологов достигало 4 тысяч. Наблюдатели в те годы и в настоящее время — в основном школьные учителя и юннатские коллективы, сотрудники заповедников и метеостанций, энтузиасты-краеведы. По разработанным единым методикам проводились наблюдения за наступлением множества сезонных явлений в жизни птиц, насекомых, растений, а также явлений в абиотической среде (крайние заморозки, ледоход и ледостав и т. д.). По многим пунктам составлены многолетние календари природы, часть из которых опубликована (Сезонная жизнь природы..., 1965, 1969, 1970, 1979, 1980).

В последние десятилетия в связи с известными событиями фенологическая сеть стала разрушаться. Число корреспондентов резко сократилось до нескольких сотен. Серьезным ущербом эффективности работы сети стало лишение РГО права бесплатной переписки.

В Центральной России под эгидой МЦ (Московского центра) РГО, ФГБУ “ИГКЭ Росгидромета и РАН” удалось сохранить сеть корреспондентов, число которых теперь составляет около 50. Эти данные систематизируются А. А. Мининым, переносятся на электронные носители (таблица в формате Excel). Продолжают присылать материалы в Фенологический сектор РГО в Санкт-Петербург наблюдатели из Украины, Белоруссии, Казахстана, отдельных регионов России (хранятся в рукописном виде, однако в последнее время, по сообщению В. Г. Федотовой из центрального архива РГО в Санкт-Петербурге, информация также переведена на электронные носители). Активизируются фенологи Урала и Сибири, о чем свидетельствуют результаты конференции, проведенной в декабре 2000 г. в Екатеринбурге и посвященной 100-летию со дня рождения известного уральского фенолога В. А. Батманова, а также фенологической конференции, проведенной в декабре 2010 г.

Методика фенологических наблюдений разработана довольно детально и позволяет мак-

симально их унифицировать (Фенологические наблюдения..., 1982; Куприянова и др., 2000). По всем природным зонам разработаны перечни рекомендуемых для наблюдения событий, при выборе которых соблюдались принципы максимально широкого распространения наблюдаемого явления, четкого его проявления в природе, доступного для наблюдения неспециалистам, охвата основных групп организмов и сезонов года. В частности, для лесной и лесостепной зон европейской части России был переработан существовавший до этого перечень событий (в основном упразднены в анкетах сельскохозяйственные и сложные для наблюдения явления) и предложены для фиксирования сроков наступления две группы весенне-летних и осенних событий (Минин, 2002).

Главный вопрос при анализе фенологических материалов — точность первичных данных. Очевидно, что даже при наличии самых четких методических указаний однозначное определение даты наступления того или иного события довольно затруднительно. В большей степени это относится к фиксированию первых встреч пролетных птиц, началу осенней раскраски листвы деревьев, в то время как фазы зацветания, первого кукования кукушки и ряд других определяются довольно точно. Понятно, что в первую очередь — это вопрос опыта наблюдателя. Кроме того, как правило, один человек ведет наблюдения на протяжении многих лет, и индивидуальная специфика (систематическая ошибка) фиксации событий при анализе трендов оказывается несущественной. Практически полное решение этой проблемы достигается с помощью перекрестной проверки данных близлежащих пунктов, сопоставления материалов опытных наблюдателей (сотрудников заповедников, метеостанций, преподавателей биологии и географии) и начинающих наблюдателей.

Приведем пример оценки фенологических изменений — рассмотрим изменения сроков некоторых фенологических событий у ряда видов древесных растений на европейской части

России. Оценка тренда проводилась методом линейной регрессии, т. е. находилась линейная функция времени

$$d^*(t) = At + B,$$

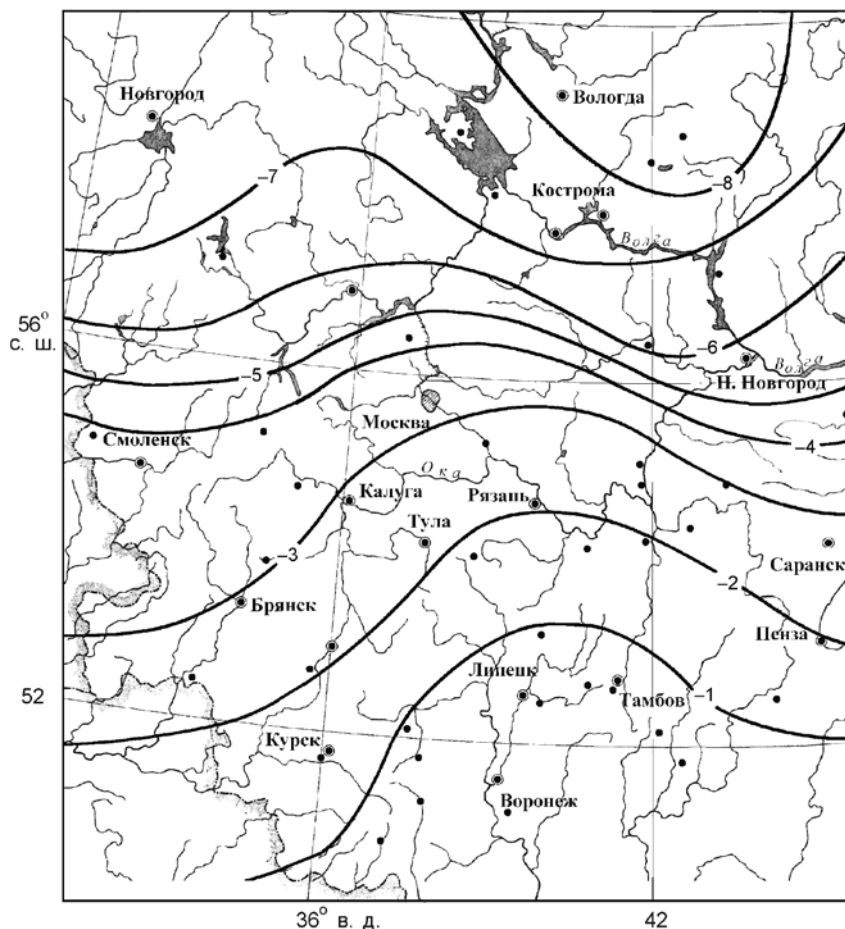
которая наилучшим образом аппроксимирует временной ряд  $\{d(t)\}$ . Здесь  $d(t)$  — дата (сутки в календарном году) сезонного явления в  $t$ -й год ( $t = 1$  в первый год наблюдений). Коэффициенты  $A$  и  $B$  находятся методом наименьших квадратов.

Значения разности  $d^*(t) - d^*(1)$  (с соответствующим знаком) между расчетными сроками в последний ( $t$ -й) и первый годы наблюдений принимались за оценку изменения (т. е. смещения срока) за период времени от 1-го года до  $t$ -го и наносились на картосхемы по отдельным пунктам. Интерполяция данных между точками осуществлялась визуально. Изолинии оценок проводились с учетом значений в точках и расстояний между ними.

По данным А. В. Восковой (2006), для фазы “развертывания первых листьев” березы повислой (*Betula pendula* Roth. (*B. verrucosa* Ehrh.)) характерно широтное расположение изолиний смещения сроков этого события к ранним датам в период 1970—2000 гг. (рис. 6.1). Это смещение составляет от 1 сут в районе Липецка и Тамбова до 8 сут в районе Вологды.

Соответственно увеличение продолжительности периода вегетации у березы повислой за этот период (с учетом сдвига фазы окончания листопада на более поздние сроки) составило от 4—6 дней на юге до 14 на севере рассматриваемой территории (рис. 6.2).

Зацветание черемухи (*Padus avium* Mill.), происходящее на несколько дней позже, характеризуется более выраженными отрицательными трендами. Особенно ярко эта тенденция проявляется на севере и северо-западе, где значения сдвигов в сторону ранних дат составляют 10—15 сут и более (Минин, 2000). На юго-западе, как и для березы, имеется область мало выраженных положительных трендов, а в центре — мало выраженных отрицательных.



**Рис. 6.1.** Смещение даты (сут) развертывания первых листьев березы за период 1970—2000 гг. Положительное значение соответствует более позднему наступлению события, отрицательное — более раннему. Точки — пункты фенологической сети.

Зацветание рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.), наступающее несколько позже, также характеризуется отрицательными трендами на северо-востоке региона и малыми положительными на западе и юго-западе.

Зацветание липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) смещается к ранним датам. В большинстве пунктов наблюдений это смещение не превышает 4 сут за исключением северной части рассматриваемой территории, где оно достигает 6—7 сут.

В целом рассмотренные выше поля изолиний близки, что свидетельствует об общем факторе, формирующем эти тенденции. Широкий пространственный масштаб этих, в основном однонаправленных, изменений свидетельствует о том, что их причина — климатическое из-

менение условий весенних месяцев в сторону потепления.

Заметим, что сдвиг весенних фаз развития растений, в частности древесных растений, вследствие потепления имеет причинно-следственный характер. Фундаментальные закономерности физиологии растений таковы, что в более теплой среде в условиях умеренных широт и севернее, где увлажнение достаточное, растение будет быстрее проходить соответствующие весенние фазы развития (облиствение, цветение и т. д.) (Горышина, 1979). Статистика также свидетельствует о наличии тесной связи. Во многих случаях по ряду среднесуточных значений температуры приземного воздуха удастся расчетным методом получить, скажем, дату распускания первых

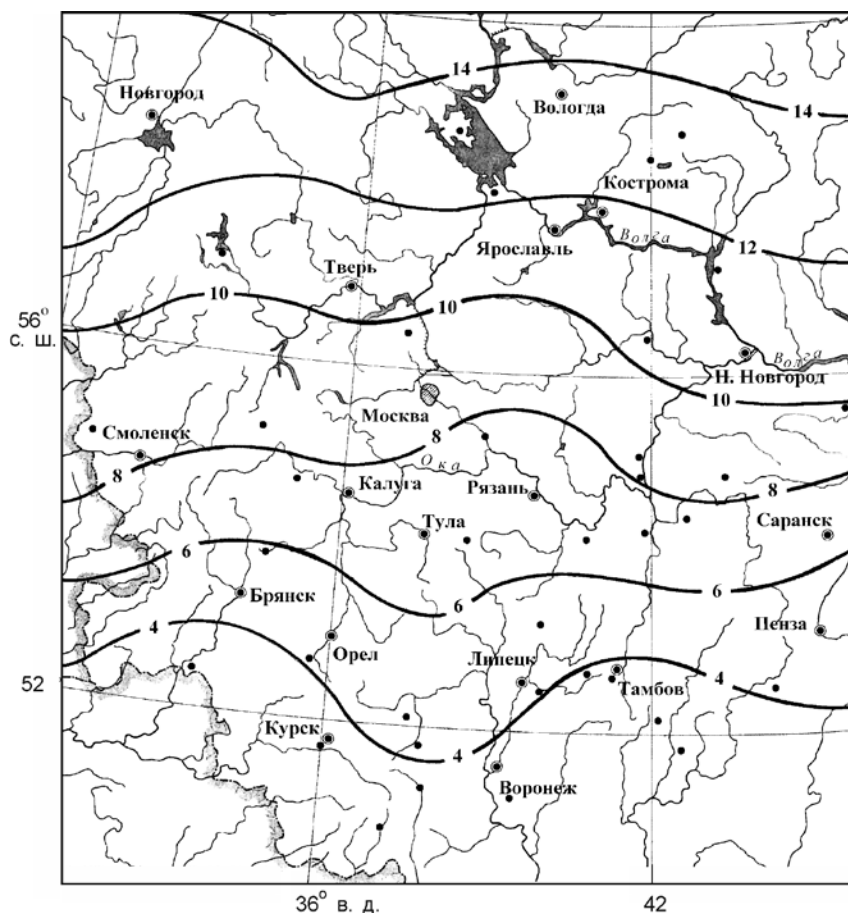


Рис. 6.2. Увеличение продолжительности (сут) вегетационного периода березы.

листьев у древесного растения, которая близка к фактической наблюдаемой дате. Рассмотрим еще раз этот вопрос в следующем разделе.

Связь изменения климата с изменениями фенологических сроков у животных значительно более проблематична. Часто орнитологи пытаются соотнести сроки прилета птиц весной с условиями погоды того места, куда они прилетают (Соколов, 2006; Соколов, Гордиенко, 2008). Если связь условий погоды в данной географической точке с развитием растений логична — связь двух явлений в данной точке пространства, — то для птиц логическое объяснение затруднено. Начиная перелет с мест зимовки, они не могут знать ожидающие их условия погоды там, куда они направляются. Возможным объяснением может служить

зависимость флуктуаций условий погоды в местах зимовки (и по маршруту перелета) с флуктуациями условий того места, где они проводят теплый сезон, — в зависимости от этой информации они сдвигают начало перелета или меняют время в пути. Такие гипотезы подлежат тщательному исследованию. Некоторые первые попытки использовать дальнедействующее влияние североатлантического колебания уже появились в публикациях. Такие объяснения являются дискуссионными, поскольку изменения климата в местах зимовки перелетных птиц, как правило, существенно менее значительны, чем в умеренных широтах (Минин, Неронов, 1996).

Для некоторых перелетных птиц наблюдаемая связь сроков весенних фенологических

событий с климатом не совсем ясна. Это относится, например, к датам прилета передовых скворцов (*Sturnus vulgaris* L.) и первого кукования кукушки обыкновенной (*Cuculus canorus* L.). Если скворец всеяден, и его прилет служит индикатором перелома зимнего типа циркуляции атмосферы на весенний, то кукушка обыкновенная — насекомоядная птица, прилет которой и начало токования самцов свидетельствуют о формировании в биоценозах взаимосвязей уже летнего характера (Шульц, 1981).

При рассмотрении полей изменения (смещения) даты прилета передовых скворцов за период 1968—1997 гг. (Минин, 2000) обращает на себя внимание преобладание положительных значений, свидетельствующих о том, что данное событие стало наступать позже: в центре и на востоке Русской равнины на 5—10 сут, в западной части значения изменений близки к нулю. В меньшей степени та же тенденция прослеживается и для смещения даты первого кукования кукушки. По крайней мере, достоверные отрицательные тренды по обоим явлениям отмечены лишь для отдельных пунктов.

Таким образом, вопрос о связи изменений сроков фенологических событий у перелетных птиц с изменениями климата требует дальнейших исследований.

### Фенологические модели

Если решается задача оценки изменения сроков фенологических событий в ответ на изменение климата в ситуации, когда данные фенологических наблюдений отсутствуют или их недостаточно, а также когда речь идет о фенологических изменениях в ответ на ожидаемые в будущем изменения климата, то употребляются теоретические, расчетные методы. Эти методы эффективны в том случае, когда сроки фенологических событий в значительной степени определяются климатом. Это справедливо, например, для весенних фенологических явлений у растений (распускание листьев, начало цветения). Тесная связь соответствующ-

их сроков с метеорологическими величинами показана в многочисленных публикациях (например, Lappalainen, 1994).

Для расчета фенологических сроков древесных растений используется, в частности, один из прикладных климатических индексов — сумма эффективных температур  $SE$ . По определению, это сумма превышений среднесуточными значениями температуры заданного порогового значения  $T_{th}$  за период времени от начала календарного года до суток  $j_0$  (номер суток в календарном году):

$$SE(j_0, T_{th}) = \left( \sum_{\substack{j=1; \\ T_j \geq T_{th}}}^{j_0} (T_j - T_{th}) \right).$$

Например, те сутки  $j_0$ , когда сумма  $SE(j_0, T_{th})$  превысила значение  $S_0 = 55^\circ\text{C} \cdot \text{сут}$  при  $T_{th} = 5^\circ\text{C}$ , есть расчетная дата начала зеления у березы *Betula pendula* Roth. (Шигалев, Шиманюк, 1949).

Следует отметить, что этот традиционный подход успешно используется практически без ревизии в современных исследованиях. Например, в работе (Lappalainen, 1994) для территории Финляндии исследована связь суммы эффективных температур с фенологическими датами — распусканием листьев и цветением — шести групп деревьев, кустарников и кустарничков: березы (*Betula pendula* Roth., *Betula pubescens* Ehrh.), осины (*Populus tremula* L.), черемухи (*Prunus padus* L.), брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.), смородины красной (*Ribes rubrum* L., *Ribes spicatum* Robson.) и рябины (*Sorbus aucuparia* L.). Было обнаружено, что расчетные фенологические даты достаточно точно соответствуют фактическим, что, по мнению автора этой работы, может быть использовано для расчетных оценок климатогенных изменений фенологических сроков деревьев. В табл. 6.1 приводятся оценки суммы эффективных температур  $S_0$  при  $T_{th} = 5^\circ\text{C}$  для упомянутых выше видов растений.

Таблица 6.1. Оценки суммы эффективных температур  $S_0$  в  $^{\circ}\text{C} \cdot \text{сут}$  при  $T_{\text{th}} = 5^{\circ}\text{C}$  для шести групп растений по регионам Финляндии (Lappalainen, 1994)

Группа**	Регион					
	Южное побережье	Западное побережье	Юго-западная внутренняя часть	Центральная внутренняя часть	Восточная внутренняя часть	Лапландия
Bet*	50	45	61	80	76	64
Pop*	127	112	140	163	145	108
Bet	56	47	65	67	83	89
Pru	118	98	126	135	125	136
Sor	211	186	237	236	210	227
Vac	212	189	241	251	250	222
Rib	87	72	108	120	120	106

Примечание. \* Распускание листьев; в остальных случаях — цветение.

\*\* Bet — *Betula* spp.; Pop — *Populus tremula*; Pru — *Prunus padus*; Vac — *Vaccinium vitis-idaea*; Rib — *Ribes* spp.; Sor — *Sorbus aucuparia*.

Заметим, что в центральной внутренней части Финляндии цветение у березы наступает раньше распускания листьев. По-видимому, это — просто опечатка в оригинальной публикации. Если не учитывать данные по этому региону, то в среднем распусканию листьев у березы в Финляндии соответствует сумма эффективных температур  $S_0 = 59^{\circ}\text{C} \cdot \text{сут}$ . Напомним, что по данным работы (Шигалев, Шиманюк, 1949), у березы *B. pendula* зеленение наступает несколько раньше — при  $S_0 = 55^{\circ}\text{C} \cdot \text{сут}$  для того же значения  $T_{\text{th}} = 5^{\circ}\text{C}$ .

В работе (Цельникер, 1996) отмечается, что распускание листьев у березы, клена, осины и дуба более тесно связано не с температурой воздуха, а с температурой почвы. Так, у березы, клена и осины листья распускаются при температуре почвы  $8^{\circ}\text{C}$  в верхнем слое 10 см, а у дуба — при  $11^{\circ}\text{C}$ .

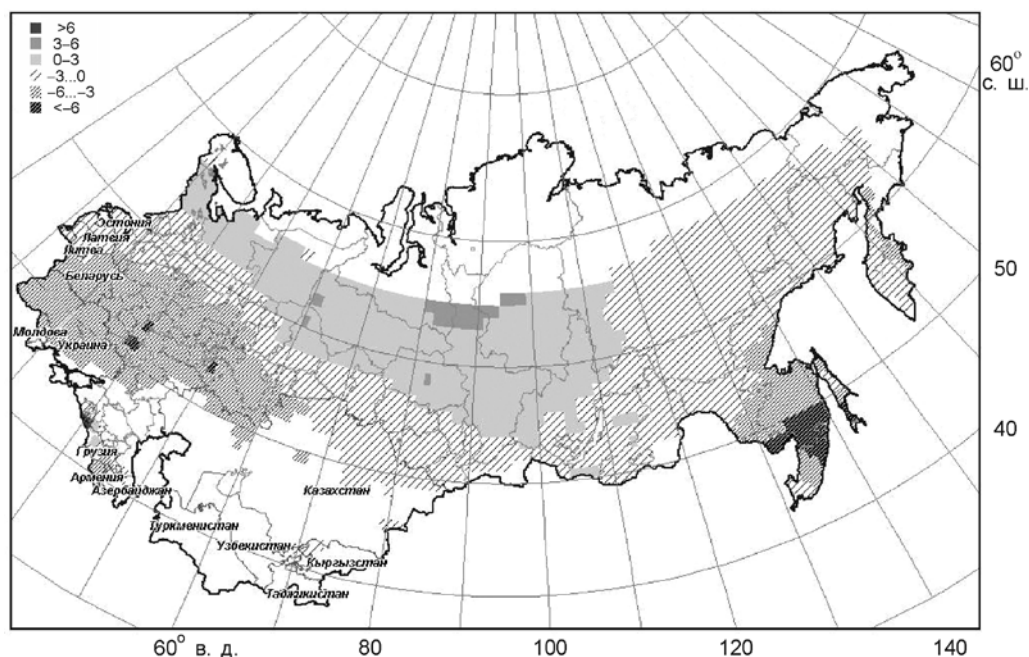
Тесная связь метеорологических процессов и времени наступления фенологических явлений у растений породила даже некоторые предложения использовать последние для мониторинга климата (Beaubien, Johnson, 1994).

В работе (Семенов и др., 2004), используя метеорологические данные суточного

разрешения, авторы оценили годовой ход среднесуточной температуры для периодов времени 1936—1965 и 1966—1995 гг. После этого с помощью полученных оценок и критерия  $SE$  были рассчитаны климатические фенологические сроки начала зеленения березы *B. pendula* и распускания листьев осины *P. tremula* для двух вышеуказанных периодов, а также их изменение в 1966—1995 гг. по сравнению с 1936—1965 гг. В качестве пороговой температуры в обоих случаях было принято значение  $T_{\text{th}} = 5^{\circ}\text{C}$ , а для  $S_0$  было принято значение  $55^{\circ}\text{C} \cdot \text{сут}$  для березы и  $132,2^{\circ}\text{C} \cdot \text{сут}$  для осины. Последнее значение есть среднее арифметическое данных, представленных во второй строке табл. 6.1. На рис. 6.3 приведено изменение расчетного срока зеленения березы повислой (Семенов и др., 2004).

Характеризуя изменения в целом, можно сказать, что на большей части ареала расчетные сроки начала зеленения сместились в сторону более ранних дат. На рассматриваемой территории это особенно заметно (сдвиг превышает трое суток) на большей части ареала южнее  $60^{\circ}$  с. ш. в Европе и на юге Урала, а также на востоке ареала — в бассейне р. Амур, на





**Рис. 6.3.** Изменение расчетного срока зеленения березы *B. pendula* в 1966—1995 гг. по сравнению с 1936—1965 гг., сут. Сдвиг во времени указан оттенками серого цвета и штриховкой (см. легенду); белый цвет означает, что точка в ареал березы не входит.

севере Приморья и в районах, примыкающих к хребту Джугджур, и на Камчатке. Однако на обширной территории, расположенной в нижнем течении р. Енисей и примыкающей к Центрально-Тунгусскому плато, обнаружена противоположная тенденция — сдвиг в сторону более поздних дат на 3 сут и более. В целом на ареале березы изменение в сторону более поздних дат характерно для северной части ареала на европейской части России и в Западной Сибири, а также практически на всей территории Восточной Сибири, кроме ее южных районов. Характер обнаруженных изменений на европейской части России в целом соответствует результатам фенологического мониторинга (Кожаринов, Минин, 2001).

Таким образом, обнаруженные изменения весьма неоднозначны. Существуют, конечно, обширные части территории, где сроки сдвинулись в сторону более ранних дат, что является вполне ожидаемым следствием потепления климата. Однако есть и значительные территории, где произошли противоположные сдвиги в сторону более поздних дат. Это является след-

ствием нелинейности ответной реакции растений на изменение климата. Ясно, что расчетная модель, основанная на сумме эффективных температур, — нелинейная. Следовательно, в процессе, обусловленном изменением климата и приводящем у деревьев к сдвигу дат наступления фенологических событий, потенциально могут участвовать не только изменение средней температуры, но и более сложные характеристики температурного режима. Как было показано в работе (Семенов и др., 2006), наряду с увеличением средних температур в 1966—1995 гг. по сравнению с 1936—1965 гг. произошло уменьшение амплитуды годового хода среднесуточной температуры на большей части территории России. Результат, изображенный на рис. 6.3, является следствием такого достаточно сложного характера изменения температурного режима и нелинейности ответной реакции растений. Сходные сложные нелинейные эффекты изменения климата ранее были обнаружены для северных экосистем в отношении трендов в приросте деревьев и показателе NDVI (Shishov et al., 2002; Zhou et al., 2001).

## ПОТОКИ CO<sub>2</sub> В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

### Основные понятия

При оценке влияния изменения климата на потоки CO<sub>2</sub> в лесных экосистемах основными задачами исследований являются:

- выявление составляющих углеродного баланса при современном климате и их изменений за последние 100—150 лет;

- оценка чувствительности составляющих углеродного баланса к изменению условий среды;

- сравнение разных методов оценки обмена CO<sub>2</sub> между экосистемами и средой и продуктивности экосистем;

- развитие модельных подходов для прогноза изменений углеродного баланса при изменении условий окружающей среды (как правило, в пределах XXI в.).

Для нахождения составляющих углеродного баланса в настоящее время используются микрометеорологические методы (метод вихревой ковариации), камерные методы, методы дистанционного зондирования, полуэмпирические расчетные и информационно-аналитические методы, имитационные модели процессов (process-based models).

В то время как первые три метода — основа для получения эмпирических данных, расчетные методы используются для теоретической оценки составляющих углеродного баланса за пределами возможностей прямых измерений (при интерполяции в пространстве и во времени, для прогнозов). Микрометеорологические и камерные методы определяют составляющие углеродного баланса только в масштабе экосистемы, в локальном масштабе, а дистанционные, модельные и информационно-аналитические позволяют проводить оценки в любых масштабах (локальном, региональном, глобальном).

Введем основные величины. Баланс CO<sub>2</sub> в экосистеме описывается уравнением сохранения массы:

$$NEE = GPP - R_e, \quad (6.1)$$

где  $GPP$  — первичная брутто-продуктивность растительности (Gross Primary Production), а  $R_e$  — полное дыхание экосистемы. Размерность этих величин составляет [масса · площадь<sup>-1</sup> · время<sup>-1</sup>]. Их разность,  $NEE$  (Net Ecosystem Exchange), определяет баланс между поглощением CO<sub>2</sub> растениями при фотосинтезе и выделением CO<sub>2</sub> растениями и почвой в процессе дыхания. Она равна нетто-потоку CO<sub>2</sub> между атмосферой и земной поверхностью. При этом предполагается, что горизонтальный обмен углеродом пренебрежимо мал. В свою очередь, дыхание экосистемы  $R_e$  подразделяется на автотрофное (дыхание растительности)  $R_a$  и гетеротрофное (дыхание почвы — почвенных микроорганизмов и животных, а также разложение растительных остатков (дебриса)  $R_h$ ):

$$R_e = R_a + R_h. \quad (6.2)$$

По определению, нетто-продуктивность растительности (Net Primary Production) есть

$$NPP = GPP - R_a. \quad (6.3)$$

Это дает связь  $NEE$  и  $NPP$  (при условии, что отсутствует горизонтальный обмен углеродом, в частности вынос растворенного углерода из экосистемы с поверхностным и подземным стоком):

$$NEE = NPP - R_h. \quad (6.4)$$

Локальные потоки, описанные выше, обычно измеряются в [г С · м<sup>-2</sup> · год<sup>-1</sup>]. Для получения региональных оценок надо умножить удельную величину на площадь соответствующей территории. Региональные потоки обычно измеряются в [Гт С · год<sup>-1</sup>] (1 Гт = 10<sup>15</sup> г). По этой причине приводимые ниже результаты для биомного, регионального или глобального уровня, если возможно, сопровождаются указанием площади, для которой выполнялась оценка.

Заметим, что операция умножения на площадь дает для рассматриваемой территории величины  $NPP$  и  $GPP$ , но не величину нетто-потока CO<sub>2</sub>, так как на территории действуют факторы, не учитываемые при локальных изме-

рениях, среди которых основные — потери углерода из-за пожаров, насекомых-филлофагов и рубок леса. Анализ баланса углерода для больших территорий с учетом этих обстоятельств подробно представлен, например, в работах (Моисеев, Алябина, 2007; Quegan et al., 2011; Shvidenko et al., 2010). В этом случае нетто-поток  $\text{CO}_2$ , или чистая биомная продукция  $NBP$  (Net Biome Production), находится по формуле

$$NBP = NPP - R_h - D, \quad (6.5)$$

где  $D$  — потери углерода от названных выше нелокальных факторов.

Предлагаемый ниже обзор не касается потоков  $\text{CO}_2$  в результате оттаивания многолетнемерзлых почв и болот; специфика этого объекта отражена, например, в работах (Schlaefter et al., 2011; Schuur et al., 2009).

### Метод вихревой ковариации

Метод вихревой ковариации (eddy covariance) является уникальным методом, позволяющим проводить прямые измерения потоков явного тепла, водяного пара и атмосферных газов между земной поверхностью и атмосферой (Garratt, 1975; Mauder et al., 2007). Метод основан на предположении, что вертикальный перенос упомянутых величин в атмосферном пограничном слое осуществляется посредством множества хаотично направленных турбулентных вихрей разных размеров.

Значение потока некоторой субстанции  $C$ , например,  $\text{CO}_2$ , находится интегрированием уравнения сохранения массы по объему с учетом осреднения Рейнольдса для  $C$  и скорости ветра ( $C(t) = \bar{C} + C'$ ,  $w(t) = \bar{w} + w'$ ). При некоторых упрощающих предположениях (Baldocchi et al., 1988) вертикальный поток  $\text{CO}_2$  равен ковариации  $F$  высокочастотных (обычно не менее 10 Гц) пульсаций вертикальной составляющей скорости ветра  $w(t)$  и пульсаций концентрации  $\text{CO}_2$   $C(t)$ , измеряемых на некоторой высоте над растительностью за некоторый промежуток времени (как правило, за 30 мин):

$$F = \text{cov} [w \cdot C]. \quad (6.6)$$

Основным условием проведения надежных измерений вертикальных потоков является наличие интенсивного турбулентного обмена в приземном слое воздуха. При небольшой скорости ветра и слабой турбулентности, часто наблюдаемой в ночное время, использование метода может привести к недооценке вертикальных потоков, связанной с принятыми в методе допущениями о пренебрежении адвективными и конвективными восходящими и нисходящими составляющими переноса в приземном слое воздуха. Для коррекции измеренных потоков при данных условиях обычно используются как данные измерений составляющих вертикальной и горизонтальной адвекции, так и разные расчетные методики, основанные на определении потоков  $\text{CO}_2$  как функции температуры растительного покрова и почвы или на интерполяции потоков, полученных при максимально сходных метеорологических условиях при наличии интенсивного турбулентного обмена в приземном слое воздуха и в периоды, максимально приближенные по времени к моменту измерений.

Аппаратура для измерений обычно включает трехмерный высокочастотный ультразвуковой анемометр, малоинерционный датчик температуры, быстродействующие инфракрасные анализаторы водяного пара и диоксида углерода открытого или закрытого типов. На выходе системы получаются временные ряды высокочастотных пульсаций, которые используются для расчета потоков тепла, водяного пара и нетто-обмена  $\text{CO}_2$  ( $NEE$ ). При измерении суммарных экосистемных потоков датчики устанавливаются на метеорологической мачте на некоторой высоте над растительным покровом. При измерениях над лесом высота расположения датчика должна составлять как минимум половину высоты растительного покрова.

Метод может быть использован для измерений вертикальных потоков внутри экосистемы, например, для определения потоков  $\text{CO}_2$  внутри леса, в частности для определения вклада почвы и лесной подстилки в интегральные экосистемные потоки (Constantin et al.,

1996). Однако при этом возможна недооценка реальных потоков из-за малой интенсивности турбулентного обмена внутри лесного полога.

Первые измерения потоков над лесом методом вихревой ковариации были проведены в начале 1980-х годов. В настоящее время в мире насчитывается более 500 станций, проводящих непрерывные измерения потоков над растительностью. Они объединены примерно в 30 региональных сетей, а также в единую всемирную сеть станций долговременного измерения потоков (FLUXNET, <http://daac.ornl.gov/FLUXNET/fluxnet.shtml>).

Оценки потоков в региональном масштабе на основе результатов локальных измерений сопряжены с большими погрешностями из-за пространственной неоднородности растительного покрова. Поэтому для региональных оценок наиболее перспективно совместное использование данных прямых измерений потоков, расчетов по математическим моделям типа SVAT (Soil Vegetation Atmosphere Transfer) и данных дистанционного зондирования.

При использовании метода вихревой ковариации значение  $GPP$  рассчитывается из уравнения (6.1) по измеренным значениям  $NEE$  и расчетным оценкам  $R_e$  (см. уравнение (6.2)). Последняя

определяется как функция текущей температуры воздуха. Коэффициенты этой зависимости (обычно закон Аррениуса или его модификации) получаются по данным измерений  $NEE$  в ночное время (когда  $GPP \sim 0$ ) в условиях хорошо развитой атмосферной турбулентности.

Методика вихревой ковариации не позволяет проводить прямых оценок  $NPP$  растительного покрова, для чего обычно привлекаются данные независимых измерений гетеротрофного дыхания почвы  $R_h$ , полученные, например, посредством экспозиционных камер, или математические модели.

Как и следовало ожидать, потоки  $CO_2$  демонстрируют значительную пространственную и временную изменчивость. Они зависят от множества факторов и, прежде всего, от видового состава и возраста древостоев, радиационного и температурного режимов, условий увлажнения. В работе (Yi et al., 2010) получены зависимости  $NEE$  от основных экологических факторов на основе суммарных данных измерений на 125 станциях за 1992—2008 гг.

Объем результатов измерений очень велик. Поэтому в табл. 6.2 приведены лишь некоторые типичные значения (особенно ценен обзор (Malhi et al., 1999). Здесь и далее  $NEE > 0$  соот-

Таблица 6.2. Потоки  $CO_2$  в лесных экосистемах ( $г\ C \cdot м^{-2} \cdot год^{-1}$ ), полученные прямыми измерениями методом вихревой ковариации

$GPP$	$NEE$	$R_e$	Источник	Лесной биом
	150—540		Falge et al., 2002	Леса от севера Швеции до Центральной Германии
	-200 <sup>1</sup> 1440 <sup>2</sup>		Kurbatova et al., 2008	Тверская область: <sup>1</sup> влажный чернично-сфагновый ельник (источник $CO_2$ ) <sup>2</sup> сухой ельник сложный
963 <sup>1</sup> 1725 <sup>2</sup> 3040 <sup>3</sup>	68 <sup>1</sup> 585 <sup>2</sup> 590 <sup>3</sup>	895 1140 2450	Malhi et al., 1999	<sup>1</sup> Бореальные леса <sup>2</sup> Леса умеренного пояса <sup>3</sup> Тропические леса
2730	970	1760	Ibrom et al., 2007	Влажные тропические леса
1200—1300	600—100		Valentini et al., 2000	Леса Западной Европы, 42—65° с. ш.

ветствует поглощению  $\text{CO}_2$  растительностью, т. е. стоку диоксида углерода, а  $NEE < 0$  — его источнику.

Хотя значения продуктивности для влажных тропических лесов (долина р. Амазонка) ожидаемо больше, чем для широколиственных, значения  $NEE$  для них оказались близки. Сходные результаты для  $GPP$  были получены (Ibrom et al., 2007) для горных влажных тропических лесов Индонезии. Однако вследствие более низкого фона температуры в условиях среднегорья для этой территории характерны меньшие значения  $R_e$ , что приводит к довольно большим значениям  $NEE$ , достигающим в отдельные годы  $970 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ .

Результаты измерений, проводимых методом вихревой ковариации, используются для разработки и проверки соответствующих локальных моделей (например, (Kramer et al., 2002)).

### **Камерный метод**

Для измерений  $\text{CO}_2$ -обмена между растительностью, почвой и окружающим воздухом в экспериментальных исследованиях широкое распространение получил камерный метод. При этом части отдельных деревьев (листья, ветви), отдельные деревья целиком, участки почвы накрываются прозрачной непроницаемой камерой, изолирующей части деревьев или почву от окружающего воздуха. Интенсивность газообмена определяется или по скорости изменения концентрации  $\text{CO}_2$  внутри камеры, или по разности концентрации  $\text{CO}_2$  между камерой и наружным воздухом с помощью инфракрасного газоанализатора. В зависимости от задачи и продолжительности измерений внутри камер могут поддерживаться заранее определенные экспериментом микроклиматические условия, а также газовый состав воздуха. При проведении камерных измерений особенно важно, чтобы установленная камера не нарушала структуру растительности и почвенного покрова.

Для определения структуры почвенного дыхания, в частности, для определения вклада гетеротрофного дыхания в суммарное дыхание почвы в лесных сообществах, широко используют разные модификации разностного метода (Hanson et al., 2000), определяют потенциальную дыхательную способность корней (Kelting et al., 1998) и измеряют вклад корней с помощью метода раздельного инкубирования (Edwards, Sollins, 1973).

Для определения дыхания корней в лесных экосистемах предложен метод кольцевания (Hogberg et al., 2001). Он основан на подрезании флоэмы в стволовой части деревьев, прерывающем поток ассимилятов из листьев в корни и почву. При этом надо учитывать, что при прерывании потока ассимилятов в корни уменьшается не только корневое дыхание, но и выделение органических веществ корнями. Следовательно, метод кольцевания (как и разностный метод), основанный на определении дыхания делянки почвы с корнями и участка почвы с удаленными корнями, позволяет оценить суммарное дыхание корней и ризосферных микроорганизмов, представленных в лесных сообществах преимущественно микоризными грибами. Несмотря на то, что в оригинальной работе подразумевается, что этот метод позволяет определить дыхание корней, авторы считают, что метод кольцевания позволяет определить только ризосферное дыхание и не дает возможности разделить корневое и микробное дыхание почвы. Вклад корней и ризосферных микроорганизмов, измеренный методом кольцевания, оценен в работе (Hogberg et al., 2001) величиной 54% суммарной эмиссии  $\text{CO}_2$  из почв под бореальными лесами. По другим оценкам, вклад дыхания корней в общее дыхание почвы изменяется в среднем в пределах 30—40%, при этом в значительной степени определяется условиями произрастания, типом и возрастом древостоя и в целом может варьироваться в довольно широких пределах.

### Методы, основанные на данных дистанционного зондирования

Здесь центральной является гипотеза о пропорциональности средних значений  $GPP$  и  $NPP$  величине фотосинтетически активной радиации ФАР (в англоязычной версии — Photosynthetically Active Radiation —  $PAR$ ), поглощенной растительностью за некоторый промежуток времени (не менее суток):

$$\begin{aligned} GPP &= g\varepsilon_{GPP} PAR; \\ NPP &= g\varepsilon_{NPP} PAR, \end{aligned} \quad (6.7)$$

где  $g$  — доля ФАР, поглощенная растительным покровом, а  $\varepsilon_{GPP}$  и  $\varepsilon_{NPP}$  — соответствующие значения эффективности использования ФАР фотосинтезом. Величина поглощенной ФАР (обычно измеряется в  $\text{мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ) принимается в виде эмпирической линейной или нелинейной функции от вегетационного индекса NDVI (Normalized Difference Vegetation Index).

Значения индекса NDVI рассчитываются по спектральным коэффициентам отражения земной поверхности. Они получаются, в частности, с помощью системы MODIS — Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer (<http://www.nts.gov/umt.edu/modis>), установленной на некоторых спутниках Земли. Значения  $\varepsilon_{GPP}$  и  $\varepsilon_{NPP}$  обычно принимаются постоянными или описываются как эмпирические функции температуры и влажности воздуха. В более сложных случаях добавляются упругость водяного пара  $D_a$  и влажность почвы  $W_{\text{soil}}$ ;  $\varepsilon_{GPP}$  и  $\varepsilon_{NPP}$  могут быть взяты в виде (Xiao et al., 2008)

$$\varepsilon = \varepsilon_{\max} f_T(T_a) \cdot f_D(D_a) \cdot f_W(W_{\text{soil}}). \quad (6.8)$$

Здесь  $\varepsilon_{\max}$  — максимально возможные значения  $\varepsilon$ , а  $f_T(T_a), f_D(D_a), f_W(W_{\text{soil}}) \leq 1$  — некоторые эмпирические функции (Xiao et al., 2004); эта формула применима как для  $\varepsilon_{GPP}$ , так и для  $\varepsilon_{NPP}$ .

Предположение о линейной зависимости среднесуточных  $GPP$  и  $NPP$  от ФАР справедливо не всегда. В частности оно не всегда корректно для тропических лесов, а также для смешанных и широколиственных лесов умеренных широт (Turner et al., 2003).

Примеры расчета  $NPP$  и изменений  $GPP$  по данным дистанционного зондирования приведены на рис. 6.4 и 6.5.

В работе (Running et al., 2004) были также приведены графики распределения  $NPP$  по площади для основных биомов земного шара (рис. 6.6).

При расчете  $NEE$  для частей земной поверхности по данным дистанционного зондирования применяется эмпирическая методика. Она предполагает использование регрессионной зависимости  $NEE$  от коэффициентов отражения земной поверхности в шести спектральных диапазонах, трех вегетационных индексов (Improved Vegetation Index, Enhanced Vegetation Index — EVI — и Normalized Difference Water Index — NDWI), а также дневной и ночной температуры земной поверхности (Xiao et al., 2004). Метод основан на совместном статистическом анализе данных дистанционного зондирования и данных измерений потоков  $\text{CO}_2$ , полученных методом вихревой ковариации для разных типов растительных сообществ.

### Информационно-аналитические подходы

К этой группе отнесено нахождение потоков  $\text{CO}_2$  регрессионными методами. Хотя с формальной точки зрения эти подходы сравнительно просты, необходимость оценки качества, согласование и коррекция разнородных данных обычно делают достижение аккуратных оценок далеко не тривиальной задачей. Принципиальное ограничение для этой группы методов состоит в невозможности или заметной затрудненности описания динамики компонентов баланса содержания  $\text{CO}_2$ . Число работ по определению  $NPP$  лесов этими методами столь велико, что ниже приводятся лишь несколько типичных примеров.

Для оценки потоков  $\text{CO}_2$  и содержания углерода в лесных экосистемах на территории России обычно используются данные государственного учета лесного фонда (ГУЛФ) и

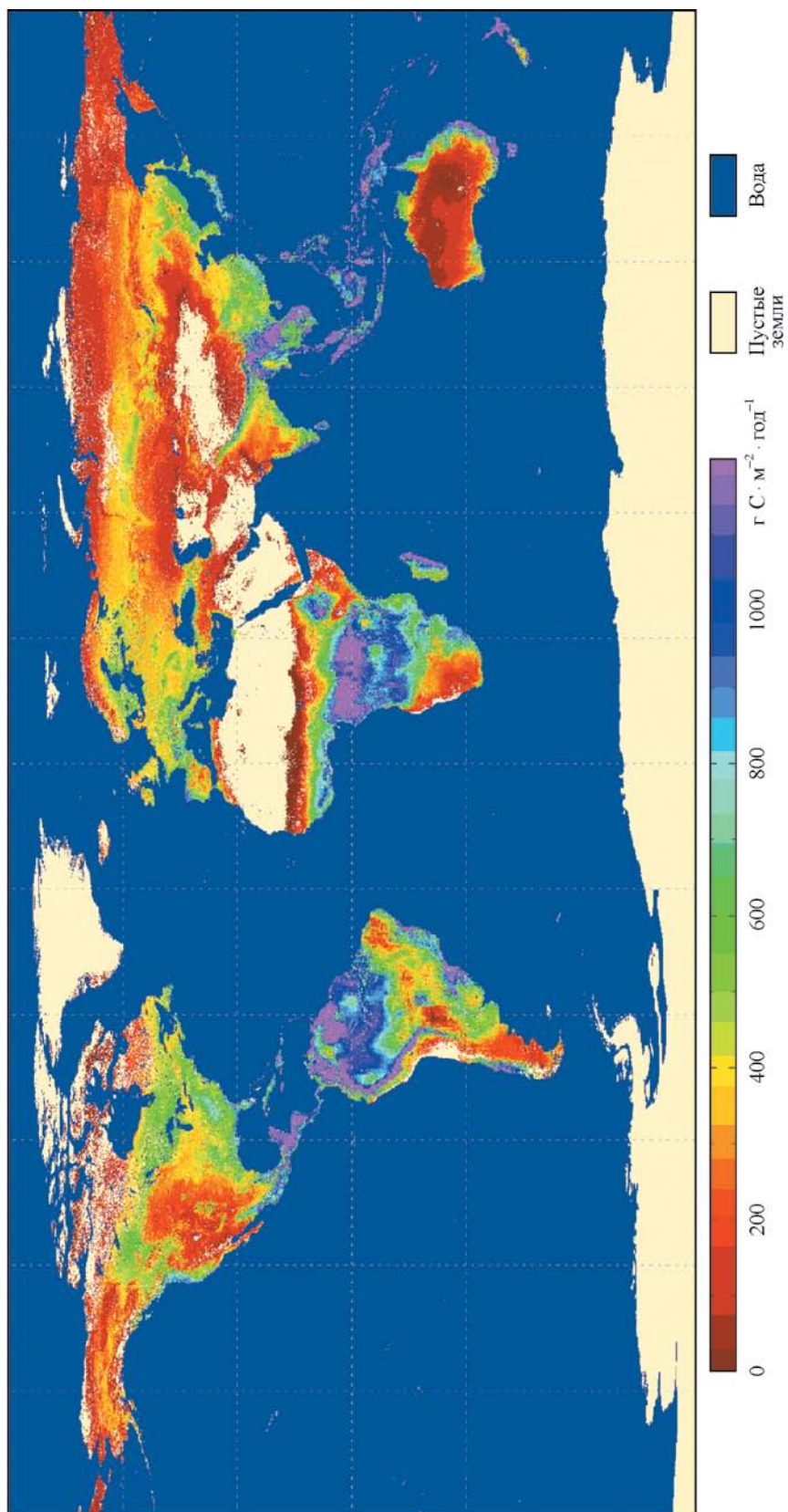
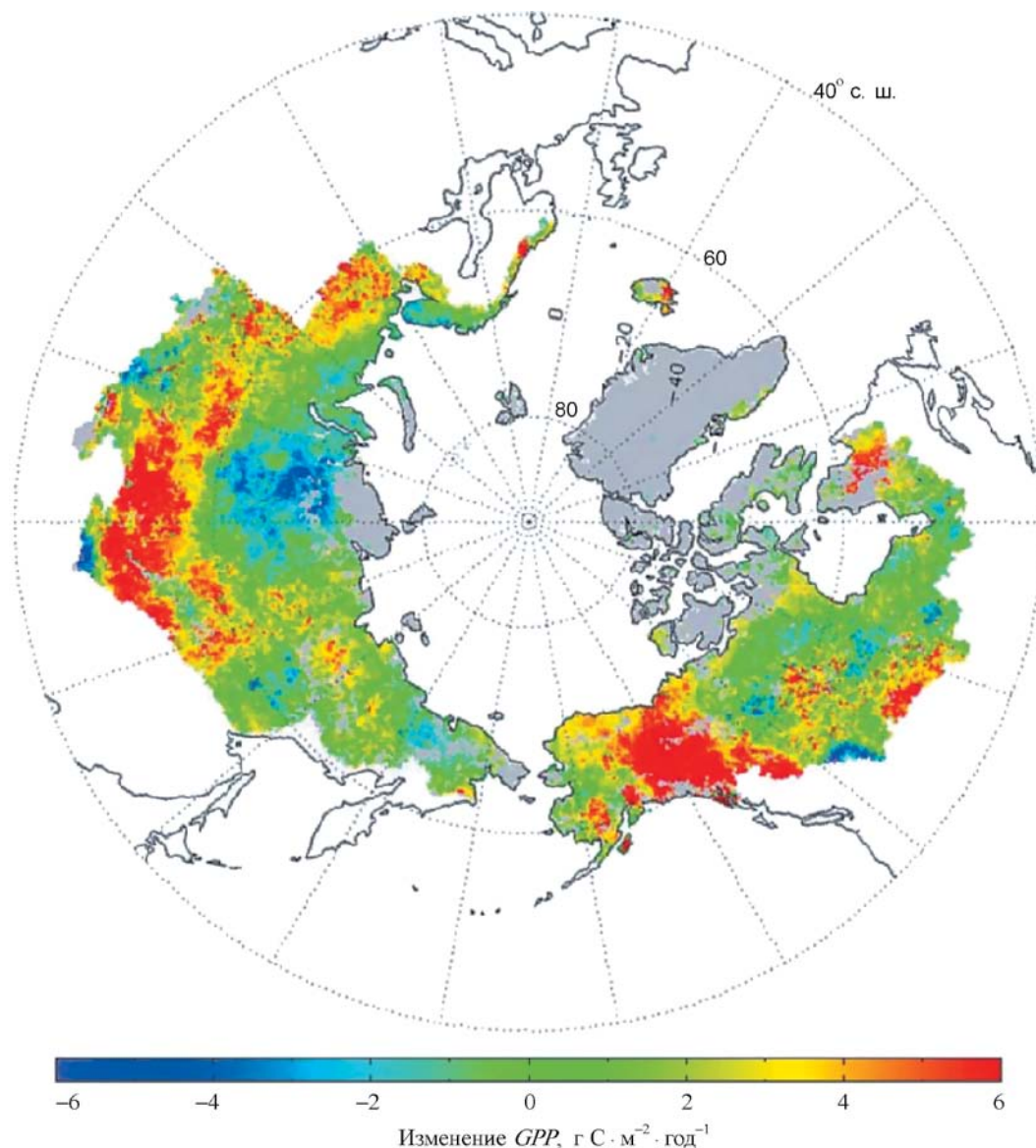


Рис. 6.4. Глобальное распределение  $NPP$ , построенное по спутниковым данным (проект MODIS) (см. также (Running et al., 2004)).

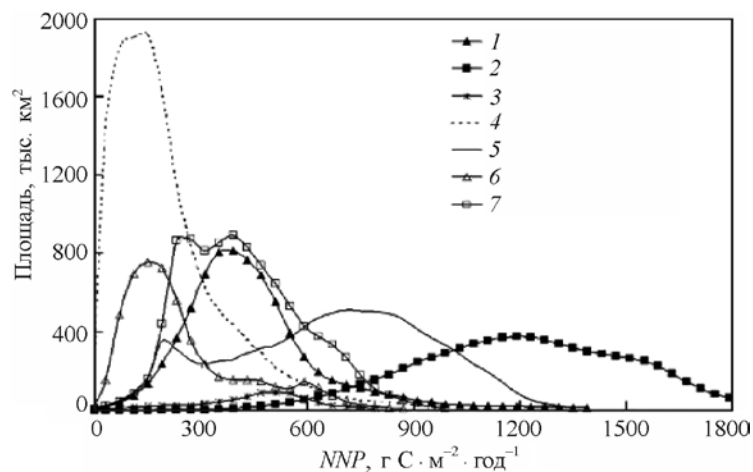


**Рис. 6.5.** Долговременный тренд *GPP* за 1982—2000 гг. для растительности Арктики, полученный по данным радиометра NOAA AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer) (Sitch et al., 2007); применялась также модель эффективности фотосинтеза из работ (Nemani et al., 2003; Running et al., 2004).

государственного лесного реестра, что позволяет проводить оценки в региональном масштабе. Например, в работе (Замолотчиков, Уткин, 2000) с помощью этих данных и базы данных по продуктивности лесов (Уткин и др., 1994) авторы оценили чистую продукцию лесов России за 1993 г.:  $NPP = 2,3 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$ . Исходные данные представлены запасами стволовой древесины, которые переводятся во фракции фитомассы (частей дерева) с помощью регрессионных формул.

Подход Швиденко и др. (Shvidenko et al., 2007) использует пространственно-временной анализ таблиц хода роста, которые интерполированы ростовой функцией Ричардса – Чепмэна для насаждений основных лесообразующих пород России. Оценка для лесов России за 2003 г. дала  $NPP = 2,3 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$  при удельной продуктивности  $297 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ . Уточненные оценки (Shvidenko et al., 2010) дают соответственно  $2,56 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$  и  $318 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ .





**Рис. 6.6.** Распределение площади, занятой растительностью с данной продуктивностью в основных типах биомов (Running et al., 2004, проект MODIS). 1 — хвойный лес; 2 — вечнозеленый широколиственный лес; 3 — листопадный широколиственный лес; 4 — кустарники; 5 — саванна; 6 — травы; 7 — посевы.

В работе (Моисеев, Алябина, 2007) использовались данные ГУЛФ совместно со спутниковыми данными NASA об индексе NDVI для нахождения компонентов баланса содержания  $\text{CO}_2$  и азота для территории России.

Системный подход к анализу всех возможных источников и стоков  $\text{CO}_2$  показал, что территория России является абсолютным стоком  $\text{CO}_2$  в размере около 1 млрд. т  $\text{C} \cdot \text{год}^{-1}$  (Заварзин, Кудеяров, 2006; Кудеяров, 2000).

В работе (Del Grosso et al., 2008) применена простая регрессионная модель для оценки глобальной продуктивности. Были использованы данные измерений в 5600 пунктах (крупнейшая из имеющихся баз данных, доступна по [http://daac.ornl.gov/NPP/html\\_docs/EMDI\\_des.html](http://daac.ornl.gov/NPP/html_docs/EMDI_des.html)) вместе с данными об осадках, температуре и типе биома. Согласно модели, глобальное значение годичной  $NPP$  с 1901 по 2000 г. увеличилось на 13%. В табл. 6.3 приведены основные

**Таблица 6.3.** Значения  $NPP$  для мировых биомов (усредненные данные за последние 30 лет XX века) и их изменения (разность значений) за 1901—2000 гг., оцененные по разным источникам (Del Grosso et al., 2008)

Биом	$NPP_{\text{tot}}$ , Гт С · год <sup>-1</sup>	$NPP_{\text{above}}$ , Гт С · год <sup>-1</sup>	Изменение удельной $NPP$ за 1901—2000 гг., г С · м <sup>-2</sup>	Площадь, млн. км <sup>2</sup>
Тундра	1,5	0,6	9,6	10,30
Бореальный лес	5,45	4,0	22,6	19,00
Листопадный лес умеренного пояса	7,15	4,2	18,2	12,06
Хвойный лес умеренного пояса	1,3	0,8	23,1	2,46
Степь	2,7	0,8	16,7	9,68
Саванна	15,05	7,2	14,3	31,97
Тропический лес	16,9	9,6	3,4	17,47
Пустыня	2,4	0,4	6,3	26,07
Болота	1,25	0,7	17,3	2,27
Суммарно	54,2	28,3	12,8	131,28

*Примечание.*  $NPP_{\text{tot}}$  — полная продуктивность,  $NPP_{\text{above}}$  — надземная. Выделение биомов сделано согласно работе (Cramer et al., 1999a).

Таблица 6.4. Основные компоненты углеродного баланса лесных экосистем для текущего климата,  $\text{г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$  (Luysaert et al., 2007)

Компонент баланса	Лесной биом							
	Бореальный влажный	Бореальный сухой		Умеренный влажный		Умеренный сухой		Тропический влажный
	вечнозеленый	вечнозеленый	листопадный	вечнозеленый	листопадный	вечнозеленый	листопадный	вечнозеленый
<i>GPP</i>	973	773	1201	1762	1375	1228	1478	3551
<i>NPP</i>	271	334	539	783	738	354	801	864
<i>NPP<sub>f</sub></i>	73	47	109	159	235	56	134	316
<i>NPP<sub>w</sub></i>	205	110	304	280	329	117	389	212
<i>NPP<sub>r</sub></i>	69	157	112	235	207	172	278	324
<i>NEE</i>	131	40	178	398	311	133	380	403
<i>R<sub>e</sub></i>	824	734	1029	1336	1048	1104	1112	3061
<i>R<sub>a</sub></i>	489	541	755	951	673	498	615	2323
<i>R<sub>h</sub></i>	381	247	275	420	387	298	574	877

Примечание. *NPP<sub>f</sub>*, *NPP<sub>w</sub>*, *NPP<sub>r</sub>* — компоненты *NPP*, расходуемые на поддержание листьев, древесины и корней соответственно. Выделение биомов произведено согласно работе (Reich, Eswaran, 2002).

результаты, касающиеся оценок *NPP* (среднее по использованным моделям цитируемых авторов и модели Miami (Lieth, 1975)).

Основные компоненты углеродного баланса лесных экосистем для текущего климата были оценены большим международным коллективом авторов (Luysaert et al., 2007) путем обработки эмпирических данных, собранных из разных источников, всего было исследовано 513

единичных местообитаний (табл. 6.4). Ввиду независимости измерений разных компонентов и наличия измерительных ошибок приведенные средние значения не подчиняются балансовым соотношениям (6.1)–(6.4) строго.

Аналогично глобальные значения *NEE* были найдены совокупностью методов в работах (Rödenbeck et al., 2003; Grace, 2004) на основе данных по локальным измерениям (рис. 6.7).

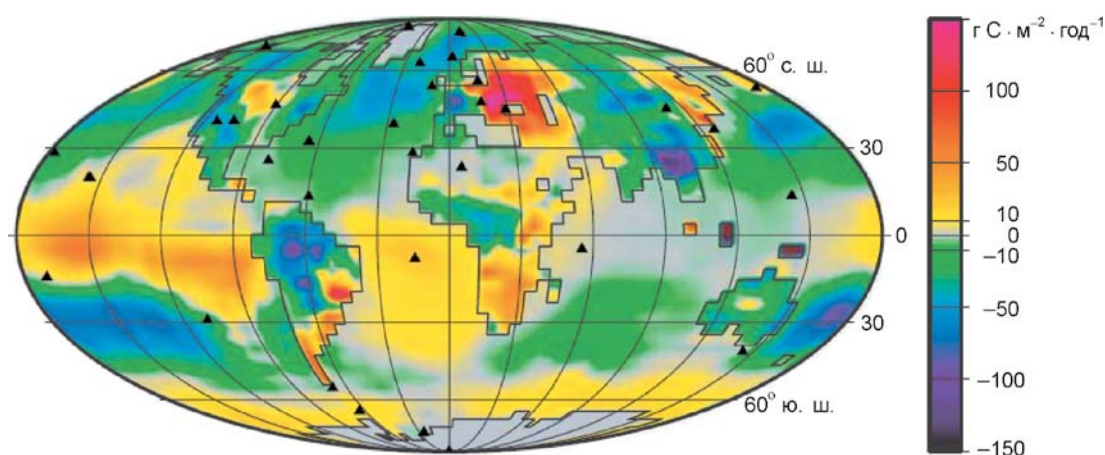


Рис. 6.7. Средние значения *NEE* для периода 1995—2000 гг., рассчитанные по 20-летним измерениям содержания  $\text{CO}_2$  в местах, обозначенных треугольниками (Rödenbeck et al., 2003). Зелено-голубые цвета соответствуют поглощению углерода из атмосферы.

### *Имитационные модели*

Расчет потоков  $\text{CO}_2$  является составной частью современных моделей растительности, которые интенсивно развиваются в последние два десятилетия. Различаются стационарные и динамические (Dynamic Global Vegetation Models — DGVM) модели. Помимо прочих параметров, в последних моделях в качестве входа могут использоваться сценарии выбросов парниковых газов, задающие возможный климат будущего.

Модели различаются степенью подробности описания процессов и их формализацией; соответственно, различно число переменных и параметров (до нескольких сотен в детальных моделях). Сравнение структуры и результатов работы 17 глобальных моделей растительности приведено в работе (Cramer et al., 1999a).

Наиболее представительны модели, разрабатываемые несколькими ведущими группами исследователей:

а) семейство стационарных моделей BIOME2–BIOME4 (Haxeltine, Prentice, 1996; Kaplan et al., 2003);

б) семейство динамических моделей (часто представлено несколькими модификациями):

— Community Land Model (CLM1–CLM3), разрабатывается в Национальном центре атмосферных исследований, Боулдер, штат Колорадо, США (Bonan et al., 2002, 2003; Bonan, Levis, 2006);

— Lund–Potsdam–Jena (LPJ), разрабатывается в Европе, в основном в Институте климатических исследований в Потсдаме (Cramer et al., 2001; Sitch et al., 2003);

— SDGVM (близкая к ней CEVSA) (Woodward et al., 2001; Woodward, Lomas, 2004; Cao, Woodward, 1998a, 1998b), разрабатываются в Университете Шеффилда, Великобритания;

— IBIS (первоначально — DEMETER) (Foley, 1995; Foley et al., 1996), разрабатывается в Университете штата Висконсин, США;

— ORCHIDEE (Krinner et al., 2005), разрабатывается в основном во Франции;

— TRIFFID (Cox et al., 2000), разрабатывается в Великобритании;

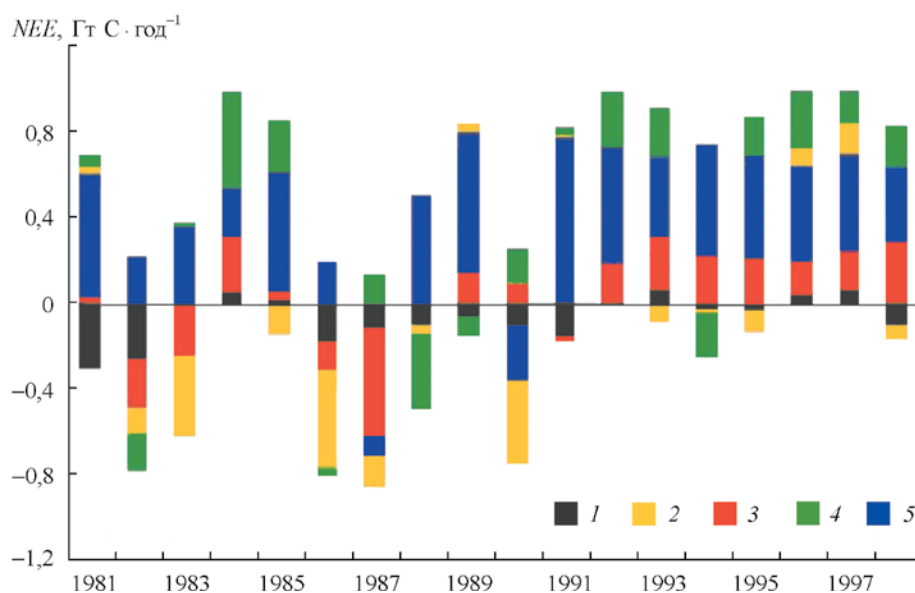
— HYBRID (Friend et al., 1997), разрабатывается в Великобритании.

Менее известные модели: SLAVE (Friedlingstein et al., 1995), CEVSA (Cao, Woodward, 1998a, 1998b), VECODE (Brovkin et al., 1997), Sim-CYCLE (Ito, Oikawa, 2002), SDBM (Knorr, Heimann, 1995), TEM (Melillo et al., 1993), BETHY (Knorr, 2000).

### *Модельные оценки потоков $\text{CO}_2$ для настоящего времени*

Приведем сводную таблицу значений важнейших потоков  $\text{CO}_2$ , полученных расчетным путем для больших территорий (табл. 6.5). Она заведомо не исчерпывает всех опубликованных результатов, но достаточно представительна; сделана выборка для лесов Северного полушария. Хотя предметом данного раздела являются потоки  $\text{CO}_2$  именно в лесных экосистемах, включены в рассмотрение также и глобальные оценки для демонстрации разброса результатов и полноты списка использованных моделей. Кроме того, такие работы часто содержат результаты в виде карт, т. е. содержат региональные результаты. Работы, выполненные информационно-аналитическими методами, содержат не только исходные эмпирические данные, но и их серьезную коррекцию и обработку. В зависимости от использованных данных и постановки задачи в этих работах оценивалась или чистая экосистемная продукция (*NEE*), или чистая биомная продукция (*NBP*), что и отражено в приведенной таблице.

Так, модель CEVSA была использована (Cao et al., 2002) для анализа различий между биомами в значениях и динамике *NEE* (рис. 6.8). Как можно заметить, хвойные и лиственные леса за 1981—1997 гг. имеют *NEE* около 0, а у лесостепи *NEE*  $\sim 0,3 \text{ Гт С} \cdot \text{год}^{-1}$ .



**Рис. 6.8.** Чистая экосистемная продукция  $NEE$  для основных мировых биомов за разные годы (Cao et al., 2002).  $NEE > 0$  соответствует поглощению  $CO_2$ . Размер сегмента в вертикальной полосе соответствует доле биома в суммарном значении  $NEE$  (последнее — соответствует середине полосы). 1 — хвойный лес; 2 — кустарник; 3 — лиственный лес; 4 — травы; 5 — лесостепь (саванна).

### Модельные оценки потоков $CO_2$ при изменении климата

Одно из основных предназначений рассматриваемых динамических моделей — оценка изменения баланса углерода в экосистемах при заданных изменениях климата (в прошлом, настоящем или будущем). Будущие изменения климата, используемые как вход этих моделей, сами являются результатом моделирования и зависят от того или иного сценария эмиссии парниковых газов. Ниже приводятся типичные результаты моделирования потоков  $CO_2$  при изменении климата.

Согласно работе (Schimel et al., 2001), глобальный приток углерода в экосистемы суши за последние десятилетия претерпел качественные изменения. В течение 1980-х годов он был близок к нулю, но стал положительным в 1990-е годы. Изменения касаются в основном тропических областей Северного полушария и объясняются изменением режима землепользования, частоты пожаров и вспышек массового размножения насекомых-филлофа-

гов, хотя имеются большие неопределенности относительно вклада отдельных факторов. Велики также региональные различия. Крамер с соавторами (Cramer et al., 2001) в среднем по шести DGVM при эмиссионном сценарии IS92a (Climate Change 2001, 2001) прогнозирует к 2100 г. глобальные значения  $NPP \sim 84$  Гт  $C \cdot год^{-1}$ ,  $NEE \sim 3$  Гт  $C \cdot год^{-1}$ .

Пример глобального расчета нетто-продуктивности по одной из распространенных DGVM (SDGVM, Woodward, Lomas, 2004) приведен на рис. 6.9. Как видно на рисунке, самые сильные изменения ожидаются для умеренной и бореальной зон Северного полушария.

Две отечественные разработки дают пример детальных локальных моделей  $CO_2$ - и  $H_2O$ -обмена. В первой из них модель водного обмена в системе почвенная вода — атмосфера — растения (Soil Water — Atmosphere — Plants — SWAP) (Гусев, Насонова, 2010) была дополнена блоком расчета динамики углерода для лесной экосистемы (с учетом нижнего яруса). Полученная модель SWAP-C (Гусев и др., 2005; Гусев, Насонова, 2007) была применена к расчету

Таблица 6.5. Сводка расчетных и эмпирических оценок потоков CO<sub>2</sub> (Гт С · год<sup>-1</sup>) Северного полушария для текущего климата

<b>GPP</b>	<b>NPP</b>	<b>NEE</b>	<b>NBP</b>	<b>Источник</b>	<b>Территория и период***</b>	<b>Экологическая модель или метод</b>
123 ± 8	65,0		3,0	Bala et al., 2005 Beer et al., 2010	Глобально Глобально	IBIS Информационно-аналитический
	66,0			Berthelot et al., 2002	Глобально, 2010 г.	SLAVE
	64,0 <sup>0</sup> 4,6 <sup>1</sup> 12,6 <sup>2</sup>			Bonan et al., 2003	<sup>0</sup> Глобально, 106,8 млн. км <sup>2</sup> <sup>1</sup> Бореальный лес, 13,0 млн. км <sup>2</sup> <sup>2</sup> Леса умеренного пояса, 19,9 млн. км <sup>2</sup>	CLM
	51,7 (50—54)*	0,62 <sup>0</sup> (0,2—1,4)* 0,0 <sup>1</sup>		Сао et al., 2002	1981—1998 гг. <sup>0</sup> Глобально <sup>1</sup> Хвойный и лиственный лес	CEVSA
	57,0 <sup>0</sup> 8,2 <sup>1</sup> 17,8 <sup>2</sup>			Сао, Woodward, 1998a	<sup>0</sup> Глобально <sup>1</sup> Северные экосистемы (севернее 50° с. ш.) <sup>2</sup> Экосистемы умеренных широт (30—50° с. ш.)	CEVSA
	52,0	1,5		Сао, Woodward, 1998b	Глобально, 2000 г.	CEVSA
	60,0		1,3	Ciais et al., 2000	Глобально	Информационно-аналитический
	54,9 (39,9—80,5)**		1,5	Cox et al., 2000 Cramer et al., 1999a	Глобально, 1985 г. Глобально, Среднее по 17 моделям	TRIFFID
	58,0		1,5	Cramer et al., 2001	Глобально, среднее по 6 моделям	HYBRID, IBIS, LPJ, SDGVM, TRIFFID, VECODE

Продолжение табл. 6.5

54 <sup>0</sup> 5,5 <sup>1</sup> 8,5 <sup>2</sup>	28,3 <sup>0</sup> 4,0 <sup>1</sup> 5,0 <sup>2</sup>			Del Grosso et al., 2008	<sup>0</sup> Глобально, 131,3 млн. км <sup>2</sup> <sup>1</sup> Бореальный лес, 19,0 млн. км <sup>2</sup> <sup>2</sup> Леса умеренного пояса, 14,5 млн. км <sup>2</sup>	Информационно-аналитический
109	54	0,3		Delire et al., 2003	Глобально	IBIS
		2,5		Fischlin et al., 2007	Глобально	LPJ
	61,8 <sup>0</sup> 38,1 <sup>1</sup> 67,3 <sup>2</sup>			Foley, 1995	<sup>0</sup> Глобально, 131,5 млн. км <sup>2</sup> <sup>1</sup> Бореальный лес, 12,4 млн. км <sup>2</sup> <sup>2</sup> Леса умеренного пояса, 15,5 млн. км <sup>2</sup>	IBIS, DEMETER
	56,4 <sup>0</sup> 3,1 <sup>1</sup> 1,4 <sup>2</sup> 3,1 <sup>3</sup> 1,5 <sup>4</sup>			Geider et al., 2001	<sup>0</sup> Глобально <sup>1</sup> Хвойный вечнозеленый лес <sup>2</sup> Хвойный листопадный лес <sup>3</sup> Смешанный лес <sup>4</sup> Широколиственный листопадный лес	По разным источникам
		0,8 <sup>0</sup> 2,1 <sup>1</sup>		Houghton, 2005	<sup>0</sup> Глобально <sup>1</sup> Средние широты Северного полушария	Информационно-аналитический
	62,6 <sup>0</sup> 2,6 <sup>1</sup> 8,1 <sup>2</sup>			Huston, Wolverton, 2009	<sup>0</sup> Глобально, 149,3 млн. км <sup>2</sup> <sup>1</sup> Бореальный лес, 13,7 млн. км <sup>2</sup> <sup>2</sup> Леса умеренного пояса, 10,4 млн. км <sup>2</sup>	Спутниковые данные
89,3— 123,4	40—64	0,2—1,0		Ito, Sasai, 2006	Глобально	Sim-CYCLE и спутниковые данные
	53,5 <sup>0</sup> 4,1 <sup>1</sup>			Kaminski et al., 2002	<sup>0</sup> Глобально <sup>1</sup> Листопадные леса высоких широт	SDBM
		0,88		Kolchugina, Vinson, 1993	Леса СССР, 8,0 млн. км <sup>2</sup>	Информационно-аналитический

137,4	64,0				Krinner et al., 2005	Глобально	ORCHIDEE
114,7 <sup>0</sup>	54,3 <sup>0</sup>			2,3 <sup>0</sup>	Kucharik et al., 2000	<sup>0</sup> Глобально, 132,6 млн. км <sup>2</sup>	IBIS
13,3 <sup>1</sup>	7,6 <sup>1</sup>			0,58 <sup>1</sup>		<sup>1</sup> Бореальный лес, 21,3 млн. км <sup>2</sup>	
26,1 <sup>2</sup>	13,8 <sup>2</sup>			0,96 <sup>2</sup>		<sup>2</sup> Леса умеренного пояса, 20,16 млн. км <sup>2</sup>	
				3,0	Lucht et al., 2006	Глобально	LPJ
		2,1			Luyssaert et al., 2007	<sup>0</sup> Глобально, 132,6 млн. км <sup>2</sup>	Информационно-аналитический
					Melillo et al., 1993	<sup>0</sup> Глобально, 127,3 млн км <sup>2</sup>	TEM
	53,2 <sup>0</sup>					<sup>1</sup> Бореальный лес, 12,2 млн км <sup>2</sup>	
	2,9 <sup>1</sup>					<sup>2</sup> Леса умеренного пояса, 11,8 млн км <sup>2</sup>	
	8,0 <sup>2</sup>				Muneri et al., 2001	Леса России, 6,4 млн. км <sup>2</sup>	Спутниковые данные
				0,28	Prentice et al., 2000	Глобально	Информационно-аналитический
134,8	40,6			2,45	Rayner et al., 2005	Глобально, 1980–2000 гг.	ВЕТНУ, спутниковые данные
				1,3 ± 0,9	Royal Society, 2001	<sup>1</sup> Бореальные леса и леса умеренного пояса	
				1,9 ± 1,3		<sup>2</sup> Тропические леса	
					Saugier et al., 2001	<sup>0</sup> Глобально, 149,3 млн. км <sup>2</sup>	Информационно-аналитический
	62,6 <sup>0</sup>	2,85 <sup>0</sup>				<sup>1</sup> Бореальный лес, 13,7 млн. км <sup>2</sup>	
	2,6 <sup>1</sup>	0,47 <sup>1</sup>				<sup>2</sup> Леса умеренного пояса, 10,4 млн. км <sup>2</sup>	
	8,1 <sup>2</sup>	0,35 <sup>2</sup>			Schaphoff et al., 2006	Глобально, среднее за 1971—2000 гг.	LPJ
	61,7			-0,5	Schimel et al., 2001	<sup>0</sup> Глобально, 149,3 млн. км <sup>2</sup>	По разным источникам
				2,8 <sup>0</sup>		<sup>1</sup> Северная Америка, 25 млн. км <sup>2</sup>	
				0,8 <sup>1</sup>		<sup>2</sup> Евразия, 42 млн. км <sup>2</sup>	
				1,7 <sup>2</sup>			

Продолжение табл. 6.5

	2,56		0,56	Shvidenko et al., 2010	Леса России, 8,05 млн. км <sup>2</sup> , 2003—2008 гг.	Информационно-аналитический
			1,60 <sup>0</sup> 2,27 <sup>1</sup>	Sitch et al., 2008	<sup>0</sup> Глобально, 1980-е годы <sup>1</sup> Глобально, 1990-е годы (среднее по пяти DGVMs)	LJR
	47,0		1,0	White et al., 2000b	Глобально	HYBRID
120,0	55,0		3,0	Woodward, Lomas, 2004	Глобально	SDGVM
			1,0	Заварзин, Кудеяров, 2006	Территория России	Информационно-аналитический
	2,3			Замолодчиков, Уткин, 2000	Леса России, 6,4 млн. км <sup>2</sup> , 1993 г.	Информационно-аналитический
	4,73	1,29		Кудеяров и др., 2007	Леса России, 7,7 млн. км <sup>2</sup>	Информационно-аналитический
	1,78 <sup>0</sup> 1,49 <sup>1</sup> 0,29 <sup>2</sup>		0,60 <sup>0</sup> 0,55 <sup>1</sup> 0,05 <sup>2</sup>	Моисеев, Алябина, 2007	<sup>0</sup> Леса России, 7,1 млн. км <sup>2</sup> , 2003 г. <sup>1</sup> Тайга, 6,12 млн. км <sup>2</sup> <sup>2</sup> Смешанные и лиственные леса, 1,0 млн. км <sup>2</sup>	Информационно-аналитический
		0,21—0,24		Углерод в лесном фонде..., 2005	Леса России, 7,7 млн. км <sup>2</sup> , 1983—2003 гг.	Информационно-аналитический

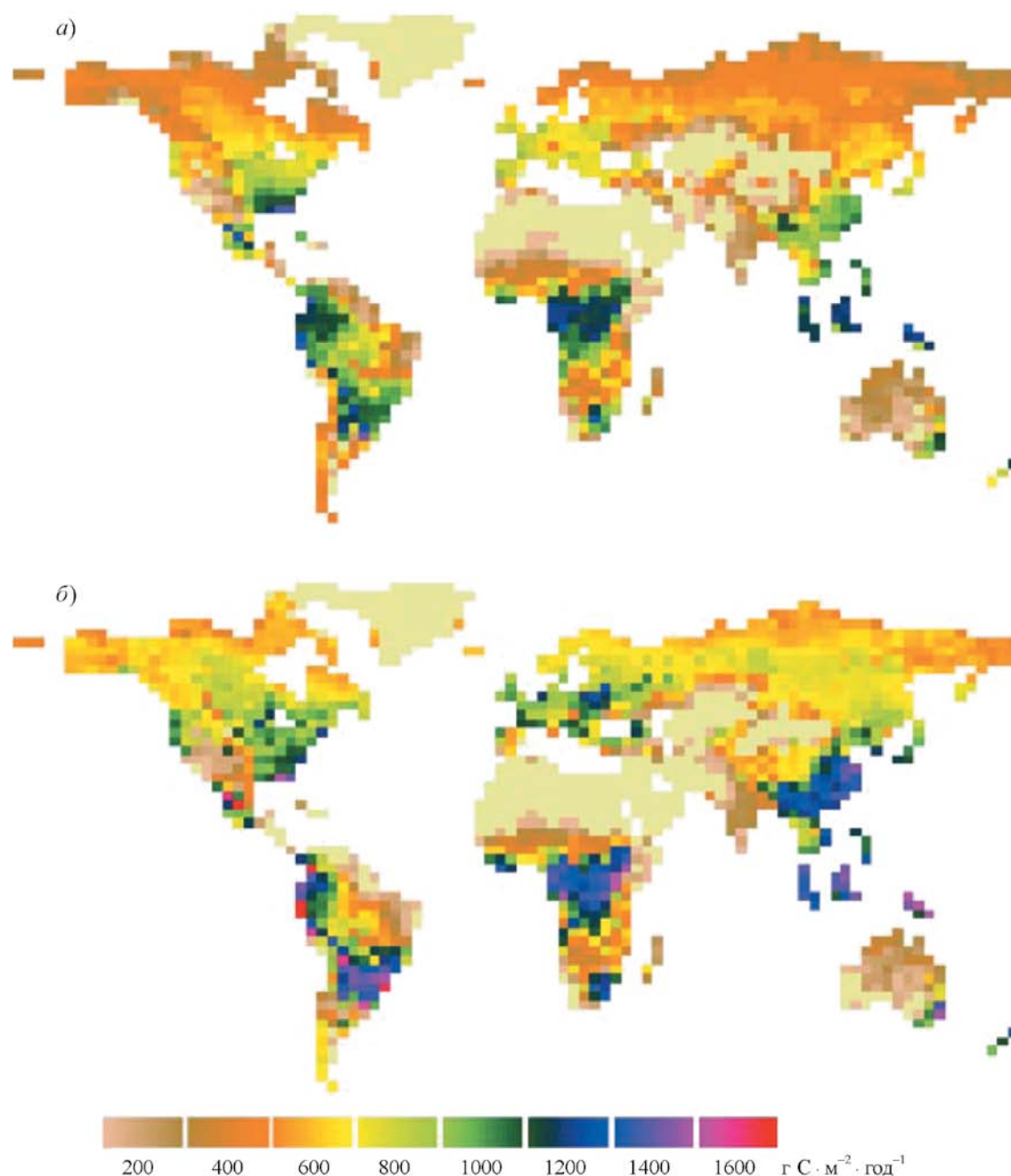
*Примечание.* Описание использованных моделей — в приведенных работах; метод “информационно-аналитический” соответствует обработке наземных данных; метод “по разным источникам” означает использование спутниковых и наземных данных, иногда с модельными расчетами. *NEE*, *NBP* > 0 соответствует поглощению углерода С растительностью из атмосферы.

\* В скобках указано увеличение за период.

\*\* В скобках указан диапазон значений.

\*\*\* Если период не указан, то имеется в виду растительность конца XX в.





**Рис. 6.9.** Значения *NPP* для климата 2000 г. (а) и 2100 г. (б) при сценарии МГЭИК А2 (концентрация  $\text{CO}_2$  достигает  $800 \text{ млн}^{-1}$ , средняя глобальная температура воздуха увеличивается на  $3,5^\circ\text{C}$  относительно уровня температуры 2000 г.) (Woodward, Lomas, 2004). Использована климатическая модель HadCM3 (Gordon et al., 2000).

вековой динамики тепла,  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  в экосистеме соснового леса на экспериментальной площадке Лубос (Нидерланды). Расчет сделан как для XX в., так и для XXI в. при сценарии эмиссии парниковых газов Межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК) IS92a

(Climate Change 2001, 2001). Показано, что при этом сценарии экосистема соснового леса накопит за XXI в. примерно в полтора раза больше углерода, чем за XX в.

Другая локальная модель  $\text{CO}_2$ - и  $\text{H}_2\text{O}$ -обмена — MixFor-SVAT (Olchev et al., 2002, 2008,

2009) — была разработана для расчета вертикального компонента переноса радиации и турбулентного потока тепла, воды и  $\text{CO}_2$  между земной поверхностью и атмосферой в разновозрастных смешанных древостоях на уровне экосистемы. Модель видоспецифична (различает породы деревьев), соответственно учитывает видовые различия по всем параметрам. Основой подхода является совместное описание физических и биологических процессов на разных иерархических уровнях лесной экосистемы: уровне листа, дерева, древостоя и экосистемы в целом.

Модель состоит из блоков, описывающих следующие процессы: радиационный перенос внутри растительности, турбулентный перенос тепла, воды и  $\text{CO}_2$  внутри и над растительностью, испарение с растительности, напочвенного покрова и почвы, перенос влаги в системе почва — растительность — атмосфера, фотосинтез растений, гетеротрофное и автотрофное дыхание растений и почвы, перенос тепла и влаги в почве. Расчет потоков основан на последовательном решении и замыкании уравнений теплового баланса древостоя, напочвенной растительности и почвы и уравнений водного баланса для отдельных пород деревьев и почвенных горизонтов. Основным связующим параметром, регулирующим процесс обмена воды и  $\text{CO}_2$  между листом и атмосферой, является устьичная проводимость. Она зависит от внешних факторов (солнечной радиации, температуры и влажности воздуха), а также от скорости фотосинтеза и водного потенциала листа. Водный потенциал и приток микроэлементов из почвы для фотосинтеза поддерживаются транспирацией, которая, в свою очередь, обеспечивает разность потенциалов между листьями, корнями и почвой, а также движение влаги по ксилеме из почвы к листьям.

Учитывая, что одним из наиболее вероятных последствий глобального потепления будет изменение видового состава лесов, в частности для таежных лесов — уменьшение доли хвойных и увеличение мелколиственных и

широколиственных пород деревьев, подобно-го рода модель представляется удобным инструментом для прогноза возможного влияния климатических изменений и изменения видового состава древостоев на обмен воды и  $\text{CO}_2$  в лесных экосистемах.

Для того чтобы изучить возможную реакцию составляющих углеродного и водного балансов южно-таежных еловых лесов центральной части Европейской России на прогнозируемые изменения климатических условий и структуры растительности в XXI в., с помощью модели Mixfor-SVAT был проведен комплекс численных экспериментов. Будущий климат был получен с помощью глобальной климатической модели ECHAM5 (Roeckner et al., 2003) для умеренного сценария МГЭИК – А1В (Climate Change 2001, 2001). Для анализа были выбраны чистые ельники, произрастающие на хорошо дренированных почвах. Современные рассчитанные величины потоков приведены в табл. 6.6 (*E* — испарение, *Tran* — транспирация, остальные величины были введены выше).

Затем были рассмотрены три сценария возможных изменений растительности к концу XXI в. Первый сценарий предусматривал сохранение современной структуры и видового состава древостоя. Второй сценарий предполагал изменение запасов надземной и подземной фитомассы деревьев из-за прогнозируемых изменений условий внешней среды в XXI в. Третий сценарий предусматривал изменение видового состава древостоя при сохранении запасов фитомассы на современном уровне. Сценарий был основан на результатах палеогеографических реконструкций (Novenko et al., 2009). Использование метода палеоаналогов показало, что изменение климата, согласно сценарию МГЭИК А1В для условий южной тайги, может привести в конце XXI в. к 40%-ному уменьшению участия ели в ельниках и увеличению в них участия мелколиственных и широколиственных пород деревьев (Olchev et al., 2009). Все три сценария предполагали

## Глава 6. Природные экосистемы суши

**Таблица 6.6.** Современные рассчитанные значения величин  $E$  и  $Tran$  ( $\text{мм} \cdot \text{год}^{-1}$ ), а также  $GPP$ ,  $NPP$ ,  $NEE$ ,  $R_e$ ,  $R_h$  и  $R_a$  ( $\text{г С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ ) для южно-таежных еловых лесов центральной части Европейской России; расчет проведен с использованием модели Mixfor-SVAT (Olchev et al., 2009)

Тип леса	$GPP$	$NPP$	$NEE$	$R_e$	$R_a$	$R_h$	$E$	$Tran$
Монодоминантные еловые леса южной тайги на хорошо дренированных почвах	1460	610	310	1150	850	300	430	260
Еловые леса с 50%-ным участием березы и осины на хорошо дренированных почвах	1490	710	380	1110	780	330	460	300
Вторичные березово-осиновые леса на хорошо дренированных почвах на месте южно-таежных лесов	1550	875	575	975	675	300	475	290

наличие в ельниках достаточного количества элементов минерального питания.

Численные эксперименты показали, что прогнозируемое к концу XXI в. изменение климатических условий даже при сохранении структуры современной растительности может оказать существенное влияние на величину и межгодовую изменчивость исследуемых величин (табл. 6.7). Было обнаружено, что прогнозируемые климатические изменения и увеличение атмосферного  $\text{CO}_2$  к концу XXI в. при всех трех рассматриваемых вариантах изменений растительности могут вызвать увеличение  $GPP$  на 22—31% и дыхания на 14—29%. При этом прогнозируемое изменение испарения бу-

дет довольно незначительным. Транспирация древостоя может даже уменьшиться из-за прогнозируемого моделью ECHAM5 уменьшения солнечной радиации и дефицита упругости водяного пара в воздухе (Roeckner et al., 2003).

Прогнозируемое увеличение влагосодержания почвы и поверхностного стока вследствие увеличения к концу XXI в. количества осадков и незначительного изменения испарения может также привести к уменьшению влияния атмосферных засух на лесные экосистемы южной тайги. Важно отметить, что данный результат можно считать справедливым лишь при условии, если прогнозируемое увеличение содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере будет сбалан-

**Таблица 6.7.** Оценки (%), полученные с помощью модели Mixfor-SVAT, изменения значений  $GPP$ ,  $NPP$ ,  $NEE$ ,  $R_e$ ,  $E$  и  $Tran$  для еловых лесов центральной части Европейской России к концу XXI в. при изменении условий среды при эмиссионном сценарии A1B и трех вариантах изменения структуры растительности (Olchev et al., 2009)

Вариант изменения структуры растительности к концу XXI в.	$\delta GPP$	$\delta NPP$	$\delta NEE$	$\delta R_e$	$\delta E$	$\delta Tran$
Без изменений растительности	22	50	68	14	3	-13
С учетом возможных изменений фитомассы	31	21	20	29	4	-6
С изменением видового состава	26	68	99	19	9	-1

*Примечание.*  $\delta GPP = ((GPP_{2100}/GPP_{2000}) - 1) \cdot 100\%$  и т. д.; в нижнем индексе указан год, для которого рассматривается значение величины. Расчеты выполнены в предположении о сбалансированном увеличении почвенного азота в XXI в.

сировано увеличением содержания элементов минерального питания (азота, фосфора, калия) в почве. Уменьшение концентрации доступного почвенного азота может привести к уменьшению скорости фотосинтеза в исследуемых древостоях, изменениям в значениях устьичной проводимости и, как следствие, к изменению обмена воды и  $\text{CO}_2$  всей экосистемы в целом.

### Локальные динамические модели

Помимо глобальных, предложено большое число локальных имитационных моделей для описания растительности. В качестве примера опишем кратко одну отечественную разработку, касающуюся динамики леса и углеродного баланса в лесу. Локальный масштаб объекта позволяет оперировать не агрегированными группами видов, но истинными видами, а также отдельными деревьями.

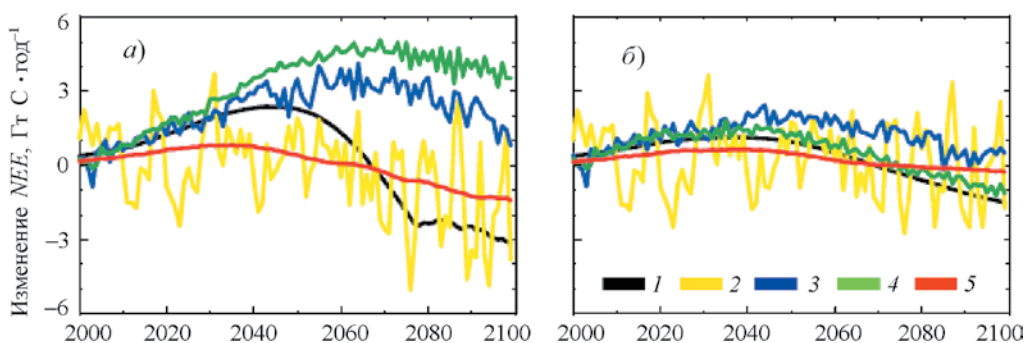
Модель EFIMOD (Komarov et al., 2003; Кудряков и др., 2007) оперирует индивидуальными деревьями с индивидуальными координатами и имеет детальный блок для описания почвенных переменных, в частности для описания изменения содержания органического вещества. Дерево описывается шестью составными частями. Деревья конкурируют за свет и воду. На примере лесов Московской об-

ласти рассмотрена динамика леса при разных сценариях внешних воздействий, список которых весьма обширен (рубки с разными сценариями, ветровалы, выпадения азота, пожары, потепление климата).

### Обсуждение

Сложность моделируемой системы (растительность + климат) неизбежно приводит к значительной степени неопределенности в результатах моделирования состояния растительности в конце XXI в. В обобщающей работе (Sitch et al., 2008) предпринято систематическое рассмотрение текущего состояния дел в этой области. Для анализа взяты пять распространенных моделей растительности DGVM: HYBRID, LPJ, ORCHIDEE, SDGVM, TRIFFID. Для получения климата будущего применялась модель Hadley Centre General Circulation Model (HadCM3, (Gordon et al., 2000)). При этом использовались четыре эмиссионных сценария МГЭИК (A1FI, A2, B1, B2) (Nakicenovic et al., 2000).

При одинаковом сценарии климата результаты различаются в зависимости от использованной модели даже для глобальных величин (рис. 6.10). Анализ обнаружил значительную неопределенность в прогнозируемых концен-



**Рис. 6.10.** Изменение чистой экосистемной продукции растительности суши  $NEE$  относительно ее среднего значения за 1980—1999 гг., рассчитанное с помощью пяти DGVM (1—5) (ссылки на работы с описанием этих моделей см. в начале раздела “Имитационные модели”). Изображены результаты моделирования для двух сценариев эмиссии  $\text{CO}_2$ , приводящих к значительным (сценарий A1FI; а) и умеренным (сценарий B1; б) изменениям концентрации  $\text{CO}_2$  (Sitch et al., 2008). 1) HYBRID; 2) LPJ; 3) ORCHIDEE; 4) SDGVM; 5) TRIFFID.

трациях  $\text{CO}_2$ , связанную с неопределенностью реакции биосферы на изменение климата. Все модели предсказывают увеличение поглощения  $\text{CO}_2$  биосферой при всех сценариях изменения климата. Как и следовало ожидать, при использовании разных моделей региональные различия для компонентов углеродного цикла гораздо больше, чем глобальные.

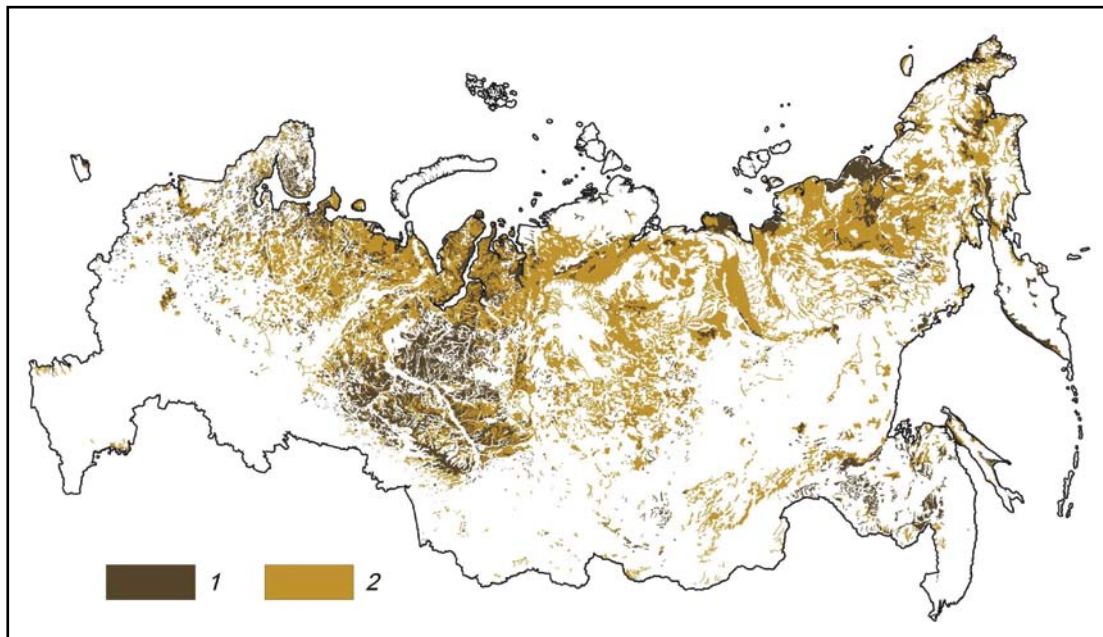
### БОЛОТНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

Торфяные болота являются одними из наиболее распространенных экосистем в Российской Федерации (рис. 6.11). Они отличаются значительным биологическим разнообразием на генетическом, видовом, экосистемном и ландшафтном уровнях, часто представляют собой наиболее сохранившиеся участки территории, станции и убежища животных (Минаева, Сиринов, 2011). Болота формируют специфическую среду обитания и, благодаря особому участию в круговороте воды и углерода, имеют большое значение в формировании климата. Для них характерны особая структурно-функциональная

целостность, определяемая связью избыточного увлажнения, болотной растительности и торфа, широкий спектр природного разнообразия и многоуровневая пространственная неоднородность. В совокупности это предполагает специфическую, часто неоднозначную реакцию на изменение климата.

### Особенности болот

Болото — природное образование, занимающее часть земной поверхности и представляющее собой отложения торфа, насыщенные водой и покрытые специфической растительностью (Гидрология суши, 1973). Это гидрологическое определение используется большинством научных направлений. Однако для исключения возможных семантических разночтений (например, в ботанических работах наличие торфа не является обязательным свойством болота) для межотраслевого взаимодействия был предложен термин “торфяное болото” (Основные..., 2003), который нашел широкое применение. Водный кодекс РФ (от



**Рис. 6.11.** Распределение болот (1) и заболоченных мелкоотторфованных земель (2) на территории России (Вомперский и др., 2011).

03.06.2006 № 74-ФЗ) относит болота к особым водным объектам. Однако традиционно в России они находятся в составе земель разных категорий: лесных, сельскохозяйственных, запаса, водного фонда, особо охраняемых природных территорий и др. (Торфяные болота..., 2001). Соотношение вариантов их статуса может значительно варьироваться по территории страны. В лесной зоне большая часть болот относится к землям Гослесфонда, на севере и юге — к землям сельскохозяйственного назначения. Положение болот в разных категориях земель обусловило отсутствие единой системы их инвентаризации, учета и рассмотрения как природных объектов. Это относится и к заболоченным мелкоотрфованным (мощность торфа менее 30 см) местообитаниям, с которыми болота экологически близки и пространственно трудно отделимы.

В России болота (мощность торфа  $> 0,3$  м) занимают 139 млн. га, а вместе с заболоченными мелкоотрфованными землями (мощность торфа  $< 0,3$  м) — 369 млн. га (Вомперский и др., 1999), или почти 22% территории страны. Согласно ГИС “Болота России” Института лесоведения РАН, почти 20% площади всех болот приходится на мерзлые болота — полигональные (5,3%) и бугристые (14,5%). Верховые, переходные и низинные занимают соответственно 18,8, 30,0 и 18,3%, а грядово-мочажинные и грядово-озерковые комплексы — 7,2 и 5,8% общей площади 1,39 млн. км<sup>2</sup> (Вомперский и др., 2005).

В целом 62% болот являются открытыми, 21% покрыт редколесной, а 17% — лесной растительностью (Вомперский и др., 2011). Из общей площади заболоченных мелкоотрфованных земель в 2,3 млн. км<sup>2</sup> 69% приходится на заболоченные леса и редколесья, 26,3% — заболоченная тундра и лесотундра, а заболоченные поймы и луга занимают 4,7% (Вомперский и др., 2005).

Три основных признака болота — избыток влаги, специфическая растительность и органические отложения в виде торфа — оп-

ределяют существование друг друга и экосистемы в целом. Избыток влаги способствует появлению болотных растений и препятствует разложению их остатков, которые формируют торф — среду обитания этих растений. Торф, в свою очередь, поддерживает избыток влаги в периоды сокращения ее поступления, например, в засухи или маловодные годы.

Благодаря своим особым физическим свойствам торф способен удерживать влагу, в десятки раз превышающую вес скелетной части торфа. В насыщенном состоянии торф — отличный проводник тепла. Однако, будучи сухим, он является прекрасным теплоизолятором (Маслов, 2009). Его водно-физические и гидрохимические характеристики могут варьироваться в очень широком диапазоне. Верховой слаборазложившийся сфагновый торф обладает фильтрационной способностью, свойственной крупнозернистым пескам, а низинный торф высокой степени разложения по своим фильтрационным свойствам часто близок водоупорам. Болотная среда может изменяться от сильнокислой до нейтральной и слабощелочной, и эти различия наблюдаются не только для разных типов болот, но и для разных участков одного болотного массива.

Отличительной особенностью большинства болот является большая пространственная дифференциация. Элементы мозаики разного уровня могут обладать разными экологическими свойствами как местообитания и как фактор воздействия на внешнюю среду, на процессы и явления. Занимая лишь незначительную часть верховых болот, их краевые топи не только представляют специфичное разнообразие местообитаний и видов, но и являются ключевым объектом формирования стока и гидрохимического состава берущих здесь начало верхних звеньев гидрологической сети. Наряду с закрепленными ГОСТом топологическими понятиями “болотный массив” и “болотный микроландшафт” (Гидрология суши, 1973) в отечественном и мировом болотоведении принято выделять несколько иерархических

уровней, дополнительно к указанным (Мазинг, 1974; Assessment..., 2008): более высокий — ландшафтный (болотная система), более низкий — микроструктурный (кочка, гряда, бугор, мочажина, озерко) и ценотический (болотный фитоценоз).

Каждый элемент пространственной структуры болот может отличаться своими характеристиками, особенностями функционирования, устойчивостью к внешним воздействиям. Гряды и мочажины верховых болот и болот аапа-типа, полигоны и валики вдоль трещин полигональных мерзлых болот, сухие бугры и сильно увлажненные понижения бугристых болот и другие микроформы будут различаться разной реакцией на изменение окружающей среды. Их совокупная реакция будет передаваться на более высокий пространственный уровень в соответствии со структурно-функциональными особенностями болотной экосистемы, взаимосвязями и устойчивостью ее частей и компонентов. Степень уязвимости отдельных пространственных частей болота и их сопряженность могут значительно варьироваться, но в любом случае они требуют учета при рассмотрении. Эта специфика болот была зафиксирована Водным кодексом РФ в требовании учета их целостности землепользователем при осушении или ином использовании.

### *Значение болот*

Болотные экосистемы играют важную роль в глобальных процессах связывания углерода и регулирования газового состава атмосферы, поддержания водного баланса. Современные болота удерживают больше углерода, чем экосистемы на минеральных почвах: в субполярном поясе — в 3,5 раза, в бореальной зоне — в 7 раз. Болота — второй по значимости на планете и лидирующий на суше сток углерода из атмосферы в геологическом масштабе времени. Большая часть углей и значительная часть нефти и газа — продукт торфяных болот прошлых геологических эпох. Одновре-

менно болота являются источником метана и, в некоторых случаях, закиси азота, хотя в долгосрочном плане признана их позитивная роль в смягчении парникового эффекта (Assessment..., 2008). Многообразие природы болот и различия географических условий определяют разное в количественном отношении проявление ими биосферных и средообразующих функций.

Роль болот в ландшафтах России значительно различается в зависимости от природной зоны: от ландшафтообразующей роли на севере Русской равнины и по всей Западно-Сибирской низменности до последних влажных местообитаний в степных и лесостепных районах страны. Болота — источник многих незаменимых ресурсов, объекты, эксплуатируемые торфяной промышленностью, сельским, лесным и охотничьим хозяйством, поставщик лекарственного сырья. Болота используются как земельные ресурсы для строительства: например, в Западной Сибири на болотах создана основная часть инфраструктуры нефтегазового комплекса. Они повсеместно вовлечены в традиционное природопользование и имеют важное социальное и экономическое значение на местном уровне.

Разная степень освоенности регионов и хозяйственная неоднозначность разных типов болот обусловили существенные различия в степени их антропогенной нарушенности. Значительная часть болот была осушена для нужд сельского и лесного хозяйства, освоена для добычи торфа в центре и на северо-западе европейской части России, на юге Западной Сибири. Особенно пострадали пойменные комплексы, а в зональном плане — болотные экосистемы лесостепной и степной зон. Многие естественные болота исчезли, изменилась устойчивость осушенных и освоенных торфяников к внешним воздействиям. Для многих регионов типичны в той или иной степени антропогенно измененные болота, которые стали характерным элементом ландшафтной структуры территории, что усилило вероятность

торфяных пожаров (Минаева, Сирина, 2002; Сирина и др., 2011), опасность других катастрофических явлений. Строительство дорог, нефте- и газопроводов изменило водный режим прилегающих зон торфяных болот во многих регионах страны. На десятилетия сохраняются следы проезда дорожной техники на болотах и заболоченных землях в тундре и лесотундре. Это приводит к локальным изменениям водного и термического режимов торфяных почв, усиливает эрозию, изменяет устойчивость к изменениям климата. Основными факторами, влияющими на устойчивость болот, являются понижение уровня почвенно-грунтовых вод и связанное с этим изменение растительного покрова.

Благодаря длительной сопряженной эволюции болотные сообщества обладают высокоспецифичным видовым разнообразием животных, растений, грибов. Для большой группы видов организмов болота являются единственным возможным типом местообитания. Значение болот как естественных местообитаний постоянно увеличивается. Часто болота являются наименее нарушенными природными системами в освоенных регионах, где они становятся нишами и убежищами для видов, не выдерживающих антропогенного пресса. Из палеоэкологических данных известна роль болот в качестве мест временного переживания (рефугиумов) для видов во время изменений климата (Assessment..., 2008).

### *Методы изучения*

Болота способны фиксировать одновременно историю своего развития и происходящие изменения окружающей среды. Сохраняемые в торфяной залежи спорово-пыльцевые спектры позволяют реконструировать изменения растительности и палеоклимата региона с временной привязкой через датировки по  $^{14}\text{C}$ . В то же время ботанический состав, степень разложения и другие физические и химические характеристики торфа — источник информации

о растительном покрове болота, режиме уровня болотных вод и других показателях. В совокупности это позволяет оценить реакцию болот на изменение климата в прошлом (Barbier, 1981; Charman, 2002; Peatlands..., 2008) и использовать полученные выводы для прогноза на будущее (Assessment..., 2008).

Большинство современных болот возникло в голоцене. Их развитию посвящено большое число исследований, в которых преимущественно рассматривается вся история болот на фоне длительных тысячелетних палеоклиматических изменений (Barbier, 1981; Charman, 2002; Peatlands..., 2008). Иногда детальный анализ торфяных разрезов позволяет выполнять палеоклиматические реконструкции с точностью, превышающей сто лет (Клименко и др., 2001). Однако обычно состояние болот и их изменения реконструируются в большем временном масштабе, для более длительных периодов времени (Barbier, 1981; Charman, 2002; Assessment..., 2008; Peatlands..., 2008). Палеоэкологические данные в большинстве случаев не позволяют оценить кратковременные, но часто экологически весьма значимые изменения климата. Это делается лишь по косвенным данным — по следам таких катастрофических явлений, как пожары, смыв отдельных горизонтов и т. д. В то же время современные климатические изменения значительно отличаются от прошлых по скорости и характеру. Отмечаются не только изменения ключевых средних показателей климата, но и увеличение повторяемости экстремальных явлений.

Для оценки возможных последствий изменения климата для болот ряд авторов использует лесоосушение (Laine et al., 1996), при котором не происходит единовременного нарушения растительного покрова, в отличие от осушения для сельского хозяйства или добычи торфа. Однако принципиально разные временной масштаб и сила этих воздействий ограничивают возможности такого подхода (Сирина, 1999). Тем не менее в условиях ограничен-



ности методов исследования такой путь анализа остается приемлемым.

Значительные изменения структуры и характеристик болот нередко фиксируются при сравнении описаний, сделанных с разрывом в несколько десятков лет. Именно такие временные интервалы позволяют относительно достоверно отделить долговременные тренды от более кратковременных изменений. Длительный период наблюдений — одно из условий получения статистически обоснованных выводов по оценке сезонных и многолетних изменений болотных экосистем. При этом мониторинг болотных экосистем должен охватывать как минимум их пространственную структуру, микрорельеф, растительный покров, водный режим, а в случае мерзлых болот — глубину сезонного протаивания. Организация наблюдений за гидрологическим режимом болот подробно описана в (Наставления..., 1990) и специальной литературе (Гидрология..., 2009). Другим аспектам посвящено большое число научных публикаций.

Наибольшую сложность при проведении мониторинга болот представляют обеспечение преемственности методик и самого выполнения работ и, конечно, выбор репрезентативных объектов наблюдений. Эти вопросы решаемы. Однако информация о реакции болот на происходящие изменения климата требуется уже сейчас. Единственно возможное решение проблемы — возвращение на объекты, где ранее проводились наблюдения, и сравнение современных данных с полученными ранее. Прежде всего это болотные станции системы Росгидромета, расположенные в разных регионах страны (Торфяные..., 2001; Гидрология..., 2009 и др.), а также мелиоративно-болотные стационары Российской академии наук, Российской академии сельскохозяйственных наук, вузов и т. д. (Мелиоративно-болотные..., 2006). Многие из них функционируют и сейчас. Даже с закрытием или сменой направлений исследования сохранились привязки и описания объектов наблюдений, пробных площадей,

опытных площадок, данные по которым были опубликованы ранее.

На Западновинском лесоболотном стационаре Института лесоведения РАН (Тверская область), где представлен широкий спектр болот лесной зоны, комплексные гидрологические наблюдения проводились с 1970-х годов в течение 10 лет и более (Вомперский и др., 1988), некоторые продолжают и сейчас. Объекты наблюдений за уровнем болотных вод, другими гидрологическими величинами, созданная Министерством геологии РСФСР режимная гидрогеологическая сеть, а также система пробных площадей позволяют оценить реакцию изучаемых болот на изменение климатических условий, произошедших за последние десятилетия.

Такого рода возможности предоставляют и другие объекты стационарных наблюдений на территории страны. Имеющиеся паспортные характеристики объектов облегчают развертывание наблюдений за потоками парниковых газов, составляющими углеродного баланса, решение других современных задач, а наличие полученных ранее данных расширяет возможности их интерпретации, в том числе посредством моделирования.

Восстановление на новом уровне наблюдений на старых объектах изучения болотных экосистем, включая антропогенно измененные, создает возможности получения данных для анализа реакции болотных экосистем на изменение климата. С учетом уникальности созданной в советский период сети натуральных наблюдений вовлечение ее потенциала для решения современных задач имеет не только национальное, но и международное значение.

### *Возможные последствия изменения климата*

Болота представляют собой комплекс местообитаний, связанных единым ходом развития в течение многих тысячелетий. Высокая степень целостности и комплексности болотных экосистем позволяет им сохранять устой-

чивость к внешним воздействиям. Это прослеживается по палеоэкологическим данным: на фоне изменчивости растительного покрова сопредельных территорий болото продолжает развиваться согласно заложенной “программе”. Однако устойчивость болот существенно зависит от их природы и, прежде всего, от условий водно-минерального питания. Например, в условиях таежной зоны низинные болота со значительным поступлением напорных или намывных склоновых вод (их избыток транзитом “уходит” в гидрологическую сеть) не зафиксировали в стратиграфических характеристиках залежи реакции даже на очень значительные изменения климата в прошлом. Для верховых болот, водный режим которых зависит от атмосферных осадков и, следовательно, от климата, большое значение имели условия дренирования: при залегании на песках их реакция проявляется намного сильнее, чем на моренных суглинках (Сирин, 1999).

Болота выработали особые механизмы противодействия изменению климата. Это особенно характерно для верховых болот, водный режим которых полностью зависит от атмосферных осадков. При наличии верхнего слоя очеса и слаборазложившегося сфагнового торфа происходит быстрый разрыв капиллярной каймы при понижении уровня болотных вод, что резко уменьшает потери на испарение. При многолетних сухих периодах могут появляться лишайники, которые защищают залежь от испарения. Наконец, выпуклая залежь верховых болот может дышать, сокращая свой объем в сухие периоды и восстанавливая его во влажные, сохраняя стабильный уровеньный режим в корнеобитаемой зоне.

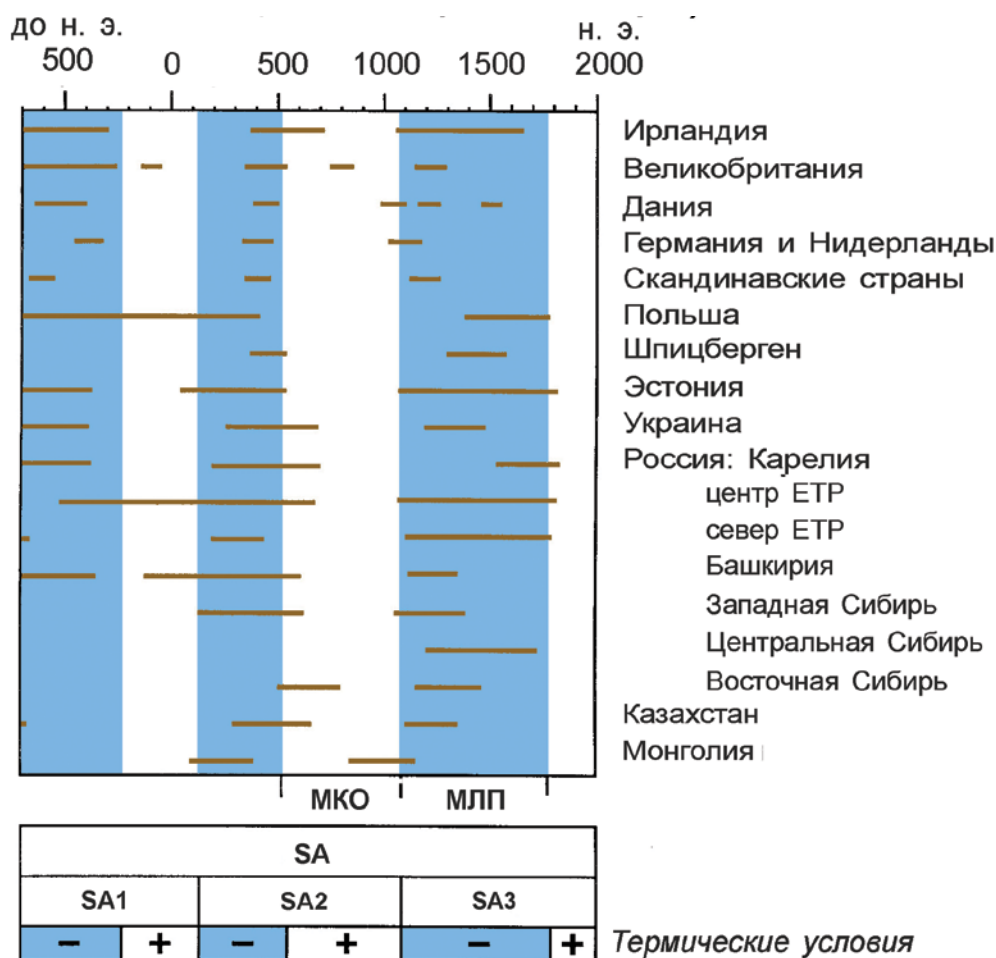
Наименее устойчивы к изменению климата заболоченные участки и мелкозалежные болота, особенно при залегании на водопроницаемых грунтах. Пожары — естественный фактор для многих торфяных болот от тундры до степей, хотя частота пожаров не велика — их обычная повторяемость для болот, находящихся в естественном состоянии, — раз в столетия.

В экстремально сухие годы горят даже некоторые сильно увлажненные верховые болота. Огонь оставляет нетронутыми только сильно увлажненные мочажины и, естественно, озера (Минаева, Сирин, 2002). В таких условиях, например, блюдцеобразные небольшие неглубокие болота на задровых песках могут высухать и выгорать практически полностью. В дальнейшем они быстро восстанавливаются, компенсируя потери наивысшими показателями прироста залежи и скорости накопления углерода (Минаева и др., 2008).

Ухудшение условий увлажнения болот может привести к изменению растительного покрова и баланса органического вещества, сокращению торфяной залежи вследствие уменьшения поступления органических остатков и ускорения их разложения, а в определенных случаях — к усилению эрозии. В благоприятных условиях болотообразовательный процесс может восстанавливаться. Для этого необходимо восстановление избыточного увлажнения и появление болотной растительности, которая при неполном разложении своих остатков в анаэробных условиях будет формировать торф. Устойчивость болот отражает их способность возвращаться к исходному состоянию после кратковременного воздействия и изменять биогеоценологическую структуру, приспосабливаясь к длительным изменениям (Сирин, 1999).

В целом для болот Северной Евразии в последние три тысячелетия выявлены более активное увеличение количества болот в холодные межвековые периоды и уменьшение в более теплые (рис. 6.12). Это относится и к наиболее близкому исторически так называемому малому климатическому оптимуму средневековья (с IX по XIII в.), и к сменявшему его, продолжавшемуся до начала XIX в., малому ледниковому периоду (Климанов, Сирин, 1997).

Выявлены болотные экосистемы, наиболее уязвимые в отношении происходящих и прогнозируемых изменений климата



**Рис. 6.12.** Периоды активного увеличения площади болот Евразии в субатлантический период голоцена (Климанов, Сирин, 1997). МКО — малый климатический оптимум, МЛП — малый ледниковый период, SA — субатлантика.

(Assessment..., 2008), многие из которых характерны для территории нашей страны (Экосистемы болот, 2004). Увеличение глубины сезонного протаивания многолетней мерзлоты в северных широтах вследствие потепления климата приведет к изменению гидрологического и термического режимов полигональных и бугристых болот, их пространственной структуры, средообразующих функций (Minayeva, Sirin, 2010). Это затронет и более южные районы азиатской части России (АЧР) вследствие деградации там многолетней мерзлоты, поскольку реликтовые мерзлые болота встречаются вплоть до южных границ стра-

ны. В лесотундре и других районах, вероятно, усилится облесение болот. При увеличении частоты засух увеличится опасность торфяных пожаров не только в лесной, но и в других природных зонах. Изменение растительного покрова степных и лесостепных болот, включая горные территории, усилит процессы их деградации, водной и ветровой эрозии. В значительной степени этому способствует антропогенный фактор. Увеличивающаяся засушливость климата, например, в ряде регионов Центральной Азии (Lu et al., 2009), и уменьшение продуктивности пастбищ ведут к перемещению скота на более влажные местообита-

ния, торфяные почвы которых гораздо менее устойчивы к таким воздействиям (Sirin et al., 2010). Для России потери прибрежных болот вследствие повышения уровня океана — не столь важный фактор, как в других регионах мира. Однако изменение режима стока может оказать заметное воздействие на состояние и функционирование пойменных болот.

### ГРАНИЦЫ БИОМОВ НА РАВНИНЕ

#### *Объект*

Необходимость разработки обобщенной классификации растительности, не специфической для конкретных регионов с точки зрения состава флоры, возникла в связи с потребностью в глобальном моделировании растительности. Основной единицей такой классификации является биом. Далее будет использоваться следующее определение: биом — тип растительности с доминированием одного или нескольких функциональных типов растений (ФТР) (Haxeltine, Prentice, 1996). ФТР вводится при идеализации объекта — растительного покрова — с целью его описания гораздо меньшим числом переменных, чем число составляющих видов. При модельном описании растительный покров также складывается из функциональных типов растений. Соответственно, каждому ФТР приписываются параметры, средние для составляющих видов.

Таким образом, биом в модели — это та или иная совокупность ФТР. Например, в модели BIOME3 (Haxeltine, Prentice, 1996) семь ФТР образуют в разных сочетаниях 18 разных биомов. Так, биом “бореальный листопадный лес” реализуется, если ФТР “бореальный/умеренного пояса листопадный” имеет индекс листовой поверхности  $LAI < 2,5$  (Leaf Area Index); в противном случае реализуется биом “листопадный лес умеренного пояса”. Термин “биом” не имеет строгого соответствия в какой-либо из ступеней геоботанической иерар-

хии и описывает растительность на таксономическом уровне зон, подзон или (реже) групп формаций.

Границы биомов как объект изучения представляют особый интерес, так как разделяют разные типы экосистем с разными реакциями на изменения климата, по-разному влияющими на сам климат. Ввиду гетерогенности земной поверхности, флуктуаций состояния климатической системы и стохастичности нарушений растительного покрова нельзя ожидать границ биомов в виде четких линий при любом пространственном масштабе рассмотрения.

В литературе по моделированию используются разные системы классификации биомов, основанные на разных ФТР. Для умеренных широт типичный набор биомов — это тундра, вечнозеленые и листопадные хвойные бореальные леса, листопадные и хвойные леса умеренного пояса, кустарники, степи (см., например, (Haxeltine, Prentice, 1996; Bonan et al., 2002; Snyder et al., 2004; Zeng et al., 2008)).

Для России (или для Северной Евразии) типично выделение 8—9 биомов (Физико-географическое районирование СССР, 1968; Zlotin, 2003; Моисеев, Алябина, 2007). При глобальном моделировании растительности в работах (Foley et al., 1996, 1998) выделялись девять ФТР, образующих 11 биомов, среди них семь древесных, а в работе (Bala et al., 2005) выделялись 12 ФТР, образующих семь биомов. Для северных широт в работе (Cramer et al., 1999b) были выделены четыре биома. Единый лесной биом рассматривается в работе (Tang et al., 2009). Биогеографы выделяют до 40 ФТР; согласно (Vox, 1995), это минимальное число, необходимое для описания глобальной растительности.

Данные о современном состоянии границ биомов разными авторами берутся из разных источников, использующих разные системы классификации; иногда применяется собственная система. Упомянутые в этом разделе источники представлены в табл. 6.8.

## Глава 6. Природные экосистемы суши

*Таблица 6.8.* Источники эмпирических и литературных данных о функциональных типах растений (ФТР) и биомов (при одном источнике данных возможны различия в их числе из-за модификаций, вносимых использующими авторами)

Источник данных	Число ФТР, биомов	Где используется
Foley et al., 1996	12 ФТР, 7 биомов	Bala, 2005
Спутниковые данные, Ramankutty, Foley, 1999	10–12 ФТР, 12–28 биомов	Bonan et al., 2002, 2003; Bonan, Levis, 2006
Спутниковые данные	4 биома	Cramer et al., 1999
Спутниковые данные (NOAA-AVHRR)	6 биомов	Cramer et al., 2001
Sitch et al., 2003	10 ФТР	Fischlin et al., 2007
Haxeltine, Prentice, 1996	9 ФТР, 11 биомов	Foley et al., 1996
Собственное построение	7 ФТР, 18 биомов	Haxeltine, Prentice, 1996
Foley et al., 1996	9 ФТР, 15 биомов	Higgins, Harte, 2006
Собственное построение	37 биомов	Holdridge, 1967
Haxeltine, Prentice, 1996	12 ФТР	Kaplan et al., 2003
Sitch et al., 2003	12 ФТР	Krinner et al., 2005
Foley et al., 1996	15 биомов	Kucharik et al., 2000
Собственное построение	9 биомов	Lieth, 1975
Sitch et al., 2003	10 ФТР	Lucht et al., 2006
Sitch et al., 2003	10 ФТР	O'ishi et al., 2009
Sitch et al., 2003	10 ФТР	Sato et al., 2007
Спутниковые данные	10 ФТР	Sitch et al., 2003, 2008
Holdridge, 1967	37 биомов	Smith et al., 1992
Собственное построение	14 биомов	Tchebakova et al., 2010
Собственное построение	4 биома	White et al., 2000a
Собственное построение	9 биомов	Whittaker, 1975
Goldewijk, 2001	7 ФТР, 10 биомов	Woodward, Lomas, 2004
Собственное построение	12 биомов	Голубятников, Денисенко, 2007
Собственное построение	10 биомов	Зукерт, 2000

### *Экологические факторы и процессы, определяющие границы биомов*

По-видимому, каждая граница имеет свой набор определяющих ее факторов и процессов. В общем случае граница биома является продуктом динамического баланса двух соседствующих конкурирующих ФТР, т. е. является синэкологическим феноменом (Haxeltine, Prentice, 1996; Foley et al., 1996). И, скорее всего, в гипотетическом случае отсутствия одного

из соседей оставшийся тип распространится на часть территории первого. В частном случае суровых экологических условий (лес — тундра, степь — пустыня) взаимодействие на границах биомов существенно ослаблено, и граница определяется практически только климатическими пределами выживания видов, т. е. является аутоэкологической. Так что при исчезновении соседа распространения на его территорию не происходит. В этой ситуации обычно действует один ведущий фактор среды, на который на-

кладываются многочисленные обстоятельства, прежде всего — различия в скорости роста и плодоношения, подверженности пожарам и успешности в конкуренции за свет.

Имеются серьезные основания считать, что границы между биомами определяются не только текущим климатом, но и начальными условиями заселения (Ведюшкин и др., 1995). Согласно этой и другим работам, если средообразующая роль видов-доминантов достаточно велика, то при изменении климатических параметров в некоторых пределах граница остается неизменной, после чего тип растительности меняется скачком (имеется в виду стационарное состояние). Этот эффект приводит к неоднозначной зависимости типа растительности от климата, которую существующие глобальные модели не учитывают.

Граница лес — тундра. Чистый случай климатически обусловленной границы, зависящей от температуры вегетационного сезона и годовой суммы осадков. Сильным модифицирующим фактором являются пожары (Starfield, Chapin III, 1996; Soja et al., 2007).

Граница лес — степь. Основной механизм — отношение древесных и травянистых растений к почвенной влаге (Harrison, Prentice, 2003) включая конкуренцию за нее, а также за свет (Naxeltine, Prentice, 1996; Zeng et al., 2008). Сильным модифицирующим фактором также являются пожары (Soja et al., 2007), дающие преимущество травам перед деревьями.

Другие границы. Внутри лесного биома как целого границы могут определяться разными факторами. Например, граница бореальный лес — лес умеренного пояса определяется толерантностью лесов умеренного пояса к низкой температуре (Harrison, Prentice, 2003). Граница между вечнозеленой и листопадной тайгой (в основном между елью и лиственницей) на европейской части России определяется трудностью прорастания семян лиственницы в зоне темнохвойных лесов (Усольцев, 2008).

### *Методы выявления и результаты описания границ биомов*

Методы естественно подразделяются на прямые инструментальные и расчетные (модельные). К настоящему времени в литературе предложены десятки региональных и глобальных количественных моделей системы климат — растительность, которые, будучи применены к описанию расположения разных биомов, позволяют определять и положение их границ. Модели основаны на существенно разных принципах. Несмотря на значительную условность подразделения, выделим ниже три группы. Все они оперируют биомами и (или) функциональными типами растений, а не отдельными видами.

### *Прямые наблюдения*

Изменения границ биомов на равнинных территориях наблюдаются с трудом ввиду больших характерных времен процесса их движения и краткости периода наблюдений, а также значительных пространственных масштабов. Видимо, поэтому наблюдаемые изменения границ биомов, приписываемые современному потеплению, сравнительно немногочисленны (Callaghan et al., 2002).

Наземные наблюдения (Харук и др., 2002) говорят о продвижении лиственницы на север в течение последних 20 лет на Таймыре, сопровождаемом ускорением прироста биомассы (2,3% год<sup>-1</sup> за 1972—1991 гг.). Авторы однозначно связывают это с потеплением, с увеличением количества зимних осадков (способствующих сохранению подроста) и общего годового увлажнения, позволяющего осваивать сухие местообитания.

Наблюдения со спутников имеют разрешение от нескольких метров, и точность измерений постоянно улучшается. В экологических приложениях популярны данные, полученные со спутников “Landsat”. При этом данные наблюдений обычно представлены в форме значений индекса NDVI (Normalized Difference

Vegetation Index). В работе (Masek, 2001), в которой использовались такие данные, не удалось обнаружить какого-либо изменения границы леса на севере Канады, что соответствует и результатам наземных наблюдений.

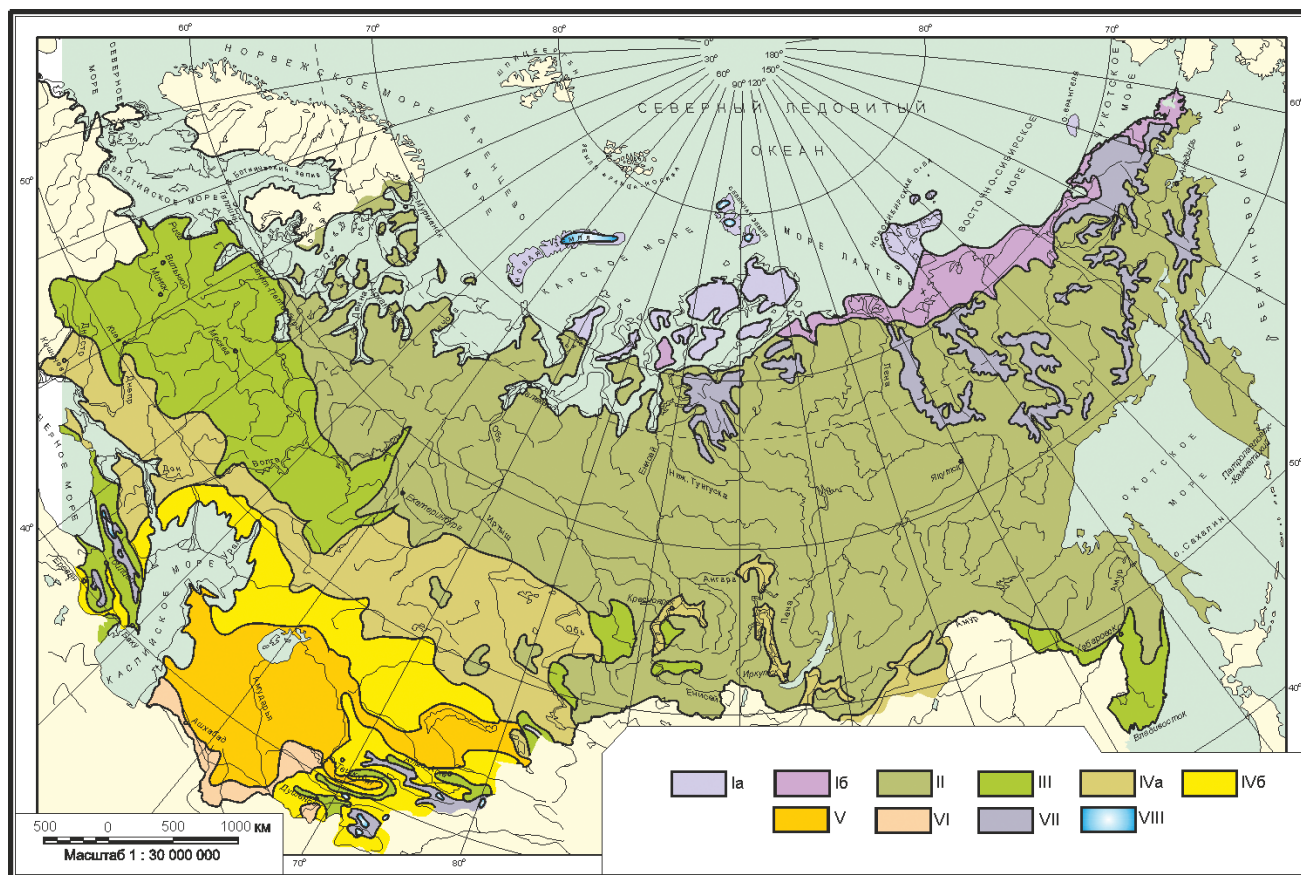
Это может объясняться отложенной реакцией леса на потепление или конкурентным воздействием трав. В ряде случаев граница лес — тундра смещается на юг, что объясняется антропогенными факторами, например, развитием индустрии и переходом от скотоводства к огородничеству в Архангельской области и в Республике Коми (Vlassova, 2002) или подтоплением территорий из-за изменения режима оттаивания почв на вечной мерзлоте (Callaghan et al., 2002). В то же время в работе (Muneni et al., 1997) сообщается об увеличении зелени (по индексу NDVI) на большей части арктической суши с 1981 по 1991 г., что соответствует увеличению территории облесенности.

### *Палеогеографический метод*

Реконструкции растительности по палеоботаническим данным. Источником информации о флоре и растительности прошлого служат преимущественно палинологические, а также другие палеоботанические данные (определения ископаемых макроостатков растений — плодов и семян, древесины и т. п.). Как показывает анализ состава рецентных (т. е. современных в широком смысле) пыльцевых проб, количественные соотношения преобладающих таксонов в спектрах в целом адекватно отражают состав растительных формаций. В большинстве случаев для реконструкции растительности на зональном уровне достаточно самой общей характеристики спорово-пыльцевого спектра — определения пыльцы древесных пород до рода, а пыльцы трав — до семейства. В дополнение к этому эколого-географический и эколого-ценотический анализы ископаемых флор позволяют существенно уточнить и конкретизировать реконструкции растительности прошлого (например, Гричук,

1989). Карты-реконструкции растительного покрова были созданы на основе палинологических данных для оптимальных фаз последнего (эемского — микулинского — казанцевского — сангамонского) межледниковья (Гричук, 2002; Зеликсон и др., 2010 — рис. 6.13) и голоцена (Хотинский, Климанов, 2002), когда среднеглобальная температура была выше современной приблизительно на 0,7°C (Величко и др., 2002). Эти фазы были довольно стабильными в климатическом отношении, и поэтому растительность (как и экосистемы в целом) находилась в состоянии относительно равновесия (соответствия) с климатическими условиями.

Реконструкция растительности Северного полушария (Grichuk, 1992; Гричук, Борисова, 2009) показывает, что в оптимум последнего межледниковья многие древесные породы распространялись значительно севернее современных границ своих ареалов. Так, на территории Сибири северная граница тайги смещалась к северу на 4—5° широты (450—550 км), т. е. тайга замещала практически всю зону тундры. Типичные тундровые формации были распространены лишь на северо-востоке Азии и на северо-востоке Северной Америки включая Гренландию. Как и в настоящее время, во внетропической области Евразии господствовала лесная растительность, представленная лесами бореального и неморального типов. При сходстве общей зональной структуры растительного покрова в оптимум последнего межледниковья растительные формации заметно отличались от современных формаций, свойственных тем же территориям, более значительную роль относительно термофильных видов растений. Значительно шире, чем в настоящее время, были распространены широколиственные породы. Северная граница хвойно-широколиственных лесов в европейской части России проходила на 600—700 км севернее ее современного положения, а основная часть Восточно-Европейской равнины была покрыта широколиственными лесами, в которых большое значение имел граб.



**Рис. 6.13.** Растительный покров эпохи последнего межледникового (равновесная модель состояния при  $\Delta T \approx 1,7^\circ\text{C}$ ) (Зеликсон и др., 2010). Ia — тундра; Ib — лесотундра; II — бореальный тип растительности; III — неморальный тип растительности; IVa — лесостепь; IVб — степь; V — пустыни; VI — горные ксерофитные редколесья; VII — горнотундровая и альпийская растительность; VIII — ледники.

Эти формации не имеют аналогов в современной растительности Восточной или Западной Европы.

В климатический оптимум голоцена, когда среднеглобальная температура была выше современной приблизительно на  $0,7^\circ\text{C}$  (Величко и др., 2002), зона бореальных лесов также частично захватывала зону современной тундры (Khotinskiy, 1984; Новенко, 2009). Смещались и границы ареалов других растительных формаций и видов растений (Калякин и др., 2004). Это обстоятельство, наряду с изменением участия в фитоценозах тех растений, для которых климатические условия оказались более благоприятными, чем для других компонентов

этих же сообществ, приводило к изменению ряда характеристик естественных экосистем, в частности их продуктивности (Величко и др., 1991; Зеликсон и др., 2002).

Моделирование географического распределения биомов в прошлом по палинологическим данным. В последние десятилетия наряду с традиционными реконструкциями по палеоботаническим данным широкое развитие получило моделирование растительности прошлого при помощи метода биомов, основанное на данных о составе пыльцевых спектров (Prentice et al., 1992, 1996; Bigelow et al., 2003; Kaplan et al., 2003). Этот метод наиболее применим для теплых (межледниковых) эпох в



прошлом, когда общий набор биомов принципиально не отличался от современного. Развитию этого направления способствуют создание крупных банков палинологических данных и увеличившиеся возможности математической обработки этих данных. Многие работы выполнены в рамках международного проекта BIOME 6000 ([http://www.bridge.bris.ac.uk/projects/BIOME\\_6000](http://www.bridge.bris.ac.uk/projects/BIOME_6000)). На основе этих данных в работе (Prentice et al., 1996) осуществлено моделирование растительности Западной Европы в климатический оптимум голоцена (около 6 тыс. лет назад). Позднее в работе (Williams et al., 1998) метод был модифицирован с целью его использования для реконструкции распределения биомов в оптимум голоцена в восточных регионах Северной Америки. Была также разработана специальная процедура для повышения обоснованности выбора в тех случаях, когда пыльцевой спектр находится в близком соответствии с двумя биомами. Моделирование географического распределения биомов по современным пыльцевым спектрам показало довольно близкое соответствие реальному распределению (потенциальной) растительности. Целый ряд исследований был посвящен моделированию географического расположения биомов в климатический оптимум голоцена в других крупных регионах Земли (Jolly et al., 1998; Tarasov et al., 1998; Yu et al., 1998; Strong, Hills, 2005).

Как реконструкции, так и результаты моделирования растительности для теплых эпох прошлого — оптимумов голоцена и последнего межледниковья — демонстрируют сдвиги границ растительных зон по сравнению с современностью. Эти реконструкции можно рассматривать в качестве сценариев равновесного состояния экосистем, отвечающих уровням глобального потепления приблизительно на 1 и на 2°C (уровни потепления, ожидаемые в 30-х и 80-х годах XXI в.). Продолжительность оптимальных фаз теплых эпох прошлого (не менее чем несколько столетий) позволяла экосистемам достичь квазиравновесного состояния с клима-

тическими условиями. Сопоставление карт-реконструкций с картами современной потенциальной растительности позволяет выявить основные тенденции, направления и потенциальные масштабы ее трансформации (сдвиги зональных и провинциальных границ, смены типов растительности и т. п.) при ожидаемых изменениях гидротермического режима.

Основные факторы и характерные скорости трансформации растительности при потеплении. Предполагается, что антропогенно обусловленные климатические изменения будут развиваться с большой, не свойственной природе скоростью. Вследствие этого изменения в состоянии экосистем неизбежно будут отставать от изменений климата, в результате чего растительность будет находиться в неравновесном соотношении с климатом (Величко и др., 1991, 2002; Зеликсон и др., 2010; Velichko et al., 2004).

Для оценки возможных изменений растительности под воздействием потепления в XXI в. необходимо принимать во внимание скорость расселения лесообразующих древесных пород. Расчеты, выполненные на основе сопоставления палинологических данных и радиоуглеродных датировок в Западной Европе (Huntley, Birks, 1983) и в европейской части России, показали, что при потеплении в первой половине голоцена темп расселения большинства древесных пород составлял всего 200—300 м · год<sup>-1</sup> и только у пионерных пород (березы и осины) достигал 500—1000 м · год<sup>-1</sup>. Близкие оценки скорости распространения древесных пород в раннем голоцене (от 100 до 1000 м · год<sup>-1</sup>) были получены по палинологическим данным и в последнее десятилетие (Higgins, Richardson, 1999; Tinner, Lotter, 2001; Higgins, Harte, 2006).

Скорость расселения лиственницы на п-ове Таймыр, рассчитанная по радиоуглеродным датировкам ее древесины (Никольская, Черкасова, 1982), составляла в начале голоцена около 65—80 м · год<sup>-1</sup> (Величко и др., 1991). Отметим, что эта оценка характеризует темпы расселения лиственницы вблизи климатического предела

ее существования. Наблюдаемая в современных условиях скорость расселения древесных пород значительно уступает величинам, характерным для раннего голоцена. Так, И.Ф. Удра (1988) считает, что у широколиственных пород с тяжелыми семенами скорость расселения составляет всего  $5\text{--}10 \text{ м} \cdot \text{год}^{-1}$ , у ели —  $10\text{--}27 \text{ м} \cdot \text{год}^{-1}$ , у лиственницы —  $30 \text{ м} \cdot \text{год}^{-1}$ , у пионерных древесных пород с мелкими летучими семенами (береза, осина) —  $100\text{--}130 \text{ м} \cdot \text{год}^{-1}$ . Оценки скорости расселения древесных пород в современных условиях, вероятно, следует рассматривать как минимальные, характеризующие темп расселения при высокой степени хозяйственного освоения территории.

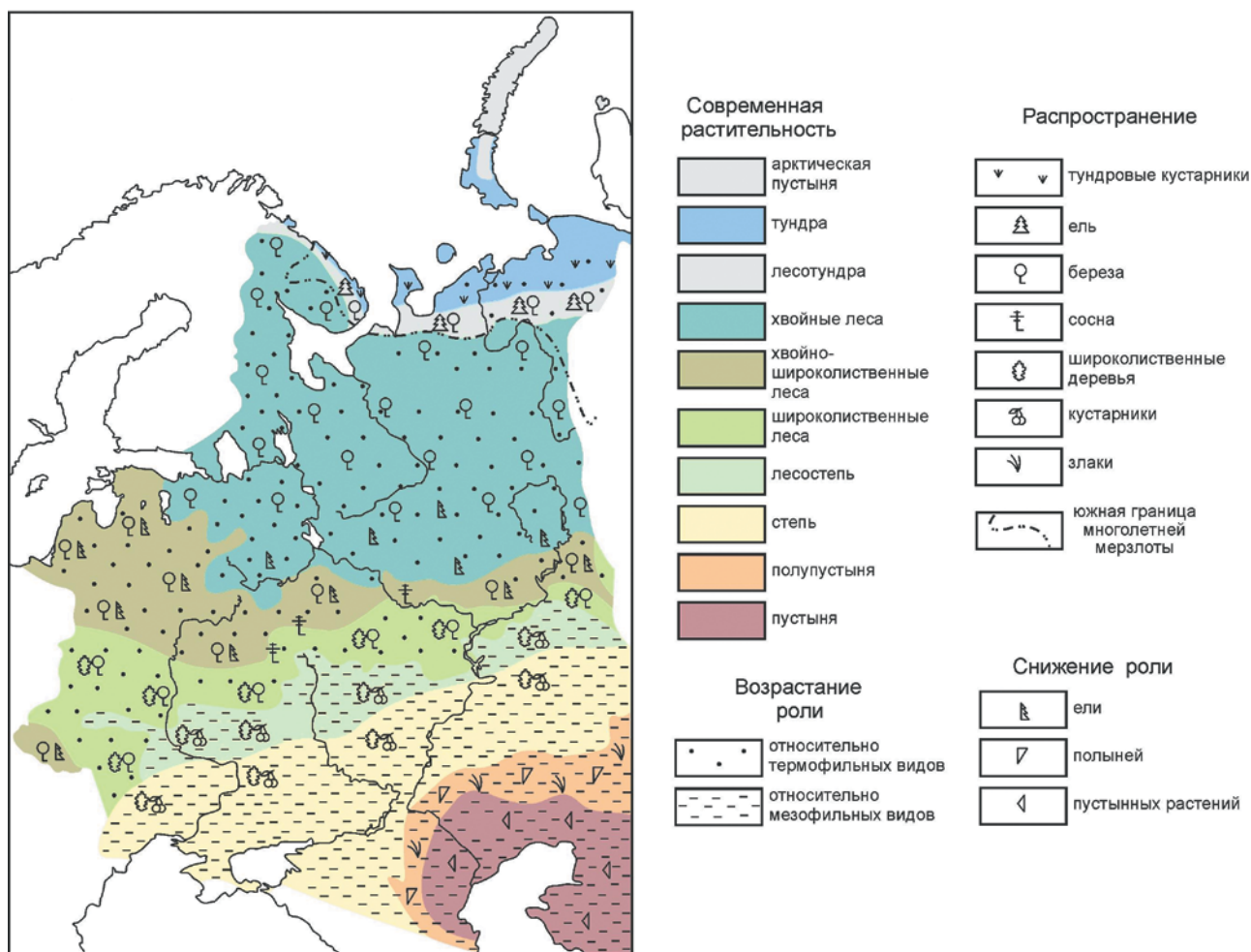
Скорость расселения данной породы зависит от ряда факторов: возраста начала плодоношения; количества семян или плодов, производимых одной особью; способности семян или плодов к переносу на дальние расстояния, связанной с их весом, наличием приспособлений, облегчающих перенос по воздуху, и с разносом животными. Климатические условия оказывают существенное влияние на скорость расселения растений, так как они воздействуют на возраст начала плодоношения и урожайность, а также улучшают или ухудшают конкурентную способность данной породы по отношению к окружающим растениям.

Основными факторами, определяющими развитие процессов трансформации современной растительности при развитии потепления, являются следующие: местонахождение возможных растений-иммигрантов и скорость их расселения; экологическая амплитуда доминантов растительных формаций (находится ли вновь складывающийся гидротермический режим в пределах климатического ареала вида или вне его); конкурентная способность доминантов зональных фитоценозов при новом гидротермическом режиме в сравнении друг с другом и возможными иммигрантами; степень сельскохозяйственного освоения территории и нарушенность естественного растительного покрова.

При потеплении климата условия, удовлетворяющие экологическим требованиям основных лесообразующих пород, создадутся на территории, лежащей существенно дальше к северу, чем современные границы их ареалов. Повышение среднеполушарной температуры на  $2^\circ\text{C}$  создает на Восточно-Европейской равнине потенциальную возможность распространения хвойно-широколиственных лесов на север более чем на 500 км, хвойных — приблизительно на 200 км. При потеплении на  $1^\circ\text{C}$  потенциально возможные смещения северных границ названных подзон значительно меньше, но и в этом случае хвойные леса могли бы достичь побережья Северного Ледовитого океана. Однако этому помешает ограниченность процесса во времени: если основываться на скоростях распространения видов-доминантов названных растительных формаций в голоцене, то реальные сдвиги границ их ареалов к 30-м годам XXI в. не превысят 10 км. В связи с этим в первые десятилетия XXI в. изменения в составе растительности смогут проявиться прежде всего в составе трав и подроста деревьев (Величко и др., 1991, 2002) (рис. 6.14).

Наиболее важными показателями нестабильного состояния растительности, находящейся в неравновесном соотношении с климатическими условиями, являются увеличение или уменьшение частоты встречаемости (выпадение) видов растений — компонентов зональных растительных формаций; изменение ритма цветения и плодоношения, численности проростков; расселение растений-иммигрантов, внедрение пионерных видов и антропофитов в естественные ценозы; изменение периодичности эпидемических болезней растений, поражения паразитными грибами и насекомыми-вредителями; изменение частоты периодов усыхания древесных пород в тех районах, где эти явления повторяются более или менее регулярно (Зеликсон и др., 2010).

Таким образом, анализ скорости расселения древесных пород — доминантов и эдификаторов растительных формаций — убе-



**Рис. 6.14.** Ожидаемые изменения в растительном покрове Восточно-Европейской равнины к 2030 г. под воздействием среднелобального потепления на 1°C (Величко и др., 2002; Зеликсон и др., 2010).

дительно показывает, что в связи с развитием потепления (приблизительно на 2°C к середине XXI в., согласно оценкам МГЭИК) на равнинах Северной Евразии не приходится ожидать широкомасштабных сдвигов границ растительных зон, хотя потенциальная возможность обитания деревьев (благоприятные климатические условия) может возникнуть на обширных территориях, лежащих далеко к северу от современной границы леса. Поэтому использование моделей, основанных на соответствии современных климатических условий и современной (потенциальной) растительности для прогноза изменений растительности под воздействием развития потепления

позволяет оценить скорее тенденции, чем реальные масштабы ожидаемых изменений.

### *Биоклиматические (биогеографические) модели*

Они соотносят стационарное расположение выбранных биомов с небольшим числом климатических параметров (по существу, это корреляционные модели). Для удобства изображения и анализа часто используются два параметра. Общеэкологические соображения подсказывают в качестве важнейших параметров сумму осадков  $P$  и температуру  $T$ , радиационный баланс  $R$  или какую-либо их производную, прежде всего, потенциальное испарение

Е. Из этих параметров часто образуют физически осмысленную комбинацию, так называемый климатический индекс. Самыми распространенными являются следующие:

— сумма активных температур (в англоязычной литературе — Growing Degree Days, *GDD*) вычисляется как сумма среднесуточных положительных температур воздуха за календарный год, превышающих некоторое пороговое значение  $T_0$ , как правило, равное 5 или 10°C;

— радиационный индекс сухости  $\rho = R/(LP)$ , где  $L$  — скрытая теплота испарения, и его аналог — индекс сухости  $D = E/P$ .

В то время как осадки, температура и радиационный баланс оцениваются в результате прямых измерений и известны с разумной точностью, испарение является сложной расчетной величиной, и его использование — слабое звено соответствующих расчетов.

Классическим примером биоклиматической модели является трехмерная система классификации растительности (Holdridge, 1967), содержащая 37 биомов (“life zones” в терминологии автора); климатические параметры модели —  $GDD$ ,  $P$ ,  $D$ . Также известны двухмерные системы (Lieth, 1975; Whittaker, 1975),

содержащие по девять биомов (рис. 6.15). Классификация (Whittaker, 1975) была использована в работе (Emanuel et al., 1985) для оценки смещения границ биомов и смены биомов при гипотетических сценариях изменения климата (рис. 6.15).

В серии отечественных работ подробно разработан прогноз, сделанный для биомов и для важнейших видов древесных растений Сибири (Soja et al., 2007; Tchebakova et al., 2010) на 2090—2100 гг. со сценарием изменения климата, соответствующим удвоению концентрации  $CO_2$  к 2100 г. Используются три климатических индекса:  $GDD$ ,  $NDD$  (Negative Degree Days) — сумма среднесуточных отрицательных температур воздуха за календарный год,  $AMI$  (Annual Moisture Index), где  $AMI = GDD/P$ . Система классификации содержит 14 биомов.

Биогеографическая модель для территории Якутии, представленная в работе (Зукерт, 2000), оперирует шестью равнинными и четырьмя горными биомами и тремя климатическими параметрами ( $GDD$ ,  $P$ ,  $P/GDD$ ); каждому биому поставлена в соответствие своя область в пространстве параметров. Эмпирическая карта биомов (исходное состояние соответствова-

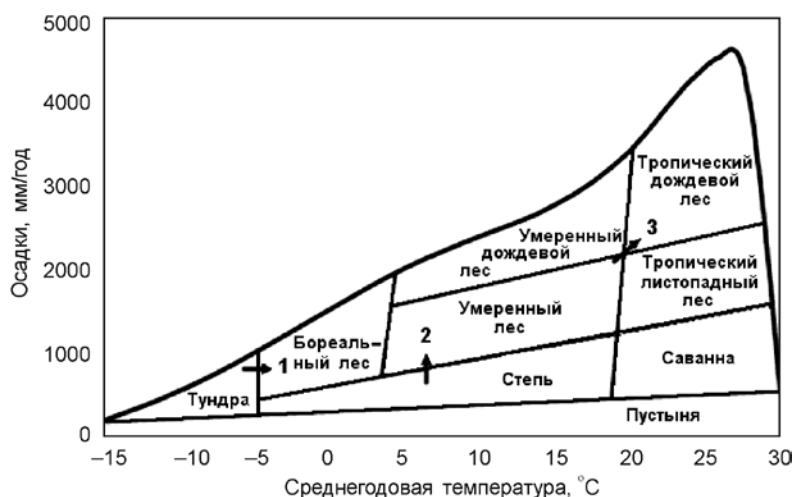


Рис. 6.15. Расположение основных глобальных биомов в координатах ( $P$ ,  $T$ ) (Whittaker, 1975). Стрелки показывают смену биомов при модельных сценариях (Emanuel et al., 1985): 1)  $T \rightarrow (T + 2^\circ\text{C})$  (тундра заменяется бореальным лесом); 2)  $P \rightarrow (P + 400 \text{ мм/год})$  (степь заменяется умеренным лесом); 3) предыдущие сценарии вместе (умеренный лес замещается тропическим дождевым, “что совершенно нереалистично” — Woodward, Lomas, 2004).

ло 1930—1960 гг.) этой моделью описывается удовлетворительно — 60% площадей реальных биомов совпадают с площадями биомов на теоретической карте. В работе использовался прогноз климатических параметров ( $T$  и  $P$ ) на 2005 г., полученный палеоаналоговым методом М. И. Будыко. На основе прогнозных значений  $T$  и  $P$  построена новая карта биомов. Среди прочего, предсказывается значительное увеличение площади, занятой лиственницей, и сокращение втрое площади тундры.

Биогеографическая модель для равнинной части России, изложенная в работе (Голубятников, Денисенко, 2007), оперирует 12 биомами. При сценарных оценках предполагалось потепление, соответствующее увеличению средней глобальной приповерхностной температуры на  $1^{\circ}\text{C}$  к середине XXI в. Для анализа изменения ареалов используется эмпирически построенная функция чистой первичной продуктивности  $NPP(R, E)$  (Net Primary Production). Правила перехода от изменения  $NPP$  к изменению биомов основаны на априорно заданных количественных критериях (например, “биом чувствителен к климатическим воздействиям, если изменению подвергается более 30% его площади”, или “если  $NPP$  меняется более чем в 1,5 раза, то в нем происходит сукцессия”). Результаты моделирования показывают, что ни один биом не исчезает, а на большей части территории предвидятся сукцессионные изменения. Биом тундры остается без изменения. Результаты сильно разнятся в зависимости от сценария изменения климата.

### *Имитационные модели*

Модели этого типа (в англоязычной литературе используется ряд терминов — Process, Mechanical, Imitation(al) Model) интенсивно развиваются последние 20 лет. Они (подобно био-климатическим) подразделяются на стационарные и динамические. Последние в глобальном масштабе представлены моделями семейства Dynamic Global Vegetation Models (DGVM). И

стационарные, и динамические модели описывают обмен энергией, водой и углеродом между верхним слоем почвы, растительным покровом и атмосферой, физиологические процессы в пологе растительности, фенологию и как результат всего — пространственное распределение растительности. Динамические модели, кроме того, описывают изменение во времени упомянутых величин. Для центрального биологического процесса — фотосинтеза — обычно используется биохимическая модель Фаркуара (Farquhar et al., 1980); однако распространенная модель SDGVM (Woodward et al., 2001) использует свою подмодель фотосинтеза.

В последние 10—15 лет в климатических сценариях учитывается влияние растительности на климат (в основном через изменение альбеда, пожары и испаряемость). Проводятся соответствующие модельные эксперименты (Bonan et al., 2002; Snyder et al., 2004; Bala et al., 2005; Higgins, Harte, 2006; Matthews et al., 2007; Sitch et al., 2008; O’ishi et al., 2009).

Адекватность моделей пространственного распределения биомов иногда проверяется каппа- (или к)-статистикой, показывающей степень близости наблюдаемого и расчетного распределений ( $\kappa = 1$  при полном совпадении в каждой ячейке градусной сетки и  $\kappa = 0$  при случайном распределении по ячейкам). В других случаях сравниваются площади, занятые биомами.

Число опубликованных стационарных и динамических моделей велико — многие десятки, и систематический обзор их здесь невозможен. Поэтому в качестве примеров взято небольшое число наиболее распространенных разработок, созданных в авторитетных научных центрах. Их описания в этом разделе по необходимости приведены кратко. За подробным описанием моделей, сценариев и результатов применения можно обратиться к исходным публикациям. Некоторые из моделей не применяются для прогноза состояния растительности при изменении климата, однако представляют интерес как разработки, потенциально пригодные для этой цели.

Основным критерием пригодности модели для прогноза является ее способность воспроизводить наблюдаемое распределение растительности, поэтому часть примеров их применения касается только современного климата.

Стационарные модели. Среди стационарных моделей более всего разработано семейство BIOME2—BIOME4 (Melillo et al., 1993; Haxeltine, Prentice, 1996; Haxeltine et al., 1996; Harrison, Prentice, 2003; Kaplan et al., 2003). Вводятся 12 функциональных типов растений (ФТР), которые могут образовывать 27 биомов. Климат представлен многолетними среднемесячными значениями температуры, суммы осадков, потоками радиации и концентрацией  $\text{CO}_2$ . Задаются тип и глубина почвы для определения влагоемкости. Пространственной единицей является ячейка градусной сетки  $0,5 \times 0,5^\circ$ .

Каждый ФТР имеет свой набор биоклиматических ограничений, определяющих возможность существования в каждой ячейке. Например, биом “тундра” всегда присутствует при  $GDD < 350$ . Для всех древесных ФТР задается минимально возможная среднемесячная за год температура  $T_{\min}$ ; например, для биома “бореальный вечнозеленый лес”  $T_{\min} = -45^\circ\text{C}$ . Если ФТР существовать может, то модель вычисляет для него потоки углерода и воды, откуда находится величина  $LAI$ , которая доставляет максимально возможную величину  $NPP$ . Последняя сравнивается с заданным значением  $NPP_{\text{crit}}$  равным величине годичного опада листвы для данного ФТР, принятого за энергетический предел существования ФТР. Принято, что в ячейке доминирует древесный ФТР, имеющий наибольшее значение  $NPP$ . Затем этот ФТР конкурирует с травянистым или кустарниковым ФТР опять по признаку наибольшего  $NPP$ . Система условий, определяющих тип биома по найденным ФТР, довольно сложна и включает условия на значения  $LAI$ , влажность почвы и  $NPP$  (Haxeltine, Prentice, 1996). Концентрация  $\text{CO}_2$  как параметр входит в устьичное сопротивление и скорость ассимиляции.

Близкая модель с более простыми правилами образования биомов представлена в работе (Foley et al., 1996). Алгоритмы моделей семейства BIOME половинчаты в том смысле, что кроме экофизиологических механизмов применяют и биогеографические ограничения. Тщательное изучение свойств модели BIOME предпринято в работе (Tang et al., 2009) на примере биомов Азии.

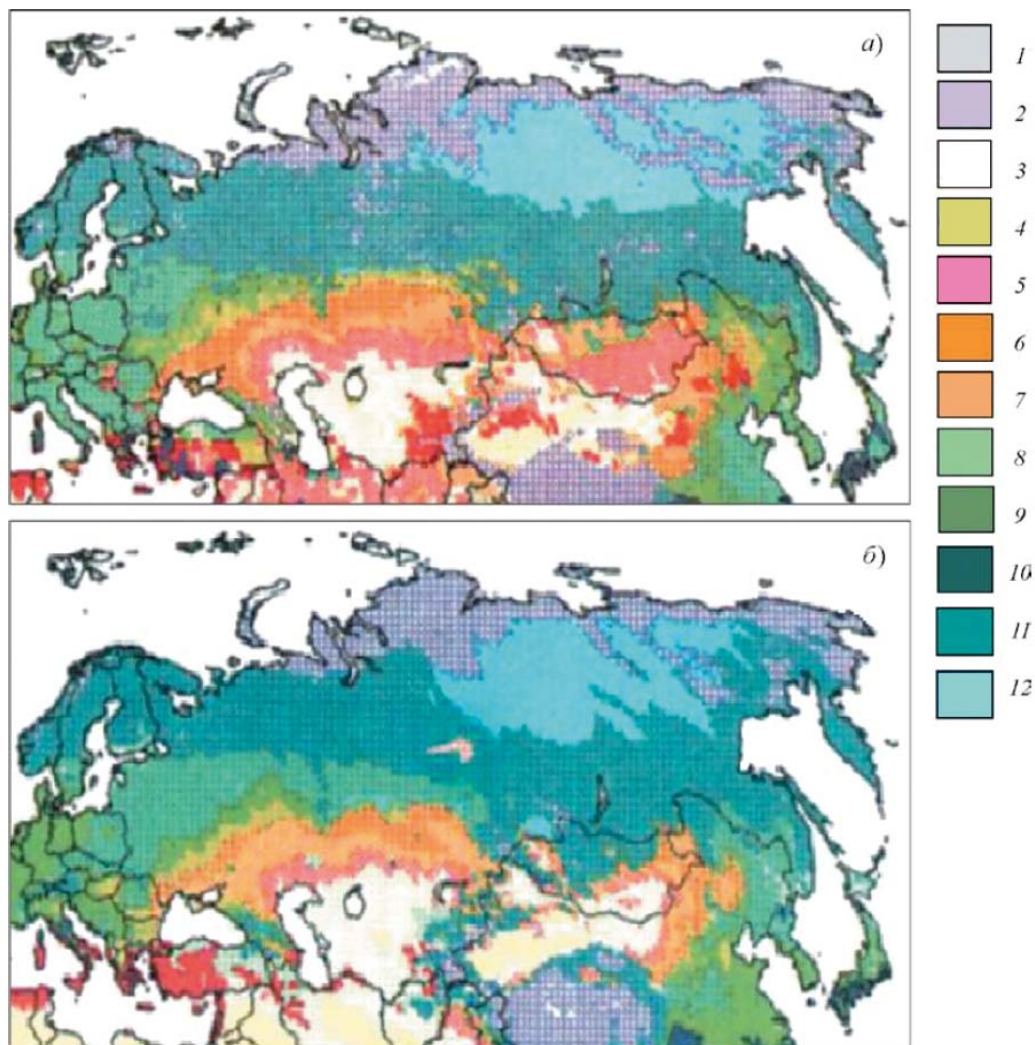
Стационарность моделей позволяет предсказывать только равновесные распределения растительности, соответствующие текущему или стационарному прогнозируемому климату (отсюда естественная область применения — к анализу распределения растительности в голоцене).

В работе (Haxeltine, Prentice, 1996) описано современное распределение биомов с помощью модели BIOME3, оперирующей семью ФТР, которые образуют 18 биомов (рис. 6.16). Результат сравнения расчетного и наблюдаемого (определено по данным нескольких источников) распределения биомов приведен в табл. 6.9. В целом качество модельного описания хорошее или удовлетворительное. Как видно на рис. 6.16, посредственно описываются зона южной тайги и смешанных лесов в Восточной Европе и зона степей в Азии.

BIOME3 была также применена к прогнозу равновесного распределения биомов на территории Китая (Ni et al., 2000). Были проведены численные эксперименты с отсутствием и наличием прямого действия  $\text{CO}_2$  на рост растений. Учет этой зависимости приводит, в частности, к значительному сокращению площади под умеренным бореальным лесом и к ее существенному увеличению под листопадным лесом умеренного пояса.

В работах (Kaplan et al., 2003; Kaplan, New, 2006) BIOME4 применена к анализу растительности в Арктике (севернее  $55^\circ$  с. ш.). Сходство модельного и современного расположения биомов оказалось весьма высоким.

Динамические модели. Динамические глобальные модели растительности (семейство



**Рис. 6.16.** Современное фактическое распределение растительности (а) и расчетное стационарное распределение растительности, соответствующее современному климату (б). Получено с помощью модели BIOME3 (Haxeltine, Prentice, 1996). Приведена часть карты, охватывающая Евразию (содержит 12 биомов). 1 — полярная пустыня; 2 — тундра; 3 — пустыня; 4 — сухой кустарник; 5 — сухая лесостепь (кустарник); 6 — низкотравная степь; 7 — высокотравная степь; 8 — листопадный лес умеренного пояса; 9 — хвойный лес умеренного пояса; 10 — (бореальный) смешанный лес умеренного пояса; 11 — бореальный вечнозеленый лес; 12 — бореальный листопадный лес.

**Таблица 6.9.** Значения каппа-статистики для биомов на территории России (при размере градусной ячейки 2,5°)

Биом	Тундра	Бореальный листопадный лес	Бореальный вечнозеленый лес	Бореальный лес умеренного пояса	Хвойный лес умеренного пояса	Листопадный лес умеренного пояса	Степь
к	0,75	0,73	0,70	0,49	0,28	0,49	0,39

DGVM) также имеют эколого-физиологическую основу, работают в градусной сетке и описывают с той или иной степенью подробности множество физических и биологических процессов и параметров растительности. Эти процессы и параметры определяют биомы, возможные в данном климате и на данных почвах. В любой DGVM состояние растительности на каждом шаге по времени зависит не только от климатических факторов, но и от предыдущего состояния самой растительности (наличествующих ФТР, их *NPP*, *LAI*, скорости роста, смертности), что и дает в результате динамическую систему. Поскольку модели — динамические, они восприимчивы к любым задаваемым сценариям изменения климата.

В моделях обычно используется 7—10 ФТР, которые могут конкурировать за ресурсы. Значения *LAI* и *NPP* находятся из баланса брутто- и нетто-ассимиляции  $\text{CO}_2$  и затрат на дыхание. Аналогично стационарным моделям в данной ячейке градусной сетки реализуется ФТР, соответствующий набору условий его существования. При этом подразумеваются два обстоятельства. Во-первых, любой комбинации факторов, участвующих в определении ФТР, должен соответствовать тот или иной ФТР. Во-вторых, всегда имеется приток семян (мигрантов), готовых инициировать возникновение нового ФТР, если нарушились условия существования прежнего.

Модель Land Surface Model (LSM) разрабатывается и поддерживается в Национальном центре атмосферных исследований, Боулдер, штат Колорадо (Bonan et al., 2002; Bonan et al., 2003; Bonan, Levis, 2006). При модельном описании растительности используются 10—12 ФТР, из которых составляется 12—28 биомов (в разных вариантах модели). Модель отличается детальным описанием геофизических и экофизиологических процессов (несколько сотен уравнений и параметров). Шаг по времени при нахождении скорости фотосинтеза равен 20 мин. Все ФТР конкурируют за свет (но не за воду). В каждой ячейке возможно су-

ществование нескольких ФТР. Используются спутниковые данные о структуре растительного покрова с разрешением 1 км, что позволяет оперировать долями покрытия разных ФТР в ячейке градусной сетки. Приведенные карты (рис. 6.17) расположения биомов говорят о приемлемом качестве описания.

В публикации (Bonan et al., <http://www.cesm.ucar.edu/models/>) приведен пример расчета расположения биомов, выполненного с помощью варианта модели LSM при удвоении концентрации  $\text{CO}_2$ , в модели учтены сельскохозяйственные земли.

Модель Lund–Potsdam–Jena (LPJ) разрабатывается и поддерживается в Европе, в основном в Институте климатических исследований в Потсдаме, Германия (Cramer et al., 2001; Sitch et al., 2003; Bondeau et al., 2007). В модели используются 10 ФТР. Один из результатов — растительность для текущего климата (рис. 6.18).

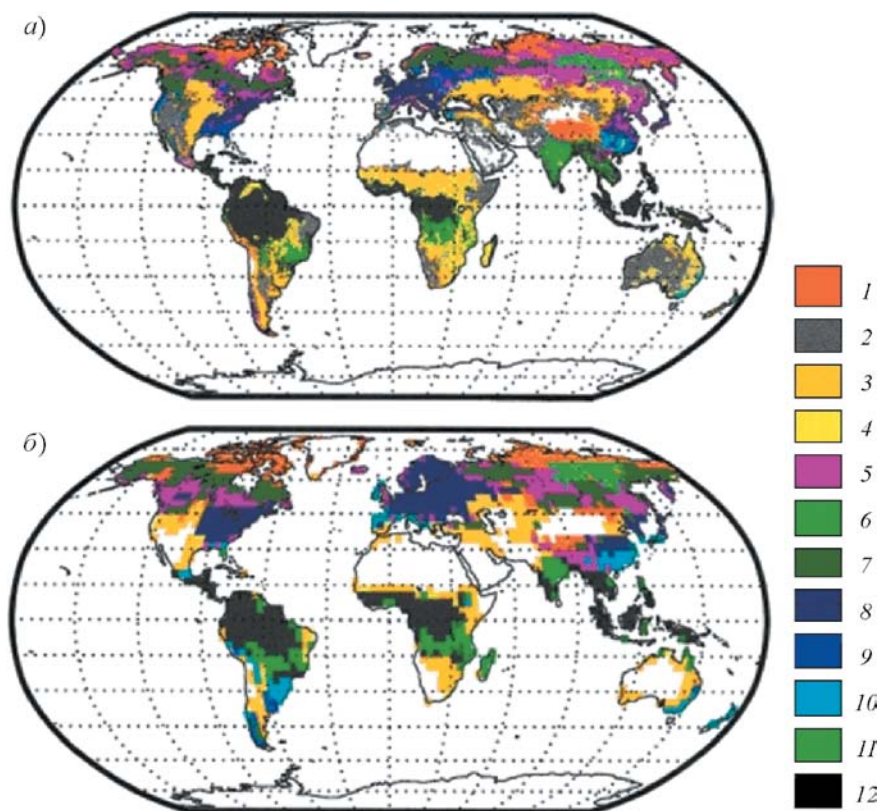
Вариант модели LPJ для северных широт дает текущее распределение растительности с упрощенным набором биомов (Cramer et al., 1999b) (рис. 6.19).

В работе (O'ishi et al., 2009) проведен эксперимент с моделью LPJ, учитывающей обратную связь растительность — климат. Использовались два климатических сценария МГЭИК (Climate Change 2001, 2001), соответствующие доиндустриальной (A1V1) и учетверенной (A4V4) концентрации  $\text{CO}_2$ ; анализировались достигаемые равновесные состояния растительности. При этом учет обратной связи растительность — климат усиливает потепление на 13%. Половина этого эффекта объясняется облесением тундры, уменьшающим альbedo, другая половина — увеличением покрытия растительностью в полузасушливых субтропиках.

Результаты расчетов с помощью модели LPJ для значимых изменений расположения биомов к 2100 г. относительно их расположения в 2000 г. были суммированы экспертами МГЭИК (Fischlin et al., 2007).

Динамическая модель SDGVM (Woodward et al., 2001; Woodward, Lomas, 2004) исходит





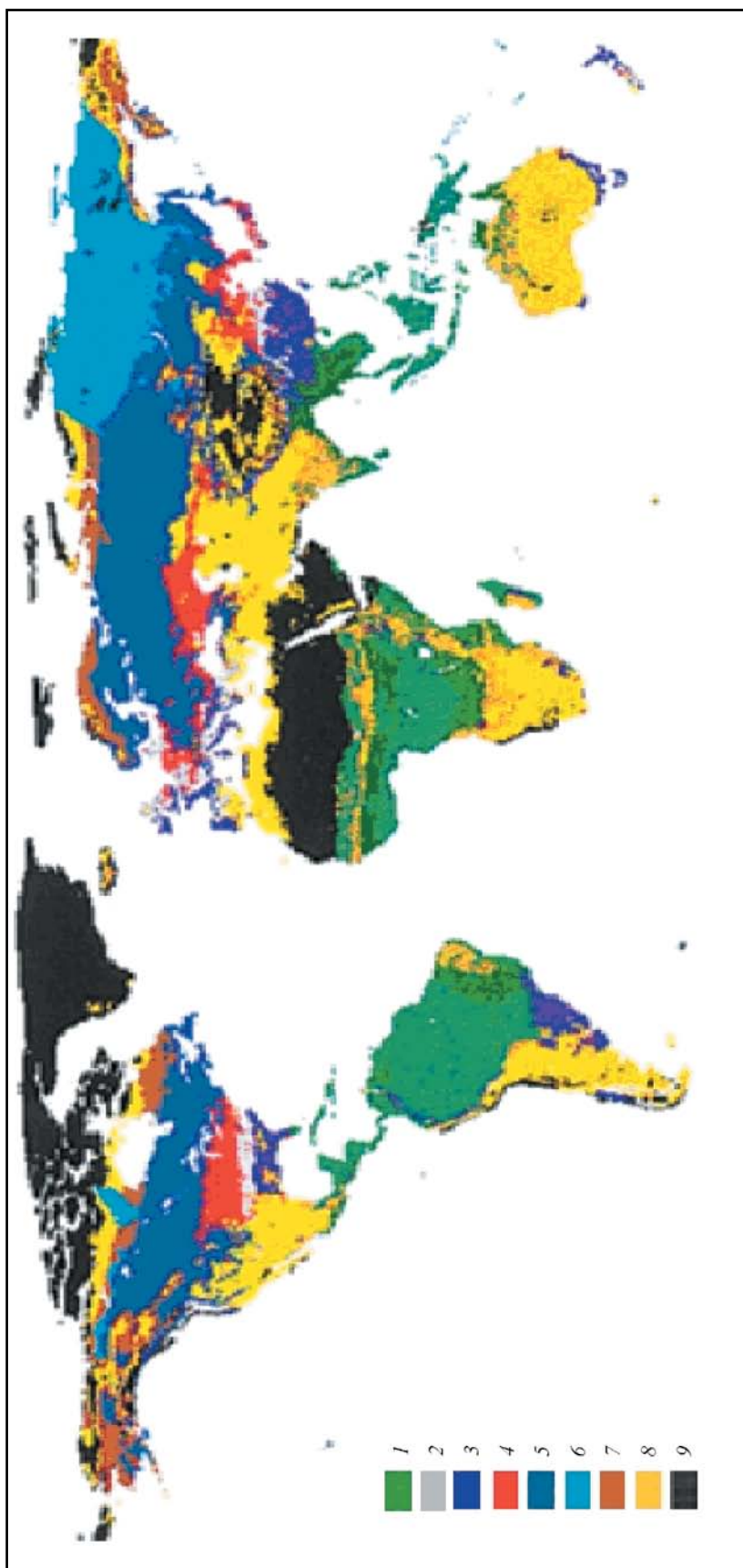
**Рис. 6.17.** Сравнение наблюдаемого (*а*) (Ramankutty, Foley, 1999) и модельного (*б*) (найденного с помощью LSM) расположения биомов для текущего климата (Bonan et al., 2003). 1 — тундра; 2 — кустарники; 3 — степь; 4 — саванна; 5 — бореальный смешанный лес (смешанный) умеренного пояса; 6 — бореальный листопадный лес; 7 — бореальный хвойный вечнозеленый лес; 8 — широколиственный листопадный лес умеренного пояса; 9 — хвойный лес умеренного пояса; 10 — бореальный смешанный лес (смешанный) умеренного пояса; 11 — тропический широколиственный листопадный лес; 12 — тропический широколиственный вечнозеленый лес.

из семи ФТР, которые образуют десять типов биомов, и, сохраняя все признаки имитационной модели, по своему устройству гораздо проще моделей LPJ и LSM. Расчетное распределение биомов (рис. 6.20) говорит об удовлетворительном качестве модельного описания на территории России.

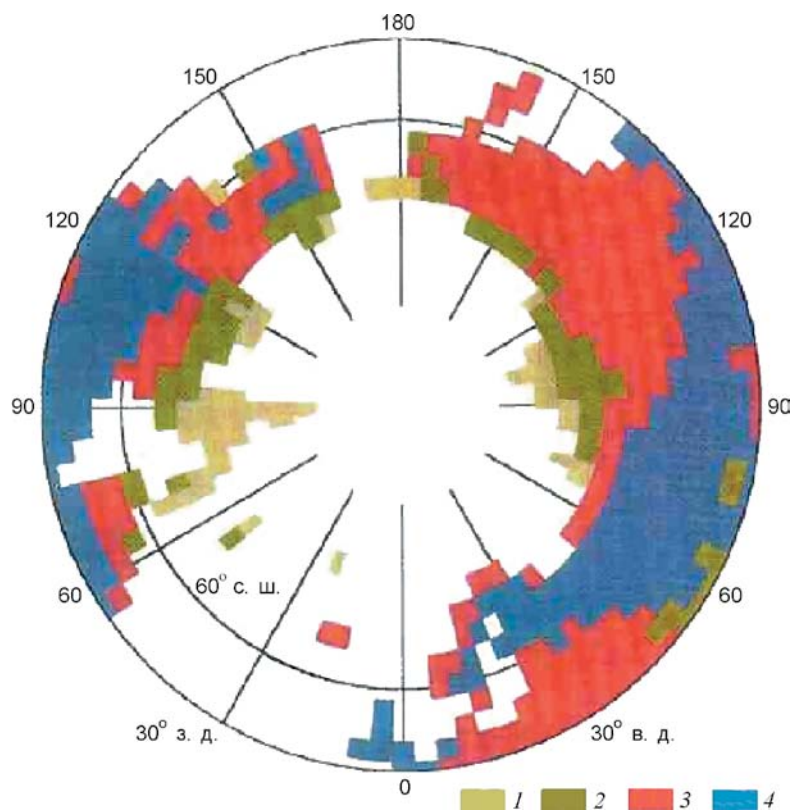
В работе (Sitch et al., 2008) для прогноза распределения растительности при сценариях A1FI, A2, B1, B2 (Climate Change 2001, 2001) применены пять известных DGVM. Помимо прочего, сделан прогноз расположения двух метабиомов — “деревьев” и “трав” — в 2100 г. Результаты прогноза для Северной Евразии по разным моделям оказались противоречивы, единственное согласие — в предсказании

распространения лесов на северо-востоке Сибири.

Сравнительно простая динамическая модель глобальной растительности (IBIS, Integrated Biosphere Simulator) построена в работе (Foley et al., 1996). Введено семь древесных и два травянистых ФТР, образующих 11 биомов. Деревья и травы конкурируют за свет и воду. Правила образования биомов из ФТР близки к таковым для BIOME3. Расчет с климатическими параметрами, соответствующими концу XX в., дал адекватное воспроизведение наблюдаемой растительности, цитируется по работе (Haxeltine, Prentice, 1996). Seriously расширенная версия этой модели IBIS2 была применена к расчету гидрологического и угле-



**Рис. 6.18.** Воспроизведение наблюдаемой растительности (спутниковые данные) моделью LPJ (Stamer et al., 2001; Sitch et al., 2003); биом представлен ФТР, имеющим максимальное покрытие. 1 — тропический широколиственный лес; 2 — хвойный вечнозеленый лес умеренного пояса; 3 — широколиственный вечнозеленый лес умеренного пояса; 4 — широколиственный листопадный лес умеренного пояса; 5 — бореальный хвойный вечнозеленый лес; 6 — бореальный хвойный листопадный лес; 7 — бореальный широколиственный листопадный лес; 8 — степь; 9 — земля без растительности (> 90%).



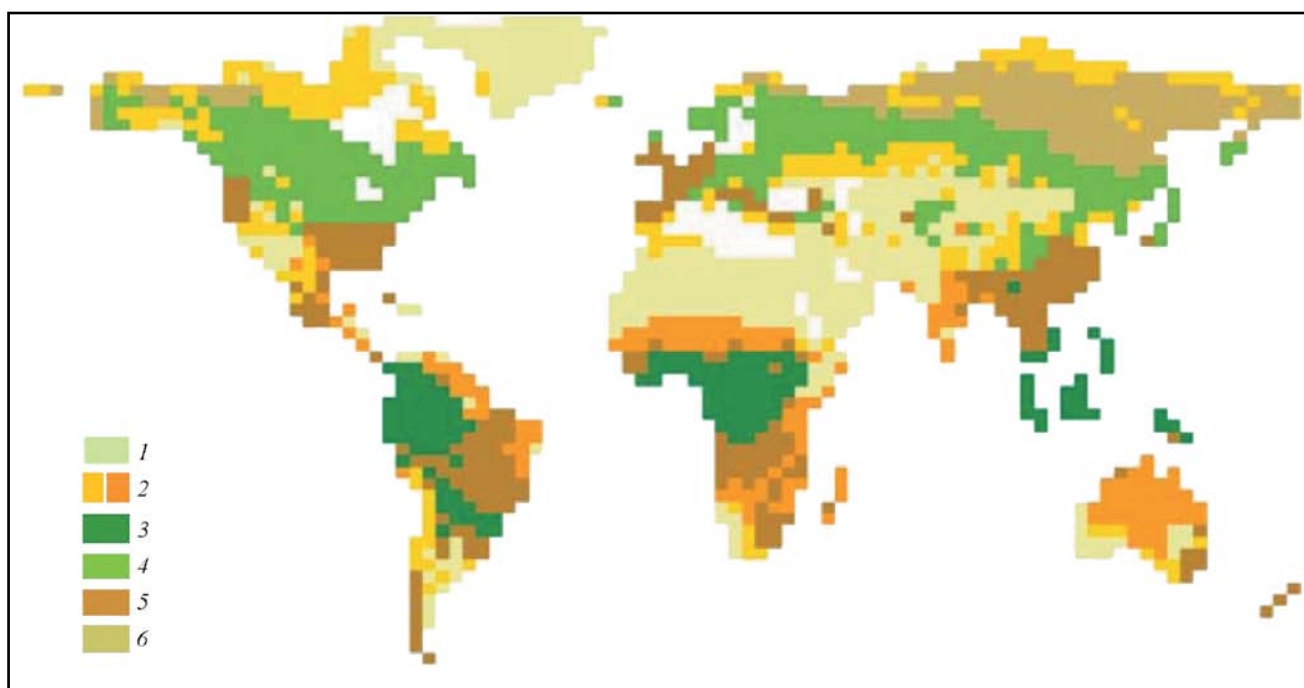
**Рис. 6.19.** Расположение биомов в 2000 г. по модели LPJ (Kittel et al., 2000). 1 — тундра и пустыня; 2 — степь; 3 — листопадный лес; 4 — вечнозеленый лес.

родного циклов и большого числа параметров растительности в глобальном масштабе в работе (Kucharik et al., 2000), в том числе было оценено современное распределение биомов. Результаты расчетов сравнивались с обширным объемом натуральных данных континентального и глобального масштабов. Было обнаружено в целом хорошее соответствие для биотических и абиотических компонентов.

Авторы работы (Bala et al., 2005) объединили глобальную климатическую модель INCCA (Thompson et al., 2004) с глобальной биосферной моделью IBIS2 (Foley et al., 1996, 1998) с целью изучения обратной связи между климатом и циклом углерода. Расположение и площади биомов прогнозируются до 2300 г. (табл. 6.10). Был использован сценарий A2 (Climate Change 2001, 2001), дающий к 2100 г. концентрацию  $\text{CO}_2$ , равную  $750 \text{ млн}^{-1}$ .

В работе (Higgins, Harte, 2006) использовалась модель IBIS2 с учетом обратной связи в системе климат — растительность. Исследованы возможные распределения растительности при прогнозируемом климате для нескольких сценариев миграции видов для выбранных ФТР (от “мгновенной” неограниченной миграции в любое местообитание до введения выборочных ограничений в скорости миграции для трав и деревьев). Показано, что сценарий миграции сильно влияет на распределение биомов и общий запас углерода в растительности и почве (различие — до полутора раз). На рис. 6.21 приведен вариант прогноза при неограниченной миграции.

В литературе предложены также многочисленные модели, исследующие разные, в том числе региональные, аспекты проблемы. Например, в работе (Starfield, Chapin III, 1996) предпринято подробное изучение влияния раз-



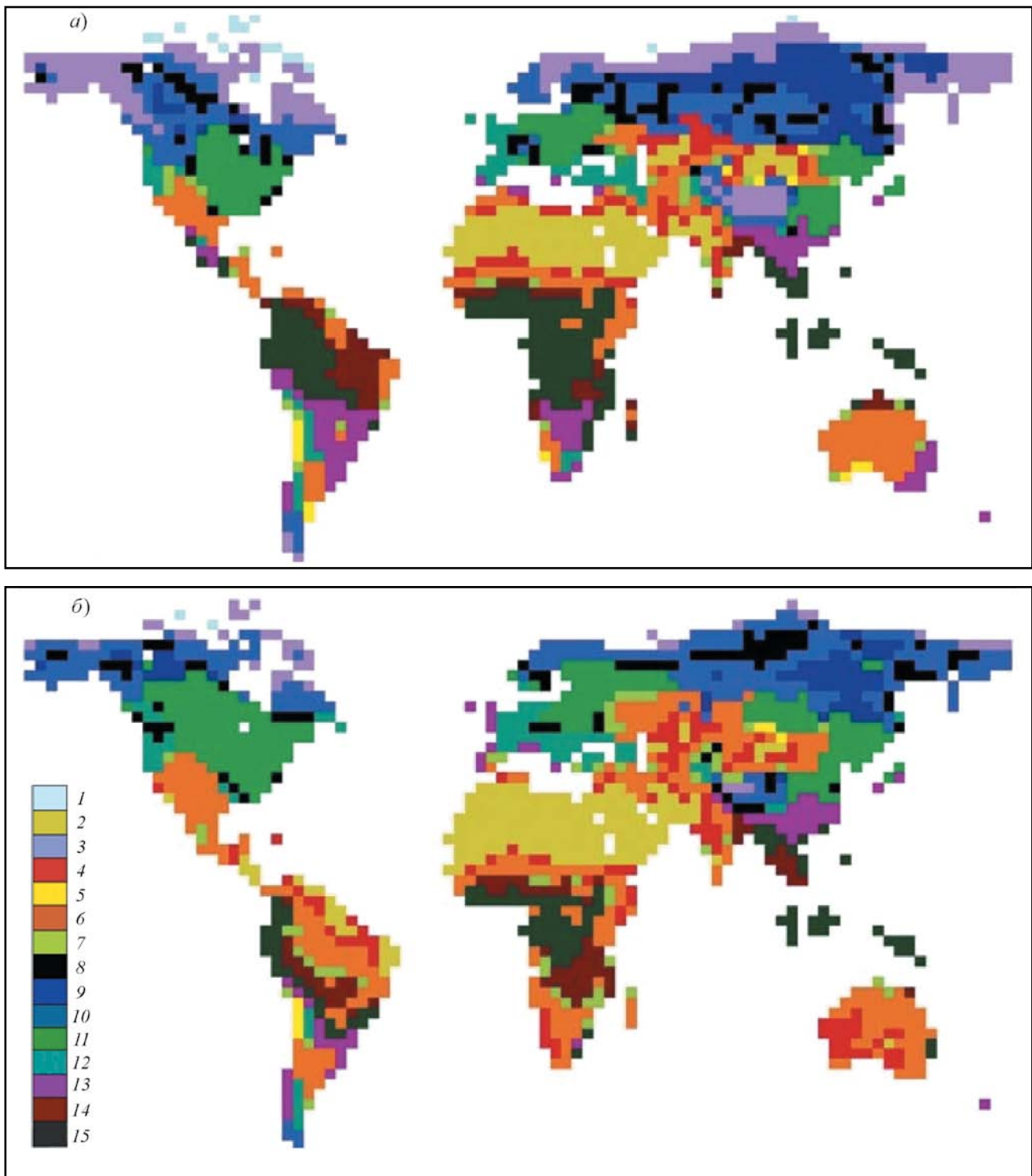
**Рис. 6.20.** Распределение доминирующих ФТР, рассчитанное с помощью модели SDGVM для 2000 г. (Woodward, Lomas, 2004). 1 — пустыня; 2 — степь и кустарники; 3 — вечнозеленый широколиственный лес; 4 — вечнозеленый хвойный лес; 5 — листопадный широколиственный лес; 6 — листопадный хвойный лес.

ных климатических и экологических факторов (температура, осадки, пожары, насекомые, доступность семян и т. д.) на присутствие тундровой и лесной растительности, т. е. фактически на расположение границы леса — тундра. Авторы работ (White et al., 2000a, 2000b) провели подробное исследование цикла углерода и распределения растительности для северных широт

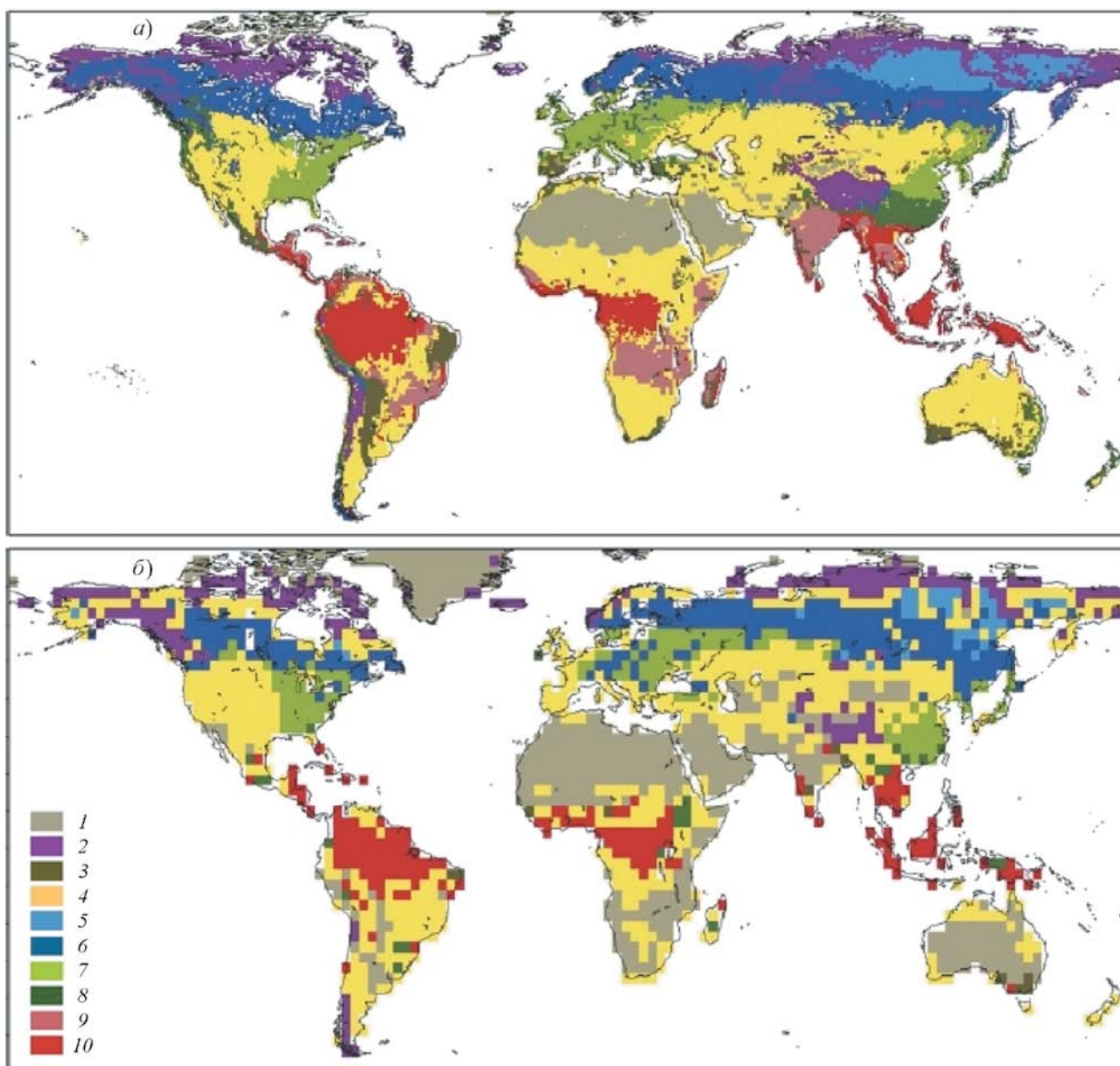
(севернее 50° с. ш.) с помощью DGVM Hybrid4.1 (Friend et al., 1997). Другим примером является работа (Shuman, 2010), которая представляет из себя вариант так называемой гэп-модели (gap-model) FAREAST. Он применен к анализу ареалов 57 видов деревьев на территории бывшего СССР с подробным исследованием текущего и возможного ареала лиственницы при разных

**Таблица 6.10.** Текущие и прогнозируемые с помощью модели IBIS2 на конец соответствующего столетия площади доминантных мировых биомов, % покрытия суши (Bala et al., 2005)

Биом	Конец прогнозного периода			
	2000 г.	2100 г.	2200 г.	2300 г.
Тропический лес	22,9	26,6	32,8	34,1
Лес умеренного пояса	21,1	24,3	29,7	30,5
Бореальный лес	7,9	10,6	7,4	7,0
Саванна и степь	11,8	11,8	10,1	10,2
Тундра	7,7	6,5	2,7	1,8
Пустыня	15,3	12,3	11,3	11,6
Полярная пустыня	13,3	7,9	6,0	4,8



**Рис. 6.21.** Доиндустриальное (а) и рассчитанное при сценарии A1FI (б), в котором концентрация CO<sub>2</sub> равна 1000 млн<sup>-1</sup> к 2100 г., распределение растительности (Higgins, Harte, 2006). 1 — полярная пустыня; 2 — пустыня; 3 — тундра; 4 — открытые кустарники; 5 — сомкнутые кустарники; 6 — степь; 7 — саванна; 8 — смешанный лес; 9 — бореальный листопадный лес; 10 — бореальный вечнозеленый лес; 11 — умеренный лиственный лес; 12 — умеренный вечнозеленый лес; 13 — умеренный широколиственный лес; 14 — тропический листопадный лес; 15 — тропический вечнозеленый лес.



**Рис. 6.22.** Сравнение наблюдаемого (а) (Haxeltine, Prentice, 1996) и расчетного (б) распределения растительности, полученного с помощью модели SEIB (Sato et al., 2007). 1 — пустыня; 2 — тундра; 3 — сухая лесостепь (кустарник); 4 — степь; 5 — бореальный листопадный лес; 6 — бореальный вечнозеленый лес; 7 — умеренный листопадный лес; 8 — умеренный вечнозеленый лес; 9 — тропический листопадный лес; 10 — тропический вечнозеленый лес.

сценариях потепления. В зависимости от места произрастания лиственница будет заменена елью или сосной. Показано, что смена лиственницы на ель связана положительной обратной связью с потеплением из-за меньшего альбеда ели.

Хорошо экофизиологически обоснованная модель DGVM, работающая с индивидуаль-

ными деревьями и травянистой растительностью, разработана Сато с соавторами (Sato et al., 2007). Модель использует 10 ФТР и текущий климат (1990—1999 гг.). Глобальное распределение растительности воспроизводится весьма удовлетворительно (рис. 6.22).

### Обсуждение

Различия между моделями касаются как точности описания расположения биомов, так и возможности учета влияния разных факторов. Например, никакая биоклиматическая модель не может непосредственно учесть влияния изменения концентрации  $\text{CO}_2$  на расположение и параметры биома. Обсуждение ограниченности возможностей этого типа моделей можно найти в работе (Woodward, Lomas, 2004). Помимо способности имитировать текущее распределение растительности, сильным критерием при оценке качества моделей является возможность описания самого процесса изменения растительности.

Все модели естественно предполагают неизменность используемых функциональных зависимостей. Здесь существуют некоторые трудности. Например, модельные эксперименты (Harrison, Prentice, 2003) показали, что учет (неучет) зависимости фотосинтеза от концентрации  $\text{CO}_2$  существенно влияет на расположение всех ФТР. Однако следует различать два аспекта этой зависимости. С одной стороны, во всех DGVM концентрация  $\text{CO}_2$  является входным параметром подмоделей фотосинтеза. Поэтому ее изменение прямо влияет на скорость ассимиляции. Но хорошо известно, что отмечаются долговременные адаптивные реакции фотосинтетического аппарата и устойчивой проводимости на увеличение концентрации  $\text{CO}_2$ , которые заметны по величине, трудно предсказуемы и являются существенным источником неопределенности прогнозов. Формально говоря, параметры подмоделей фотосинтеза должны зависеть от уровня  $\text{CO}_2$ . В целом физические закономерности естественно полагать неизменными, но нужно быть готовым к соответствующей подстройке используемых зависимостей в биотической части системы при обнаружении долговременных адаптивных изменений.

Результаты применения моделей даже в пределах одного их типа трудно сравнивать,

прежде всего, из-за разных систем классификации биомов.

Большинство имитационных моделей предсказывают, как было сказано выше, что при удвоении концентрации  $\text{CO}_2$  для территории России значительная часть площади тундры (до 35—60%) будет занята бореальным лесом (Harding et al., 2002). Его площадь, в свою очередь, несколько уменьшится или не изменится, вечнозеленый хвойный лес и ареал лиственницы сдвинутся на северо-восток, ареал последней уменьшится, зона степи изменится мало.

Имитационные модели систематически не сопоставлялись с биоклиматическими (биогеографическими). Среди последних прогнозы площади, например, бореальных лесов существенно различаются: исследования (Зукерт, 2000) и (Belotelov et al., 1996) предсказывают заметное увеличение их площади, работы (Голубятников, Денисенко, 2007) и (Smith et al., 1992) — примерное постоянство, а биоклиматическая модель (Soja et al., 2007; Tchebakova et al., 2010) — значительное их уменьшение. В любом случае для Северной Евразии результаты последней модели заметно противоречат результатам всех имитационных моделей — последние не предсказывают столь сильного наступления степей в Сибири. Различия лежат не в неизбежно несколько отличающихся сценариях климата, а в различии модельных подходов.

Что касается неопределенности в модельных прогнозах состояния растительности на конец XXI в., то систематическое сравнение пяти глобальных моделей сделано в работе (Sitch et al., 2008) (результаты приводились выше). Таким образом, можно сделать вывод, что и само распределение растительности, и связанные с ним ее параметры (например, углеродный баланс) заметно отличаются в зависимости от использованной модели.

### ГРАНИЦЫ ВЫСОТНЫХ ПОЯСОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ (ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВЫСОКОГОРНОГО ПОЯСА ДРЕВОСТОЕВ В ЮЖНОЙ СИБИРИ)

Реакции древесной растительности на изменения климата наиболее вероятны в экотоне горной лесотундры, где температура ограничивает рост растений (Shiyatov et al., 2007; Kullman, 2007). Это подтверждается результатами ряда исследований, в которых зафиксировано движение верхней границы леса (Beniston, 2003; Smith et al., 2003; Baker, Moseley, 2007). Расширение присутствия древесных растений на верхней границе их обитания отмечено в горах Скандинавии (Kullman, 2007), в Северной Финляндии и прилегающей к ней части России (Boettger et al., 2003), в горах Северной Америки (Luckman, Kavanagh, 2000; Klasner, Fagre, 2002). В горах Западной Европы наблюдается смещение вверх оптимума произрастания древостоев (Lenoir et al., 2008). Эти факты, установленные для лесов Европы и Америки, указывают на чувствительность горных лесов к наблюдаемым изменениям климата.

В то же время реакция сибирских лесов на изменения климата исследована значительно хуже, хотя Сибирь относится к зоне, в которой наблюдаются (и предсказываются) наиболее существенные изменения климата (Climate Change 2007, 2007; Shiyatov et al., 2007; Kharuk et al., 2006, 2008, 2009; Devi et al., 2008).

Следует ожидать, что реакция высокогорных лесов на изменения климата будет неоднородной, поскольку продвижение древесной растительности вверх зависит от мезо- и микрорельефа территории, от доступности защищенных от ветра локусов (Kullman, Kjallgren, 2006; Resler et al., 2005). Наличие таких локусов обусловлено основными топографическими параметрами рельефа: высотой над

уровнем моря (у. м.), азимутом и крутизной склона. В особых случаях (например, воздействие пожара) топографические свойства могут повлиять на пространственную структуру леса (Coblentz, Keating, 2008). Однако количественный анализ воздействия рельефа на изменение верхней границы леса в литературе не представлен (Kullman, 2007; Shiyatov et al., 2007).

Одним из подходов к решению такого рода задач является анализ временного ряда карт растительности на основе цифровой модели рельефа. Однако данный подход ограничен недостаточностью данных инвентаризации лесов, особенно для труднодоступных районов, к которым относятся высокогорные леса. В то же время имеющиеся топографические карты отображают ряд основных характеристик лесного покрова: на них представлены границы “сомкнутых древостоев” (сомкнутость крон  $\geq 0,25$ ) и редколесий (сомкнутость крон  $< 0,25$ ). На топокартах также представлена основная таксационная информация (видовой состав, высота и диаметр деревьев).

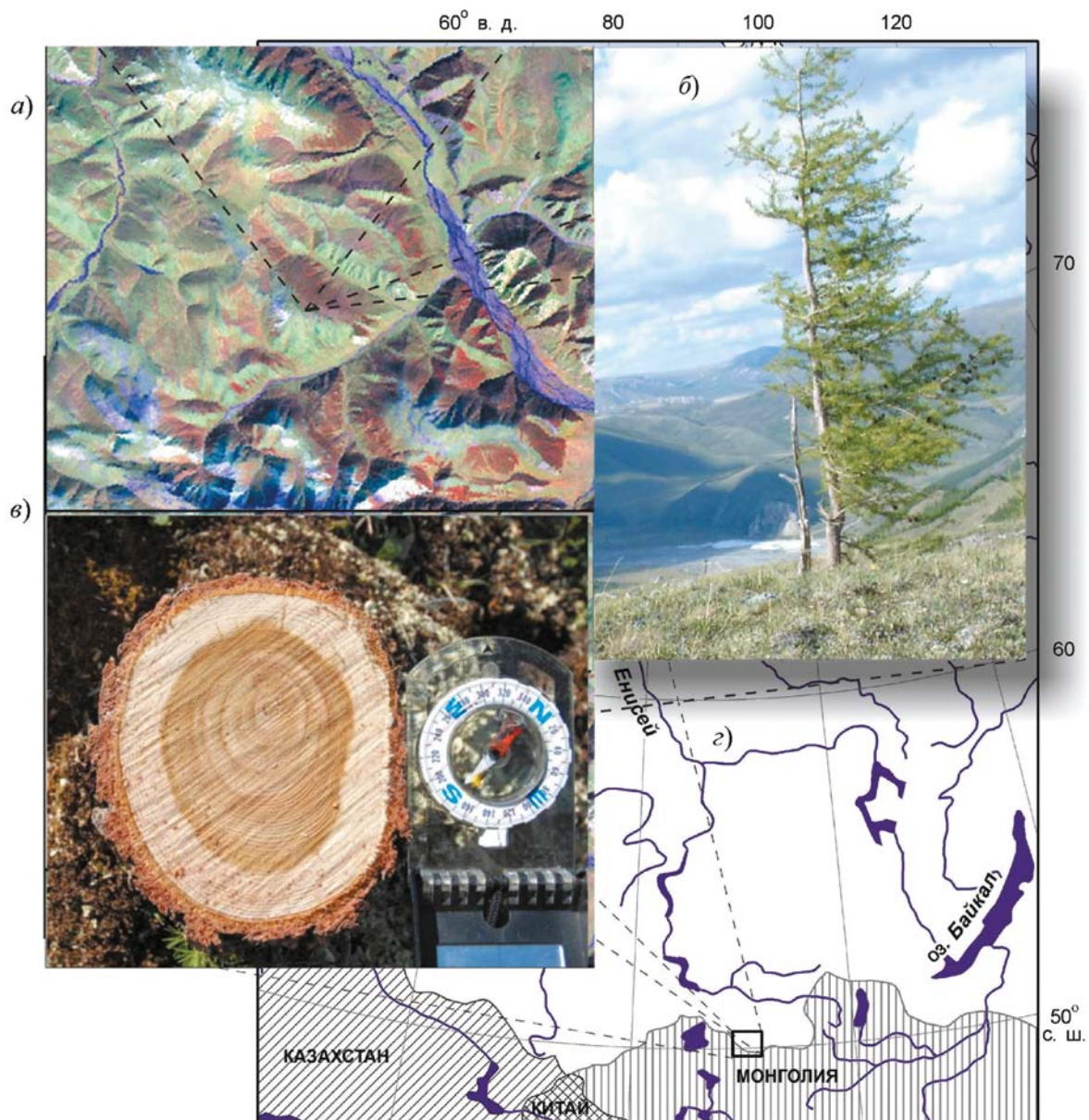
В настоящем разделе рассматриваются пространственно-временные изменения древесной растительности на верхнем пределе ее произрастания (хребет Сангилен, Южная Сибирь). В исследовании проведен анализ распределения сомкнутых древостоев в зависимости от топографии местности (высоты над у. м., азимута и крутизны склонов).

#### Материалы и методы

Объектом исследования были леса верхнего высотного пояса (1800—2500 м) хребта Сангилен (юг Алтае-Саянского региона, рис. 6.23).

Леса представлены лиственницей (*Larix sibirica* Ledeb) с примесью кедра (*Pinus sibirica* Du Tour) в высотном поясе 2200—2500 м. Хребет Сангилен является частью Алтае-Саянской горной системы (максимальная высота — до 4500 м), расчлененной густой речной сетью. Климат — резко континентальный, температура января варьирует от  $-12$  до  $-32^{\circ}\text{C}$ , июля —

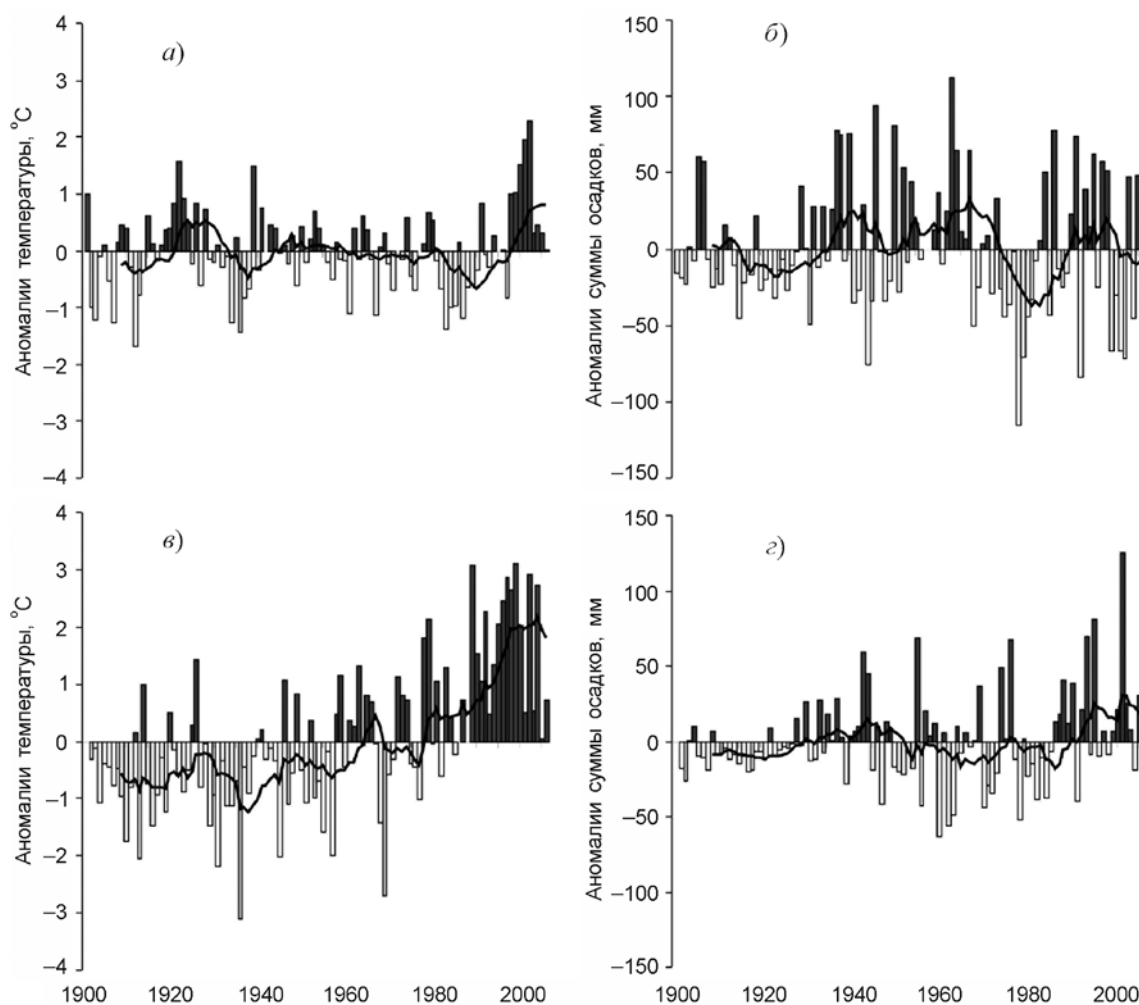




**Рис. 6.23.** Фрагмент снимка “Landsat” хребта Сангилен (*a*) и пример типичной растительности на пределе произрастания (*б*). Как форма кроны, так и распределение годичного прироста (*в*) определяются преобладающим направлением ветра; схема расположения объекта исследования (прямоугольник; *z*).

от 9 до 18°C. Количество осадков составляет ~390 мм/год, из них ~60% осадков выпадает в летнее время (Mitchell, Jones, 2005). За последние десятилетия наблюдался положительный тренд средних зимних и летних температур (рис. 6.24*a, в*), а также зимних осадков (рис. 6.24*z*).

В анализе использованы материалы полевых исследований (2007 г.), топографические карты (М 1:100 000, 1960 и 1983 гг.) и спутниковый снимок “Landsat-ETM” (дата съемки — 4 сентября 2002 г.). Площадь анализируемой территории ~95 тыс. га, что приблизительно соответствует одному листу карты. На иссле-



**Рис. 6.24.** Аномалии температуры (*а, в*) и суммы осадков (*б, г*) летом (*а, б*) и зимой (*в, г*) в 1900—2004 гг. (базовый период: 1900—2000 гг.). Зимний период включает сентябрь — май, летний — июнь — август (так определено ввиду суровости местного климата) (Mitchell, Jones, 2005).

дуемой территории не обнаружено признаков рубки лесов или пожаров. Параметры рельефа, использованные в анализе пространственного распределения древостоев, извлечены из цифровой модели рельефа SRTM с разрешением по горизонтали 90 м, по вертикали 15 м (USGS, 2007).

Полевые измерения выполнялись по шести высотным трансектам, ориентированным от границы сомкнутых древостоев (с сомкнутостью крон  $\geq 0,25$ ) в зону тундры (интервал высот 1800—2600 м). На пробных площадках в пределах трансект измерялись сомкнутость

крон, диаметр и высота деревьев; отмечались границы сомкнутых древостоев. Все пробные площадки ( $> 90$ ) были геопозиционированы, наземные данные использовались для дешифрирования снимка.

Информация о границах сомкнутых древостоев извлекалась из топографических карт (1960 и 1983 гг.), а также из генерированной по снимку “Landsat-ETM” картосхемы (2002 г.). Рассматривались только сомкнутые древостои (сомкнутость крон  $\geq 0,25$ ). Карты были отсканированы с разрешением 300 точек на дюйм,

географически привязаны (проекция UTM, зона 46, WGS 84) и векторизованы.

Генерирование картосхемы на основе съемки “Landsat” (размер пикселя  $30 \times 30$  м) выполнялось с помощью программного обеспечения Erdas Imagine (Leica..., 2005). Обучающие выборки (набор эталонов, по которым производилась классификация сомкнутых древостоев и фона) были сформированы по материалам полевых исследований и топографическим картам. Поскольку спектральные сигнатуры обучающих выборок имели нормальное распределение, был применен метод максимального правдоподобия с нечеткой сверткой (Leica..., 2005). Из 384 элементов “фона” правильно классифицировано 358, из 512 элементов класса “древостой” правильно классифицировано 408. Общая точность классификации, оцененная по матрице ошибок и к-статистике, оказалась удовлетворительна (85%,  $\kappa = 0,7$ ).

### *Оценка скорости смещения границы древостоев*

Скорость смещения границы древостоев оценивалась путем сравнения границ на топографической карте 1960 г. и картосхеме 2002 г. В анализе использовалась цифровая модель рельефа SRTM. Оценка изменения границ (2002 г. относительно 1960 г.) была выполнена вдоль линий сканирования (т. е. вдоль  $N$  трансект,  $N = 170$ ), пересекающих границы древостоев. Смещение границы древостоев по высоте определялось как разность высот границ древостоев в 2002 и 1960 гг.

Необходимо отметить, что верхняя граница сомкнутых лесов фрагментирована, сформирована мозаикой групп деревьев, что усложняло однозначное определение границы леса. В связи с этим принято рабочее определение, согласно которому к лесу относятся фрагменты, имеющие площадь не менее 5 га.

### *Исследуемые параметры пространственного распределения древостоев*

Анализ пространственного распределения древостоев по азимутальным направлениям склонов проведен с дискретизацией  $1$  и  $45^\circ$  (т. е. изучалось распределение соответственно по 360 секторам и по 8 секторам полного угла). Азимут распределения древостоев есть вектор, разделяющий диаграмму площади древостоев на две равные части (рис. 6.25).

По высоте над у. м. древостои были разделены на группы, расположенные в 100-метровых высотных интервалах (в пределах высотного диапазона 1800—2600 м).

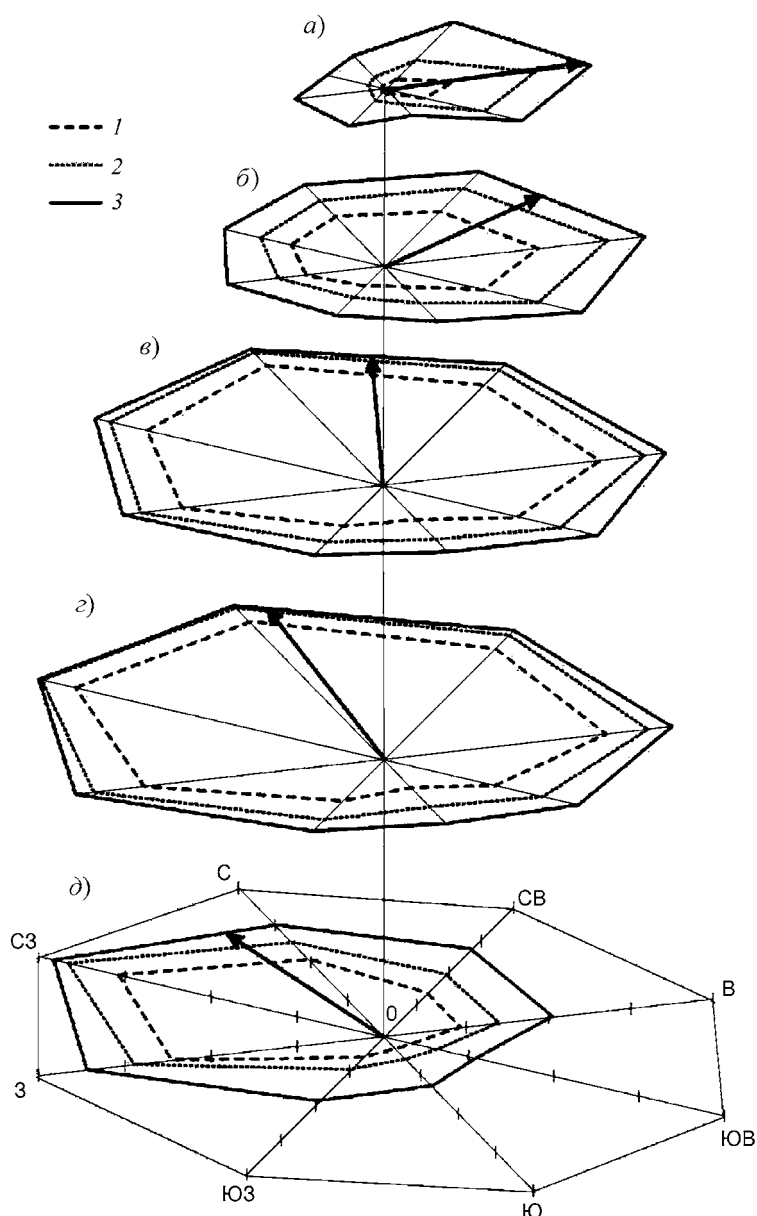
По крутизне склона выделено восемь интервалов ( $0—5$ ,  $5—10$ , ...,  $35—40^\circ$ ), из которых последний соответствует предельным значениям крутизны, на которых возможно произрастание деревьев.

Был проведен анализ изменения медиан распределений древостоев по высоте над у. м. и крутизне склона. Медиана высоты вычислялась как значение высоты над у. м., разделяющее распределение древостоев по высоте над у. м. на две равные части. Аналогично (но для крутизны склонов) определялась медиана крутизны склона.

Поскольку распределение элементов рельефа с заданной высотой, азимутом и крутизной склона неравномерно (например, пикселей с высотой 2400—2500 м гораздо меньше, чем с высотой 2000—2100 м), была выполнена следующая нормировка. Площадь древостоев, расположенных на рельефе с заданными значениями азимута, крутизны склона и высоты над у. м., соотносилась с полной площадью участков с такими же параметрами рельефа для всей анализируемой территории:

$$k_i = A_i / B_i. \quad (6.9)$$

Здесь индекс  $i$  обозначает  $i$ -ю категорию элемента рельефа;  $k_i$  — нормированную площадь для  $i$ -й категории элемента рельефа;  $A_i$  — площадь древостоев данного наземного класса в



**Рис. 6.25.** Распределение площади древостоев по азимутам для разных высотных поясов в 1960 (1), 1983 (2) и 2002 г. (3). Радиус-вектор показывает преобладающее направление распределения древостоев (по состоянию на 2002 г.). Площадь лесов пропорциональна площади многоугольника. а) 2400—2500 м; б) 2300—2400 м; в) 2200—2300 м; з) 2100—2200 м; д) 1800—1900 м.

пределах  $i$ -й категории элемента рельефа;  $B_i$  — общую площадь  $i$ -й категории элемента рельефа на всей анализируемой территории.

### *Оценка ошибок вычисления элементов рельефа*

Растровые изображения азимутальных направлений склонов и крутизны склонов вычислялись стандартными методами ГИС из

цифровой модели местности (ЦМР). В ЦМР значения яркости каждого пикселя (с координатами  $x, y$ ) соответствуют значению высоты над уровнем моря. Для вычисления азимутального направления и крутизны склона применялось окно  $3 \times 3$  пикселя (элемента разрешения). Для каждого пикселя вычислялись средние вариации высот ( $\Delta x$ ) и ( $\Delta y$ ) по осям  $x$

и  $y$ . Азимут определялся из уравнения, приведенного в (Leica..., 2005):

$$\theta = \frac{180}{\pi} \operatorname{tg}^{-1}(\Delta x / \Delta y), \quad (6.10)$$

где  $\theta$  — азимутальное направление склона, а  $\Delta x$  и  $\Delta y$  — средние вариации вдоль осей  $x$  и  $y$  соответственно.

Среднеквадратическая ошибка  $\delta(\theta)$  оценки азимутального направления (Taylor, 1982) вычислялась по формуле

$$\delta(\theta) = \frac{180\delta H}{\pi} \sqrt{\frac{2}{3((\Delta x)^2 + (\Delta y)^2)}}, \quad (6.11)$$

где  $\delta H$  — относительная ошибка определения высоты, равная 8,7 м (Rodriguez et al., 2006).

Крутизна склона  $\beta$  (в градусах) вычислялась по следующей формуле (Leica..., 2005):

$$\beta = \frac{180}{\pi} \operatorname{tg}^{-1} \left( \frac{\sqrt{(\Delta x / X_s)^2 + (\Delta y / Y_s)^2}}{2} \right), \quad (6.12)$$

где  $X_s$  и  $Y_s$  — пространственное разрешение пикселя ( $L$ ) вдоль осей  $x$  и  $y$  соответственно,  $L = X_s = Y_s = 90$  м (USGS, 2007).

Среднеквадратическая ошибка вычисления крутизны склона  $\delta(\beta)$  определялась следующим образом:

$$\delta(\beta) = \frac{587,88\delta H}{\pi L(4 + (\Delta x)^2 + (\Delta y)^2)}. \quad (6.13)$$

Ошибка вычисления азимута в данном исследовании была  $\delta(\theta) < 13^\circ$ , а ошибка вычисления крутизны склона  $\delta(\beta) < 4,5^\circ$  ( $< 3,5^\circ$  для склонов  $< 30^\circ$ ) для 90% исследуемой территории.

## Результаты

### Распределение древостоев по азимуту склонов

Представленная на рис. 6.25 диаграмма распределения древостоев по азимутам показывает, что это распределение является асимметричным и зависит от высоты над у. м. На высоте  $< 2200$  м древостои преимущественно расположены на северных и северо-западных склонах (с максимумом при  $328 \pm 13^\circ$ ;  $p < 0,05$ ). С увеличением высоты над у. м. радиус-вектор, указывающий максимум распре-

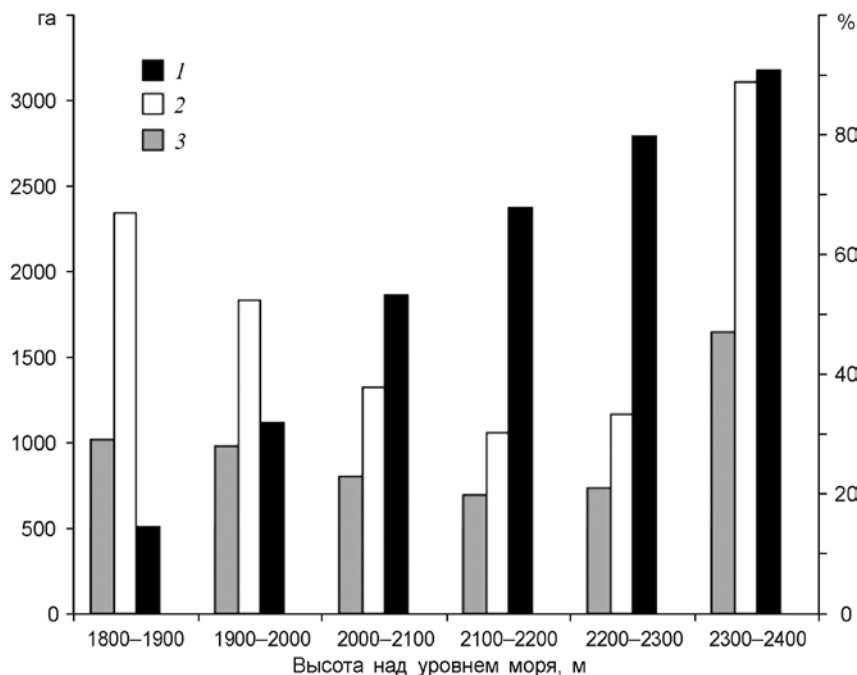


Рис. 6.26. Распределение прироста площади древостоев по высоте над уровнем моря. 1 — абсолютные значения в 2002 г. относительно 1960 г.; 2, 3 — увеличение площади в 2002 г. относительно 1960 г. и 1983 г. соответственно (%).

деления древостоев по азимуту, изменяясь по часовой стрелке, становится направленным на восток на пределе произрастания древостоев (рис. 6.25). Суммарное смещение радиуса-вектора составило  $120 \pm 13^\circ$ .

### *Площадь лесов и скорость смещения их границы*

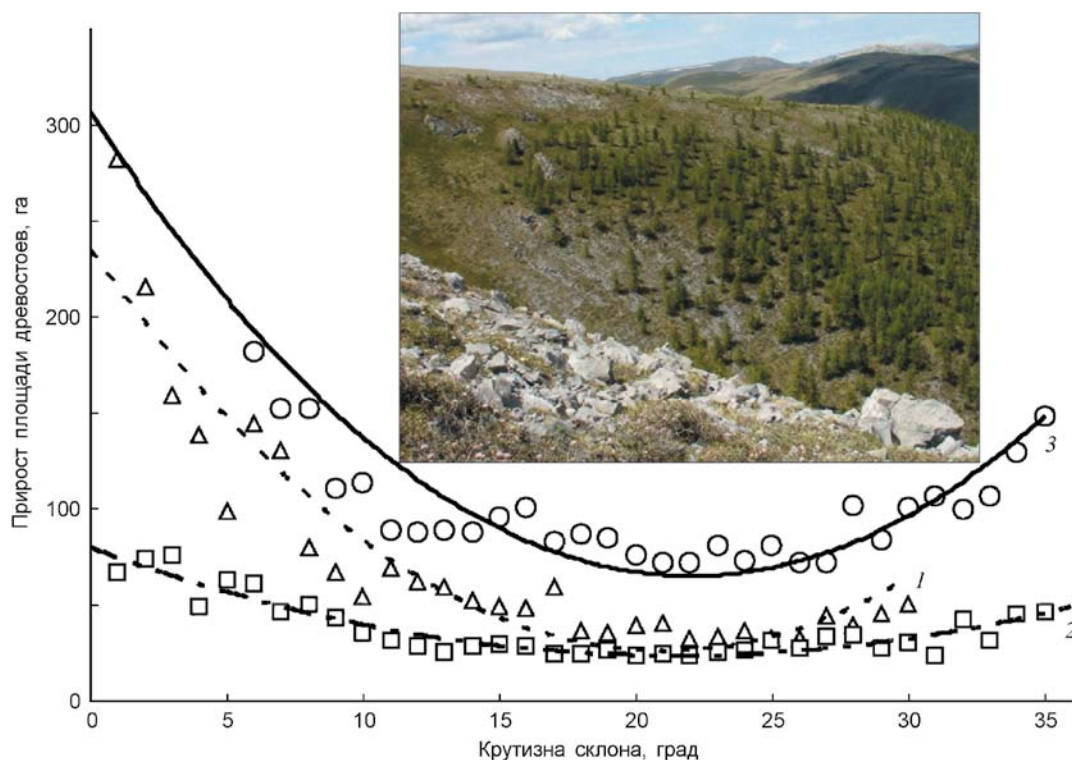
За анализируемый период (1960—2002 гг.) общая площадь сомкнутых древостоев увеличилась в  $\sim 1,5$  раза (рис. 6.26). Полученные данные указывают на то, что увеличение площади леса зависит от высоты над у. м. и крутизны склона (рис. 6.26, 6.27). Наиболее значительные относительные увеличения наблюдались в нижних ( $< 2000$  м) и высоких ( $> 2300$  м) высотных поясах (рис. 6.26). В 1960 г. в среднем верхний предел произрастания древостоев располагался на 2310 м. К 2002 г. граница сдвинулась до

2373 м. Таким образом, продвижение границы древостоев по высоте составило  $63 \pm 37$  м, что соответствует  $1,5 \pm 0,9$  м/год.

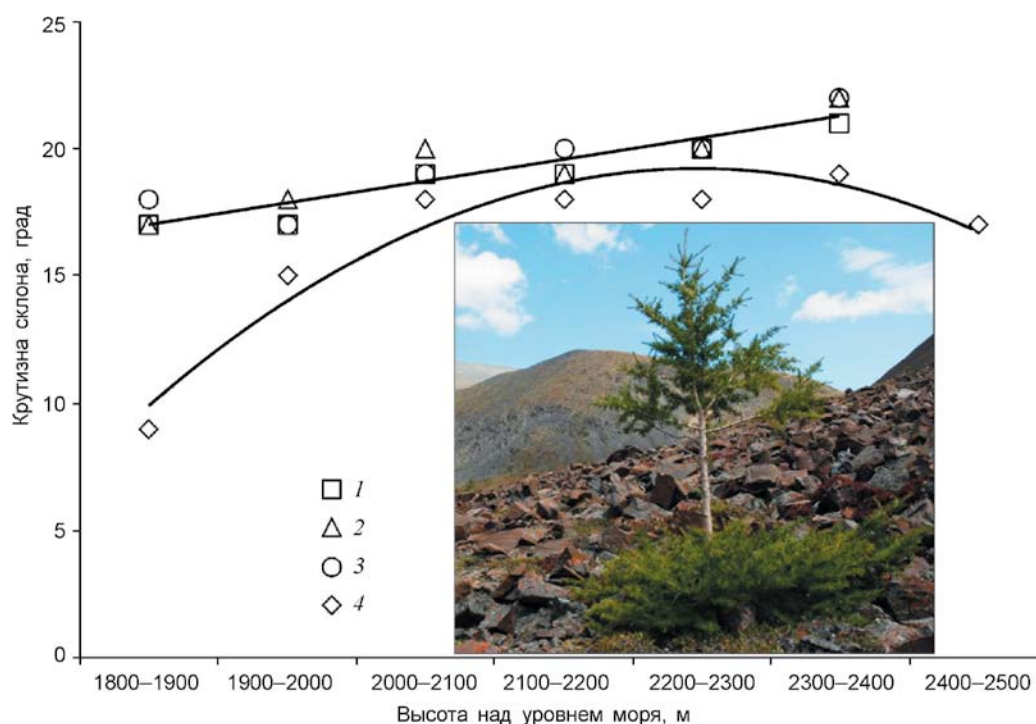
### *Распределение древесной растительности в зависимости от крутизны склонов*

Медиана крутизны склонов для территории, на которой расположены древостои, больше таковой для всей территории (включающей лесные и нелесные участки) (рис. 6.28). С увеличением высоты над у. м. положение медианы распределения древостоев по крутизне склонов смещается в сторону склонов с большей крутизной (рис. 6.28).

В течение анализируемого периода наблюдалась миграция древесной растительности на участки, имеющие малые значения крутизны склона, и в



**Рис. 6.27.** Зависимость прироста площади древостоев в 2002 г. относительно 1960 г. для разных значений крутизны склона и высотных поясов. 1) 1900—2000 м; 2) 2100—2200 м; 3) 2300—2400 м. Вставка: типичное распределение лесов по градиенту высоты. В течение исследуемого периода наблюдалось освоение древесной растительностью сравнительно слабо защищенных от ветра участков склона, расположенных у вершины горы.



**Рис. 6.28.** Зависимость медианы крутизны склона для древостоев (1 — 1960 г.; 2 — 1983 г.; 3 — 2002 г.) и для всей территории (4) от высоты над уровнем моря. Вставка: на пределе произрастания деревья подвергаются интенсивной снежной абразии и десикации. Нижние ветки лиственницы (высота произрастания 2400 м) соответствуют уровню снежного покрова.

меньшей степени — на участки с большими значениями крутизны склонов (рис. 6.27).

### Обсуждение

#### Влияние рельефа на динамику древостоя

Распределение древостоев в горах анизотропно по азимуту, высоте над у. м. и крутизне склонов. Для рассматриваемых древостоев оно изменилось в течение периода наблюдения 1960—2002 гг.

Азимутальное распределение древостоев асимметрично и зависит от высоты над у. м. В пределах исследуемой территории, представляющей экотон между бореальными лесами и степями Монголии, ежегодное количество осадков составляет < 400 мм. Это приводит к дефициту влаги на южных склонах. На низкогорье леса преобладают на северных склонах (с минимальными значениями — на южных, рис. 6.25).

С увеличением высоты медиана азимута распределения древостоев, двигаясь по направлению движения часовой стрелки, становится ориентированной на восток на высотном пределе произрастания древостоев (рис. 6.25). Эти изменения, вероятно, обусловлены воздействием преобладающих ветров, увеличивающимся с высотой произрастания (Holtmeier, Broll, 2005).

Поскольку для исследуемой территории отсутствуют данные о скорости и направлении ветра, оценка преобладающего направления ветра была выполнена на основании косвенных данных. В их число входили наблюдения по ориентации поваленных деревьев, форме древесных крон и форме радиального прироста на спилах (рис. 6.23б, в). Все перечисленные косвенные признаки указывают на то, что преобладающим является северо-западное направление ветра. Стоит отметить, что формы распределения ширины годичных колец и крон деревьев по азимуту подобны пространствен-

ному распределению древостоев по азимуту (рис. 6.23в, 6.25). О важности воздействия ветра на выживание деревьев также сообщается в работе (Kullman, Kjallgren, 2006). Воздействие ветра формирует резкую границу древостоев на наветренных склонах, тогда как на подветренных склонах наблюдается диффузная граница леса (рис. 6.27, вставка). В общем случае граница леса мозаична, поскольку выживание деревьев и возобновление леса определяются наличием защищенных от ветра элементов рельефа. Таким образом, азимутальное распределение высокогорных лесов формируется в основном под воздействием доминирующих ветров и дефицита влаги.

В отношении крутизны склонов древостои занимают склоны, имеющие бóльшую, чем средняя по рельефу, крутизну (рис. 6.28). С увеличением высоты над у. м. древостои осваивают более крутые, защищенные от ветра склоны: при переходе от низкогорий к высокогорьям медиана распределения древостоев по крутизне склона увеличивается с  $17\text{--}18^\circ$  до значений более  $20^\circ$  (рис. 6.28). Как было отмечено, медиана крутизны склона для древостоев отличается от медианы крутизны склонов для всей рассматриваемой территории (рис. 6.28).

### *Изменение площади древесной растительности*

За период наблюдения общая площадь древостоев увеличилась в  $\sim 1,5$  раза, причем прирост площади древостоев зависел от высоты произрастания и крутизны склонов (рис. 6.26, 6.27). Увеличение площади древостоев наблюдалось преимущественно в нижнем поясе. При этом деревья поселялись в основном на пологих (менее защищенных от ветра) склонах во всех высотных поясах. Указанные склоны в высокогорьях обычно расположены вблизи горных вершин, в низкогорье они приурочены к руслам водотоков. Миграция деревьев в локусы, относительно плохо защищенные от ветра, указывает на уменьшение

воздействия зимней десикации и снежной абразии — основных причин гибели возобновления (молодых растений). Освоение деревьями прирусловых пространств обусловлено, вероятно, ускоренным таянием снежного покрова весной, что предохраняет возобновление и подрост от гибели вследствие “вымокания”. Известно, что большая высота снежного покрова и его позднее таяние в низинах (например, вдоль рек) являются одним из основных факторов, ограничивающих укоренение и рост древесных растений (Peterson, Peterson, 1994). Предполагается, что в этих местах с повышением температуры рост деревьев будет ускоряться (Walker et al., 1999). Увеличение сомкнутости древостоев вдоль водотоков является примером климатически обусловленной нисходящей миграции деревьев.

Наряду с увеличением площади лесов в 1960—2002 гг. наблюдалось смещение верхней границы древостоев вверх со скоростью  $1,5 \pm 0,9$  м/год. В абсолютных величинах наблюдалось смещение границы древостоев на  $\sim 63 \pm 37$  м. Аналогичные данные опубликованы С. Г. Шиятовым с соавторами (Shiyatov et al., 2007) для верхней границы лесов Полярного Урала (35 м за период 1910—2000 гг.). Для верхней границы лесов в Скандинавии Кульман (Kullman, 2007) приводит бóльшие значения: наблюдаемое смещение 120—375 м за период с 1950 г. Для гор Северной Америки в работе (Munroe, 2003) представлены данные о наблюдаемом смещении верхней границы леса на 60—180 м по сравнению с 1870 г.

Полученные в данной работе результаты указывают на увеличение сомкнутости древостоев, трансформацию редиин в сомкнутые древостои, что согласуется с наблюдениями ряда других исследователей (например, Kullman, 2007; Holtmeier, Broll, 2005).

### *Влияние снежного покрова*

Высота снежного покрова весьма существенна для выживания подроста (Kharuk et al.,



2005; Shiyatov et al., 2007; Batllori et al., 2009). Критический период для подроста — это его выход выше уровня снежного покрова, когда резко увеличивается риск его повреждения вследствие десикации и снежной абразии, что приводит к гибели подроста либо его трансформации в стланиковую форму. Деревца, преодолевшие уровень снежного покрова, нередко не имеют ветвей в зоне воздействия снежной абразии (“деревья в юбке”, рис. 6.28, вставка).

Имеются указания на корреляционную связь между увеличением количества зимних осадков и смещением границы древостоев (Devi et al., 2008). Однако чрезмерное количество зимних осадков может отрицательно повлиять на подрост из-за уменьшения периода вегетации (Korner, 2005).

### *Температурное воздействие*

В течение анализируемого периода (1960—2002 гг.) наблюдался положительный тренд температуры как холодного, так и теплого сезонов года (рис. 6.24а, в). Повышение температуры произошло преимущественно в холодный сезон года (сентябрь — июнь) и составило 1,3°C по сравнению с аналогичным периодом 1917—1959 гг. Следовательно, увеличение зимней температуры примерно на 1°C позволяет продвинуться границе древостоев вверх примерно на 50 м. Возможно, что это — оценка снизу, поскольку равновесие с климатом, по-видимому, еще не успело установиться.

Повышение зимней температуры благоприятно также для возобновления, поскольку сопровождается уменьшением десикации и снежной абразии — главных причин повреждения и гибели подроста (Kullman, 2007; Kharuk et al., 2009). Наблюдающаяся в пределах исследуемой территории трансформация стланиковых форм лиственницы и кедра в стволовые также свидетельствует об уменьшении повреждения апикальных побегов в зимний период (рис. 6.28, вставка).

### *Заключение*

В данном разделе для рассматриваемой территории, на которой располагаются горные леса, показана зависимость пространственного распределения древостоев, а также их климатически обусловленных изменений от топографии территории. Установлено, что пространственная структура высокогорных лесов анизотропна и зависит от азимута, крутизны склона и высоты над у. м. Древостои на данной высоте произрастают преимущественно на склонах с крутизной выше средней. С увеличением высоты над у. м. древостои смещаются на защищенные склоны большей крутизны.

Азимутальное распределение древостоев верхнего высотного пояса формируется под воздействием преобладающих ветров и дефицита влаги.

Наблюдаемое потепление климата способствует освоению деревьями локусов, относительно слабо защищенных от зимней десикации и снежной абразии. Наблюдается увеличение площади древостоев как вследствие трансформации редины в сомкнутые древостои, так и из-за миграции деревьев по градиенту высоты.

## ЛИТЕРАТУРА

- Ведюшкин М. А., Колосов П. А., Минин А. А., Хлебопрос Р. Г., 1995. Мультистабильность на границах растительных зон, Сибирский экологический журнал, т. 2, № 3, с. 253—262.
- Величко А. А., Борисова О. К., Зеликсон Э. М., 1991. Растительность в изменяющемся климате, Вестник АН СССР, № 3, с. 82—94.
- Величко А. А., Борисова О. К., Зеликсон Э. М., Морозова Т. Д., 2002. К оценке изменений в состоянии растительного и почвенного покровов Восточно-Европейской равнины в XXI веке вследствие антропогенного изменения климата, в сб.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, СПб, Гидрометеиздат, т. XVIII, с. 208—220.
- Влияние изменений климата на экосистемы, 2001. М., Русский университет, 184 с.
- Вомперский С. Э., Сирин А. А., Глухов А. И., 1988. Формирование и режим стока при гидрорелесомелиорации, М., Наука, 168 с.

- Вомперский С. Э., Цыганова О. П., Ковалев А. Г., Глухова Т. В., Валяева Н. А., 1999.** Заболоченность территории России как фактор связывания атмосферного углерода, в кн.: Глобальная эволюция биосферы. Антропогенный вклад, М., Научный Совет НТП “Глобальные изменения природной среды и климата”, с. 124—144.
- Вомперский С. Э., Сирин А. А., Цыганова О. П., Валяева Н. А., Майков Д. А., 2005.** Болота и заболоченные земли России: попытка анализа пространственного распределения и разнообразия, Известия РАН, серия геогр., № 5, с. 21—33.
- Вомперский С. Э., Сирин А. А., Сальников А. А., Цыганова О. П., Валяева Н. А., 2011.** Оценка площади болотных и заболоченных лесов России, Лесоведение, № 5, с. 1—9.
- Воскова А. В., 2006.** Современные фенологические тенденции в природе центральной части Русской равнины, Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата географических наук, М., 24 с.
- Гидрология заболоченных территорий зоны многолетней мерзлоты Западной Сибири, 2009.** Под ред. С. М. Новикова, СПб, ВВМ, 536 с.
- Гидрология суши, 1973.** Термины и определения: ГОСТ 19179-73. Изд. офиц., М., Государственный комитет стандартов Совмина СССР, 34 с.
- Голубятников Л. Л., Денисенко Е. А., 2007.** Модельные оценки влияния изменений климата на ареалы зональной растительности равнинных территорий России, Известия РАН, серия геогр., № 2, с. 212—228.
- Гордиенко Н. С., Минин А. А., 2006.** Фенологические тенденции последних десятилетий в природе Южного Урала, Известия РАН, серия геогр., № 3, с. 48—56.
- Горышина Т. К., 1979.** Экология растений: учебное пособие, М., Высшая школа, 368 с.
- Гричук В. П., 1989.** История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене, М., Наука, 183 с.
- Гричук В. П., 2002.** Глава 5. Растительность. Растительность позднего плейстоцена, в кн.: Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130 000 лет. Атлас-монография “Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии. Поздний плейстоцен — голоцен — элементы прогноза”, вып. II. Общая палеогеография, под ред. А. А. Величко, М., Геос, с. 64—89.
- Гричук В. П., Борисова О. К., 2009.** Глава 9. Растительный покров. 9А. Поздний плейстоцен (карты 20—21), в кн.: Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен — голоцен. Атлас-монография, М., Геос, с. 70—74.
- Гусев Е. М., Насонова О. Н., Джоган Л. Я., 2005.** Моделирование процессов теплового, водного и углеродного обменов в экосистеме соснового леса, Известия РАН. Физика атмосферы и океана, т. 41, № 2, с. 227—241.
- Гусев Е. М., Насонова О. Н., 2007.** Методика оценки динамики водного и углеродного балансов в экосистеме соснового леса, Известия РАН. Физика атмосферы и океана, т. 43, № 1, с. 1—11.
- Гусев Е. М., Насонова О. Н., 2010.** Моделирование тепло- и влагообмена поверхности суши с атмосферой, М., Наука, 327 с.
- Заварзин Г. А., Кудяров В. Н., 2006.** Почва как главный источник углекислоты и резервуар органического углерода на территории России, Вестник РАН, т. 76, № 1, с. 14—29.
- Замолодчиков Д. Г., Уткин А. И., 2000.** Система конверсионных отношений для расчета чистой первичной продукции лесных экосистем по запасам насаждений, Лесоведение, № 6, с. 54—63.
- Зеликсон Э. М., Борисова О. К., Кременецкий К. В., Величко А. А., 2002.** Запасы фитомассы и углерода в оптимум микулинского межледниковья, максимум валдайского оледенения и оптимум голоцена в Восточной Европе, в кн.: Пути эволюционной географии (итоги и перспективы), под ред. И. И. Спасской, М., ИГ РАН, с. 253—269.
- Зеликсон Э. М., Борисова О. К., Величко А. А., 2010.** Глава 8. Растительный покров, в кн.: Климаты и ландшафты Северной Евразии в условиях глобального потепления: ретроспективный анализ и сценарии, под ред. А. А. Величко, М., Геос, с. 110—119.
- Зукерт Н. В., 2000.** Возможные смещения границ растительных зон в Якутии при изменении климата, Проблемы региональной экологии, № 4, с. 74—81.
- Калякин В. Н., Смирнова О. В., Турубанова С. А., 2004.** Изменение состава и распространения видов-эдикаторов природных экосистем Северной Евразии с конца плейстоцена до позднего голоцена, в кн.: Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность, кн. 1, М., Наука, 479 с.
- Климанов В. А., Сирин А. А., 1997.** Динамика торфонакопления болотами Северной Евразии за последние 3000 лет, Доклады Академии наук, т. 354, № 5, с. 683—686.

- Клименко В. В., Климанов В. А., Сири́н А. А., Слепцов А. М., 2001.** Изменения климата на западе европейской части России в позднем голоцене, Доклады Академии наук, т. 376, № 5, с. 679—683.
- Кожаринов А. В., Минин А. А., 2001.** Современные тенденции в состоянии природы Русской равнины, в сб.: Влияние изменений климата на экосистемы. Серия публикаций Департамента природоохранной политики и экспертизы Всемирного фонда дикой природы, выпуск 4, М., Русский университет, с. 1.17—1.23.
- Кудеяров В. Н., 2000.** Вклад почвы в баланс CO<sub>2</sub> атмосферы на территории России, Доклады Академии наук, т. 375, № 2, с. 275—277.
- Кудеяров В. Н., Заварзин Г. А., Благодатский С. А., Борисов А. В., Воронин П. Ю. и др., 2007.** Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России, М., Наука, 315 с.
- Куприянова М. К., Новоженев Ю. И., Щенникова З. Г., 2000.** Фенологические наблюдения во внеклассной краеведческой работе: Учебное пособие для учителей биологии, географии, естествознания и природоведения средних школ, Екатеринбург, Банк культурной информации, 244 с.
- Мазинг В. В., 1974.** Актуальные проблемы классификации и терминологии в болотоведении. Типы болот СССР и принципы их классификации, Л., Наука, с. 8—12.
- Маслов Б. С., 2009.** Гидрология торфяных болот, М., Россельхозакадемия, 266 с.
- Мелиоративно-болотные стационары России, 2006.** Составители Б. С. Маслов, В. К. Константинов, Б. В. Бабилов, Э. Ахти, Научный центр Ванта, METLA, Финляндия, 398 с.
- Минаева Т. Ю., Сири́н А. А., 2002.** Торфяные пожары — причины и пути предотвращения, Наука и промышленность России, № 9, с. 3—8.
- Минаева Т. Ю., Сири́н А. А., 2011.** Биологическое разнообразие болот и изменение климата, Успехи современной биологии, т. 131, № 4, с. 393—406.
- Минаева Т. Ю., Трофимов С. Я., Чичагова О. А., Дорофеева Е. И., Сири́н А. А. и др., 2008.** Накопление углерода в почвах лесных и болотных экосистем Южного Валдая в голоцене, Известия РАН, серия биол., № 5, с. 607—616.
- Минин А. А., 2000.** Фенологические особенности состояния экосистем Русской равнины за последние десятилетия, Известия РАН, серия геогр., № 3, с. 75—80.
- Минин А. А., 2002.** Перспективы фенологического мониторинга в России, в сб.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, т. XVIII, СПб, Гидрометеоиздат, с. 158—166.
- Минин А. А., Неронов В. М., 1996.** Климат и проблемы сохранения биоразнообразия в пределах Сахаро-Гобийской пустынной области. Сообщение 1. Тенденции современных климатических изменений, Проблемы освоения пустынь, № 3, с. 3—10.
- Моисеев Б. Н., Алябина И. О., 2007.** Оценка и картографирование составляющих углеродного и азотного балансов в основных биомах России, Известия РАН, серия геогр., № 5, с. 1—12.
- Наставления гидрометеорологическим станциям и постам, 1990.** Вып. 8. Гидрометеорологические наблюдения на болотах, Изд. 3-е, перер. и доп., Л., Гидрометеоиздат, 360 с.
- Никольская М. В., Черкасова М. Н., 1982.** Динамика голоценовых флор Таймыра (по палеофитологическим и геохронологическим материалам), в кн.: Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене, под ред. А. А. Величко, И. И. Спасской, Н. А. Хотинского, М., Наука, с. 192—201.
- Новенко Е. Ю., 2009.** Растительный покров. 9Б. Голоцен (карта 22), в кн.: Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен — голоцен. Атлас-монография, М., Геос, с. 74—78.
- Основные направления действий по сохранению и рациональному использованию торфяных болот России, 2003.** Министерство природных ресурсов Российской Федерации, М., Российская программа Международного бюро по сохранению водно-болотных угодий, 24 с.
- Региональные изменения климата и угроза для экосистем, 2001—2003.** Под ред. А. О. Кокорина, А. А. Минина, А. А. Шепелевой. Вып. 1—4. Алтай-Саянский, Чукотский, Кольский, Таймырский экорегионы, М., Русский университет, 24 с.
- Сезонная жизнь природы Русской равнины. Календари природы, 1965, 1969, 1970, 1979, 1980.** Л., Наука.
- Семенов С. М., Кухта Б. А., Гельвер Е. С., 2004.** О нелинейности климатогенных изменений сроков фенологических явлений у древесных растений, Доклады Академии наук, т. 396, № 3, с. 427—429.
- Семенов С. М., Ясюкевич В. В., Гельвер Е. С., 2006.** Выявление климатогенных изменений, М., Метеорология и гидрология, 325 с.

- Сирин А. А., 1999.** Водообмен и структурно-функциональные особенности лесных болот (на примере европейской тайги), Автореферат диссертации доктора биологических наук, М., 44 с.
- Сирин А., Минаева Т., Возбранная А., Барталев С., 2011.** Как избежать торфяных пожаров? Наука в России, № 2, с. 13—21.
- Соколов Л. В., 2006.** Влияние глобального потепления климата на сроки миграции и гнездования воробьиных птиц в XX веке, Зоологический журнал, т. 85, № 3, с. 317—341.
- Соколов Л. В., Гордиенко Н. С., 2008.** Повлияло ли современное потепление климата на сроки прилета птиц в Ильменский заповедник на Южном Урале? Экология, № 1, с. 58—64.
- Торфяные болота России: к анализу отраслевой информации, 2001.** Под ред. А. А. Сирина, Т. Ю. Минаевой, М., Геос, 190 с.
- Углерод в лесном фонде и сельскохозяйственных угодьях России, 2005.** М., Товарищество научных изданий КМК, 200 с.
- Удра И. Ф., 1988.** Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии, Киев, Наукова думка, 197 с.
- Усольцев В. А., 2008.** Этюды о наших лесных деревьях, Екатеринбург, Банк культурной информации, 183 с.
- Уткин А. И., Гульбе П. А., Гульбе Я. И., Ермолова Л. С., 1994.** Биопродуктивность лесных экосистем: Компьютерная база данных, М., Институт лесоведения РАН, ЦЕПЛ РАН, 218 с.
- Фенологические наблюдения (организация, проведение, обработка), 1982.** Унифицированное руководство для добровольной фенологической сети, Л., Наука, 223 с.
- Физико-географическое районирование СССР, 1968.** Под ред. Н. А. Гвоздецкого, М., Изд-во МГУ, 579 с.
- Харук В. И., Шиятов С. Г., Касишке Е., Федотова Е. В., Наурзбаев М. М., 2002.** Реакция экотона “лес–тундра” на изменение климата, в сб.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, СПб, Гидрометеоздат, т. XVIII, с. 234—260.
- Хотинский Н. А., Климанов В. А., 2002.** Глава 5. Растительность. Растительность голоцена, в кн.: Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130 000 лет. Атлас-монография “Развитие ландшафтов и климата Северной Евразии. Поздний плейстоцен — голоцен — элементы прогноза”. Вып. II. Общая палеогеография, под ред. А. А. Величко, М., Геос, с. 89—105.
- Цельникер Ю. Л., 1996.** Влияние температуры на сроки распускания и скорость роста листьев у лиственных деревьев, в сб.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем, т. XVI, СПб, Гидрометеоздат, с. 164—176.
- Шигалев А. А., Шиманюк А. П., 1949.** Сезонное развитие природы Европейской части СССР, Географгиз, 240 с.
- Шульц Г. Э., 1981.** Общая фенология, Л., Наука, 188 с.
- Экосистемы болот, 2004.** В кн.: Состояние биоразнообразия природных экосистем России, под ред. В. А. Орлова, А. А. Тишкова, М., НИИ-Природа, с. 103—113.
- Assessment on Peatlands, Biodiversity and Climate Change: Main Report, 2008.** F. Parish, A. Sirin, D. Charman, H. Joosten, T. Minayeva, M. Silvius, and L. Stringer (eds.), Global Environment Centre, Kuala Lumpur and Wetlands International, Wageningen, 179 p., <http://www.peat-portal.net/index.cfm?&menuid=123&parentid=113>.
- Baker B. B. and Moseley R. K., 2007.** Advancing tree line and retreating glaciers: Implications for conservation in Yunnan, P. R. China, Arctic, Antarctic and Alpine Research, vol. 39, No. 2, pp. 200—209.
- Bala G., Caldeira K., Mirin A., Wickett M., and Delire C., 2005.** Multicentury changes to the global climate and carbon cycle: Results from a coupled climate and carbon cycle model, J. Climate, vol. 18, No. 21, pp. 4531—4544.
- Baldocchi D. D., Hincks B. B., and Meyers T. P., 1988.** Measuring biosphere–atmosphere exchanges of biologically related gases with micrometeorological methods, Ecology, vol. 69, pp. 1331—1340.
- Barbier K. E., 1981.** Peat Stratigraphy and Climatic Change. A Paleoecological Test of the Theory of Cyclic Peat Bog Regeneration, Rotterdam, A. A. Balkema, 219 p.
- Batllori E., Camarero J., Ninot J., and Gutierrez E., 2009.** Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* tree line ecotones. Implications and potential responses to climate warming, Global Ecology and Biogeography, vol. 18, No. 40, pp. 460—472.
- Beaubien E. G. and Johnson D. L., 1994.** Flowering plant phenology and weather in Alberta, Canada, Int. J. Biometeorol., vol. 38, pp. 23—27.
- Beer C., Reichstein M., Tomelleri E., Ciais P., Jung M., et al., 2010.** Terrestrial gross carbon dioxide

- uptake: Global distribution and covariation with climate, *Science*, vol. 329, pp. 834–838.
- Belotelov N. V., Bogatyrev B. G., Kirilenko A. P., and Venevsky S. V., 1996.** Modelling of time-dependent biome shifts under global climate changes, *Ecological Modelling*, vol. 87, No. 1–3, pp. 29–40.
- Beniston M., 2003.** Climatic change in mountain regions: A review of possible impacts, *Climatic Change*, vol. 59, pp. 5–31.
- Berthelot M., Friedlingstein P., Ciais P., Monfray P., Dufresne J. L., et al., 2002.** Global response of the terrestrial biosphere to CO<sub>2</sub> and climate change using a coupled climate-carbon cycle model, *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 16, No. 4, 1084, doi: 10.1029/2001GB001827.
- Bigelow N. H., Brubaker L. B., Edwards M. E., Harrison S. P., Prentice I. C., et al., 2003.** Climate change and Arctic ecosystems: 1. Vegetation changes north of 55°N between the last glacial maximum, mid-Holocene and present, *J. Geophys. Res.*, vol. 108, No. D19, 8170 p.
- Boettger T., Hiller A., and Kremenetski K., 2003.** Mid-Holocene warming in the northwest Kola Peninsula, Russia: Northern pine-limit movement and the stable isotope evidence, *The Holocene*, vol. 13, pp. 403–410.
- Bonan G. B. and Levis S., 2006.** Evaluating aspects of the Community Land and Atmosphere Models (CLM3 and CAM3) using a dynamic global vegetation model, *J. Climate*, vol. 19, No. 11, pp. 2290–2301.
- Bonan G. B., Levis S., Kergoat L., and Oleson K. W., 2002.** Landscapes as patches of plant functional types: An integrating concept for climate and ecosystem models, *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 16, No. 2, doi: 10.1029/2000GB001360, pp. 1–18.
- Bonan G. B., Levis S., Sitch S., Vertenstein M., and Oleson K. W., 2003.** A dynamic global vegetation model for use with climate models: Concepts and description of simulated vegetation dynamics, *Global Change Biology*, vol. 9, No. 11, pp. 1543–1566.
- Bonan G., Mearns L., Feddema J., Washington W., Meehl J., et al.** Land use and land cover change as a climate forcing, in: *The Community Climate System Model, Resume of a Set of Works*, <http://www.cesm.ucar.edu/models/>.
- Bondeau A., Smith P., Zaehle S., Schaphoff S., Lucht W., et al., 2007.** Modelling the role of agriculture for the 20th century global terrestrial carbon balance, *Global Change Biology*, vol. 13, pp. 679–706.
- Box E. O., 1995.** Factors determining distributions of tree species and plant functional types, *Vegetatio*, vol. 121, No. 1/2, pp. 101–116.
- Brovkin V., Ganopolski A., and Svirezhev Y., 1997.** A continuous climate-vegetation classification for use in climate-biosphere studies, *Ecological Modelling*, vol. 101, No. 2, pp. 251–261.
- Callaghan T. V., Crawford R. M. M., Eronen M., Hofgaard A., Payette S., et al., 2002.** The dynamics of the tundra–taiga boundary: An overview and suggested coordinated and integrated approach to research, *Ambio, Special Report No. 12, Dynamics of the Tundra–Taiga Interface*, pp. 3–5.
- Cao M. and Woodward F. I., 1998a.** Net primary and ecosystem production and carbon stocks of terrestrial ecosystems and their responses to climate change, *Global Change Biology*, vol. 4, No. 2, pp. 185–198.
- Cao M. and Woodward F. I., 1998b.** Dynamic responses of terrestrial ecosystem carbon cycling to global climate change, *Nature*, vol. 393, No. 6682, pp. 249–252.
- Cao M., Prince S. D., and Shugart H. H., 2002.** Increasing terrestrial carbon uptake from the 1980s to the 1990s with changes in climate and atmospheric CO<sub>2</sub>, *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 16, No. 4, 1069 p., doi: 10.1029/2001GB001553.
- Charman D., 2002.** *Peatlands and Environmental Change*, Chichester, Wiley, 301 p.
- Ciais P., Peylin P., and Bousquet P., 2000.** Regional biospheric carbon fluxes as inferred from atmospheric CO<sub>2</sub> measurements, *Ecological Applications*, vol. 10, No. 6, pp. 1574–1589.
- Climate Change 2001, 2001.** *The Scientific 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 p.
- Climate Change 2007, 2007.** *The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt, M. Tignor, H. L. Miller (eds.), Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, Cambridge University Press, 996 p.
- Coblentz D. and Keating P. L., 2008.** Topographic controls on the distribution of tree islands in the high Andes of southwestern Ecuador, *J. Biogeogr.*, vol. 35, pp. 2026–2038.

- Constantin J., Morgenstern K., Ibrom A., and Gravenhorst G., 1996.** Carbon dioxide fluxes at the forest floor determined with the eddy correlation technique, *Physics and Chemistry of the Earth*, vol. 21, No. 5–6, pp. 415–419.
- Cox P. M., Betts R. A., Jones C. D., Spall S. A., and Totterdell I. J., 2000.** Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model, *Nature*, vol. 408, No. 6809, pp. 184–187.
- Cramer W., Kicklighter D. W., Bondeau A., Moore III B. G., Churkina B., et al., 1999a.** The participants of the Potsdam *NPP* Model Intercomparison. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (*NPP*): Overview and key results, *Global Change Biology*, vol. 5 (S1), pp. 1–15.
- Cramer W., Shugart H. H., Noble I. R., Woodward F. I., Bugmann H., et al., 1999b.** Ecosystem composition and structure, Chapter 8 in: *The Terrestrial Biosphere and Global Change: Implications for Natural and Managed Ecosystems*, B. H. Walker et al. (eds.), IGBR Book Series 4, Cambridge, Cambridge University Press, pp. 190–228.
- Cramer W., Bondeau A., Woodward F. I., Prentice I. C., Betts R. A., et al., 2001.** Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO<sub>2</sub> and climate change: Results from six dynamic global vegetation models, *Global Change Biology*, vol. 7, No. 4, pp. 357–373.
- Del Grosso S., Parton W., Stohlgren T., Zheng D., Bachelet D., et al., 2008.** Global potential net primary production predicted from vegetation class, precipitation and temperature, *Ecology*, vol. 89, No. 8, pp. 2117–2126.
- Delire C., Foley J. A., and Thompson S., 2003.** Evaluating the carbon cycle of a coupled atmosphere–biosphere model, *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 17, No. 1, p. 1012, doi: 10.1029/2002GB001870.
- Devi N., Hagedorn F., Moiseev P., Bugmann H., Shiyatov S., et al., 2008.** Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20th century, *Global Change Biology*, vol. 14, No. 7, pp. 1581–1591.
- Edwards N. T. and Sollins P., 1973.** Continuous measurement of carbon dioxide evolution from partitioned forest floor components, *Ecology*, vol. 54, pp. 406–412.
- Emanuel W. R., Shugart H. H., and Stevenson M. P., 1985.** Climatic change and the broad-scale distribution of terrestrial ecosystem complexes, *Climatic Change*, vol. 7, pp. 29–43.
- Falge E., Baldocchi D., Tenhunen J., Aubinet M., Bakwin P., et al., 2002.** Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements, *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 113, pp. 53–74.
- Farquhar G. D., von Caemmerer S., and Berry J. A., 1980.** A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species, *Planta*, vol. 149, pp. 78–90.
- Fischlin A., Midgley G. F., Price J. T., Leemans R., Gopal B., et al., 2007.** Ecosystems, their properties, goods, and services, in: *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. M. L. Parry, O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. van der Linden, C. E. Hanson (eds.), Cambridge, Cambridge University Press, pp. 211–272.
- FLUXNET**, <http://daac.ornl.gov/FLUXNET/fluxnet.shtml>.
- Foley J. A., 1995.** An equilibrium model of the terrestrial carbon budget, *Tellus*, vol. B 47, No. 3, pp. 310–319.
- Foley J. A., Prentice I. C., Ramankutty N., Levis S., Pollard D., et al., 1996.** An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics, *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 10, No. 4, pp. 603–628.
- Foley J. A., Levis S., Prentice I. C., Pollard D., and Thompson S. L., 1998.** Coupling dynamic models of climate and vegetation, *Global Change Biology*, vol. 4, No. 5, pp. 561–579.
- Friedlingstein P., Fung I., Holland E., John J., Brasseur G., et al., 1995.** On the contribution of CO<sub>2</sub> fertilization to the missing biospheric sink, *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 9, pp. 541–556.
- Friend A. D., Stevens A. K., Knox R. G., and Cannel M. G. R., 1997.** A process-based, terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics (Hybrid v3.0), *Ecological Modelling*, vol. 95, No. 2, pp. 249–287.
- Garratt J. R., 1975.** Limitations of the eddy-correlation technique for the determination of turbulent fluxes near the surface, *Boundary Layer Meteorology*, vol. 8, pp. 255–259.
- Geider R. J., Delucia E. H., Falkowski P. G., Finzi A. C., Grime J. P., et al., 2001.** Primary productivity of planet earth: Biological determinants and physical constraints in terrestrial and aquatic habitats, *Global Change Biology*, vol. 7, No. 8, pp. 849–882.
- Goldewijk K. K., 2001.** Estimating global land use change over the past 300 years: The HYDE

- database, *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 15, No. 2, pp. 417–433.
- Gordon C., Cooper C., Senior C. A., Banks H., Gregory J. M., et al., 2000.** The simulation of SST, sea ice extents and ocean heat transports in a version of the Hadley Centre coupled model without flux adjustments, *Climate Dynamics*, vol. 16, pp. 147–168.
- Grace J., 2004.** Understanding and managing the global carbon cycle, *J. Ecology*, vol. 92, No. 2, pp. 189–202.
- Grichuk V. P., 1992.** Vegetation during the Last Interglacial (Expl. notes, map 11), *Atlas of Paleoclimates and Paleoenvironments of the Northern Hemisphere, Late Pleistocene – Holocene*, Budapest–Frankfurt, p. 85.
- Growth Stages of Mono- and Dicotyledonous Plants: BBCH-Monograph, 1997.** Federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry, Meier Uwe (ed.), Berlin, Wien, Blackwell Wissenschafts-Verlag.
- Hanson P. J., Edwards N. T., Garten C. T., and Andrews J. A., 2000.** Separating root and soil microbial contribution to soil respiration: A review of methods and observations, *Biogeochemistry*, vol. 48, pp. 115–146.
- Harding R., Kuhry P., Christensen T. R., Sykes M. T., Dankers R., and van der Linden S., 2002.** Climate feedbacks at the tundra–taiga interface, *Ambio*, Special Report, No. 12. Dynamics of the Tundra–Taiga Interface, pp. 47–55.
- Harrison S. P. and Prentice C. I., 2003.** Climate and CO<sub>2</sub> controls on global vegetation distribution at the last glacial maximum: Analysis based on palaeovegetation data, biome modelling and palaeoclimate simulations, *Global Change Biology*, vol. 9, No. 7, pp. 983–1004.
- Haxeltine A. and Prentice I. C., 1996.** BIOME3: An equilibrium terrestrial biosphere model based on ecological constraints, resource availability and competition among plant functional types, *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 10, No. 4, pp. 693–709.
- Haxeltine A., Prentice I. C., and Creswell I. D., 1996.** A coupled carbon and water flux model to predict vegetation structure, *J. Vegetat. Sci.*, vol. 7, No. 5, pp. 651–666.
- Higgins S. I. and Richardson D. M., 1999.** Predicting plant migration rates in a changing world: The role of long-distance dispersal, *Amer. Naturalist*, vol. 153, pp. 464–475.
- Higgins P. A. T. and Harte J., 2006.** Biophysical and biogeochemical responses to climate change depend on dispersal and migration, *BioScience*, vol. 56, No. 5, pp. 407–417.
- Hogberg P., Nordgren A., Buchmann N., et al., 2001.** Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration, *Nature*, vol. 411, pp. 789–792.
- Holdridge L. R., 1967.** *Life Zone Ecology*, San Jose, Tropical Science Center, 149 p.
- Holtmeier F.-K. and Broll G., 2005.** Sensitivity and response of the Northern Hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales, *Global Ecology and Biogeography*, vol. 14, pp. 395–410.
- Houghton R. A., 2005.** Aboveground forest biomass and the global carbon balance, *Global Change Biology*, vol. 11, No. 6, pp. 945–958, <http://www-lsce.cea.fr/pmip2/share/synth/biome4/> (Paleoclimate Modelling Intercomparison Project, Phase II), Le Laboratoire des Sciences du Climat et l'Environnement (LSCE), France.
- Huntley B. and Birks H. J. B., 1983.** *An Atlas of Past and Present Pollen Maps for Europe; 0–13000 Years Ago*, Cambridge, UK, Cambridge University Press, 688 p.
- Huston M. A. and Wolverton S., 2009.** The global distribution of net primary production: Resolving the paradox, *Ecological Monographs*, vol. 79, No. 3, pp. 343–377.
- Ibrom A., Olchev A., June T., Ross T., Kreilein H., et al., 2007.** Effects of land-use change on matter and energy exchange between ecosystems in the rain forest margin and the atmosphere, in: *The Stability of Tropical Rainforest Margins: Linking Ecological, Economic and Social Constraints*, T. Tschardtke, C. Leuschner, M. Zeller, E. Guhardja, and A. Bidin (eds.), Berlin, Springer Verlag, pp. 463–492.
- Ibrom A., Oltchev A., June T., Kreilein H., Rakikibu G., et al., 2008.** Variation in photosynthetic light-use efficiency in a mountainous tropical rain forest in Indonesia, *Tree Physiology*, vol. 28, pp. 499–508.
- Ito A. and Oikawa T., 2002.** A simulation model of the carbon cycle in land ecosystems (Sim-CYCLE): A description based on dry-matter production theory and plot-scale validation, *Ecological Modelling*, vol. 151, No. 1, pp. 147–179.
- Ito A. and Sasai T., 2006.** A comparison of simulation results from two terrestrial carbon cycle models using three climate data sets, *Tellus*, ser. B, vol. 58, No. 5, pp. 513–522.
- Jolly D., Prentice I. C., Bonnefille R., Ballouche A., Bengo M., et al., 1998.** Biome reconstruction

- from pollen and plant macrofossil data for Africa and the Arabian Peninsula at 0 and 6000 years, *J. Biogeography*, vol. 25, pp. 1007–1027.
- Kaminski T., Knorr W., Rayner P. J., and Heimann M., 2002.** Assimilating atmospheric data into a terrestrial biosphere model: A case study of the seasonal cycle, *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 16, No. 4, 1066, doi: 10.1029/2001GB001463.
- Kaplan J. O., Bigelow N. H., Prentice I. C., Harrison S. P., Bartlein P. J., et al., 2003.** Climate change and Arctic ecosystems. II: Modeling, paleodata-model comparisons, and future projections, *J. Geophys. Res.*, vol. 108, No. D19, p. 8171.
- Kaplan J. O. and New M., 2006.** Arctic climate change with a 2°C global warming: Timing, climate patterns and vegetation change, *Climatic Change*, vol. 79, No. 3/4, pp. 213–241.
- Kelting D. L., Burger J. A., and Edwards G. S., 1998.** Estimating root respiration, microbial respiration in the rhizosphere, and root free soil respiration in forest soils, *Soil Biology and Biochemistry*, vol. 30, pp. 961–968.
- Kharuk V. I., Dvinskaya M. L., Ranson K. J., and Im S. T., 2005.** Expansion of evergreen conifers to the larch-dominated zone and climatic trends, *Rus. J. Ecology*, vol. 36, No. 3, pp. 164–170.
- Kharuk V. I., Ranson K. J., Im S. T., and Naurzbaev M. M., 2006.** Forest-tundra larch forests and climatic trends, *Rus. J. Ecology*, vol. 37, pp. 323–331.
- Kharuk V. I., Dvinskaya M. L., Im S. T., and Ranson K. J., 2008.** Tree vegetation of the forest-tundra ecotone in the western Sayan Mountains and climatic trends, *Rus. J. Ecology*, vol. 39, No. 1, pp. 8–13.
- Kharuk V. I., Ranson K. J., Im S. T., and Dvinskaya M. L., 2009.** Response of *Pinus sibirica* and *Larix sibirica* to climate change in southern Siberian alpine forest-tundra ecotone, *Scandinav. J. Forest Res.*, vol. 24, No. 2, pp. 130–139.
- Khotinskiy N. A., 1984.** Holocene vegetation history, in: *Late Quaternary Environments of the Soviet Union*, A. A. Velichko (ed.), Minneapolis, University Minnesota Press, pp. 179–200.
- Kittel T. G. F., Steffen W. L., and Chapin III F. S., 2000.** Global and regional modelling of Arctic-boreal vegetation distribution and its sensitivity to altered forcing, *Global Change Biology*, vol. 6(s1), pp. 1–18.
- Klasner F. L. and Fagre D. B., 2002.** A half century of change in alpine treeline patterns at Glacier National Park, Montana, U. S. A. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, vol. 34, pp. 49–56.
- Knorr W., 2000.** Annual and interannual CO<sub>2</sub> exchanges of the terrestrial biosphere: Process-based simulations and uncertainties, *Global Ecology and Biogeography*, vol. 9, No. 3, pp. 225–252.
- Knorr W. and Heimann M., 1995.** Impact of drought stress and other factors on seasonal land biosphere CO<sub>2</sub> exchange studied through an atmospheric tracer transport model, *Tellus, ser. B*, vol. 47, pp. 471–489.
- Kolchugina T. P. and Vinson T. S., 1993.** Comparison of two methods to assess the carbon budget of forest biomes in the Former Soviet Union, *Water, Air, and Soil Pollution*, vol. 70, No. 1–4, pp. 207–221.
- Komarova A., Chertov O., Zudin S., Nadporozhskaya M., Mikhailov A., et al., 2003.** EFIMOD 2 — a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems, *Ecological Modelling*, vol. 170, No. 2–3, pp. 373–392.
- Korner C., 2005.** The green cover of mountains in a changing environment, in: *Advances in Global Change Research, Global Change and Mountain Regions*, U. M. Huber, H. K. M. Bugmann, M. A. Reasober (eds.), Dordrecht, Springer, vol. 23, pp. 367–375.
- Kramer K., Leinonen I., Bartelink H. H., Berbigier P., Borghetti M., et al., 2002.** Evaluation of six process-based forest growth models using eddy-covariance measurements of CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O fluxes at six forest sites in Europe, *Global Change Biology*, vol. 8, No. 3, pp. 213–230.
- Krinner G., Viovy N., de Noblet-Ducoudrée N., Ogée J., Polcher J., et al., 2005.** A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system, *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 19, GB1015, doi: 10.1029/2003GB002199.
- Kucharik C. J., Foley J. A., Delire C., Fisher V. A., Coe M. T., et al., 2000.** Testing the performance of a dynamic global ecosystem model: Water balance, carbon balance, and vegetation structure, *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 14, No. 3, pp. 795–825.
- Kullman L., 2007.** Tree line population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973–2005: Implications for tree line theory and climate change ecology, *J. Ecology*, vol. 95, pp. 41–52.
- Kullman L. and Kjallgren L., 2006.** Holocene pine tree-line evolution in the Swedish Scandes: Recent tree-line rise and climate change in a long-term perspective, *Boreas*, vol. 35, pp. 159–168.
- Kurbatova J., Li C., Varlagin A., Xiao X., and Vygodskaya N., 2008.** Modeling carbon dynamics in two



- adjacent spruce forests with different soil conditions in Russia, *Biogeosciences*, vol. 5, pp. 969–980.
- Laine J., Silvola J., Tolonen K., Alm J., Nykänen H., et al., 1996.** Effect of water-level drawdown on global climatic warming: Northern peatlands, *Ambio*, vol. 25, No. 3, pp. 179–184.
- Lappalainen H., 1994.** Examples of plant phenological events in Finland and their relation to temperature, *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica*, vol. 70, pp. 105–121.
- Leica Geosystems, 2005.** ERDAS Field Guide, <http://www.leica-geosystems.com>.
- Lenoir J., Gegout J. C., Marquet P. A., De Ruffray P., and Brisse H., 2008.** A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century, *Science*, vol. 320 (5884), pp. 1768–1771.
- 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.
- Lu Y., Zhuang Q., Zhou G., Sirin A., Melillo J., and Kicklighter D., 2009.** Possible decline of the carbon sink in the Mongolian Plateau during the 21st century, *Environ. Res. Lett.*, No. 4, 045023, 8 p., doi: 10.1088/1748-9326/4/4/045023
- Lucht W., Schaphoff S., Erbrecth T., Heyder U., and Cramer W., 2006.** Terrestrial vegetation redistribution and carbon balance under climate change, *Carbon Balance and Management*, vol. 1, pp. 1–7.
- Luckman B. H. and Kavanagh T., 2000.** Impact of climate fluctuations on mountain environments in the Canadian Rockies, *Ambio*, vol. 29, pp. 371–380.
- Luyssaert S., Inglisma I., et al., 2007.** The CO<sub>2</sub>-balance of boreal, temperate and tropical forests derived from a global database, *Global Change Biology*, vol. 13, pp. 2509–2537.
- Malhi Y., Baldocchi D. D., and Jarvis P. G., 1999.** The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests, *Plant, Cell and Environment*, vol. 22, pp. 715–740.
- Masek J. G., 2001.** Stability of boreal forest stands during recent climate change: Evidence from landsat satellite imagery, *J. Biogeography*, vol. 28, No. 8, pp. 967–976.
- Matthews H. D., Eby M., Ewen T., Friedlingstein P., and Hawkins B. J., 2007.** What determines the magnitude of carbon cycle-climate feedbacks?, *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 21, GB2012, doi: 10.1029/2006GB002733.
- Mauder M., Oncley S. P., Vogt R., Weidinger T., Ribeiro L., et al., 2007.** The energy balance experiment EBEX-2000. Part II: Intercomparison of eddy-covariance sensors and post-field data processing methods, *Boundary-Layer Meteorol.*, vol. 123, pp. 29–54.
- Melillo J. M., McGuire A. D., Kicklighter D. W., Moore B., Vorosmarty C. J., and Schloss A. L., 1993.** Global climate change and terrestrial net primary production, *Nature*, vol. 363, No. 6426, pp. 234–240.
- Menzel A. and Fabian P., 1999.** Growing season extended in Europe, *Nature*, vol. 397, p. 659.
- Minayeva T. and Sirin A., 2010.** Arctic peatlands, in: *Arctic Biodiversity Trends — Selected Indicators of Change*, Akureyri, Iceland, CAFF International Secretariat, May 2010, pp. 71–74, [http://www.arcticbiodiversity.is/images/stories/report/pdf/Arctic\\_Biodiversity\\_Trends\\_Report\\_2010.pdf](http://www.arcticbiodiversity.is/images/stories/report/pdf/Arctic_Biodiversity_Trends_Report_2010.pdf).
- Mitchell T. D. and Jones P. D., 2005.** An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high resolution grids, *Int. J. Climatology*, vol. 25, No. 6, pp. 693–712.
- MODIS, <http://www.nts.gov/modis>.**
- Munroe J. S., 2003.** Estimates of Little Ice Age climate inferred through historical rephotography. Northern Uinta Mountains, USA, *Arctic, Antarctic and Alpine Res.*, vol. 35, No. 4, pp. 489–498.
- Myneni R. B., Keeling C. D., Tucker C. J., Asrar G., and Nemani R. R., 1997.** Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981–1991, *Nature*, vol. 386, pp. 698–702.
- Myneni R. B., Dong J., Tucker C. J., Kaufmann R. K., Kauppi P. E., et al., 2001.** A large carbon sink in the woody biomass of northern forests, *PNAS*, vol. 98, No. 26, pp. 14784–14789.
- Nakicenovic N., Alcamo J., Davis G., de Vries B., Fenhann J., et al. (eds.), 2000.** *Emissions Scenarios: A Special Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge, Cambridge University Press, 599 p.
- Nemani R. R., Keeling C. D., Hashimoto H., Jolly W. M., Piper S. C., et al., 2003.** Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999, *Science*, vol. 300, pp. 1560–1563.
- Ni J., Sykes M. T., Prentice I. C., and Cramer W., 2000.** Modelling the vegetation of China using the process-based equilibrium terrestrial biosphere model BIOME3, *Global Ecology and Biogeography*, vol. 9, No. 6, pp. 463–479.
- Novenko E., Olchev A., Deshnevskaya O., and Zaganova I., 2009.** Paleoclimatic reconstructions for the south of Valdai Hills (European Russia)

- as paleo-analogs of possible regional vegetation changes under global warming, *Environ. Res. Lett.*, vol. 4, No. 4.
- O'ishi R., Abe-Ouchi A., Prentice I. C., and Sitch S., 2009.** Vegetation dynamics and plant CO<sub>2</sub> responses as positive feedbacks in a greenhouse world, *Geophys. Res. Lett.*, vol. 36, No. L11706, pp. 1–7.
- Olchev A., Cermak J., Nadezhdina N., Tatarinov F., Tishenko A., et al., 2002.** Transpiration of a mixed forest stand: Field measurements and simulation using SVAT models, *Bor. Environ. Res.*, vol. 7, No. 4, pp. 389–397.
- Olchev A., Ibrom A., Ross T., Falk U., Rakkibu G., et al., 2008.** A modelling approach for simulation of water and carbon dioxide exchange between multi-species tropical rain forest and the atmosphere, *Ecological Modelling*, vol. 212, No. 1, pp. 122–130.
- Olchev A., Novenko E., Desherevskaya O., Krasnorutskaya K., and Kurbatova J., 2009.** Effects of climatic changes on carbon dioxide and water vapor fluxes in boreal forest ecosystems of European part of Russia, *Environ. Res. Lett.*, vol. 4, No. 045007.
- Peatlands and Climate Change, 2008.** M. Strack (ed.), Saarijärvi, Finland, International Peat Society, Saarijärven Offset Oy, 223 p.
- Peñuelas P. and Filella I., 2001.** Responses to a warming world, *Science*, vol. 294, pp. 793–795.
- Peterson D. W. and Peterson D. L., 1994.** Effects of climate on radial growth of subalpine conifers in the North Cascade Mountains, *Canad. J. Forest Res.*, vol. 24, pp. 1921–1932.
- Prentice I. C., Cramer W., Harrison S. P., Leemans R., Monserud R. A., and Solomon R. A., 1992.** A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate, *J. Biogeography*, vol. 19, pp. 117–134.
- Prentice I. C., Guiot J., Huntley B., Jolly D., and Cheddadi R., 1996.** Reconstructing biomes from palaeoecological data: A general method and its application to European pollen data at 0 and 6 ka, *Climate Dynamics*, vol. 12, pp. 185–194.
- Prentice C., Heimann M., and Sitch S., 2000.** The carbon balance of the terrestrial biosphere: Ecosystem models and atmospheric observations, *Ecological Applications*, vol. 10, No. 6, pp. 1553–1573.
- Quegan S., Beer C., Shvidenko A., McCallum I., Handoh I. C., et al., 2011.** Estimating the carbon balance of central Siberia using a landscape-ecosystem approach, atmospheric inversion and Dynamic Global Vegetation Models, *Global Change Biology*, vol. 17, pp. 351–365.
- Ramankutty N. and Foley J. A., 1999.** Estimating historical changes in global land cover: Croplands from 1700 to 1992, *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 13, No. 4, pp. 997–1027.
- Rayner P. J., Scholze M., Knorr W., Kaminski T., Giering R., and Widmann H., 2005.** Two decades of terrestrial carbon fluxes from a carbon cycle data assimilation system (CCDAS), *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 19, GB2026, doi: 10.1029/2004GB002254.
- Reich P. F. and Eswaran H., 2002.** Global resources, in: *Encyclopedia of Soil Science*, R. Lal (ed.), New York, Marcel Dekker, pp. 607–611.
- Resler L. M., Butler D. R., and Malanson G. P., 2005.** Topographic shelter and conifers establishment and mortality in an alpine environment, Glacier National Park, Montana, *Physical Geography*, vol. 26, pp. 112–125.
- Rödenbeck C., Houweling S., Gloor M., and Heimann M., 2003.** CO<sub>2</sub> flux history 1982–2001 inferred from atmospheric data using a global inversion of atmospheric data, *Atmospheric Chemistry and Physics Discussions*, vol. 3, pp. 2575–2659.
- Rodriguez E., Morris C. S., and Belz J. E., 2006.** A global assessment of the SRTM performance, *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, vol. 72, No. 3, pp. 249–260.
- Roeckner E., Bäuml G., Bonaventura L., Brokopf R., Esch M., et al., 2003.** The Atmospheric General Circulation Model ECHAM 5. Part I: Model Description, Report 349, Hamburg, Max-Planck Institute for Meteorology, 127 p.
- Royal Society, 2001.** The Role of Land Carbon Sinks in Mitigating Global Climate Change, London, Royal Society.
- Running S. W., Nemani R. R., Heinsch F. A., Zhao M., Reeves M., and Hashimoto H., 2004.** A continuous satellite derived measure of global terrestrial primary production, *BioScience*, vol. 54, No. 6, pp. 547–560.
- Sato H., Itoh A., and Kohyama T., 2007.** SEIB-DGVM: A new Dynamic Global Vegetation Model using a spatially explicit individual-based approach, *Ecological Modelling*, vol. 200, No. 3–4, pp. 279–307.
- Saugier B., Roy J., and Mooney H. A., 2001.** Estimations of global terrestrial productivity: Converging toward a single number? In: *Terrestrial Global Productivity*, J. Roy, B. Saugier, and H. A. Mooney (eds.), Chapter 23, San Diego, Academic Press, pp. 543–557.
- Shcaefter K., Zhang N. J., Bruhwiler L., and Barrett A. P., 2011.** Amount and timing of permafrost carbon release in response to climate warming.

- Tellus, ser. B, Chemical and Physical Meteorology, vol. 63, No. 2, pp. 165–180.
- Schaphoff S., Lucht W., Gerten D., Sitch S., Cramer W., and Prentice I. C., 2006.** Terrestrial biosphere carbon storage under alternative climate projections, *Climatic Change*, vol. 74, No. 1–3, pp. 97–122.
- Schimel D. S., House J. I., Hibbard K. A., Bousquet P., Ciais P., et al., 2001.** Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems, *Nature*, vol. 414, No. 6860, pp. 169–172.
- Schuur E. A. G., Vogel J. G., Crummer K. G., Lee H., Sickman J. O., and Osterkamp T. E., 2009.** The effect of permafrost thaw on old carbon release and net carbon exchange from tundra, *Nature*, vol. 459, No. 7246, pp. 556–559.
- Shishov V. V., Vaganov E. A., Hughes M. K., and Koretz M. A., 2002.** Spatial variations in the annual tree-growth in Siberia in the past century, *Doklady Earth Sciences*, vol. 378A, No. 9, pp. 1088–1091.
- Shiyatov S. G., Terent'ev M. M., Fomin V. V., and Zimmermann N. E., 2007.** Altitudinal and horizontal shifts of the upper boundaries of open and closed forests in the Polar Urals in the 20th century, *Rus. J. Ecology*, vol. 4, No. 38, pp. 223–227.
- Shuman J. K., 2010.** Russian forest dynamics and response to changing climate: A simulation study. PhD Dissertation, Charlottesville VA, University of Virginia, 148 p.
- Shvidenko A., Schepschenko D., Nilsson S., and Bouloui Y., 2007.** Semi-empirical models for assessing biological productivity of Northern Eurasian forests, *Ecological Modelling*, vol. 204, No. 1–2, pp. 163–179.
- Shvidenko A., Schepaschenko D., and Maksyutov Sh., 2010.** Impact of terrestrial ecosystems of Russia on the global carbon cycle from 2003–2008: An attempt of synthesis, in: *International Conference on Environmental Observations, Modeling and Information Systems ENVIROMIS-2010*. 5–11 July 2010, Tomsk, Russia. Session 4: Influence of Northern Eurasia Terrestrial Ecosystems on Global Biogeochemical Cycles: Past, Present and Future, pp. 48–52.
- Sirin A., Minayeva T., Gunin P., Dugardjav Ch., Bazha S., et al., 2010.** Between humid and arid environment: Peatland ecosystems indicate desertification trends in Mongolia, in: *Экологические последствия биосферных процессов в экотонной зоне южной Сибири и Центральной Азии: Труды Международной конференции*. Т. 1. Устные доклады. Улан-Батор (Монголия), 6–8 сентября 2010 г., Улан-Батор, Бэмби сан, с. 86–88.
- Sitch S., Smith B., Prentice I. C., Arneth A., Bondeau A., et al., 2003.** Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model, *Global Change Biology*, vol. 9, No. 2, pp. 161–185.
- Sitch S., McGuire A. D., Kimball J., Gedney N., Gamon J., Engstrom R., Wolf A., Zhuang Q., Clein J., and McDonald K. C., 2007.** Assessing the carbon balance of circumpolar Arctic tundra using remote sensing and process modeling, *Ecological Applications*, vol. 17, No. 1, pp. 213–234.
- Sitch S., Huntingford C., Gedney N., Levy P. E., Lomas M., et al., 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*, vol. 14, No. 9, pp. 2015–2039.
- Smith T. M., Shugart H. H., Bonan G. B., and Smith J. B., 1992.** Modeling the potential response of vegetation to global climate change, *Advances in Ecological Res.*, vol. 22, pp. 93–116.
- Smith W. K., Germino M. J., Hancock T. E., and Johnson D. M., 2003.** Another perspective on altitudinal limits of alpine timberlines, *Tree Physiology*, vol. 23, pp. 1101–1112.
- Snyder P. K., Delire C., and Foley J. A., 2004.** Evaluating the influence of different vegetation biomes on the global climate, *Climate Dynamics*, vol. 23, No. 3/4, pp. 279–302.
- Soja A. J., Tchepakova N. M., French N. H. F., Flannigan M. D., Shugart H. H., et al., 2007.** Climate-induced boreal forest change: Predictions versus current observations, *Global and Planetary Change*, vol. 56, No. 3–4, pp. 274–296.
- Starfield A. M. and Chapin III F. S., 1996.** Model of transient changes in arctic and boreal vegetation in response to climate and land use change, *Ecological Appl.*, vol. 6, No. 3, pp. 842–864.
- Strong W. L. and Hills L. V., 2005.** Late-glacial and Holocene palaeovegetation zonal reconstruction for central and north-central North America, *J. Biogeography*, vol. 32, pp. 1043–1062.
- Tang G., Shafer S. L., Bartlein P. J., and Holman J. O., 2009.** Effects of experimental protocol on global vegetation model accuracy: A comparison of simulated and observed vegetation patterns for Asia, *Ecological Modelling*, vol. 220, No. 12, pp. 1481–1491.
- Tarasov P. E., Webb III T., Andreev A. A., Afanas'eva N. B., et al., 1998.** Present-day and mid-Holocene biomes reconstructed from pollen and plant macrofossil data from the Former Soviet Union and Mongolia, *J. Biogeography*, vol. 25, pp. 1029–1053.

- Taylor J. R., 1982.** An Introduction to Error Analysis, Mill Valley, University Science Books.
- Tchebakova N. M., Rehfeldt G. E., and Parfenova E. I., 2010.** From vegetation zones to climatypes: Effects of climate warming on Siberian ecosystems. Chapter 22, in: Permafrost Ecosystems. Siberian Larch Forests. A. Osawa, O. A. Zyryanova, Y. Maturura, T. Kajimoto, and R. W. Wein (eds.), Springer Science+Business Media B. V., pp. 427–446.
- Thompson S., Govindasamy B., Mirin A., Caldeira K., Delire C., et al., 2004.** Quantifying the effects of CO<sub>2</sub>-fertilized vegetation on future global climate and carbon dynamics, *Geophys. Res. Lett.*, vol. 31, L23211.
- Tinner W. and Lotter A. F., 2001.** Central European vegetation response to abrupt climate change at 8.2 ka, *Geology*, vol. 29, pp. 551–554.
- Turner D. P., Urbanski S., Bremer D., Wofsy S. C., Meyers T., et al., 2003.** A cross-biome comparison of daily light use efficiency for gross primary production, *Global Change Biology*, vol. 9, No. 2, pp. 383–395.
- USGS, 2007.** <http://eros.usgs.gov/products/elevation/>.
- Valentini R., Matteucci G., Dolman A. J., Schulze E.-D., Rebmann C., et al., 2000.** Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests, *Nature*, vol. 404, No. 6780, pp. 861–864.
- Velichko A. A., Borisova O. K., Zelikson E. M., and Morozova T. D., 2004.** Changes in vegetation and soils of the East European plain to be expected in the 21st century due to antropogenic changes in climate, *Geographia Polonica*, vol. 77, No. 2, pp. 37–45.
- Vlassova T. K., 2002.** Human impacts on the tundra-taiga zone dynamics: The case of the Russian le-sotundra, *Ambio*, Special Report, No. 12, Dynamics of the Tundra-Taiga Interface, pp. 30–36.
- Walker M. D., Walker D. A., Welker J. M., Arft A. M., Bardsley T., et al., 1999.** Long-term experimental manipulation in winter snow regime and summer temperature in arctic and alpine tundra, *Hydrological Processes*, vol. 13, pp. 2315–2330.
- White A., Cannell M. G. R., and Friend A. D., 2000a.** The high-latitude terrestrial carbon sink: A model analysis, *Global Change Biology*, vol. 6, No. 2, pp. 227–245.
- White A., Cannell M. G. R., and Friend A. D., 2000b.** CO<sub>2</sub> stabilization, climate, change and the terrestrial carbon sink, *Global Change Biology*, vol. 6, No. 7, pp. 817–833.
- Whittaker R. H., 1975.** *Communities and Ecosystems*, New York, MacMillan, 352 p.
- Williams J. W., Summers R. L., and Webb III T., 1998.** Applying plant functional types to construct biome maps from eastern North American pollen data: Comparisons with model results, *Quat. Sci. Rev.*, vol. 17, pp. 607–627.
- Woodward F. I. and Lomas M. R., 2004.** Vegetation-dynamics — simulating responses to climate change, *Biolog. Rev.*, vol. 79, pp. 643–670.
- Woodward F. I., Lomas M. R., and Lee S. E., 2001.** Predicting the future productivity and distribution of global terrestrial vegetation. Chapter 22, in: *Terrestrial Global Productivity*, Academic Press, pp. 521–541.
- Xiao X., Hollinger D., Aber J., Goltz M., Davidson E., et al., 2004.** Satellite-based modeling of gross primary production in an evergreen needle-leaf forest, *Remote Sensing and Environment*, vol. 89, pp. 519–534.
- Xiao J., Zhuang Q., Baldocchi D. D., Law B. E., Richardson A. D., Chen J., et al., 2008.** Estimation of net ecosystem carbon exchange of the conterminous United States by combining MODIS and AmeriFlux data, *Agr. and Forest Meteorol.*, vol. 148, No. 11, pp. 1827–1847.
- Yi C. et al., 2010.** Climate control of terrestrial carbon exchange across biomes and continents, *Environ. Res. Lett.*, vol. 5 (034007), 10 p.
- Yu G., Prentice I. C., Harrison S. P., and Sun X. J., 1998.** Pollen-based biome reconstructions for China at 0 and 6000 years, *J. Biogeography*, vol. 25, pp. 1055–1069.
- Zeng X., Zeng X., and Barlage M., 2008.** Growing temperate shrubs over arid and semiarid regions in the Community Land Model–Dynamic Global Vegetation Model, *Global Biogeochemical Cycles*, vol. 22, GB3003, doi: 10.1029/2007GB003014.
- Zhou L. M., Tucker C. J., Kaufmann R. K., et al., 2001.** Variations in northern vegetation activity inferred from satellite data of vegetation index during 1981 to 1999, *J. Geophys. Res. Atmos.*, vol. 106(D17), pp. 20069–20083.
- Zlotin Z., 2003.** *The Physical Geography of Northern Eurasia*, OUP, 592 p.