

УДК 551.583+581.584+581.526

## МЕТОДЫ РАСЧЕТОВ УГЛЕРОДНОГО БАЛАНСА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПРИ ГЛОБАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЯХ КЛИМАТА

© 2019 Э.Г. Коломыц, Н.А. Сурова

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти (Россия)

Поступила 31.01.2019

На примере Волжского бассейна разработаны методические подходы к определению углеродного баланса лесных биогеосистем и объемов поглощения ими парниковых газов при прогнозируемых глобальных изменениях климата. Изложена процедура расчетов составляющих углеродного баланса лесных ассоциаций и формаций. На основе материалов крупномасштабных ландшафтно-экологических съемок проведена гидротермическая ординация парциального и суммарного содержания углерода в бореально- и неморальнолесных биогеоценозах. Выявлены критические состояния зональных типов лесов у южной границы бореального пояса.

*Ключевые слова:* Волжский бассейн, лесные экосистемы, изменения климата, базовое содержание углерода, прогнозируемый углеродный баланс, методы расчетов.

**Kolomyts E.G., Surov N.A. Methods of Calculation of Carbon Balance in Forest Ecosystems under Global Climate Changes.** – The methodical approaches to estimation of the carbon balance in forest biogeosystems and the amounts of greenhouse gases absorbed by forest biomes under predicted global climate changes have been developed using the example of the Volga River basin. The calculation procedure for carbon balance components of forest associations and formations is presented. Hydro-thermal ordination of partial and total carbon content in boreal- and nemoral-forest biogeocoenoses has been performed using the data of large-scale landscape-ecological surveys. The critical states of zonal forest types near the southern boundary of the boreal belt have been revealed.

*Keywords:* Volga River basin, forest ecosystems, climate changes, baseline carbon content, predicted carbon balance, methods of calculation.

### ВВЕДЕНИЕ

Проблема взаимодействия наземных экосистем и климатической системы через круговорот углерода, с оценкой парникового эффекта атмосферы, к настоящему времени освещена уже достаточно широко как в отечественной, так и зарубежной литературе (Кобак, 1988; Printice et al., 1992; Smith et al., 1992; Исаев и др., 1993; Алексеев, Бердси, 1994; Wetherald et

al., 1995; Woodward et al., 1995; Исаев, Корвин, 1999; Кондратьев, Демирчян, 2000; Швиденко и др., 2001; Кондратьев и др., 2003; Уткин и др., 2006). Основное внимание до сих пор уделяется разработке методики определения углеродных пулов в различных компонентах фитобиоты и в почве, а также созданию базы данных по современному содержанию углерода в лесных, болотных и других экосистемах. Расчеты поглощения лесами парниковых газов и до сего времени проводятся по данным лесотаксационных карт – по возрасту древостоя и его запасам (Дехнич и др., 2017), что охватывает лишь часть многообразных процессов газообмена лесных экосистем с приземной атмосферой.

Такой подход полностью отражен и в утвержденных Минприродой России «Методических указаниях по количественному определению объема поглощения парниковых газов».

---

*Коломыц Эрланд Георгиевич*, главный научный сотрудник лаборатории моделирования и управления экосистемами, egk2000@mail.ru; *Сурова Наталья Анатольевна*, инженер-исследователь лаборатории моделирования и управления экосистемами, n\_surova2014@mail.ru.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 18-05-00024-а.

Относительно лесных природных комплексов эта методика, основанная на возрастных сменах основных лесообразующих пород, позволяет рассчитать весьма разносторонние, но вместе с тем *статические показатели содержания углерода в лесных экосистемах в условиях стационарного климата*.

Гораздо слабее изучена реакция различных биотических компонентов углеродного цикла на изменения планетарной климатической системы, в частности на грядущее глобальное потепление. Еще хуже исследовано поведение региональных и локальных лесных образований в условиях меняющегося климата, что затрудняет прогнозы биотической регуляции химического состава атмосферы. Какие-либо методические разработки в данной области до сих пор отсутствуют. Не находим мы их и в упомянутых «Методических указаниях ...».

Соответственно *практически отсутствуют прогнозы климатогенной динамики экосистемных параметров, осуществляющих биотическую регуляцию содержания углекислого газа в атмосфере и всего углеродного цикла*. Между тем решение этих вопросов крайне необходимо для выявления механизмов, обеспечивающих устойчивость различных зонально-региональных подразделений континентальной биосферы в условиях уже начавшегося глобального потепления (Горшков, 1995; Houghton et al., 1996; Тарко, 2005; и др.). В основе концепции биотической регуляции экосистем суши и определяющих их природных процессов лежат, как известно, идеи В.И. Вернадского (1994) и Н.В. Тимофеева-Ресовского (1970) о значимости жизни в создании и регулировании динамических равновесий в биосфере, а также о *биогеоценозах как элементарных единицах биологического круговорота, играющих, добавим, ключевую регулирующую роль в газообмене земной поверхности с атмосферой*.

Кардинальное решение проблемы видится в изучении локальных механизмов и регионального проявления малого биологического круговорота в природных экосистемах, обеспечивающего устойчивость природной среды в соответствии с принципом Ле Шателье. Согласно этому принципу, состояние окружающей среды будет устойчивым, если любое спонтанное увеличение содержания  $\text{CO}_2$  в атмосфере сопровождается таким же усилением поглощения углерода биотой суши и океана (Горшков, 1995; Моисеев и др., 1995; Тарко, 2005). Таков механизм положительной биотической регуляции углеродного цикла. Принцип Ле Шателье нарушается, когда биота из стока углерода пре-

вращается в его источник, т.е. при внешнем воздействии сама выбрасывает  $\text{CO}_2$  в атмосферу.

В настоящем сообщении изложены результаты проведенного авторами научно-методического поиска по количественному определению объемов поглощения/эмиссии лесными экосистемами парниковых газов. На примере Волжского бассейна изложена процедура количественного анализа углеродных балансов лесных экосистем при изменениях климата и их соответствующей роли в снижении или, наоборот, усилении парникового эффекта атмосферы. Главная особенность данного методического подхода состоит в рассмотрении феномена биотической регуляции на локальном (топологическом) уровне, что предусматривает экосистемное многообразие типов этой регуляции, обусловленное пространственным распределением биогеоценозов в различных зонально-региональных условиях. Тем самым *представляется возможным вскрыть истоки разнообразных механизмов воздействия лесной биоты на углеродный обмен земной поверхности с атмосферой и выделить те из них, которые могут обеспечить устойчивость наземных экосистем к грядущим изменениям климата*.

Волжский бассейн, занимая основную часть Русской равнины, входит в индустриальное и демографическое «ядро» Европейской России, где природная среда изменена человеком в гораздо большей степени, чем в Азиатской части нашей страны.

В данном крупнейшем экономическом регионе России особенно остро стоит проблема отмеченной Парижским соглашением (2015) по Рамочной конвенции ООН «адаптации природных экосистем» к антропогенным изменениям климата и «абсорбции» ими  $\text{CO}_2$  из атмосферы. Волжский бассейн служит достаточно репрезентативным объектом для изучения биотической регуляции углеродного цикла и соответственно – для разработки, как указано в Парижском соглашении, методов оценок «... долгосрочного глобального реагирования экосистем на изменения климата».

## 1. ОБЪЕКТЫ ЭМПИРИКО-СТАТИСТИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

Биотическая регуляция углеродного цикла в системе «земная поверхность – атмосфера» при глобальных изменениях климата определяется климатогенной динамикой показателей внутреннего оборота и баланса растительного веще-

ства в экосистемах. Эмпирически уже установлено, что сдвиги в малом биологическом круговороте (продуцировании и разложении фитомассы) занимают в таежной зоне первые несколько лет, а в подзоне широколиственных лесов совершаются в течение года (Коломыц, 2003, 2008). Эти характерные времена функциональной релаксации экосистем соответствуют временному шагу изменений отдельных звеньев углеродного цикла в лесных фитомассах и мобильном гумусе почвы.

Нами рассматривались следующие дискретные параметры малого биологического круговорота: 1) *BS* – общая скелетная масса древостоя, подроста и подлеска; *BV* – общая зеленая массы всех ярусов лесного сообщества; *BR* – общая масса корней; *WD* – мертвая древесно-кустарниковая фитомасса; *ML* – масса лесной подстилки (опад + отпад + мор); *HU* – масса лабильного гумуса в гор. А1 (примерно в верхнем 20-сантиметровом слое почвы). Динамика указанных фитомасс (их положительные либо, наоборот, отрицательные изменения в прогнозируемом интервале времени) по существу и есть тот механизм, который осуществляет как абсорбцию парниковых газов (их депонирование в указанных фитомассах), так и эмиссию газов в атмосферу.

Описываемые ниже методы расчетов углеродного баланса лесных экосистем в меняющемся климате основаны на результатах прогнозного *эмпирико-статистического моделирования*, по (Розенберг, 1984), выполненного на основе материалов крупномасштабных ландшафтных съемок, проведенных автором с сотрудниками в 1987–1998 г.г. по специально разработанной методике (Коломыц, 2008) на экспериментальных полигонах Среднего и Верхнего Поволжья. Каждый полигон характеризует *локальные пространственно сопряженные ансамбли (катенарные системы) лесных сообществ* в соответствующем экорегионе. В целом полигоны охватывают широкий спектр зональных экосистем – от южной тайги до южной лесостепи. Съемки проводились главным образом на территориях природных заповедников и заповедных участков национальных природных парков, поэтому полигоны характеризуют в максимально возможной степени соответствующие зональные биоклиматические условия каждого из рассматриваемых экорегионов.

Материалы ландшафтной съемки на экспериментальных полигонах характеризуют локальный (топологический) уровень структурно-функциональной организации лесных экоси-

стем. В основе этой организации лежат геоморфологические и гидроэдафические условия, которые выражены соответственно типами локальных местоположений (МП) и уровнем почвенно-грунтового увлажнения. Согласно концепциям хорологической (Геттнер, 1930), ландшафтно-геохимической (Полынов, 1956; Глазовская, 1964) и катенарной (Тишков, 2005) организации гео(эко-)систем выделяются шесть типов локальных местоположений, с доминирующим уровнем эдафического увлажнения (от ксероморфного до супергидроморфного). Местоположения, или геотопы, по (Сочава, 1974), образуют *парагенетические ряды ландшафтных сопряжений (катен)*, которые включают следующие звенья (в общем направлении от водораздела к местному базису эрозии):

- 1) элювиальное (Э), плакорное (Высоцкий, 1960), мезоморфное и ксеро-мезоморфное (М+КМ);
- 2) трансэлювиальное (ТЭ) ксероморфное и мезо-ксероморфное (К+МК);
- 3) транзитное (Т) мезоморфное и ксеро-мезоморфное (М+КМ);
- 4) транзитное (Т) гидро-мезоморфное (ГМ);
- 5) трансаккумулятивное (ТА) мезо-гидроморфное и гидроморфное (МГ+Г);
- 6) аккумулятивное (А), супераквальное (СА) и элювиально-аккумулятивное (ЭА) гидроморфное и супергидроморфное (Г+СГ).

Каждый полигон отображает некоторый *биом* – достаточно крупное подразделение фитоценологической среды в пределах определенной климатической зоны, по определению (Реймерс, 1990), поэтому статистический ансамбль его фитоценологических групп служит субрегиональным представителем данного подразделения. Исходя из этого, будем в дальнейшем условно называть катенарную систему лесных сообществ каждого полигона соответствующим *зонально-региональным биомом*.

Перечислим эти биомы, с указанием доминирующих коренных лесных сообществ (в скобках даны условные обозначения и названия соответствующих экспериментальных полигонов, а также геоморфологических и литологических условий их формирования):

- 1) *южнотаежный маргинальный низменноравнинный биом* (Керженский заповедник); моренно-зандровое песчано-суглинистое Нижегородское Заволжье, занятое ельниками и сосняками (**ЮТе-с**, Керженец);
- 2) *подтаежный возвышенно-равнинный биом* (урочище «Зеленый Город» в пригороде Нижнего Новгорода); смешанные (елово-

широколиственные) и хвойные леса супесчано-суглинистого Предволжья (П/Теш-х, Зеленый Город);

3) **подтаежный низменно-равнинный биом**; Окско-Тешинское низменно-зандровое полесье (район г. Выксы Нижегородской обл.), с сосняками боровыми и сложными (П/Тс, Выкса);

4) **потаежный низменно- и возвышенно-равнинный биом** (Приокско-террасный биосферный заповедник); хвойные и сосново-широколиственные леса низменной эрозионно-моренно-зандровой песчаной и суглинистой равнины в бассейне Средней Оки (П/Тх-сш, Приокско-террасный заповедник, ПТЗ);

5) **неморальнолесной возвышенно-равнинный биом северной лесостепи** (северный волнисто-увалистый суглинистый останец Приволжской возвышенности на окраине Нижнего Новгорода); широколиственные леса – кленово-липовые дубравы и липняки (СЛ/Сш, Щелоковский Хутор);

6) **смешаннолесной возвышенно-равнинный биом северной лесостепи** (возвышенно-равнинное песчано-суглинистое Правобережье; бассейн малой р. Кудьмы – притока Волги); сосново-широколиственные леса с елью (СЛ/Сс-ш), Кудьма);

7) **смешаннолесной низменно-равнинный и эрозионно-останцовый биом типичной (средней) лесостепи** (Чувашский национальный природный парк «Чаваш Вармане»); смешанные, хвойные и широколиственные леса на песках и суглинках (ТЛ/Ссм-х-ш, Присурье);

8) **неморально- и хвойнолесной возвышенно-останцовый биом южной лесостепи** (Жигулевский низкогорный массив; Природный национальный парк «Самарская Лука»); кленово-липовые дубняки, дубово-сосновые леса и остепненные сосняки эрозионно-денудационного суглинистого (на элювии известняков) останца Приволжской возвышенности (ЮЛ/Сш-с, Жигули).

Перечисленные биомы, принадлежащие Европейской части России и равнинно-низкогорному Уралу, можно в определенной степени соотносить также с Западно-Сибирской низменной равниной. В этом региональном ряду с запада на восток происходит смена климата от субокеанического на западе Русской равнины до субконтинентального в Прикамье и на Урале и континентального в Западной Сибири. Для Восточно-Сибирских и Дальневосточных регионов с резко континентальным климатом предлагается использовать дополнительно материалы такой же крупно-

масштабной ландшафтно-экологической съемки, проведенной П.С. Петренко (2014) в 2011–2012 г.г. в Нижнем Приамурье на территории Государственного природного заповедника «Комсомольский». Фитоценологическим «ядром» этого муссонно-континентального региона является **нижнеамурский долинно-низкогорный хвойно- и смешаннолесной биом**, представленный кедрово- и елово-широколиственными, пихтово-еловыми и листовничными лесами. Регион входит в зональный экотон между подтайгой и широколиственными лесами (Н-аЗЭ/кш-тх-л).

## 2. ОБЩАЯ СХЕМА РАСЧЕТНЫХ ОПЕРАЦИЙ

Последовательность схемы расчетов состоит из следующих этапов.

1. Определение шести живых и мертвых фитомасс (*BS*, *BV*, *BR*, *WD*, *ML* и *HU*; расшифровку см. далее), которые служат основным углеродными пулами. Расчеты живых фитомасс ведутся по новейшей методике оценок хода роста и продуктивности лесов (Швиденко и др. 2008), с использованием материалов лесоустройства. Для определения остальных масс приводятся их эмпирические связи с различными вещественно-энергетическими параметрами.

2. Расчеты парциальных (по шести указанным углеродным пулам) и суммарных базовых запасов углерода в зонально-региональных единицах лесного покрова на рассматриваемую территорию. В табл. 2 приведены такие запасы для групп лесных формаций Волжского бассейна и Урала по весьма подробной Геоботанической карте (Грибова и др., 1980). Эти данные могут быть экстраполированы и на лесную зону Западной Сибири. Приведены также данные по Нижнему Приамурью, которые могут быть в определенной степени распространены на бореальный лесной покров Восточной Сибири. Правомерность таких экстраполяций допускается близостью содержания легенд указанных выше карт и известной карты лесов России (Исаев, 2012). Для перехода к более высокому, субпланетарному, уровню приведены в табл. 2 углеродные запасы могут быть генерализованы применительно к карте лесных экосистем Северной Евразии, созданной по спутниковым данным SPOT-Vegetation.

Аналогичные операции проводятся и с прогнозируемыми данными углеродного баланса лесных экосистем по тем или иным климатическим сценариям.

3. Расчет базовых и прогнозируемых гидротермических параметров почвы как исходных абиотических факторов регуляции углеродного цикла. Эмпирически доказано (Коломыц, 2008), что, наиболее информативны среднеиюльская дневная (максимальная) температура почвы на глубине 50 см ( $t_{50}$ ) и среднеиюльское же содержание продуктивной влаги в слое почвы 0–50 см ( $W-50$ ). Приводится процедура расчетов этих термо- и гидроэдафических параметров по среднеиюльской температуре воздуха и годовому количеству осадков, а также по коэффициенту атмосферного увлажнения Высоцкого-Иванова. Описывается осредненный зональный переход от оголенных площадок метео- и агрометеостанций к участкам напочвенного покрова под пологом леса. Приводятся расчетные формулы для различного мехсостава почвообразующих пород – от рыхлых и связных песков до тяжелых суглинков и глин.

4. Расчет изменений содержания углерода в различных пулах и углеродных балансов лесных экосистем при изменении гидротермических условий. Составление и анализ балансового уравнения, по которому рассчитываются возможные изменения потоков углерода между почвенно-растительным покровом и атмосферой в различные прогнозируемые сроки (по заданным глобальным климатическим сценариям). Приводятся эмпирически установленные (по литературным данным) углеродные коэффициенты, позволяющие переходить от фитомасс к содержанию углерода. Дается сравнительная характеристика климатогенной динамики параметров созидательной и детритной ветвей биологического круговорота на локальном и регионально-зональном уровнях, с оценкой их регулирующей роли в потоках  $CO_2$ .

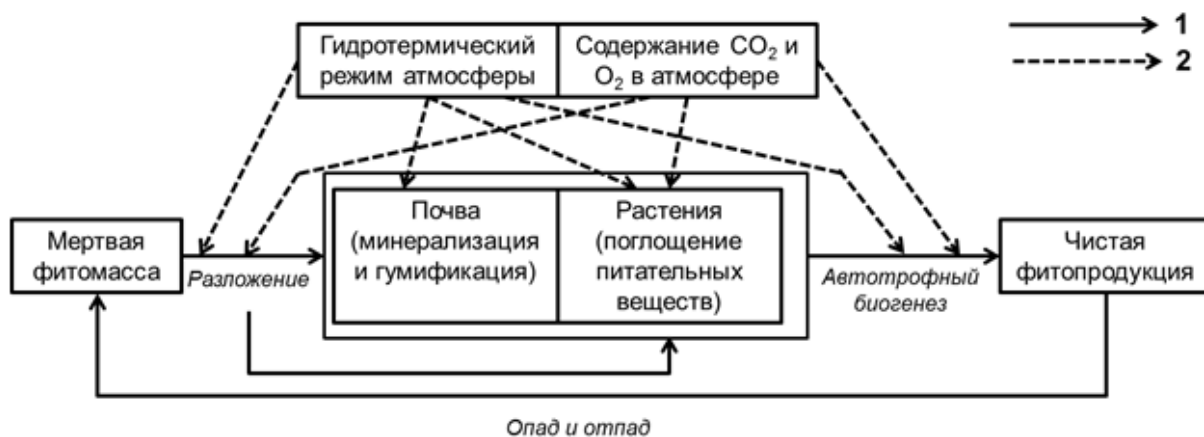
5. Проведение термо- и гидроэдафической ординации метаболических характеристик лесных экосистем в пределах каждого зонально-регионального биома по двум указанным выше геофизическим параметрам:  $t_{50}$  и  $W-50$ . Приведены табл. 5 с расчетными формулами и статистическими характеристиками. Таблица предназначена для расчета величин всех шести метаболических параметров при прогнозируемых значениях температур воздуха и атмосферных осадков. Дается краткий ординационный анализ параметров биологического круговорота ( $BS$ ,  $BV$ ,  $BR$ ,  $WD$ ,  $ML$  и  $HU$ ), с оценкой их парникового эффекта, для различных лесных зонально-региональных биомов Волжского бассейна.

6. В маргинальных лесных экосистемах на юге бореального пояса и в поясе суббореального климатическая аридизация может вызывать наиболее резкие сдвиги углеродного газообмена земной поверхности с атмосферой, и это будет обусловлено кардинальной перестройкой самой структуры растительного покрова. Поэтому заключительным звеном предлагаемой методики являются *расчеты критических значений летнего содержания почвенной влаги, при которых совершаются переходы зональных типов растительности* (для плакорных условий): от смешанных лесов к широколиственным, а затем первых и вторых – к лесостепным формациям (комплексу островных лесов и луговых степей). Составлена таблица трех июльских критических уровней влагозапасов почвы (средних и минимальных), полученных на основе статистических связей почвенного влагосодержания с коэффициентами атмосферного и эдафического увлажнения.

### 3. РАСЧЕТЫ БАЗОВЫХ ДИСКРЕТНЫХ ПАРАМЕТРОВ БИОЛОГИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА

Биотическая регуляция углеродного цикла при глобальных изменениях климата определяется климатогенной динамикой показателей внутреннего оборота и баланса растительного вещества в экосистемах. Эмпирически уже установлено, что сдвиги в малом биологическом круговороте (продуцировании и разложении фитомассы) занимают в таежной зоне первые несколько лет, а в подзоне широколиственных лесов совершаются в течение года (Коломыц, 2003, 2008). Эти характерные времена функциональной релаксации экосистем соответствуют временному шагу изменений отдельных звеньев углеродного цикла в лесных фитомассах и мобильном гумусе почвы.

На рис. 1 представлена весьма упрощенная схема движения органики в биологическом круговороте, с показом основных этапов перехода этого вещества из одной формы в другую при соответствующих почвенно-биотических процессах. В этой схеме почвенно-фитоценотическое «ядро» экосистемы представляет для нас «черный ящик» (Эшби, 1959), поскольку мы оперируем основными дискретными параметрами метаболизма – входным (мертвой фитомассой и/или подстильно-опадным индексом, а также запасами гумуса) и выходным (нетто-продукцией фитоценозов и/или коэффициентом годового оборота надземной фитомассы).



**Рис. 1. Понятийная схема биологического круговорота и воздействия на него геофизических факторов**

Условные обозначения: 1 – движение органического вещества, 2 – воздействие геофизических факторов.

Биотическую регуляцию углеродного цикла в системе «земная поверхность – атмосфера» реализуют следующие дискретные параметры малого биологического круговорота: 1) *BS* – общая скелетная масса древостоя, подроста и подлеска; *BV* – общая зеленая массы всех ярусов лесного сообщества; *BR* – общая масса корней; *WD* – мертвая древесно-кустарниковая фитомасса; *ML* – масса лесной подстилки (опад + отпад + мор); *HU* – масса лабильного гумуса в гор. А1 (примерно в верхнем 20-сантиметровом слое почвы). Динамика этих фитомасс (их положительные либо, наоборот, отрицательные изменения в прогнозируемом интервале времени) по существу и есть тот механизм, который осуществляет как абсорбцию парниковых газов (их депонирование в указанных фитомассах), так и эмиссию газов в атмосферу.

Указанные фитомассы были получены нами из данных самих ландшафтных съемок,

проведенных на экспериментальных полигонах. Сбор фактического материала на каждой пробной площади, его обработка и последующие расчеты проводились в соответствии с известными методическими руководствами (Дылис, 1974; Базилевич и др., 1978; Анучин, 1982; Загребев и др., 1992; и др.). При отсутствии эмпирических характеристик живых и мертвых фитомасс и продуктивности лесных сообществ в изучаемом регионе можно рекомендовать систему расчетов, основанную на общих и региональных таблицах биологической продуктивности полных (нормальных) насаждений (Швиденко и др., 2008). Для этого используются средний возраст и бонитет каждой породы – исходные параметры, которые обычно представлены в материалах лесоустройства. Шапка расчетных таблиц биологической продуктивности, заимствованная из данной монографии, имеет вид:

Ствол	В том числе с корой	Древесина кроны	Хвоя, листва	Итого надземная	Корни	Итого	Подрост и подлесок	Напочвенный покров	Всего
<i>BW</i>			<i>BV</i>	<i>BL</i>	<i>BR</i>		<i>BB</i>	<i>BG</i>	<i>BC</i>
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10

Процедура расчетов состоит в следующем.

А. Фитомассы (живые)

*BW* – берется признак (1) (запас стволовой древесины);

*BS* – складываются признаки: (1) + (3) + (0,8 · (8));

(здесь берутся полностью признаки 1 и 3 и 0,8 от значения признака 8);

*BB* – это один признак (8);

*BV* – складываются значения признаков: (4) + (9) + (0,2 · (8));

*BL* – складываются параметры: *BS* + *BV*;

*BR* – складываются признаки: (6) + (3 · (9)) + (0,45 · (8)); это сумма корней деревьев, подроста с подлеском и напочвенного покрова (трав); масса корней травостоя в три раза больше его зеленой массы;

*BC* – складываются параметры: *BL* + *BR*.

Зеленая масса напочвенного покрова (*BG*) определяется эмпирически – с помощью укосов на геоботанических микроплощадках.

### Б. Продуктивность

*PS* – складываются признаки: (11) + (0,14·(8));

*PV* – складываются признаки:  
(9) + (0,15·(8)) + (4 полностью, если дерево листопадное: береза, дуб, липа, лиственница и т.п.);  
– « – « – « – « + (0,33·(4), если это сосна, кедр или кедровый стланик);  
– « – « – « – « + (0,125·(4), если это ель, пихта).

*PC (NPP)* – складываются параметры:  
*PS* + *PV* + (0,07·(8)) + (0,12·(11), для сосны, березы, ольхи, черемухи, рябины);  
– « – « – « – « – « + (0,22·(11), для ели, пихты, осины, тополя, дуба);  
– « – « – « – « – « + (0,43·(11), для липы, клена, вяза, ильма).

Для получения окончательных значений фитомасс на данной пробной площади вводятся два поправочных коэффициента: первый – доля каждой породы в формуле древостоя, второй – полнота леса (при суммировании фитомасс по всем породам).

Наряду с описанной процедурой фитомассы и продуктивность можно определить по известным таксационным таблицам (Загребев и др., 1992), исходя из данных на пробной площади по высоте и диаметру ствола, среднему возрасту породы, а также из формулы древостоя и сомкнутости крон, пересчитанной на полноту леса по найденной эмпирической зависимости.

Перейдем к расчетам мертвых фитомасс. Масса дебриса (*WD* – древесно-кустарникового валежа и сухостоя) мы определяли эмпирически; литература по каким-либо расчетным методам ее определения нам не известна. Попытка получить для Приокско-террасного заповедника (по 45 пробным площадям) линейное уравнение множественной корреляции *WD* с четырьмя факторами: *t*<sub>50</sub>, *W-50*, *BS* и *Age* (возрастом леса по основной породе), – дала следующие результаты:

$$WD = 4.246 \cdot t_{50} + 0.0206 \cdot (W-50) + 0.03264 \cdot BS + 0.0903 \cdot Age - 48.11;$$
$$R = 0.29; R^2 = 0.084. \quad (1)$$

Суди по значениям коэффициентов корреляции (*R*) и детерминации (*R*<sup>2</sup>), какая-либо значимая связь отсутствует. Можно лишь констатировать (по результатам парной корреляции) о превалирующем положительном влиянии летней температуры почвы (и воздуха) на сохранение от разложения сухостоя и валежа.

Для расчета массы лесной подстилки *ML* можно рекомендовать эмпирические зависимости, построенные Л.С. Шарой по материалам ландшафтной съемки на экспериментальном полигоне в подтаежной зоне Нижнего Приамурья (на территории Комсомольского заповедника), с липово-дубовыми, кедрово-широколиственными и лиственничными лесами. Наиболее точные значения *ML* дают уравнения множественной регрессии:

$$ML = 1.088 \cdot \ln PV_{+4.21} + 0.1522 \cdot t_{40+3.16} - 0.2265 \cdot hA_{0-2.61} + 1.720;$$
$$R^2 = 0.819; P < 10^{-6} \quad (2)$$

$$ML = 1.155 \cdot \ln PV_{+4.88} + 0.1387 \cdot t_{30+3.30} - 0.2671 \cdot hA_{0-3.08} + 1.836;$$
$$R^2 = 0.823; P < 10^{-6} \quad (3)$$

Здесь  $\ln PV$  – логарифмированный ряд значений продуктивности зеленой массы,  $hA_0$  – мощность подстилки,  $t_{30}$  и  $t_{40}$  – температуры почвы на глубинах 30 см и 40 см, *P* – уровень значимости (критерий Пирсона). Предикторы поставлены в порядке убывания их статистической значимости (значение нижнего индекса по модулю).

Достаточно представительна также эмпирическая экспоненциальная связь *ML* с продуктивностью общей зеленой массы *PV*:

$$ML = 5,883 \cdot (1 - e^{-0,0647 \cdot PV}); R = 0,878; R^2 = 0,771. \text{ Ст. отклонение} = 0,89 \text{ т/га.} \quad (4)$$

Согласно данному уравнению, в высокопродуктивных лесах с высокими температурами и минимальной влажностью почвы процессы поступления мертвой органики в подстилку и ее разложения уравниваются, и масса подстилки остается постоянной. В сообществах же с более низкой температурой и большей влажностью почвы автотрофный биогенез замедлен (минимум *PV*). В этих условиях масса подстилки растет наиболее интенсивно при увеличении продуктивности зеленой массы; фактор *PV* оказывается ведущим, при гораздо меньшем значении процесса разложения подстилки.

Наконец, наименее точные значения *ML* получаются по ее линейной связи с мощностью лесной подстилки  $hA_0$ :

$$ML = 1,939 \cdot (hA_0) + 1,19; R^2 = 0,59; \text{ ст. ошибка } S_y = \pm 12,0 \text{ т/га.} \quad (5)$$

Можно использовать также мелкомасштабную карту «Распределения органического вещества в подстилке ...» по Европейской части России, Западной Сибири и Казахстана (Базилевич, Родин, 1971), хотя, по нашему мнению, данная карта мало репрезентативна ввиду слишком грубых градаций массы подстилки.

Наиболее неопределенным остается определение гумусной массы. Представленная в работах (Базилевич, Родин, 1971; Орлов и др., 1996) карта запасов гумуса в почве Европейской России, а также «Картограмма запасов гумуса в почвах России» слишком мелкомасштабны и содержит весьма грубые градации запасов (с интервалом 30 т/га), что не позволяет использовать эти данные в описываемой нами методической процедуре.

Как известно (Кононова, 1963; Глазовская, 1981), гумус формируется из двух источников: лесной подстилки (либо степного войлока) и корней. В бореальных лесах, с их доминирующим дерново-подзолистым процессом в условиях преобладающего промывного режима почв, малый биологический круговорот оказывается в значительной мере «оторванным» от процессов гумификации мортмассы (Одум, 1975). Он имеет вид «... автономного круговорота элементов между живыми организмами и их отмирающими остатками, поступающими в лесах на поверхность почвы» (Пономарева, Плотникова, 1980, с. 115). В этих условиях доминирующим поставщиком органо-минеральной массы в почве оказывается древесно-кустарниковая корневая система, однако роль и этого источника гумуса остается весьма неопределенной.

Доказательством сказанного может служить множественная корреляция массы гумуса в гор. А1 почвы с параметрами  $ML$  и  $BR$  в подтаежном елово-широколиственном биоме (экспериментальный полигон Зеленый Город):

$$HU = 40.44 - 0.01 \cdot ML - 0.257 \cdot BR; \quad R = 0,66; \quad R^2 = 0,436; \quad P = 0; \quad Sy = 6.59. \quad (6)$$

Здесь значим только предиктор  $BR$ ; парциальная связь  $HU$  с  $ML$  незначима.

Парциальная связь массы гумуса с массой корней имеет вид параболы:

$$HU = 67.46 - 1.227 \cdot BR + 0.0071 \cdot (BR)^2; \quad R = 0.716; \quad R^2 = 0,513; \quad P = 0; \quad Sy = 6.12. \quad (7)$$

В диапазоне изменения массы корней с 110–100 → 60–50 т/га, т.е. при лесной форме состояния фитоценоза, масса гумуса практически не меняется, оставаясь в пределах 10–25 т/га. Лишь при  $\Delta BR = 45–50 \rightarrow 10$  т/га, означающем смену лесного фитоценоза луговым, содержание гумуса в почве заметно возрастает до 35–45 т/га.

Только в сосново-широколиственном биоме южной лесостепи (полигон Жигули) климатогенная динамика массы гумуса имеет достаточно определенную связь с изменениями массы лесной подстилки и корней:

$$HU = 84.88 - 1.764 \cdot ML + 1.159 \cdot BR; \quad R = 0.834; \quad R^2 = 696; \quad P = 0; \quad Sy = 30.29. \quad (8)$$

Здесь оба предиктора значимы и положительная роль обоих факторов: лесной подстилки и корневой системы растений, – в формировании гумуса почвы выражена вполне отчетливо. Разложение и соответственно уменьшение массы подстилки и рост массы корней способствуют накоплению гумусной массы.

Вместе с тем, литературные материалы не подтверждают значимой роли лесной подстилки в формировании гумуса почвы даже на юге лесного пояса. По данным (Шугалей, 1998), в сосняках лесостепи Средней Сибири запасы гумуса имеют обратную, но весьма слабо выраженную связь с массой подстилки ( $R = 0,33$ ).

Ввиду трудностей расчета параметров  $WD$  и  $HU$ , предлагается использовать сразу окончательные осредненные значения базового содержания в них углерода по группам лесных формаций (см. табл. 2).

Значения фитомасс преобразовываются в содержание в них углерода с помощью *углеродных коэффициентов*. Некоторые из этих коэффициентов (например, по  $BV$ ,  $ML$  и  $HU$ ) дифференцируются по каждому экорегиону и по каждой группе лесных сообществ в зависимости от зональных и локальных условий местообитания. По материалам известных литературных источников (Кобак, 1988; Алексеев, Бердси, 1994; Орлов и др., 1996; Исаев, Коровин, 1999; Добровольский, 2002; Осипов, 2004; и др.) определены следующие углеродные коэффициенты: 1) для признаков  $BS$ ,  $BR$  и  $WD$  – повсеместно 0,50; 2) для признака  $HU$  – повсеместно 0,58; 3) для признака  $BV$  – от 0,51–0,52 для южной тайги и смешанных лесов до 0,55–0,57 для лесных сообществ в южной лесостепи и северной степи; 4) для признака  $ML$  – от 0,46–0,48 для южнотаежных и смешанных лесов бореального пояса до 0,49 – 0,51 для широколиственных и смешанных лесов пояса суббореального.

Переход с локального уровня на региональный осуществлен с помощью разработанного нами метода *индукционно-иерархической экстраполяции*, основанного на эмпирически установленном явлении *полizonальности локальных гео(эко-)систем как формы их реакции на глобальные изменения климата* (Коломыц, 2008). На основе выявленных закономерностей преломления зонально-регионального биоклиматического фона местными геоморфологическими и гидроэдафическими факторами рассматриваются так называемые *региональные системы локальной зональности*. Они состоят



из векторных рядов плакорных биогеоценозов, отражающих зонально-региональный фон данной территории, и экстразональных топоэкоцистем как представителей других зональных типов географической среды, не только соседних, но и весьма удаленных. Каждый тип/подтип растительной формации, представленный на мелкомасштабной геоботанической карте,

идентифицируется определенной группой фитоценозов из их плакорно-экстразонального ряда, который характеризует региональную пространственно упорядоченную (микроконтинентальную) систему локальной зональности. Пример такой идентификации приведен в табл. 1.

Таблица 1

**Подтаежный елово-широколиственный биом (полигон Зеленый Город).  
Пример индукционно-иерархической экстраполяции групп лесных фитоценозов  
на зонально-региональные группы растительных формаций**

№ пробной площади	Экспозиция	Тип МП	Зональная группа фитоценоза	Коррелятная группа растительных формаций *)
33	Гориз.	ТА	Бореальная таежная	Североевропейские среднетаежные еловые кустарничково-зеленомошные леса
1	С	Э	Бореальная таежная	Североевропейские южнетаежные еловые леса кустарничково-травяные, с участием неморальных элементов
39	ЮЮВ	Т	Неморально-бореальная	Предуральские южнетаежные пихтово-еловые леса, неморальнотравяно-кисличные, с участием липы в подлеске
20	ЮВ	ТЭ	Бореально-неморальная	Подтаежные широколиственно-еловые неморальнотравяные леса
47	Гор.	ТЭ	Бореальная боровая	Североевропейские средне- и южнетаежные сосновые (с примесью ели и березы) зеленомошные и кустарничковые леса
11	ЮЗ	Т	Неморально-бореальная	Североевропейские подтаежные широколиственно-сосновые леса, с елью, лещиновыми, разнотравно-злаковые
19	Гориз.	Э	Неморальная европейская	Среднерусско-приволжские северные (с примесью ели) дубовые и липово-дубовые неморальнотравяные леса
14	Гориз.	Э	Неморальная евразийская	Уральские горные и предгорные кленово-липово-дубовые злаково-высокотравно-папоротниковые леса
8	Гориз.	ТА	Неморальная евразийская	Среднерусско-приволжские липовые, с примесью дуба, клена, ильма, злаково-разнотравные леса

\*) Растительные формации даны по геоботаническим картам (Исаченко, Лавренко, 1974; Котова, 1987).

Таблица 2

## Осредненные базовые парциальные и суммарные запасы углерода (т/га) в основных растительных формациях Европейской России и Урала

Класс (подкласс) растительных формаций	Тип (подтип) растительности	Группа растительных формаций, по (Грибова и др., 1980)	Углеродные пулы						Сумма
			<i>BS</i>	<i>BV</i>	<i>BR</i>	<i>WD</i>	<i>ML</i>	<i>HU</i>	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Северо-европейские еловые леса	Среднетаежные	(44). Еловые леса кустарничково-зелено-мошные, с мелкотравьем	115.05	10.78	35.44	5.55	20.24	9.5	196.57
		(45). Еловые леса из ели сибирской сфагновые и долгомошные	73.70	6.46	32.58	11.14	9.58	19.75	153.20
		(44 <sup>2</sup> ). Еловые леса из ели сибирской кустарничково-травяно-долгомошные	65.96	6.59	25.58	7.98	20.35	14.58	139.04
		(46). Березовые и сосново-березовые леса, зеленомошные, травяно-кустарничковые	64.31	3.12	21.16	5.36	7.48	14.50	116.00
	Южно-таежные	(48 б). Ельники южнотаежные зелено-мошно-травяно-кустарничковые	110.03	7.76	33.16	2.66	17.28	13.16	184.05
		(49). Еловые леса из ели сибирской, долгомошно-кустарничково-травяные	91.93	7.04	31.90	10.43	13.25	16.40	170.94
		(48 <sup>1</sup> ). Ельники травяно-кустарничковые в сочетании с долгомошно-сфагновыми	106.7	7.75	35.17	7.62	19.74	16.42	193.46
		(50, 51). Южнотаежные березняки и осинники, лесные уголья	68.63	3ю59	21.60	5.27	8.43	12.55	120.07
		(52 а). Ельники с сосной, сложные, неморальнотравяные, с участием широколи-ственных, прибалтийско-среднерусские	142.34	7.79	42.35	9.51	16.24	18.50	236.74
		(52 б) То же, приволжские	128.14	5.18	44.01	13.29	8.12	11.32	210.06

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
	Широко-лиственно-еловые (подтаежные) леса	(53). Широколиственно-еловые неморальнотравяные леса	121.41	6.39	38.47	7.65	10.23	15.44	199.59
		(54). Березово-черноольховые с елью болотно-крупнотравные леса	67.04	3.85	25.16	9.96	8.53	17.76	127.65
		(52 <sup>1</sup> ). Ельники неморальнотравяные сложные и травяно-сфагновые; березово-черноольховники болотно-крупнотравные	91.49	6.17	28.56	6.35	11.80	16.86	157.75
		(55). Подтаежные березняки и осинники, неморальнотравяные	99.24	4.79	32.31	8.11	8.41	18.99	171.84
		(56). Подтаежные лесные уголья и фрагментарные леса и кустарники среди сельскохозяйственных полей	79.74	4.23	26.30	7.26	9.25	19.51	146.18
Камско-печерско-западно-уральские смешанные леса	Среднетаежные леса	(61). Пихтово-еловые травяно-кустарничковые предуральские и среднеуральские	113.48	7.45	31.06	4.12	18.87	13.55	188.51
		(62). Кедрово-еловые, с пихтой, травяно-кустарничковые и сфагновые, уральские	61.10	6.45	21.41	7.98	9.89	17.96	124.77
		(63). Березовые зеленомошные и сфагново-долгомошные леса	77.13	3.71	24.15	3.72	8.02	12.94	129.66
	Южно-таежные леса	(65). Пихтово-еловые мохово-травяно-кустарничковые и кисличные, с участием неморальных видов, предуральские	100.07	6.35	31.16	3.58	20.50	13.55	175.24
		(66). Осиновые и березовые с липой леса, травяные с участием папоротников	79.04	4.67	25.53	6.10	10.59	12.05	138.0
	Подтаежные леса	(68). Пихтово-еловые, с участием широколиственных, неморальнотравяные, вятско-предуральские	105.60	6.58	36.62	10.88	12.70	17.20	189.55

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
		(69). Широколиственно-пихтово-еловые, неморально-отравяные, с участием сибирских видов, прикамско-южноуральские	120.38	7.40	40.25	6.16	11.70	12.73	198.62
		(70). Березовые и осиновые леса, с липой, неморальноотравяные, с сибирским и уральским высокоотравьем	90.33	5.54	30.0	4.69	9.47	15.21	155.22
Сосновые и широколиственно-сосновые леса и производные сообщества на их месте. Североевропейские сосновые леса	Сосновые средне- и южно-таежные леса	(76). Сосняки, с елью и березой, кустарничково-зеленомошные, на месте еловых	100.71	7.49	30.65	9.47	12.41	12.38	173.12
		(77). Сосняки бруснично-лишайниковые и вересковые	88.2	7.06	27.82	8.08	11.30	8.20	150.65
		(78). Сосняки, с березой, кустарничково-вые и долгомошно-сфагновые	71.40	7.46	27.53	10.44	16.43	23.63	156.89
		(76 <sup>1</sup> ). Сосняки зеленомошные и сфагновые, переходные и верховые болота	77.84	6.26	26.24	5.68	14.12	14.48	145.41
		(76 <sup>2</sup> ). Сосняки, в сочетании с ельниками, зеленомошные, кустарничковые и лишайниковые	100.41	7.56	30.31	8.00	11.83	10.04	168.11
		(76 <sup>3</sup> ). Сосняки с елью, зеленомошно-сфагновые, с евтрофными болотами	81.62	7.09	28.79	9.77	17.67	23.15	168.09
		(79, 80). Березняки травяно-кустарничковые, фрагментарные лесные угодья	78.78	9.24	31.88	9.77	14.40	8.28	152.34
	Широколиственно-сосновые (подтаежные) леса	(81). Сосняки кустарничково-травяные, с дубом и липой в подлеске	104.28	7.50	33.45	10.13	12.12	11.93	179.39
		(82). Сосняки, местами с дубом и липой, «сухотравные», с участием южноборовых и лугово-степных видов	118.47	7.75	36.89	5.76	14.59	15.67	199.12
		(83). Дубово-сосновые, с грабом, полесские, кустарничково-травяные	95.86	6.74	31.15	3.54	10.04	14.27	161.59

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
		(84). Широколиственно-сосновые леса, с елью, дубом и липой, лещиновые, черни-чно-разнотравно-злаковые	126.24	7.67	37.56	8.69	12.04	17.41	209.60
		(81 <sup>1</sup> ). Сосняки мохово-кустарничково-травяные, лишайниковые, «сухотравные»	110.00	8.13	34.30	6.41	13.00	14.66	186.48
		(81 <sup>2</sup> ). Сосняки кустарничково-травяные, с евтрофно-мезотрофными болотами	120.46	6.79	35.17	9.48	10.70	19.93	202.53
		(82 <sup>3</sup> ). Сосняки кустарничково-травяные и долгомошно-сфагновые, с осоко-сфагно-выми мезотрофными болотами	81.46	7.99	27.70	6.24	13.77	26.93	164.08
		(85). Березняки и осинники, местами с широколиственными породами, на месте подтаежных сосняков	115.82	7.09	38.31	5.09	11.63	19.41	197.34
		(86). Фрагментарные леса и лесные угодья среди с/хоз. полей, на месте подтаежных сосняков	72.99	5.12	29.40	8.33	8.75	14.73	130.31
		(87). Широколиственно-сосновые и сосновые леса со степными и южнобо-ровыми кустарниками	68.19	4.14	15.83	9.20	12.13	31.88	141.37
		(88). Березовые и сосново-березовые травяные, часто остепненные леса	72.88	4.43	17.24	8.28	13.01	39.61	155.44
Широколиственные леса и производные сообщества на их месте. Европейские широколиственные леса	Восточно-европейские широколиственные леса	(107). Черноольховые леса, с примесью широколиственных, болотно-круптравяные, и производные мелколиственные	52.46	3.37	129.59	6.29	8.09	23.48	106.87
		(118 а). Дубовые и липово-дубовые леса северные, с примесью ели, среднерусско-приволжские северные	108.06	5.63	35.95	6.28	9.30	18.57	183.77
		(118 б). Дубовые и липово-дубовые леса, среднерусско-приволжские южные, неморальнотравяные остепненные	99.69	3.54	31.37	5.06	5.87	31.47	265.00

## Окончание таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
		(118 в). Приволжские, дубовые и липово-дубовые осветленные леса, на месте дубово-сосновых	94.14	3.73	29.21	3.26	6.60	38.04	151.15
		(118 г). Приволжско-заволжские липово-дубовые, без ясеня, осветленные леса, неморальнотравяные	91.81	3.70	28.11	6.22	7.03	41.44	125.92
		(118 д). Предгорные и горные уральские липово-дубовые леса, высокотравные	106.40	4.48	34.10	6.55	7.72	28.47	162.59
	При- степные и степ- ные ши- роколи- ственные и сосно- вые леса	(119 б). Дубовые пристепные, изрежен-ные, частью байрачные, среднерусско-приволжские	85.99	3.48	26.88	6.48	5.91	25.12	137.20
		(119 в) Дубняки, приуральские сырто-вые с приме-сью сосны, и уральские предгорные	86.56	4.27	25.34	14.05	9.52	54.88	86.56
		(120 а). Липняки с дубом и вязом, разно-травно-злаковые, среднерусско-приволж-ские, на месте сосново-широколиствен-ных.	107.39	4.17	31.81	9.60	6.04	34.28	150.10
		(120 б). Липняки с дубом и вязом, ураль-ские гор-ные и предгорные, с участием сибирских и ураль-ских элементов	95.77	3.79	28.19	8.44	5.64	39.12	128.81
		(121). Осинники и березняки, с примесью широко-лиственных пород, неморально-травяные, на месте широколиственных лесов	93.92	3.69	30.55	7.10	5.59	31.25	148.95
		(122). Островные и байрачные леса среди сельско-хозяйственных полей	61.10	3.44	16.73	3.44	6.49	22.63	94.39
		(234, 236). Неморальные поймы	72.60	5.08	25.62	8.42	8.02	28.00	128.38
Южнотаежные, подта-ежные и неморальные лесо-болотные комплек-сы		(203, 204, 205 б). Заболоченные хвойные леса	54.25	7.30	24.27	9.92	22.89	30.09	148.72
		(219, 223 а). Лесные болота	63.95	6.13	22.21	15.67	11.51	20.00	139.46

В результате проведенной операции получены осредненные парциальные и суммарные значения базового содержания углерода в коренных и производных лесных формациях Европейской России и Урала, в том числе в лесоболотных комплексах и лесных болотах, а также в лесных угодьях и фрагментарных древесно-кустарничково-вых сообществах среди сельскохозяйственных полей (табл. 2). Данные по базовым запасам углерода разнесены по 52 группам растительных формаций, которые взяты из весьма подробной «Карты растительности Европейской части СССР» в м-бе 1 : 2 500 000 (Грибова и др., 1980). По-видимому, за прошедший более чем 40-летний период границы ареалов лесных формаций могли существенно измениться, однако перечень самих растительных формаций остался, несомненно, прежним.

Новейшая «Карта лесных экосистем Северной Евразии», составленная по спутниковым данным SPOT-Vegetation (Исаева, 2012), слишком мелкомасштабна, а ее дефиниции не адекватны общепринятым геоботаническими единицам (Сочава, 1979), что затрудняет интерпретацию этой карты в свете известных законов лесной биогеоценологии (Сукачев, 1972). Кроме того, данная карта, равно как и аналитические работы по оценкам биопродукционного процесса и запасов углерода в лесном фонде России (Уткин и др., 1997, 2006; Швиденко и др., 2001; и др.) не соответствуют излагаемой нами методике расчетов содержания углерода в лесных экосистемах как по объему исходной информации, так и по детальности и точности самих расчетов.

#### **4. РАСЧЕТЫ ГИДРОТЕРМИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ПОЧВЫ КАК ИСХОДНЫХ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ РЕГУЛЯЦИИ УГЛЕРОДНОГО ЦИКЛА**

В глобальных и региональных прогнозно-климатических моделях обычно фигурируют три параметра – средние температуры января  $t_{\text{январь}}$  и июля  $t_{\text{июль}}$ , а также годовое количество осадков  $r_{\text{год}}$ , иногда подразделяемое на осадки теплого и холодного периодов. Нами эмпирически установлено, что связи ландшафтно-зональных систем с климатическими характеристиками (прежде всего с температурой воздуха и осадками), используемые в отечественных и зарубежных глобальных и суперрегиональных экологических прогнозах, не годятся для построения локальных прогнозных моделей с пространственно распределенными параметрами. Для *равнинных и низкогорных террито-*

*рий умеренного пояса* основной пропускной канал связей структурно-функциональных характеристик локальных экосистем с климатом проходит через *летнее влагосодержание почвы*, которое, с одной стороны, служит достаточно надежным геофизическим индикатором состояния биогеоценозов, а с другой, – является наиболее мощным экологическим фактором, который определяет их территориальное распределение (Коломыц, 2003, 2008).

С другой стороны, существует достаточно тесная связь распределения локальных экосистем с весенне-летним влагосодержанием почвы. Так, для лесных и лесостепных районов Приволжской возвышенности информационные коэффициенты сопряженности, по (Пузаченко, Скулкин, 1981), биогеоценозов с параметрами ( $W-20$ ), ( $W-50$ ) и ( $W-100$ ) находятся в пределах соответственно 0.15–0.17, 0.13–0.17 и 0.14–0.20, что существенно превышает критический порог значимости связей (0.07). Таким образом, главный геофизический фактор климатогенных изменений биологического круговорота и углеродного балансов равнинных и низкогорных лесных экосистемах – почвенно-гидрологические условия вегетационного периода, которые в свою очередь связаны слетней температурой воздуха (см. ниже).

Совершенно иная картина складывается в *субарктическом поясе*. Здесь система широтной зональности и соответствующая структура растительного покрова определяются почти исключительно температурой самого теплого месяца, отображающей летний радиационный баланс, при общем избыточном годовом атмосферном увлажнении (Григорьев, 1956; Мильков, 1986). Аналогичные гидротермические условия свойственны *высотно-зональным типам ландшафтов высокогорий умеренного пояса* (Гребенщиков, 1974). Проведенные нами в 1980–1983 гг. измерения осадков суммарными осадкомерами за теплый период (июнь–сентябрь) по ландшафтному профилю через долину р. Адылсу (Северное Приэльбрусье) в целом выявили существенную «размытость» поля осадков в интервале абс. высот 2100–2700 м (Залиханов и др., 2010). В то же время формации субальпийских лесов, лугов и криволинейных существуют в достаточно узких температурных условиях, т.е. являются стенотермными, по терминологии (Одум, 1975).

Термический фактор как доминант, формирующий высокогорные растительные сообщества, проявляется также в соответствующей дифференциации локальных термоэдафических полей высокогорий. Так, в Приэльбрусье коэф-

фициенты сопряженности луговых фитоценологических групп с температурами почвы на глубинах от 20 до 50 см. находятся в пределах 0,140–0,203, в то время как данный показатель их связей с влажностью почвы в слое 30–40 см не превышает 0,096, а для выше- и нижележащих слоев он вообще незначим. Таким образом, в гидротермическом режиме высокогорных экосистем локального уровня ведущую экологическую роль играет термоздафический фактор, между тем как фактор влажности почвы отодвигается на второй план.

В первую очередь необходимо рассчитать наиболее вероятные изменения температуры почвы  $t_n$  на разных глубинах при сдвигах температуры воздуха  $t_b$  для середины вегетационного периода. Поиски корреляционных связей между  $t_n$  и  $t_b$  (Волобуев, 1973; 1983; Димо, 1967, 1972; и др.) показали, что наиболее высокая сопряженность температуры воздуха с температурой верхнего 20-сантиметрового корнеобитаемого слоя почвы на оголенных площадках метеостанций (как в целом за год, так и по отдельным месяцам). Это говорит о близости значений летних теплоэнергетических запасов приземного слоя воздуха и верхнего слоя почвы. Внести какие-либо однозначные коррективы в прогнозные расчеты температуры почвы, связанные с переходом от площадок метеостанций к лесным территориям весьма затруднительно. Однако, по-видимому, нет особой необходимости нахождения  $\Delta t_b$  между полем и лесом. Нас интересует главным образом то, насколько лес и безлесные участки адекватны друг другу по межгодовой изменчивости температур воздуха и почвы. Доказано, что на каждом шаге прогнозного периода в верхних слоях почвы должен произойти примерно такой же температурный сдвиг, какой будет наблюдаться в температуре воздуха (Коломыц, 2008).

При проведении ландшафтно-экологических съемок на экспериментальных полигонах замеры температур почвы на пробных площадках производились в период 11–15 часов дня, т.е. для глубины почвы 20 см по существу фиксировались максимальные (или близкие к ней) суточные температуры ( $t_{20}^{max}$ ). Следовательно, для прогнозных расчетов параметра  $t_{20}^{max}$  необходимо предварительно установить его базовую корреляционную связь со среднесуточной температурой воздуха  $t_b^{cp}$ . Для Волжского бассейна такая связь выражается следующими эмпирическими уравнениями линейной регрессии:

$$t_b^{cp} = 6,585 + 0,5269 t_{20}^{max};$$

$$R = 0,900; R^2 = 0,810; P = 0; S_y = 0,7;$$

$$t_{20}^{max} = -6,177 + 1,538 t_b^{cp}; S_y = 0,7^{\circ} \quad (9)$$

По приведенным формулам для всех точек (пробных площадей) каждого зонально-регионального биома сначала рассчитываются базовые значения  $t_b^{cp}$  по имеющимся данным  $t_{20}^{max}$ . Затем по прогнозируемым на данный срок среднеиюльским температурам воздуха определяются искомые величины температуры почвы на глубине 20 см.

Для высокогорий Центрального и Западного Кавказа (Залиханов и др., 2010) корреляционные связи  $t_{20}^{max}$  и  $t_b^{cp}$  имеют вид (при  $R = 0,986$ ;  $R^2 = 0,972$ ):

$$t_b^{cp} = 0,6 + 0,789 t_{20}^{max}; \quad (10)$$

$$t_{20}^{max} = -0,18 + 1,232 t_b^{cp} \quad (11)$$

По 11 метеостанциям Верхнего и Среднего Поволжья в районах, где проводились исследования на экспериментальных полигонах, была взята месячная изменчивость температур с апреля по июль на полевых ( $\Delta t_{20}^n$ ) и лесных участках ( $\Delta t_{20}^l$ ). Уравнение линейной регрессии имеет вид:

$$(\Delta t_{20}^l) = 11,1 - 0,215 (\Delta t_{20}^n); R = 0,97; r_2 = 0,94. \quad (12)$$

Его рекомендуется использовать на этапе расчетов температуры почвы при переходе от поля к лесу.

При расчетах  $t_b^{cp}$  по  $t_{20}^{max}$  мы получаем, строго говоря, не истинную температуру воздуха под пологом леса, а некоторую условную температуру, принимая ее адекватной (но не равной) температуре воздуха соседней поляны (т.е. площадки метеостанции). Такая адекватность допустима только в рамках сопоставления лесных биогеоценозов друг с другом. Подчеркнем, что в данном случае важны не абсолютные значения  $t_b^{cp}$  в лесу или в поле, а сдвиги этих температур в процессе глобального потепления, которые мы принимаем в первом приближении одинаковыми для леса и поля по каждой биогеоценотической группе (см. выше). Таким образом прямые и обратные расчеты в бинарных отношениях  $t_{20}^{max} \leftrightarrow t_b^{cp}$  можно считать достаточно корректными.

В дальнейшем по прогнозируемой величине  $t_{20}$  находятся значения  $t_{50}$ . Последние оказываются наиболее репрезентативными по сравнению с температурами на глубинах 70 см и 100 см для расчетов параметров биологического круговорота и содержания углерода в соответствующих пулах. Уравнение связи имеет вид:

$$y = b_0 + b_1 \cdot x, \quad (13)$$



с коэффициентами, приведенными в табл. 3.

**Таблица 3**

**Параметры уравнений линейной регрессии для расчетов температур почвы на глубинах 50 см по температуре почвы на глубине 20 см**

Биомы (полигоны)	Коэффициенты и статистические характеристики			
	$b_0$	$b_1$	R	$R^2$
ЮЛ/С сш (Жигули)	0.37	0.858	0.913	0.833
ТЛ/Схш (Присурье)	3.39	0.609	0.848	0.719
П/Теш (Зеленый Город)	-0.63	0.968	0,946	0.845
П/Тс (Выкса)	2.05	0.7306	0.972	0.944
ЮТес (Керженец)	0.517	0.7828	0.938	0.868

Перейдем к летнему базовому влагосодержанию почвы. Его можно рассчитать по региональным климатическим параметрам. По данным агрометстанций основного водосбора Волжского бассейна и его окружения для слоев почвы 0–20 см ( $W_{20}$ ), 0–50 см ( $W_{50}$ ) и 0–100 см ( $W_{100}$ ) нами получены следующие уравнения множественной регрессии:

$$(W_{20}) = 78.71 + 0.1212 t_{\text{янв}} - 3.85 t_{\text{июля}} + 0.02324 r_{\text{год}}; \quad R = 0.86; R^2 = 0.75; \quad (15)$$

$$(W_{50}) = 166.9 + 0.0394 t_{\text{янв}} - 8.66 t_{\text{июля}} + 0.06537 r_{\text{год}}; \quad R = 0.86; R^2 = 0.74; \quad (16)$$

$$(W_{100}) = 426.7 + 0.1633 t_{\text{янв}} - 20.12 t_{\text{июля}} + 0.08 r_{\text{год}}; \quad R = 0.86; R^2 = 0.72. \quad (17)$$

Как видно, зимнее потепление и рост годовых осадков дают некоторую прибавку июльских влагозапасов в почве, а летнее потепление приводит к весьма сильному сокращению почвенной влаги (за счет усиления испарения), причем на порядок больше. Превалирующая роль летних температур очевидна, и хотя зимнее потепление вместе с ростом годовой суммы осадков способствует увеличению влагозапасов в почве, это приращение с лихвой перекрывается их убылью в весенне-летний период из-за гораздо более эффективного роста температур. Даже если принять, что летнее потепление в 2–3 раза меньше, чем зимнее (что предполагается некоторыми климатическими моделями), процесс аридизации почвы неизбежен.

Расчеты прогнозируемых изменений летнего влагосодержания почвы, связанные с климатическим трендом, наиболее эффективно проводить через соотношение тепла и влаги, отражающее, как известно (Григорьев, 1966; Будыко, 1977), зональные биоклиматические усло-

вия данной территории. Для Средней полосы Русской равнины нами найдены достаточно тесные связи весенне-летних запасов продуктивной почвенной влаги с коэффициентом атмосферного увлажнения Высоцкого-Иванова  $K_{\text{увл}}$ . Последний определяется как отношение годовой суммы осадков к годовой испаряемости  $E_0$ , которая зависит преимущественно от средней июльской температуры с весьма высоким коэффициентом корреляции  $R = 0.94$ :

$$E_0 = 1384 - 161.6 t_{\text{июля}} + 6.245 t_{\text{июля}}^2. \quad (18)$$

По данным агрометстанций Волжского бассейна и его окружения нами установлена экспоненциальная зависимость летнего влагосодержания почвы открытых сельскохозяйственных полей ( $W_{\text{поле}}$ ) от годового коэффициента увлажнения:

$$W_{\text{поле}} = \exp(b_0 + b_1 \cdot K_{\text{увл}}) \quad (19)$$

Значения коэффициентов  $b_0$  и  $b_1$  для выделенных слоев почвы различного механического состава приведены в табл. 4. При расчетах  $W_{\text{поле}}$  сведения о механическом составе почвообразующих пород можно снять из достаточно подробной карты П.Н. Чижикова (1968).

Далее, необходимо провести экстраполяцию среднеиюльских влагозапасов в почве с открытых сельскохозяйственных полей агрометстанций ( $W_{\text{поле}}$ ) на соседние лесопокрываемые участки ( $W_{\text{лес}}$ ). Такая экстраполяция проведена по данным наблюдений воднобалансовых станций, расположенных в различных природных зонах (подзонах) Волжского бассейна. Получены следующие уравнения линейной регрессии:

а) южная тайга (Валдайская гидрологическая лаборатория) –

$$(W_{\text{лес}}) = 1,026 (W_{\text{поле}}) + 1,05; \quad R = 0,96; \quad R^2 = 0,94; \quad (20)$$

б) смешанные леса (Подмосковная воднобалансовая станция) –

$$(W_{\text{лес}}) = 0,995 (W_{\text{поле}}) + 14,53; \quad R = 0,99; \quad R^2 = 0,97; \quad (21)$$

в) широколиственные леса (Болховская воднобалансовая станция) –

$$(W_{\text{лес}}) = 1,01 (W_{\text{поле}}) + 7,7; \quad R = 0,92; \quad R^2 = 0,85; \quad (22)$$

г) типичная (средняя) лесостепь (Курский физико-географический стационар) –

$$(W_{\text{лес}}) = 1,327 (W_{\text{поле}}) + 13,62; \quad R = 0,95; \quad R^2 = 0,89; \quad (23)$$

д) южная лесостепь (Нижедевицкая воднобалансовая станция) –

$$(W_{\text{лес}}) = 0,991 (W_{\text{поле}}) + 7,16; \quad R = 0,98; \quad R^2 = 0,97. \quad (24)$$

Таблица 4

Параметры экспоненциальной модели (19), описывающей зависимости продуктивной влаги в слоях почвы 0–20, 0–50 и 0–100 см (соответственно первая, вторая и третья строки) от годового коэффициента атмосферного увлажнения для середины вегетационного периода (вторая половина июня и июль) и при различном почвообразующем субстрате (для открытых полей агрометеостанций)

Механический состав почвообразующих пород	Коэффициенты при уравнении		Статистические характеристики*)			
	$b_0$	$b_1$	R	$R^2$	P	$S_y$
Пески и супеси	1.563	1.091	0.872	0.760	0	4.3
	2.534	1.033	0.86	0.74	0	10.8
	3.451	0.9072	0.829	0.687	0	21.6
Легкие и средние суглинки	1.137	1.471	0.927	0.859	0	3.6
	1.997	1.461	0.937	0.878	0	7.8
	2.821	1.401	0.93	0.864	0	15.3
Тяжелые суглинки и глины	0.983	1.679	0.879	0.772	0	2.9
	1.773	1.698	0.864	0.747	0	7.1
	2.67	1.59	0.883	0.78	0	13.7

\*) R – коэффициент корреляции;  $R^2$  – коэффициент детерминации; P – уровень значимости (критерий Пирсона);  $S_y$  – стандартное отклонение (мм)

Связи почти функциональные, при минимальном воздействии «шумовых» факторов, прежде всего, механического состава почвообразующих пород. В то же время точность самой корреляции остается невысокой – в пределах 15–25 мм. Соответственно таким же должен быть, очевидно, и порог чувствительности лесных экосистем к изменениям запасов почвенной влаги, вызванным климатическим сигналами. Как известно (Манабе, Везеролд, 1988), отношение сигнала к шуму служит критерием значимости климатических изменений, обусловленных ростом содержания  $CO_2$  в атмосфере, в обнаружении соответствующих трендов параметров состояния экосистем.

##### 5. РАСЧЕТ ИЗМЕНЕНИЙ СОДЕРЖАНИЯ УГЛЕРОДА В РАЗЛИЧНЫХ ПУЛАХ И УГЛЕРОДНЫХ БАЛАНСОВ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПРИ ПОТЕПЛЕНИИ И ПОХОЛОДАНИИ

Для оценок изменений содержания углерода в различных биотических компонентах нами применен известный лесоводственный метод (Морозов, 1949; Цельникер, 2006), основанный на динамике живых и мертвых фитомасс. Метод дает наилучшие результаты при балансовых оценках составляющих углеродного цикла за большие промежутки времени. При этом реализуется кибернетический подход, по (Эшби, 1959; Шмальгаузен, 1968), когда сами фитомассы для каждого прогнозируемого срока

рассматриваются как определенные функциональные характеристики на «выходе» системы, без детального анализа метаболических процессов «черного ящика» (они как раз описываются упомянутыми выше континуальными математическими моделями). Такое методическое ограничение неизбежно огрубляет получаемые прогнозные оценки, однако имеет свое преимущество – возможность представить функциональные состояния биогеоценозов как целостных образований, в духе учения В.Н. Сукачева (1972), и тем самым получить пространственно дифференцированный результат всего комплекса биогеохимических процессов, участвующих в газообмене  $CO_2$ . Таким образом, решение поставленных задач осуществлено исключительно в рамках географической экологии, что существенно отличает настоящее исследование от известных работ по данной проблеме (Крапивин и др., 1982; Соколов, Базилевич, 1983; Заварзин, 2007; и др.).

Изменение ( $\Delta C$ ) массы потока углерода в системе почва–растение–атмосфера можно представить в следующем виде (Кобак, 1988):

$$\Delta C(Fa) = \Delta R_m - \Delta(NPP), \quad (25)$$

где  $\Delta C(Fa)$  – поток  $CO_2$  над растительным покровом;  $R_m$  – выделение  $CO_2$  в результате жизнедеятельности почвенных и наземных сапротрофов (преимущественно бактерий и грибов), разлагающих гумус, лесную подстилку и скелетный детрит;  $NPP$  – чистая первичная

продукция биогеоценоза (надземная + корневая). Используя дискретные показатели малого биологического круговорота, приведенное выше уравнение запишем в развернутой форме:

$$\Delta C(Fa) = \Delta C(WD) + \Delta C(ML) + \Delta C(HU) - \Delta C(BS) - \Delta C(BV) - \Delta C(BR). \quad (26)$$

Здесь представлены углеродные пулы, соответствующие упомянутым выше фитомассам. По данному балансовому уравнению рассчитываются возможные изменения потоков углерода между почвенно-растительным покровом и атмосферой в различные прогнозируемые сроки (по заданным глобальным климатическим моделям, см. ниже) для каждой группы лесных сообществ во всех рассматриваемых региональных экосистемах. Каждый член правой части приведенного выше уравнения может иметь как положительные, так и отрицательные значения. При положительных величинах первые три слагаемые дают прибавку эмиссии  $\text{CO}_2$  из почвенно-растительного покрова в атмосферу, а вторые – убыль этого потока. В данном случае пул мортмассы выступает в качестве дополнительного источника углерода, а живая фитомасса играет роль его стока (депонирования). При отрицательных же значениях указанных параметров картина обратная: в редуцированной ветви биологического круговорота поступление диоксида углерода в атмосферу сокращается, а автотрофный биогенез, снижающий свою интенсивность, потребляет меньшее количество  $\text{CO}_2$ , компенсируя тем самым возникший дефицит углекислого газа в атмосфере.

В итоге складывается *общий баланс изменений углеродного обмена между биогеоценозами и атмосферой* [ $\pm\Delta C(Fa)$ ], который должен показать, поглощает ли данная группа лесных биогеоценозов дополнительное количество  $\text{CO}_2$  из атмосферы в результате обусловленных глобальным потеплением сдвигов в биологическом круговороте или, наоборот, становится источником его дополнительных выбросов. В первом случае осуществляется отрицательная обратная связь, направленная на выполнение принципа Ле Шателье (Моисеев и др., 1985) по стабилизации или даже ослаблению первичного термоаридного климатического сигнала, а во втором – положительная обратная связь, которая ведет к усилению парникового эффекта атмосферы, а следовательно и самого потепления.

При похолодании те же слагаемые углеродного баланса играют прямо противоположную роль, если оценивать их вклад в ослабление этого похолодания. При отрицательных значениях суммы ( $\Delta C(BS) + \Delta C(BV) + \Delta C(BR)$ ) и по-

ложительных [ $\Delta C(ML) + \Delta C(WD) + \Delta C(HU)$ ] можно говорить о позитивной биотической регуляции холодного климатического сигнала, направленной на его ослабление. В противном случае эта регуляция окажется негативной, т.е. усиливающей процесс похолодания.

Корректность расчетов предполагает относительную независимость климатогенной динамики каждого функционального компонента и в целом автономность функционирования двух основных блоков лесной экосистемы – фитоценозического и почвенного. Смены зональных типов и подтипов почвенно-растительного покрова в бореальном и суббореальном поясах Русской равнины совершаются при весьма различных механизмах изменения малого биологического круговорота (Коломыц, 2003), и это имеет принципиальное значение для региональных прогнозных оценок изменений природной среды. Если в бореальном поясе обе составляющие метаболического цикла: созидательная и редуцирующая, – являются вполне соизмеримыми и потому достаточно эффективными, при ведущей все-таки роли деструкционной ветви, то в поясе суббореального абсолютный приоритет переходит к ветви биопродукционной. Это означает, что *один и тот же фоновый гидротермический сигнал должен по-разному восприниматься функциональным аппаратом бореальных и суббореальных экосистем и приводит соответственно к различным экологическим эффектам*. В первом случае реагирует в большей мере процесс разложения мертвого органического вещества, аккумулируемого в лесной подстилке, а во втором – почти исключительно автотрофный биогенез, формирующий живую фитомассу.

Согласно (Кобак, 1988; Вудуэлл, 1993), в процессе антропогенного потепления, вызванного техногенными поступлениями  $\text{CO}_2$  в атмосферу при сжигании ископаемого топлива, будут срабатывать еще два источника выбросов углекислоты, которые усилят первичный сигнал потепления: 1) вырубка лесов (либо их сведение иным способом – например, пастбищным воздействием) и 2) усиление процессов гниения органического вещества в почве при ее нагревании (усиление дыхания почвы). За период 1860–1983 гг. уменьшение мирового углеродного резервуара континентальной биоты (и соответствующее увеличение этого резервуара в атмосфере, за вычетом поглощения его океаном) из-за трансформации лесных территорий в сельскохозяйственные земли составило 35–50% от промышленных выбросов  $\text{CO}_2$ . Несомненно,

сведение лесов на планете внесло определенный вклад в повышение глобальной температуры за последнее столетие.

Таким образом, смена лесных растительных сообществ лесостепными, а тем более степными, вызванная первичным термоаридным сигналом, должна привести к тому, что почвенно-растительный покров станет выбрасывать дополнительное количество углекислого газа в атмосферу, усиливая тем самым первичный сигнал (по схеме положительной обратной связи). Этот процесс будет приобретать все более значительный размах по мере того, как начнут вымирать деревья и увеличится скорость разложения мертвой фитомассы.

## **6. ЭМПИРИЧЕСКАЯ ИМИТАЦИЯ ИЗМЕНЕНИЙ БИОЛОГИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА ПРИ ТЕРМОАРИДНОМ КЛИМАТИЧЕСКОМ ТРЕНДЕ**

Термо- и гидроэдафическая ординация метаболических характеристик лесных экосистем в пределах каждого зонально-регионального биома проведена по двум геофизическим параметрам: температуре почвы на глубине 50 см ( $t_{50}$ ) и запасам летней продуктивной влаги в слое почвы 0–50 см ( $W-50$ ). Приведенные в табл. 5 формулы предназначены для расчета величин всех шести метаболических параметров при прогнозируемых значениях температур воздуха и атмосферных осадков, которые трансформируются в гидротермические характеристики почвы.

Как показывают статистические характеристики расчетных моделей, корреляционные связи не всегда достаточно высоки, хотя и вполне значимы. При слабой связи последнюю можно интерпретировать лишь как некоторую общую тенденцию изменений данного метаболического параметра под влиянием геофизического тренда на фоне значительного «шумового» воздействия других факторов локального порядка (прежде всего, факторов литогенной основы ландшафтов). Тем не менее, выявление даже таких общих тенденций немаловажно, поскольку оно позволяет получить самое общее представление об изменениях метаболизма и об углеродных балансах рассматриваемых лесных экосистем на данный прогнозируемый срок.

Прогнозная интерпретация гидротермической ординации различных параметров малого биологического круговорота страдают неопределенностью в своих экстремальных показателях. В рамках каждого биома экологические градиенты термо- и гидроэдафотопов недостаточно велики, чтобы описать все возможные

будущие состояния эдафотопов на примере их исходных состояний. Особенно недостаточно представлены ксероморфная и аридная ветви термо- и гидроэдафических рядов. Отсюда неизбежность экстраполяции – гипотетического выхода за пределы имеющейся выборки в сторону более аридных зональных экосистем, что делает данную часть прогноза весьма «размытой».

Приведем краткий ординационный анализ параметров биологического круговорота некоторых биомов Волжского бассейна, с оценкой их парникового эффекта.

На территории южной и типичной лесостепи (биома ЮЛ/Ссш, Жигули; и ТЛ/Схш, Присурье), где атмосферное увлажнение изначально имеет критические для лесной растительности значения (коэффициент увлажнения Высоцкого-Иванова  $K_{увл} = 0,95-1,05$ ), четко выражено снижение продукционного потенциала лесных сообществ при повышении летней температуры почвы и особенно уменьшении почвенного влагосодержания (рис. 2 а). Очевидно, в южных маргинальных лесах глобальное потепление должно привести к уменьшению количества  $CO_2$ , изымаемого фитоценозами из атмосферы при фотосинтезе. Восходящая ветвь биологического круговорота будет вызывать здесь дополнительное повышение парникового эффекта атмосферы и тем самым усиливать глобальное потепление.

Возрастающий при глобальном потеплении дефицит влаги на зональном экотоне леса и степи затормозит разложение лесной подстилки (рис. 2 б) и древесного дебриса. С увеличением  $ML$  возрастает доля мертвой фракции в общей надземной фитомассе. Одновременно уменьшается количество надземной мортмассы, утилизируемой сапротрофами и используемой в последующих трофических цепях.

Таблица 5

Параметры моделей, описывающих изменения показателей малого биологического круговорота в лесных фитоценозах различных биомов Волжского бассейна под влиянием трендов температуры и влажности почвы и в вегетационный период

**А. Неморально- и хвойнолесной возвышено-останцовый биом южной лесостепи (Жигули)**

Вид модели (расчетная формула) *)	Метаболические признаки	Коэффициенты			Статистические характеристики			
		$b_0$	$b_1$	$b_2$	R	R <sup>2</sup>	P	S <sub>y</sub>
$y = b_0 + b_1x_2 + b_2x_2^2$	ML	44.08	-0.3611	0.00091	0.699	0.483	0	17.75
	HU	82.54	-0.3988	0.00519	0.781	0.61	0	42.0
$y = \exp(b_0 + b_1/x_1)$	BV	0.5762	14.03		0.489	0.239	0	2.56
	WD	-0.8296	38.68		0.506	0.256	0	12.56
$y = \exp(b_0 + b_1/x_2)$	BS	3.706	15.42		0.611	0.374	0	39.3
	BR	1.768	26.26		0.614	0.377	0	12.25

**Б. Смешаннолесной низменно-равнинный и эрозионно-останцовый биом типичной (средней) лесостепи (Присурье)**

Вид модели (расчетная формула) *)	Метаболические признаки	Коэффициенты			Статистические характеристики				
		$b_0$	$b_1$	$b_2$	$b_3$	R	R <sup>2</sup>	P	S <sub>y</sub>
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3$	BS	105.5	9.76	<b>-1.001</b>	<b>0.7433</b>	0.623	0.388	$0.5 \cdot 10^{-3}$	56.9
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2$	BV	21.93	-0.7415	<b>-0.07135</b>		0.664	0.44	0	3.09
	HU	5.99	0	55.75		0.696	0.484	0	20.29
$y = b_0 + b_1x_2 + b_2x_2^2$	BR	89.85	-0.5429	0.001192		0.764	0.584	0	10.0

Продолжение таблицы 5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$y = \exp(b_0 + b_1/x_1)$	<i>WD</i>	1.167	19.91			0.772	0.597	0	5.85
	<i>ML</i>	0.22	24.07			0.641	0.411	0	5.4

## В. Подтаежный возвышенно-равнинный биом (Зеленый Город)

Вид модели (расчетная формула) *)	Метаболические признаки	Коэффициенты				Статистические характеристики			
		$b_0$	$b_1$	$b_2$	$b_3$	R	R <sup>2</sup>	P	S <sub>y</sub>
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3$	<i>BS</i>	-146.9	<b>22.52</b>	<b>-0.0979</b>	<b>1.842</b>	0.568	0.343	0.4*10 <sup>-3</sup>	76.7
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2$	<i>BV</i>	11.2	0.4756	<b>-0.0289</b>		0.406	0.165	1.56*10 <sup>-2</sup>	0.11
	<i>BR</i>	8.712	<b>5.838</b>	<b>-0.0678</b>		0.582	0.339	0.1*10 <sup>-3</sup>	17.92
	<i>HU</i>	16.34	-0.2402	<b>0.07426</b>		0.713	0.508	0	6.51
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_1^2$	<i>WD</i>	178.6	-25.86	<b>0.9427</b>		0.865	0.748	0	4.61
$y = \exp(b_0 + b_1/x_1)$	<i>ML</i>	-0.08453	35.08			0.506	0.256	0	16.0

## Г. Неморальнолесной возвышенно-равнинный биом северной лесостепи (Щелоковский Хутор)

Вид модели (расчетная формула) *)	Метаболические признаки	Коэффициенты			Статистические характеристики			
		$b_0$	$b_1$	$b_2$	R	R <sup>2</sup>	P	S <sub>y</sub>
$y = b_0 + b_1x_2 + b_2x_2^2$	<i>BS</i>	78.01	-0.0217	0.006133	0.813	0.661	0	71.40
	<i>BV</i>	3.134	-0.00798	0.000181	0.701	0.492	0	0.24
	<i>BR</i>	19.42	0.01378	0.00177	0.832	0.748	0	4.61
	<i>ML</i>	3.52	0	0.0463	0.654	0.427	0	9.94
	<i>HU</i>	12.5	0.1712	0	0.832	0.692	0	3.56
$y = \exp(b_0 + b_1/x_1)$	<i>WD</i>	-14.28	161.6		0.506	0.256	0	16.0

Продолжение таблицы 5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>Д. Смешаннолесной возвышенно-равнинный биом северной лесостепи (Кудьма)</b>									
Вид модели (расчетная формула) *)	Метаболические признаки	Коэффициенты			Статистические характеристики				
		$b_0$	$b_1$	$b_2$	R	R <sup>2</sup>	P	S <sub>y</sub>	
$y = b_0 + b_1x_2 + b_2x_2^2$	BS	244.1	-1.505	0.00333	0.702	0.493	0	82.9	
	BR	73.15	-0.306	0.000545	0.924	0.854	0	3.75	
	WD	178.6	-25.86	0.9427	0.865	0.748	0	4.61	
	HU	13.79	0.146	0.000064	0.813	0.748	0	7.43	
$y = \exp(b_0 + b_1/x_1)$	BV	0.605	12.62		0.889	0.771	0	0.14	
	ML	-1.393	37.33		0.506	0.256	0	16.0	
<b>Е. Потаежный низменно- и возвышенно-равнинный биом (Приокско-террасный заповедник)</b>									
Вид модели (расчетная формула) *)	Метаболические признаки	Коэффициенты				Статистические характеристики			
		$b_0$	$b_1$	$b_2$	$b_3$	R	R <sup>2</sup>	P	S <sub>y</sub>
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3$	BV	8.516	0	<b>-0.0171</b>	<b>0.0433</b>	0.668	0.446	0	2.17
	WD	19.28	0	<b>-0.04811</b>	<b>0.1265</b>	0.592	0.351	0.3*10 <sup>-3</sup>	7.58
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2$	ML	-10.57	<b>2.449</b>	<b>-0.01638</b>		0.547	0.3	0.8*10 <sup>-3</sup>	5.81
$y = b_0 + b_1x_2 + b_2x_2^2$	BS	244.6	0.3956	-0.00312		0.557	0.31	0.7*10 <sup>-3</sup>	71.04
	BR	73.64	0.1018	0.0007824		0.545	0.297	0.1*10 <sup>-2</sup>	18.1
	HU	25.31	0.0159	0.0004196		0.577	0.333	0.0004	16.32
<b>Ж. Подтаежный низменно-равнинный биом (Выкса)</b>									
Вид модели (расчетная формула) *)	Метаболические признаки	Коэффициенты				Статистические характеристики			
		$b_0$	$b_1$	$b_2$	$b_3$	R	R <sup>2</sup>	P	S <sub>y</sub>
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3$	BS	104.4	0	-0.065	<b>1.411</b>	0.549	0.301	0	67.92
	BV	8.958	0	<b>0.03359</b>	<b>0.05618</b>	0.615	0.378	0	3.27

Продолжение таблицы 5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$y = b_0 + b_1x_2 + b_2x_2^2$	<i>BR</i>	65.69	0.01385	0.0006547		0.67	0.449	$0.1 \cdot 10^{-3}$	15.51
	<i>HU</i>	14.67	0	0.101		0.569	0.324	0	9.41
	<i>WD</i>	19.7	-0.2171	0.001623					
$y = \exp(b_0 + b_1/x_1)$	<i>ML</i>	-0.3274	46.81			0.798	0.637	0	15.73

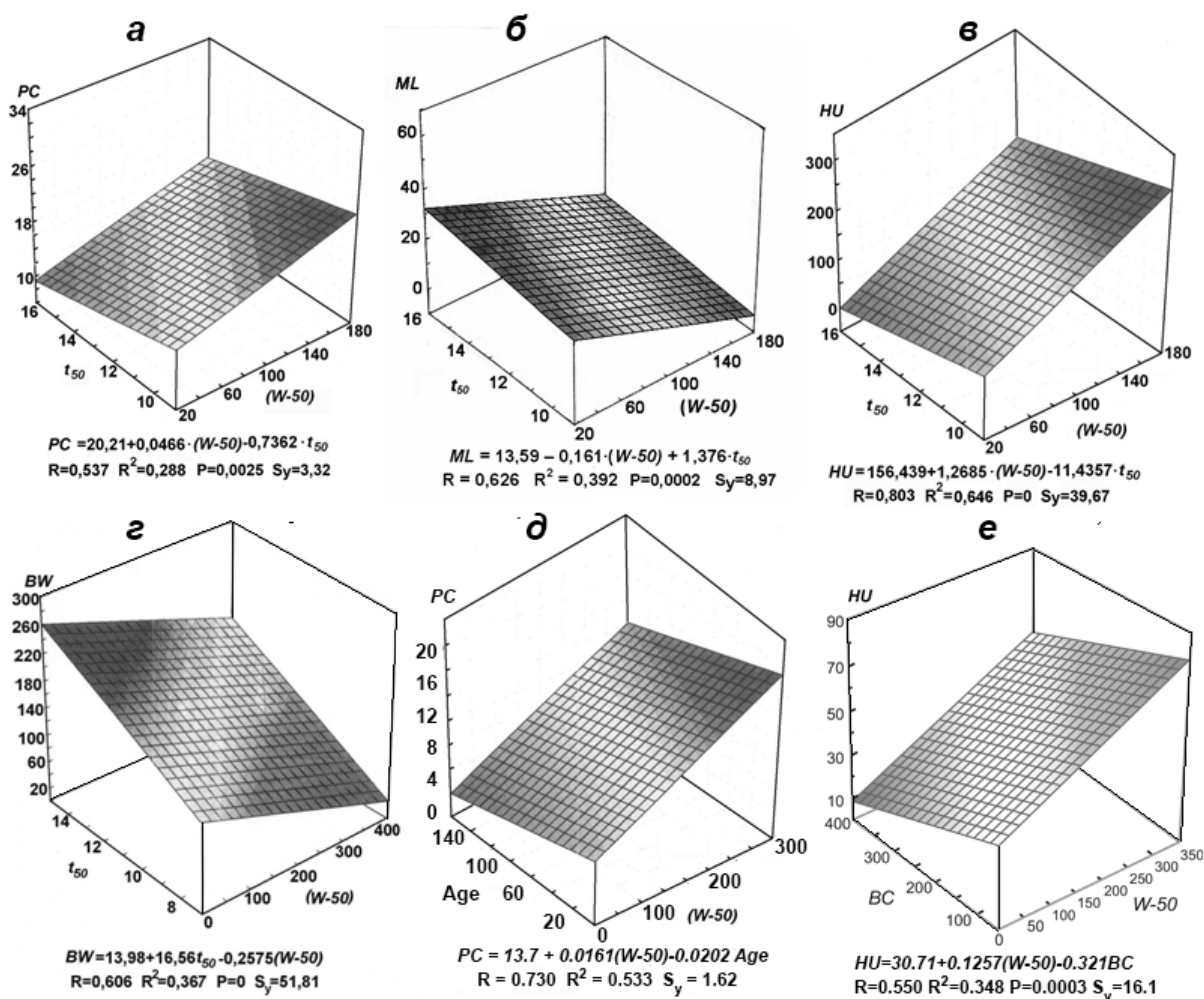
## И. Южнотаежный маргинальный низменно-равнинный биом (Керженец)

Вид модели (расчетная формула) *)	Метаболические признаки	Коэффициенты				Статистические характеристики			
		$b_0$	$b_1$	$b_2$	$b_3$	R	R <sup>2</sup>	P	S <sub>y</sub>
$y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + b_3x_3$	<i>BS</i>	104.4	0	-0.065	<b>1.411</b>	0.549	0.301	0	67.92
	<i>BV</i>	8.958	0	<b>0.03359</b>	<b>0.05618</b>	0.615	0.378	0	3.27
$y = b_0 + b_1x_2 + b_2x_2^2$	<i>BR</i>	65.69	0.01385	0.0006547		0.67	0.449	$0.1 \cdot 10^{-3}$	15.51
	<i>HU</i>	14.67	0	0.101		0.569	0.324	0	9.41
	<i>WD</i>	19.7	-0.2171	0.001623					
$y = \exp(b_0 + b_1/x_1)$	<i>ML</i>	-0.3274	46.81			0.798	0.637	0	15.73

## К. Нижнеамурский долинно-низко-горный хвойно- и смешаннолесной биом (Комсомольский заповедник)

\*)  $x_1$  – температура почвы на глубине 50 см ( $t_{50}$ );  $x_2$  – запасы продуктивной влаги в слое почвы 0–50 см ( $W-50$ );  $x_3$  – средневзвешенный возраст леса ( $\tau$ ). Полужирным шрифтом выделены коэффициенты при значимых аргументах в уравнениях множественной регрессии. Остальные обозначения те же, что и в табл. 4.





**Рис. 2. Линейные поверхности распределения параметров продукционной и детритной ветвей биологического круговорота в пространстве почвенных гидротермических факторов**

Экорегiónы (биомы): а-в – Жигули; г – Зеленый Город; д-е – Приокско-террасный заповедник. Age – возраст леса, г.г. (средневзвешенный по основным лесообразующим породам). Остальные обозначения см. в тексте.

Таким образом, здесь должно произойти общее понижение пропускной способности детритной ветви метаболизма, что вызовет накопление мертвой фитомассы и как результат – неизбежное замедление всего биологического круговорота. Соответственно ослабнут потоки  $CO_2$  в атмосферу. Однако возникающий от этого дефицит атмосферного углерода с лихвой перекроется тем его гораздо большим количеством, которое будет накапливаться в атмосфере за счет интенсивного разложения гумуса (рис. 2 г) и резкого снижения продуктивности лесов (см. рис. 2 а).

На задровых равнинах неморальнолесной подзоны (биом П/Тс, Выкса) максимальное снижение продуктивности должно произойти в переувлажненных хвойно-мелколист-венных лесах. Именно эти сообщества могут дать заметное падение темпов консервации углерода в древесной фитомассе. Наибольшие изменения должны произойти в детритной ветви биологи-

ческого круговорота задровых полесий. Повышение температуры почвы и ее иссушение резко активизируют процессы детритогенеза, в результате чего уменьшаются мортмасса и содержание в ней углерода, с усилением потока  $CO_2$  в атмосферу.

В северной полосе лесостепной зоны на возвышенностях (биом П/Теш, Зеленый Город) смешанно-лесные биогеоценозы должны увеличивать (причем весьма существенно) как свою первичную продуктивность, так и запасы живых фитомасс, в том числе древесины, в процессе термоаридизации почвы (рис. 2 г). Соответственно будет возрастать консервация атмосферного углерода в скелетной фитомассе. Значение данного фитоценотического пула как стока углерода здесь резко усилится. Одновременно должно произойти общее снижение пропускной способности детритной ветви метаболизма, что вызовет накопление мертвой фитомассы и как результат – неизбежное замедление

всего биологического круговорота. Соответственно ослабнут потоки  $\text{CO}_2$  в атмосферу.

С переходом от южных маргинальных лесов к северной границе лесостепной зоны Среднего Поволжья и далее к смешаннолесной зоне термоаридный тренд вызовет все большее усиление процессов разложения мертвой органики и соответствующее уменьшение всех фракций мортмассы, в том числе лесной подстилки и гумуса. Соответственно значительно повысится степень утилизации мертвой органики, что будет направлено на дополнительное поступление  $\text{CO}_2$  из почвенно-растительного покрова в атмосферу, с неизбежным повышением ее парникового эффекта.

В смешанных лесах Южного Верхневолжья (биом П/Тшх, полигон ПТЗ), отличающегося от Среднего Поволжья более высокой гумидностью ( $K_{\text{увл}} > 1,5$ ), наиболее чувствительными к термоаридному климатическому тренду оказываются высоко гидроморфные биогеоценозы (рис. 2 д). Связь запасов древесины с влагосодержанием почвы почти линейная: в интервале изменений  $(W-50) = 350-300 \rightarrow 120-100$  мм запас древесины возрастает в среднем с 5–15 до 35–50 т/га. Однако для ксероморфных лесных сообществ, где исходное  $(W-50) \leq 80-100$  мм, прогноз запасов древесины гораздо менее надежен. К изменению влагосодержания почвы достаточно чувствительны также надземная скелетная масса и массы корней. В целом же продукционная ветвь биологического круговорота здесь зависит преимущественно от возраста леса и гораздо слабее связана с изменениями гидротермического режима почв.

Не только в семиаридных южно-лесостепных, но и в семигумидных подтаежных условиях для активного разложения мертвой массы в большинстве лесных экосистем изначально ощущается недостаток почвенно-грунтовой влаги, поэтому *аридизация почвы при глобальном потеплении должна привести к росту консервации углерода в сухостое, валеже и лесной подстилке* (общий пул мертвой фитомассы будет усиливать свою роль стока углерода).

Запасы гумуса в верхних слоях почвы определяются в первую очередь влагосодержанием почвы (рис. 2 е). Связь носит обратно пропорциональный характер: *по мере развития термоаридного тренда разложение и минерализация почвенной органики должны усиливаться и запасы гумуса – падать, что будет увеличивать эмиссию  $\text{CO}_2$  из почвы в атмосферу*. Это увеличение будет максимальным в наиболее гидроморфных биогеоценозах. С возрастом

леса это сокращение будет расти и достигнет максимума в перестойных лесах.

Таким образом, *процессы разложения органики в самой почве и на ее поверхности будут играть взаимно противоположную роль в регуляции углеродного цикла*.

## 7. ОЦЕНКА КРИТИЧЕСКИХ СОСТОЯНИЙ МАРГИНАЛЬНЫХ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ У ЮЖНОЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСНОЙ ЗОНЫ

Для прогноза экологических последствий климатогенных изменений гидрологического режима почв в зоне перехода от леса к степи необходимо определить критические значения летнего содержания почвенной влаги  $W_{\text{крит}}$ , при которых совершаются переходы зональных типов растительного покрова: от смешанных лесов к широколиственным, а затем первых и вторых – к лесостепным формациям (комплексу островных лесов и луговых степей). На уровне локальной дифференциации географической среды применение коэффициента атмосферного увлажнения  $K_{\text{увл}}$  в качестве аргумента при расчетах  $W_{\text{крит}}$  оказывается малопродуктивным. Дело в том, что данный коэффициент как входной параметр не учитывает местное разнообразие сложных процессов преобразований тепла и круговорота влаги (Сочава и др., 1970), дающих целый спектр состояний гидроадаптопов при одних и тех же фоновых соотношениях поступающей солнечной энергии и выпадающих осадков. В результате этих процессов возникает определенное топологическое множество коэффициентов увлажнения, только теперь уже не атмосферного, а эдафического –  $K_{\text{увл}}(\text{эд})$ .

Для определения этих коэффициентов были использованы предварительно установленные по данным агрометео- и воднобалансовых станций Волжского бассейна и его окружения (для лесных площадок) связи параметра  $K_{\text{увл}}$  со среднеиюльскими запасами продуктивной влаги в почве (с  $R = 0.89-0.90$ ;  $R^2 = 0.79-0.81$ );

$$K_{\text{увл}} = 0.242 + 0.06284 (W_{20}) - 0.00062 (W_{20})^2 \quad (27)$$

$$K_{\text{увл}} = 0.1226 + 0.025 (W_{50}) - 0.00008267 (W_{50})^2; \quad (28)$$

$$K_{\text{увл}} = 0.1596 + 0.01236 (W_{100}) - 0.00002178 (W_{100})^2. \quad (29)$$

Подставляя в эти формулы базовые значения запасов почвенной влаги для каждой группы лесных фитоценозов в пределах данной региональной экосистемы, получаем соответствующее множество локальных коэффициентов эдафического увлажнения  $K_{\text{увл}}(\text{эд})$ . Каждый из

этих коэффициентов характеризует такое местное соотношение тепла и влаги, которому отвечает фиксируемая норма летнего влагосодержания почвы в данной лесной экосистеме, от чего и сами коэффициенты получили название эдафических. Переход от пограничных (критических) значений  $K_{увл}$  к соответствующим величинам  $K_{увл}(эд)$  осуществлялся по найденной нами эмпирической зависимости

$$K_{увл}(эд) = 0.409 - 0.05697 K_{увл} + 1.399 K_{увл}^2; \\ R = 0.90; \quad R^2 = 0.81. \quad (30)$$

Значения параметра  $K_{увл}(эд)$  оказались в целом в 1,5–2 раза более высокими по сравнению с  $K_{увл}$ . Это позволяет объяснить, почему лесные сообщества могут устойчиво существовать при явном дефиците атмосферного увлажнения.

На основе корреляционных связей июльских запасов продуктивной влаги в плакорных лесных экосистемах с параметром  $K_{увл}(эд)$  были получены два ряда критических влагозапасов (таксономических норм и минимальных значе-

ний) для трех основных зональных рубежей на территории Среднего Поволжья: а) перехода от бореального пояса к суббореальному; б) смены широколиственных лесов типичной и южной лесостепью; в) перехода от южной лесостепи к северной степи. По определению А.Д. Арманда (1989), при критическом состоянии гео(эко)системы происходит ее качественная перестройка, включающая структурные изменения. Представленные в табл. 6 июльские критические влагозапасы почвы сняты с графиков статистических связей, по которым были получены расчетные формулы (27–30). Значения  $W_{крит}$  характеризуют конкретные состояния гидроэдафотопов, при которых должны совершаться указанные выше наиболее резкие (скачкообразные) функционально-структурные изменения в геосистемах плакорного ряда, отображающих, как уже говорилось, зонально-региональный фон данной территории.

Таблица 6

**Средние и минимальные (в скобках) критические значения июльских влагозапасов почвы, при которых происходят зональные смены плакорных растительных сообществ (на примере территории Среднего Поволжья)**

Ландшафтно-зональные условия (регион)	Слой почвы, см	Уровни критических запасов продуктивной влаги в почве, мм		
		I – для смешанных лесов (зональный переход к широколиственным лесам)	II – для сплошного неморального лесного покрова (зональный переход к типичной и южной лесостепи)	III – для островных парковых лесов и редколесий (зональный переход к северной степи)
Подзона широколиственных лесов (Нижегородское Предволжье)	0 – 20	46 (37)	40 (32)	30 (24)
	0 – 50	108 (87)	92 (74)	62 (48)
	0 – 100	215 (180)	185 (147)	122 (102)
Подзона типичной лесостепи (Присурье)	0 – 20	42 (34)	38 (29)	29 (23)
	0 – 50	96 (78)	85 (70)	57 (43)
	0 – 100	190 (150)	170 (132)	110 (87)
Подзона южной лесостепи (Самарская Лука)	0 – 20	38 (32)	36 (30)	28 (22)
	0 – 50	84 (70)	79 (65)	52 (38)
	0 – 100	170 (130)	155 (120)	100 (75)

Всего намечается три критических уровня почвенных влагозапасов, соответствующих трем этапам переходов от бореальных лесов к северной степи. Обращает на себя внимание сравнительно узкий диапазон значений  $W_{крит}$  между первым и вторым уровнями, т.е. между северной и южной границами неморальнолес-

ной подзоны. Это означает, что при интенсивном развитии термоаридного тренда процесс остепнения и последующего распада лесного покрова может охватить в равной степени как широколиственные, так и смешанные формации, создавая не только мелколиственнодубравную, но и хвойную типичную лесостепь.

Примечательно также, что сплошной неморальнолесной покров и островные леса с редколесьями на своих южных форпостах (в данном случае на жигулевском плато) приходят в критическое состояние при более высоком летнем влагосодержании почвы, нежели в «ядре типичности» подзоны широколиственных лесов (на останцах древних поверхностей выравнивания в Присурье). Лесные и лесостепные экосистемы плакоров в «ядре» подзоны обладают более высокими запасами устойчивости, чем на ее южной периферии. Следовательно, при одном и том же гидротермическом сигнале лесные сообщества должны прийти в критическое состояние в первую очередь на зональных экотонах леса и степи и лишь затем – в более внутренних районах лесных зон.

Представленные в табл. 6. критические значения июльских влагозапасов в почвы, при которых намечается три этапа переходов от борельных лесов к северной степи, могут быть использованы для диагностики таких резких смен лесорастительных условий согласно той или иной прогнозно-климатической модели. Это как раз соответствует разделу Парижского соглашения (2015) по решению задач «адаптации экосистем к изменениям климата».

Какие последствия может вызвать интенсивная летняя аридизация почвы в функционировании и структуре маргинальных лесных экосистем? Как известно, главным фактором устойчивости и продуктивности лесного сообщества является процесс семенного возобновления лесообразующих древесных и кустарниковых видов. Специальные исследования показывают, что в условиях чрезмерно засушливого климата резко снижается интенсивность самосева и развития подроста деревьев и кустарников, активизируется деятельность энтомофагов и возрастает зоогенный пресс на само-

сев и подрост (Матвеев, Новикова, 1988). Все эти процессы ведут к неизбежному вымиранию лесов и существенно затрудняют искусственное лесоразведение в условиях степного климата.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенные методы расчетов углеродного баланса лесных экосистем при климатических изменениях предназначены для проведения ландшафтно-экологического анализа биотической регуляции углеродного цикла. Методы демонстрируют *эффективность применения современных методов биогеоценологии к решению системных задач экологического прогнозирования*, связанных в частности с феноменом предстоящего глобального потепления. Главное достоинство этих методов состоит в том, что рассматривается система с обратной связью (отрицательной или положительной), чего чаще всего не хватает известным методам имитационного моделирования (Melillo et al., 1996; Houghton et al., 1996; Заварзин, 2007; Кудеяров, 2007; Shanin et al., 2011; и др.). Во-первых, выявляются разнообразные механизмы отображения глобальных биосферных процессов в функционировании и структуре экосистем топологической размерности. Во-вторых, устанавливаются направления и интенсивность обратного дифференцированного воздействия лесной фитобиоты на химический состав и парниковый эффект атмосферы, с соответствующей оценкой их экологических последствий. Именно в интерактивном воздействии лесного покрова на приземную атмосферу в условиях меняющегося климата проявляются механизмы, регулирующие структуру потока парниковых газов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 18-05-00024-а.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.А., Бердси З.А., ред. Углерод в экосистемах лесов и болот России. Красноярск: Ин-т леса им. В.Н. Сукачева РАН, 1994. 224 с.
- Анучин Н.П. Лесная таксация. М.: Лесн. пром-сть, 1982.
- Арманд А.Д. Общие представления // Экосистемы в критических состояниях. М.: Наука, 1989. С. 10-41.
- Базилевич Н.И. и Родин Л.Е. Продуктивность и круговорот элементов в естественных и культурных фитоценозах (по материалам СССР) // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. М.: Наука, 1971. С. 5-32.
- Базилевич Н.И., Титлянова А.А., Смирнов В.В. и др. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М.: Наука, 1978. 183 с.
- Будыко М.И. Глобальная экология. М.: Мысль, 1977. 327 с.
- Вернадский В.И. Живое вещество и биосфера. М.: Наука, 1994. 671 с.
- Волобуев В.Р. Система почв Мира. Баку: Элм, 1973. 308 с.
- Волобуев В.Р. Соотношение между тепловым режимом почв и климатом приземного слоя воздуха // Почвоведение. 1983. № 2. С. 52-62.

- Вудуэлл Дж. М.** Эффекты глобального потепления // Глобальное потепление. Доклад ГРИНПИС. М.: Изд-во МГУ, 1993. С. 67-83.
- Высоцкий Г.Н.** Избранные труды. М.: Сельхозгиз, 1960. 435 с.
- Геттнер А.** География. Ее история, сущность и методы. Пер. с нем. Л.; М.: Гос. изд-во, 1930. 416 с.
- Глазовская М.А.** Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1964. 230 с.
- Глазовская М.А.** Общее почвоведение и география почв. М.: Высшая школа, 1981. 400 с.
- Горшков В.Г.** Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ, 1995. 470 с.
- Гребенщиков О.С.** Опыт климатической характеристики основных растительных формаций Кавказа // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 2. С. 161-174.
- Грибова С.А., Исаченко Т.И., Лавренко Е.М., ред.** Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с.
- Григорьев А.А.** Развитие теоретических проблем советской теоретической географии. М.: Наука, 1965. 246 с.
- Григорьев А.А.** Закономерности строения и развития географической среды. М.: Мысль, 1966. 382 с.
- Дехнич В.С., Калуцкая Н.Н., Аталихова А.М.** Опыт расчета поглощения парниковых газов лесными комплексами Северо-Западной Болгарии // Мир геоэкологии. Геоэкологические проблемы и их решения. М.: ВАРСОН, 2017. С. 104-112.
- Дылис Н.В., ред.** Программа и методика биогеоценотических исследований. М.: Наука, 1974. 403 с.
- Димо В.Н.** Расчетный метод определения температуры почвы // Бюл. Почвенного ин-та им. В.В. Докучаева. Вып. 1. М., 1967. С. 88-99.
- Димо В.Н.** Тепловой режим почв СССР. М.: Колос, 1972. 360 с.
- Добровольский Г.В., ред.** Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем. М.: Наука, 2002. 364 с.
- Заварзин Г.А., ред.** Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России. М.: Наука, 2007. 315 с.
- Залиханов М.Ч., Коломыц Э.Г., Шарая Л.С., и др.** Высокогорная геоэкология в моделях. М.: Наука, 2010. 487 с.
- Загреев В.В., Сухих В.И., Швиденко А.З., и др.** Общесоюзные нормативы для таксации лесов. М.: Колос, 1992. 495 с.
- Исаев А.С., ред.** Разнообразие и динамика лесных экосистем России. Книга 1. М.: КМК, 2012. 460 с.
- Исаев А.С., Коровин Г.Н.** Углерод в лесах Северной Евразии // Круговорот углерода на территории России. М.: Мин-во науки и технологий РФ, 1999. С. 63-95.
- Исаев А.С., Коровин Г.Н., Уткин А.И., и др.** Оценка запасов и годичного депонирования углерода в фитомассе лесных экосистем России // Лесоведение. 1993. № 5. С. 3-10.
- Кобак К.И.** Биотические компоненты углеродного цикла. Л.: Гидрометеиздат, 1988.
- Коломыц Э.Г.** Региональная модель глобальных изменений природной среды. М.: Наука, 2003. 371 с.
- Коломыц Э.Г.** Локальные механизмы глобальных изменений природных экосистем. М.: Наука, 2008. 427 с.
- Коломыц Э.Г.** Тихоокеанский мегаэктон Северной Евразии: Эволюционная модель континентальной биосферы. М.: ГЕОС, 2017. 496 с.
- Кондратьев К.Я., Демирчян К.С.** Глобальные изменения климата и круговорот углерода // Изв. Рус. геогр. об-ва. 2000. Вып. 4. С. 1-20.
- Кондратьев К.Я., Лосев К.С., Ананичева М.Д., Чеснокова И.В.** Естественно-научные основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ, Институт географии РАН, 2003. 239 с.
- Кононова М.М.** Органическое вещество почвы: его природа, свойства и методы изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 313 с.
- Крапивин В.Ф., Свирежев Ю.М., Тарко А.М.** Математическое моделирование глобальных биосферных процессов. М.: Наука, 1982. 272 с.
- Кудеяров В.Н., ред.** Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. М.: Наука, 2007. 380 с.
- Манабе С, Везеролд Р.Т.** CO<sub>2</sub> и гидрология // Динамика климата. Л.: Гидрометеиздат, 1988. С. 147-170.
- Матвеев Н.М., Новикова Е.В.** Динамика семенного возобновления естественных и искусственных лесов в условиях степного Заволжья // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Куйбышев. гос. ун-т, 1988. С. 37-53.
- Мильков Ф.Н.** Физическая география. Учение о ландшафте и географическая зональность. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1986. 327 с.
- Монсеев Н.Н., Александров В.В., Тарко А.Н.** Человек и биосфера. Опыт системного анализа и эксперименты с моделями. М.: Наука, 1985. 271 с.
- Морозов Г.Ф.** Учение о лесе. Изд. 7-е. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1949. 368 с.
- Одум Ю.** Основы экологии. Пер. с англ. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Орлов Д.С., Бирюкова Н.И., Суханова Н.И.** Органическое вещество почвы Российской Федерации. М.: Наука, 1996. 253 с.
- Осипов В.В., ред.** Экосистемы теллермановского леса. М.: Наука, 2004. 340 с.
- Петренко П.С.** Моносистемная организация лесных биогеоценозов на бореальном экотоне Нижнего Приамурья // Изв. Самар. НЦ РАН. 2014. Т. 16, № 1. С. 84-92.
- Польнов Б.Б.** Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 751 с.
- Парижское соглашение** в рамках Рамочной конвенции ООН по изменению климата. Париж, 21 декабря 2015 года.

- Пономарева В.В., Плотникова Т.А.** Гумус и почвообразование (методы и результаты изучения). Л.: Наука, 1980. 220 с.
- Пузаченко Ю.Г., Скулкин В.С.** Структура растительности лесной зоны СССР: Системный анализ. М.: Наука, 1981. 275 с.
- Реймерс Н.Ф.** Природопользование. Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 639 с.
- Розенберг Г.С.** Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 265 с.
- Соколов В.Е., Базилевич Н.И., ред.** Теоретические основы и опыт экологического мониторинга. М.: Наука, 1983. 253 с.
- Сочава В.Б.** Геотопология как раздел учения о геосистемах // Топологические аспекты учения о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1974. С. 3-86.
- Сочава В.Б.** Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 189 с.
- Сочава В.Б., Бачурин Г.В., Крауклис А.А., Нечаева Е.Г.** Топологические особенности тепла и влаги в таежных геосистемах // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. Вып. 26. 1970. С. 39-53.
- Сукачев В.Н.** Избранные труды. Т. 1-й. Основы лесной типологии и биогеоценологии. Л.: Наука, 1972. 418 с.
- Тарко А.М.** Антропогенные изменения глобальных биосферных процессов. Математическое моделирование. М.: Физматлит, 2005. 231 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В.** Структурные уровни биологических систем // Системные исследования. Ежегодник. 1970. М.: Наука, 1970. С. 80-113.
- Тишков А.А.** Биосферные функции природных экосистем России. М.: Наука, 2005. 310 с.
- Уткин А.Н., Замолотчиков Д.Г., Коровин Г.Н., и др.** Определение запасов углерода насаждений на пробных площадях: сравнение аллометрического и конверсионно-объемного методов // Лесоведение. 1997. № 5. С. 51-65.
- Уткин А.И., Замолотчиков Д.Г., Честных О.В.** Пулы углерода фитомассы, биологического углерода и азота почв в лесном фонде России // Изв. РАН. Сер. геогр. 2006. № 2. С. 18-34.
- Цельникер Ю.Л.** Газообмен CO<sub>2</sub> в лесных биогеоценозах / Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении. М.: Наука, 2006. С. 213-229.
- Чижиков П.Н.** Карта почвообразующих пород Европейской части СССР, М-б 1:4 000 000. М.: ГУГК, 1968. 1 л.
- Швиденко А.З., Нильссон С., Столбовой В.С., и др.** Опыт агрегированной оценки основных показателей биопродукционного процесса и углеродного бюджета наземных экосистем России. 2. Нетто-первичная продукция экосистем // Экология. 2001. № 2. С. 83-90.
- Швиденко А.З., Щепаченко Д.Г., Нильссон С., Болуй Ю.И.** Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесообразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы). М.: Междунар. ин-т прикладного системного анализа, 2008. 885 с.
- Шмальгаузен И.И.** Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968. 224 с.
- Шугалей Л.С.** Распределение органического вещества в сосняках лесостепи Средней Сибири // Лесоведение. 1998. № 3. С. 3-11.
- Эшби У.Р.** Введение в кибернетику. Пер. с англ. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1959. 432 с.
- Houghton J.T., Meira Filho L.G., Callander B.A., eds.** Climate Change 1995. The Science of Climatic Change. The Cambridge Univ. Press: Cambridge, UK, 1996. 572 p.
- Melillo J.M., McGuire A.D., Kicklighter D.W. et al.** Global change and terrestrial net primary production. Nature. 1996, Vol. 363. P. 234-240.
- Printice I.C., Cramer W., Harrison S.P., et al.** A global biom model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate // J. Biogeogr. 1992. Vol. 19. P. 117-134.
- Shanin V.N., Komarov A.S., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S.** Modelling carbon and nitrogen dynamics in forest ecosystems of Central Russia under different climate change scenarios and forest management regimes. Ecol Model. 2011. Vol. 222. P. 2262-2275.
- Smith T.M., Leemance R., Shugart H.H.** Sensitivity of terrestrial carbon storage to CO<sub>2</sub>-induced climate change: comparison of four scenarios based on general circulation models // Climatic Change. 1992. Vol. 21. P. 367-384.
- Wetherald, R.T. and S. Manabe.** The mechanisms of summer dryness induced by greenhouse warming // J. Climate, 1995. Vol. 8. P. 3096-3108.
- Woodward F.E., Smith T.M. and Emanuel W.R.** A global land primary productivity and phytogeography model // Global Biogeochemical Cycles. 1995. Vol. 9. P. 471-490.