Математическая биология и биоинформатика
2019. Т. 14. № 1. С. 54–76. doi: 10.17537/2019.14.54

========== МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ==========

УДК: 57.033,045; 574.45

Параметризация модели продукционного процесса для доминирующих видов деревьев Европейской части РФ в задачах моделирования динамики лесных экосистем

Шанин В.Н.[1,2,3*], Грабарник П.Я.[1], Быховец С.С.[1], Чертов О.Г.[4], Припутина И.В.[1], Шашков М.П.[1,3], Иванова Н.В.[1,3], Стаменов М.Н.[1], Фролов П.В.[1], Зубкова Е.В.[1], Ручинская Е.В.[2]

[1]*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пущино, Россия*
[2]*Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, Россия*
[3]*Институт математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики им. М.В. Келдыша РАН, Пущино, Россия*
[4]*Бингенский технический университет, Бинген, Германия*

Аннотация. Представлено описание модели продукционного процесса, являющейся модификацией хорошо известной модели 3-PG (Physiological Principles in Predicting Growth), которая позволяет рассчитать продукцию биомассы отдельного дерева в зависимости от количества полученных им ресурсов: почвенного азота и фотосинтетически активной радиации. Модель использует понятие модификаторов – функций, описывающих зависимость продуктивности от количественной характеристики определенных факторов окружающей среды (температуры и влажности воздуха, запаса воды в почве, концентрации углекислого газа в воздухе). В рамках развития модели были введены более детализированные функции отклика на температуру воздуха, влажность почвы и количество азота, потребляемого деревом из почвы. Введена новая процедура расчета эффективности поглощения фотосинтетически активной радиации, учитывающая различие между светолюбивыми и теневыносливыми видами. Для описания распределения прироста биомассы между органами дерева были использованы ранговые распределения. Оценены параметры модели для 12 наиболее распространенных видов деревьев Европейской части Российской Федерации. Разработанная модель была использована для усовершенствования блока расчета продуктивности в модели лесной экосистемы EFIMOD 2. Проведено тестирование работы модели в широком диапазоне экологических условий.

Ключевые слова: *продуктивность, функции отклика, смешанные леса, распределение прироста.*

1. ВВЕДЕНИЕ

Математическое и имитационное моделирование биологических объектов и сообществ со сложной внутренней структурой используется в различных отраслях знаний в качестве инструмента анализа функционирования подобных систем, прогноза их динамики, а также при решении практических задач.

*shaninvn@gmail.com

В отечественном лесоведении и лесной экологии накоплен широкий арсенал методов моделирования роста отдельных деревьев, древостоя, лесных почв и в целом – лесных экосистем, учитывающих с той или иной степенью детальности не только структурную сложность этих объектов, но и их взаимосвязь с условиями местообитания и окружающей средой в целом [1–5]. Очень активно это направление развивается в последние десятилетия и за рубежом [6–8], а широкое международное сотрудничество и многочисленные публикации в этой области моделирования делают возможным использование наиболее удачных подходов и методов во вновь создаваемых моделях и в новых версиях уже существующих.

Ранее разработанная имитационная модель лесных экосистем EFIMOD 2 [9] неоднократно применялась нами для решения задач, связанных с прогнозом динамики лесной растительности и круговорота элементов в лесных экосистемах различных природных зон России, а также для лесов Европы и Канады. В ходе многочисленных имитационных экспериментов [10–13] были выявлены возможности для усовершенствования некоторых блоков этой модели, которые могут улучшить ее работу при решении задач моделирования динамики смешанных лесов со сложной возрастной структурой, преобладающих на территории России и отличающихся особой структурной сложностью, включая видовое и возрастное разнообразие и пространственную неоднородность.

Из литературы известно, что продуктивность таких растительных сообществ в большинстве случаев выше, чем одновидовых древостоев, вследствие эффекта разделения экологических ниш, который проявляется в снижении остроты конкуренции растительности за почвенные ресурсы и свет за счет преимущественной приуроченности корневых систем и фотосинтезирующих органов разных видов деревьев к разным слоям почвы и уровням древесного полога, соответственно [14–17].

В настоящее время интерес лесных экологов стал смещаться в сторону прогнозирования продуктивности лесных экосистем сложного видового состава [18–21]. Такой прогноз требует создания комплексных имитационных моделей, учитывающих видоспецифичные особенности деревьев при конкуренции за ресурсы, сложную пространственную структуру лесов, а также влияние комплекса биотических и абиотических факторов на продукцию биомассы.

На данный момент наиболее известной моделью продуктивности является модель 3-PG [22], включенная в качестве блока расчета прироста биомассы в сложные модели экосистемного уровня TRIPLEX [23], iLand [8], и целого ряда других. Данная модель неоднократно верифицировалась на экспериментальных данных, она имеет небольшое количество параметров, но позволяет оценивать влияние на продуктивность комплекса внешних факторов (температуры, влажности почвы и воздуха, концентрации углекислого газа, количества минерального азота в почве и т.п.). Главным преимуществом модели является простота оценки ее параметров на основе экспериментальных данных. В связи с описанными выше преимуществами модели 3-PG, было логично использовать ее алгоритм расчета продуктивности для усовершенствования соответствующего блока системы моделей EFIMOD 2, а именно, модели роста отдельного дерева.

Параметризация модели продуктивности для условий российских лесов и преобладающих видов потребовала модификации исходной версии модели 3-PG с внесением необходимых корректировок и дополнений. В частности, были введены уточненные процедуры расчета модификаторов продуктивности в зависимости от температуры воздуха, влажности почвы и количества азота, потребляемого деревом из почвы. Введена новая процедура расчета эффективности усвоения фотосинтетически активной радиации (ФАР), учитывающая различие между светолюбивыми и

Математическая биология и биоинформатика. 2019. Т. 14. № 1. doi: 10.17537/2018.14.54

теневыносливыми видами. Для описания распределения прироста биомассы между органами дерева использовались ранговые распределения.

Были оценены и уточнены параметры модели продукционного процесса для 12 типичных видов деревьев Европейской части РФ: сосны (*Pinus sylvestris* L.), ели (*Picea abies* (L.) H. Karst.), лиственницы (*Larix sibirica* Ledeb.), пихты (*Abies sibirica* Ledeb.), березы (*Betula pendula* Roth, *Betula pubescens* Ehrh.), осины (*Populus tremula* L.), дуба (*Quercus robur* L.), липы (*Tilia cordata* Mill.), бука (*Fagus sylvatica* L.), клена (*Acer platanoides* L.), вяза (*Ulmus glabra* Huds.) и ясеня (*Fraxinus excelsior* L.).

2. СТРУКТУРА МОДЕЛИ

Модель 3-PG основана на упрощенном воспроизведении основных экофизиологических процессов и позволяет рассчитать продукцию биомассы отдельного дерева в зависимости от количества полученных им ресурсов и от реакции дерева на изменение внешних условий. Модель использует понятие модификаторов (функций отклика), описывающих зависимость продуктивности от количественной характеристики определенных факторов окружающей среды (температура воздуха, запас воды в почве, и пр.). Изменение продуктивности рассчитывается относительно теоретического показателя – максимальной биологической продуктивности, достигаемой в случае, когда все действующие на дерево факторы находятся в оптимуме. Таким образом, каждый модификатор (за одним исключением, см. ниже) представляет собой безразмерное число в диапазоне от 0 до 1 и является редуцирующим множителем. Влияние определенного модификатора на продуктивность дерева может рассматриваться как отклик дерева на изменение внешних условий. Для удобства мы будем также использовать термин «функция отклика» для описания зависимости модификатора от значения параметра. Общая структура модели приведена на рисунке 1 в дополнительных материалах к статье. Ведущие переменные и параметры модели приведены в таблицах 1–3.

2.1. Расчет валовой первичной продукции

Валовая первичная продукция (вычисляемая в килограммах углерода биомассы, приходящейся на одно дерево) рассчитывается с месячным шагом как

$$GPP = APAR \cdot p_{\text{mod}} \cdot \gamma_{\text{eff}} \cdot \gamma_0 ,$$

где $APAR$ – перехваченная деревом ФАР, которая является внешней переменной, получаемой из модели кроновой конкуренции [24], γ_0 – биом-специфичная константа, описывающая эффективность использования ФАР для создания первичной продукции (кг·МДж$^{-1}$), γ_{eff} – параметр, описывающий интегральный эффект снижения продуктивности от воздействия факторов внешней среды (подробнее данный параметр будет описан в разделе 2.5), p_{mod} – параметр, отражающий различия между светолюбивыми и теневыносливыми видами. Для первых он равен отношению фактического радиуса проекции кроны дерева (CR) к радиусу проекции кроны свободно растущего дерева (CR_b), рассчитываемому в модели кроновой конкуренции [25], в то время как для теневыносливых видов (параметр SHD) зависимость от отношения CR/CR_b является нелинейной [9]:

$$p_{\text{mod}} = \begin{cases} \dfrac{CR}{CR_b}, & SHD = 0, \\ 1 + 0.44 \log_{10}\left(\dfrac{CR}{CR_b}\right), & SHD = 1. \end{cases}$$

2.2. Расчет модификаторов, зависящих от погодных условий

Модификатор, зависящий от температуры воздуха [26], рассчитывается с суточным шагом d на основе модели задержки первого порядка. На первом этапе вычисляется сглаженная температура TE, учитывающая инерцию температурной акклиматизации. Рассчитывается она с учетом средней дневной температуры воздуха за текущие (d) и предшествующие ($d - 1$) сутки:

$$TE_d = TE_{d-1} + \frac{T_d - TE_{d-1}}{\tau},$$

где τ – биом-специфичная константа, определяющая время задержки реакции на изменение температуры (дни) [27].

Средняя дневная температура воздуха T_d рассчитывается следующим образом:

$$T_d = T_{\text{avg}} P_{dt} + T_{\max}\left(1 - P_{dt}\right),$$

где T_{avg} – средняя суточная температура, $T_{\max}$ – максимальная суточная температура, P_{dt} – доля светового дня в общей продолжительности суток, рассчитанная как

$$P_{dt} = \frac{L}{24},$$

где L – продолжительность светового дня (фотопериод), 24 – общая продолжительность суток (в часах).

Для расчета продолжительности светового дня рассчитывается величина склонения Солнца:

$$\delta_{\text{sol}} = -23.45\cos\left(\frac{360}{365}\left(d + 10\right)\right),$$

где 23.45 – угол наклона земной оси относительно нормали к плоскости эклиптики (в градусах), 360 – градусная мера окружности, 365 – число дней в году, ($d + 10$) определяет число дней, прошедших от зимнего солнцестояния (d – порядковый номер текущего дня в году).

Продолжительность светового дня рассчитывается как

$$L = \frac{2\arccos\left(-\text{tg}\varphi\ \text{tg}\delta_{\text{sol}}\right)}{V_a},$$

где φ – широта, а константа V_a представляет собой угловую скорость вращения Земли (в градусах в час) и равна 15.

Кроме того, в процедуру расчета модификатора был введен параметр T_2, позволяющий учитывать снижение продуктивности при росте температуры выше порогового уровня.

Состояние температурной акклиматизации TA выводится на основе порогового значения (биологического минимума фотосинтеза) температуры T_0:

$$TA_d = \max\left(\left(TE_d - T_0\right), 0\right).$$

Итоговое значение зависящего от температуры модификатора f_T рассчитывается относительно температуры уровня насыщения T_1:

$$f_T = \begin{cases} \min\left(\dfrac{TA_d}{T_1 - T_0}, 1\right), & TA_d < (T_2 - T_0), \\ \max\left(\min\left(2 - \dfrac{TA_d}{T_2 - T_0}, 1\right), 0\right), & TA_d \geq (T_2 - T_0). \end{cases}$$

Таким образом, T_0 – температура, при которой продукционный процесс останавливается, T_1 – температура, соответствующая точке насыщения, выше которой не происходит прироста продуктивности, а T_2 – температура, при которой начинается угнетение продукционных процессов вследствие теплового стресса. Пример работы данного модификатора показан на рисунках 2 и 3 в дополнительных материалах к данной статье.

Подобный подход [27] позволяет избежать нереалистичного поведения модели, при котором происходит немедленная реакция продукционных процессов на рост температуры выше порогового значения. Кроме того, предложенный вид модификатора учитывает отклик дерева на критически низкие температуры, что позволяет упростить структуру модели за счет отказа от использования отдельного условия, связанного с количеством морозных дней [22]. Параметры уравнения были оценены согласно литературным источникам [23, 27–31].

Отклик продуктивности, связанный с дефицитом насыщения водяного пара *VPD*, основан на аналогичной по назначению функции, применяемой в эколого-физиологической модели М.Д. Корзухина и Ю.Л. Цельникер [32–37], которая использует классическую и широко применяемую [38–40] биохимическую модель фотосинтеза Г. Фаркуара [41] и модель устьичной регуляции [42]. Этот модификатор вычисляется следующим образом [36]:

$$f_D = \begin{cases} 1, & VPD \leq D_0, \\ \left(1 + \dfrac{VPD - D_0}{D_1 - D_0}\right)^{-1}, & VPD > D_0, \end{cases}$$

где *VPD* – дефицит насыщения водяного пара (кПа); D_0, D_1 – эмпирические параметры (D_0 соответствует значению *VPD*, до которого его повышение не приводит к снижению проводимости, а D_1 – значению *VPD*, при котором устьичная проводимость уменьшается вдвое). Для оценки эмпирических параметров D_0 и D_1 использовались литературные источники [36, 43–46] и экспертные оценки. Пример работы данного модификатора показан на рисунке 4 в дополнительных материалах к данной статье.

Модификатор отклика продуктивности в зависимости от доступности влаги в почве вычисляется на основе потенциала почвенной влаги ψ [47, 48]. Он является линейной функцией от ψ в пределах от наименьшей полевой влагоемкости ψ_{fc} [47–50] до видоспецифичного $\psi_{\min}$ [42, 43, 46, 51–60]:

$$f_W = \max\left(\min\left(\frac{\psi - \psi_{\min}}{\psi_{fc} - \psi_{\min}}, 1\right), 0\right).$$

Потенциал почвенной влаги рассчитывается на основе вычисляемой статистическим генератором почвенного климата SCLISS [61] объемной влажности почвы следующим образом [62, 63]:

$$\psi = \psi_s \left(\frac{\theta_{\text{soil}}}{\theta_{\text{sat}}}\right)^{-b},$$

где θ_{soil} – объемная влажность почвы, а остальные параметры рассчитываются на основе данных о ее гранулометрическом составе следующим образом:

$$b = 3.10 + 0.157c_{\text{clay}} - 0.003c_{\text{sand}},$$
$$\theta_{\text{sat}} = 50.5 - 0.142c_{\text{sand}} - 0.037c_{\text{clay}},$$
$$\psi_s = 10^{1.54-0.0095c_{\text{sand}}+0.0063c_{\text{silt}}} \cdot 9.8 \cdot 10^{-5},$$

где c_{clay}, c_{silt} и c_{sand} – массовая доля (в %) в почве глины, пыли и песка (по международной классификации, к данным фракциям относят частицы размером менее 0.002, от 0.002 до 0.05, и от 0.05 до 2.0 мм соответственно). Пример работы данного модификатора показан на рисунке 5 в дополнительных материалах к данной статье.

2.3. Расчет модификаторов продуктивности для учета влияния прочих факторов

Аналогично тому, как это реализовано в системе моделей EFIMOD 2, зависимость продуктивности дерева от количества потребленного азота f_N рассчитывается на основе величины максимального теоретического потребления азота деревом (на 1 кг прироста):

$$N_p^0 = N_{ST}BP_{ST} + N_{BR}BP_{BR} + N_{LV}BP_{LV} + N_{SR}BP_{SR} + N_{FR}BP_{FR},$$

где N_i – удельное потребление азота разными органами дерева, в граммах азота на 1 кг прироста биомассы органа, BP_i – доля прироста данного органа в общем приросте биомассы (см. ниже), где i соответствует индексам разных органов дерева (ST – ствол, BR – ветви, LV – листва или хвоя, SR – скелетные корни, FR – тонкие корни).

Параметры видоспецифичного удельного потребления азота были оценены на основе экспериментальных данных по содержанию азота в живых тканях и опаде деревьев [3, 64–100].

Зависимость удельного потребления азота от условий местообитания реализована в виде поправочных коэффициентов (m_{fert} и m_{moist}), которые были вычислены на основе данных о содержании азота в органах деревьев в разных типах леса и составили 0.9, 1.0 и 1.1 для бедных, умеренных и богатых местообитаний, соответственно, и 0.9, 1.0 и 0.7 для сухих, умеренных и влажных местообитаний, соответственно:

$$N_p = N_p^0 m_{\text{fert}} m_{\text{moist}}.$$

Продуктивность в зависимости от количества доступного азота рассчитывается из количества азота, потребленного деревом из почвы, N_{uptake}:

$$NPP_{act}^N = \frac{N_{\text{uptake}}}{N_p}.$$

При этом количество потребленного деревом азота предварительно суммируется с азотом, хранимым в азотном буфере (процедура расчета количества буферного азота описана в разделе 2.7):

$$N_{\text{uptake}} = N_{\text{uptake}} + N_{\text{buffer}}.$$

Значение модификатора f_N рассчитывается, исходя из отношения прироста в зависимости от количества доступного азота и потенциального прироста, лимитированного прочими факторами. Величина модификатора ограничена сверху значением 1, характеризуя, таким образом, выход функции на насыщение:

$$f_N = \min\left(\frac{NPP_{act}^N}{GPP \cdot (1 - R_a)}, 1\right),$$

где R_a – доля автотрофного дыхания [101]. Пример работы данного модификатора показан на рисунке 6 в дополнительных материалах к данной статье.

Зависимость эффективности использования ФАР от концентрации CO_2 рассчитывается как

$$f_C = \frac{K_1\left(CO_2 - C_b\right)}{1 + K_2\left(CO_2 - C_b\right)},$$

где

$$K_1 = \frac{1 + K_2\left(C_0 - C_b\right)}{\left(C_0 - k_b\right)},$$

$$K_2 = \frac{\left(2C_0 - C_b\right) - r\left(C_0 - C_b\right)}{\left(r - 1\right)\left(C_0 - C_b\right)\left(2C_0 - C_b\right)}.$$

Здесь CO_2 и C_0 – текущая и базовая концентрации CO_2 соответственно. Базовой концентрацией является концентрация, при которой оценивалась биом-специфичная эффективность использования ФАР (γ_0). C_b соответствует точке компенсации фотосинтеза и равна 80 мл·м$^{-3}$ [46, 102–104]. Увеличение продуктивности при росте концентрации CO_2 (множитель r) описывается фактором β:

$$r = 1 + \beta \ln 2.$$

Фактический отклик на концентрацию CO_2 моделируется в зависимости от других факторов среды (f_N, f_W) с месячным шагом по времени [103, 105]:

$$\beta = \beta_0 f_N \left(2 - f_W\right),$$

где β_0 – фактор отклика ростовых процессов на концентрацию углекислого газа [103, 105]. Пример работы данного модификатора показан на рисунке 7 в дополнительных материалах к данной статье.

2.4. Расчет продолжительности вегетационного периода

Установлено, что вечнозеленые хвойные деревья способны к фотосинтезу во время зимних оттепелей [106], что дает им конкурентное преимущество в бореальной зоне и должно быть учтено в моделях [107]. Перехват ФАР для листопадных видов (параметр *EVG*) ограничен продолжительностью вегетационного периода, которая определяется значением вегетативного индекса *GSI*. Для его расчета использовались такие параметры, как продолжительность фотопериода L, минимальная суточная температура $T_{\min}$ и дефицит насыщения водяного пара *VPD*. В общем виде уравнение для расчета *GSI* выглядит следующим образом:

$$GSI_d = f_{TP} f_{DP} f_{LP},$$

где

$$f_{TP} = \max\left(\min\left(\frac{T_{\min} - TP_0}{TP_1 - TP_0}, 1\right), 0\right),$$

$$f_{DP} = 1 - \max\left(\min\left(\frac{VPD - DP_1}{DP_0 - DP_1}, 1\right), 0\right),$$

$$f_{LP} = \max\left(\min\left(\frac{L - LP_0}{LP_1 - LP_0}, 1\right), 0\right),$$

TP_0, TP_1, DP_0, DP_1, LP_0, LP_1 – видоспецифичные параметры, определяющие форму функций. Для упрощения параметры модели в данном случае приняты одинаковыми для всех листопадных видов (т.е. биом-специфичными).

GSI рассчитывается как скользящее среднее за 21 день [108]. Начало и конец вегетационного сезона определяются как день, когда значение *GSI* впервые становится выше или ниже 0.5, соответственно. Во избежание нереалистичного поведения модели, интервалы выбора дат начала и окончания вегетационного сезона ограничены периодами в году с увеличивающейся и снижающейся продолжительностью дня, соответственно. Пример расчета GSI приведен на рисунке 8 в дополнительных материалах к данной статье.

2.5. Расчет чистой первичной продукции

Эффективность использования ФАР γ_{eff} [46, 102, 104] зависит от модификаторов, связанных с условиями окружающей среды. Чаще всего совместное действие факторов рассчитывается с помощью вычисления минимума среди модификаторов, что отражает закон критического параметра Либиха [109], либо их произведения [110, 111].

Однако данные способы имеют существенные недостатки. В случае использования закона Либиха фактически учитывается только модификатор (и, соответственно, связанный с ним экологический фактор) который принимает минимальное значение (его вес принимается за 1), остальные факторы игнорируются (их вес принимается за 0). В случае перемножения модификаторов, веса всех факторов оказываются равнозначны. Заметим также, что подобный подход предполагает, что негативное действие всех факторов взаимно усиливается (и увеличение числа принимаемых во внимание факторов будет неизбежно приводить к снижению расчетной продуктивности), что противоречит современным представлениям об экологии растений, поскольку для многих факторов эффекта взаимного усиления не наблюдается.

С учетом недостатков существующих методов, используемых для вычисления совместного влияния нескольких экологических факторов, была предложена формула следующего вида:

$$\gamma_{\text{eff}} = \left(a \min\left(f_T, f_D, f_W, f_N\right) + \left(1-a\right) f_T f_D f_W f_N\right) f_C,$$

где эмпирически подобранное значение коэффициента a определяет баланс между двумя методами оценки взаимодействия между модификаторами, аналогично подходу, примененному в модели CAMPUS-S [112].

Чистая первичная продукция NPP_0 является постоянной долей *GPP*, с учетом R_a – доли автотрофного дыхания [101]:

$$NPP_0 = GPP \cdot \left(1 - R_a\right).$$

Эффект снижения продуктивности в ходе старения дерева (f_A) [113] моделируется как простой модификатор *NPP*:

$$NPP = NPP_0 \cdot f_A.$$

Значение модификатора f_A рассчитывается следующим образом:

$$f_A = \frac{1}{1 + \left(\frac{AI}{A_1}\right)^{A_2}},$$

где A_1 и A_2 – эмпирические коэффициенты, а *AI* рассчитывается как:

$$AI = 1 - \frac{2}{\left(1 - a_{\text{rel}}\right)^{-1} + \left(1 - h_{\text{rel}}\right)^{-1}}.$$

Относительный возраст a_{rel} и относительная высота h_{rel} являются показателями старения:

$$a_{\text{rel}} = \frac{A}{a_{\max}},$$

$$h_{\text{rel}} = \frac{H}{h_{\max}},$$

где $a_{\max}$ и $h_{\max}$ – видоспецифичные максимумы, соответственно, для возраста и высоты [22, 46, 57, 114–118], а A и H – возраст и высота дерева, соответственно. Пример работы данного модификатора для разных видов деревьев показан на рисунке 9 в дополнительных материалах к данной статье.

2.6. Расчет распределения прироста биомассы по фракциям

Для описания распределения накопленной биомассы между органами дерева используется ранговое распределение. Применительно к биомассе деревьев, ранг характеризует место соответствующего органа дерева в ряду, упорядоченном по убыванию количества поступившего ресурса. Соответственно, данное распределение позволяет рассчитать количество ресурса, поступившего в каждый орган дерева, используя в качестве предиктора заранее определенный ранг этого органа. Распределение описывается уравнением Ципфа–Парето [119]:

$$BP_i = a\, i^b,$$

где i – ранг фракции, BP_i – доля i-й фракции в общей массе дерева, a и b – эмпирические коэффициенты [120].

Таблица 1. Ведущие переменные модели

Переменная	Расшифровка	Размерность
$APAR$	перехваченная ФАР	МДж
T_{avg}	средняя суточная температура воздуха	° С
$T_{\min}$	минимальная суточная температура воздуха	° С
$T_{\max}$	максимальная суточная температура воздуха	° С
φ	широта	град.
VPD	дефицит насыщения водяного пара	кПа
θ_{soil}	объемная влажность почвы	%
c_{silt}	массовая доля фракции пыли в почве	%
c_{clay}	массовая доля фракции глины в почве	%
c_{sand}	массовая доля фракции песка в почве	%
CO_2	концентрация CO_2 в атмосфере	мл·м$^{-3}$
N_{uptake}	общее количество потребленного деревом азота	г
A	возраст дерева	лет
H	высота дерева	м
DBH	диаметр ствола дерева на высоте 1.3 м	см
m_{moist}	поправочный коэффициент для условий влажности местообитания	–
m_{fert}	поправочный коэффициент для условий трофности местообитания	–

При ранжировании долей разных фракций биомассы были получены следующие ранги: 1 – ствол (включая кору), 2 – скелетные корни, 3 – ветви, 4 – листва или хвоя, 5 – тонкие корни [121]. Также в данной работе была показана связь коэффициентов уравнения рангового распределения биомассы с диаметром ствола дерева на высоте 1.3 м – *DBH*:

$$a = c_{\text{rank}}\left(1 - \mathrm{e}^{d_{\text{rank}} \cdot DBH}\right),$$

$$b = e_{\text{rank}} + f_{\text{rank}} \ln\left(DBH\right).$$

Таблица 2. Биом-специфичные параметры модели (приняты одинаковыми для зон таежных и широколиственных лесов)

Параметр	Символ	Размерность	Значение
время задержки реакции на изменение температуры	τ	дн.	6
водный потенциал почвы при наименьшей полевой влагоемкости	ψ_{fc}	МПа	–0.033
базовая концентрация CO_2	C_0	мл·м$^{-3}$	340
концентрация CO_2 в точке компенсации	C_b	мл·м$^{-3}$	80
фактор отклика на концентрацию CO_2	β_0	–	0.6
коэффициенты функции отклика вегетативного индекса на температуру	TP_0	°C	2
	TP_1	°C	5
коэффициенты функции отклика вегетативного индекса на дефицит насыщения водяного пара	DP_0	кПа	4.1
	DP_1	кПа	0.9
коэффициенты функции отклика вегетативного индекса на продолжительность светового дня	LP_0	ч	10
	LP_1	ч	11
доля автотрофного дыхания в валовой первичной продукции	R_a	–	0.47
потенциальная эффективность использования ФАР (в пересчете на углерод)	γ_0	кг·МДж$^{-1}$	0.0018
весовой коэффициент комбинирования факторов среды	a	–	0.5

Значения коэффициентов были уточнены на основе таблиц биологической продуктивности [122]. Имеются данные, подтверждающие, что отношение массы тонких корней к массе скелетных у подроста может быть существенно выше, чем у взрослых [123], а также возможно изменение рангов разных органов [124]. Но поскольку количество наблюдений слишком мало для детального анализа, в модели используется допущение, что у подроста (с диаметром ствола на высоте 1.3 м менее 2 см) доля листвы и тонких корней на 50 % больше, чем рассчитано на основе уравнения рангового распределения.

На следующем шаге вычислительной процедуры доли массы отдельных фракций нормируются, чтобы их сумма была равна 1:

$$BP_i = \frac{BP_i}{\sum_{i=1}^{n} BP_i}.$$

Поскольку соотношение надземной и подземной фитомассы зависит от типа леса, при этом масса корней в общей массе дерева снижается по мере роста богатства и влажности почвы [125, 126], для расчета долей надземных и подземных органов дополнительно применяются весовые коэффициенты, аналогичные применяемым в модели корневой конкуренции [127] для модификации размеров зон питания. Вначале

рассчитывается базовый модификатор m, на основе которого далее вычисляются лабильный модификатор m_{lab} (для органов с высокой интенсивностью оборота – листвы/хвои и тонких корней) и стабильный модификатор m_{stab} (для остальных фракций):

$$m = m_{\text{fert}} m_{\text{moist}},$$

$$m_{\text{stab}} = 0.5m\left(\max\left(BP_{BR}, BP_{SR}\right) - \min\left(BP_{BR}, BP_{SR}\right)\right),$$

$$m_{\text{lab}} = m\left(\max\left(BP_{LV}, BP_{FR}\right) - \min\left(BP_{LV}, BP_{FR}\right)\right),$$

$$BP_{ST} = BP_{ST} - 0.5m_{\text{stab}},$$

$$BP_{BR} = BP_{BR} - 0.5m_{\text{stab}},$$

$$BP_{LV} = BP_{LV} - m_{\text{lab}},$$

$$BP_{SR} = BP_{SR} + m_{\text{stab}},$$

$$BP_{FR} = BP_{FR} + m_{\text{lab}}.$$

Корректирующий фактор δ рассчитывается как отношение прироста в зависимости от количества доступного азота и потенциального прироста в зависимости от остальных факторов:

$$\delta = \frac{NPP_{\text{act}}^{N}}{GPP \cdot \left(1 - R_a\right)}.$$

Во избежание нереалистичного поведения модели на корректирующий фактор δ накладываются следующие ограничения:

$$\delta = \begin{cases} 0.5, & \delta < 0.5, \\ 2, & \delta > 2. \end{cases}$$

Далее отдельно рассчитываются лабильный и стабильный корректирующие факторы:

$$\delta_{\text{stab}} = \delta\left(\max\left(BP_{LV}, BP_{FR}\right) - \min\left(BP_{LV}, BP_{FR}\right)\right)0.25,$$

$$\delta_{\text{lab}} = \delta\left(\max\left(BP_{LV}, BP_{FR}\right) - \min\left(BP_{LV}, BP_{FR}\right)\right)0.5.$$

Доли от общего прироста, приходящиеся на разные органы дерева, корректируются в зависимости от лимитирующего фактора:

$$BP_{ST} = BP_{ST} + \delta_{\text{stab}} 0.25,$$

$$BP_{BR} = BP_{BR} + \delta_{\text{stab}} 0.75,$$

$$BP_{LV} = BP_{LV} + \delta_{\text{lab}},$$

$$BP_{SR} = BP_{SR} - \delta_{\text{stab}},$$

$$BP_{FR} = BP_{FR} - \delta_{\text{lab}}.$$

Распределение биомассы по фракциям для разных видов и в зависимости от условий местообитания показано на рисунке 10 в дополнительных материалах к данной статье.

При инициализации модели абсолютная масса всех фракций вычисляется на основе аллометрического уравнения для биомассы ствола B_{ST}, для которой оценки являются наиболее точными (в силу большого числа наблюдений и больших значений измеряемой величины).

$$B_{ST} = \rho_{ST} \cdot DBH^2 \cdot H^z \cdot y,$$

где ρ_{ST} – видоспецифичная удельная масса ствола в абсолютно сухом состоянии (с учетом коры), кг·м$^{-3}$ [128–150]; *DBH* – диаметр ствола дерева на высоте 1.3 м, м; *H* – высота дерева, м; *z, y* – эмпирические коэффициенты, значения которых были оценены на основе таблиц биологической продуктивности [116, 117, 122]. Сравнение с более сложными аллометрическими зависимостями [151] показало удовлетворительную сходимость. Пример зависимости массы ствола от размеров дерева для разных видов приведен на рисунке 11 в дополнительных материалах к данной статье.

После определения массы ствола определяется общая масса дерева:

$$B_T = \frac{B_{ST}}{BP_{ST}},$$

на основе которой рассчитываются массы всех органов.

После инициализации модель работает с годичным шагом по времени. Для пересчета долей массы отдельных фракций в их годичный прирост используется следующая процедура. Вначале рассчитывается годичный опад каждой фракции биомассы как произведение массы фракции на предыдущем шаге B_i^0 на коэффициент LP_i, характеризующий ежегодно опадающую долю от общей массы фракции:

$$L_i = B_i^0 \cdot LP_i.$$

Коэффициент LP_i составляет 0 для ствола, 0.0025 – для ветвей и скелетных корней, 1 – для тонких корней [9] без видоспецифичных различий. Для листвы/хвои он равен 1 у листопадных деревьев, а у хвойных обратно пропорционален средней продолжительности жизни хвои.

Далее вычисляется общий годичный опад дерева как сумма опада всех фракций:

$$L_T = \sum_{i=1}^{n} L_i.$$

Новое значение общей биомассы дерева B_T вычисляется на основе величины биомассы дерева на предыдущем шаге как

$$B_T = B_T^0 - L_T + NPP,$$

где L_T – общий годичный опад всех фракций биомассы, *NPP* – годичный прирост биомассы дерева. Если общая биомасса дерева снижается (т.е. $L_T > NPP$), дерево считается стареющим [152].

Масса фракций на текущем шаге вычисляется как произведение общей массы дерева B_T на вычисленную ранее долю данной фракции (BP_i) в общей массе дерева:

$$B_i = B_T \cdot BP_i.$$

Распределение биомассы дерева по фракциям и соотношение годичных приростов разных фракций в ходе онтогенеза показаны на рисунке 12 в дополнительных материалах к данной статье.

Прирост высоты и диаметра ствола дерева вычисляется на основе прироста массы ствола (аналогично соответствующей процедуре в модели EFIMOD 2 [9]).

$$H = \left(\frac{B_{ST}}{B_{ST}^0}\right)^{\frac{1}{3}} H^0,$$

$$DBH = \left(\frac{B_{ST}}{B_{ST}^0}\right)^{\frac{1}{3}} \cdot DBH^0,$$

где H^0 и DBH^0 – соответственно, высота и диаметр ствола дерева на высоте 1.3 м на предыдущем шаге.

Таблица 3. Видоспецифичные параметры модели

	Ps	*Pa*	*Ls*	*As*	*Bs*	*Pt*	*Qr*	*Tc*	*Fs*	*Ap*	*Ug*	*Fe*
T_0	1.0	–3.0	–5.0	–1.0	2.0	5.0	5.0	5.0	3.0	5.0	5.0	5.0
T_1	23.0	17.0	24.0	20.0	18.0	20.0	23.0	25.0	22.0	27.0	25.0	25.0
T_2	28.0	27.0	29.0	28.0	30.0	32.0	33.0	35.0	34.0	35.0	34.0	33.0
D_0	0.82	0.50	0.56	0.52	0.63	0.71	0.55	0.59	0.64	0.53	0.48	0.72
D_1	2.20	1.36	1.62	1.41	1.72	1.88	1.44	1.62	1.75	1.12	1.22	1.86
$\psi_{\min}$	–3.34	–0.68	–1.75	–1.14	–1.55	–1.62	–1.47	–1.56	–1.93	–1.38	–1.43	–2.37
N_{ST}	1.4	1.6	1.7	2.2	2.1	2.7	3.1	2.8	2.4	2.7	2.8	2.8
N_{BR}	3.2	4.2	3.8	5.4	6.4	6.3	6.9	7.2	6.2	5.6	7.2	6.8
N_{LV}	11.9	14.1	13.3	16.4	23.7	23.9	24.8	28.9	20.3	19.6	28.1	23.6
N_{SR}	2.2	3.8	2.9	3.9	6.0	5.4	5.7	6.7	5.2	5.6	7.1	6.5
N_{FR}	3.7	5.7	5.1	6.8	7.5	8.0	8.7	7.9	7.5	7.8	9.6	9.1
N_{LIT}	7.0	8.6	8.1	9.8	13.3	13.6	10.1	14.9	8.1	7.7	11.2	13.3
A_1	0.70	0.95	0.90	0.95	0.90	0.90	0.60	0.60	0.70	0.60	0.65	0.60
A_2	3.00	4.00	3.50	4.00	4.00	4.00	2.25	2.50	3.00	2.50	3.00	3.00
$a_{\max}$	500	600	600	400	250	200	1200	600	600	450	350	400
$h_{\max}$	50	52	48	44	36	38	42	40	48	40	40	52
EVG	+	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
SHD	–	+	–	+	–	–	–	+	+	+	+	–
ρ_{ST}	470	405	425	350	590	380	620	470	560	590	595	675
z	1.36	0.93	0.27	0.90	0.95	0.47	0.68	0.71	0.72	0.25	1.27	0.72
y	0.12	0.45	5.54	0.75	0.42	2.23	0.93	0.93	1.24	3.37	0.18	1.11
c_{rank}	0.65	0.62	0.80	0.64	0.77	0.70	0.68	0.64	0.74	0.65	0.68	0.73
d_{rank}	−0.21	−0.20	−0.19	−0.20	−0.23	−0.28	−0.30	−0.28	−0.29	−0.29	−0.31	−0.28
e_{rank}	−1.72	−0.76	−0.55	−0.78	−1.35	−1.57	−0.78	−0.68	−1.35	−0.78	−0.81	−1.17
f_{rank}	−0.16	−0.24	−0.32	−0.25	−0.27	−0.19	−0.32	−0.36	−0.32	−0.32	−0.34	−0.28

Примечание: *Ps – Pinus sylvestris, Pa – Picea abies, Ls – Larix sibirica, As – Abies sibirica, Bs – Betula spp., Pt – Populus tremula, Qr – Quercus robur, Tc – Tilia cordata, Fs – Fagus sylvatica, Ap – Acer platanoides, Ug – Ulmus glabra, Fe – Fraxinus excelsior*. T_0 – минимальная температура для продукционного процесса, ° C; T_1 – температура, соответствующая точке насыщения, выше которой не происходит прироста продуктивности, ° C; T_2 – температура начала угнетения продукционного процесса, ° C; D_0 – значение *VPD*, до которого его повышение не приводит к снижению проводимости, кПа; D_1 – значение *VPD*, при котором устьичная проводимость уменьшается вдвое, кПа; $\psi_{\min}$ – пороговое значение влажности почвы, МПа; N_{ST} – удельное потребление азота на прирост единицы массы ствола, г азота на 1 кг прироста; N_{BR} – аналогичный параметр для ветвей; N_{LV} – аналогичный параметр для листвы/хвои; N_{SR} – аналогичный параметр для скелетных корней; N_{FR} – аналогичный параметр для тонких корней; N_{LIT} – содержание азота в листовом опаде, г азота на 1 кг опада; A_1, A_2 – регрессионные коэффициенты зависимости продукции биомассы от высоты и возраста дерева; $a_{\max}$ – теоретический максимально возможный (для данного вида) возраст, лет; $h_{\max}$ – теоретическая максимально возможная (для данного вида) высота, м; *EVG* – является ли вид вечнозеленым или листопадным; *SHD* – является ли вид теневыносливым или светолюбивым; ρ_{ST} – плотность стволовой древесины (с учетом коры), кг·м$^{-3}$; z, y – эмпирические коэффициенты для конверсии размеров ствола дерева в его биомассу; c_{rank}, d_{rank}, e_{rank}, f_{rank} – эмпирические коэффициенты для расчета распределения массы дерева по органам.

Модификация приростов высоты и диаметра в зависимости от лимитирования также зависит от корректирующего фактора δ:

$$k_{DBH} = \left(\frac{B_{ST}}{B_{ST}^{0} \delta} \right)^{\frac{1}{3}},$$

$$k_H = \frac{1}{\left(k_{DBH}\right)^2}.$$

Относительный годичный прирост диаметра ствола в ходе онтогенеза, соотношение между приростами разных органов дерева и между приростами в высоты и диаметра ствола показаны на рисунках 13 и 14 в дополнительных материалах к данной статье.

2.7. Расчет количества буферного азота и корневых экссудатов

Если значение f_N меньше 1, то рассчитывается количество корневых экссудатов, в противном случае их количество равно 0:

$$E_{\text{root}} = \begin{cases} NPP \cdot \left(1 - f_N\right), & f_N < 1, \\ 0, & f_N = 1. \end{cases}$$

Если значение f_N равно 1 (т.е. прирост биомассы не лимитирован количеством азота), излишки азота, потребленного деревом из почвы (N_{uptake}), но не использованного на рост дерева ($N_{ST}B_{ST}$ + …), хранятся в азотном буфере, который служит для запасания азота в тканях дерева. Также модель учитывает перемещение части азота из отмирающей листвы/хвои в азотный буфер перед ее опаданием (если $f_N < 1$, величина азотного буфера определяется только количеством азота, перемещенного из отмирающей листвы/хвои):

$$N_{\text{buffer}} = \begin{cases} L_{LV} \cdot \left(N_{LV} - N_{LIT}\right), & f_N < 1, \\ N_{\text{uptake}} - \left(N_{ST}B_{ST} + N_{BR}B_{BR} + N_{LV}B_{LV} + N_{CR}B_{CR} + N_{FR}B_{FR}\right) + L_{LV} \cdot \left(N_{LV} - N_{LIT}\right), & f_N = 1, \end{cases}$$

где L_{LV} – масса годичного листового опада, N_{LIT} – содержание азота в листовом опаде. Зависимость количества буферного азота и корневых экссудатов в зависимости от количества поглощенного деревом азота показана на рисунке 15 в дополнительных материалах к данной статье.

3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предлагаемая модель продукционного процесса позволяет воспроизводить динамику прироста биомассы (углерода и азота) отдельных деревьев с учетом их видовых особенностей и сложного комплекса биотических и абиотических факторов, характерных для лесных экосистем. В исходной версии блока расчета продукции биомассы в модели EFIMOD 2, основанной на масс-балансовом подходе, учитывалось влияние только количества перехваченной ФАР и потребленного из почвы азота. Новая версия позволяет учитывать большее число факторов, влияющих на продуктивность, в том числе и факторы, действующие при изменении климата (засуха, тепловой стресс, «фертилизация» двуокисью углерода, возрастание скорости минерализации органического вещества почвы). Во взятой за основу версии модели 3-PG [8] виды были разделены на три группы по отклику продукции биомассы на богатство местообитания, выраженное через содержание минеральных форм азота в почве. В текущей версии модели применяются видоспецифичные параметры удельного потребления, прямо увязывающие прирост биомассы отдельного дерева с количеством полученного им азота. Также, по сравнению с ранее опубликованной версией модели, были детализованы процедуры расчета модификаторов продуктивности в зависимости от температуры воздуха и влажности почвы. В новую версию модели введен учет

различий между светолюбивыми и теневыносливыми видами при расчете эффективности усвоения ФАР. Введена новая процедура, имитирующая распределение прироста биомассы по органам с учетом зависимости параметров распределения от возраста дерева и условий местообитания. Также в целях адаптации модели продукции биомассы к условиям смешанных лесов Европейской части РФ были впервые оценены или уточнены уже известные значения параметров для 12 наиболее распространенных на данной территории видов деревьев. В структуре модели, на наш взгляд, обеспечен хороший баланс между возможностью учета влияния на продуктивность целого ряда динамически меняющихся внешних факторов (что недоступно для простых эмпирических моделей) и относительной простотой измерения и широкой доступностью входных данных (что не всегда выполняется в случае с более детальными эколого-физиологическими моделями).

В дальнейшем, разработанная модель будет интегрирована с уже существующими моделями корневой [127] и кроновой [25] конкуренции, моделью динамики органического вещества почвы Romul_Hum [153–155] и рядом других компонентов, которые будут объединены в рамках новой версии модели EFIMOD. Как и предыдущие версии, она будет ориентирована на моделирование динамики биогенного круговорота органического вещества и азота в разных типах лесных экосистем с учетом разнообразных сценариев лесопользования и их экологических последствий, а также внешних воздействий.

Разрабатываемая система моделей может быть использована для прогнозной оценки продуктивности экосистем смешанных лесов и характерных для них биогенных циклов углерода и азота с учетом индивидуальных и видовых особенностей деревьев, особенностей разных типов местообитаний и пространственной неоднородности почвенных и климатических условий. Использование в моделях видоспецифичных параметров для доминирующих видов деревьев, наряду с возможностью интеграции разработанного комплекса моделей с системой оценки биологического разнообразия BioCalc [156], делает возможным прогноз динамики биоразнообразия лесных экосистем, определяемой сменой видового состава лесной растительности.

Подходы, реализуемые в модели EFIMOD, позволяют использовать ее как современный инструмент научного анализа и прогнозных оценок для широкого круга теоретических и практических задач биологии, лесной экологии и лесоведения, включая оценки продукционного потенциала и стока углерода в лесных экосистемах России в условиях интенсивного лесопользования. С учетом имеющегося опыта научно-технических разработок [157], возможно также создание специализированных вариантов системы моделей для поддержки принятия решений на разных пространственных уровнях для обеспечения устойчивого лесопользования.

Исследования, положенные в основу данной статьи (сбор литературного материала, построение концептуальной схемы модели, параметризация функций откликов), и подготовка текста рукописи выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 18-14-00362.

В модели использованы параметры функции отклика на влажность почвы, уточнение которых выполнено С.С. Быховцем в рамках работы по теме государственного задания АААА-А18-118013190176-2. Уточнение структуры функции отклика на доступный азот почвы выполнено О.Г. Чертовым в рамках международного сотрудничества ИФХиБПП РАН. Включенные в модель биологические параметры дуба были ранее получены по литературным данным Е.В. Ручинской в рамках темы ГЗ ЦЭПЛ РАН № АААА-А18-118052590019-7 "Методические подходы к оценке структурной организации и функционирования лесных экосистем".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Колобов А.Н., Фрисман Е.Я. *Математическая биология и биоинформатика*. 2016. Т. 11. № 2. С. 323–335. doi: 10.17537/2016.11.323.
2. Корзухин М.Д. К эколого-физиологической модели лесной динамики. В: *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. Л.: Гидрометеоиздат. 1986. Т. 9. С. 259–276.
3. *Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах*. Под ред. Кудеярова В.Н. М.: Наука, 2007. 380 с. ISBN 5-02-034053-7.
4. Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M., Politov D.V. *Ecol. Model*. 2003. V. 170. № 2–3. P. 345–362. doi: 10.1016/S0304-3800(03)00238-2.
5. Olchev A., Radler K., Sogachev A., Panferov O., Gravenhorst G. *Ecol. Model*. 2009. V. 220. № 21. P. 3046–3056. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2009.02.004.
6. Larocque G.R., Komarov A., Chertov O., Shanin V., Liu J., Bhatti J.S., Wang W., Peng C., Shugart H.H., Xi W., Holm J.A. Process-based models: a synthesis of models and applications to address environmental and management issues. In: *Ecological forest management handbook*. Ed. Larocque G.R. Boca Raton: CRC Press, 2016. P. 223–266. doi: 10.1201/b19150.
7. Marconi S., Chiti T., Nolè A., R. Valentini, Collalti A. *Forests*. 2017. V. 8. № 6. P. 220. doi: 10.3390/f8060220.
8. Seidl R., Rammer W., Scheller R.M., Spies T.A. *Ecol. Model*. 2012. V. 231. P. 87–100. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2012.02.015.
9. Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.V. *Ecol. Model*. 2003. V. 170. № 2–3. P. 373–392. doi: 10.1016/S0304-3800(03)00240-0.
10. Комаров А.С., Чертов О.Г., Быховец С.С., Припутина И.В., Шанин В.Н., Видягина Е.О., Лебедев В.Г., Шестибратов К.А. *Математическая биология и биоинформатика*. 2015. Т. 10. № 2. С. 398–415. doi: 10.17537/2015.10.398.
11. Припутина И.В., Фролова Г.Г., Быховец С.С., Шанин В.Н., Лебедев В.Г., Шестибратов К.А. *Математическая биология и биоинформатика*. 2016. Т. 11. № 2. С. 245–262. doi: 10.17537/2016.11.245.
12. Shanin V.N., Komarov A.S., Mäkipää R. *Eur. J. For. Res.* 2014. V. 133. № 2. P. 273–286. doi: 10.1007/s10342-013-0759-1.
13. Shanin V., Valkonen S., Grabarnik P., Mäkipää R. *For. Ecol. Manag*. 2015. V. 378. P. 193–205. doi: 10.1016/j.foreco.2016.07.041.
14. Шанин В.Н., Рочева Л.К., Шашков М.П., Иванова Н.В., Москаленко С.В., Бурнашева Э.Р. *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*. 2015. № 3. С. 316–325. doi: 10.7868/S000233291503011X.
15. Шанин В.Н., Шашков М.П., Иванова Н.В., Грабарник П.Я. *Russ. J. Ecosyst. Ecol.* 2016. V. 1. № 4. doi: 10.21685/2500-0578-2016-4-5.
16. Morin X., Fahse L., Scherer-Lorenzen M., Bugmann H. *Ecol. Lett*. 2011. V. 14. № 12. P. 1211–1219. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01691.x.
17. Pretzsch H. *For. Ecol. Manag*. 2014. V. 327. P. 251–264. doi: 10.1016/j.foreco.2014.04.027.
18. Санников С.Н., Санникова Н.С. *Сибирский лесной журнал*. 2014. № 1. С. 25–34.
19. Loreau M., Hector A. *Nature*. 2001. V. 412. P. 72–76. doi: 10.1038/35083573.
20. Mina M., Huber M.O., Forrester D.I., Thürig E., Rohner B. *J. Ecol*. 2018. V. 103. № 3. P. 1106–1119. doi: 10.1111/1365-2745.12846.
21. Pretzsch H. *Forest dynamics, growth and yield: from measurement to model*. Berlin: Springer-Verlag, 2010. 664 p. doi: 10.1007/978-3-540-88307-4.
22. Landsberg J.J., Waring R.H. *For. Ecol. Manag*. 1997. V. 95. № 3. P. 209–228. doi: 10.1016/S0378-1127(97)00026-1.

23. Peng C., Liu J., Dang Q., Apps M.J., Jiang H. *Ecol. Model*. 2002. V. 153. № 1–2. P. 109–130. doi: 10.1016/S0304-3800(01)00505-1.
24. Шанин В.Н., Шашков М.П., Иванова Н.В., Быховец С.С., Грабарник П.Я. Модель конкуренции за свет между деревьями в смешанных древостоях бореальной зоны с учетом асимметрии крон. В: *Научные основы устойчивого управления лесами: Материалы II Всероссийской научной конференции (с международным участием)*. М.: ЦЭПЛ РАН, 2016. С. 62–63.
25. Шанин В.Н., Шашков М.П., Иванова Н.В., Быховец С.С., Фролов П.В., Грабарник П.Я. Модель конкуренции за свет в смешанных древостоях бореальной зоны. В: *Математическое моделирование в экологии: Материалы Пятой Национальной научной конференции с международным участием, 16–20 октября 2017 г.* Пущино: ИФХиБПП РАН, 2017. С. 252–254.
26. Mäkelä A., Hari P., Berninger F., Hänninen H., Nikinmaa E. *Tree Physiol*. 2004. V. 24. № 4. P. 369–376. doi: 10.1093/treephys/24.4.369.
27. Mäkelä A., Pulkkinen M., Kolari P., Lagergren F., Berbigier P., Lindroth A., Loustau D., Nikinmaa E., Vesala T., Hari P. *Glob. Change Biol*. 2008. V. 14. № 1. P. 92–108. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01463.x.
28. Amichev B.Y., Johnston M., van Rees K.C.J. *Biomass Bioenergy*. 2010. V. 34. № 5. P. 687–702. doi: 10.1016/j.biombioe.2010.01.012.
29. Dreyer E., Le Roux X., Montpied P., Daudet F.A., Masson F. *Tree Physiol*. 2001. V. 21. № 4. P. 223–232. doi: 10.1093/treephys/21.4.223.
30. Medlyn B.E., Dreyer E., Ellsworth D., Forstreuter M., Harley P.C., Kirschbaum M.U.F., Le Roux X., Montpied P., Strassemeyer J., Walcroft A., Wang K., Loustau D. *Plant Cell Environ*. 2002. V. 25. № 9. P. 1167–1179. doi: 10.1046/j.1365-3040.2002.00891.x.
31. Niinemets Ü., Oja V., Kull O. *Plant Cell Environ*. 1999. V. 22. № 12. P. 1497–1513. doi: 10.1046/j.1365-3040.1999.00510.x.
32. Корзухин М.Д., Выгодская Н.Н., Милюкова И.М., Татаринов Ф.А., Цельникер Ю.Л. *Физиология растений*. 2004. Т. 51. № 3. С. 341–354.
33. Корзухин М.Д., Цельникер Ю.Л., Семенов С.М. *Метеорология и гидрология*. 2008. № 12. С. 56–69.
34. Корзухин М.Д., Цельникер Ю.Л. *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. 2009. Т. 22. С. 92–123.
35. Корзухин М.Д., Цельникер Ю.Л. *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. 2010. Т. 23. С. 249–268.
36. Цельникер Ю.Л., Корзухин М.Д., Суворова Г.Г., Янькова Л.С., Копытова Л.Д., Филиппова А.К. *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. 2007. Т. 21. С. 265–292.
37. Цельникер Ю.Л., Корзухин М.Д., Семенов С.М. *Лесоведение*. 2010. № 2. С. 36–45.
38. Ольчев А.В., Курбатова Ю.А., Варлагин А.В., Выгодская Н.Н. *Лесоведение*. 2008. № 3. С. 3–13.
39. Ольчев А.В., Курбатова Ю.А., Татаринов Ф.А., Молчанов А.Г., Варлагин А.В., Горшкова И.И., Выгодская Н.Н. *Успехи современной биологии*. 2009. Т. 129. № 6. С. 565–578.
40. Придача В.Б., Болондинский В.К., Ольчев А.В., Сазонова Т.А. *Известия РАН. Серия биологическая*. 2017. № 2. С. 114–119. doi: 10.7868/S0002332917020163.
41. Farquhar G.D., von Caemmerer S., Berry J.A. *Planta*. 1980. V. 149. P. 78–90. doi: 10.1007/BF00386231.
42. Jarvis P.G. *Philos. T. Roy. Soc. Lon. B*. 1976. V. 273. № 927. P. 593–610. doi: 10.1098/rstb.1976.0035.
43. Appleby R.F., Davies W.J. *Oecologia*. 1983. V 56. № 1. P. 30–40. doi: 10.1007/BF00378214.

44. Gebauer T. Water turnover in species-rich and species-poor deciduous forests: xylem sap flow and canopy transpiration: Dissertation. *Biodiversity and Ecology Series B*. V. 4. Göttingen: Georg-August-Universität, 2010. 146 p. doi: 10.3249/webdoc-2324.
45. Kharuk V.I., Im S.T., Petrov I.A., Dvinskaya M.L., Fedotova E.V., Ranson K.J. *Reg. Environ. Change*. 2017. V. 17. № 3. P. 803–812. doi: 10.1007/s10113-016-1073-5.
46. Seidl R., Lexer M.J., Jäger D., Hönninger K. *Tree Physiol*. 2005. V. 25. № 7. P. 939–951. doi: 10.1093/treephys/25.7.939.
47. Hanson P.J., Todd D.E., Amthor J.S. *Tree Physiol*. 2001. V. 21. № 6. P. 345–358. doi: 10.1093/treephys/21.6.345.
48. Wullschleger S.D., Hanson P.J. Sensitivity of sapling and mature-tree water use to altered precipitation regimes. In: *North American temperate deciduous forest responses to changing precipitation regimes*. Eds. Hanson P.J., Wullschleger S.D. New York: Springer, 2003. P. 87–98. doi: 10.1007/978-1-4613-0021-2.
49. Шеин Е.В. *Курс физики почв*. М: Издательство МГУ, 2005. 432 с. ISBN 5-211-05021-5.
50. Saxton K.E., Rawls W.J. *Soil Sci. Soc. Am. J*. 2006. V. 70. P. 1569–1578. doi: 10.2136/sssaj2005.0117.
51. Bréda N., Granier A., Barataud F., Moyne C. *Plant Soil*. 1995. V. 172. № 1. P. 17–27. doi: 10.1007/BF00020856.
52. Dulamsuren C., Hauck M., Bader M., Osokhjargal D., Oyungerel S., Nyambayar S., Runge M., Leuschner C. *Tree Physiol*. 2008. V. 29. № 1. P. 99–110. doi: 10.1093/treephys/tpn008.
53. Geßler A., Keitel C., Kreuzwieser J., Matyssek R., Seiler W., Rennenberg H. *Trees*. 2007. V. 21. № 1. P. 1–11. doi: 10.1007/s00468-006-0107-x.
54. Hinkley T.M., Lassoie J.P., Running S.W. *For. Sci*. 1978. V. 24. № S1. P. a0001–z0001. doi: 10.1093/forestscience/24.s1.a0001.
55. Köcher P., Gebauer T., Horna V., Leuschner C. *Ann. For. Sci*. 2009. V. 66. № 1. P. 101. doi: 10.1051/forest/2008076.
56. Lemoine D., Peltier J.-P., Marigo G. *Ann. For. Sci*. 2001. V. 58. № 7. P. 723–731. doi: 10.1051/forest:2001159.
57. Lexer M.J., Hönninger K. *For. Ecol. Manag*. 2001. V. 144. № 1–3. P. 43–65. doi: 10.1016/S0378-1127(00)00386-8.
58. Niinemets Ü., Valladares F. *Ecol. Monogr*. 2006. V. 76. № 4. P. 521–547. doi: 10.1890/0012-9615(2006)076[0521:TTSDAW]2.0.CO;2.
59. Ranney T.G., Bir R.E., Skroch W.A. *Tree Physiol*. 1991. V. 8. № 4. P. 351–360. doi: 10.1093/treephys/8.4.351.
60. Way D.A., Domec J.-C., Jackson R.B. *Plant Cell Environ*. 2013. V. 36. № 1. P. 103–115. doi: 10.1111/j.1365-3040.2012.02557.x.
61. Быховец С.С., Комаров А.С. *Почвоведение*. 2002. № 4. С. 443–452.
62. Cosby B.J., Hornberger G.M., Clapp R.B., Ginn T.R. *Water Resour. Res*. 1984. V. 20. № 6. P. 682–690. doi: 10.1029/WR020i006p00682.
63. Schwalm C.R., Ek A. *Ecol. Model*. 2004. 179. № 3. P. 317–348. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2004.04.016.
64. Бобкова К.С. *Биологическая продуктивность хвойных лесов Европейского Северо-Востока*. Л.: Наука, 1987. 156 с.
65. Вакуров А.Д., Полякова А.Ф. Круговорот азота и минеральных элементов в низкопродуктивных ельниках северной тайги. В: *Круговорот химических веществ в лесу*. М.: Наука, 1982. С. 20–43.
66. Вакуров Д.А., Полякова А.Ф. Круговорот азота и минеральных элементов в 35-летнем осиннике. В: *Круговорот химических веществ в лесу*. М.: Наука, 1982. С. 44–54.

67. Винокурова Р.И., Лобанова О.В. *Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование*. 2011. № 2. С. 76–83.
68. Второва В.Н. Особенности вертикального распределения химического состава структурных компонентов ели и сосны в Подмосковье. В: *Комплексные биогеоценотические исследования в лесах Подмосковья*. М.: Наука, 1982. С. 5–20.
69. Дымов А.А., Бобкова К.С., Тужилкина В.В., Ракина Д.А. *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал*. 2012. № 3. С. 7–18.
70. Казимиров Н.И., Морозова Р.М. *Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии*. Л.: Наука, 1973. 175 с.
71. Карманова И.В., Судницина Т.Н., Ильина Н.А. *Пространственная структура сложных сосняков*. М.: Наука, 1987. 100 с.
72. Лукина Н.В., Никонов В.В., Райтио Х. *Лесоведение*. 1994. № 6. С. 10–21.
73. Лукьянец В.Б. *Лесоведение*. 1980. № 1. С. 52–57.
74. Матвиенко А.И. *Влияние азота на минерализацию углерода в почвах под лиственницей сибирской и сосной обыкновенной*: дис. канд. биол. наук: 03.02.08. Красноярск, 2017. 147 с.
75. Мигунова Е.С. *Леса и лесные земли (количественная оценка взаимосвязей)*. М.: Экология, 1993. 364 с.
76. Молчанов А.А., Полякова А.Ф. Продуктивность органической массы в сосняках сфагновых. В: *Продуктивность органической и биологической массы леса*. М.: Наука, 1974. С. 43–77.
77. Молчанов А.А., Полякова А.Ф. Характеристика основных типов леса. В: *Основные типы биогеоценозов северной тайги*. М.: Наука, 1977. С. 44–203.
78. Морозова Р.М. Химический состав растений еловых и березовых лесов Карелии. В: *Лесные растительные ресурсы Южной Карелии*. Петрозаводск: Карелия, 1971. С. 57–66.
79. Морозова Р.М. *Минеральный состав растений лесов Карелии*. Петрозаводск: Госкомиздат, 1991. 100 с.
80. Новицкая Ю.Е. О*собенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера*. Л.: Наука, 1971. 117 с.
81. Носова Л.М., Холопова Л.Б. Особенности обмена веществ между растительностью и почвой в искусственных насаждениях сосны на дерново-подзолистых почвах. В: *Общие проблемы биогеоценологии*. М.: Наука, 1990. С. 252–266.
82. Оськина Н.В. Содержание азота и зольных элементов в надземной фитомассе культур сосны обыкновенной Владимирской, Ульяновской и Куйбышевской областей. В: *Биологическая продуктивность лесов Поволжья*. М.: Наука, 1982. С. 7–11.
83. Работнов Т.А. Азот в наземных биогеоценозах. В: *Структурно-функциональная организация биогеоценозов*. М.: Наука, 1980. С. 69–90.
84. Ремезов Н.П., Быкова Л.Н., Смирнова К.М. *Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах Европейской части СССР*. М: Издательство Московского университета, 1959. 284 с.
85. Ремезов Н.П., Погребняк П.С. *Лесное почвоведение*. М.: Лесная промышленность, 1965. 324 с.
86. Решетникова Т.В. *Вестник Красноярского государственного аграрного университета*. 2011. № 12. С. 74–81.
87. Русанова Г.В. Биологическая продуктивность и содержание химических элементов в фитомассе ельника-зеленомошника. В: *Продуктивность и круговорот элементов в фитоценозах севера*. Л.: Наука, 1975. С. 30–51.

88. Смеян Н.И., Романова Т.А., Туренков Н.И., Тихонов С.А., Балханова К.В. Подзолистые почвы Белорусской ССР. В: *Подзолистые почвы запада Европейской части СССР*. М.: Колос, 1977. С. 31–109.
89. Столяров Д.П., Полубояринов В.Н., Минаев В.Н., Декатов Н.Н., Некрасова Г.Н. *Рекомендации по оценке строения, товарной структуры и качества древесины разновозрастных ельников с целью организации выборочного хозяйства*. Л: НИИ лесного хозяйства, 1989. 56 с.
90. Судачкова Н.Е., Милютина И.Л., Семенова Г.П. *Хвойные бореальной зоны*. 2003. № 1. С. 54–60.
91. Хавроньин А.В., Кретинин В.М., Дубовская Л.В. Биологическая аккумуляция питательных элементов в полезащитных лесных полосах на обыкновенном черноземе. В: *Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Межвузовский сборник*. Выпуск 2. Куйбышев: Куйбышевский государственный университет, 1977. С. 42–49.
92. Bauer G., Schulze E.-D., Mund M. *Tree Physiol*. 1997. V. 17. № 12. P. 777–786. doi: 10.1093/treephys/17.12.777.
93. Bocock K.L. *J. Ecol*. 1964. V. 52. № 2. P. 273–284. doi: 10.2307/2257595.
94. Dannenmann M., Simon J., Gasche R., Holst J., Naumann P.S., Kögel-Knabner I., Knicker H., Mayer H., Schloter M., Pena R., Polle A., Rennenberg H., Papen H. *Soil Biol. Biochem*. 2009. V. 41. № 8. P. 1622–1631. doi: 10.1016/j.soilbio.2009.04.024.
95. Hobbie S.E., Oleksyn J., Eissenstat D.M., Reich P.B. *Oecologia*. 2010. V. 162. № 2. P. 505–513. doi: 10.1007/s00442-009-1479-6.
96. Nahm M., Matzarakis A., Rennenberg H., Geßler A. *Trees*. 2007. № 21. P. 79. doi: 10.1007/s00468-006-0098-7.
97. Niinemets Ü. *Int. J. Plant Sci*. 1998. V. 159. № 2. P. 318–330. doi: 10.1086/297553.
98. Peuke A.D., Rennenberg H. *Trees*. 2004. V. 18. № 6. P. 639–648. doi: 10.1007/s00468-004-0335-x.
99. Trémolières M., Schnitzler A., Sánchez-Pérez J.-M., Schmitt D. *Ann. For. Sci*. 1999. V. 56. № 8. P. 641–650. doi: 10.1051/forest:19990802.
100. Vesterdal L., Schmidt I.K., Callesen I., Nilsson L.O., Gundersen P. *For. Ecol. Manag*. 2008. V. 255. № 1. P. 35–48. doi: 10.1016/j.foreco.2007.08.015.
101. Waring R.H., Landsberg J.J., Williams M. *Tree Physiol*. 1998. V. 18. № 2. P. 129–134. doi: 10.1093/treephys/18.2.129.
102. Coops N.C., Waring R.H., Law B.E. *Ecol. Model*. 2005. V. 183. № 1. P. 107–124. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2004.08.002.
103. Friedlingstein P., Fung I., Holland E., John J., Brasseur G., Erickson D., Schimel D. *Global Biogeochem. Cy*. 1995. V. 9. № 4. P. 541–556. doi: 10.1029/95GB02381.
104. Swenson J.J., Waring R.H., Fan W., Coops N. *Can. J. For. Res*. 2005. V. 35. № 7. P. 1697–1707. doi: 10.1139/x05-089.
105. Norby R.J., DeLucia E.H., Gielen B., Calfapietra C., Giardina C.P., King J.S., Ledford J., McCarthy H.R., Moore D.J.P., Ceulemans R., De Angelis P., Finzi A.C., Karnosky D.F., Kubiske M.E., Lukac M., Pregitzer K.S., Scarascia-Mugnozza G.E., Schlesinger W.H., Oren R. *PNAS*. 2005. V. 102. № 50. P. 18052–18056. doi: 10.1073/pnas.0509478102.
106. Waring R.H., Franklin J.F. *Science*. 1979. V. 204. P. 1380–1386. doi: 10.1126/science.204.4400.1380.
107. Bugmann H.K.M., Solomon A.M. *Ecol. Appl*. 2000. V. 10. № 1. P. 95–114. doi: 10.1890/1051-0761(2000)010[0095:EFCABA]2.0.CO;2.
108. Jolly W.M., Nemani R., Running S. *Glob. Change Biol*. 2005. V. 11. № 4. 619–632. doi: 10.1111/j.1365-2486.2005.00930.x.
109. Полетаев И.А. *Журнал общей биологии*. 1979. Т. 40. № 6. С. 915–925.

110. Antonopoulos V.Z. *J. Plant Nutr. Soil Sc*. 1999. V. 162. № 6. P. 667–675. doi: 10.1002/(SICI)1522-2624(199912)162:6<667::AID-JPLN667>3.0.CO;2-D.
111. Paul K.I., Polglase P.J., O'Connell A.M., Carlyle J.C., Smethurst P.J., Khanna P.K. *Eur. J. Soil Sci*. 2003. V. 54. № 1. P. 39–47. doi: 10.1046/j.1365-2389.2003.00502.x.
112. Фролов П.В., Зубкова Е.В. Моделирование динамики биомассы растений травянисто-кустарничкового яруса лесных экосистем. В: *Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения: материалы Всероссийской научно-практической конференции. (г. Киров, 15–19 мая 2017 г.)*. Под ред. Савиных Н.П., Пересторониной О.Н., Домниной Е.А., Шабалкиной С.В., Шаклеиной М.Н. Киров: ООО «Издательство «Радуга-ПРЕСС», 2017. С. 334–339.
113. Räim O., Kaurilind E., Hallik L., Merilo E. *Plant Biol*. 2012. V. 14. № 2. P. 306–314. doi: 10.1111/j.1438-8677.2011.00503.x.
114. Бобкова К.С., Галенко Э.П., Загирова С.В., Патов А.И. *Лесоведение*. 2007. № 3. С. 23–31.
115. *Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 1.* Под ред. Смирновой О.В. М.: Наука, 2004. 479 с. ISBN 5-02-006340-1.
116. Усольцев В.А. *Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии*. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 762 с. ISBN 5-769-11278-6.
117. Швиденко А.З., Щепащенко Д.Г., Нильссон С., Булуй Ю.И. *Таблицы и модели роста и продуктивности основных лесообразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы)*. М.: Федеральное агентство лесного хозяйства. Международный институт прикладного системного анализа, 2008. 886 с.
118. Praciak A. (Ed.) *The CABI encyclopedia of forest trees*. Oxfordshire: CABI. 2013. 536 p. ISBN 978-1-780-64236-9.
119. Mandelbrot B. *Inform. Control*. 1961. V. 4. № 2–3. P. 198–216. doi: 10.1016/S0019-9958(61)80008-9.
120. Исаев А.С., Овчинникова Т.М., Суховольский В.Г. *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. 2007. Т. 21. С. 232–250.
121. Комаров А.С., Гинжул Л.К., Шанин В.Н., Быховец С.С., Бобкова К.С., Кузнецов М.А., Манов А.В., Осипов А.Ф. *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*. 2017. № 6. С. 76–84. doi: 10.7868/S0002332917060091.
122. Усольцев В.А. *Фитомасса модельных деревьев лесообразующих пород Евразии: база данных, климатически обусловленная география, таксационные нормативы*. Екатеринбург: Уральский государственный лесотехнический университет, 2016. 336 с. ISBN 978-5-94984-568-4.
123. Helmisaari H.-S., Makkonen K., Kellomäki S., Valtonen E., Mälkönen E. *For. Ecol. Manag*. 2002. V. 165. № 1–3. P. 317–326. doi: 10.1016/S0378-1127(01)00648-X.
124. Стаканов В.Д. *Лесоведение*. 1990. № 4. С. 25–32.
125. Thurm E.A., Biber P., Pretzsch H. *Trees*. 2017. V 31. № 1. P. 349–365. doi: 10.1007/s00468-016-1512-4.
126. Weemstra M., Sterck F.J., Visser E.J.W., Kuyper T.W., Goudzwaard L., Mommer L. *Plant Soil*. 2017. V. 415. № 1–2. P. 175–188. doi: 10.1007/s11104-016-3148-y.
127. Shanin V., Mäkipää R., Shashkov M., Ivanova N., Shestibratov K., Moskalenko S., Rocheva L., Grabarnik P., Bobkova K., Manov A., Osipov A., Burnasheva E., Bezrukova M. *Eur. J. For. Res*. 2015. V. 134. № 6. P. 1055–1074. doi: 10.1007/s10342-015-0909-8.
128. *Справочник по древесине.* Под ред. Уголева Б.Н. М.: Лесная промышленность, 1989. 296 с.
129. Alberti G., Candido P., Peressotti A., Turco S., Piussi P., Zerbi G. *Ann. For. Sci*. 2005. V. 62. № 8. P. 831–836. doi: 10.1051/forest:2005089.

130. De Jaegere T., Hein S., Claessens H.A. *Forests*. 2016. V. 7. № 3. P. 56. doi: 10.3390/f7030056.
131. Diaconu D., Wassenberg M., Spiecker H. *For. Ecosyst*. 2016. V. 3. № 6. doi: 10.1186/s40663-016-0065-8.
132. Díaz-Maroto I.J., Sylvain T. *Wood Res*. 2016. V. 61. № 5. P. 683–695.
133. Giagli K., Baar J., Fajstavr M., Gryc V., Vavrčík H. *BioResources*. 2018. V. 13. № 1. P. 804–819. doi: 10.15376/biores.13.1.804-819.
134. Gryc V., Vavrčík H., Gomola Š. *J. For. Sci*. 2008. V. 54. № 9. P. 418–425. doi: 10.17221/59/2008-JFS.
135. Hamada J., Pétrissans A., Mothe F., Ruelle J., Pétrissans M., Gérardin P. *Ann. For. Sci*. 2016. V. 73. № 2. P. 277–286. doi: 10.1007/s13595-015-0499-0.
136. Heräjärvi H., Junkkonen R. *Balt. For*. 2006. V. 12. № 1. P. 2–8.
137. Jyske T., Mäkinen H., Saranpää, P. *Silva Fenn*. 2008. V. 42. № 3. P. 439–455. doi: 10.14214/sf.248.
138. Kärki T. *Holz Roh. Werkst*. 2001. V. 59. № 1–2. P. 79–84. doi: 10.1007/s001070050479.
139. Kiaei M., Samariha A. *Am.-Euras. J. Agric. Environ. Sci*. 2011. V. 11. № 2. P. 257–260.
140. Lal R., Suleimenov M., Stewart B.A., Hansen D.O., Doraiswamy P. *Climate change and terrestrial carbon sequestration in Central Asia*. London: CRC Press, 2007. 512 p. doi: 10.1201/9780203932698.
141. Liepiņš J., Ivanovs J., Lazdiņš A., Jansons J., Liepiņš K. *Silva Fenn*. 2017. V. 51. № 5. Article id 7798. doi: 10.14214/sf.7798.
142. Luostarinen K. *Silva Fenn*. 2012. V. 46. № 5. P. 707–716. doi: 10.14214/sf.921.
143. Luostarinen K., Verkasalo E. Birch as sawn timber and in mechanical further processing in Finland. A literature study. *Silva Fennica Monographs* 1, 2000. 40 p. ISBN 951-40-1745-5.
144. Mäkinen H., Saranpää P., Linder S. *Can. J. For. Res*. 2002. V. 32. № 2. P. 185–194. doi: 10.1139/x01-186.
145. Mederski P.S., Bembenek M., Karaszewski Z., Giefing D.F., Sulima-Olejniczak E., Rosińska M., Łacka A. *Drewno*. 2015. V. 58. № 195. doi: 10.12841/wood.1644-3985.123.10.
146. Skarvelis M., Mantanis G. *Wood Res.* 2013. V. 58. № 1. P. 123–130.
147. Tomczak A., Jelonek T., Jakubowski M. *Annals of Warsaw University of Life Sciences – SGGW Forestry and Wood Technology*. 2011. № 76. P. 144–148.
148. Viherä-Aarnio A., Velling P. *Silva Fenn.* 2017. V. 51. № 4. Article id: 7731. doi: 10.14214/sf.7731.
149. Zajączkowska U., Kozakiewicz P. *Holzforschung*. 2016. V. 70. № 10. P. 993–1002. doi: 10.1515/hf-2015-0230.
150. Zhang S.-Y., Owoundi R.E., Nepveu G., Mothe F., Dhôte J.-F. *Can. J. For. Res*. 1993. V. 23. № 12. P. 2587–2593. doi: 10.1139/x93-320.
151. Zianis D, Muukkonen P, Mäkipää R, Mencuccini M. Biomass and stem volume equations for tree species in Europe. In: *Silva Fennica Monographs.* 2005. № 4. P. 1–2, 5–63. ISBN 951-40-1984-9.
152. Уранов А.А. *Научные доклады высшей школы. Биологические науки*. 1975. № 2. С. 7–33.
153. Chertov O., Komarov A., Shaw C., Bykhovets S., Frolov P., Shanin V., Grabarnik P., Priputina I., Zubkova E., Shashkov M. *Ecol. Model*. 2017. V. 345. P. 125–139. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2016.10.024.

154. Chertov O., Shaw C., Shashkov M., Komarov A., Bykhovets S., Shanin V., Grabarnik P., Frolov P., Kalinina O., Priputina I., Zubkova E. *Ecol. Model*. 2017. V. 345. P. 140–149. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2016.06.013.
155. Komarov A., Chertov O., Bykhovets S., Shaw C., Nadporozhskaya M., Frolov P., Shashkov M., Shanin V., Grabarnik P., Priputina I., Zubkova E. *Ecol. Model*. 2017. V. 345. P. 113–124. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2016.08.007.
156. Khanina L., Bobrovsky M., Komarov A., Mikhajlov A. *For. Ecol. Manag*. 2007. V. 248. № 1–2. P. 80–94. doi: 10.1016/j.foreco.2007.03.021.
157. Шанин В.Н., Быховец С.С., Фролов П.В., Припутина И.В., Фролова Г.Г., Видягина Е.О., Лебедев В.Г., Шестибратов К.А. *EFIMOD-fbp – имитационная модель прогнозирования экологических эффектов лесных плантаций на основе деревьев с заданными характеристиками (биотехнологических форм березы и осины):* свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ № 2017612595 от 01.03.2017.

Рукопись поступила в редакцию 08.10.2018, переработанный вариант поступил 01.02.2019.
Дата опубликования 12.02.2019.