

**ИНДИВИДУАЛЬНО-ОРИЕНТИРОВАННОЕ
МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОДУКТИВНОСТИ И ЦИКЛОВ
ЭЛЕМЕНТОВ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ,
ОБЪЕДИНЯЮЩЕЕ ПОПУЛЯЦИОННЫЙ И
БАЛАНСОВЫЙ ПОДХОДЫ**

Комаров А.С., Чертов О.Г., Михайлов А.В., Лукьянов А.М.

(Пушино, Санкт-Петербург)

Рассмотрен имитационный подход к описанию динамики системы «лес – почва – климат», основанный на представлении древостоев как популяции отдельных конкурирующих за свет и минеральное питание деревьев с точными пространственными позициями. Показана возможность полной идентификации параметров системы моделей по экспериментальным данным и возможность использования в качестве входных переменных стандартных данных лесной таксации. Приведены примеры применения системы моделей в разных задачах оценки динамики углерода.

**INDIVIDUAL-BASED MODELLING OF GROWTH AND
ELEMENTS CYCLING IN FOREST ECOSYSTEMS
UNITING POPULATION AND BALANCE APPROACHES**

Komarov A.S., Chertov O.G., Mikhailov A.V., Loukianov A.M.

(Pushchino, Sankt-Peterburg)

The simulation modeling approach of forest-soil-climate dynamics is discussed. The stand is represented as a population with spatially-explicit positions of competing for light and mineral nutrition trees. The possibility of entire calibration of the parameters of the system of models using experimental data is shown. The system uses standard forest inventory data as input parameters. Some examples of the model applications are described for different problems of carbon dynamics.

Проблема количественного описания биологического круговорота элементов в наземных экосистемах всегда была важной в связи с биогеохимической активностью живого покрова Земли и фактически начинается с работ В.А.Костицына (Kostitzin, 1935; русский перевод: Костицын, 1984).

Биогеохимические циклы биофильных элементов являются ключевыми для понимания эволюции и современного состояния биосферы (Вернадский, 1965; Ковда, 1976). Более того, незамкнутость биогеохимических циклов приводит к изменениям условий местообитаний и, в свою очередь, к изменению структуры растительности (Разумовский, 1981; Clements, 1916).

В последние годы интерес к этой проблеме усилился в связи с экономической заинтересованностью оценкой характера баланса углерода на территориях развитых промышленных стран. Это позволило привлечь большие силы исследователей, в результате чего возникло много работ, построенных преимущественно на генерализации неполных экспериментальных данных, полученных в лесоведении и почвоведении. Оценки тенденций накопления или расходования углерода для различных масштабов и территорий в результате часто противоречат друг другу (Nilsson, 2000; Кудеяров, 2000). Неполнота данных по биологическому круговороту элементов, в первую очередь, вызвана несоординированностью усилий лесоведов и почвоведов, как правило, ведущих сбор материалов раздельно. Результатом такой несогласованности явилась возможность манипулирования данными из разных областей, позволяющими получать какие угодно корреляции и выводы.

В этой ситуации математическое моделирование, задачами которого являются проверка основных предположений о характере потоков вещества и энергии в системе и установление их количественного соответствия друг с другом, становится необходимым инструментом для анализа продукционных процессов и циклов биофильных элементов на больших участках суши.

Увеличение концентрации углекислоты в атмосфере, глобальные изменения климата и связанное с промышленным загрязнением выпадение доступных растениям форм азота из атмосферы вызывают ряд вопросов, ответ на которые может быть получен только с помощью математических моделей (Тарко,

1994; Apps, Kurtz, 1993; Dixon et al., 1994). Эта задача может решаться на разных уровнях генерализации имеющихся экспериментальных данных, начиная от уровня лесотаксационного выдела и кончая объединением данных на региональном уровне (Алексеев, Бердси, 1998). Соответствующим образом изменяется и характер используемого в моделях математического аппарата.

Мы рассмотрим построение и анализ системы моделей лесной экосистемы EFIMOD в рамках подхода с интенсивным использованием компьютерного программного моделирования, или имитационного моделирования. Этот подход стал впервые применяться в разных областях науки примерно три десятилетия назад. Сейчас резко возросшие возможности вычислительной техники позволяют получить решения достаточно сложных проблем (Компьютеры и суперкомпьютеры в биологии, 2002).

Имитационное моделирование лесных экосистем, как правило, находится между сложностью имитируемой системы и отсутствием экспериментальных данных для оценки параметров моделей. Будем рассматривать лесную экосистему как систему, состоящую из древесного яруса, напочвенного травяного покрова, когорт естественного возобновления древесных растений и пулов органического вещества и биофильных элементов в почве. Последние формально удобно рассматривать как абиотические компоненты, так как реально происходящие в них микробиологические процессы имеют более короткие характерные времена, чем процессы нарастания и разложения органического вещества. Также нам удобно редуцировать все быстрые процессы, связанные с фотосинтезом и дыханием растений, сводя их к интегральному описанию годичного прироста.

Все упомянутые компоненты лесной экосистемы подвержены влиянию погодных изменений окружающей среды – температур воздуха, подстилки и минеральной почвы, осадков, влажности подстилки и почвы, почвенных гидрологических характеристик.

Ярус древесных видов может рассматриваться как компонент, в котором ежегодно обновляемая часть биомассы мала по сравнению с общей биомассой, в то время как напочвенный покров ежегодно обновляется почти весь. Древостой может моде-

лироваться как популяция, состоящая из отдельных особей, в то время как напочвенный покров состоит из большого числа частью неразличимых растений разных жизненных форм, представляющих собой, по сути дела, мутную слоистую пленку, для которой зачастую известна только относительная плотность слагающих элементов. Поведение когорт естественного возобновления древесных пород в ранних возрастах близки к характеристикам напочвенному покрову, но далее становятся отдельными деревьями.

Основной процесс, который может объединить описание лесной экосистемы как целое, это биологический круговорот элементов, в первую очередь, углерода и азота. Такая точка зрения позволяет рассматривать сложность системы как интегрированное объединение процессов разных иерархических уровней для выполнения одной задачи – круговорота биофильных элементов.

Сложность системы "лес – напочвенный покров – почва – атмосфера - вода" приводит к соответствующей сложности и большому количеству моделей (Agren et al., 1991; Liu, Ashton, 1995; Chertov et al., 1999a). Совместное рассмотрение поглощения радиации лесным пологом, потребления CO₂, почвенного питания и влаги приводит к очевидным трудностям создания хорошо сбалансированной модели, описывающей рост деревьев, почвенную динамику, водный режим и т.д. при решении различных задач.

Любая новая модель либо должна описывать новое сочетание ведущих факторов и ограничений для решения возникшей новой задачи, либо демонстрировать новый подход, позволяющий изучить наблюдающиеся типы динамики системы, не объясненные в рамках предыдущих подходов.

Подход, развиваемый в данной работе, предназначен для анализа совместной динамики лесной растительности и почв в рамках описания биологического круговорота углерода и азота. При этом важнейшим ограничением, определяющим структуру модели, является использование после калибровки только имеющихся стандартных данных лесной таксации. Это ограничение, естественно, вносит свою долю неопределенности в начальные условия, но если мы разработаем редуцированную и

грубую модель, мало реагирующую на изменения начальных условий, то, на наш взгляд, такая модель будет адекватнее, чем подробная многопараметрическая модель, в которой многие неизмеряемые параметры могут, изменяясь, изменить тип динамики ведущих переменных.

Особенностью структуры модели EFIMOD является рассмотрение древостоя как ансамбля отдельных взаимодействующих деревьев с точными пространственными позициями внутри древостоя. Взаимодействие в этом случае определяется взаимным пространственным размещением особей. Такой подход предполагает значительную роль определения локального взаимодействия между деревьями и их ближайшими соседями и правил перераспределения непрерывно распределенных ресурсов, таких, как температура, свет, почвенная влага и минеральное питание. Мы предположили, что модель роста отдельного дерева должна быть максимально простой, не затрагивающей всю сложную взаимосвязь процессов на физиологическом уровне, а ведущими переменными в описании динамики древостоя будут играть статистические характеристики популяции, состоящей из таких простых компонентов (Комаров, 1980).

Существенной особенностью является и совместное рассмотрение динамики древостоя и пулов органического вещества и азота в почве. С точки зрения описания биологического круговорота элементов процессы, происходящие в почве, оказываются определяющими для существования и самоподдержания лесной экосистемы. Если растительность осуществляет продукционные процессы, ведущие к закреплению в системе углерода и азота, то почва оказывается системным буфером, повышающим общую устойчивость системы за счет накопленного пула элементов питания, высвобождаемого на разных скоростях и компенсирующего флуктуации окружающей среды. Модель динамики органического вещества почвы ROMUL описана ранее в статьях (Чертов, Комаров, 1996; Chertov et al., 2001).

Способ простого описания роста дерева с помощью экологических характеристик, так называемых «сильвиков», включающего в себя взаимоотношения между деревом и почвой, был предложен О.Г.Чертовым (1983а,б) и позднее развитым в работах (Chertov et al., 1999 б,в).

Сильвики описывают видоспецифические характеристики роста и развития дерева. Формализация таких параметров стала возможной на основе данных по биологической продуктивности и некоторых эколого-физиологических характеристик растений.

Наиболее важными параметрами являются следующие:

1. Биологическая продуктивность листвы/хвои, α_{max} , грамм биологической продуктивности (прирост биомассы) на грамм листвы/хвои в год. Этот параметр отражает максимально возможную нетто-продуктивность фотосинтеза для данного климата без ограничений, связанных с затенением кроны, почвенной влагой и минеральным питанием. Такое определение связывает рост отдельного дерева с нетто-продуктивностью экосистемы, которая перераспределяется между отдельными деревьями через конкуренцию за свет и азот. С другой стороны, максимальная биологическая продуктивность может быть связана с климатом через температурно-влажностные зависимости (Chertov et al., 1999b). Этот параметр дает нам возможность определить полный прирост биомассы дерева.
2. Специфическое потребление элементов почвенного питания n_p (грамм элемента, необходимый для продукции грамма прироста в год) (Чертов, 1983b). Этот параметр необходим для определения прироста дерева в зависимости от пула доступного азота почвы N_m как N_m/n_p .
3. Правило перераспределения полного прироста биомассы дерева в приросты его компонентов – ствола, хвои, листвы, ветвей, толстых корней и тонких корней - зависит от стадии развития дерева (мы выделяем молодые (прегенеративные), взрослые (генеративные) и старые (постгенеративные)).
4. Доли ежегодных опадов компонентов дерева, поступающие на почву. Так, например, для живых ветвей и толстых корней принята доля опадания, равная 0.0025, для тонких корней – 1.0. В случае лиственных деревьев листва также опадает вся. Для хвойных деревьев доля опадающей хвои зависит от продолжительности ее жизни, которая, в свою очередь, определяется климатическими условиями. Содержание азота и зольность когорт опадания играют важную роль для оценки ди-

намики органического вещества почвы с помощью модели ROMUL. В модели учтена реутилизация азота из опадающих листьев и хвои (Работнов, 1980).

Этих данных достаточно для калибровки простейшей модели прироста биомассы дерева. Схема нахождения прироста крайне проста. Потенциальный годичный прирост отдельного дерева определяется как максимально возможный для данного местобитания прирост, который может быть произведен единицей массы хвои/листвы. Затем этот прирост редуцируется в зависимости от конкретной освещенности данного дерева или количества доступного азота, собранного с площади питания данного дерева. Выбор производится по принципу Либиха, то есть выбирается минимально возможный прирост либо по свету, либо по обеспеченностью азотом. Затем полученный прирост перераспределяется между частями дерева – стволом, листьями, ветвями, толстыми и тонкими корнями.

Опад различных частей дерева поступает на почву и его дальнейшая динамика описывается моделью динамики органического вещества в почве ROMUL, которая учитывает процессы минерализации и гумификации опада, в том числе и эмиссию углекислого газа из почвы, а также динамику доступных для растений форм азотного питания. ROMUL учитывает среднемесячные изменения температуры и влажности лесной подстилки и минеральной почвы, которые имитируются генератором почвенного климата SCLISS (Быховец, Комаров, 2002).

Каждое дерево взаимодействует с множеством ближайших деревьев посредством конкуренции за два вида ресурсов: а) поглощенную радиацию вследствие затенения и б) доступный азот из почвы. Если отношение листвы/хвои к полной биомассе дерева становится ниже определенного барьера, то дерево отмирает, при этом все его составляющие поступают в/на почву. По полной биомассе вычисляются дендрометрические характеристики дерева: высота, диаметр, запас стволовой древесины. При этом учитываются некоторые адаптационные механизмы: при лимитировании по свету высота ствола имеет больший прирост, чем при лимитировании по азоту, при котором больше прирастает диаметр; соответственно, при разном лимитировании по-разному перераспределяется прирост листвы/хвои и тонких

корней.

Отметим, что структура подмодели роста дерева является одинаковой для всех древесных (и, возможно, кустарников и травянистых) растений.

Необходимо отметить специфические особенности модели EFIMOD, содержащиеся в такой схеме описания роста дерева.

Климат и изменение содержания CO_2 в атмосфере изменяют величину потенциального прироста α_{max} , который для всех древесных видов зависит от положения моделируемой территории в ареале вида. Как правило, это значение максимально в центре ареала. Значения содержания азота n_p и зольности различных компонентов дерева также зависят от положения в ареале. Все это приводит к различной интенсивности биологического круговорота вида в ареале, что еще ждет своего исследования.

Выпадения азота из атмосферы, в первую очередь, влияют на изменение количества элементов почвенного питания растений, то есть ускоряют динамику процессов разложения органического вещества почвы, доставляя в единицу времени большее количество доступного растениям азота и увеличивая тем самым интенсивность биологического круговорота. Это приводит к увеличению продуктивности (не увеличивая потенциальный прирост α_{max} , а поднимая уровень лимитирования по Либиху прироста по азоту) для бедных азотом территорий, например, бореальной зоны. Но это приводит к изменению правил перераспределения общего прироста дерева между компонентами, а также долей биомассы, поступающих в опад. Хорошо известна низкая механическая прочность древесины деревьев, растущих на чересчур богатом азотом почве, что приводит к меньшей их устойчивости по отношению к ветровалам и поражениям фитофагами. Для сохранения общей устойчивости лесной экосистемы на смену таким древесным видам должны приходиться виды, обладающие более высоким специфичным потреблением азота. Этот вопрос также еще не исследован.

Простота балансового описания роста дерева компенсируется сложностью описания взаимодействия между соседними деревьями. В модели потенциальный прирост биомассы редуци-

руется в зависимости от освещенности дерева или обеспеченностью его азотом из почвы. Точное вычисление освещенности используется во многих моделях (Чумаченко, 1998, см. обзор Цельникер и др., 2000). Мы ограничились упрощенным вычислением меры редукации освещенности, близким по построению к классическим гэп-моделям (Shugart, 1984). Эта мера различается для светолюбивых и теневыносливых видов.

Каждое дерево обладает своей собственной зоной питания, зависящей от возраста. В древостое зоны питания перекрываются, в перекрытиях поступление доступного растениям азота почвы распределяется пропорционально долям тонких корней самого дерева и его соседей.

Таким образом, локальное взаимодействие деревьев осуществляется по освещенности с учетом светолюбия или теневыносливости, а также по доступному почвенному питанию. В первом случае важной переменной является высота дерева, во втором - относительное обилие тонких корней.

Сложной задачей является нахождение начальных значений пулов органического вещества и азота в почве разных местобитаний. Подробное описание этой процедуры в рамках данной статьи невозможно, отметим лишь, что удается минимизировать начальную неопределенность в почвенных данных и верификация по редким опубликованным данным по совместному исследованию почв и растительности выглядит близкой к действительности.

Список источников экспериментальных данных для калибровки параметров модели приведен в работе (Komarov et al., 2003). Отметим только важнейшие публикации по биологическому круговороту элементов в лесных экосистемах разных климатических зон. Это работы Н.И.Казиминова с соавторами (1973, 1977, 1978), Н.П.Ремезова (1959), Л.М.Носовой и Л.Б.Холоповой (1990).

Подробные описания версий модели EFIMOD опубликованы в ряде статей (Чертов, Комаров, 1997; Комаров, Чертов, 2001; Chertov et al., 1999b,c; Komarov et al., 2003).

Вследствие стохастического характера входных погодных и почвенных характеристик, а также случайности начального размещения деревьев в модели предусмотрена возможность

оценки выходных параметров методом Монте-Карло. Модель обладает развитым интерфейсом, сопряженным с системой графической визуализации CommonGIS (Andrienko, 2001).

EFIMOD позволяет провести прямую оценку роли климата, богатства почв и лесохозяйственных мероприятий на рост чистых и смешанных древостоев, круговорот углерода и азота в лесных экосистемах бореальной и умеренной зон. Задание точных позиций деревьев в древостое и индивидуально-ориентированный подход позволяет легко имитировать различные виды рубок и их возможные последствия.

Рассмотрим пример применения модели для анализа роли различных способов хозяйствования на части государственного опытного лесохозяйственного предприятия «Русский лес», расположенного на юге Московской области. Участок, выбранный нами, состоит из 104 выделов (однородных участков, описанных при проведении лесной таксации в 1988 году), каждый из которых представлен сочетанием шести древесных видов: ели, сосны, березы, осины, дуба и липы.

Были приняты четыре сценария возможных лесохозяйственных мероприятий для одного и того же моделируемого участка на протяжении 200 лет:

А) *Естественное развитие (NAT)*. Предполагается сценарий абсолютного заповедания без рубок и с естественным возобновлением;

Б) *Легальная практика ведения хозяйства (LRU)*. Сценарий предполагает четыре прореживания каждого древостоя (в возрасте 5, 10, 25 и 50 лет), сплошная рубка в возрасте который зависит от главной породы (береза, осина, липа – 80 лет; ель – 100 лет; сосна – 120 лет; дуб – 140лет) с успешным естественным возобновлением, которое происходит в соответствии с выбранной ценной целевой породой и со сжиганием порубочных остатков при сплошной рубке;

В) *Выборочные рубки с целевой породой (SCU)*. Хозяйственный лес с двумя прореживаниями и затем выборочными рубками каждые 30 лет в разновозрастном лесу с выборкой каждый раз 30% от суммы площадей сечения деревьев в древостое. Успешное естественное возобновление;

Г) *Нелегальная практика хищнических рубок (ILL)*. Сильное

верховое прореживание с убиением лучших деревьев, сплошные рубки без сохранения естественного возобновления, приводящее к доминированию молодых лиственных древостоев. Полное уничтожение порубочных остатков.

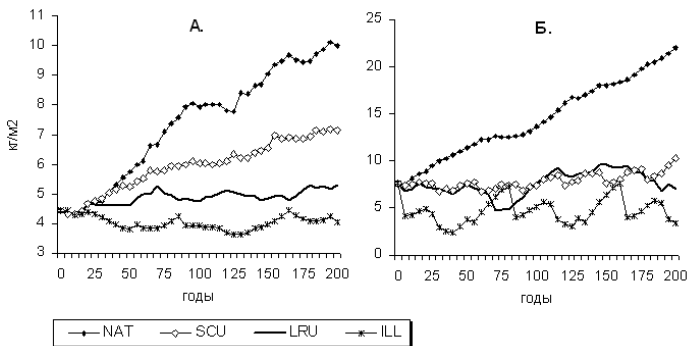


Рис. 1. Изменение запасов углерода по результатам моделирования 4 сценариев ведения лесного хозяйства: естественное развитие (NAT), выборочные рубки (SCU), легальная практика (LRU), нелегальная практика (ILL): А. – запас углерода в деревьях; Б. – запас углерода в почве

Наибольший запас углерода в почве и в деревьях образуется при естественном развитии леса (Рис. 1). При выборочных рубках запас углерода в деревьях такой же, как и при легальной практике, однако запас углерода в почве при выборочных рубках увеличивается. Нелегальная практика приводит к уменьшению запасов углерода в почве и растительности и затем относительной стабилизации на низком уровне. Распределение запасов углерода в деревьях по территории представлено на Рис.2. При выборочных рубках распределение накопленных запасов происходит более равномерно, в то время как при легальных и, в особенности, нелегальных рубках на некоторых выделах происходит уменьшение запасов. На Рис.3 можно увидеть, что при нелегальной рубке высокопродуктивные хвойные породы замещаются мелколиственными, имеющими низкую продуктивность.

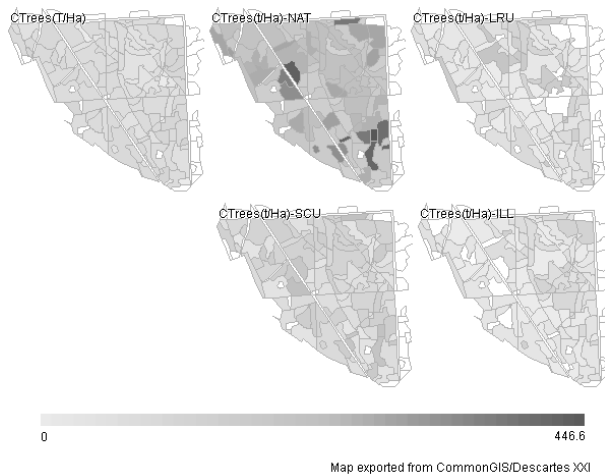


Рис. 2. Территориальное распределение углерода в деревьях при начальном (первый рисунок в верхнем ряду) и конечных сроках моделирования для разных сценариев.

Рассмотрим применение системы моделей на региональном уровне преимущественно с целью оценки тенденций динамики углерода в почвах. На территории Ленинградской области было выделено шесть групп типов лесов (Chertov et al., 2002), отличающихся по физико-химическим свойствам почв, качественным и количественным характеристикам когорты поступления растительных остатков. Внутри каждого типа отдельно рассматривалась динамика углерода для трех основных пород: ели, сосны и березы. Начальные значения пулов органического вещества и азота в почвах были оценены из экспериментальных данных (Чертов, 1981), затем динамика лесной растительности и поступления растительных остатков в/на почву моделировалась с помощью системы EFIMOD.

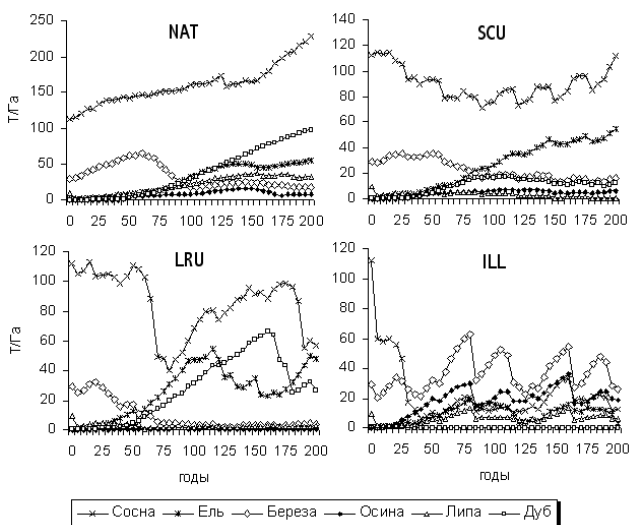


Рис. 3. Соотношение биомасс деревьев по видам в результате моделирования 4 сценариев ведения лесного хозяйства: естественное развитие (NAT), выборочные рубки (SCU), легальная практика (LRU), нелегальная практика (ILL).

На Рис. 4 приведен пример прогноза динамики углерода в растительности и почвах за 50 лет под сосняками беломошного типа леса при сценарии естественного развития, то есть без рубок и других хозяйственных мероприятий. Сосняки, являясь раннесукцессионными видами, обычно накапливают лесную подстилку, при этом также отмечается медленное накопление стабильного гумуса. При этом происходит увеличение биомассы лесной растительности и создается большой пул углерода в валеже и сухостое.

Модельные прогоны в силу большой вариабельности в начальных почвенных данных велись методом Монте-Карло в 10- и кратной повторности. В каждом из прогонов моделировалась динамика лесной растительности и почвы на 0,25 га. Затем, зная общую площадь, занятую сосняками этого типа леса на исследуемой территории, легко определить среднегодовое накопление углерода для этого типа лесных экосистем. Это было сделано для всех типов леса. В результате было показано, что при естественном развитии лесные почвы Ленинградской области яв-

ляются местом стока углерода при ежегодном накоплении порядка 175 Кт.

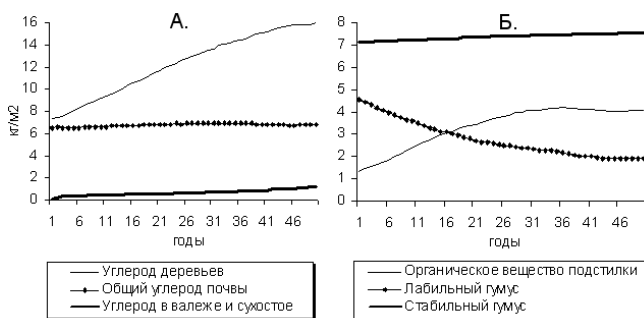


Рис. 4. Динамика экосистемных (А) и почвенных (Б) характеристик углерода в разных компонентах экосистемы сосняков беломошного типа леса при сценарии естественного развития. На рисунке (Б) приведены запасы органического вещества. Для перевода в углерод их нужно разделить на 2.

Модель применялась также для анализа причин увеличения роста основных древесных видов в Европе и сравнительного анализа характера накопления углерода в лесных почвах Европы и Канады. Гибкость применения и возможность калибровки модели и ее отдельных блоков по стандартным данным лесной и почвенной таксации, и существующим литературным данным показывает перспективность имитационного подхода для анализа основных задач описания особенностей биологического круговорота элементов в лесных экосистемах различных биоклиматических зон.

Работа поддержана ГЦНТП «Глобальные изменения климата и их вероятные последствия», контракт Миннауки РФ №43-016.11.1625, а также грантами ИНТАС 2001-0633 и 2001-0512.

Литература.

1. Алексеев В.А., Бердси Р.А. Ред. Углерод в экосистемах лесов и болот России. Ин-т леса им. В.Н.Сукачева, Красноярск, 1994, 173 с.
2. Быховец С.С., Комаров А.С. Простой статистический имитатор климата почвы с месячным шагом. Почвоведение, 2002.

- 4, 443-452.
3. Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., 1976.
4. Казимиров Н.И., Морозова Р.М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Наука, Ленинград. 1973. 176 с.
5. Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С., Иванчиков А.А., Морозова Р.М. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Наука, Ленинград. 304 с.
6. Казимиров Н.И., Морозова Р.М., Куликова В.К. Органическая масса и потоки веществ в березняках средней тайги. Наука, Ленинград. 216 с.
7. Ковда В.А. Биогеохимические циклы в природе и их нарушения человеком. М., 1976.
8. Комаров А.С. Марковские поля и растительные сообщества. В кн.: Взаимодействующие марковские процессы и их приложения к анализу многокомпонентных систем. Ред. Р.Л.Добрушин. Пущино, 1980. С. 7-21.
9. Комаров А.С., Чертов О.Г. Моделирование циклов углерода и азота в лесных экосистемах. Экология и почвы. Избранные лекции 10-й Всероссийской школы, Том IV. Пущино, ОНТИ ПНЦ РАН, 2001. с. 76-84.
10. Костицын В.А. Эволюция атмосферы, биосферы и климата. М., Наука, 1984.
11. Кудеяров В.Н. Вклад почвы в баланс CO₂ атмосферы на территории России. Доклады РАН, Общая биология. 2000. т.375. №2. с. 275-277.
12. 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. Ред. И.А.Шилов. М., Наука, 1990, с.252-267.
13. Работнов Т.А. Азот в наземных биогеоценозах. В: Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М., Наука, с. 69-89.
14. Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М., Наука, 232 с.
15. Ремезов Н.П., Быкова Л.Н., Смирнова К.М. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах Европейской

- части СССР. Изд-во Моск. ун-та, 1959, 284 с.
16. Компьютеры и суперкомпьютеры в биологии. Ред. В.Д.Лахно, М.Н.Устинин. 2002. Ижевск-Москва.
 17. Тарко А.М. Модель глобального цикла углерода. Природа, 1994, № 7, с. 27-32.
 18. Цельникер Ю.Л., Корзухин М.Д., Зейде Б.Б. Морфологические и физиологические исследования кроны деревьев. М.: Мир Урании, 2000. 93 с.
 19. Чертов О.Г. Экология лесных земель. Наука, Л., 1981. 192 с.
 20. Чертов О.Г. Математическая модель экосистемы одного растения. Журн. общ. биол., 1983 а. 44:406-414.
 21. Чертов О.Г. Количественный подход к экологическим параметрам видов на примере сосны (*Pinus sylvestris* L.). Ботанический журнал. 1983б. 68:1318-1324.
 22. Чертов О.Г., Комаров А.С. Имитационная модель динамики органического вещества почв. Вестник С.-Петербургского ун-та, Сер.3, вып.1, 1996. с.104-109.
 23. Чертов О.Г., Комаров А.С. Имитационная модель экосистем ели европейской, сосны обыкновенной и березы повислой. В: Устойчивое развитие бореальных лесов. Материалы 7-й ежегодной конференции Международной ассоциации исследований бореальных лесов (IBFRA). Санкт-Петербург. 1997, 161-169.
 24. Чумаченко С.И. Моделирование динамики многовидовых разновозрастных лесных ценозов. Журнал общей биологии, 1998, т. 59, № 4, с. 363-376.
 25. Ågren G.I., McMurtrie, R.E., Parton, W.J., Pastor, J., and Shugart, H.H. State of the art of models of production decomposition linkages in conifer and grassland ecosystems. Ecological Applications, 1991. 1: 118-138.
 26. Andrienko, N., Andrienko, G., Voss, H., Bernardo, F., Hipolito, J., and Kretchmer, U., Testing the Usability of Interactive Maps in CommonGIS, Cartography and Geographic Information Science 2002. 29 (4), 325-342.
 27. Apps M.J., Kurtz W.A. Assessing the role of Canadian forests and forest sector activities in the global carbon balance. World Resource Review. 1993. 3:333-344.
 28. Chertov, O.G., Komarov A.S., Karev G.P. Modern Approaches

- in Forest Ecosystem Modelling. Leiden; Boston; Köln. Brill, 1999a. 130 p.
29. Chertov, O.G. Komarov, A.S., Tsiplianovsky, A.M.. A combined simulation model of Scots pine, Norway spruce and Silver birch ecosystems in the European boreal zone. *Forest Ecology and Management* 1999. 116: 189-206.
 30. Chertov O.G., Komarov A.S., Tsiplianovsky A.M. Simulation of soil organic matter and nitrogen accumulation in Scots pine plantations on bare parent material using forest combined model EFIMOD. 1999b. *Plant and Soil* 213:31-41..
 31. Chertov O.G., Komarov A.S., Nadporozhskaya M.A., Bykhovets S.S., Zudin S.L. ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modelling. *Ecological Modelling*, 2001. 138: 289-308.
 32. Chertov O.G., Komarov A.S., Bykhovets S.S., Kobak K.I. Simulated soil organic matter dynamics in forests of the Leningrad administrative area, northwestern Russia. *Forest Ecology and Management*, 2002. 169, 29-44
 33. Clements F. E. *Plant Succession*. New York, 1916.
 34. Dixon R.K., Brown S., Houghton R.A., Solomon A.M., Trexler M.C., Wisniewski, J. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*. 1994. 263:185-190.
 35. Komarov, A.S., Chertov, O.G., Zudin, S.L., Nadporozhskaya, M.A., Mikhailov, A.V., Bykhovets, S.S., Zudina, E.V., Zoubkova, E.V. EFIMOD 2 - A model of growth and elements cycling of boreal forest ecosystems. *Ecological Modelling* 2003.
 36. Kostitzin V.A. *Evolution de l'atmosphere. Circulation organique epoques glaciares*. Paris. Hermann. 1935.
 37. Liu, J and Ashton, P.S. Individual-based simulation models for forest succession and management. *Forest Ecology and Management* 1995. 73: 157-175.
 38. Nilsson S., Shvidenko A.Z., Stolbovoi V., Gluck M., Jonas M., Obersteiner M. Full carbon account for Russia. IIASA, Interim report IR-00-021.2000.
 39. Shugart H.H. *A theory of forest dynamics*. Springer-Verlag. New York. 1984. 278 p.