

УДК 57.033,045;574.42,45;630*114.351;630*182.21;630*187

МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ КАК ИНСТРУМЕНТ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ И УПРАВЛЕНИЯ ЛЕСАМИ¹

© 2019 г. П. Я. Грабарник^{a,*}, В. Н. Шанин^{a,b}, О. Г. Чертов^c, И. В. Припутина^a, С. С. Быховец^a,
Б. С. Петропавловский^d, П. В. Фролов^a, Е. В. Зубкова^a, М. П. Шашков^{a,e}, Г. Г. Фролова^a

^aИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН – ФИЦ ПНЦБИ РАН,
Пушино, Московская обл., ул. Институтская, 2, корп. 2, 142290 Россия

^bЦентр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, Москва, ул. Профсоюзная, 84/32, 117997 Россия

^cБингенский технический университет, Бинген, Берлинитрассе, 109, Германия, 55411

^dБотанический сад-институт ДВО РАН, Владивосток, ул. Маковского, 142, 690024 Россия

^eИнститут математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики
им. М.В. Келдыша РАН, Пушино, ул. проф. Виткевича, 1, 142290 Россия

*E-mail: pavel.grabarnik@gmail.com

Поступила в редакцию 24.05.2018 г.

После доработки 09.11.2018 г.

Принята к публикации 04.02.2019 г.

Переход от экстенсивной модели лесного хозяйства к интенсивной и повышенное внимание к экологическим проблемам природопользования определяют необходимость применения новых научных методов для оценки и прогнозирования ресурсов и функций лесов России. В статье представлен анализ основных групп математических моделей лесных экосистем, их структура, возможности и перспективы развития. Рассмотрены лесоводственные модели (growth-yield models), широко используемые для имитации режимов лесопользования, в которых прирост древесины вычисляется по таблицам хода роста с учетом локальной освещенности. Процессные модели (process-based models), в основе которых лежат механизмы и эколого-физиологические процессы, описанные с той или иной степенью детальности, позволяют вычислять прирост биомассы по упрощенным уравнениям фотосинтеза и дыхания либо по эмпирическим функциям нетто-биологической продуктивности. Их сопряжение с почвенной моделью делает возможным оценку динамики органического вещества почв, эмиссии CO₂ в атмосферу и доступного для растений азота. В этих моделях могут дополнительно рассчитываться гидротермические условия и динамика травяно-кустарничкового яруса. Детальные “индивидуально-ориентированные пространственно-распределенные” процессные модели (individual-based spatially explicit models) вычисляют рост каждого дерева с координатами на пространственной решетке с учетом конкуренции за свет и почвенные ресурсы. Лесные модели в целом, и особенно процессные модели экосистем, относятся к наукоемким методам прогноза, которые могут быть использованы для научного обоснования и принятия решений по управлению лесами.

Ключевые слова: лесные экосистемы, динамические модели, лесоводственные модели, почвенные модели, процессные модели.

DOI: 10.1134/S0024114819030033

Постоянно возрастающий спрос на лесные продукты и, одновременно, растущая озабоченность мирового сообщества ухудшением состояния природной среды привели к смене парадигмы в европейском и мировом лесном секторе. Группа идей, известных как концепция “устойчивого раз-

вития” и соответствующие ей задачи устойчивого управления лесными ресурсами в изменяющейся среде (прежде всего, при изменении климата), сменяется концепцией “интенсивного лесопользования” в сочетании с элементами экологического управления лесами и включением в лесохозяйственные регламенты значительного числа комплексных показателей для оптимизации использования различных видов лесных ресурсов, экологических функций и “экосистемных услуг” лесов (Экосистемные ..., 2013). При этом сохраняется задача увеличения площади лесов, что связано с планетарным характером влияния лесного по-

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда (18-14-00362) [Грабарник П.Я., Шанин В.Н., Припутина И.В., Фролов П.В., Зубкова Е.В., Шашков М.П., Фролова Г.Г.], раздел “Модели гидротермического режима почв и экосистем” подготовлен Быховцем С.С. в рамках темы фундаментальных научных исследований (рег. № АААА-А18-118013190176-2).

крова на биосферные процессы и формированием международного углеродного рынка, в котором лесные территории рассматриваются в качестве весомого фактора секвестрации углерода и решения проблемы глобального потепления.

Это означает необходимость привлечения идей и методов из смежных наук для решения новых задач в лесоводстве. Возникает потребность создания и использования в практике лесного хозяйства новых научных методов всесторонней оценки и прогнозирования состояния и динамики основных компонентов лесных экосистем при реализации концепции устойчивого многоцелевого интенсивного лесного хозяйства. Такой уже существующей и интенсивно развивающейся методологией является экологическое моделирование, в рамках которого разрабатываются динамические модели лесных сообществ и экосистем.

В экологии и фитоценологии выявлены фитоценологическая и эдафическая изменчивость лесных экосистем при первичных экогенетических и вторичных демулационных сукцессиях после нарушений, которые влияют на лесотипологический статус и продуктивность лесов (Чертков, 1981; Восточноевропейские ..., 2004; Разумовский, 2011). Более того, уже накоплен существенный арсенал методов математического моделирования динамики растительности, почв, водного режима, циклов углерода и азота и в целом — лесных экосистем, которые позволяют вычислять динамические параметры роста отдельного дерева, динамику лесной экосистемы, лесного ландшафта и региона (Моделирование ..., 2007; Larocque et al., 2016).

Количественная оценка динамики лесных экосистем с использованием методов математического моделирования предоставляет новые возможности для создания системы устойчивого воспроизводства всех лесных ресурсов и функций при реализации принципов интенсивного лесного хозяйства с акцентом на экологическую и природоохранную роль лесов. Эта задача актуальна и в общем контексте реализации устойчивого природопользования (Somogyi, 2016). Новые реалии и требования с очевидностью показывают недостаточность существующей системы только ресурсных прогнозов динамики лесов в лесоправлении.

ДИНАМИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ЛЕСНЫХ НАСАЖДЕНИЙ И ЭКОСИСТЕМ: ПОДХОДЫ И ВОЗМОЖНОСТИ

Интенсивное развитие математического моделирования древостоев и лесных экосистем началось в 70-х гг. XX в. Однако уже к концу столетия лесные модели исчислялись сотнями, о чем свидетельствуют обстоятельные обзоры того времени (Korzukhin et al., 1996; Porte, Bartelink, 2002;

Моделирование ..., 2007). Развитие этого направления произошло благодаря совершенствованию вычислительной техники, а в экологии и лесоведении оно активно продолжает развиваться и в настоящее время (Larocque et al., 2016; Schneider et al., 2016) со смещением приоритетов от теоретических проблем к лесоводственным и природоохранным задачам. Ниже очень кратко охарактеризованы существующие модели.

Лесоводственные модели (growth and yield models) разных уровней пространственного разрешения (региона, древостоя, индивидуально-ориентированные) появились как математическое описание кривых хода роста и таблиц хода роста (ТХР), что отражено в последних российских ТХР (Швиденко и др., 2008). Первоначально эти модели позволяли оценивать только изменение высот, диаметров на высоте груди, прирост и запасы древесины, но не имитировали рост всего дерева. Вычисление лесотаксационных показателей по ТХР реализовано во многих лесоводственных моделях, которые были успешно использованы для оценки различных режимов лесопользования и экономических расчетов (Schelhaas et al., 2007). В последующем на их основе были созданы более сложные системы прогнозирования лесных ресурсов. Так, модель Forecast (Kimmins et al., 1999) включает экономические оценки и имеет развитый пользовательский интерфейс. Модель МОТТИ (Hunynen et al., 2005) включена в систему поддержки принятия решений MELA в лесном хозяйстве Финляндии (Hirvelä et al., 2017). Модели такого типа широко применяются при оценке объема полученной древесины при разных сценариях лесопользования и могут быть использованы для биоэкономического анализа (Gobakken et al., 2008). Подобные эмпирические модели позволяют оценивать продукцию древесины (и, косвенно, через аллометрические соотношения — секвестрирование углерода) при неизменности условий окружающей среды, но имеют ограниченную применимость в случае полидоминантных и/или разновозрастных древостоев.

Лесоводственные модели стали применяться для расчета пулов и потоков углерода в лесных экосистемах в рамках работ по оценкам углеродного баланса. Для этого используют конверсионные коэффициенты, позволяющие перевести таксационные параметры в биомассу, а для расчета накопления углерода в почве и его эмиссии в атмосферу модели древостоев дополняют почвенным модулем (блоком). Канадская модель СВМ-CFS3 (Kurz et al., 2009) была создана для определения вклада лесов Канады в глобальный углеродный баланс. Модель CO2FIX международного коллектива авторов (Schelhaas et al., 2004) применялась для анализа баланса углерода на лесных плантациях различных природных зон. Региональная модель EFISCEN (Schelhaas et al., 2007) использо-

валась для оценки бюджета углерода в лесах Европейского Союза. Сходные задачи решались с помощью канадской модели SaMARE (Fortin et al., 2009). Оценки пулов и потоков углерода в российских лесах выполнены с использованием системы РОБУЛ на основе данных национальной инвентаризации лесов и прогноза динамики их запасов по ТХР (Замолодчиков, 2007, 2011).

В последнее время в лесоводственных моделях стали учитываться физиологические особенности роста дерева (Schneider et al., 2016), а на основе обработки данных для 604 пробных площадей в Германии получены специальные функции для построения ТХР, отражающих изменение климата (Yue et al., 2016).

Начало интенсивного развития имитационного моделирования (simulation models) лесных экосистем связано с так называемыми *гэп-моделями* (gap models), которые появились в 1980-е г. (Моделирование ..., 2007). Это индивидуально-ориентированные модели (имеющие или не имеющие пространственную привязку моделируемых объектов), в которых воспроизводится восстановительная динамика древостоя в естественных разновозрастных лесах, не подверженных антропогенным воздействиям (Shugart, 1984; Shuman et al., 2014). Прирост деревьев в этих моделях вычисляется по видоспецифичным функциям в зависимости от локальной освещенности, эдафических и гидротермических условий. Гэп-модели сыграли важную роль в распространении модельного подхода к изучению динамики лесных экосистем. Позднее гэп-модели использовались при моделировании демулационных сукцессий после нарушений лесов и постепенно они трансформировались в процессные модели лесных экосистем (Lagocque et al., 2016). Лесоводственные и гэп-модели, как правило, служат компонентами существующих ландшафтных моделей, в которых учитывается пространственная неоднородность имитируемой территории и взаимодействие между различными ее частями (He et al., 1999; Моделирование ..., 2007; Сысуев и др., 2010; Seidl et al., 2012). Например, LANDIS-II (Scheller et al., 2007) является ландшафтной моделью, разработанной для имитации сукцессий и разного рода нарушений в лесных экосистемах. Имитируемое пространство представлено в ней в виде набора лесных участков. Важную роль в таких моделях играют пространственные процессы, например, обмен зачатками растений между соседними участками и распространение пожаров. Модель EFISCEN (Nabuurs et al., 2000) использует материалы национального лесного учета для прогноза динамики лесных ресурсов при разных режимах лесопользования и влияния изменений климата. Структура этих моделей построена на основе технологий ГИС. Однако в существующих ландшафтных моделях не используется богатый арсенал научного

ландшафтоведения как раздела физической географии, лесной экологии и почвоведения. К этому классу моделей примыкают и региональные математико-картографические модели условий произрастания лесных насаждений, которые позволяют количественно оценивать вклад различных экосистем в производительный потенциал больших территорий (Петропавловский, 2011). Пространственно-детализованная модель FORRUS-S (Чумаченко, 1988, 1993; Chumachenko et al., 2003) относится к классу биоэкологических, имитирующих процессы рождения, роста и гибели особей. Модель учитывает влияние условий местообитания и светового режима на ход роста древостоев и позволяет имитировать различные режимы многоцелевого лесопользования, что делает ее важным элементом планирования лесохозяйственных мероприятий на лесных участках. Модель позволяет прогнозировать динамику древесных и недревесных ресурсов, рекреационного потенциала лесов на локальном (ландшафтом) уровне и проводить экономическую оценку экосистемных услуг.

Для оценок продуктивности экосистем и биологического разнообразия в больших пространственных масштабах используются глобальные модели динамики растительности (Beringer et al., 2011). Так же как в ландшафтных и региональных моделях, в них всегда присутствуют блоки (подмодели) уровня древостоя/экосистемы с генерализацией исходных параметров по регулярной пространственной решетке различного разрешения. По такому же принципу построены и глобальные модели экосистем и биомов, как, например, LPJ (Lund—Potsdam—Jena) (Sitch et al., 2003).

Отдельное место занимают интенсивно развивающиеся в настоящее время многочисленные процессные модели лесных экосистем. Они могут быть условно разделены на несколько представленных ниже групп.

Модели процессов и компонентов экосистем. Как правило, в индивидуально-ориентированные модели лесных экосистем в качестве основного компонента (подмодели) входят экологические и экофизиологические модели роста отдельного дерева. Во всех продукционных моделях дерева рассматриваются два базовых процесса: синтез биомассы и ее аллокация между органами дерева. В экофизиологических моделях синтез биомассы вычисляется по упрощенным функциям фотосинтеза и дыхания. В экологических моделях синтез биомассы рассчитывается по эмпирическим функциям для вычисления нетто биологической продуктивности. В обоих подходах используется параметр максимального фотосинтеза или удельной биологической продуктивности, который далее редуцируется внешними факторами и ресурсами (локальная освещенность, концентрация CO₂, температура и относительная влажность

воздуха, иногда концентрация азота в листе). Аллокация нетто первичной продукции биомассы между органами дерева осуществляется по видоспецифичным правилам. Например, модель LIGNUM (Perttunen, 2009) включает детальную экофизиологическую процедуру расчета продуктивности. Она предназначена для моделирования физиологических процессов в отдельных деревьях. Модели подобного типа обычно позволяют оценивать, помимо биомассы и объема древесины, видовое и структурное разнообразие древостоя и используются для моделирования структурных изменений в лесных экосистемах в ответ на лесохозяйственную деятельность и нарушения.

Модели растительности напочвенного покрова. Имеется большое количество моделей травяных и агроэкосистем (Полужтов и др., 2006; Parton et al., 1988), но моделей лесной растительности травяно-кустарничкового яруса немного. В структуру модели FinnFor встроена агрегированная модель с рассмотрением всего трех групп растений: пионерные, промежуточные и климаксовые (Kellomäki et al., 1993). Такой же упрощенный модуль напочвенного покрова включен в модель Hybrid (Friend et al., 1997). В этих моделях травяно-кустарничковый ярус моделировался в виде однородных пулов стеблей и корней. В последующем этот подход был модифицирован, что позволило моделировать растительность отдельно для пространственных ячеек с разными условиями освещенности (доступной радиации), но с обобщенным представлением биомассы растений (Михайлов, 2001; Matejcek et al., 2011). Получили развитие модели, в которых имитируется развитие отдельных особей растений, не способных к вегетативному размножению, либо парциальные образования. Были разработаны модели, учитывающие внутренние взаимодействия внутри клонов растений травяно-кустарничкового яруса, а также при взаимодействии пространственно близких рамет друг с другом (Oborny et al., 2001; Mony et al., 2011). В большинстве этих моделей растения или парциальные образования не различаются между собой, а индивидуальное развитие моделируется как увеличение размера (Wildová et al., 2007). Заметный прогресс в этом направлении моделирования был достигнут при использовании клеточно-автоматных моделей с имитацией роста растений с детальным пространственным представлением их размещения и вычислением динамики биомассы отдельных растений напочвенного покрова с разной стратегией размножения в их конкурентном взаимодействии за элементы питания по мелкой пространственной решетке (Frolov et al., 2015; Комаров и др., 2015).

Модели конкуренции часто включаются в качестве подмоделей в сложные модели экосистемного уровня (Grote, Pretzsch, 2002; Комаров et al., 2003). Наиболее простым подходом к моделиро-

ванию конкуренции в растительных сообществах является использование индексов конкуренции (Daniels et al., 1986), при котором, однако, не учитывается разный характер подземной и надземной конкуренции (например, асимметричность крон и корневых систем, исчерпаемость ресурса и др.). Модели конкуренции включают подход, основанный на концепции “экологического поля” (Miina, Pukkala, 2002), которое в определенной степени соотносится с “фитогенным полем” А.А. Уранова (Жукова, 2012). Моделирование взаимодействия деревьев на основе экологического поля используется, например, в индивидуально-ориентированной модели iLand (Seidl et al., 2012).

В большинстве моделей учитывается только конкуренция за фотосинтетически активную радиацию. Для имитации конкуренции корневых систем существует два типа моделей. К первому относятся статичные модели, основанные на фрактальных свойствах корневых систем и представляющие собой набор правил ветвления корней (Salas et al., 2004). Второй тип – это динамические модели, основанные на закономерностях развития корней в зависимости от условий в почве (Tobin et al., 2007). Большинство моделей лесных экосистем описывают корневую конкуренцию в упрощенном виде, и только немногие из них могут описать распределение корней в зависимости от конкуренции со стороны соседей и гетерогенности почвы (Bourcier et al., 2015; Shanin et al., 2015). При моделировании кроновой конкуренции используются как простые модели, рассматривающие перекрытие так называемых “зон затенения” соседних деревьев, так и более сложные, основанные на трехмерном представлении крон с точным расчетом прохождения солнечных лучей через полог. Иногда кроны могут представляться как плоские “экраны” (Korzukhin et al., 1996). Ряд моделей использует точную пространственную архитектуру кроны (Perttunen, 2009), однако они не учитывают влияние соседних деревьев на ее формирование.

Модели пространственного размещения деревьев. Взаимодействие между деревьями приводят к дифференциации их размеров, отмиранию особей, отставших в росте, и, следовательно, изменению горизонтальной структуры древостоя. Рост и развитие индивидуального дерева зависит от доступности ресурсов (света, воды, минерального питания), что в свою очередь определяется пространственной структурой древостоя. Модели пространственных систем взаимодействующих объектов – случайные точечные поля – изучаются методами стохастической геометрии (Stoyan D., Stoyan H., 1994) и могут давать ценную экологическую информацию о лесной экосистеме (Law et al., 2009). Модельный подход к анализу горизонтальной структуры древостоя (Грабарник, 2010) позволяет проверять статистические гипотезы

относительно типа размещения деревьев (Grabarnik et al., 2011). Модели размещения используются для инициализации индивидуально-ориентированных пространственных моделей (Моделирование ..., 2007). В работе (Grabarnik, Särkkä, 2009) рассмотрена иерархическая модель пространственной структуры древостоя, позволяющая учесть асимметричный характер взаимодействия деревьев разных ярусов. Современная сводка моделей и методов анализа размещения деревьев приведена в (Wiegand, Moloney, 2013).

Модели гидротермического режима почв и экосистем. С моделей водно-теплового режима почв начинался современный этап моделирования почв в отечественном почвоведении (Менжулин, 1977). Однако почвенные модели в нашей стране и за рубежом в большей степени были ориентированы на решение сельскохозяйственных и мелиоративных задач. Модели водно-теплового режима лесных почв были немногочисленны (Tiktak, van Grinsven, 1995). Одна из первых таких моделей – SOIL положила начало разработке системы моделей CoupModel (Jansson, Karlberg, 2011). В почвенно-экологических моделях могут использоваться детализированные модели, которые основаны на численном решении уравнений теплового переноса (например, гидротермические блоки моделей CENTURY (Parton, 1978) и DNDC (Li et al., 1992), а также простые модели, использующие зависимости скоростей почвенных процессов от стандартной метеорологической информации (Liski et al., 2005). Разумным компромиссом представляется сочетание статистической модели для температуры почвы и упрощенной балансовой модели влажности (Быховец, Комаров, 2002; Linkosalo et al., 2013).

Модели динамики органического вещества почв (ОрВП) с определением динамики пулов углерода и резе азота включены во многие лесоводственные и процессные модели лесных экосистем (Porte, Bartelink, 2002; Чертов, Комаров, 2013). Они позволяют оценить темпы минерализации растительного опада и гумуса, а также трансформацию опада с закреплением гумифицированного органического вещества в почве. Большинство моделей представляет ОрВП как последовательный ряд пулов с разными скоростями минерализации (от свежего опада до гумуса) и с переходами между пулами, что является формальным описанием процессов гумификации (Чертов, Комаров, 2013). В модели Q (Ågren, Bosatta, 1996) минерализация представляет собой процесс, постепенно затухающий по мере потери “качества” органического вещества. Моделирование динамики ОрВП используется (а) в лесоводственных моделях для оценки темпов накопления углерода в почвах и его эмиссии в атмосферу с целью расчета баланса углерода в экосистеме (Schelhaas et al., 2007); (б) в процессных моделях

лесных экосистем – дополнительно для определения ресурсов доступных элементов питания (прежде всего, азота) с обратной связью к модели роста деревьев/древостоя, как, например, в модели Hybrid (Friend et al., 1997), лесной версии Century (Parton et al., 1988) или в почвенных моделях ROMUL и Romul_Hum (Chertov et al., 2001; Komarov et al., 2017), включенных в систему моделей EFIMOD (Komarov et al., 2003; Моделирование ..., 2007).

Полные процессные модели лесных экосистем, включающие биогеохимические модели масс-баланса, объединяют рассмотренные выше компоненты в единую систему, описывающую основные процессы в лесных экосистемах в их взаимосвязи. Импульсом к их развитию послужили экспериментальные данные по биологическому круговороту, которые были получены в 1970-х гг. в рамках Международной биологической программы ЮНЕСКО (IBP) и Программы “Человек и биосфера” (MAB). Именно тогда были созданы процессные биофизиологические модели лесных экосистем, в которых растительность рассматривалась в качестве обобщенных пулов органов деревьев в древостое без моделирования каждого дерева, но иногда с разделением на возрастные “элементы леса” (Pastor, Post, 1985; Березовская и др., 1991). Созданные позднее модели TREEDYN3 (Bossel, 1994) и FinnFor (Kellomäki et al., 1993) имеют такую же структуру (общие пулы биомассы по органам деревьев в древостое без идентификации отдельных деревьев и общие пулы органического вещества почв). Подобные модели разрабатываются до сих пор (Peng et al., 2002; Корзухин и др., 2008; Marconi et al., 2017). Основная проблема их применения связана с необходимостью подбора значений большого числа параметров, а ошибки в оценке параметров приводят к росту неопределенности в результатах прогноза и, как следствие, снижению надежности моделей. Решением может быть верификация моделей на основе экспериментальных данных и применение ансамблей моделей для решения конкретных исследовательских и практических задач.

Индивидуально ориентированные пространственно-распределенные процессные модели (individual-based spatially explicit process models) вычисляют рост каждого дерева на пространственной решетке в зависимости от доступных ему ресурсов: локальной освещенности, доступной влаги и элементов минерального питания, с учетом конкуренции со стороны соседних деревьев. В качестве примеров таких моделей можно привести модели Hybrid (Friend et al., 1997), TEMFORM (Колобов, 2014; Kolobov, Frisman, 2016) и EFIMOD. Модель TEMFORM является индивидуально-ориентированной, с точным пространственным представлением процессов конкуренции за свет и биофизиологической подмоделью роста

древостоя. Система моделей EFIMOD состоит из четырех компонентов: модуль роста дерева, популяционный модуль для описания динамики древостоя с учетом конкуренции за ресурсы между соседними деревьями, генератор почвенного климата SCLISS (Быховец, Комаров, 2002), почвенная модель ROMUL. Эта система моделей успешно использовалась для решения различных задач (режимы лесопользования, влияние пожаров, изменение климата и др.) в Европе, Канаде и России (Kahle et al., 2008; Bhatti et al., 2009; Shanin et al., 2011) с теоретическим обоснованием ее применения от древостоя до региона (Chertov et al., 2006). Именно в индивидуально-ориентированных пространственно-распределенных процессных моделях реализован перспективный подход в моделировании лесных экосистем для реализации концепции устойчивого лесопользования, количественной оценки важных экосистемных функций лесов и их экосистемных услуг. К числу преимуществ этого класса моделей относится:

- отражение широкого спектра динамических параметров лесных экосистем (включая стандартные таксационные характеристики) на любых временных интервалах их развития и пространственных уровнях;
- количественная оценка влияния на лесные экосистемы различных лесохозяйственных мероприятий (включая инновационные) для оценки экосистемных услуг и углеродных квот;
- количественная оценка последствий климатических изменений, естественных и антропогенных нарушений лесных экосистем и катастрофических явлений.

ОБСУЖДЕНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЛЕСНЫХ МОДЕЛЕЙ

Современные модели динамики лесных экосистем позволяют воспроизвести различные типы роста деревьев разных видов в древостоях разного породного состава и при разных исходных и текущих условиях местообитаний и внешних воздействий. Таким образом, они позволяют подойти к определению параметров и типов хода роста древесных пород в зависимости от целого комплекса факторов, в чем их безусловное преимущество перед таблицами хода роста, особенно в свете актуальных задач современного лесного хозяйства.

Представленные материалы свидетельствуют о заметном прогрессе в развитии математического моделирования лесных сообществ и экосистем. Ограничивающим фактором этого развития до настоящего времени остается нехватка экспериментальных данных для построения моделей (Моделирование ..., 2007; Larocque et al., 2016). Поэтому ассимиляция новых эксперименталь-

ных данных в связи с расширением методических и технических возможностей науки является ключевым условием повышения точности прогнозных оценок и расширения границ применимости лесных моделей.

Большинство современных работ по использованию лесных моделей для решения лесохозяйственных задач носят пилотный характер. Исключением является финская система MELA (Hirvelä et al., 2017), ядром которой служит лесоводственная модель динамики древостоя. В целом, лесные модели должны служить основой при выработке стратегии и оптимизации системы рубок с численным определением не только приростов и объемов изымаемой и оставляемой в лесу древесины, но и массы и потоков углерода и других элементов-биофилов во всех компонентах лесных экосистем, что необходимо для реализации концепции “экологического лесопользования” или “экосистемного менеджмента” (Larocque et al., 2016). Это позволит перейти к вычислению всех составляющих баланса вещества и энергии в лесных экосистемах для обоснования нормативов системы лесопользования, воспроизводящей естественные циклы природных процессов в лесах. Возможным практическим шагом по использованию динамических процессных моделей в лесном хозяйстве также может быть включение лесных моделей в систему сертификации лесных продуктов (FSC) с вычислением выноса из экосистем элементов с рубками и различными нарушениями, что потребует использования дополнительных критериев по балансу элементов. Так, в систему экологической сертификации лесных продуктов в Финляндии включена модель IMPACT (Chertov et al., 2003), которая определяет изъятие углерода и азота из лесных экосистем с рубками (с оценкой энергетического эквивалента древесины), а также изменение пулов этих элементов в почве.

По мере расширения масштабов использования лесных моделей в практическом лесоводстве будет оправданным создание региональных версий существующих моделей (Припутина и др., 2016), калиброванных по местным климатическим и почвенным условиям, и вывод результатов в виде понятного лесоводам интерфейса. Это должно привести к интеграции верифицированных лесных моделей в стандартную методику лесохозяйственного планирования и текущего лесопользования, что позволит получать прогнозные оценки большого набора экологических параметров с расчетом различных сценариев лесного хозяйства на разных уровнях (арендатор, лесничество, регион, страна).

Завершая обзор моделей лесных экосистем, следует отметить, что процесс их совершенствования далеко не закончен. Мы находимся в точке би-

фуркации, когда разработка моделей небольшими коллективами исследователей закономерно переходит в стадию интеграции моделей, оказавшихся лучшими в своем классе. Универсальные модели, объединяющие упрощенные модельные блоки компонентов экосистем, которые функционируют в системе жестких обратных связей, хорошо работают только в том случае, когда они откалиброваны по многочисленным экспериментальным данным. Однако это представляет определенную сложность в связи с фрагментарностью таких данных по многим лесным районам. В то же время, для долгосрочного прогноза развития лесной экосистемы в условиях меняющегося климата точность моделей, основанных не на детальном знании процессов и механизмов, а на эмпирическом обобщении хоть и значительной по объему информации, будет оставаться неудовлетворительной. Необходимо объединение усилий специалистов из разных областей знаний, чтобы интеграционные подходы к построению моделей привели к их новому качеству в точности прогнозирования и широте применимости.

Заключение. В 2016 г. исполнилось 100 лет со дня выхода в свет монографии А.А. Крюденера “Основы классификации типов насаждений и их народохозяйственное значение в обиходе страны” — первой целостной российской лесной типологии. В ней автор пишет: “... и только тогда, когда лесоводы научатся с математической точностью определять производительные силы почво-грунта, только тогда померкнет звезда типов [леса]...” (Крюденер, 1916, с. 16). Авторы считают, что это время пришло. Лесные модели в целом, и особенно процессные модели лесных экосистем с возможностями имитации их пространственной структуры, относятся к наукоемким методам прогноза. Они, безусловно, будут необходимы для реализации принципов лесного хозяйства будущего, ориентированного не только на интенсификацию лесопользования, но и на оптимизацию основных экосистемных функций и “полезностей” леса (экосистемные услуги), на сохранение всех его природных ресурсов. Помимо решения научных задач, специализированные математические модели должны стать основным инструментом в составе систем поддержки принятия решений по оперативному, краткосрочному и стратегическому долгосрочному планированию в лесном секторе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Березовская Ф.С., Карев Г.П., Швиденко А.З. Моделирование динамики древостоев: эколого-физиологический подход. М.: ВНИИЦ Лесресурс, 1991. 84 с.

Быховец С.С., Комаров А.С. Простой статистический имитатор климата почвы с месячным шагом // Почвоведение. 2002. № 4. С. 443–452.

Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / Отв. ред. О.В. Смирнова. М.: Наука, 2004. Кн. 1. 479 с.

Грбарник П.Я. Анализ горизонтальной структуры древостоя: модельный подход // Лесоведение. 2010. № 2. С. 77–85.

Жукова Л.А. Концепция фитогенных полей и современные аспекты их изучения // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14. № 1-6. С. 1462–1465.

Замолодчиков Д.Г., Грбовский В.И., Краев Г.Н. Динамика бюджета углерода лесов России за два последних десятилетия // Лесоведение. 2011. № 6. С. 16–28.

Замолодчиков Д.Г., Коровин Г.Н., Гитарский М.Л. Бюджет углерода управляемых лесов Российской Федерации // Лесоведение. 2007. № 6. С. 23–34.

Колобов А.Н. Моделирование пространственно-временной динамики древесных сообществ: индивидуально-ориентированный подход // Лесоведение. 2014. № 5. С. 72–82.

Комаров А.С., Зубкова Е.В., Фролов П.В. Клеточно-автоматная модель динамики популяций и сообществ кустарничков // Сибирский лесной журн. 2015. № 3. С. 57–69.

Корзухин М.Д., Цельникер Ю.Л., Семенов С.М. Экофизиологическая модель первичной продуктивности древесных растений и оценки климатических пределов их произрастания // Метеорология и гидрология. 2008. № 12. С. 56–69.

Крюденер А.А. Основы классификации типов насаждений и их народохозяйственное значение в обиходе страны. Петроград: Типография Главного управления уделов, 1916. 190 с.

Менжулин Г.В. Моделирование влагообмена и транспирации в системе почва–растение–атмосфера // Труды Государственного гидрологического института. 1977. Вып. 247. С. 36–44.

Михайлов А.В. Модель динамики живого напочвенного покрова в лесу // Математика. Компьютер. Образование. М.: Прогресс–Традиция, 2001. Вып. 8. Ч. 2. С. 651–655.

Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах / Отв. ред. В.Н. Кудяров. М.: Наука, 2007. 380 с.

Петропавловский Б.С. Математико-картографическое моделирование оптимальных мест произрастания лесообразующих пород (на примере Приморского края) // Сибирский экологический журнал. 2011. Т. 4. № 6. С. 767–772.

Полужтов Р.А., Смоляр Э.И., Терлеев В.В., Тонаж А.Г. Модели продукционного процесса сельскохозяйственных культур. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2006. 396 с.

Припутина И.В., Фролова Г.Г., Быховец С.С., Шанин В.Н., Лебедев В.Г., Шестибратов К.А. Моделирование продуктивности лесных плантаций при разных схемах пространственного размещения деревьев // Математическая биология и биоинформатика. 2016. Т. 11. № 2. С. 245–262.

Разумовский С.М. Труды по экологии и биогеографии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 722 с.

Сысуев В.В., Бондарь Ю.Н., Чумаченко С.И. Моделирование структуры ландшафтов и динамики древостоев для планирования устойчивого лесопользования // Вестник Моск. университета. Сер. 5. География. 2010. № 6. С. 39–48.

- Чертов О.Г.* Экология лесных земель. Почвенно-экологическое исследование лесных местообитаний. Л.: Наука, 1981. 192 с.
- Чертов О.Г., Комаров А.С.* Теоретические подходы к моделированию динамики содержания органического вещества почв // Почвоведение. 2013. № 8. С. 937–946.
- Чумаченко С.И.* Базовая модель динамики многовидового разновозрастного лесного ценоза // Научные труды Московского государственного университета леса, 1993. № 248. С. 147–180.
- Чумаченко С.И.* Моделирование динамики многовидовых разновозрастных лесных ценозов // Журн. общей биологии. 1998. Т. 59. № 4. С. 363–376.
- Швиденко А.З., Шенащенко Д.Г., Нильссон С., Булуй Ю.И.* Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесобразующих пород Северной Евразии (нормативно-справочные материалы). М.: Рослесхоз, Международный институт прикладного системного анализа, 2008. 886 с.
- Экосистемные услуги наземных экосистем России: первые шаги. Status Quo Report / Отв. ред. Е.Н. Букварева. М.: Центр охраны дикой природы, 2013. 45 с. Электронный ресурс: https://www.biodiversity.ru/programs/ecoservices/first-steps/Status_Quo_Report_2013_sm.pdf. (Дата обращения: 31.01.2019).
- Ågren G.I., Bosatta E.* Theoretical Ecosystem Ecology: Understanding Element Cycling. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. 234 p.
- Beringer T., Lucht W., Schaphoff S.* Bioenergy production potential of global biomass plantations under environmental and agricultural constraints // Global Change Biology Bioenergy. 2011. V. 3. № 4. P. 299–312.
- Bhatti J., Chertov O., Komarov A.* Influence of climate change, fire, insect and harvest on carbon dynamics for jack pine in central Canada: simulation approach with the EFIMOD model // International Journal of Climate Change: Impacts and Responses. 2009. V. 1. № 3. P. 43–61.
- Bossel H.* TREEDYN3 Forest Simulation Model – mathematical model, program documentation, and simulation results. Göttingen: Universität Göttingen, 1994. 120 p.
- Bourrier F., Cordonnier T., Mao Z., Saint-André L., Stokes A.* Modelling and predicting the spatial distribution of tree root density in heterogeneous forest ecosystems // Annals of Botany. 2015. V. 116. № 2. P. 261–277.
- 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. V. 138. № 1–3. P. 289–308.
- Chertov O., Komarov A., Kolström M., Pitkänen S., Strandman H., Zudin S., Kellomäki S.* Modelling the long-term dynamics of populations and communities of trees in boreal forests based on competition for light and nitrogen // Forest Ecology and Management. 2003. V. 176. № 1. P. 355–369.
- Chertov O., Komarov A., Loukianov A., Mikhailov A., Nadporozhskaya M., Zubkova E.* The use of forest ecosystem model EFIMOD for research and practical implementation at forest stand, local and regional levels // Ecological Modelling. 2006. V. 194. № 1. P. 227–232.
- Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M., Politov D.V.* Simulation modeling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for coniferous-broad-leaved forests // Ecological Modelling. 2003. V. 170. № 2–3. P. 345–362.
- Daniels R.F., Burkhart H.E., Clason T.R.* A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees // Canadian J. Forest Research. 1986. V. 16. № 6. P. 1230–1237.
- Fortin M., Bédard S., DeBlois J.* SaMARE : un modèle par tiges individuelles destiné à la prévision de la croissance des érablières de structure inéquienne du Québec méridional. Québec: Gouvernement du Québec, 2009. 38 p.
- Friend A.D., Stevens A.K., Knox R.G., Cannel M.G.R.* A process-based, terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics (Hybrid v3.0) // Ecological Modelling. 1997. V. 95. № 2. P. 249–287.
- Frolov P.V., Zubkova E.V., Komarov A.S.* A cellular automata model for a community comprising two plant species of different growth forms // Biology Bulletin. 2015. V. 42. № 4. P. 279–286.
- Gobakken L.R., Mattson J., Alfredsen G.* In-service performance of wood depends upon the critical in-situ conditions. Case studies // The International Research Group on Wood Protection 39th Annual Meeting, Istanbul, 25–29 May 2008. Stockholm: IRG Secretariat, 2008. Article 08-20382. 13 p.
- Grabarnik P., Särkkä A.* Modelling the spatial structure of forest stands by multivariate point processes with hierarchical interactions // Ecological Modelling. 2009. V. 220. № 9–10. P. 1232–1240.
- Grabarnik P., Myllymäki M., Stoyan D.* Correct testing of mark independence for marked point patterns // Ecological Modelling. 2011. V. 222. № 23–24. P. 3888–3894.
- Grote R., Pretzsch H.* A model for individual tree development based on physiological processes // Plant Biology. 2002. V. 4. № 2. P. 167–180.
- He H.S., Mladenoff D.J., Boeder J.* An object-oriented forest landscape model and its representation of tree species // Ecological Modelling. 1999. V. 119. № 1. P. 1–19.
- Hirvelä H., Härkönen K., Lempinen R., Salminen O.* MELA2016 Reference Manual. Helsinki: Natural Resources Institute Finland, 2017. 547 p.
- Hynynen J., Ahtikoski A., Siitonen J., Sievänen R., Liski J.* Applying the MOTTI simulator to analyse the effects of alternative management schedules on timber and non-timber production // Forest Ecology and Management. 2005. V. 207. № 1. P. 5–18.
- Jansson P.-E., Karlberg L.* COUP Manual. Coupled Heat and Mass Transfer Model for Soil-Plant-Atmosphere System. Stockholm: Royal Institute of Technology, 2011. 484 p. Электронный ресурс: <http://www.coupmodel.com/default.htm> (дата обращения: 30.01.2019)
- Kahle H.-P., Karjalainen T., Schuck A., Ågren G., Kellomäki S., Mellert K., Prietzel J., Rehfuss K.-E., Spiecker H.* Causes and Consequences of Forest Growth Trends in Europe – Results of the RECOGNITION Project. Leiden: Brill, 2008. 261 p.
- Kellomäki S., Väisänen H., Strandman H.* FinnFor: a model for calculating the response of the boreal forest ecosystem to climate changes. Joensuu: JoY, 1993. 120 p.
- Kimmins J.P., Maily D., Seely B.* Modelling forest ecosystem net primary production: the hybrid simulation approach used in FORECAST // Ecological Modelling. 1999. V. 122. № 3. P. 195–224.
- Kolobov A.N., Frisman E.Ya.* Individual-based model of spatio-temporal dynamics of mixed forest stands // Ecological Complexity. 2016. V. 27. P. 29–39.
- Komarov A., Chertov O., Zudin S., Nadporozhskaya M., Mikhailov A., Bykhovets S., Zudina E., Zoubkova E.* EFI-

- MOD 2 – A model of growth and elements cycling in boreal forest ecosystems // *Ecological Modelling*. 2003. V. 170. № 2–3. P. 373–392.
- Komarov A., Chertov O., Bykhovets S., Shaw C., Nadporozhskaya M., Frolov P., Shashkov M., Shanin V., Grabarnik P., Pripulina I., Zubkova E. Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. I. Problem formulation, model description, and testing // *Ecological Modelling*. 2017. V. 345. P. 113–124.
- Korzukhin M.D., Ter-Mikaelian M.T., Wagner R.G. Process versus empirical models: which approach for forest ecosystem management? // *Canadian J. Forest Research*. 1996. V. 26. № 5. P. 879–887.
- Kurz W.A., Dymond C.C., White T.M., Stinson G., Shaw C.H., Rampley G.J., Smyth C., Simpson B.N., Neilson E.T., Trofymow J.A., Metsaranta J., Apps M.J. CBM-CFS3: A model of carbon-dynamics in forestry and land-use change implementing IPCC standards // *Ecological Modelling*. 2009. V. 220. № 4. P. 480–504.
- 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 // *Ecological Forest Management Handbook* / Ed. G.R. Larocque. Boca Raton: CRC Press, 2016. P. 223–266.
- Law R., Illian J., Burslem D.F.R.P., Gratzler G., Gunatilleke C.V.S., Gunatilleke I.A.U.N. Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory // *J. Ecology*. 2009. V. 97. № 4. P. 616–628.
- Li C., Frohling S., Frohling T.A. A model of nitrous oxide evolution from soil driven by rainfall events: 1. Model structure and sensitivity // *J. Geophysical Research: Atmospheres*. 1992. V. 97. № D9. P. 9759–9776.
- Linkosalo T., Kolari P., Pumpanen J. New decomposition rate functions based on volumetric soil water content for the ROMUL soil organic matter dynamics model // *Ecological Modelling*. 2013. V. 263. P. 109–118.
- Liski J., Palosuo T., Peltoniemi M., Sievänen R. Carbon and decomposition model Yasso for forest soils // *Ecological Modelling*. 2005. V. 189. № 1. P. 168–182.
- Marconi S., Chiti T., Nolè A., Valentini R., Collalti A. The role of respiration in estimation of net carbon cycle: coupling soil carbon dynamics and canopy turnover in a novel version of 3D-CMCC forest ecosystem model // *Forests*. 2017. V. 8. № 6. ID: 220. doi 10.3390/f8060220
- Matejicek L., Vavrova E., Cudlin P. Spatio-temporal modeling of ground vegetation development in mountain spruce forests // *Ecological Modelling*. 2011. V. 222. № 14. P. 2584–2592.
- Miina J., Pukkala T. Application of ecological field theory in distance-dependent growth modeling // *Forest Ecology and Management*. 2002. V. 161. № 1. P. 101–107.
- Mony C., Garbey M., Smaoui M., Benot M.L. Large scale parameter study of an individual-based model of clonal plant with volunteer computing // *Ecological Modelling*. 2011. V. 222. № 4. P. 935–946.
- Nabuurs G.-J., Schelhaas M.-J., Pussinen A. Validation of the European Forest Information Scenario Model (EFISCEN) and a projection of Finnish forests // *Silva Fennica*. 2000. V. 34. № 2. P. 167–179.
- Oborny B., Czárán T., Kun Á. Exploration and exploitation of resource patches by clonal growth: a spatial model on the effect of transport between modules // *Ecological Modelling*. 2001. V. 141. № 1. P. 151–169.
- Parton W.J. Abiotic section of ELM // *Grassland simulation model* / Ed. G.S. Innis. N.Y.: Springer, 1978. P. 31–53.
- Parton W.J., Stewart J.W.B., Cole C.V. Dynamics of C, N, P and S in grasslands soils: a model // *Biogeochemistry*. 1988. V. 5. № 1. P. 109–131.
- Pastor J., Post W.M. Development of a Linked Forest Productivity – Soil Process Model. Oak Ridge: Oak Ridge National Laboratory, 1985 (Technical Manual ORNL/TM-9519). 168 p.
- Peng C., Liu J., Dang Q., Apps M.J., Jiang H. TRIPLEX: a generic hybrid model for predicting forest growth and carbon and nitrogen dynamics // *Ecological Modelling*. 2002. V. 153. № 1–2. P. 109–130.
- Pertunen J. The LIGNUM Functional-Structural Tree Model. Doctor of philosophy thesis. Helsinki: TKK, 2009. 52 p.
- Porté A., Bartelink H.H. Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management // *Ecological Modelling*. 2002. V. 150. № 1. P. 141–188.
- Salas E., Ozier-Lafontaine H., Nygren P. A fractal model applied for estimating root biomass and architecture in two tropical legume tree species // *Annals of Forest Science*. 2004. V. 61. № 4. P. 337–345.
- Schelhaas M.J., Eggers J., Lindner M., Nabuurs G.J., Pussinen A., Päivinen R., Schuck A., Verkerk P.J., van der Werf D.C., Zudin S. Model documentation for the European Forest Information Scenario model (EFISCEN 3.1.3). Wageningen: Alterra, 2007. 118 p.
- Schelhaas M.J., van Esch P.W., Groen T.A., de Jong B.H.J., Kanninen M., Liski J., Maser O., Mohren G.M.J., Nabuurs G.J., Palosuo T., Pedroni L., Vallejo A., Vilén T. CO2-FIX V 3.1 – A modelling framework for quantifying carbon sequestration in forest ecosystems. Wageningen: Alterra, 2004. 122 p.
- Scheller R.M., Domingo J.B., Sturtevant B.R., Williams J.P., Rudy A., Gustafson E.J., Mladenoff D.J. Design, development, and application of LANDIS-II, a spatial landscape simulation model with flexible temporal and spatial resolution // *Ecological Modelling*. 2007. V. 201. № 3. P. 409–419.
- Schneider R., Franceschini T., Fortin M., Martin-Ducup O., Gauthray-Guyénet V., Larocque G.R., Marshall P., Bérubé-Deschênes A. Growth and yield models for predicting tree and stand productivity // *Ecological Forest Management Handbook* / Ed. G.R. Larocque. Boca Raton: CRC Press, 2016. P. 141–178.
- Seidl R., Rammer W., Scheller R.M., Spies T.A. An individual-based process model to simulate landscape-scale forest ecosystem dynamics // *Ecological Modelling*. 2012. V. 231. P. 87–100.
- Shanin V.N., Komarov A.S., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S. Modelling carbon and nitrogen dynamics in forest ecosystems of Central Russia under different climate change scenarios and forest management regimes // *Ecological Modelling*. 2011. V. 222. № 14. P. 2262–2275.
- 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. New procedure for the simulation of belowground competition can improve the performance of forest simulation models // *European J. Forest Research*. 2015. V. 134. № 6. P. 1055–1074.
- Shugart H.H. A Theory of Forest dynamics: The Ecological Implications of Forest Succession Models. Berlin: Springer, 1984. 278 p.

- Shuman J.K., Shugart H.H., Krankina O.N.* Testing individual-based models of forest dynamics: Issues and an example from the boreal forests of Russia // *Ecological Modelling*. 2014. V. 293. P. 102–110.
- Sitch S., Smith B., Prentice I.C., Arneth A., Bondeau A., Cramer W., Kaplan J.O., Levis S., Lucht W., Sykes M.T., Thonicke K., Venevsky S.* Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ Dynamic Global Vegetation Model // *Global Change Biology*. 2003. V. 9. № 2. P. 161–185.
- Somogyi Z.* A framework for quantifying environmental sustainability // *Ecological Indicators*. 2016. V. 61. № 2. P. 338–345.
- Stoyan D., Stoyan H.* Fractals, random shapes, and point fields: methods of geometrical statistics. Chichester: John Wiley & Sons, 1994. 389 p.
- Tiktak A., van Grinsven H.G.M.* Review of sixteen forest-soil-atmosphere models // *Ecological Modelling*. 1995. V. 83. № 1–2. P. 35–53.
- Tobin B., Čermák J., Chiatante D., Danjon F., di Iorio A., Dupuy L., Eshel A., Jourdan C., Kalliokoski T., Laiho R., Nadezhdina N., Nicoll B., Pagès L., Silva J., Spanos I.* Towards developmental modelling of tree root systems // *Plant Biosystems*. 2007. V. 141. № 3. P. 481–501.
- Wiegand T., Moloney K.A.* Handbook of Spatial Point-Pattern Analysis in Ecology. Boca Raton: CRC Press, 2013. 538 p.
- Wildová R., Gough L., Herben T., Hershock C., Goldberg D.* Architectural and growth traits differ in effects on performance of clonal plants: an analysis using a field-parameterized simulation model // *Oikos*. 2007. V. 116. № 5. P. 836–852.
- Yue C., Kahle H.-P., von Wilpert K., Kohnle U.* A dynamic environment-sensitive site index model for the prediction of site productivity potential under climate change // *Ecological Modelling*. 2016. V. 337. P. 48–62.

Modelling of Forest Ecosystem Dynamics: an Instrument for Forest Prediction and Management

**P. Ya. Grabarnik^{1,*}, V. N. Shanin^{1,2}, O. G. Chertov³, I. V. Pripulina¹, S. S. Bykhovets¹,
B. S. Petropavlovskii⁴, P. V. Frolov¹, E. V. Zubkova¹, M. P. Shashkov^{1,5}, and G. G. Frolova¹**

¹*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Sciences, Russian Academy of Sciences, Institutskaya st. 2, Pushchino, Moscow Oblast, 142290, Russia*

²*Center for Forest Ecology and Productivity of the Russian Academy of Sciences, Profsoyuznaya st. 84/32 bldg. 14, Moscow, 117997, Russia*

³*University of Applied Sciences Bingen Berlinstraße 109, 55411, Bingen am Rhein, Rheinland-Pfalz, Germany*

⁴*Botanical Garden-Institute, Far-East branch of the Russian Academy of Sciences, Makovskii st. 142, Vladivostok, 690024, Russia*

⁵*Institute of Mathematical Problems of Biology RAS – the Branch of Keldysh Institute of Applied Mathematics of Russian Academy of Sciences Institutskaya st. 4, Pushchino, Moscow Oblast, 142290, Russia*

*E-mail: pavel.grabarnik@gmail.com

Received 14.05.2018

Revised 09.11.2018

Accepted 4.02.2019

The transition from an extensive to an intensive model of forestry and high attention paid to environmental problems when using natural resources calls for new scientific methods of assessment and prediction of resources and functions of forests in Russia. We analyzed the structure, capabilities and prospects of the main groups of mathematical models of forest ecosystems. Silvicultural growth-yield models are broadly used to simulate forest management regimes. The yield is calculated from the growth tables taking into account local light conditions. Process-based models rely on mechanisms and eco-physiological processes prescribed at some degree of detail. They are used to calculate an increment of biomass from simplified equations of photosynthesis and respiration, or from the empirical functions of net biological productivity. The combination of these models with soil models is a way to assess dynamics of soil organic matter, CO₂ emissions to the atmosphere, and availability of nitrogen for plants. Additionally, hydrothermal conditions and dynamics of grass and shrub layer can be calculated. Detailed individual-based spatially explicit models calculate growth of each tree having coordinates on the spatial grid, taking into account competition for light and soil resources. Forest models in general, and especially process models of ecosystems are science-based prediction methods which can be used to scientifically justify and make decisions on forest management.

Keywords: forest ecosystems, dynamic models, silvicultural models, soil models, process-based models.

Acknowledgements: This study was supported by the Russian Science Foundation (grant 18-14-00362 to P.Ya. Grabarnik, V.N. Shanin, I.V. Pripulina, P.V. Frolov, E.V. Zubkova, M.P. Shashkov, G.G. Frolova). Section “Models of heat and moisture regime of soils and ecosystems” was written by S.S. Bykhovets in the framework of the subject of the program of fundamental studies (project AAAA-A18-118013190176-2).

REFERENCES

- Ågren G.I., Bosatta E., *Theoretical ecosystem ecology: Understanding element cycling*, Cambridge: Cambridge university press, 1996, 252 p.
- Berezovskaya F.S., Karev G.P., Shvidenko A.Z., *Modelirovanie dinamiki drevostoev: ekologo-fiziologicheskii podkhod* (Modeling of the stand dynamics: environmental and physiological approach), Moscow: VNIITslesresurs, 1991, 84 p.
- Beringer T.I.M., Lucht W., Schaphoff S., Bioenergy production potential of global biomass plantations under environmental and agricultural constraints, *Global Change Biology Bioenergy*, 2011, Vol. 3, No. 4, pp. 299–312.
- Bhatti J., Chertov O., Komarov A., Influence of climate change, fire, insect and predation on carbon dynamics for jack pine in central Canada: simulation approach with the EFIMOD model, *International J. Climate Change: Impacts and Responses*, 2009, Vol. 1, No. 3, pp. 43–61.
- Bossel H., *TREEDYN3 Forest Simulation Model – Mathematical model, program documentation, simulation results*, Göttingen: Universität Göttingen, 1994, 118 p.
- Bourrier F., Cordonnier T., Mao Z., Saint-André L., Stokes A., Modelling and predicting the spatial distribution of tree root density in heterogeneous forest ecosystems, *Annals of Botany*, 2015, Vol. 116, No. 2, pp. 261–277.
- Bykhovets S.S., Komarov A.S., A simple statistical model of soil climate with a monthly step, *Eurasian Soil Science*, 2002, Vol. 35, No. 4, pp. 392–400.
- Chertov O., Komarov A., Kolström M., Pitkänen S., Strandman H., Zudin S., Kellomäki S., Modelling the long-term dynamics of populations and communities of trees in boreal forests based on competition for light and nitrogen, *Forest Ecology and Management*, 2003, Vol. 176, No. 1, pp. 355–369.
- Chertov O., Komarov A., Loukianov A., Mikhailov A., Nadporozhskaya M., Zubkova E., The use of forest ecosystem model EFIMOD for research and practical implementation at forest stand, local and regional levels, *Ecological Modelling*, 2006, Vol. 194, No. 1, pp. 227–232.
- Chertov O.G., *Ekologiya lesnykh zemel': pochvenno-ekologicheskie issledovaniya lesnykh mestoobitaniy* (Environment of forested lands: soil and environmental studies at forest sites), Leningrad: Nauka, 1981, 192 p.
- Chertov O.G., Komarov A.S., Theoretical approaches to modelling the dynamics of soil organic matter, *Eurasian Soil Science*, 2013, Vol. 46, No. 8, pp. 845–853.
- Chertov O.G., Komarov A.S., Nadporozhskaya M., Bykhovets S.S., Zudin S.L., ROMUL – a model of forest soil organic matter dynamics as a substantial tool for forest ecosystem modeling, *Ecological Modelling*, 2001, Vol. 138, No. 1–3, pp. 289–308.
- Chumachenko S.I., Bazovaya model' dinamiki mnogovidovogo raznovozrastnogo lesnogo tsenoza (A core model of dynamics of multi-species variously aged forest coenose), *Nauchnye trudy Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa*, 1993, No. 248, pp. 147–180.
- Chumachenko S.I., Modelirovanie dinamiki mnogovidovykh raznovozrastnykh lesnykh tsenozov (The modelling of dynamic of all-aged multispecies forest coenosis), *Zhurnal obshchei biologii*, 1998, Vol. 59, No. 4, pp. 363–376.
- Chumachenko S.I., Korotkov V.N., Palenova M.M., Politov D.V., Simulation modelling of long-term stand dynamics at different scenarios of forest management for coniferous – broad-leaved forests, *Ecological Modeling*, 2003, Vol. 170, No. 2–3, pp. 345–361.
- Daniels R.F., Burkhardt H.E., Clason T.R., A comparison of competition measures for predicting growth of loblolly pine trees, *Canadian J. Forest Research*, 1986, Vol. 16, No. 6, pp. 1230–1237.
- Fortin M., Bédard S., Deblois J., *SaMARE: un modèle par tiges individuelles destiné à la prévision de la croissance des érablières de structure inéquienne du Québec méridional*, Québec: Gouvernement du Québec, 2009, 38 p.
- Friend A.D., Stevens A.K., Knox R.G., Cannell M.G.R., A process-based, terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics (Hybrid v3.0), *Ecological Modelling*, 1997, Vol. 95, No. 2, pp. 249–287.
- Frolov P.V., Zubkova E.V., Komarov A.S., A cellular automata model for a community comprising two plant species of different growth forms, *Biology Bulletin*, 2015, Vol. 42, No. 4, pp. 279–286.
- Gobakken L.R., Mattson J., Alfredsen G., In-service performance of wood depends upon the critical *in-situ* conditions. Case studies, *The International Research Group on Wood Protection 39th Annual Meeting*, Istanbul, 25–29 May 2008, Stockholm: IRG Secretariat, 2008, Article 08-20382.
- Grabarnik P., Myllymäki M., Stoyan D., Correct testing of mark independence for marked point patterns, *Ecological Modelling*, 2011, Vol. 222, No. 23–24, pp. 3888–3894.
- Grabarnik P., Särkkä A., Modelling the spatial structure of forest stands by multivariate point processes with hierarchical interactions, *Ecological Modelling*, 2009, Vol. 220, No. 9–10, pp. 1232–1240.
- Grabarnik P.Y., Analiz gorizonta'noi struktury drevostoya: model'nyi podkhod (Analysis of the horizontal structure of a forest stand: model approach), *Lesovedenie*, 2010, No. 2, pp. 77–85.
- Grote R., Pretzsch H., A model for individual tree development based on physiological processes, *Plant Biology*, 2002, Vol. 4, No. 2, pp. 167–180.
- He H.S., Mladenoff D.J., Boeder J., An object-oriented forest landscape model and its representation of tree species, *Ecological Modelling*, 1999, Vol. 119, No. 1, pp. 1–19.
- Hirvelä H., Härkönen K., Lempinen R., Salminen O., *ME-LA2016 Reference Manual*, Helsinki: Natural Resources Institute Finland, 2017, Vol. 7, 546 p. <http://www.coupmodel.com/default.htm>, (30 January 2019). https://www.biodiversity.ru/programs/ecoservices/first-steps/Status_Quo_Report_2013_sm.pdf, (31 January 2019).
- Hynynen J., Ahtikoski A., Siitonen J., Sievänen R., Liski J., Applying the MOTTI simulator to analyse the effects of alternative management schedules on timber and non-timber production, *Forest Ecology and Management*, 2005, Vol. 207, No. 1, pp. 5–18.
- Kahle H.-P., Karjalainen T., Schuck A., Ågren G., Kellomäki S., Mellert K., Prietzel J., Rehfuess K.-E., Spiecker H., *Causes and consequences of forest growth trends in Europe: Results of the Recognition Project*, Leiden: Brill, 2008, 261 p.
- Kellomäki S., Väisänen H., Strandman H., *FINNFOR: a model for calculating the response of the boreal forest ecosystem to climate changes*, Joensuu: JoY, 1993, 120 p.
- Kimmins J.P., Maily D., Seely B., Modelling forest ecosystem net primary production: the hybrid simulation approach used in forecast, *Ecological Modelling*, 1999, Vol. 122, No. 3, pp. 195–224.
- Kolobov A.N., Modelirovanie prostranstvenno-vremennoi dinamiki drevesnykh soobshchestv: individual'no-orientovannyi podkhod (Modeling of spatiotemporal dynamics of the wooden communities: individually aligned approach), *Lesovedenie*, 2014, No. 5, pp. 72–82.

- Kolobov A.N., Frisman E.Y., Individual-based model of spatio-temporal dynamics of mixed forest stands, *Ecological Complexity*, 2016, Vol. 27, pp. 29–39.
- Komarov A., Chertov O., Bykhovets S., Shaw C., Nadporozhskaya M., Frolov P., Shashkov M., Shanin V., Grabarnik P., Priputina I., Zubkova E., Romul_Hum model of soil organic matter formation coupled with soil biota activity. I. Problem formulation, model description, and testing, *Ecological Modelling*, 2017, Vol. 345, pp. 113–124.
- Komarov A., Chertov O., Zudin S., Nadporozhskaya M., Mikhailov A., Bykhovets S., Zudina E., Zoubkova E., EFI-MOD 2 – A model of growth and elements cycling in boreal forest ecosystems, *Ecological Modelling*, 2003, Vol. 170, No. 2–3, pp. 373–392.
- Komarov A.S., Zubkova E.V., Frolov P.V., Kletochno-avtomatnaya model' dinamiki populyatsii i soobshchestv kustarnichkov (Cellular-automata model of the dwarf shrubs populations and communities dynamics), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2015, No. 3, pp. 57–69.
- Korzukhin M.D., Ter-Mikaelian M.T., Wagner R.G., Process versus empirical models: which approach for forest ecosystem management?, *Canadian J. Forest Research*, 1996, Vol. 26, No. 5, pp. 879–887.
- Korzukhin M.D., Tselniker Y.L., Semenov S.M., Ecophysiological model of net primary production of woody species and estimation of their climatic ranges, *Russian Meteorology and Hydrology*, 2008, Vol. 33, No. 12, pp. 790–800.
- Kryudener A.A., *Osnovy klassifikatsii tipov nasazhdenii i ikh narodokhozyaistvennoe znachenie v obikhode strany* (Fundamentals of classification of forest types: the value for public economy in practice of the country), Petrograd: Tipografiya Glavnogo Upravleniya Udelov, 1916, 190 p.
- Kudeyarov V.N., *Modelirovanie dinamiki organicheskogo veshchestva v lesnykh ekosistemakh* (Modeling of organic matter dynamics in forest ecosystems), Moscow: Nauka, 2007, 380 p.
- Kurz W.A., Dymond C.C., White T.M., Stinson G., Shaw C.H., Rampley G.J., Smyth C., Simpson B.N., Neilson E.T., Trofymow J.A., Metsaranta J., Apps M.J., CBM-CFS3: A model of carbon-dynamics in forestry and land-use change implementing IPCC standards, *Ecological Modelling*, 2009, Vol. 220, No. 4, pp. 480–504.
- 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* Boca Raton: CRC Press, 2016, pp. 223–266 (604 p.).
- Law R., Illian J., Burslem D.F.R.P., Gratzner G., Gunatilleke C.V.S., Gunatilleke I.A.U.N., Ecological information from spatial patterns of plants: insights from point process theory, *J. Ecology*, 2009, Vol. 97, No. 4, pp. 616–628.
- Li C., Frolking S., Frolking T.A., A model of nitrous oxide evolution from soil driven by rainfall events: 1. Model structure and sensitivity, *J. Geophysical Research: Atmospheres*, 1992, Vol. 97, No. D9, pp. 9759–9776.
- Linkosalo T., Kolari P., Pumpanen J., New decomposition rate functions based on volumetric soil water content for the ROMUL soil organic matter dynamics model, *Ecological Modelling*, 2013, Vol. 263, pp. 109–118.
- Liski J., Palosuo T., Peltoniemi M., Sievänen R., Carbon and decomposition model Yasso for forest soils, *Ecological Modelling*, 2005, Vol. 189, No. 1, pp. 168–182.
- Marconi S., Chiti T., Nolè A., Valentini R., Collalti A., The role of respiration in estimation of net carbon cycle: Coupling soil carbon dynamics and canopy turnover in a novel version of 3D-CMCC forest ecosystem model, *Forests*, 2017, Vol. 8, No. 6, Article 220.
- Matejcek L., Vavrova E., Cudlin P., Spatio-temporal modelling of ground vegetation development in mountain spruce forests, *Ecological Modelling*, 2011, Vol. 222, No. 14, pp. 2584–2592.
- Menzhulin G.V., Modelirovanie vlogoobmena i transpiratsii v sisteme pochva-rastenie-atmosfera (Modeling of water cycle and transpiration between soil, plant and the atmosphere), In: *Trudy Gosudarstvennogo gidrologicheskogo instituta (Proceedings of the State hydrological institute)*: 1977, Vol. 247, pp. 36–44.
- Miina J., Pukkala T., Application of ecological field theory in distance-dependent growth modelling, *Forest Ecology and Management*, 2002, Vol. 161, No. 1, pp. 101–107.
- Mikhailov A.V., Model' dinamiki zhivogo napochvennogo pokrova v lesu (Modelling of dynamics of ground cover in forest), In: *Matematika. Komp'yuter. Obrazovanie (Mathematics. Computer. Education)* Moscow: Progress-Traditsiya, 2001, Vol. 8, Part 2, pp. 651–655 (688 p.).
- Mony C., Garbey M., Smaoui M., Benot M.L., Large scale parameter study of an individual-based model of clonal plant with volunteer computing, *Ecological Modelling*, 2011, Vol. 222, No. 4, pp. 935–946.
- Nabuurs G.-J., Schelhaas M.-J., Pussinen A., Validation of the European Forest Information Scenario Model (EFIS-CEN) and a projection of Finnish forests, *Silva Fennica*, 2000, Vol. 34, No. 2, pp. 167–179.
- Oborny B., Czárán T., Kun Á., Exploration and exploitation of resource patches by clonal growth: a spatial model on the effect of transport between modules, *Ecological Modelling*, 2001, Vol. 141, No. 1, pp. 151–169.
- Parton W.J., Abiotic section of ELM, In: *Grassland simulation model* New York: Springer, 1978, pp. 31–53 (298 p.).
- Parton W.J., Stewart J.W.B., Cole C.V., Dynamics of C, N, P and S in grassland soils: a model, *Biogeochemistry*, 1988, Vol. 5, No. 1, pp. 109–131.
- Pastor J., Post W.M., *Development of a linked forest productivity – soil process model*, Oak Ridge: Oak Ridge National Laboratory, 1985, 168 p.
- Peng C., Liu J., Dang Q., Apps M., Jiang H., TRIPLEX: a generic hybrid model for predicting forest growth and carbon and nitrogen dynamics, *Ecological Modelling*, 2002, Vol. 153, No. 1–2, pp. 109–130.
- Perttunen J., *The LIGNUM functional-structural tree model. Doctor of philosophy thesis*, Helsinki: TKK, 2009, 52 p.
- Petrovavlovskii B.S., Mathematical and cartographic modeling of optimal sites for the growth of forest-forming species (for Primorsky krai as an example), *Contemporary Problems of Ecology*, 2011, Vol. 4, No. 6, pp. 563–567.
- Poluektov R.A., Smolyar E.I., Terleev V.V., Topazh A.G., *Modeli produktionnogo protsessa sel'skokhozyaistvennykh kul'tur* (Models of production process of crops), Saint Petersburg: Izd-vo SPbGU, 2006, 396 p.
- Porté A., Bartelink H.H., Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management, *Ecological Modelling*, 2002, Vol. 150, No. 1, pp. 141–188.
- Priputina I.V., Frolova G.G., Bykhovets S.S., Shanin V.N., Lebedev V.G., Shestibratov K.A., Modelirovanie produktivnosti lesnykh plantatsii pri raznykh skhemakh prostranstvennogo razmeshcheniya derev'ev (Modeling the productivity of forest plantations with the different spacing the trees), *Matematicheskaya biologiya i bioinformatika*, 2016, Vol. 11, No. 2, pp. 245–262.

- Razumovskii S.M., *Trudy po ekologii i biogeografii (Ecological and biogeographical studies)*, Moscow: KMK, 2011, 722 p.
- Salas E., Ozier-Lafontaine H., Nygren P., A fractal root model applied for estimating the root biomass and architecture in two tropical legume tree species, *Annals of Forest Science*, 2004, Vol. 61, No. 4, pp. 337–345.
- Schelhaas M.J., Eggers J., Lindner M., Nabuurs G.J., Pussinen A., Päivinen R., Schuck A., Verkerk P.J., Van Der Werf D.C., Zudin S., *Model documentation for the European Forest Information Scenario model (EFISCEN 3.1.3)*, Wageningen: Alterra, 2007, 118 p.
- Schelhaas M.J., Van Esch P.W., Groen T.A., De Jong B.H.J., Kanninen M., Liski J., Masera O., Mohren G.M.J., Nabuurs G.J., Palosuo T., Pedroni L., Vallejo A., Vilén T., *CO2FIX V 3.1 – A modelling framework for quantifying carbon sequestration in forest ecosystems*, Wageningen: Alterra, 2004, 122 p.
- Scheller R.M., Domingo J.B., Sturtevant B.R., Williams J.S., Rudy A., Gustafson E.J., Mladenoff D.J., Design, development, and application of LANDIS-II, a spatial landscape simulation model with flexible temporal and spatial resolution, *Ecological Modelling*, 2007, Vol. 201, No. 3, pp. 409–419.
- Schneider R., Franceschini T., Fortin M., Martin-Ducup O., Gauthray-Guyénet V., Larocque G.R., Marshall P., Bérubé-Deschênes A., Growth and yield models for predicting tree and stand productivity, In: *Ecological Forest Management Handbook* Boca Raton: CRC Press, 2016, pp. 141–178 (604 p.).
- Seidl R., Rammer W., Scheller R.M., Spies T.A., An individual-based process model to simulate landscape-scale forest ecosystem dynamics, *Ecological Modelling*, 2012, Vol. 231, pp. 87–100.
- 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., New procedure for the simulation of belowground competition can improve the performance of forest simulation models, *European J. Forest Research*, 2015, Vol. 134, No. 6, pp. 1055–1074.
- Shanin V.N., Komarov A.S., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Modelling carbon and nitrogen dynamics in forest ecosystems of Central Russia under different climate change scenarios and forest management regimes, *Ecological Modelling*, 2011, Vol. 222, No. 14, pp. 2262–2275.
- Shugart H.H., *A theory of forest dynamics: The ecological implications of forest succession models*, Berlin: Springer, 1984, 278 p.
- Shuman J.K., Shugart H.H., Krankina O.N., Testing individual-based models of forest dynamics: Issues and an example from the boreal forests of Russia, *Ecological Modelling*, 2014, Vol. 293, pp. 102–110.
- Shvidenko A.Z., Shchepashchenko D.G., Nil'son S., Bului Y.I., *Tablitsy i modeli khoda rosta i produktivnosti nasazhdenii osnovnykh lesoobrazuyushchikh porod Severnoi Evrazii: normativno-spravochnye materialy* (Tables and models of growth and productivity of forests of major forest forming species of Northern Eurasia), Moscow: Izd-vo Rosleskhoz, PIASA, 2008, 886 p.
- Sitch S., Smith B., Prentice I.C., Arneth A., Bondeau A., Cramer W., Kaplan J.O., Levis S., Lucht W., Sykes M.T., Thonicke K., Venevsky S., Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model, *Global Change Biology*, 2003, Vol. 9, No. 2, pp. 161–185.
- Smirnova O.V., *Vostochnoevropeiskie lesa: istoriya v golo-tsene i sovremennost'* (Eastern European forest in the Holocene and modern history), Moscow: Nauka, 2004, Vol. 1, 479 p.
- Somogyi Z., A framework for quantifying environmental sustainability, *Ecological Indicators*, 2016, Vol. 61, Part 2, pp. 338–345.
- Stoyan D., Stoyan H., *Fractals, random shapes, and point fields: methods of geometrical statistics*, Chichester: John Wiley & Sons, 1994, 389 p.
- Sysuev V.V., Bondar' Y.N., Chumachenko S.I., Modelirovanie struktury landshaftov i dinamiki drevostoev dlya planirovaniya ustoichivogo lesopol'zovaniya (Modeling of landscape structure and forest stands dynamics for sustainable forest management planning purposes), *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 5: Geografiya*, 2010, No. 6, pp. 39–48.
- Tiktak A., Van Grinsven H.J.M., Review of sixteen forest-soil-atmosphere models, *Ecological Modelling*, 1995, Vol. 83, No. 1–2, pp. 35–53.
- Tobin B., Čermák J., Chiatante D., Danjon F., Di Iorio A., Dupuy L., Eshel A., Jourdan C., Kallikokki T., Laiho R., Nadezhdina N., Nicoll B., Pagès L., Silva J., Spanos I., Towards developmental modelling of tree root systems, *Plant Biosystems*, 2007, Vol. 141, No. 3, pp. 481–501.
- Wiegand T., Moloney K.A., *Handbook of spatial point-pattern analysis in ecology*, Boca Raton: CRC Press, 2013, 538 p.
- Wildová R., Gough L., Herben T., Hershock C., Goldberg D.E., Architectural and growth traits differ in effects on performance of clonal plants: an analysis using a field-parameterized simulation model, *Oikos*, 2007, Vol. 116, No. 5, pp. 836–852.
- Yue C., Kahle H.-P., Von Wilpert K., Kohnle U., A dynamic environment-sensitive site index model for the prediction of site productivity potential under climate change, *Ecological Modelling*, 2016, Vol. 337, pp. 48–62.
- Zamolodchikov D.G., Grabovskii V.I., Kraev G.N., A twenty year retrospective on the forest carbon dynamics, *Contemporary Problems of Ecology*, 2011, Vol. 4, No. 7, pp. 706–715.
- Zamolodchikov D.G., Korovin G.N., Gitarskii M.L., Byudzhet ugleroda upravlyaemykh lesov Rossiiskoi Federatsii (Carbon budget of the managed forests of the Russian Federation), *Lesovedenie*, 2007, No. 6, pp. 23–34.
- Zhukova L.A., Kontsepsiya fitogenykh polei i sovremennye aspekty ikh izucheniya (Concept phytogenic fields and current issues their study), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi Akademii nauk*, 2012, Vol. 14, No. 1–6, pp. 1462–1465.