

УДК: 630.161.32

Модельный подход к определению валовой и нетто первичной продукции лесных экосистем по величине поглощенной фотосинтетически активной радиации

А. В. Ольчев

ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук»,
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский пр., д. 33

E-mail: aoltche@gmail.com

Получено 21 января 2016 г.,
после доработки 21 марта 2016 г.

В работе предложена простая нелинейная модель, позволяющая рассчитать суточные и месячные значения валовой (GPP) и нетто (NPP) первичной продукции лесов по параметрам, характеризующим эффективность использования растениями ФАР на GPP и NPP, а также по интегральной величине поглощенной растительностью фотосинтетически активной радиации ФАР, определяемой в ходе измерений, в том числе средствами дистанционного зондирования. Необходимые для построения модели значения GPP и NPP определялись по данным измерений потоков CO₂ в еловых и влажных тропических лесах с применением процесс-ориентированной модели Mixfor-SVAT.

Ключевые слова: валовая и нетто первичная продукция, тропические леса, еловые леса, SVAT-модель, эффективность использования ФАР на фотосинтез, дистанционное зондирование

A modeling approach to estimate the gross and net primary production of forest ecosystems as a function of the fraction of absorbed photosynthetically active radiation

A. V. Olchev

*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
33 Leninskiy Pr., Moscow, 119071, Russia*

Abstract. — A simple non-linear model allowing to calculate daily and monthly GPP and NPP of forests using parameters characterizing the light-use efficiencies for GPP and NPP, and integral values of absorbed photosynthetically active radiation, obtained using field measurements and remote sensing data was suggested. Daily and monthly GPP, NPP of the forest ecosystems were derived from the field measurements of the net ecosystem exchange of CO₂ in the spruce and tropical rain forests using a process-based Mixfor-SVAT model.

Keywords: gross and net primary production, tropical rainforests, spruce forests, SVAT model, light use efficiency, remote sensing

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2016, vol. 8, no. 2, pp. 345–353 (Russian).

Исследование поддержано грантом Российского научного фонда (РНФ 14-27-00065).

Введение

Задача получения оперативной информации о динамике валовой (GPP) и нетто (NPP) первичной продукции растительных сообществ в локальном и региональном масштабе чрезвычайно важна в силу наблюдаемых в настоящее время резких изменений глобальных климатических условий и важной роли растительности, и прежде всего лесов, в поддержании устойчивого баланса парниковых газов в атмосфере.

Методика расчета среднесуточных и среднемесячных значений GPP и NPP по величине поглощенной растительным покровом фотосинтетически активной радиации, ФАР (aQ), была впервые предложена Дж. Монтеиссом [Monteith, 1977] и в настоящее время является одной из наиболее распространенных при определении GPP и NPP растительных сообществ в локальном и региональном масштабе. Она основана на гипотезе о линейной зависимости GPP и NPP, оцененных за некоторый интервал времени не менее суток, от aQ [Ruimy et al., 1996; Running et al., 2000, 2004; Xiao et al., 2004; Heinsch et al., 2006; Барталев и др., 2011]. В качестве коэффициента пропорциональности в этих зависимостях используется величина, характеризующая эффективность использования растениями ФАР для GPP (ε_{GPP}) и NPP (ε_{NPP}). Значения этих параметров для различных типов растительности обычно определяются по результатам прямых измерений потоков приходящей и отраженной от земной поверхности солнечной радиации, измерений потоков CO₂ над растительным покровом и расчетов GPP и NPP с использованием различных методических подходов и математических моделей [Falge et al., 2002; Heinsch et al., 2006]. В оперативной практике значения этих параметров обычно принимаются постоянными, хотя в некоторых случаях при расчетах рассматриваются также и зависимости этих параметров от температуры, влажности почвы и фенологической фазы развития растений [Xiao et al., 2004]. Для определения величины aQ кроме прямых наземных измерений часто используются данные дистанционного зондирования, а также расчеты с применением математических моделей, позволяющих, в частности, исключить влияние почвы на величину aQ [Ольчев, 2015].

Результаты многочисленных современных исследований, направленных на определение GPP и NPP различных растительных сообществ, а также на анализ зависимости GPP и NPP от aQ, отмечают не только существенную изменчивость значений ε_{GPP} и ε_{NPP} для разных типов растительности [Ruimy et al., 1999; Running et al., 2000; Turner et al., 2006], но и часто наблюдаемый нелинейный характер зависимости между GPP, NPP и aQ [Turner et al., 2003; Ibrom et al., 2008]. Очевидно, что применение для подобных нелинейных зависимостей упрощенных линейных параметризаций может привести к значительным погрешностям в оценке GPP и NPP. Чтобы учесть подобную нелинейность в зависимости GPP и NPP от aQ, Ибром с соавт. [Ibrom et al., 2008] предложили использовать кусочно-гладкую функцию, состоящую из двух участков. При малых значениях aQ данная функция предполагает линейное увеличение GPP и NPP с ростом aQ, а при значениях aQ выше некоторого критического значения предполагает отсутствие зависимости GPP и NPP от aQ. В качестве альтернативного подхода для описания зависимости GPP и NPP от aQ рассматривается также использование классических гиперболических функций и нелинейных функций с экспоненциальным выходом на насыщение, подобных тем, что используют при описании кривых фотосинтеза в течение светового дня [Thornley, 1976]. До настоящего времени, однако, данный вид зависимостей не нашел широкого применения в экспериментальных исследованиях, что обусловлено, в частности, дефицитом репрезентативных экспериментальных оценок среднесуточных и среднемесячных значений GPP и NPP для различных типов лесных экосистем.

В рамках проведенного исследования были проанализированы зависимости GPP и NPP от aQ для двух контрастных типов лесных сообществ: елового леса в Золлинговском национальном парке в Германии и влажного тропического леса в экваториальной Индонезии. По результатам анализа полученных данных предложена простая модель, позволяющая рассчитать GPP и NPP с учетом разнообразия их откликов на изменение aQ при суточном и месячном масштабах осреднения.

Определение GPP, NPP лесов по измерениям и расчетам с помощью математической модели

Чтобы получить данные о GPP, NPP и aQ для выбранных лесных растительных сообществ, применяли комплексный подход, основанный на использовании данных экспериментальных наблюдений за aQ и потоками CO₂ над пологом леса [Ibrom et al., 1996, 2007; Panferov et al., 2009; Olchev et al., 2015], а также результатов расчетов с помощью процесс-ориентированной математической модели Mixfor-SVAT [Olchev et al., 1996, 2002, 2008, 2015]. Измерения потоков CO₂ в выбранных лесных экосистемах проводились с использованием метода турбулентных пульсаций с помощью оборудования, установленного на метеорологических вышках над лесом [Ibrom et al., 1996, 2007]. Измерения потоков в еловом лесу Золлинга проводили непрерывно в период с 1996 по 1998 год, а во влажных тропических лесах Индонезии — с 2004 по 2008 год. С помощью Mixfor-SVAT заполняли пропуски в рядах наблюдений за потоками, обусловленные слабой турбулентностью, осадками и техническими сбоями измерительного оборудования [Ольчев, 2015]. С помощью модели проводили также расчеты GPP и NPP и оценивали величины aQ исследуемых древостоев без учета вклада почвенного покрова в суммарное поглощение ФАР.

Использованная в исследовании одномерная процесс-ориентированная математическая модель MixFor-SVAT была разработана для расчета потоков радиации, тепла, H₂O и CO₂ как в монодоминантных, так и в разновозрастных смешанных древостоях [Ольчев и др., 2008, 2009; Olchev et al., 2002, 2008]. Основным преимуществом модели является ее способность не только определять интегральные потоки H₂O и CO₂ на уровне всей экосистемы, но и адекватно оценивать вклад почвы, лесной подстилки, а также деревьев разных пород в суммарные потоки с учетом их индивидуального отклика на изменения условий внешней среды, фенологических особенностей, а также различий в структуре и биофизических свойствах. В модели подробно учитывается структура растительности и основных почвенных горизонтов, определяются индивидуальные оптические и экофизиологические параметры (максимальная устьичная проводимость, скорость фотосинтеза и дыхания, их зависимости от параметров внешней среды, и др.) для основных пород деревьев и растительности нижних ярусов. Сопряженное описание H₂O- и CO₂-обмена между древостоем, почвой и атмосферой, а также учет нестационарности переноса влаги и ее накопления в древесных растениях позволяют адекватно смоделировать, суточную динамику фотосинтеза и транспирацию деревьев в различных метеорологических и почвенных условиях. Применение подхода Фаркхара [Farquhar et al., 1980] для описания процесса фотосинтеза в MixFor-SVAT позволяет проводить расчеты скорости ассимиляции CO₂ растениями с учетом возможных изменений запасов минеральных веществ в растениях и почве, а также содержания CO₂ в воздухе. Согласно выбранному подходу скорость фотосинтеза определяется тремя важнейшими параметрами: скоростью ассимиляции CO₂, лимитируемой активностью РБФК/О (рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы) (A_V), скоростью переноса электронов для регенерации акцептора РБФ (рибулозобисфосфата) (A_J) и скоростью утилизации триозофосфатов, характеризующей доступность внутренних неорганических фосфатов для цикла Кальвина, A_P [Farquhar et al., 1980; Sharkey et al., 2007]:

$$A_t = \min \{A_V, A_J, A_P\} - R_t. \quad (1)$$

Начальный участок углекислотной кривой фотосинтеза (при низких значениях C_i менее ~100 ppm) отражает активность РБФК/О при насыщающем пуле РБФ. При этом активность РБФК/О является лимитирующим звеном в реакции карбоксилирования. Участок углекислотной кривой в области выхода на плато соответствует наложению дополнительных ограничений на скорость фотосинтеза, связанных вначале с лимитирующим влиянием скорости регенерации РБФ, а затем с изменением запасов неорганических фосфатов в листьях.

Согласно Фаркхару [Farquhar et al., 1980; De Pury, Farquhar, 1997] выражение для A_V может быть представлено в виде

$$A_V = V_{C_{MAX}} \cdot \frac{(C_i - \Gamma^*)}{C_i + K_c \cdot (1 + O_i/K_o)}, \quad (2)$$

где $V_{\text{СМАХ}}$ — максимальная скорость карбоксилирования РБФК/О листа, O_i — содержание кислорода в межклетниках, Γ^* — углекислотный компенсационный пункт, K_c , K_o — коэффициенты Михаэлиса–Ментен для реакции карбоксилирования и оксигенирования соответственно.

При расчете A_J использовали выражение, предложенное Фаркхаром [De Pury, Farquhar, 1997]:

$$A_J = \left(\frac{J}{4}\right) \cdot \frac{(C_i - \Gamma^*)}{(C_i + 2 \cdot \Gamma^*)}, \quad (3)$$

где J — скорость переноса электронов для регенерации акцептора РБФ.

Зависимость J от поглощенной листом ФАР (Q) получается при решении квадратного уравнения [de Pury, Farquhar, 1997]

$$\Theta \cdot J^2 - (\alpha \cdot Q + J_{\text{МАХ}}) \cdot J + \alpha \cdot Q \cdot J_{\text{МАХ}} = 0 \quad (4)$$

и имеет вид [von Caemmerer, 2000]

$$J = \frac{\alpha \cdot Q + J_{\text{МАХ}} - \sqrt{(\alpha \cdot Q + J_{\text{МАХ}})^2 - 4 \cdot \Theta \cdot \alpha \cdot Q \cdot J_{\text{МАХ}}}}{2 \cdot \Theta}, \quad (5)$$

где $J_{\text{МАХ}}$ — максимальная скорость переноса электронов для регенерации акцептора РБФ при световом насыщении, Θ — параметр, определяющий радиус кривизны зависимости J от Q на участке выхода на плато, и $\alpha = dJ/dQ$ при $Q \rightarrow 0$.

Величина A_p определяется как [Sharkey et al., 2007]

$$A_p = 3 \cdot TPU, \quad (6)$$

где TPU — скорость утилизации триозофосфатов, характеризующая доступность в листе внутренних неорганических фосфатов для цикла Кальвина.

Для определения R_l в расчетах использовали функцию Аррениуса:

$$R_l = R_{l,\text{ref}} \cdot \exp\left[\frac{E_a \cdot (T - T_{\text{ref}})}{T_{\text{ref}} \cdot R \cdot T}\right], \quad (7)$$

где $R_{l,\text{ref}}$ — дыхание экосистемы при температуре $T_{\text{ref}} = 25^\circ\text{C}$, T — температура воздуха в К, E_a — энергия активации, зависящая от свойств растительного покрова в Дж моль⁻¹, R — универсальная газовая постоянная ($R = 8.134$ Дж К⁻¹ моль⁻¹).

Адекватность разработанной Mixfor-SVAT модели проверили с помощью результатов прямых измерений потоков солнечной радиации, CO₂ и H₂O, а также данных микроклиматических наблюдений в различных типах лесных и травяных экосистем умеренных и тропических широт с различным видовым составом и контрастными условиями окружающей среды. Сравнение показало хорошее согласование смоделированных и измеренных величин как в суточной динамике, так и в годовом ходе при разных погодных условиях и условиях почвенного увлажнения [Olchev et al., 2002, 2008; Falge et al., 2005].

Параметризация зависимости GPP и NPP от аQ для влажных тропических и еловых лесов

Для анализа зависимостей GPP, NPP от аQ во влажном тропическом лесу в Индонезии и еловом лесу в Золлинговском национальном парке в Германии использовали среднесуточные и среднемесячные значения этих параметров, оцененные с помощью метеорологических дан-

ных наблюдений и восстановленных непрерывных рядов по потокам CO₂ над пологом леса с помощью модели Mixfor-SVAT [Ольчев, 2015]. На первом шаге была проведена проверка гипотезы о линейном характере зависимости GPP и NPP растительного покрова от aQ:

$$GPP = \varepsilon_{GPP} \cdot aQ, \quad NPP = \varepsilon_{NPP} \cdot aQ. \quad (8)$$

Результаты анализа зависимостей GPP и NPP от aQ для выбранных лесных растительных сообществ при разных масштабах осреднения по времени показывают существенные отличия в отклике GPP и NPP на изменение aQ. В частности, для влажного тропического леса в Индонезии классический линейный вид зависимости (8) как для суточного, так и для месячного масштаба осреднения наблюдается лишь между NPP и aQ (рис. 1). Зависимость GPP от aQ характеризуется четко выраженной нелинейностью, которая проявляется в постепенном уменьшении скорости роста GPP с увеличением aQ ($\Delta GPP/\Delta aQ$). Наиболее четко нелинейность проявляется в зависимости среднесуточных значений GPP от aQ (рис. 1). Зависимость среднесуточных значений GPP от aQ характеризуется довольно слабой кривизной и в целом близка к линейной. Однако если линейная функция, описывающая зависимость, например, NPP от aQ, имеет точку пересечения с осью Y в начале координат (0, 0), то линейная функция, аппроксимирующая зависимость GPP от aQ, имеет точку пересечения с осью ординат в некоторой отличной от нуля точке (0, Y₀) (Y₀ > 0). При этом средний угол наклона этой линейной функции близок к углу наклона касательной для участка кривой, описывающей зависимость среднесуточных значений GPP от aQ при высоких суточных суммах aQ.

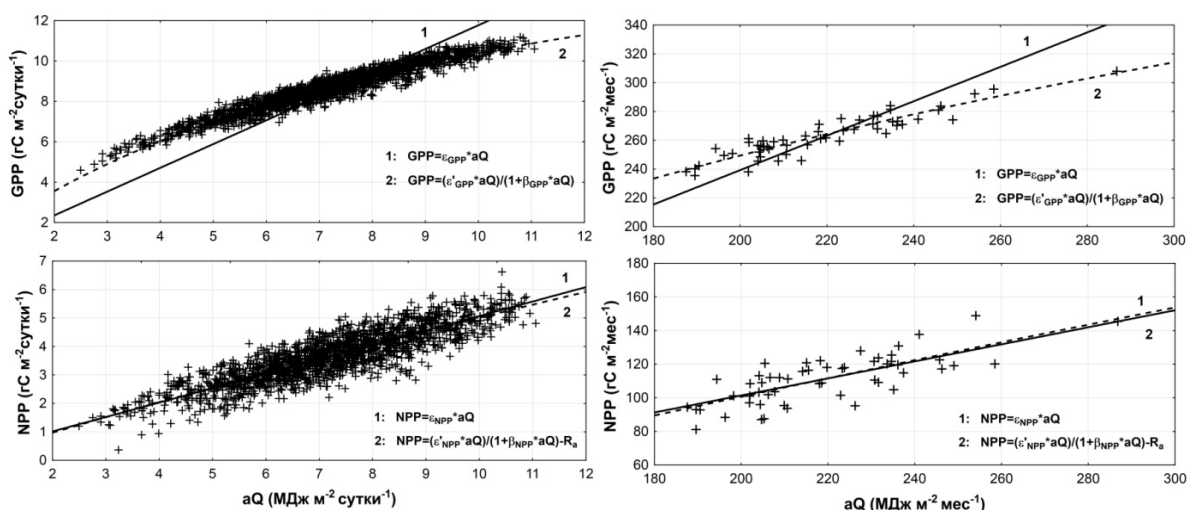


Рис. 1. Зависимость GPP (вверху) и NPP (внизу) от поглощенной ФАР (aQ) для влажного тропического леса в Индонезии при суточном (слева) и месячном (справа) масштабе осреднения. Сплошная линия соответствует линейной аппроксимации зависимости GPP и NPP от aQ (8), пунктирная — гиперболической (9)

Результаты анализа зависимости GPP и NPP от aQ для елового спелого леса в Золлинговском национальном парке в Центральной Германии обнаруживают наличие близкой к линейной связи между GPP и aQ и NPP и aQ для всего диапазона aQ как при суточном, так и при месячном масштабе осреднения (рис. 2).

Различия в зависимости GPP и NPP от aQ для разных растительных сообществ, очевидно, могут быть обусловлены совокупностью факторов, и прежде всего (i) квазилинейным ростом скорости ассимиляции CO₂ растений при низких значениях ФАР, (ii) существенным лимитирующим влиянием активности РБФК/О на скорость ассимиляции CO₂ при высоких значениях ФАР (световое насыщение), характерным для растений с C₃-типом фотосинтеза, и (iii) близкой к экспоненциальной зависимостью скорости темнового дыхания и брутто фотосинтеза от температуры (при значениях температуры ниже некоторого порогового значения, после которого

наблюдается падение скорости ассимиляции). При этом важно учитывать наличие высокой корреляционной зависимости между количеством поступившей к земной поверхности ФАР и температурами воздуха и растительного покрова. Таким образом, при малоизменяющейся среднесуточной температуре, характерной, в частности, для зоны влажных тропических лесов в условиях экваториального климата, ключевое влияние на гиперболический вид зависимости GPP от aQ оказывает лимитирующее влияние активности РБФК/О в листьях растений на скорость фотосинтеза при высоких суммах поступающей к земной поверхности ФАР. В еловом лесу эффект снижения скорости ассимиляции при высоких значениях ФАР проявляется существенно слабее, чем в тропических широтах. Это может быть связано со значительным внутригодовым разбросом значений температуры воздуха в умеренных широтах и устойчивой зависимостью скорости фотосинтеза от температуры. Линейный характер зависимости NPP от aQ для влажных тропических лесов может быть обусловлен внутрисуточными колебаниями температуры воздуха и их влиянием на скорость темнового дыхания листьев и нефотосинтезирующих элементов растений. Сходные механизмы, очевидно, обуславливают и линейный характер зависимости NPP от aQ для еловых лесов.

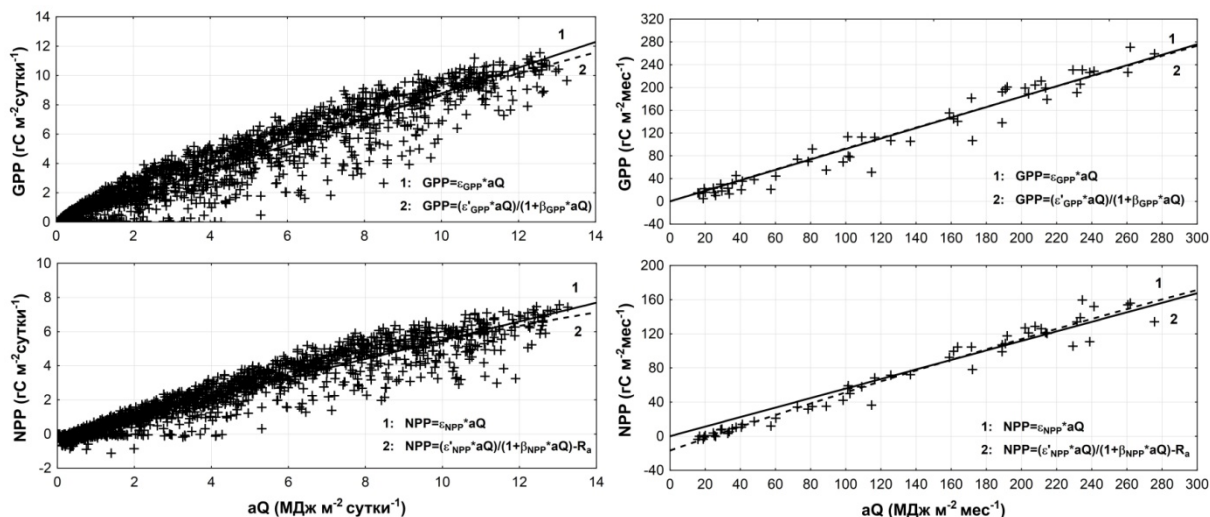


Рис. 2. Зависимость GPP (вверху) и NPP (внизу) от поглощенной ФАР (aQ) для елового леса в Золлинговском национальном парке (Центральная Германия) при суточном (слева) и месячном (справа) масштабе осреднения. Сплошная линия соответствует линейной аппроксимации зависимости GPP и NPP от aQ (8), и пунктирная — гиперболической (9)

Для учета и параметризации выявленных нелинейных эффектов в зависимости GPP и NPP от aQ при различных масштабах осреднения по времени была предложена нелинейная модель, основанная на классическом подходе Монси и Саеки [Monsi, Saeki, 1953] к расчету скорости фотосинтеза отдельного листа растения:

$$GPP = (\varepsilon'_{GPP} \cdot aQ) / (1 + \beta_{GPP} \cdot aQ), \quad NPP = (\varepsilon'_{NPP} \cdot aQ) / (1 + \beta_{NPP} \cdot aQ) - R_a. \quad (9)$$

Параметры ε'_{GPP} и ε'_{NPP} определяют угол наклона касательной к графику функции в точке ее пересечения с осью ординат ($aQ = 0$) и эквивалентны величинам ε_{GPP} и ε_{NPP} в уравнениях (8). Параметры β_{GPP} и β_{NPP} определяют степень изогнутости кривых, и при $\beta_{GPP}, \beta_{NPP} \rightarrow 0$ уравнения (9) превращаются в линейные по подобию с (8). Величина R_a характеризует скорость автотрофного дыхания растительного покрова.

Для параметризации предложенной модели использовали восстановленные ряды наблюдений по GPP и NPP от aQ в исследуемых лесных экосистемах для суточного и месячного масштаба осреднения. Значения коэффициентов в уравнениях (9) рассчитывали с помощью метода наименьших квадратов, применяя алгоритм Левенберга–Марквардта.

Результаты оценки параметров ε'_{GPP} и ε'_{NPP} , характеризующих скорость изменения суточных значений GPP и NPP от aQ при малых значениях aQ ($aQ \rightarrow 0$) и определяющих эффективность использования растительными сообществами влажных тропических лесов ФАР для GPP и NPP, показали, что величина ε'_{GPP} почти в 4 раза превышает ε'_{NPP} (ε'_{GPP} и ε'_{NPP} равны 2.159 и 0.572 соответственно). Сходные различия были выявлены и для значений параметров ε'_{GPP} и ε'_{NPP} , определенных на основе анализа месячных значений GPP, NPP и aQ (ε'_{GPP} и ε'_{NPP} равны 2.015 и 0.516 соответственно). Значения параметров, характеризующих кривизну гиперболической функции, описывающей зависимость суточных и месячных значений GPP от aQ (β_{GPP}), составляли соответственно 0.108 и 0.003. Значение этого параметра для кривой, описывающей зависимость суточных значений NPP от aQ , равнялось 0.011, а для кривой, описывающей зависимость месячных значений NPP от aQ , не превышало 0.001.

Выполненные расчеты параметров ε'_{GPP} и ε'_{NPP} для елового леса Золлинговского национального парка показали их существенные отличия от значений параметров, полученных для влажного тропического леса. При суточном масштабе осреднения GPP и NPP значения ε'_{GPP} и ε'_{NPP} равны 0.968 и 0.781, а при осреднении за месяц — 0.921 и 0.712 соответственно. Таким образом, величина ε'_{GPP} для влажного тропического леса более чем в два раза превосходит значение ε'_{GPP} для елового леса, в то время как для NPP прослеживается обратная тенденция: ε'_{NPP} елового леса выше ε'_{NPP} влажного тропического леса как при суточном, так и при месячном масштабе осреднения. Также для елового леса важно отметить существенно меньшие, чем для влажного тропического леса, отличия между значениями ε'_{GPP} и ε'_{NPP} .

Заключение

Результаты проведенного анализа зависимостей GPP и NPP от aQ при разных масштабе осреднения по времени (сутки, месяц) показали наличие существенных различий между влажными тропическими лесами и еловыми лесами умеренных широт. Для елового леса характерна устойчивая и близкая к линейной зависимость суточных и месячных сумм GPP и NPP от aQ . Сходная линейная зависимость прослеживается и в зависимости между NPP влажного тропического леса от aQ . Однако зависимость GPP влажного тропического леса от aQ , особенно при суточном осреднении, отличается четко выраженной нелинейностью, проявляющейся в устойчивом уменьшении $\Delta GPP/\Delta aQ$ с ростом aQ . Пренебрежение выявленной нелинейностью в зависимости GPP от aQ может привести к существенным погрешностям при использовании классического линейного уравнения для расчета GPP: при низких значениях aQ , соответствующих, например, влажному сезону года, применение линейной функции может привести к занижению значений GPP, а при высоких aQ , наоборот, к ее завышению.

Предложенная нелинейная модель для описания зависимости GPP и NPP от aQ (9) позволяет адекватно аппроксимировать как классическую линейную зависимость GPP и NPP от aQ , так и нелинейную, что делает ее более универсальной и надежной при проведении расчетов GPP и NPP по результатам измерений aQ .

Расчеты значений ε'_{GPP} показали, что значение ε'_{GPP} для влажного тропического леса более чем в два раза превосходит значения ε'_{GPP} для елового леса в умеренных широтах. Для ε'_{NPP} прослеживается обратная тенденция: ε'_{NPP} елового леса в Золлинговском национальном парке выше ε'_{NPP} влажного тропического леса.

Список литературы

- Барталев С. А., Егоров В. А., Ершов Д. В. и др. Спутниковое картографирование растительного покрова России по данным спектрорадиометра MODIS // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. — 2011. — Т. 8, № 4. — С. 285–302.
- Ольчев А. В., Курбатова Ю. А., Варлагин А. В. и др. Модельный подход для описания переноса CO₂ между лесными экосистемами и атмосферой // Лесоведение. — 2008. — № 3. — С. 3–13.
- Ольчев А. В., Курбатова Ю. А., Татаринов Ф. А. и др. Оценка первичной валовой и чистой продуктивности еловых лесов Центрально-Европейской части России с помощью полевых измерений и математической модели // Успехи современной биологии. — 2009. — № 6. — С. 565–577.
- Ольчев А. В. Потоки CO₂ и H₂O в лесных экосистемах в условиях изменяющегося климата (оценка с применением математических моделей): Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. — М.: Генезис, 2015. — 51 с.
- von Caemmerer S. Biochemical Models of Leaf Photosynthesis. — Canberra, Australia: CSIRO Publishing, 2000.
- De Pury D. G. G., Farquhar G. D. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models // Plant, Cell & Environment. — 1997. — Vol. 20 (5). — P. 537–557.
- Falge E., Baldocchi D., Tenhunen J. et al. Seasonality of ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements // Agricultural and Forest Meteorology. — 2002. — Vol. 113. — P. 53–74.
- Falge E., Reth S., Brüggemann N. et al. Comparison of surface energy exchange models with eddy flux data in forest and grassland ecosystems of Germany // Ecological Modelling. — 2005. — Vol. 188 (2–4). — P. 174–216.
- Farquhar G. D., von Caemmerer S., Berry J. A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species // Planta. — 1980. — Vol. 149. — P. 78–90.
- Heinsch F. A., Zhao M. S., Running S. W. et al. Evaluation of remote sensing based terrestrial productivity from MODIS using AmeriFlux tower eddy flux network observations // IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing. — 2006. — Vol. 44. — P. 1908–1925.
- Ibrom A., Schütz C., Tworek T. et al. Eddy-correlation measurements of fluxes of CO₂ and H₂O above a spruce forest // Physics and Chemistry of the Earth. — 1996. — Vol. 21 (5–6). — P. 409–414.
- Ibrom A., Olchev A., June T. et al. Effects of land-use change on matter and energy exchange between ecosystems in the rain forest margin and the atmosphere // The stability of tropical rainforest margins: Linking ecological, economic and social constraints / T. Tschardtke, C. Leuschner, M. Zeller, E. Guhardja, A. Bidin, Eds. — Berlin: Springer Verlag, 2007. — P. 463–492.
- Ibrom A., Olchev A., June T. et al. Variation in photosynthetic light-use efficiency in a mountainous tropical rain forest in Indonesia // Tree Physiology. — 2008. — Vol. 28 (4). — P. 499–508.
- Monsi M., Saeki T. Ueber den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion // Japanese Journal of Botany. — 1953. — Vol. 14. — P. 22–52.
- Monteith J. L. Climate and the efficiency of crop production in Britain // Philosophical Transactions of the Royal Society. B: Biological Sciences. — 1977. — Vol. 281 (980). — P. 277–294.
- Olchev A., Constantin J., Gravenhorst G. et al. Application of a six-layer SVAT model for simulation of evapotranspiration and water uptake in a spruce forest // Physics and Chemistry of the Earth. — 1996. — Vol. 21 (3). — P. 195–199.
- Olchev A., Cermak J., Nadezhdina N. et al. Transpiration of a mixed forest stand: field measurements and simulation using SVAT models // Boreal Environmental Research. — 2002. — Vol. 7 (4). — P. 389–397.
- Olchev A., Ibrom A., Ross T. et al. A modelling approach for simulation of water and carbon dioxide exchange between multi-species tropical rain forest and the atmosphere // Ecological Modelling. — 2008. — Vol. 212. — P. 122–130.

- Olchev A., Ibrom A., Panferov O. et al.* Response of CO₂ and H₂O fluxes in a mountainous tropical rainforest in equatorial Indonesia to El Niño events // *Biogeosciences*. — 2015. — Vol. 12 (22). — P. 6655–6667.
- Panferov O., Ibrom I., Kreilein H. et al.* Between deforestation and climate impact: the Bariri Flux tower site in the primary montane rainforest of Central Sulawesi, Indonesia // *The Newsletter of FLUXNET*. — 2009. — Vol. 2 (3). — P. 17–19.
- Ruimy A., Dedieu G., Saugier B.* TURC: A diagnostic model of continental gross primary productivity and net primary productivity // *Global Biogeochemical Cycles*. — 1996. — Vol. 10. — P. 269–285.
- Ruimy A., Kergoat L., Bondeau A. et al.* Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): analysis of differences in light absorption and light-use efficiency // *Global Change Biology*. — 1999. — Vol. 5. — P. 56–64.
- Running S. W., Thornton P. E., Nemani R. et al.* Global terrestrial gross and net primary productivity from the Earth Observing System // *Methods in Ecosystem Science* / O. E. Sala, R. B. Jackson, H. A. Mooney, and R. W. Howarth, Eds. — New York: Springer, 2000. — P. 44–57.
- Running S. W., Nemani R. R., Heinsch F. A. et al.* A continuous satellite derived measure of global terrestrial primary production // *BioScience*. — 2004. — Vol. 54 (6). — P. 547–560.
- Sharkey T. D., Bernacchi C. J., Farquhar G. D. et al.* Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C-3 leaves // *Plant, Cell & Environment*. — 2007. — Vol. 30. — P. 1035–1040.
- Thornley J. H. M.* *Mathematical models in plant physiology*. — New York: Academic Press, 1976.
- Turner D. P., Urbanski S., Bremer D. et al.* A cross-biome comparison of daily light use efficiency for gross primary production // *Global Change Biology*. — 2003. — Vol. 9. — P. 383–395.
- Turner D. P., Ritts W. D., Cohen W. B. et al.* Evaluation of MODIS NPP and GPP products across multiple biomes // *Remote Sensing Environment*. — 2006. — Vol. 102. — P. 282–292.
- Xiao X., Hollinger D., Aber J. et al.* Satellite-based modeling of gross primary production in an evergreen needleleaf forest // *Remote Sensing of Environment*. — 2004. — Vol. 89. — P. 519–534.