

Модели сукцессии растительности и динамики почв при климатических изменениях

А. С. Комаров^{1,a}

¹Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
142290, г. Пущино Московской обл., ул. Институтская, д. 2

E-mail: ^a as_komarov@rambler.ru

Получено 28 апреля 2009 г.

Рассмотрены основные теоретические представления о динамических сменах лесной растительности — сукцессиях. Показано, что динамика растительности и почвы взаимосвязаны, и она определяется особенностями биологического круговорота элементов питания. Рассмотрены основные модельные подходы, формулируются нерешенные задачи. Приведен пример вычислительного эксперимента по сравнению роста леса при стационарном климате и потеплении.

Ключевые слова: сукцессия, динамика почв

Models of plant succession and soil dynamics at climate changes

A. S. Komarov¹

¹ *Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science RAS, Institutskaya str. 2, Puschino, Moscow Region, 142290, Russia*

Abstract. — Main theoretical considerations of dynamical changes of forest vegetation are discussed. It is shown that vegetation dynamics (succession) and soil dynamics are linked, and common dynamics is a result of biological turnover of nutrition elements. Main modelling approaches are examined and unsolved problems are formulated. An example of computer experiment on comparison of forest growth at stationary and global warming scenario is considered.

Key words: succession, soil dynamics

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2009, vol. 1, no. 4, pp. 405–413 (Russian).

Введение

Лесные экосистемы являют собой целостную природную систему, объединяющую следующие крупные блоки: древесный ярус, живой напочвенный покров, органические и минеральные горизонты почвы, почвенную биоту, состоящую из грибной, микробиологической и зоокомпонентов, позвоночных животных, включая птиц. Блоки находятся в сложном и динамически меняющемся коллективном взаимодействии друг с другом. Вся система взаимодействует с подстилающей породой через физическое и биогенное выщелачивание элементов в виде соединений, доступных для потребления растениями или микроорганизмами. Подстилающая порода, рельеф и экспозиция также определяют водный режим и термоклиматические условия.

Кроме разнообразия жизненных форм, компоненты системы различаются по характерным размерам и характерным временам существования. Так, наиболее долго живущие деревья живут сотни лет, запасая при этом углерод, азот и другие элементы в древесных частях, живой напочвенный покров при этом, как правило, передает почти всю свою надземную биомассу и значительную часть подземной в почву в конце каждого года. Почвенная биота, перерабатывая опад и органическое вещество почвы и высвобождая элементы питания, может сменить за год несколько поколений. Органическое вещество почвы трансформируется в течение десятков лет, при этом гумус, иллювирированный в минеральные горизонты, не меняет свои свойства сотни лет. Процессы выщелачивания элементов из подстилающих пород также являются медленными, при этом вовлечение элементов во взаимоотношения почвы и растительности не прекращается, по-видимому, никогда. Крупные животные и птицы также играют свою роль в динамике экосистем: крупные животные-фитофаги могут существенно изменить состав растительности, а птицы являются транспортной системой, доставляющей экосистеме необходимые семена и зачатки растений, а также микрофауну и мелких беспозвоночных даже с других материков.

Процессом, объединяющим эту сложную взаимодействующую систему в единое целое, является биологический круговорот элементов, который состоит из продукционной ветви, объединяющей разные уровни растительности, и деструкционной ветви, к которой относятся все животные, микробиологическое население, грибы и процессы химического, в первую очередь ферментативного, разложения органического вещества почвы. Биогеохимические циклы биофильных элементов являются ключевыми для понимания эволюции и современного состояния биосферы [1, 4]. Незамкнутость циклов приводит к изменениям условий местообитаний и, в свою очередь, к изменению структуры растительности [13, 19], обеспечивая управление сопряженной динамикой растительности и почвы.

Наиболее интересным свойством этой динамики являются смены состава растительности, происходящие достаточно быстро под влиянием внутренних причин по сравнению с временем существования относительно постоянного состава растительности. Такие смены называются сукцессионными и присущи всем географическим зонам Земли.

Теоретические представления о сукцессионных сменах

Изучение сукцессионных смен происходит с использованием разных подходов, которые можно условно разделить на две группы. Лесная экосистема является сложным многокомпонентным образованием, включающим в себя живую и биокосную компоненты и являющуюся единым целым. Именно целостность системы позволяет ей демонстрировать сложное сбалансированное с внешней средой поведение и обеспечивать, во-первых, «всюдность жизни» по В. Н. Вернадскому [1] и, во-вторых, восстановительные возможности при различных природных (ветровалы, лесные пожары, засухи, вспышки численности лесных насекомых и т. д.) и антропогенных (рубки, загрязнения, выпадения биофильных элементов из атмосферы) изменениях как самой экосистемы, так и окружающей ее биокосной среды.

Исследования сукцессионных смен традиционно велись в рамках изучения только растительного компонента экосистем. Необходимо отметить, что изучение в одном местообитании

растительности, почв, гидротермического режима и круговоротов элементов питания на больших территориях практически нереально. Поэтому, как правило, детально описывается только динамика растительности, и дальше строятся различные теоретические представления о направлениях и механизмах сукцессионных смен. В работе [20] на основе описаний только растительности были описаны три механизма сукцессий: взаимопомощи, толерантности и ингибирования. Развитие этих подходов с акцентированием популяционного строения фитоценозов приведено в работе О. В. Смирновой и Н. А. Тороповой [12].

Рассмотрение только одной составляющей целостной системы с очевидностью приводит к вероятностному описанию сукцессионных смен растительности. Это отразилось и в соответствующих моделях, использовавших марковские вероятностные модели [6, 21, 25]. При этом процессы, описывающие биологический круговорот, либо вообще не включаются в модель, либо играют подчиненную роль, будучи лишь дескрипторами состояний (бедное или богатое местообитание).

Ф. Клементс [19] был первым, кто рассмотрел динамику растительности с позиций возникновения обратных связей с ее абиотическим окружением, в первую очередь с почвой. Представим себе динамику развития растительности при зарастании, например, сухой песчаной дюны с полностью отсутствующей почвой. Сначала на песке поселятся лишайники, получающие элементы питания из пыли воздуха, а воду в результате осадков. Нарастание биомассы будет очень медленным, при этом часть биомассы будет опадать, поступая на почву. В опаде при условиях хотя бы минимальной влажности начнут происходить микробиологические процессы разложения органического вещества. При этом начнется заселение этого начального органического субстрата с помощью птиц, позвоночных с дальним радиусом активности, или просто из соседних местообитаний микро- (и мезо-) фауной, которая также включится в преобразование органического вещества. Кроме процессов минерализации, то есть редукции высокомолекулярных органических соединений до воды и углекислого газа с образованием простых соединений азота, фосфора, кальция и т. д., в этом все время изменяющемся субстрате идут процессы гумификации, то есть синтеза новых высокомолекулярных органических соединений. Эти новые соединения, как правило, преобразовываются с более медленной скоростью и обладают, по сравнению с начальным потоком опада, большими концентрациями элементов питания растений. Так местообитание трансформируется, меняя при этом флористический состав. Аналогичную схему можно представить и при зарастании очень влажных местообитаний, когда остатки растений, очень медленно разлагаясь во влажной среде, создают слои торфа, которые, постепенно увеличиваясь, отрываются от грунтовых вод и влажность верхней части местообитания также стремится к некоторой средней величине, в общем определяемой подстилающей породой и климатическими характеристиками. Такая сукцессия была им названа первичной или экогенетической. Им были также рассмотрены ситуации, когда почва обладает сразу некоторыми запасами органического вещества, например, после рубок или лесных пожаров, это было названо демутационными или вторичными сукцессиями.

В отечественной науке наиболее ярким последователем Ф. Клементса был С. М. Разумовский [9], который на основе этого подхода построил сукцессионные схемы для большинства геоботанических районов мира. Им было также предложено деление видов растений на ценофилов, которые слагали устойчивые фитоценозы по стадиям сукцессии, и ценофобов, которые временно занимая места в сообществе, затем уступали место ценофилам. Нужно отметить, что эти представления оказались полезными при палеонтологических построениях при анализе кризисов в истории Земли [10].

Концепция Клементса является классическим примером теоретического обобщения типа «что бы происходило, если бы ничто не мешало». Таков первый закон Ньютона в физике, закон Мальтуса в популяционной биологии и др. Реально наличие разнообразных естественных и внешних природных нарушений преобразовывают лесную экосистему в сложную комбинацию небольших участков, представляющих собой различные стадии первичной и вторичной (демутационной) сукцессии.

В последние годы стало ясно, что внутренняя динамика в лесных экосистемах связана не только с изменением влажности, но и с изменениями потоков элементов почвенного питания: азота, фосфора, калия, кальция и т. д. [15, 7]. По-видимому, в разных условиях определяющими являются разные круговороты, так, например, в северотаежных лесах лимитирующим элементом является азот, и именно его динамика оказывается определяющим тип леса, а значит, и ординацию типов по почвенному богатству.

Рассмотрим основные подходы к моделированию биологического круговорота, попутно пытаясь увидеть, можно ли теперь смоделировать *причины* сукцессий.

Модели биологического круговорота элементов

В последние десятилетия появились модели биологического круговорота элементов, которые объединяют описания продукции биомассы зелеными растениями и деструкции отмершей биомассы в почве. При этом продуктивность растительности определяется не только климатом и солнечной радиацией, но и ресурсами доступных элементов питания в почве. Эти ресурсы, в свою очередь, зависят от количества и качества поступающего опада, а скорость их возвращения в растительность зависит от варьирования гидротермических условий в почве.

Основным подходом при моделировании биологического круговорота в лесных экосистемах в настоящее время является вычислительный эксперимент с имитационными моделями, реализованными в виде компьютерной программы, включающей в себя описание основных процессов и их взаимодействие.

Первые работы представляли собой модели, в которых имитировалось развитие чистого одновозрастного древостоя без внутренней конкуренции с расчетом среднего прироста биомассы (нетто первичной продуктивности, НПП). Эти модели называют гэп-моделями [17]. Они ориентированы на конкретные виды в конкретных условиях произрастания, но собственно круговорот элементов в этих моделях еще не рассматривался.

Следующим шагом была разработка так называемых процессных или экофизиологических моделей. Ядром таких моделей является процедура вычисления фотосинтеза и дыхания растений. Как правило, это модели, базирующиеся на идее потенциального фотосинтеза, величина которого модифицируется в зависимости от доступной радиации (фактической освещенности), концентрации углекислого газа, содержания азота, температуры и водного потенциала листьев/хвои. Синтезированный пул первичных ассимилятов расходуется на дыхание и построение биомассы органов растения — листьев, ветвей, ствола и корней по экспериментально установленным пропорциям с последующим расчетом биометрических параметров растений (в лесных экосистемах — это средние диаметр и высота деревьев, полнота и запасы древостоя). Кроме того, здесь также определяется количество биомассы отдельных органов живого растения, поступающих в опад и далее в почву.

Количество экофизиологических моделей лесных экосистем достаточно велико [5]. Их разновидностью являются так называемые биогеохимические модели того же уровня, где кроме циклов углерода и азота рассматривается поведение и других элементов, чаще всего в связи с проблемой загрязнения лесных экосистем. Структура этих моделей в целом идентична рассмотренным выше с одним существенным дополнением: в этих моделях присутствуют процедуры вычисления динамики других элементов, основанные на учете интенсивности внутрипочвенного выветривания минералов, динамики почвенного поглощающего комплекса, поступлении элементов из атмосферы (при загрязнении), их потреблении и выщелачивании.

Наиболее продвинутой биогеохимической моделью является шведская модель ForSAFE [26]. Это система моделей, объединяющая четыре самостоятельных компонента: экофизиологическую модель роста древостоев, модель динамики органического вещества почвы, физико-химическую и почвенно-гидрологическую модели. В этой системе рассматривается динамика биомассы, N, Mg, Ca и K. В идеологию модели заложена идея оценки устойчивости лесных экосистем не только по пулам углерода и азота, но и по другим элементам: сохранению их нулевого или положительного баланса. Однако построить модель, в которой сукцессия происходит, а не назначается

(в вероятностном или по каким-либо другим правилам замены одного типа леса на другой), пока не удастся.

На наш взгляд, причинами этого являются следующие нерешенные задачи:

а) в моделях круговорота слабым местом являются модельные разработки динамики элементов почвенного питания; необходимо отметить, что почва является крайне сложным многофазным и многокомпонентным объектом, являющимся также и средой обитания микроорганизмов, грибов, беспозвоночных и позвоночных животных, и это необходимо учитывать при описании составляющих круговорота элементов; в почве кроме процессов минерализации органического вещества также происходят процессы гумификации, ведущие к запасанию органических макромолекул с более медленной минерализацией;

б) в существующих моделях, как правило, в круговороте не учитывается живой напочвенный покров; это многовидовое сообщество, зависящее от условий местообитания и меняющее свой состав при длительном функционировании; по интенсивности круговорота элементов питания живой напочвенный покров может превышать круговорот в древесных видах;

в) практически не исследован пространственный аспект переноса элементов питания внутри экосистемы; эти процессы крайне важны.

Структура моделей динамики органического вещества почвы

В целом, проблема описания динамики органического вещества почвы связана с принципами выделения в лесной подстилке и почве пулов органического вещества, преобразовывающихся с различной скоростью и чья скорость преобразования зависит от тех или иных факторов.

Примером модели динамики органического вещества почвы, описывающей как процесс минерализации ОрВП, так и его гумификацию, является модель ROMUL [18]. Основным допущением модели является предположение о том, что любая фракция растительного опада последовательно разлагается сообществами организмов-деструкторов, формирующих из нее в зависимости от качественного состава и гидротермических условий разложения порции разных типов гумуса (мор, модер и мулль) [2] (рис. 1). Такими комплексами-индикаторами являются: для грубого гумуса («мора») сообщество микро- и макромицетов с микроартроподами и почвенными клещами, для модера — бактерии и артроподы, а для мулля — сообщество дождевых червей. Функциональная активность сообществ организмов-разлагателей зависит от биохимических свойств органических остатков и гидротермических условий.

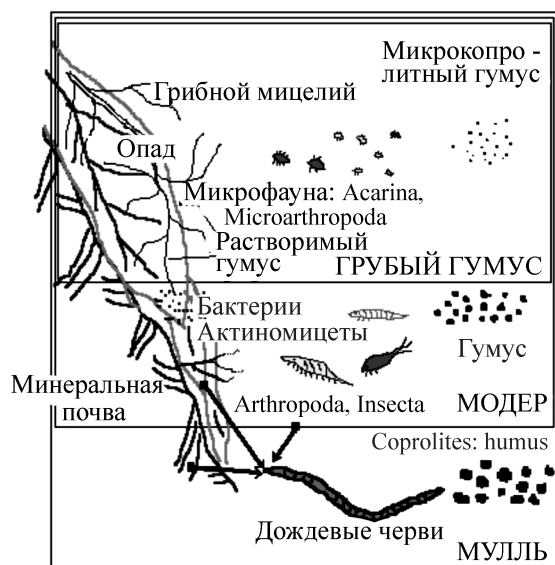


Рис. 1. Функционирование почвенной биоты и формирование типов гумуса

Кинетика разложения органического вещества и трансформация гумуса может быть описана системой линейных дифференциальных уравнений первого порядка с переменными коэффициентами. Зависимости коэффициентов от азота, температуры и влажности получены по лабораторным экспериментам и верифицированы по независимым лабораторным и полевым наблюдениям [5]. В настоящее время модель расширяется как по числу описываемых элементов питания, так и по возможностям включения в модель процессов торфообразования, а также учета динамики растворенного органического углерода и азота, динамики пулов кальция и других элементов.

Анализ взаимоотношения лесной растительности и почвы

Сложившиеся на сегодня основные представления о взаимоотношениях между биотой и почвой включают в себя следующие результаты.

- Изменение свойств почв в процессе сукцессий лесной экосистемы связано со сменой доминирующих видов растений, существенно различающихся по составу и роли в формировании биогеохимических циклов (например, доминирование переходит от лишайников, зеленых мхов к бореальным кустарничкам, а затем к травам) [7]. Положительная корреляция между потенциальной скоростью роста и способностью к разложению, наблюдаемая обычно у растений, отражается на действии, которое растения оказывают на динамику органического вещества и минерализацию элементов питания. Эти свойства растений оказывают влияние не только на почвенное плодородие, но и определяют результат конкуренции между растениями, если запас элементов питания изменяется в процессе сукцессии. Виды растений, которые способны замещать другие виды после возрастания минерализации элементов питания, способны далее ускорять минерализацию. Такие воздействия значительно ускоряют изменения в составе видов в процессе сукцессии бедных элементами питания лесов.

- Изменение свойств почв в процессе сукцессий лесной экосистемы связано со сменой доминирующих почвенных животных и групп микроорганизмов, типов микориз.

- В процессе сукцессии происходит изменение свойств не только органической, но и минеральной составляющей почв (особенно, корнеобитаемые горизонты), изменяются параметры не только циклов углерода и азота, но и элементов земной коры, таких как кальций, магний, калий и др.

При этом сукцессионные системы демонстрируют свойства, присущие нелинейным системам: зависимость от начальных условий (отсутствие эквивалентности); малые изменения некоторых характеристик могут сильно изменить динамику экосистемы; сохранение и включение видов предыдущих стадий в последующие стадии сукцессии; наличие прямых положительных обратных связей в биогеохимических циклах элементов; открытость системы в целом как необходимое условие нестационарных состояний; увеличение значения диссипативных процессов по стадиям сукцессии.

Если рассмотреть систему биогеохимических круговоротов в экосистеме в целом, сознательно упростив ее, то можно показать, что большое количество зафиксированных сложных экспериментально процессов и фактов в лесоведении, почвоведении, биогеохимии, экологии на самом деле являются следствием изначально простых механизмов, которые, тем не менее, будучи нелинейными, приводят к сложной наблюдаемой динамике. При этом множеству решений нелинейного уравнения соответствует множество путей эволюции системы, описываемой этими уравнениями. В том числе существуют пути, при которых при изменении некоторого управляющего параметра система теряет устойчивость, после чего возможны, как минимум, два возможных пути развития [8].

Ряд простых описаний нелинейных процессов в почвенной системе хорошо известен [11, 22]. В них рассмотрены примеры отрицательных обратных нелинейных связей в почвенной системе,

ведущих, как правило, к стабилизации и в дальнейшем стационарности системы по всем ведущим параметрам. Как правило, авторы апеллируют к принципу Ле-Шателье, который гласит, что если на сложную систему действуют внешние силы, то в ней возникают процессы, которые им противостоят [14]. Это классический подход при рассмотрении нелинейных систем невысокой размерности, в которых рассматриваются относительно простые усредненные процессы.

Однако такой подход не является единственным. Можно рассмотреть описание системы лес-почва с положительными обратными связями, то есть когда увеличение значений одной переменной увеличивает значения другой. Именно такие процессы мы наблюдаем при развитии лесных экосистем, когда возрастающая интенсивность биологического круговорота и, соответственно, возрастание почвенного богатства приводят к сменам видов, которые продолжают ускорять биологический круговорот. Процесс приходит к устойчивому состоянию только в климатически определенном состоянии — климаксе, проходя при этом ряд резких структурных перестроек растительности и почвенного населения — сукцессионных смен.

Интересно, что лесные экосистемы демонстрируют свойства нестационарных открытых нелинейных систем [3]: усиление флуктуаций, пороговость чувствительности, дискретность путей эволюции, неожиданные изменения путей развития и т. п. В нестационарных системах важную роль играет соотношение между возникновением новых структур и диссипацией, размыванием различной природы этих новых структур. Диссипация в лесных экосистемах возрастает в процессе развития. Примером являются гигантские грибницы, быстро распространяющие элементы питания от мест с большой их концентрацией.

Предложенный выше подход может быть реализован на модификации системы моделей продуктивности и циклов элементов в лесных экосистемах EFIMOD [24, 5]:

1. Необходима модификация модели динамики органического вещества почвы с учетом представлений, изложенных ранее. Модель ROMUL в общем удовлетворяет этим представлениям, однако трудность оценки параметров требует лучшей организации ее структуры.

2. Как правило, в моделях отсутствуют модели роста и развития растительности нижних ярусов древостоя: подлеска, травяно-кустарничкового яруса и мхов. Отсутствие этих компонентов снижает возможности использования лесных моделей для анализа динамики биоразнообразия. На наш взгляд, отсутствие таких моделей может быть скомпенсировано оценками возможной смены функциональных типов растений, на которые может быть разделена травянистая растительность, при изменении состава древесных видов-эдификаторов и почвенных условий [16].

3. Важной проблемой является моделирование естественного возобновления в зависимости от конкретных условий местообитания: освещенности, влажности почвы, почвенного богатства и доступности семян. Пока, как правило, возобновление назначается, исходя из некоторых эмпирических правил, связанных с лесоводственным типом условий местообитания.

4. Поскольку предполагается моделирование процессов аутогенных сукцессий в течение длительного времени (500–1000 лет), должны быть учтены возможные климатические изменения.

Изменения климата влияют на продуктивность леса, но уменьшают запас органического вещества в почве вследствие более интенсивного его разложения. Понятно, что потепление неодинаково ускоряет рост разных видов. На рис. 2 приведены результаты вычислительного эксперимента для Мантуровского лесничества Костромской области при стационарном (то есть среднем климате на середину XX века) и для сценария изменения климата для этой территории, рекомендованного Межправительственной группой экспертов по изменению климата [23] при предположениях о продолжении современного развития индустрии в течение XXI века. Легко увидеть, что видовой состав меняется слабо, но продуктивность увеличивается и, что самое главное, меняются почвенные характеристики, подготавливая сообщество растений к возможным сменам [16].

По-видимому, уровень знаний, накопленный в экологии, почвоведении, физиологии растений, методологии математического моделирования сложных биологических систем, уже позволяет построить количественную теорию динамики растительности при изменяющихся условиях среды, в том числе и при изменении климата.

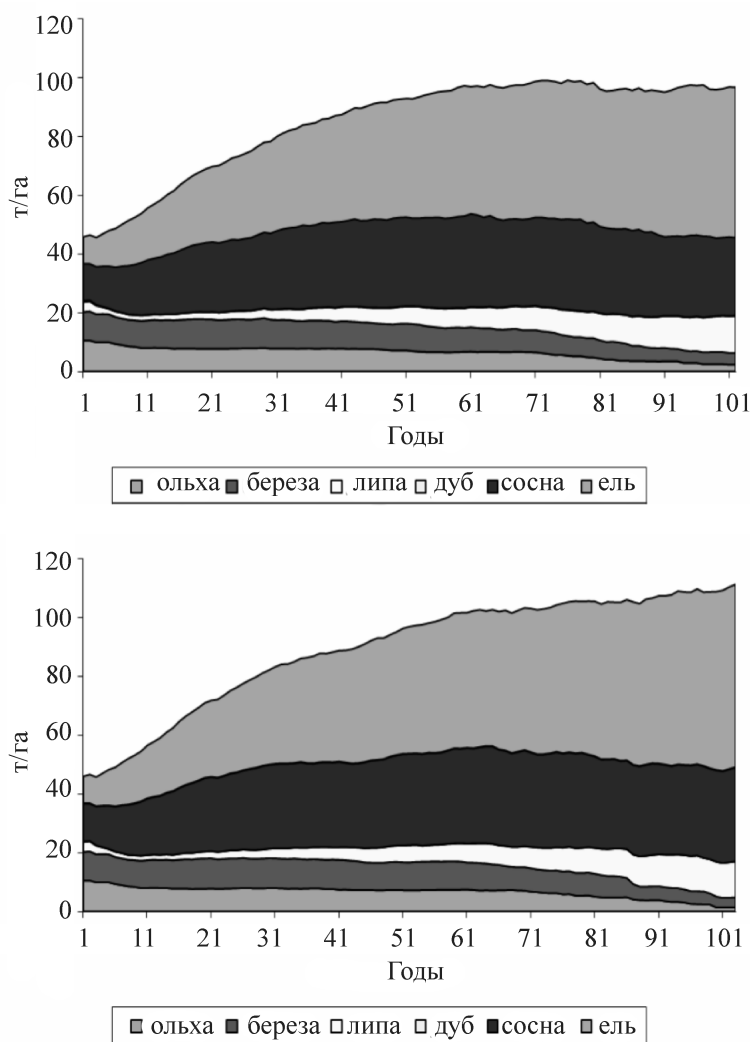


Рис. 2. Пример вычислительного эксперимента с моделью EFIMOD по влиянию потепления на древесную растительность Мантуровского лесхоза Костромской области. Верхний рисунок — стационарный климат, нижний — сценарий потепления

Работа поддержана программой 16 Президиума РАН «Изменения природной среды и климата: природные катастрофы» и грантом РФФИ № 09-04-01209.

Список литературы

1. Вернадский В. И. Биосфера. Л.: ГНТТИ, 1926.
2. Дюшофур Ф. Основы почвоведения. М.: Мир, 1970.
3. Князева Е. Н., Курдюмов С. П. Основания синергетики. Синергетическое мировидение. М.: КомКнига, 2005. 240 с.
4. Ковда В. А. Биогеохимические циклы в природе и их нарушения человеком. М., 1976.
5. Комаров А. С. и др. Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах. М.: Наука, 2007.
6. Логофет Д. О., Денисенко Е. А. Принципы моделирования динамики растительности при изменениях климата // Журнал общей биологии. 1999. № 60. С. 527–542.

7. *Лукина Н. В.* Почва как фактор формирования лесного биоразнообразия. Мониторинг лесного биоразнообразия / Под ред. А. С. Исаева. М.: Наука, 2008.
8. *Пригожин И. Р., Стенгерс И.* Порядок из хаоса. Новый диалог человека с природой. М.: КомКнига, 2005.
9. *Разумовский С. М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука, 1981.
10. *Раутиан А. С., Жерихин В. В.* Модели филоценогенеза и уроки экологических кризисов геологического прошлого // Журнал общей биологии. 1997. Т. 58, № 4. С. 20–27.
11. *Рыжова И. М.* Анализ устойчивости почв на основе теории нелинейных динамических систем // Почвоведение. 2003. № 5. С. 3–590.
12. *Смирнова О. В., Торопова Н. А.* Сукцессия и климакс как экосистемный процесс // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128, № 2. С. 129–144.
13. *Сукачев В. Н.* Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964.
14. *Тарко А. М.* Антропогенные изменения глобальных биосферных процессов. Математическое моделирование. М.: ФИЗМАТЛИТ, 2005.
15. *Титлянова А. А., Афанасьев Н. А., Наумова Н. Б. и др.* Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск: Наука, 1993.
16. *Ханина Л. Г., Бобровский М. В., Комаров А. С., Михайлов А. В., Быховец С. С., Лукьянов А. М.* Моделирование динамики разнообразия лесного напочвенного покрова // Лесоведение. 2006. № 1, С. 70–80.
17. *Botkin D. B., Janak J. F., Wallis J. R.* Some ecological consequences of a computer model of forest growth // Journal of Ecology. 1972. Vol. 60. P. 849–872.
18. *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. Vol. 138. P. 289–308.
19. *Clements F. E.* Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1916.
20. *Connel J. H., Slatyer R. O.* Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization // Amer. Naturalist. 1977. Vol. 3, no. 982. P. 1119–1144.
21. *Horn H. S.* Markovian property of forest succession // Cody M. L. and Diamond J. M. (eds.). Ecology and Evolution of Communities. Harvard University Press, Cambridge, 1975. P. 196–211.
22. *Huggett R. J.* Soil chronosequences, soil development, and soil evolution: a critical review // Catena. 1998. Vol. 32. P. 155–172.
23. IPCC, 2007. Climate Change 2007. The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the IPCC. United Kingdom and New York, Cambridge: University Press.
24. *Komarov A., Chertov O., Zudin S., Nadporozhskaya M., Mikhailov A., Bykhovets S., Zudina E., Zoubkova E.* EFIMOD 2 — A model of growth and elements cycling in boreal forest ecosystems // Ecological Modelling. 2003. Vol. 170 (2–3). P. 373–392.
25. *Logofet D. O., Lesnaya E. V.* The mathematics of Markov models: what Markov chains can really predict in forest successions // Ecological Modelling. 2000. Vol. 126. P. 285–298.
26. *Wallman P., Sverdrup H., Svensson M. G. E.* ForSAFE — An integrated process-oriented forest model for long-term sustainability assessments. Chemical Engineering, Lund University, Sweden, 2003.

