

УДК: 57.033,045; 574.45; 630.181.351; 631.811.1

## **Воздействие осиновых плантаций с коротким оборотом рубки на биологический круговорот углерода и азота в лесах бореальной зоны: модельный эксперимент**

**Комаров А.С.**, Чертов О.Г.<sup>\*1</sup>, Быховец С.С.<sup>\*\*1</sup>,  
Припутина И.В.<sup>\*\*\*1</sup>, Шанин В.Н.<sup>1</sup>, Видягина Е.О.<sup>2</sup>,  
Лебедев В.Г.<sup>2</sup>, Шестибратов К.А.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения, Российская академия наук, Пушкино, Московская область, Россия*

<sup>2</sup>*Филиал Института биоорганической химии им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова, Российская академия наук, Пушкино, Московская область, Россия*

**Аннотация.** В статье проанализированы результаты модельного эксперимента по оценке экологических эффектов создания лесных плантаций на основе трансгенных форм осины. Система имитационных моделей EFIMOD, объединяющая балансовый и популяционный подходы, использована для анализа трансформации биологического круговорота углерода и азота при смене естественных лесных экосистем осиновыми плантациями (в т.ч. на основе деревьев с измененными параметрами роста и повышенным содержанием азота в органах). Модельный эксперимент выполнен на примере почвенно-климатических условий ельников северо-запада Ленинградской области. Моделировался рост плантаций осины с коротким оборотом рубки (30 лет) на месте вырубленных еловых лесов. Полученные результаты свидетельствуют о сокращении не только запасов органического вещества в лесных почвах, но и азота, несмотря на использование азотных минеральных удобрений. Эти потери объясняются выносом элементов почвенного питания быстро растущими древостоями как трансгенных, так и нетрансгенных форм осины, который не компенсируется возвратом элементов с ежегодным растительным опадом.

**Ключевые слова:** моделирование биологического круговорота, система моделей EFIMOD, плантации трансгенных форм осины, имитационные сценарии, запасы углерода и азота.

### **ВВЕДЕНИЕ**

В современной биологии и экологии существует круг задач, которые не могут быть решены на основе только экспериментальных исследований, в том числе из-за повышенных экологических рисков, связанных с недостаточным знанием о последствиях использования и поведения экспериментальных объектов. В подобных случаях используются методы математического моделирования [1, 2]. К таким задачам относится, например, прогноз экологических изменений в состоянии окружающей

---

\*ochertov@rambler.ru

\*\*s\_bykhovets@rambler.ru

\*\*\*irina.priputina@gmail.com

среды при внедрении в природные экосистемы биотехнологических объектов с новыми свойствами, например, при создании лесных плантаций на основе генно-модифицированных форм деревьев.

Ежегодное сокращение площади лесов Земли при неуклонно возрастающих (до 20% в десятилетие) мировых потребностях в древесине [3, 4], делают актуальной задачу компенсации потерь от сведения лесов и получения необходимого объема древесины за счет создания промышленных лесных плантаций. Как правило, в таких плантациях, заложенных на основе интенсивного лесовыращивания с коротким оборотом рубки, используются быстрорастущие древесные виды [5–8]. При этом существуют две возможности: а) использовать селекционный отбор быстро растущих особей в популяциях традиционных лесообразующих пород, и б) использовать генетически-модифицированные особи с улучшенными ростовыми характеристиками и, по возможности, с определенными качествами древесины (соотношением в ней лигнина, целлюлозы и других ассимилятов). Так как селекционный отбор деревьев требует длительного времени (до нескольких поколений), то генетическая модификация лесообразующих пород с целью получения устойчивых генотипов с нужными свойствами может быть более предпочтительной. Такие работы успешно ведутся в ряде стран [9–11], в том числе и в России [11–14].

Особый интерес вызывает метод генетической трансформации растений с целью модификации различных сегментов метаболизма (обмен азота, биосинтез лигнинов, целлюлозы и гемицеллюлозы, а также скорость создания продукции древесины). Данный метод позволяет не только направленно интенсифицировать или ингибировать определенные метаболические пути растений, но и вызывать синтез новых метаболитов, не характерных для данного биологического объекта [11]. Эти возможные изменения неминуемо ставят вопрос об экологических последствиях внедрения в окружающую среду модифицированных видов с новыми свойствами и созданных на их основе лесных плантаций.

Не касаясь анализа прямого влияния трансгенных форм деревьев на другие биологические объекты и всего комплекса экологических рисков создания подобных лесных плантаций, в данной статье мы рассмотрим, как изменения в ростовых процессах модифицированных растений и особенности их химического состава могут повлиять на биогенный цикл круговорота углерода и азота в лесных экосистемах. Важность этого вопроса связана с тем, что в ходе роста лесов и их промышленных рубок происходит вынос с древесиной биофильных элементов. При этом, если суммарный экосистемный пул углерода впоследствии пополняется за счет связывания углерода в результате фотосинтеза, то общие запасы и пул доступного растениям почвенного азота (который, как правило, лимитирован в бореальных и умеренных лесах) при неправильном лесопользовании могут дополнительно сократиться. Это требует научно-обоснованных рекомендаций по применению удобрений при создании лесных плантаций.

Первая попытка использования математических моделей при анализе продуктивности плантаций быстро растущих деревьев, по-видимому, была сделана в работе [15]. В ней применялась модель продуктивности древостоев 3PG [16] для предсказания потенциальной продуктивности в посадках эвкалиптов в Австралии при различных возможных изменениях окружающей среды и разных лесохозяйственных приемах ухода за лесом. С помощью модели 3PG была показана возможность прогноза реакции древостоев на упомянутые изменения, в особенности при очень коротких оборотах рубки (5-7 лет). Аналогичные исследования с использованием той же модели, но с более детальным учетом водного режима и гидрологических свойств почвы, были проведены в работе [17].

В работе [18] впервые рассматривается круговорот углерода в быстрорастущих плантациях разных видов эвкалипта и сосны в Южной Европе в целях оценки эффектов

различных методов ухода за лесом, и с учетом возможных изменений климата, характерных для этой природно-климатической зоны. В работе рассматривается динамика углерода в биомассе растительности, древесине и почве, в первую очередь, с акцентом на задачи создания сырья для биотоплива и поддержания почвенного плодородия. Для описания продуктивности древостоев в данной работе использовалась хорошо известная модель CO2Fix [19], динамика углерода в почве описывалась с помощью модели YASSO [20]. Выполненные модельные оценки показали, что частые сплошные рубки плантаций ведут к уменьшению запасов углерода в почве. Одновременно делается вывод, что, так как продукция лесных плантаций используется для создания биотоплива, то общий сток углерода повышается. Нужно отметить, что авторами не анализируется динамика азота, который является главным индикатором почвенного богатства. Это связано с тем, что обе использованные модели описывают только динамику углерода.

Важно отметить, что модельный прогнозный анализ изменения круговоротов азота и углерода в лесных экосистемах Северной Евразии при внедрении трансгенных растений, обладающих измененными ростовыми свойствами и составом тканей, не проводился. В данной статье мы рассмотрим особенности биологического круговорота и динамики органического вещества почвы и азота при создании лесных плантаций на основе трансгенных форм деревьев с помощью модели EFIMOD [21] и ее последующей модификации [22]. Эта модель, разработанная в России, ориентирована на структуру входных данных, которые могут быть получены из материалов российской лесной таксации и почвенных исследований в лесных экосистемах. Сравнительный анализ запасов органического вещества и общего азота в органических и минеральных горизонтах почвы под модельными плантациями, созданными на основе биотехнологических форм деревьев, будет выполнен на примере клонов осины.

Главные изменения в рассматриваемых трансгенных формах осины связаны с: 1) увеличением скорости прироста фитомассы (нетто биологической продуктивности); 2) ее перераспределением между органами растений; 3) повышенной ассимиляцией соединений азота из почвы. Эти характеристики трансгенных форм деревьев влияют на качественный и количественный состав растительного опада, поступающего в лесные почвы.

Основной целью выполненного имитационного эксперимента является анализ возможных изменений в биогенных звеньях циклов углерода и азота при создании лесных плантаций на основе обычных растений осины (*Populus tremula* L.) и ее модифицированных форм, свойства которых были определены для молодых деревьев в экспериментальных условиях [13, 23]. Естественно, что при анализе динамики роста леса (два 30-летних оборота рубки) приходится предполагать, что измеренные для молодых деревьев соотношения продукционных и структурных характеристик будут сохраняться и для деревьев более поздних возрастов. Это предположение достаточно условно, однако оно позволит сделать прогноз возможной разницы в продукционных и почвенных характеристиках при заданных сценариях рубки, а также сформулировать дальнейшие вопросы в отношении экспериментальных данных и постановки лабораторных экспериментов с трансгенными формами деревьев.

## **СИСТЕМА МОДЕЛЕЙ EFIMOD: КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ**

Система моделей EFIMOD, разработанная коллективом авторов под руководством А.С. Комарова и О.Г. Чертова [21, 22, 24], позволяет выполнять анализ сопряженной динамики почвы и растительности в лесных экосистемах бореальной зоны. В ней имитируется биологический цикл углерода и азота для каждого дерева и сопряженного с ним участка почвы (площади питания). Растительность и почва связаны круговоротом

элементов питания. Уникальной чертой данной модели является объединение популяционного и балансового подходов [21], что предполагает значительную роль локальных взаимодействий между соседними деревьями, в то время как модель роста отдельного дерева можно представить в виде простой функции на балансовом уровне, вместо детального описания роста на физиологическом уровне [25].

Система моделей EFIMOD состоит из нескольких функциональных блоков: модели роста отдельного дерева, пространственной модели древостоя, модели динамики органического вещества почвы ROMUL [24], дополненной статистическим генератором почвенного климата SCLISS [26].

### Подмодель роста отдельного дерева

Способ простого описания роста дерева с помощью экологических характеристик, так называемых «сильвиков» (silvics), включающих в себя взаимоотношения между деревом и почвой, был предложен О.Г. Чертовым [27, 28]. «Сильвики» описывают видоспецифичные характеристики роста и развития дерева. Формализация таких параметров стала возможной на основе данных по биологической продуктивности и эколого-физиологическим характеристикам растений.

Основное балансовое уравнение, описывающее изменение полной биомассы дерева  $\Delta B_T$ , имеет следующий вид:

$$\frac{\Delta B_T}{\Delta t} = I_p - L_p,$$

где  $I_p$  – полный прирост дерева,  $L_p$  – суммарный годовой опад (все параметры выражены в кг сухой массы в год). В модели шаг  $\Delta t$  равен одному году. Полный прирост  $I_p$  вычисляется как

$$I_p = \min \left\{ I_{pe}(\alpha_{\max}(T_{air}), PAR, B_l); I_{pn}(N_T, B_{rf}, N_m) \right\},$$

где  $I_{pe}$  – прирост дерева в зависимости от максимальной биологической продуктивности  $\alpha_{\max}$ , доступной фотосинтетически активной радиации  $PAR$  и биомассы листьев  $B_l$ ;  $I_{pn}$  – прирост биомассы в зависимости от удельного потребления азота  $N_T$ , биомассы тонких корней  $B_{rf}$  и количества доступного почвенного азота  $N_m$ , оцениваемого в почвенной подмодели. Выражение для выбора минимума есть формальная запись закона Либиха.

Прирост  $I_{pe}$ , зависящий от интенсивности освещения, вычисляется как

$$I_{pe} = \alpha_{\max}(T_{air}) B_l K_{SH}(PAR),$$

где  $\alpha_{\max}(T_{air})$  – максимальная биологическая продуктивность листвы/хвои (прирост сухой биомассы за один год в граммах на грамм сухой массы листвы/хвои),  $B_l$  – биомасса листвы/хвои,  $K_{SH}(PAR)$  – коэффициент, редуцирующий интенсивность света, который может принимать значения от 0 до 1 включительно, в зависимости от локального окружения дерева.

Прирост в зависимости от количества доступного азота в почве  $I_{pn}$  определяется как

$$I_{pn}(N_T, N_m(B_{rf})) = \frac{N_m(B_{rf}) + N_{buffer}}{N_T},$$

где  $N_m(B_{rf})$  – доступный почвенный азот, приходящийся на площадь питания данного дерева (которая зависит от  $B_{rf}$ ),  $N_T$  – удельное потребление азота, являющееся видоспецифичной константой,  $N_{buffer}$  – количество азота, которое выносятся из опадающих листьев и запасается в дереве. Предполагается, что этот буфер ежегодно используется для роста.

Правила распределения общего прироста биомассы по различным компартментам зависят от онтогенетического состояния дерева. Опад, соответствующий разным

компартаментам, оценен для всех видов как часть от общей биомассы компартамента. Содержание азота и зольность разных когорт опада играют значительную роль в почвенной подмодели.

Детерминистическая процедура самоизреживания основана на идее порога смертности, определяемого отношением массы листвы к общей биомассе, ниже которого дерево погибает. Процедура определяется уравнением [22]:

$$r = g_1 - g_2 \ln(B_T),$$

где  $r$  – пороговое отношение биомассы листвы  $B_l$  к общей биомассе дерева  $B_T$ , при котором происходит гибель дерева,  $g_1$  и  $g_2$  – видоспецифичные параметры. Это отношение зависит от биомассы дерева: чем больше дерево, тем ниже пороговое значение. Модель очень чувствительна к изменениям этих параметров, которые сильно влияют на скорость самоизреживания. Дополнительно введена функция вероятностной гибели дерева в зависимости от возраста, которая достигает единицы при возрасте дерева, максимальном для данного вида.

### Подмодель древостоя

Имитируемый участок разделен на клетки размером  $0.5 \times 0.5$  м. Предполагается, что клетки такого размера достаточно малы, чтобы содержать не более одного дерева. Такой подход позволяет использовать дискретный учет конкуренции между соседними деревьями.

Коэффициент светового отклика  $K_{SH}(PAR)$  является функцией коэффициента затенения  $K_E$  и определяется снижением интенсивности света. Величина  $K_E$  рассчитывается для каждого дерева на имитируемом участке с помощью процедуры, учитывающей доступную солнечную радиацию в каждой ячейке, образующей зону затенения.

Каждое дерево создает зону затенения  $S_i$ , являющуюся квадратом размером  $R_i$  с центром в ячейке  $x_i$ , занимаемой деревом. Размер зоны затенения является видоспецифичным; также по мере роста дерева (увеличения его высоты) он увеличивается.

Распределение между деревьями доступного почвенного азота зависит от размеров дерева и взаимоотношений с соседними деревьями. Для каждого дерева определяется зона почвенного питания, с которой забирается доступный азот. Следует отметить, что зоны почвенного питания нескольких деревьев могут перекрываться.

Зона почвенного питания отдельного дерева представляет собой «псевдодиск»

$$Z_i = b(x_i, R_i)$$

с центром в ячейке  $x_i$ , занимаемой деревом и радиусом  $R_i$ . Размер зоны питания дискретно увеличивается по мере роста дерева (увеличения его диаметра) посредством добавления соседних ячеек.

Если площадь питания дерева не перекрывается зонами питания других деревьев, весь доступный почвенный азот расходуется на рост только данного дерева. В этом случае общее количество доступного азота, поглощенного деревом, является суммой доступного азота по всем ячейкам, входящим в его зону почвенного питания. В случае перекрывания зон питания нескольких деревьев доступный азот в зоне перекрытия распределяется между конкурирующими деревьями пропорционально биомассе их тонких корней в данной ячейке. Предполагается, что тонкие корни равномерно распределены в зоне питания дерева.

## Подмодель динамики органического вещества почвы ROMUL

Подмодель динамики органического вещества ROMUL учитывает: 1) минерализацию и гумификацию опада ( $L$ ); 2) минерализацию гумифицированной подстилки и органического вещества минеральных горизонтов почвы; 3) высвобождение элементов питания в ходе этих процессов. Различаются надземные (листва/хвоя, ветви и т.д.) и подземные (части корневых систем) фракции опада.

В основе модели лежит теоретическое положение о последовательной смене комплексов организмов-деструкторов в процессе разложения органического вещества почвы в соответствии с существующей в лесном почвоведении концепцией типов гумуса («грубый гумус», «модер», «муль» [24, 29]). Количество и видовой состав организмов-разлагателей зависят от биохимических свойств органических остатков и гидротермических условий. Таким образом, возможен расчет коэффициентов разложения органического вещества как функций от биохимических свойств опада, температуры и влажности.

Также предполагается, что высвобожденные в процессе минерализации элементы питания полностью поглощаются растениями. Выщелачивание и диффузия органического вещества почвы, выпадение азота из атмосферы, азотфиксация и денитрификация не учитываются в базовом модуле ROMUL, но это учтено в модели экосистемы EFIMOD, в которую ROMUL входит в качестве одного из блоков.

В соответствии с этими постулатами, кинетика разложения опада и трансформации гумуса может быть выражена в виде системы линейных дифференциальных уравнений первого порядка с переменными коэффициентами. Аналогичная система уравнений написана для азота. Уравнения для азота имеют добавочные кинетические параметры, отражающие иммобилизацию азота в почве [30, 31].

## ВХОДНЫЕ ДАННЫЕ И СЦЕНАРИИ МОДЕЛИРОВАНИЯ

Модельные эксперименты были выполнены на примере природных условий северо-запада Ленинградской области, где, в частности, расположен Светогорский ЦБК. Таким образом, рассматривалась модельная ситуация создания быстрорастущих лесных плантаций в относительной близости к данному предприятию с целью обеспечения его сырьем в долгосрочной перспективе.

### Почвенно-климатические условия

Начальные характеристики лесных почв (запасы органического вещества и азота в лесной подстилке и минеральных горизонтах, физические свойства почв) были заданы в соответствии с таблицей 1. Предполагалось, что лесные плантации заложены на участках, ранее занимаемых еловыми лесами на подзолистых почвах суглинистого гранулометрического состава, что связано с большей требовательностью осины к плодородию почв по сравнению с березой [29].

**Таблица 1.** Начальные почвенные условия [29; 32]

Характеристика	Лесная подстилка	Минеральная почва
запас органического вещества, кг/м <sup>2</sup>	4.4	16.7
запас азота, кг/м <sup>2</sup>	0.08	0.48
плотность, 10 <sup>3</sup> кг/м <sup>3</sup>	0.10	1.37
Водно-физические свойства*:		
влажность завядания, % объема	5.0	10.9
предельная полевая влагоемкость, % об.	24.5	24.4
полная влагоемкость, % об.	94.6	27.0

\*косвенная оценка, для минеральной почвы – по гранулометрическому составу и содержанию углерода, согласно [33], для лесной подстилки – по ее плотности [34].

Климатический сценарий, определяющий условия деструкции растительных остатков и интенсивность минерализации органического вещества почв, сгенерирован с использованием имитатора почвенного климата SCLISS [22, 26]. Рассмотрена ситуация стационарного климата, необходимые статистические параметры которого оценены на основе рядов метеорологических данных для С.-Петербурга [35–37].

### Характеристика модельных деревьев

В качестве объектов исследования сравнивались лесные плантации осины (*Populus tremula L.*), сформированные на основе естественных форм, произрастающих в лесах Европейской части РФ и Белоруссии (контроль), и модифицированной формы (трансгенного клона), созданной в лаборатории лесной биотехнологии ФИБХ РАН и содержащей рекомбинантный ген ксилотрофаназы *sp-Xeg* из гриба *Penicillium canescens*. По данным экспериментальных исследований [13, 23] для этих клонов характерна комплексная модификация в составе древесины (пониженное содержание лигнина, повышенное содержание азота) и фенотипе растения (ускоренный рост, изменение соотношения биомассы листвы и корней к биомассе стволовой древесины). В настоящей работе параметры модели для Xeg модифицированных растений оценивались по экспериментальным данным для линии Xeg1b.

Годичный прирост биомассы всего растения, отнесенный к единице массы листьев (что в оптимальных условиях выращивания соответствует параметру  $\alpha_{\max}$  модели EFIMOD) у растений с геном Xeg оказался на 14% выше, чем у контрольных деревьев (нетрансгенный генотип Pt), выращенных в тех же условиях эксперимента [23]. По сравнению с контролем, у исследованных молодых клонов доля биомассы листвы и корней в суммарной биомассе растений были пониженными (на 4% каждая), а ствола – повышенной (на 8%). Мы предположили, что относительные приросты листьев, корней и ствола модифицированных Xeg растений в нашем модельном эксперименте должны на такую же величину отличаться от соответствующих параметров природной осины, принятых в модели EFIMOD. В отсутствие данных длительных наблюдений, соотношение интенсивности роста контрольных и модифицированных форм осины в модельном эксперименте считалось постоянным в течение всего модельного периода (два 30-летних оборота рубки).

Наряду с изменением морфологических признаков, для растений линии Xeg характерно изменение химического состава тканей. В таблице 2 приведены экспериментальные данные о среднем содержании азота в органах контрольных и трансгенных растений в условиях защищенного грунта с применением азотных минеральных удобрений (использовался препарат Кемира, суммарное поступление азота на 1 растение за вегетационный сезон составило 0.6 г N).

**Таблица 2.** Содержание азота в сухой фитомассе экспериментальных растений осины, %

	стволовая часть	листва	корни
Экспериментальный контроль (Pt)	1.15	2.96	1.70
Растения линии Xeg1b	1.19	3.22	2.00

Высокое содержание азота в растениях в эксперименте (по сравнению с деревьями в естественных лесах) может объясняться начальной стадией роста, когда в них больше азота (особенно в слабодревесневших стволиках с преобладанием флоэмы над ксилемой) [38]. Кроме того, это связано с применением азотных удобрений, в результате чего рост растений и ассимиляция ими азота не лимитировались его доступностью. При этом в растениях линии Xeg средние концентрации азота были выше во всех органах по сравнению с контролем, что можно рассматривать как диагностический признак клонов (Xeg-растений).

Скорее всего, в условиях пониженного содержания доступного азота в лесных почвах абсолютные значения концентраций азота в клонах рассматриваемой линии Хег при их выращивании в посадках лесных плантаций будут ниже, чем полученные в эксперименте. Чтобы учесть влияние фактора доступности азота на интенсивность роста и накопление азота в биомассе трансгенных и контрольных форм осины, нами рассмотрены два сценария обеспеченности моделируемых древостоев азотным питанием: без применения азотных удобрений и с применением удобрений (дозы и схема внесения рассмотрены ниже). При этом содержание азота в модифицированных формах модельных растений осины рассчитывалось нами как пропорциональное увеличение концентраций азота в естественных формах осины, соответствующее соотношению концентраций в разных органах контрольных и Хег растений в рассмотренном выше эксперименте.

Следует отметить, что в результате осенней транслокации азота из листьев в запасающие органы, характерной для древесных видов, концентрации элемента в опаде листвы, как правило, в 2 раза ниже, чем в зеленых листьях [22]. Это учитывалось нами при моделировании ежегодного поступления азота в почву с растительным опадом.

### Сценарии лесопользования

В литературе приводятся разные *показатели густоты и схемы посадок* быстрорастущих форм деревьев группы *Populus* spp. [39, 40 и др.]. Исходя из имеющихся данных, нами моделировалась динамика роста древостоя в одновидовых лесных плантациях с размещением деревьев по регулярной решетке и плотностью посадки 2500 экз./га. Это существенно ниже густоты естественных осиновых молодняков, и примерно соответствует густоте 25-летнего осинника кислотно-черничного II класса бонитета Северо-Запада Европейской части России [41]. При прочих благоприятных условиях на начальных этапах формирования древостоя его *самоизреживание* будет небольшим и обусловленным преимущественно случайной гибелью деревьев. С учетом данных, приведенных в работе [39], нами принята величина самоизреживания, равная 1.3% в год.

В тоже время опыт выращивания разновозрастных и монодоминантных лесных плантаций показывает, что после смыкания полога древостоя происходит его быстрое и достаточно интенсивное самоизреживание с последующим увеличением продуктивности оставшихся деревьев. Поэтому традиционной практикой для лесных плантаций быстрорастущих деревьев являются применение *рубок ухода* в ранние сроки (10–20 лет) с рубкой главного пользования в 25–30 лет [5]. Биомасса, полученная в ходе рубок ухода, может использоваться в целлюлозно-бумажной промышленности, что повышает суммарную продуктивность плантаций. Но это может негативно повлиять на плодородие лесных почв из-за дополнительного выноса почвенных элементов питания с фитомассой. В имитационном эксперименте нами использован сценарий, предусматривающий проведение рубок ухода при возрасте насаждения в 10 и в 15 лет с изъятием отстающих в росте деревьев и интенсивностью рубки 30% по сумме площадей сечений. В 30 лет имитировалась *сплошная рубка главного пользования*. Все имитируемые рубки предполагали изъятие с участка всей (100%) стволовой древесины и 50% фитомассы ветвей (предполагая, что с участка вывозятся крупные ветви).

С целью ускорения роста древостоев и снижения потерь почвенного плодородия в практике лесных плантаций активно используются удобрения (прежде всего, минеральные формы азота). По разным источникам, удобрения применяются на этапе подготовки участка под посадку, в первые годы или в 5–10 лет, а далее примерно за 5 лет до основной рубки [5]. В данной работе удобрения (азот в дозе 150 кг/га) вносились трижды: в момент посадки (1-й год), через 10 лет после посадки и за пять лет до

основной рубки (т.е. в 25 лет). Рассмотрено два 30-летних периода ротации. Уровень поступления азота из атмосферы считали фоновым (менее 5 кг/га в год).

Таким образом, с учетом возможных различий в интенсивности роста и содержании азота в модифицированных и естественных формах осины, а также лесохозяйственных мероприятий в нашем модельном эксперименте рассмотрено несколько вариантов (сценариев) модельных плантаций (таблица 3).

**Таблица 3.** Характеристика и условия выращивания древостоев модельных плантаций

Код сценария	Форма осины	Рубки ухода (C)	Применение удобрений (F)	Модификация ростовых характеристик (G)	Повышенное содержание азота в органах (N)
Nat_	природная	–	–	–	–
Nat_C	природная	x	–	–	–
Nat_CF	природная	x	x	–	–
Xeg_CFN	модифицированная	x	x	–	x
Xeg_CFG	модифицированная	x	x	x	–
Xeg_CFGN	модифицированная	x	x	x	x

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Анализ продуктивности древостоев в модельных лесных плантациях

Результаты имитационных экспериментов (таблица 4) показали, что применение рубок ухода приводит к формированию более продуктивных древостоев, с общим показателем накопленной хозяйственно-ценной биомассы в 100–120 т/га, по сравнению с 70 т/га в сценарии без рубок ухода (Nat\_). При этом повышение эффективности обеспечивалось не только бóльшим количеством древесной биомассы, собранной в ходе сплошной рубки, но и ее дополнительным количеством, полученным при проведении рубок ухода.

Внесение удобрений является фактором, повышающим продуктивность всех типов древостоев. Так, продуктивность в сценарии с внесением удобрений под культуры немодифицированных форм осины (Nat\_CF) была на 5% выше при первом обороте рубки и на 18% выше при втором обороте рубки, по сравнению со сценариями без удобрения (Nat\_ и Nat\_C). Но заметное снижение продуктивности на II обороте рубки (до 23%, по сравнению с I оборотом рубки) показывает, что внесение удобрений лишь частично компенсирует изъятие из почвы азота и других элементов минерального питания с биомассой растений при рубках.

Варианты модельных древостоев с увеличенной скоростью роста (Xeg\_CFG и Xeg\_CFGN) закономерно демонстрируют более высокое накопление фитомассы. Отметим также, что увеличение концентрации азота в органах дерева (Xeg\_CFGN), которое, согласно формулировке модели, также приводит к росту удельного потребления азота, привело к снижению продуктивности в силу лимитирования прироста количеством доступного азота в почве. Данный эффект еще более заметен в сценарии Xeg\_CFN, где увеличение концентрации азота в органах не сопровождается увеличением скорости прироста. Следует отметить, что варианты (Xeg\_CFG и Xeg\_CFN) являются «искусственными» и служат исключительно для оценки вклада разных параметров модели в динамику осиновых плантаций.

**Таблица 4.** Количество хозяйственно-ценной древесной биомассы (т/га), полученное в результате лесохозяйственных мероприятий при различных сценариях плантационного лесовыращивания природной и быстрорастущей форм осины

Лесохозяйственные мероприятия	Сценарий					
	Nat_	Nat_C	Nat_CF	Xeg_CFN	Xeg_CFG	Xeg_CFGN
I рубка ухода		5.9	6.1	5.7	9.9	9.1
II рубка ухода		11.5	12.1	11.0	15.9	14.9
Сплошная рубка	78.1	94.8	99.6	90.1	116.9	101.0
<b>Всего за I оборот рубки</b>	<b>78.1</b>	<b>112.2</b>	<b>117.8</b>	<b>106.8</b>	<b>142.7</b>	<b>125.0</b>
I рубка ухода		4.2	4.8	4.1	7.4	6.2
II рубка ухода		8.1	9.6	7.9	11.9	10.9
Сплошная рубка	67.1	75.7	89.4	79.2	91.0	91.4
<b>Всего за II оборот рубки</b>	<b>67.1</b>	<b>88.0</b>	<b>103.8</b>	<b>91.2</b>	<b>110.3</b>	<b>108.5</b>
<b>Различие между II и I оборотами рубки, %</b>	<b>-14.1</b>	<b>-21.6</b>	<b>-11.9</b>	<b>-14.6</b>	<b>-22.7</b>	<b>-13.2</b>
<b>Суммарно за два оборота рубки</b>	<b>145.2</b>	<b>200.2</b>	<b>221.6</b>	<b>198.0</b>	<b>253.0</b>	<b>233.5</b>

Таким образом, увеличение параметра  $\alpha_{\max}$ , отвечающего за прирост биомассы, приводит к повышению накопления биомассы древостоев, в то время как повышенные значения параметров модели, описывающих содержание азота в органах дерева, приводят к снижению прогнозируемой продукции фитомассы модельных лесных плантаций.

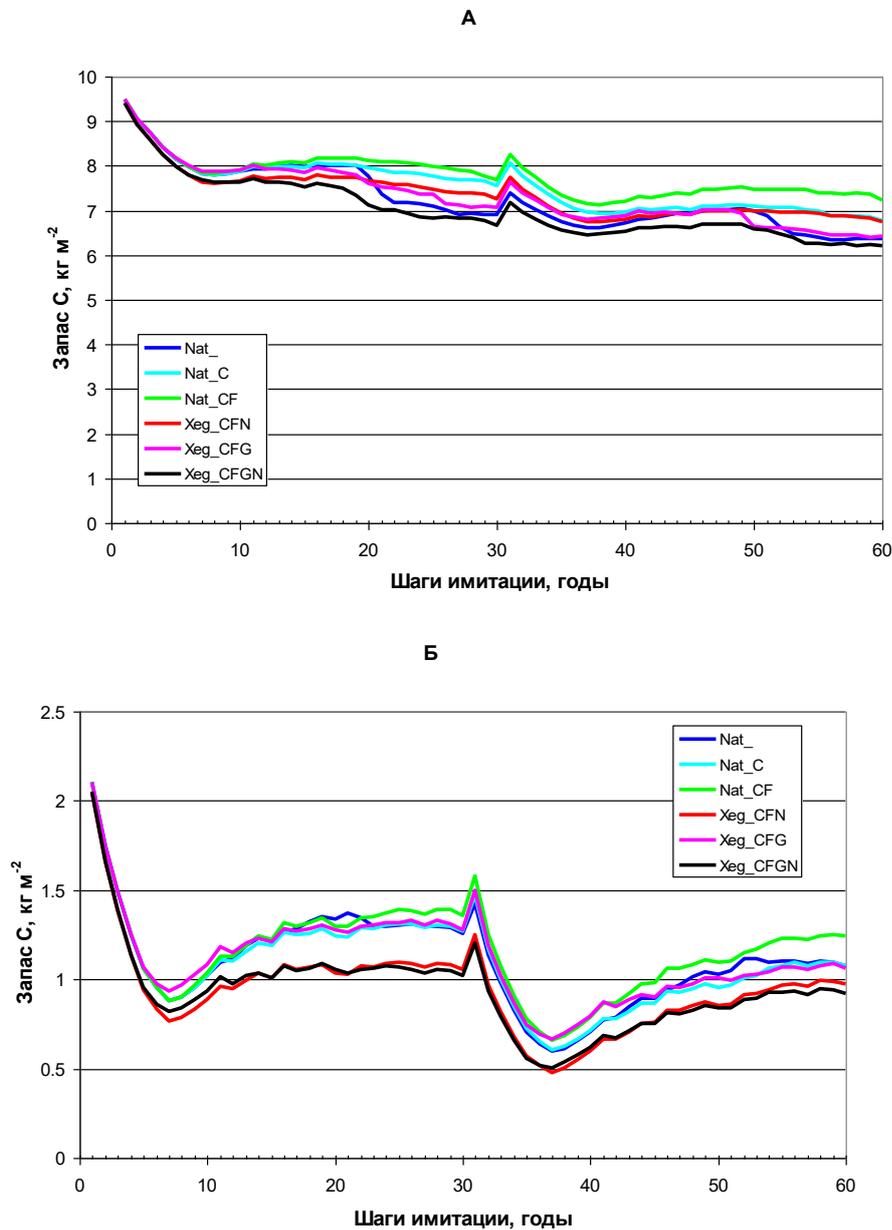
## Влияние лесных плантаций на показатели почвенного плодородия

### 1. Динамика почвенных запасов углерода

Создание лесных плантаций на основе быстрорастущих форм деревьев, ориентированных на изъятие большей части образуемой древесной биомассы при коротких оборотах рубки, существенно трансформирует цикл углерода в лесных экосистемах. Это связано с дисбалансом потоков углерода в деструкционном звене углеродного цикла, когда ежегодное поступление растительных остатков с опадом в молодых древостоях не компенсирует интенсивность процессов минерализации. Результаты проведенного модельного эксперимента подтверждают это положение, несмотря на то, что исследуемые модельные лесные плантации – это осиновые древостои на месте ельников, т.е. в почву ежегодно помимо тонких корней поступает и весь образующийся в период вегетации листовой опад.

Как видно из приведенных графиков (рис. 1), запасы органического вещества почв, «накопленные» ельником, убывают в первые 5–7 лет после создания плантаций и не успевают восстановиться за 30 лет. Согласно модельным оценкам, за рассматриваемый 60-летний период эти потери углерода могут составить для данного типа почв 1.5–3 кг/м<sup>2</sup> в зависимости от сценария, в том числе, практически вдвое (на 0.7–1.2 кг/м<sup>2</sup>) сокращаются запасы углерода в органической части почвенного профиля – лесной подстилке. При этом в модельных плантациях на основе естественных форм осины (Nat\_, Nat\_C и Nat\_CF) к 10-му году происходит частичное восстановление первоначальных запасов углерода и относительная стабилизация его суммарного пула на уровне 7.5–8 кг/м<sup>2</sup>, но в почвах под осинами с модифицированными параметрами роста (Xeg\_CFG, Xeg\_CFGN) интенсивность стока углерода остается низкой. Это объясняется тем, что осины линии Xeg имеют меньшую суммарную биомассу листьев по сравнению с немодифицированными формами.

Рубки ухода в 10 и 15 лет, при которых с участка удаляется практически вся древесина, а остается только 50% биомассы ветвей и корневые системы срубленных деревьев, как видно из графиков, не влияют на общую динамику сокращения пула органического вещества почвы. Как следствие, за первые 30 лет почвенные запасы углерода в этих сценариях сокращаются примерно до  $7 \text{ кг/м}^2$ , немного повышаясь лишь после сплошной рубки главного пользования за счет поступления большого количества порубочных остатков. При повторном использовании того же участка под плантацию осины наблюдается аналогичный тренд убыли почвенного пула органического вещества.



**Рис. 1.** Динамика суммарного запаса углерода в почве (А) и в органических горизонтах почвы (Б).

Следует отметить, что процессы сработки лесной подстилки и сокращения запасов углерода в почвах характерны и для начальных стадий восстановления естественных лесов после сплошных рубок. Известна классическая кривая Ковингтона снижения запасов подстилки после рубок [42]. Но к моменту рубки главного пользования, как правило, запасы органического вещества почвы полностью восстанавливаются.

Поэтому потери углерода органического вещества почвы при коротком обороте рубки является общим недостатком всех плантационных технологий.

## 2. Динамика запасов азота в почве

Баланс азота в почве рассматриваемых модельных плантаций складывается из трех основных потоков: поступление азота с опадом и отпадом древостоев; поступление из внешних источников (за счет применения удобрений в 1-й, 11-й и 25-й год); вынос азота в результате корневого питания растений.

Динамика опада, в свою очередь, определяется суммой его ежегодного поступления в виде опада листвы и тонких корней, а также добавочных разовых поступлений порубочных остатков после рубок ухода и рубки главного пользования. Данные, представленные на рисунке 2, отражают динамику азота в слаборазложившемся опаде. Как видно из графиков, для всех рассмотренных сценариев характерно увеличение количества азота в опаде от практически нулевых значений в первые 2–3 года до примерно  $0.8 \text{ г/м}^2$  (или  $8 \text{ кг/га}$ ) в 9–10 лет. В последующие годы абсолютные значения пула азота, содержащегося в опаде в разных сценариях, немного отличаются (при схожести трендов). Эта разница составляет 1–3  $\text{кг/га}$  в год. При этом запасы азота в сценариях модифицированных форм осины (Xeg\_CFN, Xeg\_CFG и Xeg\_CFGN) несколько ниже, чем для плантаций с естественными формами осины. Таким образом, несмотря на повышенное содержание азота в листве и корнях деревьев Xeg\_CFN и Xeg\_CFGN, суммарный пул азота в слаборазложившемся опаде на плантациях модифицированных форм осины ниже за счет меньшего количества фитомассы, ежегодно возвращаемой с опадом в почву.

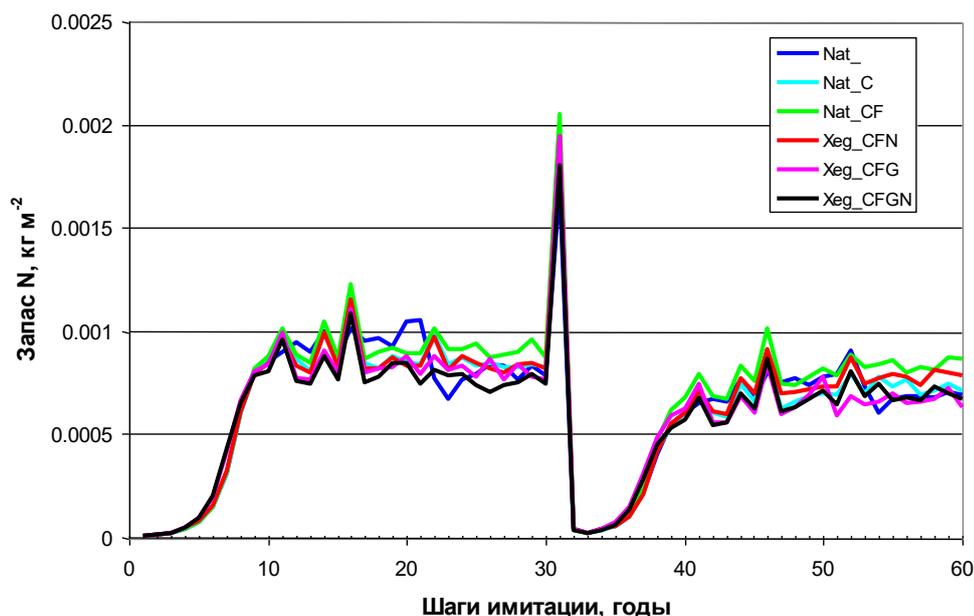


Рис. 2. Запас азота в слое слаборазложившегося опада.

Динамика азотного пула подстилки (рис. 3) в первые 10 лет роста деревьев характеризуется обратным трендом, а именно, резким сокращением запасов азота в органической части почвенного профиля за счет уже упомянутого эффекта срабатывания подстилки. Помимо снижения интенсивности поступления растительных остатков с опадом, еще одним фактором ускоренной минерализации подстилки является изменение структуры опада — замена хвои на листья, для которых характерно более высокое содержание азота. В результате запасы азота в подстилке падают на  $0.04\text{--}0.05 \text{ кг/м}^2$  (или  $400\text{--}500 \text{ кг/га}$ ), т.е. более чем вдвое от первоначального

содержания, после чего сокращение этого пула азота происходит меньшими темпами и условно стабилизируется только в 20-летних древостоях. Для лесной подстилки, «наследующей» специфику химического состава, поступающего опада, характерны те же различия между сценариями: рассчитанные запасы азота минимальны в подстилках под древостоями, сформированными на основе осины Xeg линии с измененным содержанием азота (Xeg\_CFN и Xeg\_CFGN). Суммарные потери азота лесной подстилки за 30-летний период плантационного использования модельной почвы оцениваются для рассмотренных сценариев в 0.055–0.06 кг/м<sup>2</sup> (или 550–600 кг/га).

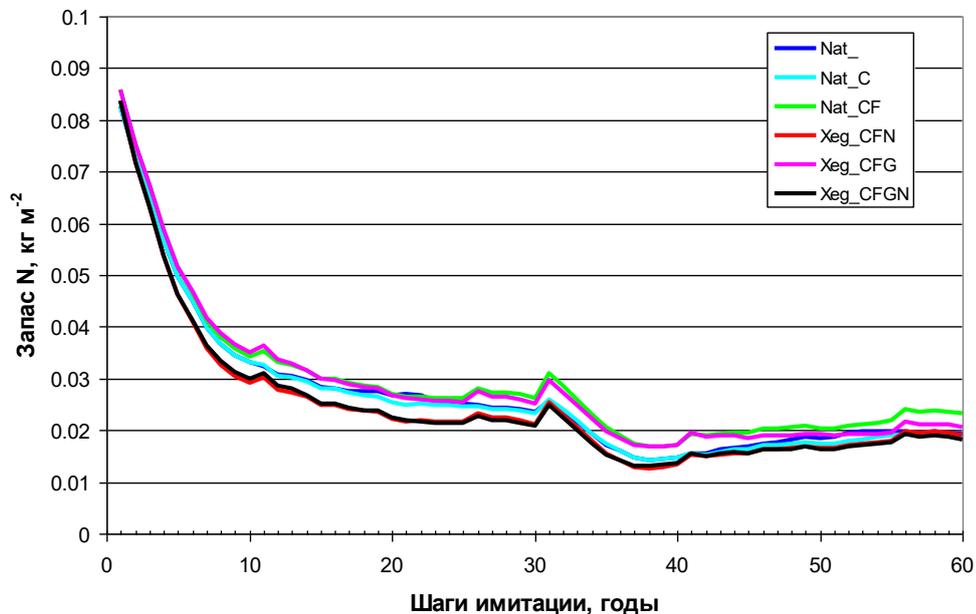


Рис. 3. Динамика азота в лесной подстилке (горизонт F, без учета ежегодного опада).

Однако сокращение пула азота в лесной подстилке происходит на фоне повышения его запасов в нижележащей части почвенного профиля за счет перераспределения соединений азота между органическими и минеральными горизонтами. Как следует из данных, представленных на рисунке 4, запасы азота в минеральной части почвенного профиля повышаются во всех сценариях, и наиболее заметно – при применении азотных минеральных удобрений. Помимо удобрений, дополнительным фактором роста запасов азота в минеральных горизонтах является смена опада хвойных пород лиственными, но, судя по графику, вклад использования удобрений – доминирующий. При этом модель адекватно отражает эффект от применения удобрений, который максимален в первые годы после их внесения (1-й, 11-й и 25-й шаг модели), а затем «затухает» за счет потребления почвенного азота растущими древостоями. В сценариях с удобрениями (Nat\_CF, Xeg\_CFN, Xeg\_CFG и Xeg\_CFGN) увеличение почвенного пула азота в минеральных горизонтах за 30-летний период составило около 0.04 кг/м<sup>2</sup> (или 400 кг/га), что на 150–200 кг/га меньше потерь азота из подстилки. Количественно, повышение запаса азота в минеральной части почвы сопоставимо с суммарной дозой удобрений (450 кг/га), которые были использованы в наших сценариях. В сценариях без удобрений (Nat\_ и Nat\_C) накопления азота в минеральной части почвенного профиля за 30 лет практически не происходит.

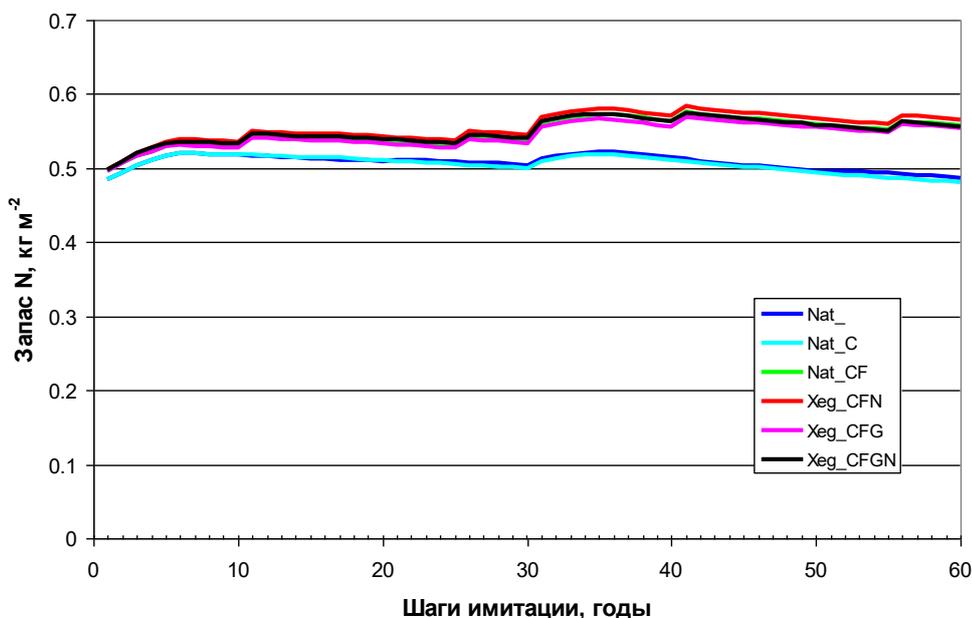


Рис. 4. Динамика запасов азота в минеральной части почвенного профиля.

Результаты модельного эксперимента свидетельствуют, что при использовании рассматриваемых лесных почв под культуры обычной и модифицированной осины суммарный пул почвенного азота увеличивается не более чем на 5%, несмотря на применение удобрений. Это объясняется интенсивным потреблением почвенного азота и азота минеральных удобрений растущими древостоями, в которых к моменту рубки главного пользования накапливается 350–400 кг/га (или 0.035–0.04 кг/м<sup>2</sup>). Кроме того, часть азота остается депонированной в фитомассе валежа (примерно 30–60 кг/га) и выносится с деревьями, удаленными с плантаций при рубках ухода (около 40–50 кг/га).

Однако в условиях реальных лесных плантаций в бореальной зоне возможны дополнительные потери азота из почв в результате инфильтрации осадков, что ведет к вымыванию минеральных соединений азота и азота в составе растворенного органического вещества. Также возможны потери за счет эмиссии азота из почв в результате процессов денитрификации. Однако в использованной нами версии модели вклад этих процессов в баланс азота в почвах лесных плантаций не оценивался.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Первый опыт использования системы моделей EFIMOD для описания роста древостоев и динамики биогенных элементов в одновидовых лесных плантациях позволил:

- 1) выполнить прогнозные оценки эффективности создания плантаций осины на основе ее природной и генно-модифицированной форм в условиях северо-запада Ленинградской области;
- 2) проанализировать динамику изменений почвенного плодородия при разных сценариях лесопользования в плантациях природных и модифицированных форм осины;
- 3) сформулировать дополнительные требования к входным данным и модельным сценариям, которые должны быть учтены в рамках дальнейшего развития исследований, направленных на изучение влияния лесных плантаций биотехнологических форм деревьев на природную среду.

Как следует из полученных нами данных, модификация ростовых характеристик в клонах осины линии Xeg, определяющая повышение продуктивности биомассы

стволов относительно биомассы листьев, способствует получению дополнительного количества хозяйственно-ценной древесины по сравнению с плантациями на основе природных форм осины. Для территории северо-запада Ленинградской области при благоприятных климатических условиях и выполнении предписанных лесохозяйственных мероприятий (рубки ухода и применение удобрений) за 30 лет, соответствующих первому обороту рубки, биомасса заготовленной древесины на плантациях модифицированной осины линии Хег может быть выше контроля примерно на 20%. Но во втором обороте рубки на той же территории разница в заготовленной древесине сокращается до 6%.

Однако выявленные эффекты относятся, во-первых, не столько к выращиванию генно-модифицированных растений, сколько к специфике плантационного лесовыращивания с коротким оборотом рубки, во-вторых, наблюдаемые изменения почв отражают смену форм гумуса от грубого гумуса к более продуктивному модеру [29], что в лесоведении не определяется как негативная тенденция. Полученные нами результаты согласуются с имеющимися представлениями о характере влияния плантационного лесовыращивания на почвенное плодородие. В лесных почвах происходит заметное сокращение суммарных запасов органического вещества, а количество важнейшего элемента питания – азота – практически не возрастает. Эти процессы, связанные с выносом биофильных элементов с продукцией древесины, в наибольшей степени затрагивают органическую часть почвенного профиля – лесную подстилку, и не компенсируются возвратом элементов с опадом и порубочными остатками.

Для уточнения выполненных оценок необходима верификация модели по длительным хронорядам. Поскольку подобные отечественные экспериментальные данные пока отсутствуют, это может быть сделано на основе анализа зарубежного опыта лесных плантаций быстрорастущих форм деревьев. В представленных нами модельных сценариях не рассматривались особенности подготовки участка под плантацию, например, возможное наличие пней и степень сохранности первоначальной лесной подстилки, в случае, если под плантацию используются лесные участки, а не бывшие сельскохозяйственные угодья. Важными для модельных оценок представляются и вопросы удаления сухостоя во время рубок ухода и сплошной рубки, а также устранение характерного для осины корнеотпрыскового возобновления и растительности напочвенного покрова. Кроме того, в качестве задачи на будущее мы планируем рассмотреть более широкий спектр сценариев, учитывающий разную исходную густоту, схемы посадки деревьев на плантациях, сроки и интенсивности выборочных рубок и варианты внесения удобрений, что позволит найти оптимальные режимы для плантационного лесовыращивания генно-модифицированных деревьев.

Работы выполнены при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ в рамках проекта № 14.616.21.0013 от 17 сентября 2014 года (уникальный идентификатор RFMEFI61614X0013).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Математические модели экосистем. Экологические и демографические последствия ядерной войны.* Под ред. Дородницына А.А. М.: Наука, 1986. 176 с.
2. Robock A., Oman L., Stenchikov G.L., Toon O.B., Bardeen C., Turco R.P. Climatic consequences of regional nuclear conflicts. *Atmospheric Chemistry & Physics*. 2007. V. 7. P. 2003–2012. doi: [10.5194/acp-7-2003-2007](https://doi.org/10.5194/acp-7-2003-2007).
3. Wimp G.M., Young W.P., Woolbright S.A., Keim P., Whitham T.G. Conserving plant genetic diversity for dependent animal communities. *Ecology Letters*. 2004. V. 7. P. 776–780. doi: [10.1111/j.1461-0248.2004.00635.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00635.x).

4. Boerjan W. Biotechnology and the domestication of forest trees. *Current Opinion in Biotechnology*. 2005. V. 16. P. 159–166. doi: [10.1016/j.copbio.2005.03.003](https://doi.org/10.1016/j.copbio.2005.03.003).
5. Шутов И.В., Маслаков Е.Л., Маркова И.А. *Лесные плантации: ускоренное выращивание ели и сосны*. М.: Лесная промышленность, 1984. 246 с.
6. Fang S., Xu X., Lu S., Tang L. Growth dynamics and biomass production in short-rotation poplar plantations: 6-year results for three clones at four spacings. *Biomass & Bioenergy*. 1999. V. 17. P. 415–425. doi: [10.1016/S0961-9534\(99\)00060-4](https://doi.org/10.1016/S0961-9534(99)00060-4).
7. Larocque G.R. Performance and morphological response of the hybrid poplar DN-74 (*Populus deltoides* x *nigra*) under different spacings on a 4-year rotation. *Annals of Forest Science*. 1999. V. 56. P. 275–287. doi: [10.1051/forest:19990402](https://doi.org/10.1051/forest:19990402).
8. Mamashita T., Larocque G.R., DesRochers A., Beaulieu J., Thomas B.R. Mosseler A., Major J., Sidders D. Short-term growth and morphological responses to nitrogen availability and plant density in hybrid poplars and willows. *Biomass & Bioenergy*. 2015. V. 81 P. 88–97. doi: [10.1016/j.biombioe.2015.06.003](https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2015.06.003).
9. Pilate G., Guiney E., Holt K., Petit-Conil M., Lapierre C., Leple J.C., Pollet B., Mila I., Webster E.A., Marstorp H., Hopkins D.W., Louanin L., Boerjan W., Schuch W., Cornu D., Halpin C. Field and pulping performances of transgenic trees with altered lignification. *Nature Biotechnology*. 2002. V. 20. P. 607–612. doi: [10.1038/nbt0602-607](https://doi.org/10.1038/nbt0602-607).
10. Park Y.W., Baba K., Furutab Y., Iidab I., Sameshimac K., Araid M., Hayashi T. Enhancement of growth and cellulose accumulation by overexpression of xyloglucanase in poplar. *FEBS Letters*. 2004. V. 564. P. 183–187. doi: [10.1016/S0014-5793\(04\)00346-1](https://doi.org/10.1016/S0014-5793(04)00346-1).
11. Лебедев В.Г., Шестибратов К.А. Опыт создания биотехнологических форм древесных растений. *Лесоведение*. 2015. № 3. С. 222–232.
12. Лебедев В.Г., Шестибратов К.А., Шадрина Т.Е., Булатова И.В., Абрамочкин Д.Г., Мирошников А.И. Котрансформация осины и березы тремя областями Т-ДНК, находящимися на двух различных репликациях в одном штамме *Agrobacterium tumefaciens*. *Генетика*. 2010. Т. 46. № 11. С. 1458–1466.
13. Шестибратов К.А., Подрезов А.С., Салмова М.А., Ковалицкая Ю.А., Видягина Е.О., Логинов Д.С., Королева О.В., Мирошников А.И. Фенотипическое проявление экспрессии гена ксиланглюканазы из *Penicillium canescens* в трансгенных растениях осины. *Физиология растений*. 2012. Т. 59. № 5. С. 668–676.
14. Schestibratov K., Lebedev V., Podrezov A., Salmova M. Transgenic aspen and birch trees for Russian plantation forests. *BMC Proceedings*. 2011. V. 5. Suppl. 7. P. 124. doi: [10.1186/1753-6561-5-S7-P124](https://doi.org/10.1186/1753-6561-5-S7-P124).
15. Almeida A.C., Landsberg J.J., Sands P.J., Ambrogi M.S., Fonseca S., Barddal S.M., Bertolucci F.L. Needs and opportunities for using a process-based productivity model as a practical tool in Eucalyptus plantations. *Forest Ecology & Management*. 2004. V. 193. № 1–2. P. 167–177. doi: [10.1016/j.foreco.2004.01.044](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.01.044).
16. Landsberg J.J., Waring R.H. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *Forest Ecology & Management*. 1997. V. 95. P. 209–228. doi: [10.1016/S0378-1127\(97\)00026-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00026-1).
17. Stape J.L., Ryan M.G., Binkley D. Testing the utility of the 3-PG model for growth of *Eucalyptus grandis* x *urophylla* with natural and manipulated supplies of water and nutrients. *Forest Ecology & Management*. 2004. V. 193. № 1–2. P. 219–234. doi: [10.1016/j.foreco.2004.01.031](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.01.031).
18. Perez-Cruzado C., Mohren G.M.J., Merino A., Rodriguez-Soalleiro R. Carbon balance for different management practices for fast growing tree species planted on former pastureland in southern Europe: A case study using the CO2Fix model. *European J. of Forest Research*. 2012. V. 131. № 6. P. 1695–1716. doi: [10.1007/s10342-012-0609-6](https://doi.org/10.1007/s10342-012-0609-6).

19. Mohren G.M.J., Garza Caligaris J.F., Masera O., Kanninen M., Karjalainen T., Pussinen A., Nabuurs G.J. *CO2FIX for Windows: a dynamic model of the CO<sub>2</sub>-fixation in forests; Version 1.2*: IBN Research Report 99/3. 1999. URL: [http://dataservices.efi.int/casfor/downloads/co2fix1\\_2\\_manual.pdf](http://dataservices.efi.int/casfor/downloads/co2fix1_2_manual.pdf) (дата обращения: 23.07.2015).
20. Liski J., Palosuo T., Peltoniemi M., Sievanen R. Carbon and decomposition model Yasso for forest soils. *Ecological Modelling*. 2005. V. 189. P. 168–182. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2005.03.005](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.005).
21. Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Zudina E.V., Zoubkova E.V. EFIMOD 2 – a model of growth and cycling of elements in boreal forest ecosystems. *Ecological Modelling*. 2003. V. 70. P. 373–392. doi: [10.1016/S0304-3800\(03\)00240-0](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00240-0)
22. *Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах*. Под ред. Кудеярова В.Н. М.: Наука, 2007. 380 с.
23. Видягина Е.О., Ковалицкая Ю.А., Логинов Д.С., Королева О.В., Шестибратов К.А. Экспрессия гена ксилотрансферазы *sp-Xeg* из *Penicillium canescens* усиливает рост и ризогенез трансгенных растений осины. *Биотехнология*. 2013. № 4. С. 39–47.
24. 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 modeling. *Ecological Modelling*. 2001. V. 138. P. 289–308. doi: [10.1016/S0304-3800\(00\)00409-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00409-9).
25. Комаров А.С. Марковские поля и растительные сообщества. В: *Взаимодействующие марковские процессы и их приложения к анализу многокомпонентных систем*. Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1980. С. 7–21.
26. Быховец С.С., Комаров А.С. Простой статистический имитатор климата почвы с месячным шагом. *Почвоведение*. 2002. № 4. С. 443–452.
27. Чертов О.Г. Математическая модель экосистемы одного растения. *Журнал общей биологии*. 1983. Т. 44. С. 406–414.
28. Chertov O.G., Komarov A.S., Tsiplyanovsky A.M. A combined simulation model of Scots pine, Norway spruce and Silver birch ecosystems in European boreal zone. *Forest Ecology & Management*. 1999. V. 116. P. 189–206. doi: [10.1016/S0378-1127\(98\)00456-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00456-3).
29. Чертов О.Г. *Экология лесных земель*. Л.: Наука. 1981. 192 с.
30. Чертов О.Г. Имитационная модель минерализации и гумификации лесного опада и подстилки. *Журнал общей биологии*. 1985. Т. 46. № 6. С. 794–804.
31. Chertov O.G., Komarov A.S. SOMM – a model of soil organic matter dynamics. *Ecological Modelling*. 1997. V. 94. P. 177–189. doi: [10.1016/S0304-3800\(96\)00017-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(96)00017-8)
32. Рожнова Т.А. *Почвенный покров Карельского перешейка*. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 185 с.
33. Saxton K.E., Rawls W.J., Romberger J.S., Papendick R.I. Estimating generalized soil water characteristics from texture. *Soil Science Society of America J.* 1986. V. 50. P. 1031–1036. doi: [10.2136/sssaj1986.03615995005000040039x](https://doi.org/10.2136/sssaj1986.03615995005000040039x).
34. Быховец С.С. О параметризации влажности лесной подстилки в простой модели водного режима лесных почв. В: *Материалы 3-й Национальной научной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии»*. Пушино: ИФХиБПП РАН, 2013. С. 40–41.
35. Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Коршунова Н.Н., Швеиц Н.В. *Массив данных месячных сумм осадков на станциях России*. Обнинск: ВНИИГМИ-МЦД. URL: <http://meteo.ru/data/158-total-precipitation#описание-массива-данных> (дата обращения: 14.03.2015).
36. Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Трофименко Л.Т., Швеиц Н.В. *Массив данных среднемесячной температуры воздуха на станциях России*. Обнинск:

- ВНИИГМИ-МЦД. URL: <http://meteo.ru/data/156-temperature#описание-массива-данных> (дата обращения: 14.03.2015).
37. Шерстюков А.Б. *Массив суточных данных о температуре почвы на глубинах до 320 см по метеорологическим станциям Российской Федерации*. Обнинск: ВНИИГМИ-МЦД. URL: <http://meteo.ru/data/164-soil-temperature#описание-массива-данных> (дата обращения: 14.03.2015).
38. Веретенников А.В. *Физиология растений*. М.: ГРИФ. 2006. 480 с.
39. Liesebach M., von Wuechlich G., Muhs H.J. Aspen for short-rotation coppice plantations on agricultural sites in Germany: Effects of spacing and rotation time on growth and biomass production of aspen progenies. *Forest Ecology & Management*. 1999. V. 121. P. 25–39. doi: [10.1016/S0378-1127\(98\)00554-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00554-4).
40. Rytter L., Stener L.G. Productivity and thinning effects in hybrid aspen (*Populus tremula* L. x *P. tremuloides* Michx.) stands in southern Sweden. *Forestry*. 2003. V. 78. P. 285–294. doi: [10.1093/forestry/cpi026](https://doi.org/10.1093/forestry/cpi026).
41. Усольцев В.А. *Фитомасса лесов Северной Евразии: Нормативы и элементы географии*. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 762 с.
42. Covington W.W. Changes in the forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods. *Ecology*. 1981. V. 62. P. 41–48. doi: [10.2307/1936666](https://doi.org/10.2307/1936666).

Материал поступил в редакцию 31.07.2015, опубликован 20.10.2015.