

УДК: 57.033.045; 574.45; 630.181.351; 631.811.1

Моделирование продуктивности лесных плантаций при разных схемах пространственного размещения деревьев

Припутина И.В.^{*1}, Фролова Г.Г.¹, Быховец С.С.^{1}, Шанин В.Н.^{***1},
Лебедев В.Г.², Шестибратов К.А.²**

¹*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Пушкино, Московская область, Россия*

²*Филиал Института биоорганической химии им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова РАН, Пушкино, Московская область, Россия*

Аннотация. В рамках задачи прогнозной оценки продуктивности лесных плантаций с разными схемами пространственного размещения деревьев проанализированы результаты имитационного эксперимента с использованием модели EFIMOD-fbp-REG. На примере постагрогенных светло-серых лесных почв Республики Марий Эл моделировался рост плантаций березы в коротком обороте рубки (30 лет) с начальной густотой 2500 экз. · га⁻¹ и двумя вариантами схемы посадки саженцев (с расстояниями в ряду и между рядами, соответственно, 2 и 2 м и 1 и 4 м). В зависимости от начального варианта схемы посадки, определяющего интенсивность конкуренции за доступные ресурсы, продукция древостоя в имитационном эксперименте различалась более чем в три раза и была выше при схеме посадки 1 × 4 м. Низкие показатели продуктивности при схеме 2 × 2 м объясняются реализованной в модели процедурой самоизреживания древостоя, основанной на использовании порогового отношения общего годичного прироста биомассы к общей биомассе дерева I_p/V_T .

Ключевые слова: продукция биомассы, модель EFIMOD-fbp-REG, древостой, схема посадки, конкуренция, доступные ресурсы.

ВВЕДЕНИЕ

Для прогноза продуктивности лесных насаждений в лесоведении традиционно используют таблицы хода роста (ТХР) или таблицы биологической продуктивности (ТБП), которые основаны на регрессионных моделях зависимости таксационных характеристик лесообразующих пород от возраста, класса бонитета, типа леса и др. [1, 2]. Также, в литературе представлены математические модели оценки фракций и суммарной фитомассы на основе физиологических особенностей роста видов и условий мест их произрастания [3–5]. Однако для анализа эффективности плантационного лесоразведения и искусственного восстановления лесов после сплошных рубок, лесных пожаров и других интенсивных воздействий необходимо дополнительно учитывать комплекс лесохозяйственных мероприятий, которые способны в значительной степени регулировать интенсивность продукционного процесса [6, 7].

*irina.priputina@gmail.com

**s_bykhovets@rambler.ru

***shaninvn@gmail.com

К числу таких факторов относят густоту древостоя (численность деревьев на единицу площади) и схемы посадки деревьев, которые характеризуют их пространственное размещение на участке [8–10]. Влияние пространственной структуры древостоя на продуктивность лесных культур определяется конкурентными отношениями, которые возникают между соседними деревьями за ресурсы (прежде всего, свет и элементы почвенного питания). Однако отечественные нормативы искусственного восстановления лесов и лесоразведения регламентируют первоначальную густоту посадки без уточнения оптимальных схем посадки деревьев на участке.

В литературе, посвященной вопросам создания искусственных лесных насаждений, рассматриваются самые разные варианты схем посадки [6, 11, 12]. Натурные эксперименты с лесными культурами по обоснованию оптимальной пространственной структуры древостоев, обеспечивающей получение максимума древесины необходимого качества с наименьшими затратами на посадочный материал и уход за древостоями, требуют долговременных исследований и больших финансовых вложений. При этом результирующая продуктивность лесных культур в эксперименте, как известно, зависит от большого числа внешних факторов, которые не всегда могут быть учтены. Это затрудняет экстраполяцию полученных результатов на другие почвенно-климатические условия даже для одного вида. В этой связи возрастает роль математических моделей как инструмента прогноза эффективности лесных плантаций, особенно, в условиях появления новых биотехнологических форм деревьев с измененными характеристиками роста, для которых еще не накоплен достаточный экспериментальный материал [13–16].

В существующих отечественных моделях древостоев обычно используется показатель, характеризующий численность деревьев без учета особенностей их пространственного размещения [17–19]. Индивидуально ориентированный подход реализован в работе [20], модель параметризована для дальневосточных лесообразующих пород.

Необходимость анализа влияния пространственного размещения деревьев на продукционные характеристики моделируемых древостоев объясняется тем, что одна и та же густота древостоя может быть сформирована разными схемами посадки деревьев. Например, густота $2500 \text{ экз.} \cdot \text{га}^{-1}$ достигается при расстоянии между деревьями в ряду и между рядами, соответственно, 2 и 2 м (схема посадки $2 \times 2 \text{ м}$) или 1 и 4 м (схема посадки $1 \times 4 \text{ м}$). Густоте $3333 \text{ экз.} \cdot \text{га}^{-1}$ соответствует размещение деревьев по схемам $1.5 \times 2 \text{ м}$, $1 \times 3 \text{ м}$ и $0.5 \times 6 \text{ м}$. Расположение деревьев определяет возраст смыкания их крон и корневых систем, что ведет к возникновению конкуренции за ресурсы и, как следствие, к снижению продуктивности отдельных деревьев и насаждения в целом. Эффекты коллективного самоугнетения в моделях однородных растительных сообществ, ведущие к снижению биомассы и даже массовой гибели растений, ранее были показаны в работе [21]. Соответственно, процессы конкуренции между соседними деревьями и связанные с этим эффекты редукции потенциальных приростов биомассы, в том числе ведущие к гибели отдельных деревьев, должны находить отражение в модели через изменение показателей роста древостоя [22–24].

Характер пространственного размещения деревьев учитывается в системе моделей EFIMOD – модели динамики лесной экосистемы [25], в которой древостой представлен набором индивидуальных деревьев с привязкой координат ствола каждого дерева к ячейкам пространственной сетки с шагом 0.5 м. Это позволяет использовать EFIMOD и ее версии в задачах моделирования роста лесных плантаций с разными начальными схемами посадки лесных культур [26, 27]. Результаты компьютерного эксперимента по сравнительному анализу продуктивности плантаций осины при разных схемах пространственного размещения деревьев выявили сложный характер зависимостей между этими параметрами [27]. В частности, модельные оценки продукции фитомассы

для вариантов размещения деревьев по квадратной схеме (1×1 м, 1.5×1.5 м и т. п.) были ниже, чем при размещении рядами (0.5×2 м, 1×2.5 м и т. п.). В тоже время в литературе по искусственному лесоразведению можно встретить рекомендации, в которых, напротив, квадратные схемы размещения лесных культур позиционируются как максимально продуктивные [28].

В этой связи, необходим более детальный анализ используемого в EFIMOD и ее версиях алгоритма описания процессов конкуренции между соседними деревьями за ресурсы (свет и доступный азот почвы), что влияет на показатели роста и продуктивность древостоев в ходе моделирования. Как первый шаг в этом направлении, в данной работе поставлена задача протестировать работу модели в сценарии роста одновидовой лесной плантации с разными начальными схемами посадки деревьев, соответствующими одинаковой густоте древостоя.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Учет пространственной структуры древостоя и конкуренции за ресурсы в системе моделей EFIMOD

Система моделей EFIMOD [25] и ее версии относятся к классу индивидуально-ориентированных имитационных моделей и сочетают в себе описание динамики популяций древесных растений и круговорота органического вещества и азота в лесной экосистеме. В EFIMOD входят следующие функциональные модули: модель роста отдельного дерева, модель древостоя с дискретным описанием пространства и модель динамики органического вещества почвы ROMUL [29], которая дополнена статистическим генератором почвенного климата SCLISS [30]. Структура EFIMOD, принципы работы отдельных модулей и системы моделей в целом подробно отражены в публикациях [25, 26, 29, 31–34, и др.]. Это позволяет в данной работе ограничиться рассмотрением отдельных аспектов работы модели, связанных с описанием пространственной структуры и взаимодействий между соседними деревьями, которые влияют на показатели продукционного процесса.

(1) *Древостой* в EFIMOD рассматривается как ансамбль отдельных деревьев с точными позициями внутри древостоя [32]. Рост древостоя имитируется на участке, площадь которого разделена на ячейки размером 0.5×0.5 м, исходя из допущения, что во взрослом состоянии в ячейке такого размера не может содержаться более одного дерева. Точные координаты деревьев в пределах модельной решетки позволяют использовать определенные правила перераспределения доступных ресурсов и дискретный учет конкуренции между соседними деревьями за ресурсы (свет и азот почвы). Соответственно, каждое дерево имеет свою зону корневого (почвенного) питания Z_i и создает зону затенения S_i .

(2) *Площадь зоны корневого питания отдельного дерева Z_i* рассчитывается как функция от диаметра его ствола D_i

$$Z_i = f(D_i).$$

Данная функциональная зависимость представлена в модели не непосредственно, а через набор из 10 дискретных значений, увеличивающихся по мере роста дерева (увеличения его диаметра). Зона питания представляет собой совокупность ячеек, формирующих квадрат. Увеличение площади зоны питания осуществляется посредством прибавления к квадрату смежных ячеек. Если площадь питания дерева не перекрывается зонами питания других деревьев, весь доступный почвенный азот расходуется на рост только данного дерева, а общее количество азота, поглощенного деревом, является суммой доступного азота по всем ячейкам, входящим в его зону корневого питания. В случае, когда зоны питания нескольких деревьев перекрываются,

доступный азот в зоне перекрытия распределяется между конкурирующими деревьями пропорционально биомассе их тонких корней в данной ячейке, поскольку в модели принято допущение, что тонкие корни равномерно распределены по всей зоне питания дерева.

(3) Каждое дерево создает зону затенения S_i , являющуюся квадратом со стороной R_i и с центром в ячейке x_i , занимаемой деревом. Дерево x_i затеняет дерево x_j , если зона затенения S_i перекрывает ячейку x_j , и отношение высоты H_i дерева x_i к высоте H_j дерева x_j больше, чем некоторое фиксированное значение β , т.е. $H_i/H_j > \beta$. Величина β в используемой версии модели принята равной 0.7.

Если два дерева затеняют друг друга, происходит симметричное затенение. При аддитивности вклада соседних деревьев в общее затенение, коэффициент затенения $0 \leq K_E \leq 1$, соответствующий дереву x_i , может быть рассчитан по формуле:

$$K_E(x_i) = 1 - \sum_l \lambda_l k_l,$$

где λ_l – видоспецифический параметр, описывающий долю фотосинтетически активной радиации (ФАР), поглощенной кроной затеняющего дерева, k_l – число деревьев данного вида, участвующих в затенении дерева x_i . Значения λ_l определены на основе экспериментальных данных по поглощению радиации пологом разных древесных видов при максимальной сомкнутости полога [35]. В частности, для березы принято значение $\lambda_l = 0.11$.

Размер зоны затенения увеличивается по мере роста дерева (увеличения его высоты). По сути, это является простейшим способом описания взаимодействия дерева с множеством своих ближайших соседей с генерализованной оценкой взаимного затенения. После вычисления затенения (и, соответственно, количества доступного света), для каждого дерева вычисляется соответствующий редуцирующий множитель затенения K_{SH} . Для светолюбивых видов, в частности, березы, K_{SH} линейно зависит от K_E [36], и принимается нами численно равным: $K_{SH} = K_E$.

Таким образом, K_{SH} отражает локальную плотность древостоя по отношению к множеству ближайших соседей каждого дерева в форме перекрытия зон затенения и видоспецифичной реакции дерева на его затенение. Такая форма задания световой конкуренции близка к так называемым индексам конкуренции [37–40].

(4) Главными переменными модели дерева (рост которого описывается простой функцией на балансовом уровне вместо детального описания на физиологическом уровне) являются биомасса листьев (или хвои) и других органов (ствол, ветви, структурные корни, тонкие корни). При инициализации модели, по видоспецифичным уравнениям регрессии [41] выполняется пересчет дендрометрических характеристик (высота и диаметр) в биомассу отдельных органов дерева. Уравнения, используемые для описания потенциальных приростов биомассы дерева в зависимости от максимальной биологической продуктивности a_{max} , доступной ФАР и биомассы листьев, а также уравнения для расчета приростов в зависимости от количества доступного азота и интенсивности освещения приведены в работе [26]. В процессе имитации роста дерева происходит расчет биомассы его органов, которые конвертируются обратно в дендрометрические характеристики. Правила распределения общего прироста биомассы по органам, помимо вида дерева, зависят также от его возраста.

(5) Редукция потенциальных приростов биомассы каждого дерева, связанная с недостатком ФАР или доступного пула почвенного азота, происходит в соответствии с правилом Либиха.

Если лимитирующим фактором является свет, может возникать ситуация, когда часть доступного азота почвы остается неиспользованной. В модели сделано предположение, что ответной реакцией дерева на подобную ситуацию будет

увеличение биомассы листвы/хвои и соответствующее уменьшение биомассы тонких корней. Для расчета перераспределения прироста между этими двумя органами используется простая система уравнений [32]:

$$\begin{aligned} n_l \alpha_l + n_{fr} \alpha_{fr} &= K, \\ n_l (\alpha_l + \delta) + n_{fr} (\alpha_{fr} - \delta) &= K + \Delta N, \end{aligned}$$

где K – часть доступного азота, уходящая на прирост листвы/хвои и тонких корней; ΔN – избыток азота; n_l и n_{fr} – удельное потребление азота для листьев и тонких корней соответственно; α_l и α_{fr} – их доли; δ – доля общего прироста, приходящаяся на листву/хвою (введена, чтобы сохранять условие $\sum \alpha_i = 1$). Из приведенных выше выражений следует, что

$$\delta = \frac{\Delta N}{(n_l - n_{fr})}.$$

Соотношение высота – диаметр ствола в модели перераспределяется в пользу прироста высоты в случае лимитирования по свету [42]. Если же лимитирующим фактором является доступный азот, модель предполагает больший прирост диаметра, по сравнению с высотой. Для изменения соотношения высота – диаметр используются два управляющих коэффициента (β_1 и β_2), величины которых близки к единице и могут калиброваться по экспериментальным данным. Так, в случае лимитирования по свету:

$$k_h = \beta_1 k_d,$$

где k_h и k_d – коэффициенты увеличения высоты и диаметра дерева, соответственно.

(6) *Отмирание деревьев* (процедура самоизреживания древостоя) основано на идее порога смертности dA , который определяется отношением годового прироста биомассы I_P к общей биомассе дерева B_T на текущий момент. Считается, что если в течение k лет подряд данное отношение ниже dA , то дерево погибает. Модель чувствительна к изменениям этих параметров, которые существенно влияют на скорость самоизреживания.

Помимо этого, в модель введена функция вероятностной гибели дерева в зависимости от возраста, которая достигает единицы при возрасте дерева, максимальном для данного вида. Вероятность описывается уравнением вида:

$$p = 1 - e^{-bend/A_{max}} + a \cdot e^{b \cdot age},$$

где A_{max} – предельный возраст дерева, age – текущий возраст дерева, $bend$, a и b – эмпирические коэффициенты.

Влияние других факторов (длительных засух, аномально низких температур и т.п.) на интенсивность роста, продуктивность или гибель деревьев в EFIMOD не учитывается, но есть возможность задать интенсивность сокращения численности древостоя в результате гибели отдельных деревьев от подобных неблагоприятных факторов. Эта процедура реализована в модели как случайный процесс с помощью регулирования коэффициентов a и b .

Рассмотренные основные принципы и алгоритмы описания конкурентных отношений сохранены в модели EFIMOD-fbp-REG, которая является специализированной региональной версией, разработанной для оценки и прогнозирования экологических эффектов создания лесных плантаций на основе деревьев с заданными характеристиками.

Тестирование EFIMOD-fbp-REG по данным региональных таблиц биологической продуктивности

В качестве плантационной культуры в данной работе рассматривается береза, которая была одной из первых лесообразующих пород, включенных в EFIMOD, начиная с самых ранних версий [43, 25]. Продукционные характеристики березы относительно хорошо изучены, и параметризация ее роста в EFIMOD основана на обширном экспериментальном материале [32]. Береза (*Betula pubescence* Ehrh. и *Betula pendula* Roth) относится к быстрорастущим пионерным видам, произрастающим в широком диапазоне почвенно-климатических условий, что определило активное использование ее природных и биотехнологических форм в плантационном лесоразведении в Европе [44–46]. На европейской территории России (ЕТР) высокопродуктивные культуры березы встречаются в южно-таежной, хвойно-широколиственной и лесостепной подзонах.

Несмотря на использование березы в плантационном лесоразведении, в отечественной литературе отсутствуют экспериментальные данные, которые мы могли бы использовать для верификации EFIMOD-fbp-REG в рамках задачи моделирования динамики роста одновидовых березовых плантаций с определенной схемой пространственного размещения деревьев. Поэтому в данной работе верификация проводилась по ТБП [1], которые разработаны на основе региональных таблиц хода роста лесных насаждений. Использованы ТБП для культур берёзы центральных и юго-восточных районов ЕТР.

Определенную сложность представляло также то, что мы не располагаем сведениями о взаимно однозначном соответствии класса бонитета древостоев (относительного показателя продуктивности древостоя, используемого в лесоведении и указанного в ТБП) с определенными характеристиками почв. Поэтому первоначально расчеты были выполнены для трех основных типов почв, характерных для центра и юго-востока ЕТР (дерново-подзолистых, светло-серых лесных и серых лесных), и двух классов бонитета (I и II, соответствующих высокопродуктивным древостоям). Данные по динамике древостоев в ТБП приведены, начиная с пятилетнего возраста. Соответственно, в рамках верификации модели, динамика роста березовых древостоев также имитировалась с возраста 5 лет. Использованы следующие начальные характеристики моделируемого древостоя по высоте, диаметру ствола на высоте 1.3 м и густоте: 2.4 м, 2.9 см, 9800 экз.·га⁻¹ (I класс бонитета) и 1.7 м, 2.5 см, 11500 экз.·га⁻¹ (II класс бонитета). Полученные результаты модельных оценок сравнивались с динамикой показателей из ТБП. Основное внимание было уделено точности воспроизведения в модельных расчетах роста древостоев до возраста 30 лет.

Наиболее удовлетворительно по большинству анализируемых переменных согласуются рассчитанные в модели величины для древостоев II класса бонитета на светло-серых лесных почвах и данные ТБП для культур березы II класса бонитета (рис. 1). Общая продуктивность древостоев и запасы древесины описываются в EFIMOD-fbp-REG более точно, а показатели фитомассы листвы и ветвей несколько завышены по сравнению с данными ТБП. Тем не менее, на наш взгляд, полученные результаты верификации позволяют судить о высокой степени соответствия результатов моделирования и данных ТБП в отношении продукции древесной фитомассы, что важно в рамках поставленной задачи.

Описание имитационного эксперимента

В имитационном эксперименте в качестве входных параметров, характеризующих почвенно-климатические условия плантационного участка, использованы данные подзоны хвойно-широколиственных лесов Республики Марий Эл, значительные площади которой заняты березняками [48]. Рассмотрен вариант создания плантаций на

постагrogenных светло-серых лесных почвах, основные физико-химические характеристики которых представлены в таблице 1. Сценарий водно-теплового режима почвы рассчитывался, используя имитатор почвенного климата SCLISS [30] и массивы многолетних метеорологических данных для рассматриваемого региона [49–51]. Выбор почвенно-климатических характеристик обусловлен результатами тестирования модели.

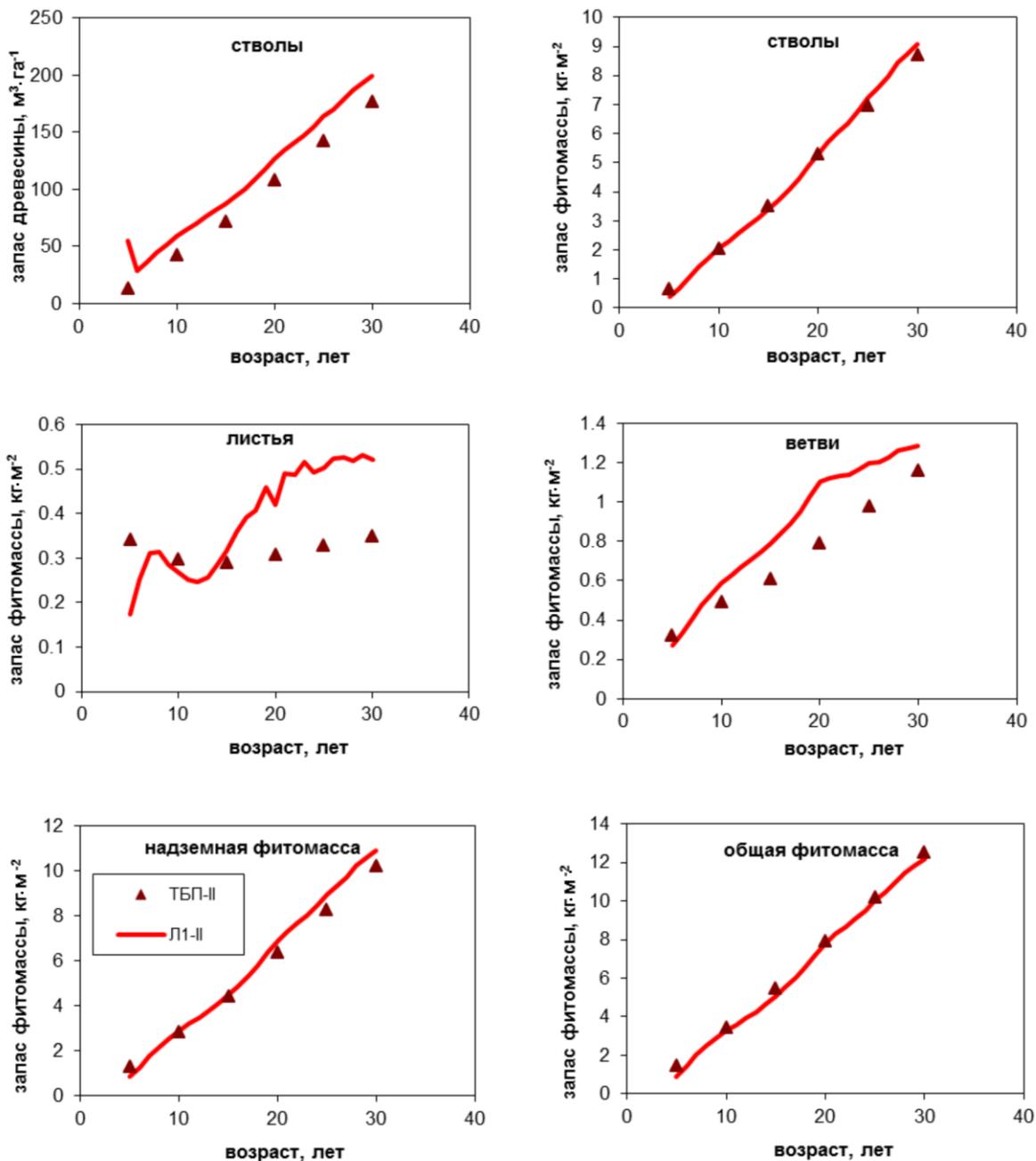


Рис. 1. Результаты сравнительного анализа данных по динамике запасов древесины и фракций фитомассы для культур березы II класса бонитета центральных и юго-восточных районов ЕТР по ТБП [1] (ТБП-II на графиках) и результатов имитационного эксперимента (Л1-II на графиках) (пояснение в тексте). Начальные данные в имитационном эксперименте соответствуют светло-серой лесной почве в климатических условиях Республики Марий Эл и густоте древостоя в пятилетнем возрасте $11500 \text{ экз.} \cdot \text{га}^{-1}$.

Лесохозяйственный сценарий включает посадку саженцев с густотой 2500 экз.·га⁻¹ с использованием двух вариантов схем посадки: 2 × 2 м (расстояния между деревьями в ряду и между рядами – 2 м) и 1 × 4 м (расстояния между деревьями в ряду – 1 м, между рядами – 4 м). Такая численность древостоя соответствует нормативам искусственного восстановления лесов в данной природной зоне. Начальная высота саженцев принята равной 0.45 ± 0.15 м.

Рассмотрен вариант плантационного лесоразведения с коротким оборотом рубки – 30 лет, без промежуточных рубок ухода и без внесения удобрений, что предполагает минимальные затраты на уход за лесными культурами. Помимо доступного азота почвы, дополнительным источником этого элемента питания в модели является азот атмосферных выпадений, поступление которого принято равным фоновому уровню 4.8 кг N·га⁻¹·год⁻¹ [55].

Таблица 1. Начальные почвенные условия, использованные в имитационном эксперименте [52–54]

Характеристика	Значение для слоя 0–50 см
Запас органического вещества, кг·м ⁻²	9.36
Запас азота, кг·м ⁻²	0.417
Плотность, 10 ³ кг·м ⁻³	1.48
Водно-физические свойства:	
влажность завядания, % объема	10.2
предельная полевая влагоемкость, % объема	30.1
полная влагоемкость, % объема	47.8

Мы исходили из предположения, что при благоприятных условиях формирования древостоя случайная гибель деревьев от внешних факторов, не рассматриваемых в EFIMOD и EFIMOD-fbr-REG, будет небольшой. С учетом данных, приведенных в работе [56], нами принята величина случайной смертности, равная 1.3% в год.

Сплошная рубка главного пользования имитировалась после 30 лет роста плантации с изъятием с участка всей стволовой древесины и 50% фитомассы ветвей (предполагая, что с участка вывозятся крупные ветви). Соответственно, рассматриваемая ниже продуктивность древостоя является результирующей суммой биомассы стволов и ветвей, удаленных с плантационного участка.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сравнительный анализ значений таксационных показателей древостоев

Рассчитанные в имитационном эксперименте таксационные показатели древостоев после 30 лет роста плантации представлены в таблице 2. Как видно из приведенных данных, в варианте посадки деревьев 2 × 2 м все рассматриваемые характеристики имеют меньшие значения по сравнению с результатами, полученными для варианта пространственного размещения деревьев 1 × 4 м.

По сравнению с начальной густотой (2500 экз.·га⁻¹) численность деревьев в варианте 2 × 2 м сократилась более чем на 60%, тогда как в варианте посадки 1 × 4 м снижение составило около 35% и соответствует принятой нами величине гибели деревьев в результате случайных факторов (1.3% в год) за 30-летний период. Как следствие, рассмотренные варианты различаются по показателю густоты древостоя на конечном шаге моделирования примерно вдвое. Таким образом, в варианте посадки 2 × 2 м дополнительное самоизреживание древостоя вследствие конкуренции составило более 30% от первоначального числа деревьев.

Таблица 2. Результаты оценки основных таксационных показателей древостоев для модельных плантаций в возрасте 30 лет

Таксационные показатели	Вариант схемы посадки	
	2 × 2 м	1 × 4 м
Густота, экз. · га ⁻¹	833	1647
Запас древесины, м ³ · га ⁻¹	43.4	153.4
Абсолютная полнота древостоя, м ² · га ⁻¹	7.3	21.9
Средний диаметр на высоте 1.3 м, см	10.3	12.7
Средняя высота, м	11.3	13.5
Продукция древесной биомассы, кг С · м ⁻²	2.0	7.3

Модельный древостой в варианте посадки 2 × 2 м характеризуется также меньшими значениями средней высоты и среднего диаметра на высоте 1.3 м, несмотря на то, что сравниваются древостои одного возраста. Как следствие таких различий в численности деревьев и средних характеристиках древостоев, показатели запаса древесины и продукции древесной биомассы на конечном шаге моделирования для рассмотренных схем посадок отличаются в 3–3.5 раза.

Динамика таксационных показателей древостоев

Как следует из данных, приведенных на рисунке 2,а, первоначальный характер динамики численности древостоя в рассмотренных вариантах пространственного размещения деревьев совпадает. Резкое снижение густоты древостоя в варианте посадки 2 × 2 м происходит на временном шаге, соответствующем возрасту 17–21 год, после чего характер кривой вновь становится схожим с кривой численности древостоя в варианте 1 × 4 м.

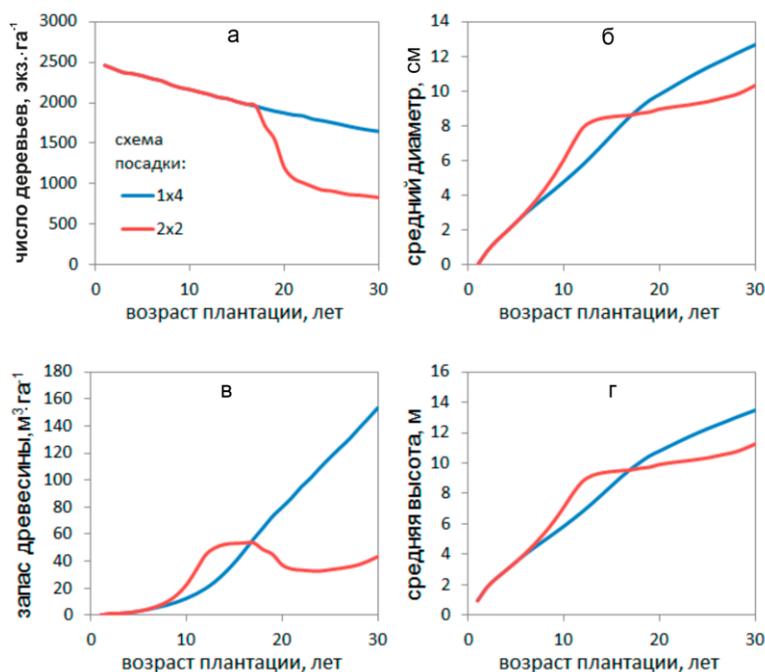


Рис. 2. Динамика изменений таксационных показателей модельных древостоев.

Поскольку мы рассматриваем модели одновозрастных древостоев, логично предположить, что в варианте посадки 2 × 2 м к этому моменту практически одновременно произошло смыкание (перекрытие) крон и корневых систем

большинства деревьев (примерно одновременно в рядах и между рядами), выразившееся в резком усилении конкуренции за ресурсы между соседними деревьями. Как следствие, резко снизились приросты их биомассы (за счет редукации значений потенциального прироста), что и привело к отмиранию (гибели) значительной части древостоя. В варианте посадки 1×4 м, смыкание крон и корневых систем деревьев в рядах, и, как следствие, активизация процессов конкуренции за ресурсы должны были произойти раньше. Но, судя по графику, этот момент не нашел отражения в численности данного варианта модельного древостоя.

Косвенным подтверждением того, что процессы конкуренции в варианте посадки 1×4 м активизировались раньше, чем в варианте 2×2 м, являются результаты оценки показателей средней высоты древостоя и среднего диаметра (рис. 2,б и 2,г). На приведенных графиках видно, что на временном отрезке 7(8)–17 лет эти таксационные показатели были выше в варианте 2×2 м. Но, начиная с 12–13 лет, темпы приростов модельных деревьев в варианте посадки 2×2 м заметно снижаются и уступают варианту 1×4 м вплоть до конца модельного периода.

Как следствие, кривая запаса древесины в варианте посадки 2×2 м на временном отрезке 17–21 год резко снижается, оставаясь на этом низком уровне практически до конечного шага моделирования (рис. 2,в). В то же время, кривая запаса древесины в варианте 1×4 м, начиная с 10–12 лет, показывает устойчивый рост. Характер этой кривой типичен для молодых интенсивно растущих древостоев [2].

Таким образом, в варианте схемы посадки 1×4 м, первоначальное смыкание крон и корневых систем соседних деревьев в рядах привело к более ранней активизации процессов конкуренции за ресурсы, что обусловило некоторое снижение приростов биомассы модельных деревьев и, как следствие, определило пониженные значения их общей биомассы B_T . При последующем (также примерно одновременном) смыкании крон и корневых систем деревьев в между рядами, произошла очередная редукация приростов биомассы. Но соотношение результирующих значений годичного прироста биомассы I_p и общей биомассы отдельных деревьев B_T оставалось выше принятого в модели порогового значения dA , определяющего отмирание деревьев.

Динамика пространственной структуры древостоя

На рисунке 3 приведены результаты визуализации пространственного размещения деревьев на модельном участке, соответствующие возрасту плантации 17 лет (до начала интенсивного самоизреживания при схеме посадки 2×2 м), 21 год (после интенсивного самоизреживания при схеме посадки 2×2 м) и 30 лет (перед рубкой главного пользования). В используемой в EFIMOD-fbp-REG упрощенной модели светового режима не учитывается пространственная ориентация моделируемого участка по сторонам света. Исходя из общих представлений, при визуализации пространственного размещения деревьев на плантационном участке считали, что ряды ориентированы с севера на юг, т.к. это обеспечивает максимально равномерное освещение в течение светового дня. Используемый в модели модуль визуализации позволяет оценить соотношение размеров деревьев (размер пуансонов прямо пропорционален диаметру ствола) и типа конкуренции на разных этапах роста деревьев. В случае лимитирования ежегодных приростов биомассы дерева доступной ФАР, окружность соответствующих пуансонов имеет белый цвет, при лимитировании по азоту – черный.

Как видно из приведенных схем, при возрасте плантации 17 лет древостой в варианте посадки 2×2 м характеризуется примерно одинаковым размером деревьев при сохранении начальной (квадратной) структуры их пространственного размещения. Основное лимитирование приростов биомассы связано с симметричным затенением соседними деревьями друг друга.

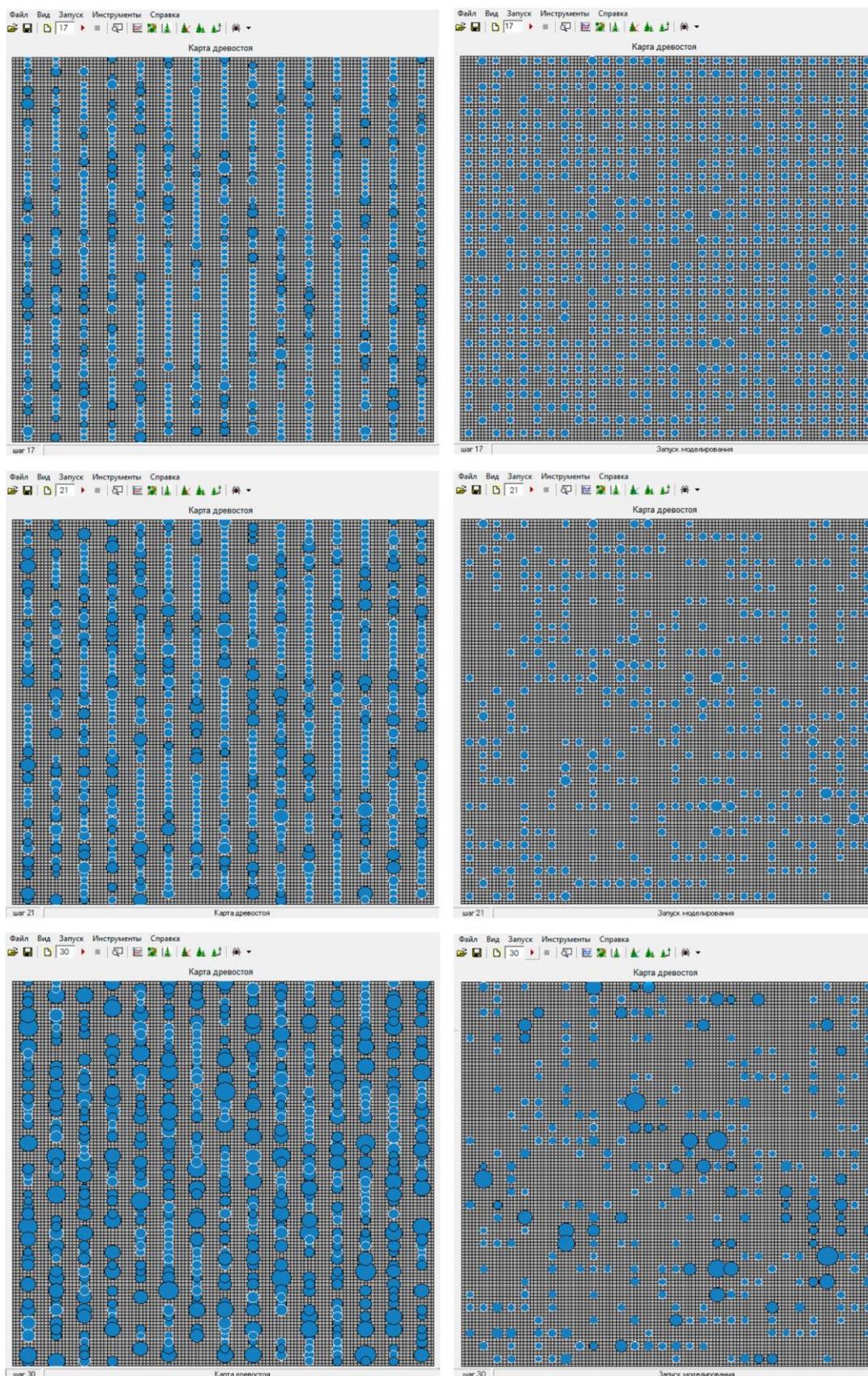


Рис. 3. Визуализация результатов модельных расчетов, отражающих изменение численности, размеров и пространственное размещение деревьев при разных схемах посадки (слева – вариант посадки 1×4 м, справа – 2×2 м; верхний ряд – возраст плантации 17 лет, средний – 21 год, нижний – 30 лет; белые окружности пуансонов – лимитирование по свету, черные – по азоту почвы).

Для варианта 1×4 м в этот же срок модель показывает значительную дифференциацию отдельных деревьев по диаметру (размер пуансонов или меньше, или больше, чем в варианте 2×2 м). Для более крупных деревьев показано лимитирование приростов доступным азотом почвы.

Основные изменения в варианте плантации 2×2 м в возрасте 21 год связаны с отмеченным выше сокращением числа деревьев, тогда как размеры оставшихся деревьев практически не изменились. Для варианта 1×4 м того же срока, основные изменения, напротив, связаны с заметными приростами по диаметру достаточно большого числа деревьев при относительном сохранении их численности и пространственной структуры. Для деревьев меньшего размера ведущим фактором конкуренции за ресурсы является доступная ФАР, для более крупных – азот почвы.

На конечном шаге моделирования (возраст плантаций 30 лет), значительная часть деревьев в варианте посадки 1×4 м демонстрируют заметные приросты по диаметру, а основным фактором конкуренции является доступность почвенного азота. Модель показывает незначительное сокращение численности древостоя в этом варианте посадки (гибель только за счет введенного нами коэффициента, равного 1.3% в год), что и отразилось на результирующих показателях продуктивности древостоя в целом. В варианте посадки 2×2 м, заметные приросты по диаметру были характерны лишь для небольшого числа деревьев.

Анализ данных пространственной визуализации дополняют гистограммы распределения значений диаметра деревьев, образующих модельные древостои при разных сроках возраста плантаций (рис. 4). Схожее распределение характерно и для значений высот (соответствующие гистограммы в статье не приведены).

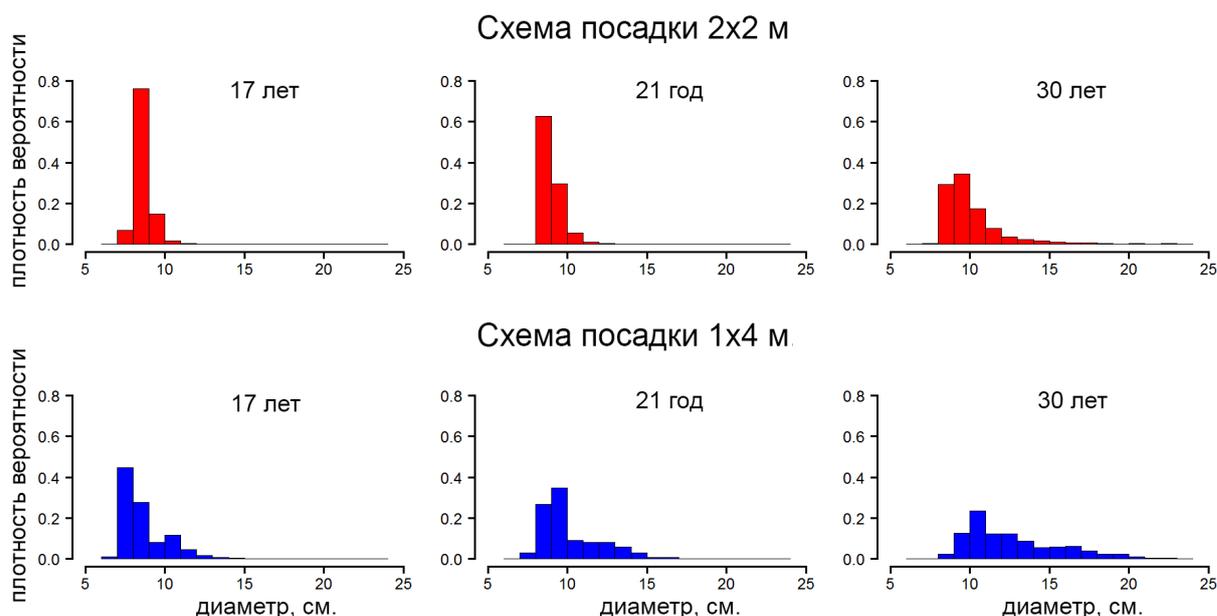


Рис. 4. Распределение числа деревьев по диаметру ствола в модельном эксперименте: варианты схемы посадки 2×2 м и 1×4 м, возраст 17, 21 и 30 лет.

ОБСУЖДЕНИЕ

Плантационное лесопользование, как правило, предполагает создание одновидовых одновозрастных лесных насаждений с регулярным пространственным размещением деревьев и ориентировано на получение больших объемов продукции за более короткие сроки. В проведенном нами имитационном эксперименте рассмотрены подобные модельные древостои, начальные характеристики структуры которых (размер деревьев

и их пространственное размещение на участке) отличаются высокой однородностью, что типично для искусственных лесных насаждений. По мере их роста в модели, происходила дифференциация этих показателей и, соответственно, усложнение структуры древостоев за счет совместного влияния двух реализованных в модели процедур: случайной гибели деревьев и самоизреживания древостоя, связанного с конкуренцией за ресурсы. В первом случае речь идет о пространственно случайном процессе. Во втором – о детерминистической процедуре, которая основана на использовании порогового отношения общего годичного прироста биомассы к общей биомассе дерева I_p/V_T . В свою очередь, годичный прирост биомассы отдельных деревьев зависит от условий конкуренции за свет и доступный азот почвы, которые определяются расстоянием между соседними деревьями и количеством соседей. Пространственное размещение, задаваемое схемой посадки деревьев на плантации, усиливает детерминированный характер начального поведения системы.

На начальных шагах моделирования, когда размер деревьев был небольшим, и конкуренция за ресурсы отсутствовала, продукционные характеристики (запас древесины, приросты биомассы) определялись густотой древостоя и размерами составляющих его деревьев, которые в имитационном эксперименте была практически одинаковыми в обоих вариантах. По мере массового смыкания крон и корневых систем соседних деревьев, происходившего в рассмотренных схемах посадки в разные сроки (в два этапа в варианте 1×4 м и практически одновременно в варианте 2×2 м), фактор пространственного размещения деревьев стал играть определяющую роль в результирующих оценках продукции биомассы древостоев. Для рассмотренных условий светло-серых лесных почв Республики Марий Эл и плантаций с коротким оборотом рубки (30 лет), рассчитанные значения этого показателя различались более чем в три раза.

Усложнение структуры древостоя в вариантах схем посадки 2×2 м и 1×4 м происходило по-разному. В варианте 2×2 м существенные изменения произошли в характере пространственного размещения деревьев, которое на конечном шаге моделирования было уже не регулярным. Кроме того, в этом варианте деревья отличались значительным разбросом показателей по диаметру и высоте. В варианте 1×4 м, характер пространственного размещения деревьев, напротив, практически не изменился. Размеры деревьев, составляющих данный древостой, заметно различались по диаметру и высоте, и в среднем были выше, чем в варианте 2×2 м.

Возникающий в модели эффект резкого снижения приростов биомассы практически всех деревьев после смыкания их крон и корневых систем при квадратной схеме посадки, соответствующей варианту 2×2 м, известен в литературе как коллективное самоугнетение древостоя [6, 21]. Он характерен для древесных фитоценозов с высокой начальной густотой и проявляется, прежде всего, в одновидовых одновозрастных древостоях. В результате этого эффекта пониженные показатели суммарной биомассы и резкое снижение приростов характерны не только для тех деревьев, которые массово погибают, но и для оставшейся части древостоя. Продуктивность сохранившихся деревьев в реальных древостоях восстанавливается относительно быстро. В модели в аналогичной ситуации сильно заниженный годовой прирост определяет низкую фитомассу листвы у деревьев, продолжающих рост. При сохранении прежних коэффициентов аллокации это ведет к тому, что пониженные показатели массы листьев воспроизводятся довольно длительный отрезок времени. Т. е., при достаточных ресурсах ФАР и почвенного питания, суммарный прирост моделируемого древостоя после его интенсивного самоизреживания определяется низкими показателями ежегодной продукции листвы.

Кроме того, в варианте 2×2 м регулярное размещение деревьев после интенсивного самоизреживания древостоя сменилось размещением в виде

относительно плотных групп, соседствующих с более разреженными участками и «окнами». При таком характере пространственной структуры, в модели ослабляется конкуренция за ресурсы для деревьев, расположенных по краям группы, но внутри групп – остается практически на прежнем уровне, что также тормозит общий рост моделируемого древостоя.

Наблюдаемый в имитационном эксперименте эффект массового угнетения и самоизреживания древостоя в варианте 2×2 м может быть сильно преувеличен. Но поскольку в данный момент мы не располагаем экспериментальными данными, которые напрямую опровергли или подтвердили бы подобный эффект, то на данном этапе достоверность выполненных нами оценок может анализироваться только по косвенным данным.

В большинстве успешных примеров создания искусственных лесных насаждений, как правило, используются схемы посадки с достаточно широкими междурядьями и более плотным размещением деревьев в ряду, что объясняется необходимостью прохода техники для ухода за культурами. В этой связи, следует отметить, что эффект интенсивного самоизреживания древостоев в модели не наблюдался в разреженных посадках по квадратной решетке, когда расстояние между деревьями было 4 м и более [27].

Одновременно, в литературе встречаются данные о массовом угнетении искусственных одновидовых насаждений в возрасте 10–20 лет, несмотря на первоначально хорошие показатели их роста [6]. Однако ряд авторов связывают это явление с такими факторами как обеспеченность влагой или характер подстилающих пород [57] и не рассматривают конкурентные отношения, которые возникают в момент массового смыкания крон деревьев. Эффект угнетения и гибели значительного числа деревьев наблюдается и в молодых загущенных древостоях естественного и искусственного происхождения [58]. Считается, что основной причиной этого является конкуренция за свет, и гибнут наиболее ослабленные деревья, как правило, меньшей высоты. Если же до момента интенсивного самоизреживания древостой состоял из деревьев, угнетенных примерно в равной степени, как это было в данном имитационном эксперименте, то быстрый отклик оставшихся деревьев на изменение ситуации вряд ли возможен с физиологической точки зрения.

Еще одним моментом, который, наш взгляд, может свидетельствовать о правомочности выполненных оценок, является мнение специалистов-лесоводов о том, что конкуренция между деревьями тем сильнее, чем лучше условия их роста [23]. Это положение хорошо согласуется с результатами имитационного эксперимента для варианта 2×2 м, где был показан лучший рост древостоя на начальных этапах (по сравнению с вариантом 1×4 м), но как только возникли интенсивные конкурентные отношения, произошло массовое угнетение древостоя.

Очевидно, что 30-летний оборот рубки в рассмотренном лесохозяйственном сценарии прерывает развитие древостоя в момент интенсивного роста деревьев. Предыдущее использование EFIMOD [32] показывает, что в интервале от 30 до 70 лет происходит выравнивание приростов и биомассы древостоев с разной исходной густотой, а модельные оценки становятся соответствующими почвенно-климатическим условиям.

Таким образом, проведенный анализ показал высокую чувствительность продукционных характеристик древостоя к схеме посадки, что делает необходимым совершенствование процедуры описания конкуренции для учета асимметрии в развитии надземных и подземных органов дерева в зависимости от расположения его соседей. Детерминистическое описание конкурентно-зависимой смертности, использованное в модели, действует слишком жестко при моделировании динамики роста одновидовых разновозрастных древостоев с регулярным пространственным размещением деревьев. По-видимому, дальнейшее развитие модели потребует замены

детерминистического алгоритма вероятностным, т. е. введением вероятности случайной смертности, зависящей от состояния дерева (возраста и степени угнетения).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе проанализировано влияние фактора пространственного размещения деревьев на характеристики продукционного процесса в модели одновидовой лесной плантации EFIMOD-fbp-REG. Показано, что при моделировании роста плантаций березы в коротком обороте рубки с различными вариантами схем посадок деревьев на моделируемом участке показатели биомассы древостоев могут различаться на конечном шаге более чем в три раза. Поэтапный анализ динамики показателей, отражающих продуктивность моделируемых древостоев, выявил различия в интенсивности конкуренции за ресурсы на разных стадиях развития древостоев, которые зависят от расстояний между соседними деревьями и определяются схемой посадки. Результаты имитационного эксперимента могут быть использованы при обосновании рекомендаций по созданию высокопродуктивных лесных плантаций.

Авторы выражают благодарность проф., д.б.н. О.Г. Чертову и д.ф.-м.н. П.Я. Грабарнику за всестороннее обсуждение и конструктивные замечания на разных этапах подготовки статьи.

Работы выполнены при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ в рамках Соглашения №14.616.21.0013 от 17.09.2014 (уникальный идентификатор RFMEFI61614X0013).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Усольцев В.А. *Фитомасса лесов Северной Евразии: нормативы и элементы географии*. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 762 с.
2. *Таблицы и модели хода роста и продуктивности насаждений основных лесообразующих пород Северной Евразии*. М.: Рослесхоз. 2008.
3. 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).
4. Repola J. Biomass equations for birch in Finland. *Silva Fennica*. 2008. V. 42. No. 4. P. 605–624. doi: [10.14214/sf.236](https://doi.org/10.14214/sf.236).
5. Bronisz K., Strub M., Cieszewski C., Bijak S., Bronisz A., Tomusiak R., Wojtan R., Zasada M. Empirical equations for estimating aboveground biomass of *Betula pendula* growing on former farmland in central Poland. *Silva Fennica*. 2016. V. 50. No. 4. Article No. 1559. doi: [10.14214/sf.1559](https://doi.org/10.14214/sf.1559).
6. Шутов И.В., Маслаков Е.Л., Маркова И.А. *Лесные плантации: ускоренное выращивание ели и сосны*. М.: Лесная промышленность, 1984. 246 с.
7. Лопатин Е. Методика выявления лесных участков, наиболее перспективных для ведения интенсивного устойчивого лесного хозяйства. *Устойчивое лесопользование*. 2016. № 2 (46). С. 16–24.
8. Смирнов Н.Т. Состояние культур сосны в зависимости от размещения растений и густоты посадки. *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал*. 1959. № 4. С. 53–59.
9. Маркова И. А. Обобщение 30-летнего опыта плантационного лесовыращивания в таежной зоне России. *Тр. СПбНИИЛХ*. 2004. Вып. 2 (12). С. 58–76.
10. Усольцев В.А., Маленко А.А. Лесные культуры разной начальной густоты. Сообщение 2. Анализ посадок сосны обыкновенной. *Эко-Потенциал*. 2014. № 3(7). С. 34–47.

11. 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).
12. 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).
13. Газизуллин А.Х. Современное состояние лесной биотехнологии в мире и России // *Вестник Казанского ГАУ*. 2012. № 4(26). С. 94–98.
14. 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).
15. Shestibratov 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).
16. Romanov E.M., Nureeva T.V., Eremin N.V. The role of planted forests in improving the productive capacity and ecological potential of Scots pine boreal forests in the Middle Volga Region. *New Zealand Journal of Forestry Science*. 2016. V.46. Article No. 10. P. 1–11. doi: [10.1186/s40490-016-0066-y](https://doi.org/10.1186/s40490-016-0066-y).
17. Карев Г.П., Скоморовский Ю.И. Моделирование динамики однопородных древостоев. *Сибирский экологический журнал*. 1999. № 4. С. 403–417.
18. Щедрина Т.Л. *Сукцессионная динамика лесов бореальной зоны*. Автореф. дисс. к.ф.-м.н. Новосибирск. 2000.
19. Чумаченко С.И. *Имитационное моделирование многовидовых разновозрастных лесных насаждений*. Диссертация докт. биол. наук. М: МГУЛ, 2006. 287 с.
20. Колобов А.Н., Фрисман Е.Я. Моделирование процесса конкуренции за свет в одновозрастных древостоях. *Известия РАН. Сер. биологическая*. 2013. № 4. С. 463–473. doi: [10.7868/S0002332913040061](https://doi.org/10.7868/S0002332913040061).
21. Галицкий В.В. О коллективном самоугнетении в однородном растительном сообществе и колебательных изменениях биомассы его членов. *Доклады АН СССР*. 1979. Т. 246. № 4. С. 1013–1015.
22. Галицкий В.В., Комаров А.С. Дискретные модели популяций деревьев. В: *Моделирование почвенных процессов и автоматизация их исследований*. М.: Наука. 1976. С. 91–106.
23. Сеннов С.Н. Итоги экспериментального изучения конкуренции в древостоях. *Известия С.-Петербургской лесотехнической академии*. СПб. 1993. С. 160–172.
24. Усольцев В.А., Семьшев М.М. Продукционные характеристики с учетом конкуренции деревьев в искусственных и естественных сосняках: сравнительный анализ. *Вестник МарГТУ*. 2010. № 2. С. 5–13.
25. Komarov A.S., Chertov O.G., Zudin S.L., Nadporozhskaya M.A., Mikhailov A.V., Vykhovets 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).
26. Комаров А.С., Чертов О.Г., Быховец С.С., Припутина И.В., Шанин В.Н., Видягина Е.О., Лебедев В.Г., Шестибратов К.А. Воздействие осинового плантация с коротким оборотом рубки на биологический круговорот углерода и азота в лесах бореальной зоны: модельный эксперимент. *Математическая биология и биоинформатика*. 2015. Т. 10. № 2. С. 398–415. doi: [10.17537/2015.10.398](https://doi.org/10.17537/2015.10.398)
27. Припутина И.В., Фролова Г.Г., Шанин В.Н. Выбор оптимальных схем посадки лесных культур: компьютерный эксперимент. *Компьютерные исследования и моделирование*. 2016. Т. 8. № 2. С. 333–343.

28. Писаренко А.И., Мерзленко М.Д. *Создание искусственных лесов*. М.: Агропромиздат, 1990.
29. 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).
30. Быховец С.С., Комаров А.С. Простой статистический имитатор климата почвы с месячным шагом. *Почвоведение*. 2002. № 4. С. 443–452.
31. Комаров А.С., Чертов О.Г. Моделирование циклов углерода и азота в лесных экосистемах. *Экология и почвы: Избранные лекции 10-й Всероссийской школы*. Пушино: ОНТИ ПНЦ РАН, 2001. С. 76–84.
32. *Моделирование динамики органического вещества в лесных экосистемах*. Отв. ред. В.Н. Кудяров. М.: Наука, 2007. 380 с.
33. Shanin V.N., Komarov A.S., Bykhovets S.S. Simulation modelling for sustainable forest management: a case-study. *Procedia Environmental Sciences*. 2012. V. 13. P. 535–549. doi: [10.1016/j.proenv.2012.01.044](https://doi.org/10.1016/j.proenv.2012.01.044).
34. Комаров А.С., Хораськина Ю.С., Быховец С.С., Безрукова М.Г., Чертов О.Г. Моделирование динамики органического вещества и элементов почвенного питания в минеральной почве и лесной подстилке. *Математическая биология и биоинформатика*. 2012. Т. 7. № 1. С. 162–176. doi: [10.17537/2012.7.162](https://doi.org/10.17537/2012.7.162).
35. Цельникер Ю.Л. *Физиологические основы теневыносливости деревьев*. М.: Наука. 1978. 215 с.
36. Алексеев В.А. *Световой режим леса*. Л.: Наука. 1975. 228 с.
37. Tomppo E. Models and methods for analyzing spatial patterns of trees. *Commun. Inst. Forest. Fenn.* 1986. V. 138. P. 1–65.
38. Pukkala T., Kolström T. Competition indices and the prediction of radial growth in Scots pine. *Silva Fennica*. 1987. V. 21. No. 1. P. 55–76. doi: [10.14214/sf.a15463](https://doi.org/10.14214/sf.a15463).
39. Pukkala T. Methods to describe the competition process in a tree stand. *Scandinavian Journal of Forest Researches*. 1989. V. 4. No. 1. P. 187–202. doi: [10.1080/02827588909382557](https://doi.org/10.1080/02827588909382557)
40. Ford E.D., Sorrensen K.A. Theory and models of inter-plant competition as a spatial process. In: *Individual-based models and approaches in ecology*. N.Y., L.: Chapman and Hall, 1992. P. 363–407.
41. Marklund L.G. Biomassfunktioner for tall, gran och bjork i Sverige (Biomass functions for pine, spruce and birch in Sweden). Department of Forest Survey, Swedish University of Agricultural Sciences, Report 45. 1988, p. 73 (in Swedish with English summary).
42. Harper J.L. *Population biology of plants*. N.Y.: Acad. Press. 1977.
43. 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).
44. Fern A. Birch production and utilization for energy. *Biomass and Bioenergy*. 1993. V. 4. No. 6. P. 391–404. [10.1016/0961-9534\(93\)90061-8](https://doi.org/10.1016/0961-9534(93)90061-8).
45. Uri V., Löhmus K., Ostonen I., Tullus H., Vildo M. Biomass production, foliar and root characteristics and nutrient accumulation in young silver birch (*Betula pendula* Roth) stand growing and abandoned agricultural land. *European Journal of Forest Research*. 2007. V. 126. P. 495–506. [10.1007/s10342-007-0171-9](https://doi.org/10.1007/s10342-007-0171-9)
46. Uri V., Varik M., Aossar J., Kanal A., Kukumägi M., Löhmus K. Biomass production and carbon sequestration in a fertile silver birch (*Betula pendula* Roth) forest

- chronosequence. *Forest Ecology and Management*. 2012. V. 267 P. 117–126. [10.1016/j.foreco.2011.11.033](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.033)
47. Koski V., Rousi M. A review of the promises and constraints of breeding silver birch (*Betula pendula* Roth) in Finland. *Forestry*. 2005. V. 78. No. 2 P. 187–198. doi: [10.1093/forestry/cpi017](https://doi.org/10.1093/forestry/cpi017).
 48. Денисов С. А., Глушкова Ю. П., Туева Л. Е. Возможности и перспективы плантационного лесовыращивания в Республике Марий Эл. *Вестник МарГТУ*. 2008. № 2. С. 28–30.
 49. Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Коршунова Н.Н., Швец 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: 02.11.2015).
 50. Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Трофименко Л.Т., Швец 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: 02.11.2015).
 51. 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: 02.11.2015).
 52. *Единый государственный реестр почвенных ресурсов России*. URL: <http://atlas.mcx.ru/materials/egrpr/content/soils/soil102.html> (дата обращения: 10.11.2015).
 53. *Агрохимическая характеристика почв СССР. Районы Центральной черноземной полосы и Молдавской ССР*. Ред. А.В. Соколов, Э.И. Шконде. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 264 с.
 54. *Справочник агронома по сельскохозяйственной метеорологии*. Ред. И.Г. Грингоф. Л.: Гидрометеиздат, 1986. 528 с.
 55. *Национальный Атлас России*. Т. 2. Природа и экология. М.: ГУГК. 2007.
 56. 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).
 57. Капелькина Л.П. Об устойчивости лесных насаждений на рекультивируемых землях. В: *Фундаментальные и прикладные вопросы лесного почвоведения*. Материалы VI Всерос. конф. Сыктывкар. 2015. С. 94–95.
 58. Собачкин Д.С., Бенькова В.Е., Собачкин Р.С., Бузыкин А.И. Влияние густоты на таксационные показатели сосновых молодняков естественного и искусственного происхождения. *Лесоведение*. 2009. № 2. С. 73–79.

Рукопись поступила в редакцию 18.10.2016.
Дата опубликования 08.11.2016.