МОДЕЛИРОВАНИЕ КРУГОВОРОТА УГЛЕРОДА В ЭКОСИСТЕМАХ ТУНДРОВЫХ И ЛЕСОТУНДРОВЫХ РЕГИОНОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ ТЕРРИТОРИИ РОССИИ И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Н.Н. Завалишин, Л.Л. Голубятников, Г.Г. Александров

Лаборатория математической экологии, Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН, г. Москва nickolos@ifaran.ru

Аннотация. На основе блоковой схемы с тремя компартментами для мохово-кустарничковой тундры построена динамическая модель круговорота углерода в экосистемах тундровых и лесотундровых регионов Европейской территории России и Западной Сибири на пространственной сетке 0,5° × 0,5°. Для калибровки модели в каждой пространственной ячейке используются как биологические (величины фитомассы, мортмассы, гумусовых веществ, первичная продуктивность) в начальный момент моделирования, так и климатические данные (среднегодовая температура воздуха, годовая сумма осадков, суммарная солнечная радиация) на интервале 1980–2018 гг. Результатом процедуры калибровки коэффициентов потоковых зависимостей в каждой пространственной ячейке является динамическая модель круговорота углерода с равновесием в начальный момент времени 1980 г. Современное (2018 г.) состояние круговорота углерода (запасы в резервуарах и потоки) определяется численным интегрированием динамической модели с подстановкой конкретных значений климатических параметров на каждом среднегодовом шаге времени в каждой пространственной ячейке. На основе модели получены оценки современных пулов и потоков углерода в экосистемах тундровых и лесотундровых регионов Европейской части и Западной Сибири РФ и их пространственные распределения.

Ключевые слова: экосистема, биологический круговорот, динамическая модель, климатический сценарий.

Трехкомпартментальная модель углеродного цикла в тундровых и лесотундровых экосистемах и пространственная структура данных. Пулами трехкомпартментальной модели углеродного цикла в тундровых и лесотундровых экосистемах являются содержания углерода в живой фитомассе (C_1) , в мертвой фитомассе (подстилка, мертвые корни, дебрис) (C_2), в органическом веществе почвы (гумусовые вещества) (С₃) (рис. 1). Источником данных по круговороту в опорной экосистеме круговорота углерода в мохово-кустарничковой тундре (рис. 1) является статическая схема из работы [1]. Животные – потребители фитомассы и организмы – деструкторы мертвого органического вещества отнесены к окружающей среде, и поэтому связанные с их жизнедеятельностью потоки учитываются опосредованно. Пул полной фитомассы С, поглощает углекислый газ атмосферы в ходе фотосинтеза, выделяет его в ходе автотрофного дыхания, и их разность составляет чистую первичную продукцию (NPP). Она распределяется между приростом фитомассы, поглощением и отчуждением её растительноядными животными (выходной поток y_1), опадом и отпадом (поток f_{12}).

Выходные потоки пула мертвой фитомассы С, состоят из гетеротрофного дыхания (y_{21}) и экспорта в соседние экосистемы (y_{22}) . Посредством потока f₂₃ обеспечивается транспорт органики из органических остатков разных типов в гумусовые соединения C_3 . Поток q_2 обозначает пополнение содержания углерода в резервуаре мертвой фитомассы за счет выпадения из атмосферы и переноса из соседних экосистем. Аналогично для пула органического вещества почвы: выходные потоки гетеротрофного дыхания (y_{31}) и экспорта в соседние экосистемы (y_{23}) компенсируются транспортом органического вещества из пула мертвой фитомассы и входным потоком q₃, который характеризует внос органического вещества почвы из других экосистем. Балансовая динамическая модель круговорота углерода для этой схемы имеет вид:

$$\frac{dC_{1}}{dt} = NPP - y_{1}$$

$$\frac{dC_{2}}{dt} = q_{2} + f_{12} - y_{21} - y_{22} - f_{23} \qquad (1)$$

$$\frac{dC_{3}}{dt} = q_{3} - y_{31} - y_{32} + f_{23}C_{2}.$$

Для получения современных значений запасов и потоков углерода в тундровых и лесотундровых экосистемах необходимо точечную модель круговорота углерода типа (1) построить для каждой ячейки на пространственной сетке с определенным разрешением и принять в качестве начального момент времени, соответствующий малонарушенному состоянию экосистем, затем численно проинтегрировать модель до современности. Для решения этой задачи в качестве начального момента на шкале времени принят 1980 год и выбрано пространственное разрешение $0,5^{\circ} \times 0,5^{\circ}$ по широте и долготе.

Картосхема тундровой и лесотундровой зон Европейской территории России (ЕТР) и Западной Сибири на пространственной сетке 0,5° × 0,5° по широте и долготе приведена на рисунке 2. Согласно карте растительности, каждой ячейке пространственной сетки приписан тип конкретной тундровой или лесотундровой экосистемы [2]. Для используемого пространственного разрешения составлены два набора данных: биологический и климатический. В состав био-

логических данных входят пространственные распределения фитомассы, чистой первичной продуктивности, мортмассы и запасов органического вещества почв, подготовленные по данным Н.И. Базилевич [2] и Д.С. Орлова [3]. Эти данные используются как для вычисления недостающих значений запасов и потоков, так и для калибровки некоторых коэффициентов. Климатический набор образован данными реанализа за период с 1980 по 2018 г. для среднегодовой приземной температуры воздуха, годовых сумм осадков, суммарной солнечной радиации, минимальной и максимальной температур приземного воздуха, доступных на портале ESGF (https://esgf-node.llnl. gov/projects/ create-ip). Из этих данных реанализа выделены пространственные распределения этих величин для тундровой и лесотундровой зон ЕТР и Западной Сибири, при необходимости данные приведены к годовым значениям. Суточные данные по минимальной и максимальной температурам приземного воздуха пересчитаны на годовую шкалу. Из поля величины суммарной солнечной радиации получено пространственное



Рис. 1. Агрегированная до трех пулов статическая схема круговорота углерода в мохово-кустарничковой тундре полуострова Таймыр [1] (пулы – гС/м², потоки – гС/м²/год)



Рис. 2. Картосхема тундровой и лесотундровой зон Европейской территории России и Западной Сибири на пространственной сетке 0,5°× 0,5°: 0 – полярная пустыня, Т – тундра, q – горная тундра, @ – лесотундра

распределение фотосинтетически активной радиации путем умножения на переходной коэффициент 0,6 [4].

Потоковые зависимости и калибровка их коэффициентов. Часть потоковых функций зависит от содержания углерода в посылающем пуле линейно (донорный тип потока), что отвечает биологическим представлениям об их функционировании. Донорными потоками являются опад и отпад (f_{12}) , гетеротрофное дыхание (y_{21}, y_{31}) , потребление и отчуждение фитомассы животными (y_1) , экспорт в соседние экосистемы со стоком (y_{22}) , y_{32}), транспорт углерода из органических остатков в гумусовые вещества (f_{23}). Это значит, что можно принять некоторые из них в линейной форме: $f_{12} = \alpha_{12}C_1, f_{23} = \alpha_{23}C_2, y_1 = m_1C_1, y_{22} = m_2C_2, y_{32} = m_3C_3,$ где коэффициенты могут потенциально зависеть от факторов окружающей среды или хозяйственного воздействия.

Функция продуктивности растительного покрова учитывает влияние основных физических и биологических факторов: количества фотосинтетически активной солнечной радиации (ФАР), среднегодовой температуры приземного воздуха, годовой суммы осадков, фитомассы. Форма этой функции мультипликативна: $NPP = C_1 \varphi_1(C_1, T_a, C_a, H, Q)$, в которой T_a – среднегодовая температура приземного воздуха, C_a – концентрация CO₂ в приземном слое атмосферы в единицах углерода, H – годовая сумма осадков, Q – годовая суммарная ФАР. Удельную продуктивность $\varphi_1(C_1, T_a, C_a, Q)$ можно представить в виде:

$$\varphi_1(C_1, T_a, C_a) = \frac{p_0}{1 + p_1 C_1} \psi_1(C_a, T_a, H) \psi_2(Q)$$
(2)

где фактор зависимости от ФАР имеет простую экспоненциальную форму с насыщением [5]:

$$\psi_2(Q)1 - \exp(-\beta_R Q) \,. \tag{3}$$

Фактор зависимости от фитомассы взят в простой гиперболической форме, которая при умножении на C_1 дает монотонную функцию с насыщением. Зависимость от атмосферных факторов задается в мультипликативной форме:

$$\psi_{1}(C_{a}, T_{a}, H) = \frac{k_{T}(T_{a} - T_{min})(T_{max} - T_{a})}{(T_{max} - T_{min})^{2}} \times C_{a}k_{H}(1 - exp(-\beta_{H}H)),$$
(4)

где T_{max} и T_{min} – максимальная и минимальная температуры приземного воздуха [6], а зависи-

мость от годовой суммы осадков заимствована из вычислений работ [7; 8], где параметры равны $k_{\rm H} = 1350$, а $\beta_{\rm H} = 2,656$.

Потоки гетеротрофного дыхания характеризуют интенсивность процессов разложения мертвой фитомассы и гумусовых веществ. Поэтому они зависят не только от среднегодовой приземной температуры воздуха, но и от количества осадков. Зависимость от температуры по-прежнему опирается на экспоненциальное уравнение Аррениуса [9], а для осадков взят простейший обратно пропорциональный вариант:

$$p_2(T_a, H) = k_i^D \exp(k_i^a T_a) / H, i = 2, 3.$$
 (5)

Такая форма обусловлена тем, что чем выше количество осадков, тем больше влаги в почве и слабее процесс разложения. Фактор φ_2 действует для потока y_{21} , соответствующего разложению органических остатков. Такая же форма принята для потока y_{31} разложения гумусовых веществ.

Результатом сделанного выбора потоковых зависимостей является трехкомпартментальная динамическая модель круговорота углерода для каждой пространственной ячейки тундровой и лесотундровой зон:

$$\frac{dC_{1}}{dt} = C_{1} \frac{p_{0}}{1 + p_{1}C_{1}} \frac{k_{T}(T_{a} - T_{min})(T_{max} - T_{a})}{(T_{max} - T_{min})^{2}} \times C_{a}k_{H}(1 - \exp(-\beta_{H}H)) - (m_{1} + \alpha_{12})C_{1}$$

$$\frac{dC_{2}}{dt} = q_{2} + \alpha_{12}C_{1} - m_{2}C_{2} - \alpha_{23}C_{2} - k_{2}^{D}C_{2}\exp(k_{2}^{a}T_{a}) / H$$

$$\frac{dC_{3}}{dt} = q_{3} - m_{3}C_{3} + \alpha_{23}C_{2} - k_{3}^{D}C_{3}\exp(k_{3}^{a}T_{a}) / H$$
(6)

Коэффициенты донорных потоков (опад, потребление фитомассы животными, сток) для каждой пространственной ячейки можно найти по схеме круговорота в начальный момент времени делением значений потоков на величины запасов (выделены звездочкой):

$$\alpha_{12} = f_{12}^{*}/C_{1}^{*}, \ \alpha_{23} = f_{23}^{*}/C_{2}^{*}, \ m_{1} = y_{1}^{*}/C_{1}^{*}, m_{2} = y_{22}^{*}/C_{2}^{*}, \ m_{3} = y_{32}^{*}/C_{3}^{*}.$$
(7)

Полный углеродный баланс, как правило, измерен или оценен только в отдельных немногочисленных географических точках, а для подавляющего большинства ячеек рассматриваемого пространственного разрешения данные неполны. Поэтому для нахождения недостающих значений потоков используется условие равновесия: модель (6) в начальный момент признается равновесной по потокам (суммарный вход равен суммарному выходу в каждом резервуаре круговорота) в каждой пространственной ячейке. Среди них наиболее важными являются потоки опада, гетеротрофного дыхания и разложения гумусовых веществ. Потоки, отвечающие за сток и приток, в тундровых и лесотундровых экосистемах невелики и оказывают мало влияния на динамику круговорота. Поэтому их значения вычисляются исходя из пропорциональности отношениям соответствующих потоков к запасам в схеме с полным балансом рисунок 1:

$$y_{1}^{p} = C_{1}^{p} y_{1}^{*} / C_{1}^{*}, \quad f_{23}^{p} = C_{2}^{p} f_{23}^{*} / C_{2}^{*},$$

$$q_{i}^{p} = C_{i}^{p} q_{i}^{*} / C_{i}^{*}, y_{i,2}^{p} = C_{i}^{p} y_{i,2}^{*} / C_{i}^{*}, i = 2, 3,$$
(8)

где верхним индексом *р* обозначены значения в произвольной пространственной ячейке. Эталонные отношения потоков к запасам в схеме (рис. 1) имеют значения:

$$f_{12}^* / C_1^* = 0.193331, \qquad y_1^* / C_1^* = 0.012431$$

$$f_{23}^* / C_2^* = 0.000741, \qquad q_2^* / C_2^* = 0.000764$$

$$q_3^* / C_3^* = 0.000621, \qquad q_3^* / C_3^* = 0.000621$$

$$y_{22}^* / C_2^* = 0.002130, \qquad y_{32}^* / C_3^* = 0.000433,$$

и эти значения совпадают с коэффициентами (7) для эталонной схемы круговорота.

Вычислив входные и выходные потоки по соотношениям (8), можно получить оценки потоков опада, гетеротрофного дыхания и разложения гумусовых веществ в каждой пространственной ячейке. Используется условие равновесия потоков углерода в начальный момент моделирования, получаем следующие соотношения для вычисления потоков модели:

$$f_{12}^{p} = NPP^{p} - y_{1}^{p}, \quad y_{21}^{p} = q_{2}^{p} - y_{22}^{p} - f_{23}^{p} + f_{12}^{p},$$

$$y_{31}^{p} = q_{3}^{p} - y_{32}^{p} + f_{23}^{p}.$$
(9)

Значения потоков, вычисленные по выражению (9), позволяют рассчитать по формулам (7) коэффициенты линейных потоков.

Калибровка коэффициентов нелинейных зависимостей потоков гетеротрофного дыхания осуществляется с помощью нелинейной регрессии и наименьших квадратов. Пространственные распределения среднегодовых температур и годовых сумм осадков на начальный момент времени, принятый в 1980 г., дают возможность вычислить отдельно пары коэффициентов $\{k_2^{D}, k_2^{D}, k_2^{D}\}$ k_{2}^{a} { k_{3}^{D} , k_{3}^{a} } для мертвой фитомассы и гумусовых веществ почвы соответственно. Аналогично рассчитываются коэффициенты потока, отвечающего первичной продуктивности, - к полям среднегодовых температур и сумм осадков добавляются пространственное распределение суммарной ФАР и значение содержания СО, в атмосфере в углеродных единицах. Коэффициенты зависимости первичной продуктивности от фитомассы рассчитываются методом нелинейной регрессии по данным Н.И. Базилевич [2] и принимают значения *p*₀ = 0,41142 и *p*₁ = 0,05778 (рис. 3).



Рис. 3. Аппроксимации зависимости NPP от фитомассы в экосистемах полярной пустыни, тундры и лесотундры Северной Евразии. $R^2 = 0,4467$ для рациональной функции $p_0 x/(p_1 + x)$, $R^2 = 0,4522$ для функции $x(p_0 + rx)/(1 + p_1 x + p_2 x^2)$

Из графика на рисунке 3 следует, что аппроксимацию этой зависимости в дробно-рациональном виде можно взять в простой форме модели (6), поскольку корреляция двух показанных на графике функциональных зависимостей с данными практически одинакова. Результатом описанной процедуры калибровки коэффициентов потоковых зависимостей в каждой пространственной ячейке является динамическая модель круговорота углерода с равновесием в начальный момент времени. Подстановка значений климатических параметров в следующие моменты времени смещает фазовую точку модели (6) относительно этого равновесия и порождает динамическую траекторию в фазовом пространстве.

Оценки современных пулов и потоков углерода в экосистемах тундровых и лесотундровых регионов Европейской части России и Западной Сибири. Современное состояние круговорота углерода (запасы в резервуарах и потоки) вычисляется численным интегрированием динамической модели (6) с подстановкой конкретных значений климатических параметров на каждом среднегодовом шаге времени в каждой пространственной ячейке. После дополнения круговорота вышеописанным методом вычисляются коэффициенты линейных потоков (7) и параметры климатозависимых потоков для каждой пространственной ячейки делается очередной шаг численного интегрирования с получением новых значений запасов и потоков.

В ходе имитационных компьютерных расчетов вычислены как меридиональные, так и широтные распределения фитомассы, мортмассы, гумусовых веществ почвы, потоков первичной продуктивности и гетеротрофного дыхания, а также динамика этих величин в каждой пространственной ячейке.

Вычисленные по модели (6) пространственные распределения фитомассы, мортмассы и запаса гумуса в почвах тундровой и лесотундровой зон Европейской территории России и Западной Сибири к 2018 г. показывают интегральное увеличение их значений. Рисунок 4*a* показывает умеренное увеличение фитомассы тундр и лесотундр на всех меридианах ЕТР, максимум суммарного увеличения попадает в интервал 45°–52° Е и составляет около 20 %. Распределение фитомассы по параллелям (рис. 4*6*) демонстрирует не только увеличение фитомассы, но и его сдвиг в высокие широты, что соответствует наблюдаемому «позеленению» тундры. Нижняя по широте граница лесотундры почти не смещается. В Западной Сибири (рис. 56) такой сдвиг также наблюдается и фитомасса растет в южном направлении, достигая максимума в интервале 65-67° Е. Подсчет же по меридианам (рис. 5а) показал рост фитомассы во всем диапазоне долгот ЕТР. Этому росту соответствует увеличение первичной продуктивности (NPP). Рисунок 6 показывает, что на ряде территорий происходит уменьшение мортмассы, связанное с увеличением интенсивности разложения мертвого органического вещества подстилки при повышении среднегодовой температуры воздуха. Максимум потери углерода составил 513 гС/м² (рис. 6а) на ЕТР. В Западной Сибири модель показала накопление углерода в подстилке в зоне лесотундры (рис. 6б), связанное с увеличением запаса фитомассы и пропорционального ему опада.

Представляют интерес пространственные изменения запасов углерода в модельных пулах за расчетный период 1980–2018 гг. Показаны распределения запаса фитомассы по территориям тундровых и лесотундровых регионов ЕТР и Западной Сибири в 1980 г. (рис. 7*a*) и 2018 г. (рис. 7*б*). Сравнение показывает, что в рамках выделенных диапазонов значений основной прирост фитомассы



Рис. 4. Меридиональное (*a*) и широтное (*b*) распределение фитомассы тундровых и лесотундровых экосистем Европейской территории России в начальный момент 1980 г. (*синий*) и на 2018 г. (*фиолетовый*)

пришелся на тундру и лесотундру Западной Сибири и крайний северо-восток ЕТР, однако на более северных и более западных территориях этот прирост менее существенен, хотя, как показал анализ, также присутствует.



Рис. 5. Меридиональное (*a*) и широтное (*б*) распределение фитомассы тундровых и лесотундровых экосистем Западной Сибири в начальный момент 1980 г. (*синий*) и на 2018 г. (*фиолетовый*).



Рис. 6. Меридиональное распределение мортмассы тундровых и лесотундровых экосистем Европейской территории России (*a*) и Западной Сибири (*b*) в начальный момент 1980 г. (*синий*) и на 2018 г. (*фиолетовый*)



Рис. 7. Территориальное распределение запаса фитомассы тундровых и лесотундровых регионов ЕТР (*a*) и Западной Сибири (*б*) в 1980 и 2018 гг.

На рисунке 8 показаны пространственные распределения запаса углерода в мортмассе в начальном и конечном состояниях. Видно, что в широких диапазонах уменьшение запаса углерода в мортмассе характерно для тундры Западной Сибири, а на остальных территориях изменения укладываются внутри выбранных диапазонов. Увеличение запасов отмечается в лесотундре Западной Сибири, что согласуется с приростом фитомассы и может быть объяснено более существенным потеплением в регионе по сравнению с севером ЕТР. Согласно расчетам, запасы гумусовых веществ мало изменились за прошедший период, что подтверждает наибольшую инерционность углерода в данном



Рис. 8. Территориальное распределение запаса мортмассы тундровых и лесотундровых регионов ЕТР (*a*) и Западной Сибири (*б*) в 1980 и 2018 гг.

пуле (рис. 9). Локальные незначительные изменения в пространственном распределении запасов гумусовых веществ имеют разнонаправленный характер в зависимости от изменения сочетания местных температурных и влажностных условий за рассматриваемый период времени.

Учитывая географическое распределение запасов углерода, можно сказать, что биологический круговорот без учета антропогенного влияния не претерпел кардинальных изменений, хотя и отражает происходящие климатические изменения.

Модель, потоковые функции которой зависят как от соответствующих запасов в пулах модели, так и от факторов окружающей среды, адаптирована для расчетов на пространственной широтно-долготной сетке. На основе модели получены оценки современных пулов и потоков углерода в экосистемах тундровых и лесотундровых регионов Европейской части и Западной Сибири РФ.



Рис. 9. Территориальное распределение запаса гумусовых веществ тундровых и лесотундровых регионов ЕТР (*a*) и Западной Сибири (*б*) в 1980 и 2018 гг.

Работа выполнена в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения «Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации, обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах» (рег. № 123030300031-6).

Список литературы

1. Базилевич Н.И., Гильманов Т.Г. Концептуально-балансовые модели экосистем как этап обобщения экологической информации при построении математических моделей // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. VII. Л.: Гидрометеоиздат, 1985. С. 152–178.

2. Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М., Наука, 1993.

3. Орлов Д.С., Бирюкова О.Н., Суханова Н.И. Органическое вещество почв Российской Федерации. М., Наука, 1996.

4. *Тооминг Х.Г.* Солнечная радиация и формирование урожая. Л., Гидрометеоиздат, 1977.

5. Ольчев А.В. Модельный подход к определению валовой и нетто первичной продукции лесных экосистем по величине поглощенной фотосинтетически активной радиации // Компьютерные исследования и моделирование. 2016. Т. 8. № 2. С. 345–353.

6. Svirezhev Yu., von Blo W. Climate, vegetation and global carbon cycle: the simplest zero-dimensional model // Ecological Modelling, 1997. Vol. 101. P. 79–95.

7. King A.W., Post W.M., Wullschleger S.D. The potential response of terrestrial carbon storage to change in climate and atmospheric CO₂ // Climatic Change. 1997. Vol. 35. P. 199–227.

8. Post W.M., King A.W., Wullschleger S.D. Historical variations in terrestrial biospheric carbon storage // Global Biogeochemical Cycles. 1997. Vol. 11. No. 1. P. 99–109.

9. Adams B., White A., Lenton T.M. An analysis of some diverse approaches to modelling terrestrial net primary productivity // Ecological Modelling. 2004. Vol. 177. P. 353–391.

MODELLING CARBON TURNOVER IN ECOSYSTEMS OF TUNDRA AND FOREST-TUNDRA REGIONS IN THE EUROPEAN TERRITORY OF RUSSIA AND WESTERN SIBERIA

N.N. Zavalishin, L.L. Golubyatnikov, G.G. Alexandrov

A.M. Obukhov Institute of atmospheric physics RAS, Moscow nickolos@ifaran.ru

Abstract. Based on the three-compartment scheme for the moss-shrub tundra the dynamic model of carbon turnover in ecosystems of tundra and forest-tundra regions of the European territory of Russia and Western Siberia is developed on the 0.5° x 0.5° spatial grid. For the model calibration in each spatial unit both biological (phytomass, mortmass, humus, net primary productivity values) and climatic (annual near-surface air temperature, total precipitation, total solar radiation) data is used on the 1980–2018 time interval. The calibration procedure for flow-storage dependencies in each spatial unit is resulted in the dynamic model of carbon turnover (pool storages and fluxes) is calculated by numerical integrating of the dynamic model with substitution of particular values of climatic parameters on each annual time step in every spatial unit. This process allows one to obtain estimates for current carbon pools and fluxes in ecosystems of tundra and forest-tundra regions in the European territory and Western Siberia of Russian Federation as well as their spatial patterns.

Keywords: ecosystem, biological turnover, primary productivity, dynamic model.

References

1. Bazilevich N.I., Gilmanov T.G. Concept balance ecosystem models as a stage in generalizing ecological information upon mathematical models design. *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniia ekosistem*. [Problems of ecological monitoring and ecosystem modelling]. Vol. VII. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ., 1985. P. 152–178. (In Russian with English summary).

2. Bazilevich N.I. Biologicheskaia produktivnost' ekosistem Severnoi Evrazii. [Biological productivity of ecosystems in Northern EuroAsia]. Moscow: Nauka Publ., 1993. (In Russian with English summary).

3. Orlov D.S., Biryukova O.N., Sukhanova N.I. Organicheskoe veshchestvo pochv Rossiiskoi Federatsii. Organic matter of soils in Russian Federation. Moscow: Nauka Publ., 1996. (In Russian).

4. *Tooming K.G.* Solnechnaia radiatsiia i formirovanie urozhaia. [The sun radiation and yield formation. Leningrad]. Gidrometeoizdat Publishers, 1977. (In Russian).

5. Olchev A.V. A modeling approach to estimate the gross and net primary production of forest ecosystems as a function of the fraction of absorbed photosynthetically active radiation. *Komp'iuternye issledovaniia i modelirovanie*. [Computer Research and Modeling]. 2016. Vol. 8. No. 2. P. 345–353. (In Russian).

6. *Svirezhev Yu., von Blo W.* Climate, vegetation and global carbon cycle: the simplest zero-dimensional model. Ecological Modelling. 1997. Vol. 101. P. 79–95.

7. King A.W., Post W.M., Wullschleger S.D. The potential response of terrestrial carbon storage to change in climate and atmospheric CO₂. Climatic Change. 1997. Vol. 35. P. 199–227.

8. Post W.M., King A.W., Wullschleger S.D. Historical variations in terrestrial biospheric carbon storage. *Global Biogeochemical Cycles.* Vol. 11. No. 1. P. 99–109.

9. Adams B., White A., Lenton T.M. An analysis of some diverse approaches to modelling terrestrial net primary productivity. *Ecological Modelling*. 2004. Vol. 177. P. 353–391.