

УДК 630*52:630*174.754+582.475

КЛИМАТИЧЕСКИ ОБУСЛОВЛЕННЫЕ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИТОМАССЫ ДЕРЕВЬЕВ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ ЕВРАЗИИ И ИХ ПРОГНОЗИРОВАНИЕ

В. А. Усольцев^{1,2}, И. С. Цепордей¹

¹ Ботанический сад УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а

² Уральский государственный лесотехнический университет
620100, Екатеринбург, Сибирский тракт, 37

E-mail: Usoltsev50@mail.ru, ivan.tsepordey@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.09.2021 г.

Исследована взаимосвязь между фитомассой деревьев и гидротермическими показателями – температурой и количеством осадков. Проведена проверка действия закона лимитирующего фактора на трансконтинентальном уровне при моделировании изменений фитомассы деревьев лесобразующих видов Евразии в связи с территориально обусловленными показателями температур и осадков. Проиллюстрирована возможность применения построенных климатически обусловленных моделей фитомассы деревьев при прогнозировании ее темпоральных изменений на основе принципа пространственно-временного замещения. В результате реализации принципов лимитирующего фактора и пространственно-временного замещения установлена общая для основных древесных видов (родов) закономерность: в достаточно влагообеспеченных климатических поясах повышение температуры на 1 °С при неизменном количестве осадков вызывает увеличение надземной фитомассы, а во влагодефицитных поясах – ее снижение; в теплых климатических поясах сокращение уровня осадков на 100 мм при неизменной средней температуре января вызывает снижение надземной фитомассы, а в холодных климатических поясах – ее увеличение.

Ключевые слова: *Pinus L., Picea A. Dietr., Abies Mill., Larix Mill., Betula L., Populus L., фитомасса деревьев, база данных, регрессионный анализ, принцип пространственно-временного замещения, средняя температура января, среднегодовые осадки.*

DOI: 10.15372/SJFS20210607

ВВЕДЕНИЕ

Климатическая система Земли постепенно утрачивает стационарность, и климатические эксцессы всё более учащаются (Aubin et al., 2018). Лесные экосистемы играют существенную роль в стабилизации климата, и исследование их возможностей в данном аспекте имеет первостепенное значение (Johnston et al., 2019). С другой стороны, текущие климатические сдвиги обуславливают изменения их биологической продуктивности, что, в свою очередь, сказывается на биосферной функции лесов. Таким образом, современная наука сталкивается с необходимостью одновременного анализа двух

взаимосвязанных процессов, но какой из них первичен, пока не ясно.

Усилиями многочисленных исследователей лесных экосистем второй половины XX и начала XXI столетий накоплен обширный эмпирический материал по оценке фитомассы древостоев и составляющих их деревьев. В частности, последний вариант базы данных о фитомассе деревьев лесобразующих видов Евразии включает около 15 тыс. определений (Usoltsev, 2020). Этот эмпирический материал получен представителями разных направлений лесных наук с разными целевыми установками и соответствующей методической спецификой. Какая-то часть этого материала получена при реализа-

ции Международной биологической программы в 1960–70-х годах по единой методике, но значительная часть данных получена в ходе инициативных спонтанных исследований, и их результаты распределены по регионам крайне неравномерно. Это обусловлено отчасти естественными причинами вследствие специфики ареалов разных древесных видов, а отчасти, – чисто случайными факторами, вызванными наличием или отсутствием соответствующих научных школ или просто инициативных ученых в разных регионах. На структуру фитомассы деревьев оказывали влияние также погодные условия текущего года и нескольких лет, предшествующих взятию модельных деревьев на пробных площадях. Из сказанного следует, что результативность любой попытки осуществить анализ и синтез имеющихся баз данных с целью получения обобщающих закономерностей может быть существенно ограничена их качественным уровнем (Уткин, 2004), особенно если этот анализ будет иметь сравнительную видоспецифичную направленность.

В силу преобладания сложных многовидовых насаждений над простыми моновидовыми, при оценке фитомассы насаждений получили распространение унифицированные аллометрические зависимости фитомассы деревьев от диаметра на высоте груди. Сделаны выводы, что для оценки надземной фитомассы деревьев могут быть использованы обобщенные уравнения, не дающие существенных смещений в локальных условиях (Pastor et al., 1984; Singh, 1986; Feller, 1992; West et al., 1999; Mugasha et al., 2012; Sopp, Valbuena, 2021). Тем не менее исследованиями последних лет установлено, что всеобщие аллометрические модели, построенные по массиву фактических данных в пределах Евразии, дают в экорегионах существенные смещения фитомассы (Wondrade et al., 2015). Упомянутые смещения составили от +95 до –52 % для лиственницы (*Larix Mill.*) (Усольцев и др., 2017б), от +311 до –99 % для ели (*Picea A. Dietr.*) (Usoltsev et al., 2017; Усольцев и др., 2017а), от +316 до –68 % для пихты (*Abies Mill.*), от +94 до –92 % для сосен (*Pinus L.*) двухвойных и от +34 до –56 % для пятихвойных (Усольцев и др., 2017в), что исключает возможность их применения на региональных уровнях. Эти смещения обоих знаков имеют региональную приуроченность, и можно предполагать, что они обусловлены региональными климатическими условиями. Имеющие место различия почвенных условий не противостоят данному положению, поскольку почвен-

ное зонирование также является результатом действия климатических факторов (Докучаев, 1948; Рухович и др., 2019; Rukhovich et al., 2019). Установлено, что структура фитомассы деревьев зависит от климата (Callaway et al., 1994; Reich et al., 2014; Rudgers et al., 2019), и параметры моделей фитомассы изменяются под влиянием глобальных климатических сдвигов, что, в свою очередь, влияет на результаты оценки фитомассы (He et al., 2021).

Исследование взаимосвязи между фитомассой деревьев и древостоев и гидротермическими показателями, в частности температурой и количеством осадков, проводится в основном на локальном или региональном уровнях (Zeng et al., 2017; Fu et al., 2017а, б; Gao et al., 2019), часто для показателей, которые обезличены по возрасту, морфоструктуре леса, а также без учета видового состава (Lieth, 1974; Anderson-Teixeira et al., 2006; Hirata et al., 2008; Huston, Wolverton, 2009). Как изменения климата влияют на фитомассу деревьев в трансконтинентальных градиентах, сегодня неизвестно (Usoltsev et al., 2020; Marcolla et al., 2020).

Не только в научном, но и в цивилизационном аспекте, представляет интерес, что произойдет с планетарной биотой при изменении температуры, например на 1 °С, и при изменении годовых осадков, например на 100 мм. Некоторые опубликованные модели фитомассы деревьев, так называемые «модели, чувствительные к изменению климата» (models sensitive to climate variables), дают ответ на подобные вопросы, однако они представлены буквально единичными исследованиями. Одно из них проведено по данным фитомассы 600 деревьев 8 видов лиственницы (род *Larix spp.*), полученном в пределах их ареалов на территории Китая. Путем расчета аллометрической модели фитомассы, включающей в качестве независимых переменных наряду с размерами деревьев региональные показатели температуры воздуха и осадков, выявлено, что потепление на 1 °С приводит к увеличению надземной фитомассы деревьев на 0.9 % и уменьшению подземной на 2.3 %, а увеличение осадков на 100 мм вызывает уменьшение надземной и подземной фитомассы соответственно на 1.5 и 1.1 % (Zeng et al., 2017). В другом исследовании, посвященном европейским лесам (Forrester et al., 2017), не выявлено статистически значимого влияния температуры и осадков на фитомассу деревьев. Причиной могут быть недостаточно большой диапазон варьирования температур и осадков в пределах

Европы, анализ не 1 вида, а их групп, введение в модель большого количества коррелирующих переменных и их совокупного воздействия, а также использование метаданных вместо фактических показателей фитомассы, оцененных на пробных площадях. В целом климатические показатели объясняют незначительную, а во многих случаях статистически незначимую долю изменчивости фитомассы древостоев (Stegen et al., 2011).

Для 3 видов лиственницы на северо-востоке Китая были разработаны три вида аллометрической модели «надземная фитомасса – диаметр ствола на высоте груди». Первая включала в качестве независимой переменной диаметр ствола, вторая, дополнительно к диаметру ствола, – фиктивные переменные, кодирующие принадлежность фактических данных к климатическим зонам региона, и третья – дополнительно четыре модификации климатических переменных – температур и осадков. Ошибка второй модели по отношению к первой оказалась ниже на 27 %, а третьей модели по отношению к второй – ниже на 8 %. Сделан вывод, что хотя вторая модель повышает точность оценки фитомассы деревьев по сравнению с первой благодаря учету зональной изменчивости фитомассы, включение четырех климатических переменных в третьей модели, объясняющих изменчивость фитомассы в пределах каждой из климатических зон, еще больше повышает точность прогнозирования надземной фитомассы (Fu et al., 2017a). Подобные три вида аллометрической модели «надземная фитомасса – диаметр ствола» были проанализированы для сосны Массона (*Pinus massoniana* Lamb.) на юге Китая. Согласно трем сценариям повышения CO₂, фитомасса сосны Массона в субтропиках Китая будет увеличиваться с повышением как средней годичной температуры, так и среднегодовых осадков (Fu et al., 2017b).

На уровне древостоев в структуру моделей фитомассы обычно включаются в качестве независимых переменных такие показатели, как возраст, густота, средняя высота и диаметр, запас древостоя (Усольцев, 1988), но факторы окружающей среды, как правило, игнорируются. Климатические переменные являются важными факторами, определяющими обычно фитомассу древостоя (Ali et al., 2019, 2020; Wu et al., 2020), и глобальное изменение климата оказывает на нее существенное влияние (Ma et al., 2012).

Для основных лесообразующих видов Китая исследовано изменение переводного коэффи-

циента (отношение массы компонента к массе ствола) в связи с изменением годичной температуры и осадков (Luo et al., 2013). Установлено, что масса таких компонентов, как ветви, фотосинтезирующие органы и надземная часть значительно увеличивается с повышением температуры, а по достижении температуры около 8 °С начинает снижаться; с увеличением осадков масса ветвей, фотосинтезирующих органов, надземной части и общей фитомассы монотонно снижается (Luo et al., 2013).

По материалам 539 пробных площадей с культурами лиственницы на северо-востоке Китая были сопоставлены значения фитомассы древостоев, полученные по базовой модели и модели, чувствительной к изменению климата. В базовой модели были использованы в качестве независимых переменных сумма площадей сечений и средняя высота древостоя, а в сравниваемой модели дополнительно включены климатические переменные: среднегодовые осадки, среднегодовая температура и индекс сухости (He et al., 2021). Результаты показали, что вторая модель дала более точные оценки фитомассы, чем первая, которая занижала фактические данные. Разница в оценках фитомассы, полученных на основе моделей фитомассы с климатическими переменными и без них, на региональном уровне составила 411 тыс. т, или 0.27 %, а разница в стоимости депонируемого углерода составила около 8.3 млн долл. США. Это исследование подчеркивает важность точного учета углерода на основе моделей фитомассы древостоев с учетом изменения климата при управлении углерод депонирующей способностью лесов (He et al., 2021).

Известно, что изменения растительного покрова происходят как в широтном направлении вследствие изменения ФАР (Григорьев, Будыко, 1956), так и в меридиональном вследствие изменения континентальности климата (Комаров, 1921). Отсюда получили развитие модели фитомассы деревьев (Усольцев, 2016), включающие в качестве независимых переменных их массообразующие показатели, а также индексы природной зональности (Алисов, Полтараус, 1974) и континентальности климата (Борисов, 1967). Установлено, что надземная фитомасса равновеликих и разновозрастных деревьев основных лесообразующих видов Евразии увеличивается в направлении от субарктического к субэкваториальному зональному поясу и снижается по мере увеличения индекса континентальности в направлении от тихоокеанского и атлантиче-

ского побережий к полюсу континентальности в Якутии (Усольцев, 2016). Однако подобные модели не дают ответа на вопрос, в каком направлении вследствие потепления климата может измениться структура фитомассы того или иного древесного вида при предполагаемом изменении основных климатических показателей, а именно температуры воздуха и годовых осадков (Лит, 1974; DeLucia et al., 2000).

В предложенных аллометрических моделях, чувствительных к изменению климата (Luo et al., 2013; Zeng et al., 2017; Fu et al., 2017a, b; Gao et al., 2019; He et al., 2021), прогнозирование изменений фитомассы деревьев и древостоев при климатических сдвигах выполнено на основе принципа пространственно-временного замещения. Сам термин авторами не употребляется, и изменения фитомассы в пространственных климатических градиентах по умолчанию экстраполируются на предполагаемые темпоральные климатические градиенты. Пространственно-временное замещение означает использование современных закономерностей, наблюдаемых в пространственных градиентах, для понимания и моделирования тех же закономерностей и процессов в градиентах времени, которые на данный момент не поддаются наблюдению (Blois et al., 2013). Метод пространственно-временного замещения получил применение в геоморфологии (Huang et al., 2019), в ландшафтных исследованиях (Ghosh, Wildi, 2007), в моделировании биоразнообразия для прогнозирования влияния климатических изменений на распределение видов, видовое обилие и изменение видового состава (Currie, 2001; Guisan, Thuiller, 2005; Ferrier, Guisan, 2006; Elith, Leathwick, 2009; Fitzpatrick et al., 2011; Blois et al., 2013; Horrocks et al., 2020; Costa et al., 2021), в прогнозировании сукцессионной динамики растительности (Смолоногов, 1995; Ricklefs, 1987; Miyanishi, Johnson, 2007), разработке моделей и таблиц хода роста древостоев по материалам таксации на временных пробных площадях (Анучин, 1952). Успех применения теории пространственно-временного замещения в экологии растений зависит от того, насколько экологические условия, определяющие свойства растений в территориальных градиентах, соответствуют будущим экологическим условиям, определяющим свойства растений во временном градиенте.

Ожидается, что при существующих темпах изменения климата популяции древесных видов окажутся в климатических условиях, выходящих за рамки тех, к которым они адаптированы,

что составит угрозу их санитарному состоянию, устойчивости и жизнеспособности (Thuiller et al., 2005; McKenney et al., 2011). Чтобы оценить способность видов сохраняться в рамках нынешних ареалов, в последние годы проводятся исследования, направленные на оценку их экологической уязвимости при изменении климата (Seidl et al., 2017; Wade et al., 2017; Aubin et al., 2018; Belote et al., 2018; Foden et al., 2019). Установлено, что разные виды даже в пределах одного рода могут обладать противоречивыми адаптивными способностями. Например, из двух североамериканских видов ели (род *Picea* spp.) ель сизая (*Picea glauca* (Moench) Voss) демонстрирует наибольшую адаптивную способность, в то время как ель красная (*Picea rubens* Sarg.) обладает самыми низкими ее показателями (Royer-Tardif et al., 2021).

Согласно принципу лимитирующего фактора, темп роста растений ограничивается фактором, который находится в минимуме или избытке по отношению к его потребностям (Молчанов, 1971; Розенберг и др., 2016; Liebig, 1840; Shelford, 1913). Проявление лимитирующих факторов прослеживается на региональном и локальном уровнях в исследовании радиального прироста стволов деревьев, а также их надземной и подземной фитомассы. В болотных экосистемах лимитирующим фактором служат переувлажнение и недостаток кислорода в почве (Оленин, 1982), а в сухих условиях степей – недостаток влаги (Молчанов, 1976; Риклефс, 1979; Wilmking et al., 2004; Toroman, Wojaxhi, 2010; Berner et al., 2013). В болотных лесах Западной Сибири в условиях недостатка тепла радиальный прирост лимитируется увеличением количества осадков, а при недостатке влаги в почве – повышением температуры (Глебов, Литвиненко, 1976). На полярном пределе распространения березы в Сибири лимитирующим фактором является температура, но по мере продвижения к югу дефицит тепла снижается и возрастает роль дефицита увлажнения. При этом смена лимитирующего фактора происходит в подзоне средней тайги (Фонти, 2020). Смена лимитирующих факторов возможна также при их быстром изменении, когда экосистемы переходят из оптимального состояния (Корзухин, Семевский, 1992) в нестационарное, в состояние стресса (Одум, 1975; Givnish, 2002; Alcamo et al., 2007; Berner et al., 2013; Schaphoff et al., 2016; Spathelf et al., 2018; Vasseur et al., 2018; DeLeo et al., 2020; Denney, Anderson, 2020).

В этой статье мы постарались ответить на следующие вопросы:

– действует ли закон лимитирующего фактора на трансконтинентальном уровне при моделировании изменений фитомассы деревьев лесобразующих видов Евразии в связи с территориально обусловленными показателями температур и осадков;

– используя принцип пространственно-временного замещения, проверить возможность применения построенных климатически обусловленных моделей фитомассы деревьев, чувствительных к территориальным градиентам температур и осадков, при прогнозировании изменений фитомассы деревьев во времени.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Из сформированной базы данных в количестве 15 300 деревьев (Usoltsev, 2020) отобраны 4545 модельных деревьев основных древесных видов Евразии с замеренными показателями диаметра ствола на высоте груди, высоты дерева, базисной плотности древесины и данными о фитомассе компонентов деревьев (табл. 1, 2).

Экспериментальные данные о фитомассе деревьев получены в пределах ареалов различных видов, однако их представленность на территории Евразии существенно различается. Каждая пробная площадь, на которой проводилась оценка фитомассы деревьев, ориентирована относительно изолиний средней январской температуры и среднегодовых осадков (World..., 2007) (рис. 1, 2).

Исходные данные о фитомассе деревьев (табл. 1, 2) обработаны методом многофакторного регрессионного анализа. В целях сокращения объема статьи, здесь приводятся закономерности только для надземной фитомассы, так как отдельно по каждому компоненту (ствол, ассимилирующие органы, ветви) закономерности в основном идентичны. Применена структура модели (1), обоснование которой было дано ранее (Usoltsev et al., 2019):

$$\ln Pa = a_0 + a_1(\ln D) + a_2(\ln H) + a_3(\ln D)(\ln H). \quad (1)$$

Возраст дерева, хотя и является важной независимой переменной при объяснении изменчивости фитомассы деревьев (Qiu et al., 2017), особенно ассимилирующих органов и ветвей

Таблица 1. Распределение числа модельных деревьев с определениями фитомассы (кг), диаметра ствола на высоте груди, высоты дерева и базисной плотности древесины по древесным видам и странам Евразии

Вид	Страна	Число модельных деревьев
Сосна обыкновенная (<i>Pinus sylvestris</i> L.), с. черная (<i>P. nigra</i> J. F. Arnold), с. красная китайская (<i>P. tabuliformis</i> Carrière), с. густоцветковая (<i>P. densiflora</i> Siebold et Zucc.), с. ладанная (<i>P. taeda</i> L.), с. алеппская (<i>P. halepensis</i> Mill.)	Россия, Украина, Казахстан, Чехия, Болгария, Япония, Белоруссия, Китай, Швейцария, Словакия, Великобритания, Ирак	1482
Ель обыкновенная (<i>Picea abies</i> (L.) Н. Karst.), е. сибирская (<i>P. obovata</i> Ledeb.), е. Шренка (<i>P. schrenkiana</i> Fisch. & С. А. Mey.), е. аянская (<i>P. jezoensis</i> (Siebold & Zucc.) Carrière)	Россия, Украина, Латвия, Белоруссия, Германия, Бельгия, Чехия, Швейцария, Финляндия, Китай, Болгария	789
Пихта сибирская (<i>Abies sibirica</i> Ledeb.), п. белая (<i>A. alba</i> Mill.), п. цельнолистная (<i>A. holophylla</i> Maxim.), п. сахалинская (<i>A. sachalinensis</i> (F. Schmidt) Mast.), п. белокорая (<i>A. nephrolepis</i> (Trautv. ex Maxim.) Maxim.)	Россия, Украина, Чехия, Япония	354
Лиственница европейская (<i>Larix decidua</i> Mill.), л. сибирская (<i>L. sibirica</i> Ledeb.), л. Каяндера (<i>L. cajanderi</i> Mayr.), л. Гмелина (<i>L. gmelinii</i> (Rupr.) Kuzen.), л. Кемпфера (<i>L. kaempferi</i> (Lamb.) Carrière)	Россия, Япония, Казахстан, Чехия, Монголия	528
Береза пушистая (<i>B. pubescens</i> Ehrh.), б. повислая (<i>B. pendula</i> Roth), б. даурская (<i>B. dahurica</i> Pall.), б. Максимовича (<i>B. maximowicziana</i> Regel), б. Эрмана (<i>B. ermanii</i> Cham.), б. ребристая (<i>B. costata</i> Trautv.), б. плосколистная (<i>B. platyphylla</i> Sukaczew)	Россия, Северный Казахстан, Япония, Финляндия, Китай, Великобритания, Монголия, Азербайджан	953
Осина (<i>Populus tremula</i> L.), тополь черный (<i>P. nigra</i> L.), т. Давида (<i>P. davidiana</i> Dode)	Россия, Северный Казахстан, Украина, Япония, Монголия	439
Итого ...		4545

Таблица 2. Статистики показателей модельных деревьев, включенных в расчет моделей фитомассы, чувствительных к изменению климата

Обозначение статистик	<i>D</i>	<i>H</i>	<i>pbas</i>	<i>Pf</i>	<i>Pb</i>	<i>Ps</i>	<i>Pa</i>
Сосна							
Mean	13.9	12.9	399.4	4.4	11.6	88.6	104.7
Min	0.3	1.3	214.1	0.002	0.001	0.02	0.04
Max	65.6	32.6	925.2	60.3	256.4	1781	2044.9
<i>SD</i>	10.2	7.1	91.9	6.4	24.6	144.8	171.6
C_v , %	73.6	55.3	23.0	145.1	211.3	163.4	163.9
<i>n</i>	1482	1480	1482	1482	1482	1482	1482
Ель							
Mean	14.0	12.6	407.4	10.6	16.4	123.6	150.2
Min	0.6	1.0	240.5	0.07	0.08	0.15	0.4
Max	69.8	44.2	990	222.0	359.9	2892	3370.5
<i>SD</i>	11.7	9.2	91.9	17.6	33.4	287.0	332.5
C_v , %	83.6	72.7	22.6	165.7	203.7	232.3	221.4
<i>n</i>	786	790	790	789	789	790	789
Пихта							
Mean	17.7	14.6	420.7	17.2	24.6	169.0	210.8
Min	0.8	1.7	276.6	0.20	0.18	0.30	0.68
Max	65.5	32.7	980	106.4	285.1	2133	2468.4
<i>SD</i>	12.3	8.1	101.4	20.5	39.8	268.0	323.3
C_v , %	69.5	55.4	24.1	118.9	161.8	158.6	153.4
<i>n</i>	369	372	279	354	354	372	354
Лиственница							
Mean	14.7	11.6	497.2	5.0	18.0	132.9	156.0
Min	0.3	1.4	196.2	0.004	0.004	0.01	0.02
Max	72.9	34.0	787.4	76.6	448.3	3386	3877.3
<i>SD</i>	10.9	6.1	86.7	10.2	45.8	324.3	376.3
C_v , %	73.9	52.2	17.4	202.8	253.7	244.0	241.2
<i>n</i>	528	419	442	528	528	528	528
Береза							
Mean	14.0	14.1	502.1	3.0	17.7	87.5	108.3
Min	0.5	0.7	77.1	0.008	0.009	0.05	0.08
Max	48.0	34.5	901.4	33.3	230.2	800.0	950.2
<i>SD</i>	8.2	5.9	64.5	3.8	31.2	114.8	146.3
C_v , %	58.3	41.5	12.8	126.6	176.0	131.1	135.1
<i>n</i>	951	879	952	953	953	953	953
Осина							
Mean	14.8	15.1	431.6	3.3	22.7	100.8	126.8
Min	0.6	2.1	199.9	0.001	0.001	0.1	0.16
Max	45.7	28.8	800	38.6	354.4	955	1091.1
<i>SD</i>	9.5	6.1	53.8	5.0	44.4	140.0	183.5
C_v , %	64.1	40.6	12.5	150.9	195.4	139.0	144.7
<i>n</i>	510	465	439	510	510	441	439

Примечание. Mean, min и max соответственно среднее, минимальное и максимальное значения; *SD* – стандартное отклонение; C_v – коэффициент вариации; *n* – число наблюдений; *D* – диаметр ствола на высоте груди, см; *H* – высота дерева, м; *pbas* – базисная плотность древесины ствола в коре, кг/м³; *Ps*, *Pb*, *Pf* и *Pa* – соответственно фитомасса ствола в коре, ветвей, ассимиляционных органов и надземная в абсолютно сухом состоянии, кг.

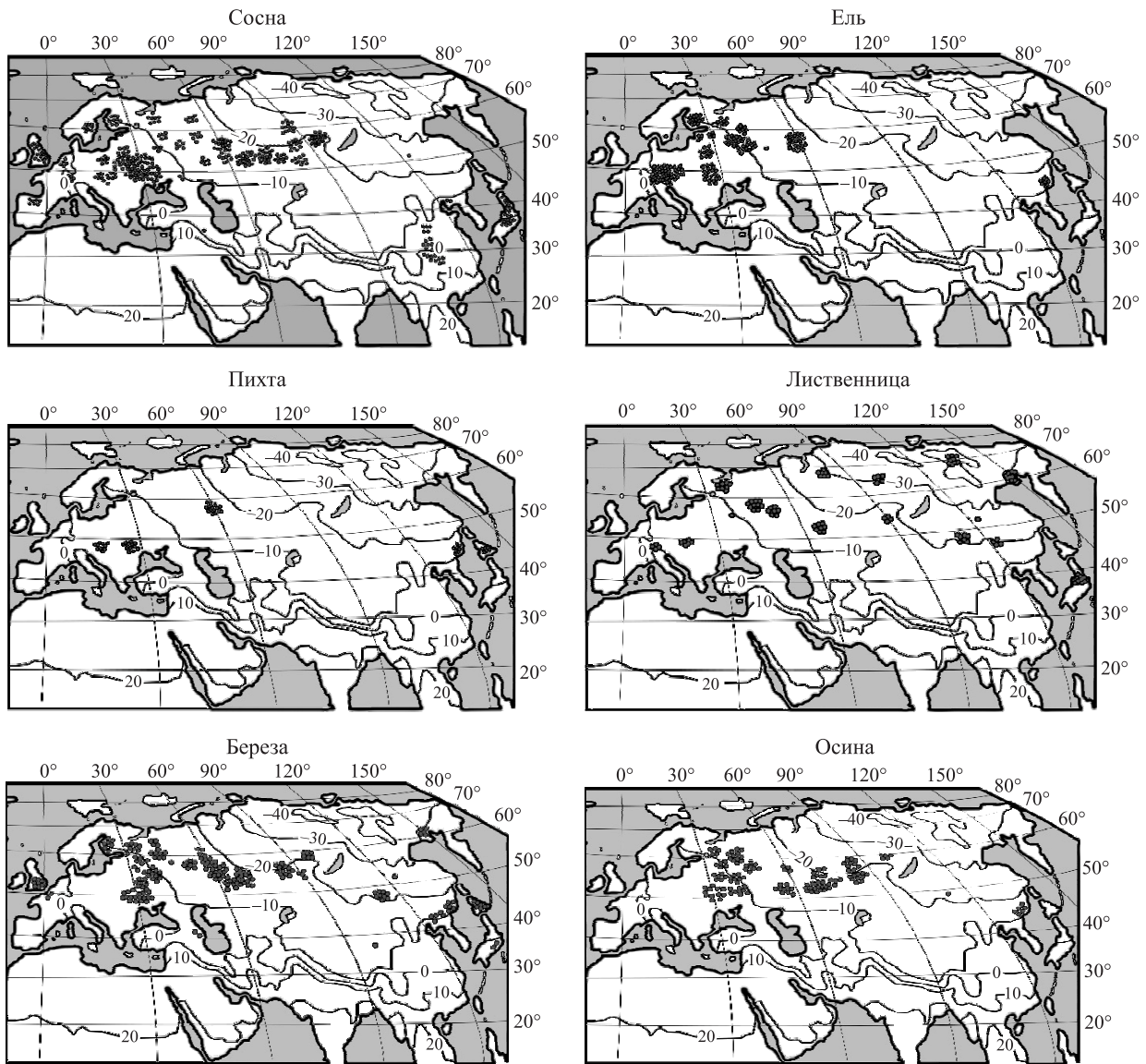


Рис. 1. Распределение пробных площадей, на которых взяты модельные деревья, на схемах изолиний средней температуры января, °С (по: World..., 2007).

(Усольцев, 1972; Xiang, 2021), в данном случае оказался статистически не значимым на уровне $p < 0.05$ вследствие его корреляции с высотой дерева. Кроме того, это трудно измеряемый показатель при массовой инвентаризации по сравнению с диаметром ствола и высотой дерева.

При моделировании фитомассы стволов двухвойных сосен ранее были показаны идентичные 3D-зависимости фитомассы и базисной плотности (фитомассы ствола в сухом состоянии к его объему) от климатических переменных (Усольцев, Цепордей, 2021), и высказано предположение, что изменчивость фитомассы стволов деревьев объясняется не только их линейными размерами, но и базисной плотностью (Zhang et al., 2012). Таким образом, наша модель фитомассы, чувствительная к изменению клима-

та, включает в качестве независимых переменных не только дендрометрические показатели деревьев (модель (1)), но также базисную плотность и климатические переменные:

$$\begin{aligned} \ln Pa = & a_0 + a_1(\ln D) + a_2(\ln H) + \\ & + a_3(\ln D) (\ln H) + a_4 \ln (pbas) + \\ & + a_5 [\ln (T + 50)] + a_6 (\ln PR) + \\ & + a_7[\ln (T+50)] \cdot (\ln PR), \end{aligned} \quad (2)$$

где T – средняя температура января, °С; PR – среднегодовые осадки, мм; $[\ln (T + 50)] \cdot (\ln PR)$ – комбинированная переменная, характеризующая совместное действие температур и осадков. Поскольку средняя температура января в высоких широтах отрицательная, для возможности ее

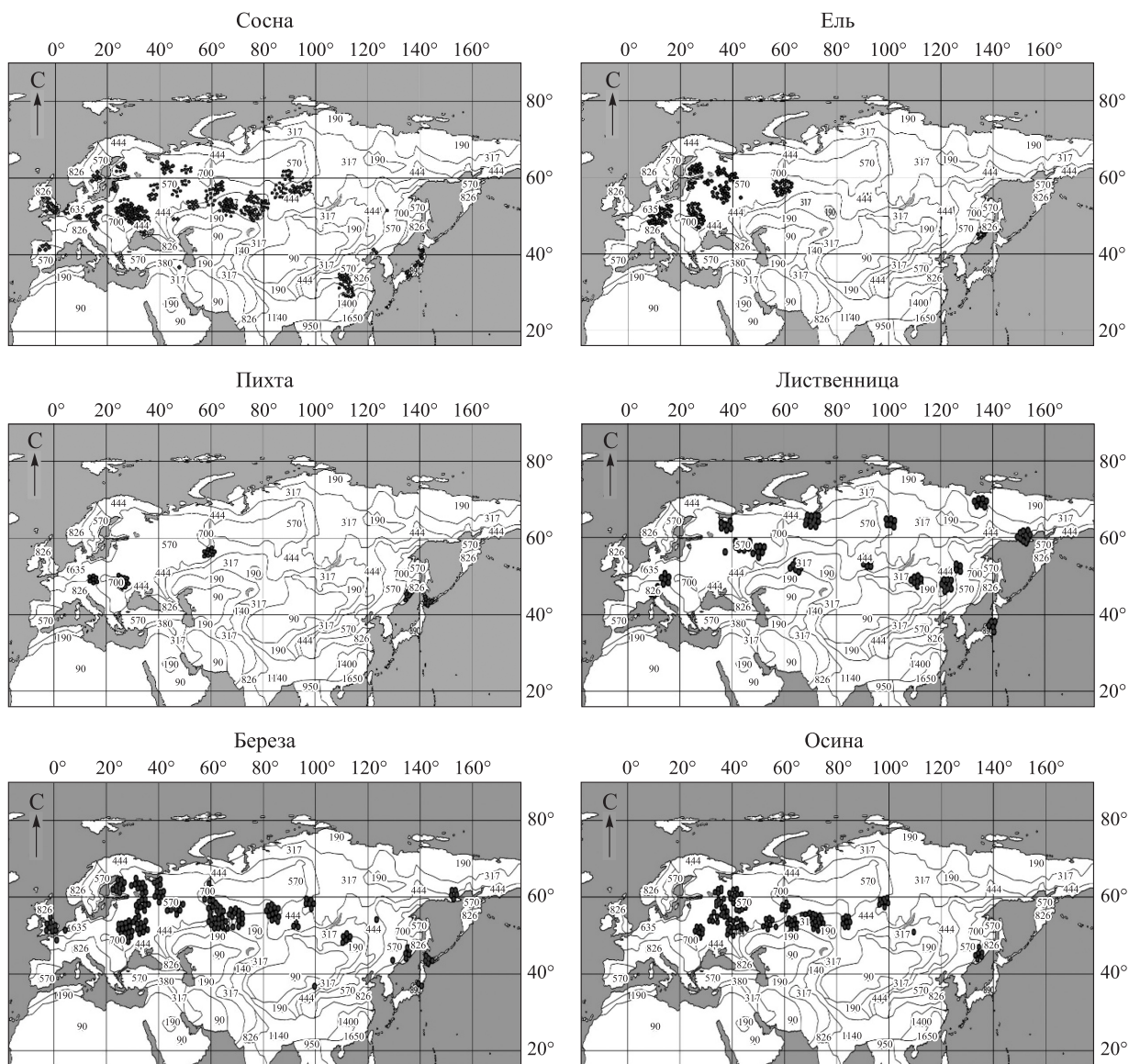


Рис. 2. Распределение пробных площадей, на которых взяты модельные деревья, на схемах изолиний среднегодовых осадков, мм (по: World..., 2007).

логарифмирования в модели (2) она приведена к виду $(T + 50)$. Обоснование анализа фитомассы на уровне родов, а не видов, а также использования средней январской температуры вместо среднегодовой, дано в предыдущих публикациях (Усольцев, Цепордей, 2020, 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты расчета моделей (2) показаны в табл. 3. Все регрессионные коэффициенты представленных моделей (табл. 3) достоверны на уровнях от $p < 0.05$ до $p < 0.001$.

Модели биомассы (табл. 3) действительны в пределах диапазонов фактических показателей диаметра ствола, высоты дерева и базисной плотности (табл. 2). При расчете моделей (2)

применена поправка на логарифмическое преобразование (Baskerville, 1972). Переменная $\ln(pb_{as})$ для ели, пихты и тополя оказалась статистически незначимой (табл. 3).

Геометрическая интерпретация моделей (2) представлена в виде 3D-зависимостей фитомассы деревьев от температур и осадков. Они получены путем подстановки в (2) средних значений D , H и pb_{as} , взятых из табл. 2.

На рис. 3 видно, что зависимость надземной фитомассы равновеликих деревьев от температур и осадков описывается 3D-поверхностями пропеллерообразной формы. В холодных регионах при повышении осадков фитомасса снижается, но по мере перехода к теплым регионам она характеризуется противоположным трендом. При повышении температуры во влажных

Таблица 3. Результаты расчета моделей $\ln(Pa)$ (2)

Дерево	a_0^*	$\ln D$	$\ln H$	$(\ln D) \times (\ln H)$	$\ln(pbas)$	$\ln(T+50)$	$\ln PR$	$[\ln(T+50)] \times (\ln PR)$	$adjR^2$	SE
Сосна	1.5852	1.6469	-0.1259	0.2151	0.5356	-1.8920	-1.2091	0.3561	0.990	0.202
Ель	42.3950	1.1121	-0.4295	0.3529	–	-11.4190	-6.7934	1.8182	0.984	0.250
Пихта	48.3600	1.1420	-0.4601	0.3548	–	-12.0783	-7.9335	1.9829	0.983	0.258
Лиственница	-3.0650	1.4878	0.2050	0.1898	0.7235	-0.7639	-0.5839	0.1468	0.992	0.153
Береза	21.4126	1.0065	0.7590	0.2500	0.5117	-7.6780	-4.3674	1.2279	0.990	0.177
Осина	19.5835	1.5523	0.0768	0.2131	–	-5.8491	-3.6930	1.0100	0.993	0.158

* Введена поправка на логарифмическое преобразование (Baskerville, 1972); $adjR^2$ – коэффициент детерминации, скорректированный на число переменных; SE – стандартная ошибка уравнения.

регионах фитомасса увеличивается, но по мере перехода в сухие условия начинает снижаться.

Сравнительный анализ реакции видов на климатические сдвиги выполним на предельных значениях климатических факторов, в данном случае лимитирующих фитомассу равновеликих деревьев. Закономерности для наземной фитомассы деревьев, выведенные для всех видов (родов) в совокупности (рис. 4, 5) подтверждают ранее упомянутый принцип лимитирующего фактора: в условиях недостатка влаги ($PR = 300$ мм) любое повышение температуры усугубляет ее дефицит, и фитомасса уменьшается (рис. 4, б), а в условиях достаточного увлажнения ($PR = 900$ мм) повышение температуры вызывает эффект прямо противоположный (рис. 4, а).

В холодных регионах ($T = -30$ °C) увеличение осадков вызывает «сверхнормативное» переувлажнение и фитомасса деревьев снижается, а в теплых регионах ($T = 10$ °C) – эффект противоположный и фитомасса увеличивается (рис. 4, а).

Упомянутые области оптимума и пессимума хорошо видны на рис. 3, 4. У деревьев сосны, лиственницы и тополя выраженное снижение фитомассы происходит за пределами показанного минимального значения осадков (рис. 3). Точно так же за пределами обозначенного на рис. 3 и 4 температурного диапазона положительный тренд выявляется у лиственницы. Очевидно, что реакция фитомассы деревьев на изменения климатических переменных видоспецифична, хотя у большинства видов наблюдаются схожие тренды. Принцип лимитирующего фактора в разработанных моделях может быть интерпретирован совокупностью знаков при климатических переменных, а именно наличием знака «минус» при $\ln(T+50)$ и $(\ln PR)$ и знака «плюс» при комбинированной переменной $[\ln(T+50)] \cdot (\ln PR)$

(табл. 3). Если в результате регрессионного анализа получены иные сочетания знаков «минус» и «плюс», это будет означать, что принцип лимитирующего фактора для того или иного древесного вида не реализуется. Подобное отклонение от принципа лимитирующего фактора может быть вызвано отмеченным выше недостаточным качественным уровнем эмпирического материала, а также его недостаточной представленностью в территориальных градиентах температур и осадков.

Рассмотрим описанные закономерности в ином ракурсе, реализовав концепцию пространственно-временного замещения и принцип «Что будет, если...?». Иными словами, какова будет реакция фитомассы деревьев, если при постоянстве территориальных градиентов температур и осадков мы предположим повышение температуры во времени на 1 °C и сокращение годовых осадков на 100 мм. Взяв первые производные от двухфакторных поверхностей, представленных на рис. 3, мы получили закономерности изменения фитомассы при задаваемых приращениях температур и осадков.

На рис. 5 показано изменение фитомассы деревьев (Δa , %) при повышении температуры на 1 °C в разных климатических зонах (территориальных градиентах), характеризующихся разными соотношениями температуры и осадков.

При этом предполагается, что осадки изменяются только территориально, а температура в результате предполагаемого изменения климата повышается на 1 °C при разных территориальных уровнях температур, обозначаемых как $-30\Delta...10\Delta$. Получена общая закономерность евразийского масштаба: в достаточно влажных обеспеченных климатических поясах повышение температуры при неизменном количестве осадков вызывает её увеличение (рис. 5, красные области поверхностей), а во влагодефицит-

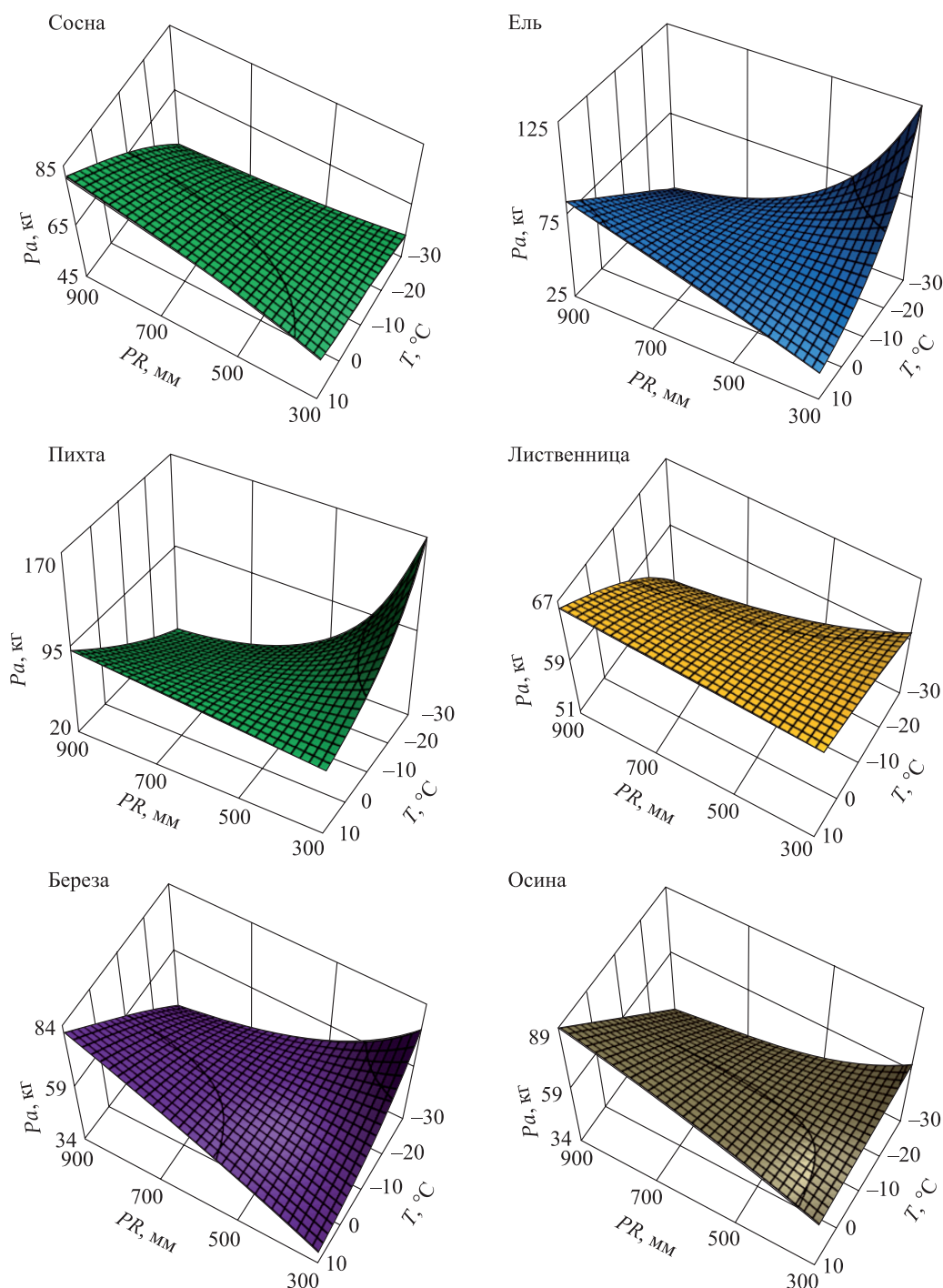


Рис. 3. Расчетные изменения надземной фитомассы согласно модели (2), в связи со средней температурой января (T) и среднегодовыми осадками (PR).

ных поясах – снижение (рис. 5, синие области поверхностей).

На рис. 6 показано изменение фитомассы деревьев (Δ , %) при снижении уровня годовых осадков на 100 мм в разных климатических зонах.

При этом предполагается, что температура января изменяется только территориально, а осадки в результате изменения климата снижа-

ются на 100 мм при их разных территориальных уровнях, обозначаемых как $-400\Delta \dots -900\Delta$. Установлена общая трансконтинентальная закономерность: в теплых климатических поясах сокращение уровня осадков на 100 мм при неизменной средней температуре января вызывает снижение надземной фитомассы (синяя область поверхностей), а в холодных – ее увеличение (красная зона поверхностей) (рис. 6).

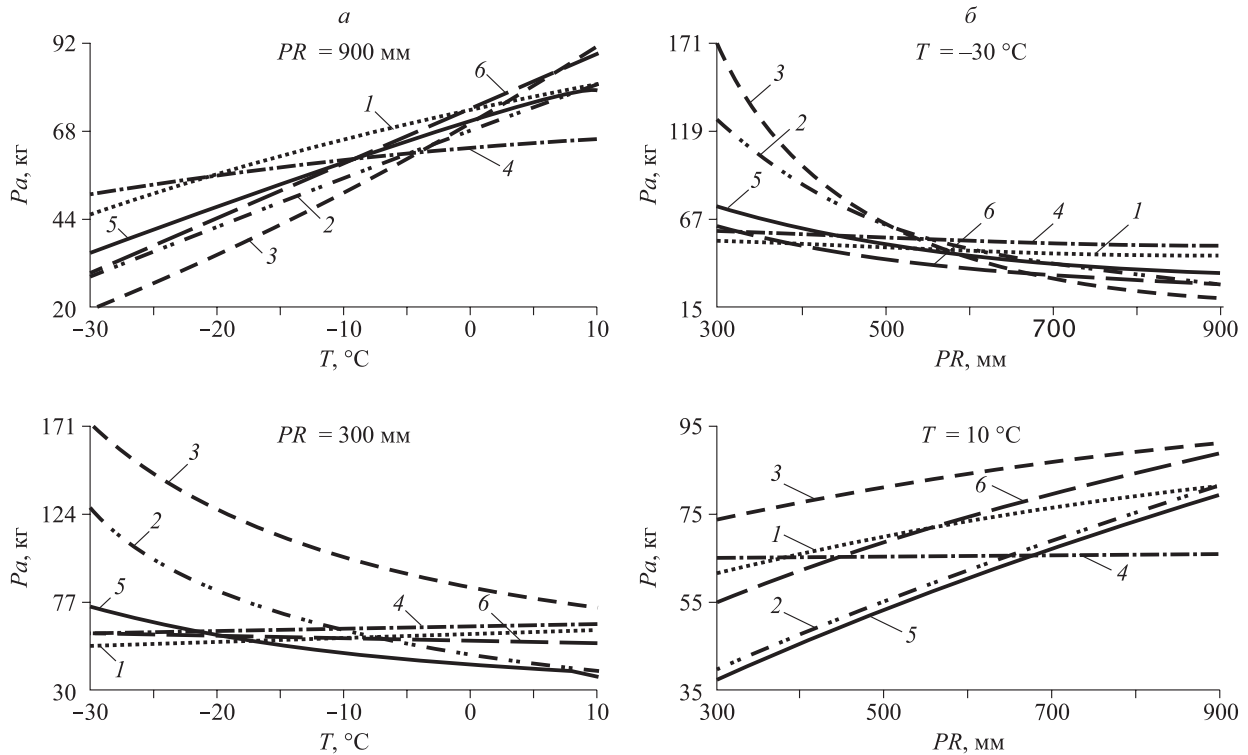


Рис. 4. Расчетные значения надземной фитомассы деревьев в связи с повышением зимней температуры при обильных осадках $PR = 900$ мм и при недостаточных $PR = 300$ мм (а), а также среднегодовых осадков при средней январской температуре -30 и 10 °С (б).
 1 – сосна; 2 – ель; 3 – пихта; 4 – лиственница; 5 – береза; 6 – осина.

Таким образом, закономерности изменения фитомассы разных древесных родов при сдвигах температур и осадков несколько различаются. Причина может состоять в их биологических особенностях, а также в неравномерной представленности эмпирическим материалом разных климатических областей, когда в некоторых областях сосредоточено большинство пробных площадей, а некоторые представлены лишь единичными измерениями. По мере дополнения исходной базы данных полученные закономерности будут уточняться.

Достоверность результатов моделирования должна быть подтверждена статистикой соответствия (тесты на коллинеарность, диагностика остатков и т. п.), обязательной для моделей множественной регрессии.

Это особенно важно, когда используются комбинированные переменные (синергизмы), характеризующие совместное действие факторов, такие как $(\ln D) \cdot (\ln H)$ и $[\ln (T + 50)] \cdot (\ln PR)$.

Считаем возможным избежать такой процедуры, имея в виду наличие иных, более значимых неопределенностей, связанных как с разнообразием методов получения исходных данных о фитомассе деревьев, так и с их неравномерным представлением в разных климатических

регионах, а также с неточной привязкой пробных участков к климатическим картам вследствие интерполяционной процедуры, с низким разрешением используемых климатических карт, с несоответствием между временем получения данных о фитомассе и временем составления климатических карт и т. д. В общем случае, требуемую корректность модели необходимо соотносить с возможностью реализовать эту корректность на практике, так как бессмысленно доводить модель до точности 5 %, если исходные данные могут быть получены с ошибкой не ниже 10 % (Мак-Лоун, 1979). Можно считать, что наш анализ исходных данных выполнен в первом приближении, и его результаты являются предварительными.

Установленные закономерности изменения фитомассы деревьев при предполагаемых климатических сдвигах (см. рис. 3–6) являются гипотетическими. Они отражают долгосрочные адаптивные реакции лесных деревьев и насаждений на региональные климатические условия и не учитывают быстрые тенденции текущих изменений окружающей среды, которые накладывают серьезные ограничения на способность лесов адаптироваться к новым климатическим условиям.

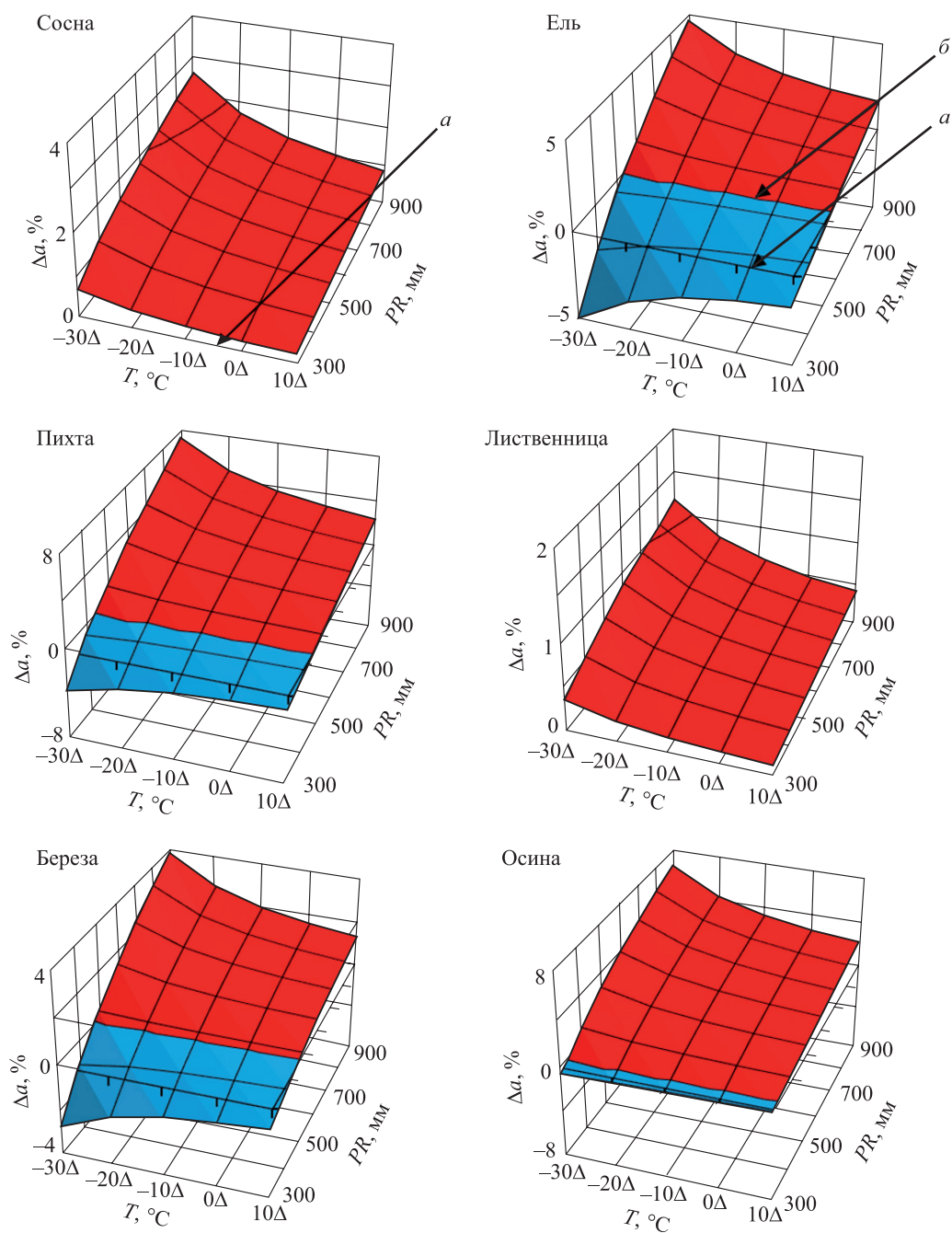


Рис. 5. Фитомасса деревьев при повышении температуры на 1°C вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков. *a* – плоскость, соответствующая нулевому изменению фитомассы; *б* – линия разграничения положительных и отрицательных изменений фитомассы.

Мы использовали существующие изменения фитомассы деревьев в территориальных климатических градиентах для прогнозирования возможных ее изменений в предполагаемых темпоральных градиентах температур и осадков. Однако фундаментальное предположение о том, что пространственные отношения между климатом и фитомассой могут быть использованы для прогнозирования темпоральных траекторий биопродуктивности в условиях меняющегося

климата, остается в значительной степени непроверенным (Veloz et al., 2012). Успех применения теории пространственно-временного замещения в экологии растений зависит от того, насколько экологические условия, определяющие свойства растений в территориальных градиентах, соответствуют будущим экологическим условиям, определяющим свойства растений в темпоральном градиенте (Bjorkman et al., 2018; Bergstrom et al., 2021). Тем не менее, когда

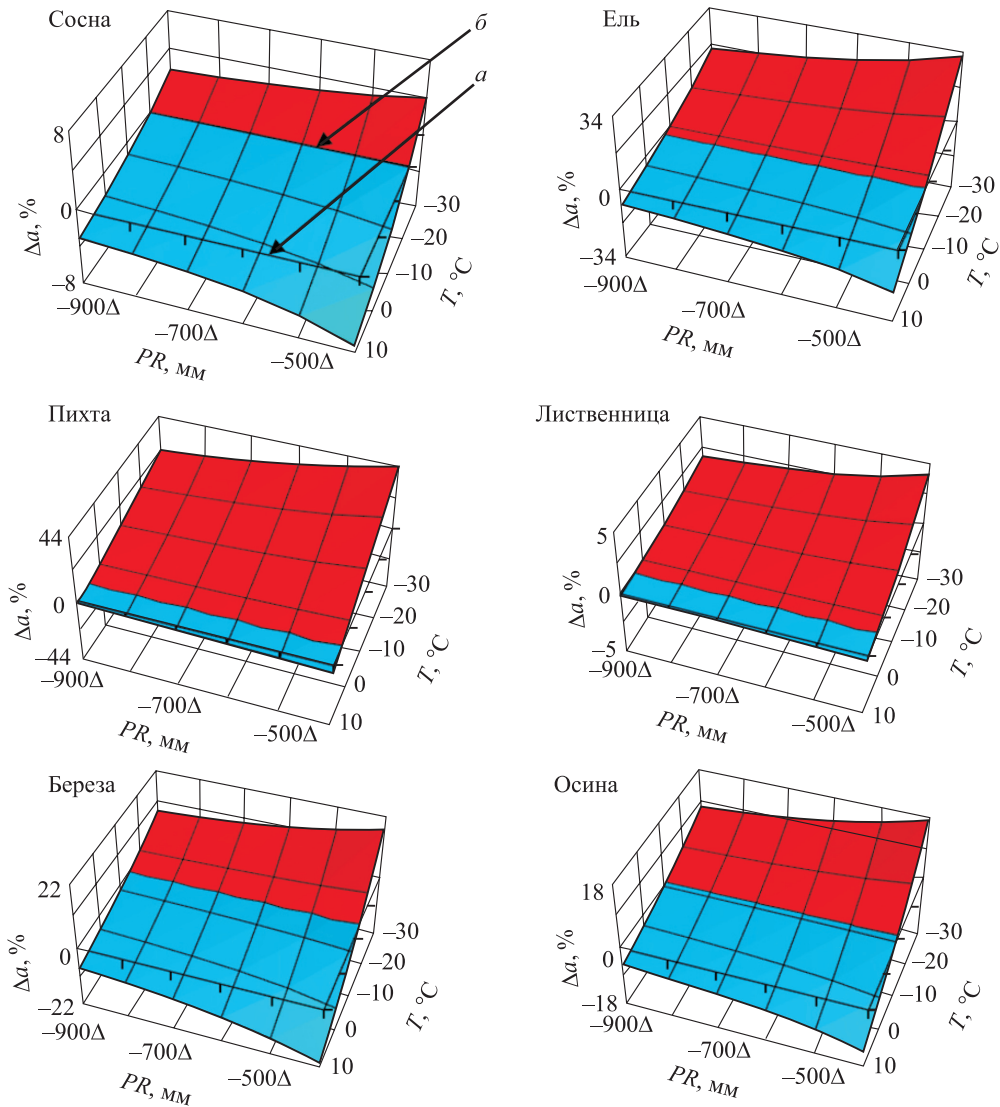


Рис. 6. Фитомасса деревьев при снижении уровня осадков на 100 мм вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков. *a* – плоскость, соответствующая нулевому изменению фитомассы; *b* – линия разграничения положительных и отрицательных изменений фитомассы.

нет иной возможности исследовать экосистемные процессы в перспективе, метод пространственно-временного замещения представляет пока вполне приемлемую альтернативу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на трансконтинентальном уровне установлено действие закона лимитирующего фактора при моделировании изменений фитомассы деревьев лесообразующих видов (родов) Евразии в связи с территориально обусловленными показателями температур и осадков.

Построенные на эмпирическом материале климатически обусловленные модели фитомассы деревьев, чувствительные к террито-

риальным градиентам температур и осадков, применены при прогнозировании изменений фитомассы деревьев во времени на основе принципа пространственно-временного замещения. Установлено, что действие закона лимитирующего фактора проявляется не только в территориальных, но и в предполагаемых темпоральных градиентах температур и осадков.

Получены закономерности евразийского масштаба: в достаточно влагообеспеченных климатических поясах повышение температуры на 1 °C при неизменном количестве осадков вызывает увеличение надземной фитомассы на 1–8 %, а во влагодефицитных поясах – ее снижение до 4 % в зависимости от рода деревьев; в теплых климатических поясах сокращение уровня

осадков на 100 мм при неизменной средней температуре января вызывает снижение надземной фитомассы на 2–30 %, а в холодных климатических поясах – ее увеличение на 4–40 % в зависимости от рода деревьев.

Работа выполнена согласно государственному заданию Ботанического сада УрО РАН и в рамках государственного задания FEUZ-2021-0014.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES)

- Алисов Б. П., Полтараус Б. В. Климатология. М.: МГУ, 1974. 300 с. [Alisov B. P., Poltaraus B. V. Klimatologiya (Climatology). Moscow: MGU (Moscow St. Univ. Publ.), 1974. 300 p. (in Russian)].
- Анучин Н. П. Лесная таксация. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. 532 с. [Anuchin N. P. Lesnaya taksatsiya (Forest inventory). Moscow-Leningrad: Goslesbumizdat, 1952. 532 p. (in Russian)].
- Борисов А. А. Климаты СССР. М.: Просвещение, 1967. 296 с. [Borisov A. A. Klimaty SSSR (Climates of the USSR). Moscow: Prosveshchenie, 1967. 296 p. (in Russian)].
- Глебов Ф. З., Литвиненко В. И. Динамика ширины годичных колец в связи с метеорологическими показателями в различных типах болотных лесов // Лесоведение. 1976. № 4. С. 56–62 [Glebov F. Z., Litvinenko V. I. Dinamika shiriny godichnykh kolets v svyazi s meteorologicheskimi pokazatelyami v razlichnykh tipakh bolotnykh lesov (The dynamics of tree ring width in relation to meteorological indices in different types of wetland forests) // Lesovedenie (For. Sci.). 1976. N. 4. P. 56–62 (in Russian with English abstract)].
- Григорьев А. А., Бudyko М. И. О периодическом законе географической зональности // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110. № 1. С. 129–132 [Grigor'ev A. A., Budyko M. I. O periodicheskom zakone geograficheskoy zonal'nosti (On the periodic law of geographical zoning) // Dokl. AN SSSR (Proc. USSR Acad. Sci.). 1956. V. 110. N. 1. P. 129–132 (in Russian with English abstract)].
- Докучаев В. В. Учение о зонах природы. М.: Географгиз, 1948. 63 с. [Dokuchaev V. V. Uchenie o zonakh prirody (The doctrine of the zones of nature). Moscow: Geografgiz, 1948. 63 p. (in Russian)].
- Комаров В. Л. Меридиональная зональность организмов // Дневник I Всероссийского съезда русских ботаников в Петрограде. Вып. 3. Петроград, 1921. С. 27–28 [Kotarov V. L. Meridionalnaya zonalnost organizmov (Meridional zonality of organisms) // Dnevnik I Vserossiyskogo s'ezda russkikh botanikov v Petrograde (Diary of the 1st All-Rus. Congress of Rus. botanists in Petrograd). Iss. 3. Petrograd, 1921. P. 27–28 (in Russian)].
- Корзухин М. Д., Семевский Ф. Н. Синэкология леса. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 192 с. [Korzukhin M. D., Semevskiy F. N. Sinekologiya Lesa (Synecology of the forest). St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1992. 192 p. (in Russian)].
- Лит Х. Моделирование первичной продуктивности земного шара // Экология. 1974. № 2. С. 13–23 [Lieth Kh. Modelirovanie pervichnoy produktivnosti zemnogo shara (Modeling the primary productivity of the Globe) // Ekologiya (Ecology). 1974. N. 2. P. 13–23 (in Russian with English abstract)].
- Мак-Лоун Р. Р. Математическое моделирование – искусство применения математики // Математическое моделирование. М.: Мир, 1979. С. 9–20 [McLone R. R. Matematicheskoe modelirovanie – iskusstvo primeneniya matematiki (Mathematical modeling – the art of applying mathematics) // Matematicheskoe modelirovanie (Mathematical modeling). Moscow: Mir, 1979. P. 9–20 (in Russian)].
- Молчанов А. А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М.: Наука, 1971. 275 с. [Molchanov A. A. Produktivnost organicheskoy massy v lesakh razlichnykh zon (Productivity of organic mass in forests of different zones). Moscow: Nauka (Science), 1971. 275 p. (in Russian)].
- Молчанов А. А. Дендроклиматические основы прогнозов погоды. М.: Наука, 1976. 168 с. [Molchanov A. A. Dendroklimateicheskie osnovy prognozov pogody (Dendroclimatic bases of weather forecasts). Moscow: Nauka (Science), 1976. 168 p. (in Russian)].
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с. [Odum E. Osnovy ekologii (Bases of ecology). Moscow: Mir, 1975. 740 p. (in Russian)].
- Оленин С. М. Динамика радиального прироста древостоев сосновых фитоценозов среднетаежной подзоны Предуралья: дис... канд. биол. наук: 03.00.16. Свердловск, 1982. 18 с. [Olenin S. M. Dinamika radialnogo prirosta drevostoev sosnovykh fitotsenozov srednetaezhnoy podzony Preduraliya: dis. ... kand. biol. nauk (Dynamics of radial growth of stands of pine phytocenoses in the middle taiga subzone of the Pre-Urals: cand. biol. sci. (PhD) thesis. Sverdlovsk, 1982. 18 p. (in Russian)].
- Риклефс Р. Е. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с. [Ricklefs R. E. Osnovy obshchey ekologii (Bases of general ecology). Moscow: Mir, 1979. 424 p. (in Russian)].
- Розенберг Г. С., Рянский Ф. Н., Лазарева Н. В., Саксонов С. В., Симонов Ю. В., Хасаев Г. Р. Общая и прикладная экология: учеб. пособие. Самара; Тольятти: Изд-во Самарского гос. экон. ун-та, 2016. 452 с. [Rosenberg G. S., Ryansky F. N., Lazareva N. V., Saksonov S. V., Simonov Yu. V., Khasaev G. R. Obshchaya i prikladnaya ekologiya: ucheb. posobie (General and applied ecology: tutorial). Samara; Togliatti: Izd-vo Samarskogo gos. ekon. un-ta (Samara St. Econ. Univ. Publ.), 2016. 452 p. (in Russian)].
- Рухович Д. И., Панкова Е. И., Калинина Н. В., Черноусенко Г. И. Количественный расчет параметров выделения зон и фаций ареалов распространения каштановых почв России на основе климато-почвенно-гранулометрического показателя // Почвоведение. 2019. № 3. С. 304–316 [Rukhovich D. I., Pankova E. I., Kalinina N. V., Chernousenko G. I. Kolichestvenny raschet parametrov vydeleniya zon i faciyy arealov rasprostraneniya kashtanovykh pochv Rossii na osnove klimato-pochvenno-granulometricheskogo pokazatelya (Quantification of the parameters of zones and facies of chestnut soils in Russia on the basis of the climatic-soil-

- textural index) // Pochvovedenie (Soil. Sci.). 2019. N. 3. P. 304–316 (in Russian with English abstract)].
- Смолоногов Е. П. Лесообразовательный процесс и генетическая классификация типов леса // Леса Урала и хозяйство в них. 1995. Вып. 18. С. 43–58 [Smolonogov E. P. Lesoobrazovatelny protsess i geneticheskaya klassifikatsiya tipov lesa (Forest formation process and genetic classification of forest types) // Lеса Urala i khozyaystvo v nikh (Forests of the Urals and their management). 1995. Iss. 18. P. 43–58 (in Russian with English abstract)].
- Усольцев В. А. Вес кроны березы и осины в насаждениях Северного Казахстана // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1972. № 4. С. 77–80 [Usoltsev V. A. Ves krony berezy i osiny v nasazhdeniykh Severnogo Kazakhstana (Birch and aspen crown biomass in forests of Northern Kazakhstan // Vestn. s.-kh. nauki Kazakhstana (Bull. Agr. Sci. Kazakhstan). 1972. N. 4. P. 77–80 (in Russian)].
- Усольцев В. А. Рост и структура фитомассы древостоев. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 253 с. [Usoltsev V. A. Rost i struktura fitomassy drevostoev (Growth and structure of forest stand biomass). Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie (Sci., Sib. Br.), 1988. 253 p. (in Russian)].
- Усольцев В. А. Фитомасса модельных деревьев лесообразующих пород Евразии: база данных, климатически обусловленная география, таксационные нормативы. Екатеринбург: Урал. гос. лесотех. ун-т, 2016. 336 с. [Usoltsev V. A. Fitomassa modelnykh derev'ev lesoobrazuyushchikh porod Evrasii: Baza dannykh, klimaticheski обусловленная география, taksatsionnye normativy. Yekaterinburg: Ural. gos. lesotekh. un-t (Ural St. For. Engineer. Univ.), 2016. 336 p. (in Russian)].
- Усольцев В. А., Колчин К. В., Воронов М. П. Фиктивные переменные и смещения всеобщих аллометрических моделей при локальной оценке фитомассы деревьев (на примере *Picea* L.) // Эко-потенциал. 2017а. № 1 (17). С. 22–39 [Usoltsev V. A., Kolchin K. V., Voronov M. P. Fiktivnye peremennye i smeshcheniya vseobshchikh allometricheskikh modeley pri lokalnoy otsenke fitomassy derev'ev (na primere *Picea* L.) (Dummy variables and biases of allometric models when local estimating trees biomass (on an example of *Picea* L.) // Eko-Potential. 2017а. N. 1 (17). P. 22–39 (in Russian with English abstract)].
- Усольцев В. А., Колчин К. В., Маленко А. А. Смещения всеобщих аллометрических моделей при локальной оценке фитомассы деревьев лиственницы // Вестн. Алтай. гос. агр. ун-та. 2017б. № 4 (150). С. 85–90 [Usoltsev V. A., Kolchin K. V., Malenko A. A. Smeshcheniya vseobshchikh allometricheskikh modeley pri lokalnoy otsenke fitomassy derev'ev listvennitsy (Sign change in generic allometric models in local estimation of larch biomass) // Vestn. Altai. gos. agr. un-ta (Bul. Altai St. Agr. Univ.). 2017b. N. 4 (150). P. 85–90 (in Russian with English abstract)].
- Усольцев В. А., Колчин К. В., Норицина Ю. В., Азарёнок М. В., Богословская О. А. Смещения всеобщих видоспецифичных аллометрических моделей при локальной оценке биомассы деревьев сосны, кедра и пихты // Эко-потенциал. 2017в. № 2 (18). С. 47–58 [Usoltsev V. A., Kolchin K. V., Noritsina Yu. V., Azarenok M. V., Bogoslovskaya O. A. Smeshcheniya vseobshchikh allometricheskikh modeley pri lokal'noy otsenke fitomassy dereviev sosny, kedra i pikhty (Biases of generic species-specific allometric models when local estimating tree biomass of firs and 2- or 5-needled pines (*Abies* Mill., *Pinus sylvestris* L., *Pinus sibirica* Du Tour) // Eko-Potential. 2017v. N. 2 (18). P. 47–58 (in Russian with English abstract)].
- Усольцев В. А., Цепордей И. С. Климатические градиенты фитомассы насаждений *Quercus* spp. на территории Евразии // Сиб. лесн. журн. 2020. № 6. С. 16–29 [Usoltsev V. A., Tsepordey I. S. Klimaticheskie gradienty biomassy nasazhdeniy *Quercus* spp. na territorii Evrazii (Climate gradients of *Quercus* spp. forest biomass in Eurasia) // Sib. lesn. zhurn. (Sib. J. For. Sci.). 2020. N. 6. P. 16–29 (in Russian with English abstract)].
- Усольцев В. А., Цепордей И. С. Прогнозирование биомассы стволов сосновых деревьев естественных древостоев и лесных культур в связи с изменением климата // Сиб. лесн. журн. 2021. № 2. С. 72–81 [Usoltsev V. A., Tsepordey I. S. Prognozirovaniye biomassy stvolov sosnovykh dereviev estestvennykh drevostoev i lesnykh kul'tur v svyazi s izmeneniem klimata (Predicting stem biomass of pine trees in natural and planted forests due to climate change) // Sib. lesn. zhurn. (Sib. J. For. Sci.). 2021. N. 2. P. 72–81 (in Russian with English abstract)].
- Уткин А. И. Две объемные книги о фитомассе лесов Северной Евразии // Лесоведение. 2004. № 1. С. 68–70 [Utkin A. I. Dve ob'emnye knigi o fitomasse lesov Severnoy Evrazii (Two gross books on biomass of Northern Eurasian forests) // Lesovedenie (For. Sci.). 2004. N. 1. P. 68–70. (in Russian with English abstract)].
- Фонти М. В. Климатический сигнал в параметрах годичных колец (плотности древесины, анатомической структуре и изотопном составе) хвойных и лиственных видов деревьев в различных природно-климатических зонах Евразии: дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08. Красноярск: СФУ, 2020. 45 с. [Fonti M. V. Klimaticheskiy signal v parametrah godichnykh kolets (plotnosti drevesiny, anatomicheskoy structure i izotopnom sostave) khvoynykh i listvennykh vidov derev'ev v razlichnykh prirodno-klimaticheskikh zonakh Evrazii (Climatic signal in the parameters of annual rings (wood density, anatomical structure and isotopic composition) of coniferous and deciduous tree species in various natural and climatic zones of Eurasia): DSc biol. thesis: Ecology. Krasnoyarsk: SFU (Sib. Fed. Univ.), 2020. 45 p. (in Russian)].
- Alcamo J., Moreno J. M., Nováky B., Bindi M., Corobov R., Devoy R. J., Giannakopoulos C., Martin E., Olesen J. E., Shvidenko A. Z. Europe. Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability // Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / M. L. Parry, O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. van der Linden, C. E. Hanson (Eds.). Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2007. P. 541–580.
- Ali A., Lin S. L., He J. K., Kong F. M., Yu J. H., Jiang H. S. Climate and soils determine aboveground biomass indirectly via species diversity and stand structural complexity in tropical forests // For. Ecol. Manag. 2019. V. 432. P. 823–831.

- Ali A., Sanaei A., Li M. S., Nalivan O. A., Ahmadaali K., Pour M. J., Valipour A., Karami J., Aminpour M., Kaboli H., Askari Y. Impacts of climatic and edaphic factors on the diversity, structure and biomass of species-poor and structurally-complex forests // *Sci. Total Environ.* 2020. V. 706. Article number: 135719.
- Anderson-Teixeira K. J., Allen A. P., Gillooly J., Brown J. Temperature-dependence of biomass accumulation rates during secondary succession // *Ecol. Lett.* 2006. V. 9. Iss. 6. P. 673–682.
- Aubin I., Boisvert-Marsh L., Kebli H., McKenney D., Pedlar J., Lawrence K., Hogg E. H., Boulanger Y., Gauthier S., Ste-Marie C. Tree vulnerability to climate change: improving exposure-based assessments using traits as indicators of sensitivity // *Ecosphere.* 2018. V. 9. N. 2. Article number: e02108.
- Baskerville G. L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // *Can. J. For. Res.* 1972. V. 2. Iss. 1. P. 49–53.
- Belote R. T., Carroll C., Martinuzzi S., Michalak J., Williams J. W., Williamson M. A., Aplet G. H. Assessing agreement among alternative climate change projections to inform conservation recommendations in the contiguous United States // *Sci. Rep.* 2018. V. 8. N. 1. P. 1–13.
- Bergstrom D. M., Wienecke B. C., Hoff J. van den, Hughes L., Lindenmayer D. B., Ainsworth T. D., Baker C. M., Bland L., Bowman D. M., Brooks S. T., Canadell J. G., Constable A. J., Dafforn K. A., Depledge M. H., Dickson C. R., Duke N. C., Helmstedt K. J., Holz A., Johnson C. R., McGeoch M. A., Melbourne-Thomas J., Morgain R., Nicholson E., Prober S. M., Raymond B., Ritchie E. G., Robinson S. A., Ruthrof K. X., Setterfield S. A., Sgrò C. M., Stark J. S., Travers T., Trebilco R., Ward D. F., Wardle G. M., Williams K. J., Zylstra P. J., Shaw J. D. Combating ecosystem collapse from the tropics to the Antarctic // *Glob. Change Biol.* 2021. V. 27. N. 2. P. 1–12.
- Berner L. T., Beck P. S. A., Bunn A. G., Goetz S. J. Plant response to climate change along the forest-tundra ecotone in northeastern Siberia // *Glob. Change Biol.* 2013. V. 19. N. 11. P. 3449–3462.
- Bjorkman A. D., Myers-Smith I. H., Elmendorf S. C., Normand S., Rüger N., Beck P. S. A., Blach-Overgaard A., Blok D., Cornelissen J. H., Forbes B. C., Georges D., Goetz S. J., Guay K. C., Henry G. H., RisLambers J. H., Hollister R. D., Karger D. N., Kattge J., Manning P., Prevéy J. S., Rixen C., Schaepman-Strub G., Thomas H. J., Vellend M., Wilmking M., Wipf S., Carbognani M., Hermanutz L., Lévesque E., Molau U., Petraglia A., Soudzilovskaia N. A., Spasojevic M. J., Tomaselli M., Vowles T., Alatalo J. M., Alexander H. D., Anadon-Rosell A., Angers-Blondin S., te Beest M., Berner L., Björk R. G., Buchwal A., Buras A., Christie K., Cooper E. J., Dullinger S., Elberling B., Eskelinen A., Frei E. R., Grau O., Grogan P., Hallinger M., Harper K. A., Heijmans M. M., Hudson J., Hüßler K., Iurrate-Garcia M., Iversen C. M., Jaroszynska F., Johnstone J. F., Jørgensen R. H., Kaarlejärvi E., Klady R., Kuleza S., Kulonen A., Lamarque L. J., Lantz T., Little C. J., Speed J. D., Michelsen A., Milbau A., Nabe-Nielsen J., Nielsen S. S., Ninot J. M., Oberbauer S. F., Olofsson J., Onipchenko V. G., Rumpf S. B., Semenchuk P., Shetti R., Collier L. S., Street L. E., Suding K. N., Tape K. D., Trant A., Treier U. A., Tremblay J.-P., Tremblay M., Venn S., Weijers S., Zamin T., Boulanger-Lapointe N., Gould W. A., Hik D. S., Hofgaard A., Jónsdóttir I. S., Jorgenson J., Klein J., Magnusson B., Tweedie C., Wookey P. A., Bahn M., Blonder B., Bodegom van P. M., Bond-Lamberty B., Campetella G., Cerabolini B. E. L., Chapin III F. S., Cornwell W. K., Craine J., Dainese M., de Vries F. T., Diaz S., Enquist B. J., Green W., Milla R., Niinemets Ü., Onoda Y., Ordoñez J. C., Ozinga W. A., Penuelas J., Poorter H., Poschlod P., Reich P. B., Sandel B., Schamp B., Sheremetev S., Weiher E. Plant functional trait change across a warming tundra biome // *Nature.* 2018. V. 562. P. 57–80.
- Blois J. L., Williams J. W., Fitzpatrick M. C., Jackson S. T., Ferrier S. Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity // *PNAS.* 2013. V. 110. Iss. 23. P. 9374–9379.
- Callaway R. M., Delucia E. H., Schlesinger W. H. Biomass allocation of montane and desert ponderosa pine: an analog for response to climate change // *Ecology.* 1994. V. 75. N. 5. P. 1474–1481.
- Costa A., Salvidio S., Penner J., Basile M. Time for space substitution in N-mixture models for estimating population trends: a simulation-based evaluation // *Sci. Rep.* 2021. V. 11. N. 1. Article number: 4581.
- Currie D. J. Projected effects of climate change on patterns of vertebrate and tree species richness in the conterminous United States // *Ecosystems.* 2001. V. 4. N. 3. P. 216–225.
- DeLeo V. L., Menge D. N., Hanks E. M., Juenger T. E., Lasky J. R. Effects of two centuries of global environmental variation on phenology and physiology of *Arabidopsis thaliana* // *Glob. Change Biol.* 2020. V. 26. N. 2. P. 523–538.
- DeLucia E. H., Maherali H., Carey E. V. Climate-driven changes in biomass allocation in pines // *Glob. Change Biol.* 2000. V. 6. P. 587–593.
- Denney D. A., Anderson J. T. Natural history collections document biological responses to climate change: A commentary on DeLeo et al., 2020, Effects of two centuries of global environmental variation on phenology and physiology of *Arabidopsis thaliana* // *Glob. Change Biol.* 2020. V. 26. P. 340–342.
- Elith J., Leathwick J. R. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Systemat.* 2009. V. 40. N. 1. P. 677–697.
- Feller M. C. Generalized versus site-specific biomass regression equations for *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* and *Thuja plicata* in Coastal British Columbia // *Biores. Technol.* 1992. V. 39. P. 9–16.
- Ferrier S., Guisan A. Spatial modelling of biodiversity at the community level // *J. Appl. Ecol.* 2006. V. 43. N. 3. P. 393–404.
- Fitzpatrick M. C., Sanders N. J., Ferrier S., Longino J. T., Weiser M. D., Dunn R. R. Forecasting the future of biodiversity: a test of single- and multi-species models for ants in North America // *Ecography.* 2011. V. 34. N. 5. P. 836–847.
- Foden W. B., Young B. E., Akçakaya H. R., Garcia R. A., Hoffmann A. A., Stein B. A., Thomas C. D., Wheatley C. J., Bickford D., Carr J. A., Hole D. G., Martin T. G., Pacifici M., Pearce-Higgins J. W., Platts P. J., Visconti P., Watson J. E. M., Huntley B. Climate change vulnerability assessment of species // *Wiley Interdisciplinary Rev.: Climate Change.* 2019. V. 10. N. 1. Article number: e551.

- Forrester D. I., Tachauer I. H., Annighöfer P., Barbeito I. G., Pretzsch H., Ruiz-Peinado R., Stark H., Vacchiano G., Zlatanov T., Chakraborty T., Saha S., Sileshi G. W. Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate // *For. Ecol. Manag.* 2017. V. 396. P. 160–175.
- Fu L. Y., Lei X. D., Hu Z. D., Zeng W. S., Tang S. Z., Marshall P., Cao L., Song X. Y., Yu L., Liang J. J. Integrating regional climate change into allometric equations for estimating tree aboveground biomass of Masson pine in China // *Ann. For. Sci.* 2017a. V. 74. Article number: 42.
- Fu L., Sun W., Wang G. A climate-sensitive aboveground biomass model for three larch species in northeastern and northern China // *Trees.* 2017b. V. 31. P. 557–573.
- Gao Z. G., Wang Q. Y., Hu Z. D., Luo P., Duan G. S., Sharma R. P., Ye Q. L., Gao W. Q., Song X. Y., Fu L. Y. Comparing independent climate-sensitive models of aboveground biomass and diameter growth with their compatible simultaneous model system for three larch species in China // *Int. J. Biomath.* 2019. V. 12. N. 7. Article number: 1950053.
- Ghosh S., Wildi O. Statistical analysis of landscape data: Space-for-time, probability surfaces and discovering species // *A changing world: Challenges for landscape research / F. Kienast, O. Wildi, S. Ghosh (Eds.). Landscape Ser. V. 8. Dordrecht: Springer, 2007. P. 209–221.*
- Givnish T. J. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox // *Silva Fenn.* 2002. V. 36. N. 3. P. 703–743.
- Guisan A., Thuiller W. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models // *Ecol. Lett.* 2005. V. 8. N. 9. P. 993–1009.
- He X., Lei X.-D., Dong Li-Hu. How large is the difference in large-scale forest biomass estimations based on new climate-modified stand biomass models? // *Ecol. Indic.* 2021. V. 126. Article number: 107569.
- Hirata R., Saigusa N., Yamamoto S., Ohtani Y., Ide R., Asanuma J., Gamo M., Hirano T., Kondo H., Kosugi Y., Li S.-G., Nakai Y., Takagi K., Tani M., Wang H. Spatial distribution of carbon balance in forest ecosystems across East Asia // *Agr. For. Meteorol.* 2008. V. 148. P. 761–775.
- Horrocks C. A., Newsham K. K., Cox F., Garnett M. H., Robinson C. H., Dungait J. A. Predicting climate change impacts on maritime Antarctic soils: a space-for-time substitution study // *Soil Biol. Biochem.* 2020. V. 141. Article number: 107682.
- Huang X., Tang G., Zhu T., Ding H., Na J. Space-for-time substitution in geomorphology: A critical review and conceptual framework // *J. Geogr. Sci.* 2019. V. 29. N. 10. P. 1670–1680.
- Huston M. A., Wolverton S. The global distribution of net primary production: resolving the paradox // *Ecol. Monogr.* 2009. V. 79. N. 3. P. 343–377.
- Johnston C., Buongiorno J., Nepal P., Prestemon J. From source to sink: past changes and model projections of carbon sequestration in the global forest sector // *J. For. Econ.* 2019. V. 34. N. 1–2. P. 47–72.
- Liebig J. Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie. Braunschweig: Verlag Vieweg, 1840. 352 p. In: Deutsches Textarchiv, abgerufen am 26.11.2019.
- Lieth H. Modeling the primary productivity of the world // *Int. Sect. Ecol. Bull.* 1974. V. 4. P. 11–20.
- Luo Y. J., Wang X. K., Zhang X. Q., Ren Y., Poorter H. Variation in biomass expansion factors for China's forests in relation to forest type, climate, and stand development // *Ann. For. Sci.* 2013. V. 70. N. 6. P. 589–599.
- Ma Z. H., Peng C. H., Zhu Q., Chen H., Yu G. R., Li W. Z., Zhou X. L., Wang W. F., Zhang W. H. Regional drought-induced reduction in the biomass carbon sink of Canada's boreal forests // *PNAS.* 2012. V. 109. N. 7. P. 2423–2427.
- Marcolla B., Migliavacca M., Rödenbeck C., Cescatti A. Patterns and trends of the dominant environmental controls of net biome productivity // *Biogeosciences.* 2020. V. 17. N. 8. P. 2365–2379.
- McKenney D. W., Pedlar J. H., Rood R. B., Price D. Revisiting projected shifts in the climate envelopes of North American trees using updated general circulation models // *Glob. Change Biol.* 2011. V. 17. N. 8. P. 2720–2730.
- Miyaniishi K., Johnson E. A. Coastal dune succession and the reality of dune processes // *Plant Disturbance Ecol.: The Process and the Response / E. A. Johnson, and K. Miyaniishi (Eds.). San Diego, CA: Acad. Press, 2007. P. 249–282.*
- Mugasha W. A., Eid T., Bollandsås O. M., Malimbwi R. E., Chamshama S. A., Zahabu E., Katani J. Z. Allometric models for prediction of aboveground biomass of single trees in miombo woodlands in Tanzania // *Proc. First Climate Change Impacts, Mitigation and Adaptation Programme Sci. Conf., 2012. P. 8–17.*
- Pastor J., Aber J. D., Melillo J. M. Biomass prediction using generalized allometric regressions for some Northeast tree species // *For. Ecol. Manag.* 1984. V. 7. P. 265–274.
- Qiu Q., Yun Q., Zuo Sh., Yan J., Hua L., Ren Y., Tang J., Li Y., Chen Q. Variations in the biomass of *Eucalyptus* plantations at a regional scale in Southern China // *J. For. Res.* 2017. V. 29. N. 12. P. 1263–1276.
- Reich P. B., Luo Y. J., Bradford J. B., Poorter H., Perry C. H., Oleksyn J. Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots // *PNAS.* 2014. V. 111. Iss. 38. P. 13721–13726.
- Ricklefs R. E. Community diversity: Relative roles of local and regional processes // *Science.* 1987. V. 235 (4785). P. 167–171.
- Royer-Tardif S., Boisvert-Marsh L., Godbout J., Isabel N., Aubin I. Finding common ground: Toward comparable indicators of adaptive capacity of tree species to a changing climate // *Ecol. Evol.* 2021. V. 11 (19). P. 13081–13100. Preprint.
- Rudgers J. A., Hallmark A., Baker S. R., Baur L., Hall K. M., Litvak M. E., Muldavin E. H., Pockman W. T., Whitney K. D. Sensitivity of dryland plant allometry to climate // *Funct. Ecol.* 2019. V. 33. N. 12. P. 2290–2303.
- Rukhovich D. I., Pankova E. I., Kalinina N. V., Chernousenko G. I. Quantification of the parameters of zones and facies of chestnut soils in Russia on the basis of the climatic-soil-textural index // *Euras. Soil Sci.* 2019. V. 52. N. 3. P. 271–282 (Original Rus. Text © D. I. Rukhovich, E. I. Pankova, N. V. Kalinina, G. I. Chernousenko, 2019, publ. in *Pochvovedenie.* 2019. N. 3. P. 304–316).
- Schaphoff S., Reyer C. P., Schepaschenko D., Gerten D., Shvidenko A. Tamm review: observed and projected climate change impacts on Russia's forests and its carbon balance // *For. Ecol. Manag.* 2016. V. 361. P. 432–444.

- Seidl R., Albrich K., Thom D., Rammer W. Harnessing landscape heterogeneity for managing future disturbance risks in forest ecosystems // *J. Environ. Manag.* 2017. V. 209. P. 46–56.
- Shelford V. E. Animal communities in temperate America as illustrated in the Chicago region: a study in animal ecology. Iss. 5. Part 1. Publ. Geogr. Soc. Chicago Univ. Chicago Press, 1913. 362 p.
- Singh T. Generalizing biomass equations for the boreal forest region of west-central Canada // *For. Ecol. Manag.* 1986. V. 17. P. 97–107.
- Sopp S. B., Valbuena R. The generalized plant allometry that advances metabolic ecology theory // *Res. Square*. 2021. Preprint.
- Spathelf P., Stanturf J., Kleine M., Jandl R., Chiatante D., Bolte A. Adaptive measures: integrating adaptive forest management and forest landscape restoration // *Ann. For. Sci.* 2018. V. 75. N. 2. Article number: 55.
- Stegen J. C., Swenson N. G., Enquist B. J., White E. P., Phillips O. L., Jorgensen P. M., Weiser M. D., Mendoza A. M., Vargas P. N. Variation in above-ground forest biomass across broad climatic gradients // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2011. V. 20. N. 5. P. 744–754.
- Thuiller W., Lavorel S., Araujo M. B., Sykes M. T., Prentice I. C. Climate change threats to plant diversity in Europe // *PNAS*. 2005. V. 102. P. 8245–8250.
- Toromani E., Bojaxhi F. Growth response of silver fir and Bosnian pine from Kosovo // *South-East Europ. For.* 2010. V. 1. N. 1. P. 20–27.
- Usoltsev V. A. Single-tree biomass data for remote sensing and ground measuring of Eurasian forests: digital version. The second edition, enlarged. Yekaterinburg: Ural St. For. Engineer. Univ.; Bot. Garden, Ural Br. Rus. Acad. Sci., 2020. https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/9647/2/Base1_v2_ob.pdf
- Usoltsev V. A., Kolchin K. V., Chasovskikh V. P. Offset modelli allometriche generale ad una stima della biomassa locale di abeti in Eurasia (Biases of generic allometric models when local estimating spruce tree biomass in Eurasia) // *Ital. Sci. Rev.* 2017. Iss. 5–6 (48–49). P. 27–31.
- Usoltsev V. A., Shobairi S. O., Tsepordey I. S., Chasovskikh V. P. On some differences in the response of *Picea* spp. and *Abies* spp. single-tree biomass structure to changes in temperatures and precipitation in Eurasia // *Environ. Ecol.* 2020. V. 38. N. 3. P. 300–315.
- Usoltsev V. A., Zukow W., Osmirko A. A., Tsepordey I. S., Chasovskikh V. P. Additive biomass models for *Larix* spp. single-trees sensitive to temperature and precipitation in Eurasia // *Ecol. Questions*. 2019. V. 30. N. 2. P. 57–67.
- Vasseur F., Exposito-Alonso M., Ayala-Garay O. J., Wang G., Enquist B. J., Vile D., Violle C., Weigel D. Adaptive diversification of growth allometry in the plant *Arabidopsis thaliana* // *PNAS*. 2018. V. 115. N. 13. P. 3416–3421.
- Veloz S., Williams J. W., Blois J. L., He F., Otto-Bliesner B., Liu Z. No-analog climates and shifting realized niches during the late Quaternary: Implications for 21st-century predictions by species distribution models // *Glob. Change Biol.* 2012. V. 18. N. 5. P. 1698–1713.
- Wade A. A., Hand B. K., Kovach R. P., Muhlfeld C. C., Waples R. S., Luikart G. Assessments of species' vulnerability to climate change: From pseudo to science // *Biodivers. Conserv.* 2017. V. 26. Iss. 1. P. 223–229.
- West G. B., Brown J. H., Enquist B. J. A general model for the structure and allometry of plant vascular system // *Nature*. 1999. V. 400. P. 664–667.
- Wilmking M., Juday G. P., Barber V. A., Zald H. S. Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at treeline in Alaska through temperature thresholds // *Glob. Change Biol.* 2004. V. 10. N. 10. P. 1724–1736.
- Wondrade N., Dick O. B., Tveite H. Estimating above ground biomass and carbon stock in the Lake Hawassa Watershed, Ethiopia by integrating remote sensing and allometric equations // *For. Res.* 2015. V. 4. N. 3. Article number: 1000151.
- World Weather Maps, 2007. <https://www.mapsofworld.com/referrals/weather>.
- Wu Z., Dai E. F., Wu Z. F., Lin M. Z. Assessing differences in the response of forest aboveground biomass and composition under climate change in subtropical forest transition zone // *Sci. Total Environ.* 2020. V. 706. Article number: 135746.
- Xiang W., Li L., Ouyang S., Xiao W., Zeng L., Chen L., Lei P., Deng X., Zeng Y., Fang J., Forrester D. I. Effects of stand age on tree biomass partitioning and allometric equations in Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) plantations // *Europ. J. For. Res.* 2021. V. 140. N. 2. P. 317–332.
- Zeng W. S., Duo H. R., Lei X. D., Chen X. Y., Wang X. J., Pu Y., Zou W. T. Individual tree biomass equations and growth models sensitive to climate variables for *Larix* spp. in China // *Europ. J. For. Res.* 2017. V. 136. N. 2. P. 233–249.
- Zhang L., Deng X., Lei X. D., Xiang W., Peng C., Lei P., Yan W. Determining stem biomass of *Pinus massoniana* L. through variations in basic density // *Forestry*. 2012. V. 85. N. 5. P. 601–609.

CLIMATICALLY CAUSED TERRITORIAL CHANGES IN THE PHYTOMASS OF FOREST-FORMING TREE SPECIES OF EURASIA AND THEIR FORECASTING

V. A. Usoltsev^{1,2}, I. S. Tsepordey¹

¹ *Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta str., 202a, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation*

² *Ural State Forest Engineering University
Sibirskiy trakt, 37, Yekaterinburg, 620100 Russian Federation*

E-mail: Usoltsev50@mail.ru; ivan.tsepordey@yandex.ru

Forest ecosystems play an essential role in climate stabilization, and the study of their capabilities in this aspect is of paramount importance. On the other hand, the current climatic shifts cause changes in their biological productivity, which, in turn, affects the biosphere function of forests. The study of the relationship between the biomass of trees and stands and hydrothermal indicators, in particular temperature and precipitation, is carried out mainly at the local or regional levels, often for indicators that are depersonalized by age, morphostructure of the forest, and also without taking into account the species composition. How climate changes affect the biomass of trees in transcontinental gradients is unknown today. The objective of this study was (a) to verify the operation of the law of the limiting factor at the transcontinental level when modeling changes in the biomass of trees of forest-forming species of Eurasia in relation to geographically determined indicators of temperatures and precipitation, and (b) to test the possibility of using the constructed climate-conditioned models of tree biomass in predicting temporal changes in tree biomass based on the principle of space-for-time substitution. As a result of the implementation of the principles of the limiting factor and space-for-time substitution, a common pattern has been established for the main tree species (genera): in sufficiently moisture-rich climatic zones, an increase in temperature by 1 °C with a constant amount of precipitation causes an increase in aboveground biomass, and in non-deficient zones – its decrease; in warm climatic zones, a decrease in precipitation by 100 mm at a constant average temperature in January causes a decrease in aboveground biomass, and in cold climatic zones - its increase.

Keywords: *Pinus L., Picea A. Dietr., Abies Mill., Larix Mill., Betula L., Populus L., tree biomass, database, regression analysis, the principle of space-for-time substitution, average January temperature, average annual precipitation*

How to cite: *Usoltsev V. A., Tsepordey I. S. Climatically caused territorial changes in the phytomass of forest-forming tree species of Eurasia and their forecasting // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2021. N. 6. P. 72–90 (in Russian with English abstract and references).*