

ОТНОШЕНИЕ ПОДЗЕМНОЙ БИОМАССЫ К НАДЗЕМНОЙ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ ЕВРАЗИИ В ГРАДИЕНТАХ ТЕМПЕРАТУР И ОСАДКОВ

В.А. Усольцев^{1, 2*}, И.С. Цепордей¹

¹Ботанический сад Уральского отделения РАН

и ²Уральский государственный лесотехнический университет, Екатеринбург, Россия

Эл. почта: * Usoltsev50@mail.ru

Статья поступила в редакцию 09.07.2022; принята к печати 29.09.2022

Вследствие наблюдаемых климатических сдвигов актуализируется проблема корректных оценок углерод-депонирующей способности лесов и ее возможной динамики. В экологии растений наименее изучены их корневые системы. Целью настоящего исследования было (а) по материалам 1782 пробных площадей установить, проявляется ли действие закона лимитирующего фактора при моделировании отношения подземной биомассы древостоев к надземной (Rt/Pa) пяти лесообразующих видов (родов) на территории Евразии в связи с территориально обусловленными изменениями температур и осадков; (б) показать, в какой степени построенные климатически обусловленные модели Rt/Pa , чувствительные к температуре и осадкам в территориальных градиентах, могут использоваться для прогнозирования изменений Rt/Pa в темпоральных градиентах на основе принципа пространственно-временного замещения и (в) получить средние значения Rt/Pa для лесообразующих видов (родов) Евразии и выполнить их ранжирование. Установлено, что в холодных регионах при повышении уровня осадков Rt/Pa увеличивается, но по мере перехода к теплым регионам происходит замена одного лимитирующего фактора (недостаток тепла) другим (избыток тепла), и закономерность характеризуется противоположным трендом. При повышении температуры во влажных регионах Rt/Pa снижается, но по мере перехода в сухие условия происходит замена одного лимитирующего фактора (избыточное увлажнение) другим (недостаточное увлажнение), и Rt/Pa начинает возрастать. Сопоставление полученных закономерностей с закономерностями, ранее опубликованными для надземной биомассы, показало, что они прямо противоположны, то есть факторы, лимитирующие величину надземной биомассы, стимулируют величину Rt/Pa и наоборот. Предложены расчетные значения Rt/Pa по 24 видам растений Евразии, варьирующие от 0,11 у диптерокарпа в Малайзии до 0,37 у ясеня в Европе.

Ключевые слова: отношение подземной биомассы к надземной, принцип лимитирующего фактора, принцип пространственно-временного замещения, градиенты осадков и зимних температур Евразии.

ROOT TO SHOOT BIOMASS RATIOS OF FOREST-FORMING SPECIES ALONG TEMPERATURE AND PRECIPITATION GRADIENTS IN EURASIA

V.A. Usoltsev^{1, 2}, I.S. Tsepordey¹

¹Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
and ²Ural State Forest Engineering University, Yekaterinburg, Russia

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

Due to the observed climatic shifts, the problem of correct estimates of the carbon sequestration capacity of forests and its possible temporal dynamics is being actualized. In plant ecology, tree root systems are the least studied. The purpose of this study was (a) to investigate, based on measurements carried out at 1782 sample plots, whether the effect of the law of the limiting factor is manifested when modeling the ratio of the belowground to the aboveground live biomass, i.e. the root-to-shoot ratio (R:S) of five forest-forming species in Eurasia as it relates to the geographically determined gradients of temperature and precipitation; (b) to show to what extent the climate-dependent models of R:S dependence on temperature and precipitation may be used to predict changes in R:S in temporal gradients based on the principle of space-for-time substitution and (c) to obtain the mean R:S values for forest-forming tree species (genera) of Eurasia and perform their ranking. It has been established that, in cold regions, R:S increases with increasing precipitation, whereas upon transition to warm regions, one limiting factor (heat deficit) is replaced by another one (heat excess), and R:S dependence on precipitation changes to the opposite trend. In humid regions, R:S decreases with increasing temperature, whereas upon transition to dry conditions, one limiting factor (moisture excess) is replaced by another one (moisture deficit), and R:S begins to increase. The comparison of the above patterns with previously published ones, which relate to the aboveground biomass, suggest that they are directly opposite, i.e., the factors that limit the amount of the aboveground biomass are stimulatory for the R:S ratio, and vice versa. Our estimates of the typical R:S values for 24 Eurasian tree species range from 0.11 for dipterocarpus in Malaysia to 0.37 for ash in Europe.

Keywords: root:shoot biomass ratio, the principle of the limiting factor, the principle of space-for-time substitution, gradients of precipitation and winter temperatures in Eurasia.

Введение

В условиях непрерывно возрастающей биосферной роли лесов требуются адекватные оценки их биомассы, однако наши знания по этой теме на глобальном уровне остаются пока рудиментарными [88]. Причины множественных неопределенностей при оценке биомассы лесных экосистем имеют объективный характер вследствие сложности причинно-следственных связей, лежащих в основе их функционирования. Ситуация усугубляется в силу действия так называемого принципа несовместимости: чем глубже анализируется реальная сложная система, тем неопределеннее наше понимание ее поведения [13, 33]. Поэтому подвергать сомнению укоренившееся в науке отождествление понимания явления с возможностью его количественного описания часто «означает взять диссонирующую ноту» [13. С. 7]. Если такого понимания нет, то возникают ситуации, когда «моделирование обгоняет эксперимент» [14. С. 48].

Вследствие наблюдаемых климатических сдвигов актуализируется проблема точных оценок углероддепонирующей способности лесов и ее возможной темпоральной динамики. В экологии растений наименее изучены их корневые системы [154]. Необходимо отметить важную роль корневых систем в депонировании атмосферного углерода и смягчении последствий потепления климата. Если в отношении надземной биомассы установлен общий тренд ее увеличения вследствие фенологических сдвигов, то в отношении корневых систем попытки выявления аналогичных фенологически обусловленных закономерностей пока не увенчались успехом [101, 103]. Наблюдается диспропорция в степени изученности количественных характеристик листвы и корней древесных растений, хотя корни в не меньшей степени, чем листва, определяют продукционный потенциал растения [108]. Имеются существенные неопределенности при решении названной проблемы, особенно в той ее части, которая касается функциональной экологии подземной части растений (*below-ground functional ecology*). Хотя экология корневых систем имеет давнюю историю, пробелы в понимании связей между их структурой и функциями препятствуют их адекватной количественной оценке [79]. Названные неопределенности проявляются уже на начальном уровне исследований, при определении фактической структуры биомассы корневых систем и особенно – ее годичной продукции (включая биомассу тонких корней с учетом их годичного массооборота) [43, 128], и связаны они с отсутствием единой, достаточно корректной методики их определения. Например, чтобы измерять массу тонких корней, необходимо знать, что такое тонкие корни. Но чтобы знать, что такое тонкие корни, необходимо иметь классификацию корней, которая невозможна без их измерений [46].

Для решения экологических проблем биосферного уровня формируются глобальные базы данных о биомассе и первичной продукции лесных экосистем, в том числе о биомассе корней [68, 85, 102, 123, 137] и их первичной продукции [82]. Известно, что наибольшая доля (около 77%) объясненной изменчивости биомассы корней приходится на морфоструктуру деревьев, то есть на их таксационные показатели [50]. Разрабатываются соответствующие аллометрические модели для оценки биомассы корней [19, 38, 94, 97, 106, 113], при региональном применении которых выявляются существенные смещения, объясняемые географическими (климатическими) особенностями регионов [44, 145, 150]. Формирование и публикация глобальных баз данных о биомассе корней создает предпосылки для вычленения климатической составляющей при объяснении ее изменчивости на глобальном уровне путем введения в модель как таксационных, так и климатических показателей в качестве независимых переменных.

На основе концепции постоянства (возможно, генетически закрепленного в оптимальных условиях роста) корне-лиственных функциональных связей [17, 24] устанавливались видоспецифичные значения отношения подземной биомассы к надземной (Pr/Pa) (в зарубежной литературе это *root:shoot ratio*, или *R:S ratio*) для мягколиственных древесных видов Канады (0,222) [107], для произрастающих в Канаде березы повислой и сосны обыкновенной (соответственно 0,32 и 0,17) [64], для лесного покрова Северной Евразии (0,43) [10], для диптерокарповых древостоев Малайзии (0,18) [113], для лесного покрова на мировом уровне (0,25) [89], а указаниями Межправительственной группы экспертов по изменению климата [90] рекомендовано общее для всех древесных видов значение Pr/Pa , равное 0,235. Однако в результате многочисленных исследований была установлена высокая изменчивость Pr/Pa : от 0,23 до 0,54 в сосновых молодняках Центральной Европы [114], от 0,22 до 0,41 для 13 видов Великобритании [98], от 0,05 до 2,47 для глобального лесного покрова [89], от 0,72 до 0,88 для дуба персидского в Иране [55], от 0,12 до 0,58 у сосны замечательной (*Pinus radiata*) в Новой Зеландии [59], от 0,19 у сосны обыкновенной до 0,31 у лиственницы сибирской на Урале [52], от 0,36 до 0,58 у эвкалипта в Австралии [155] и от 0,09 до 0,67 для хвойных и лиственных видов северо-востока Китая [147].

Знание величины Pr/Pa древостоя важно и в прикладном отношении. Известно, что вследствие высокой трудоемкости биомасса корней определяется очень редко по сравнению с надземной биомассой: например, из 235 определений биомассы сосновых древостоев лишь в 9 были данные о биомассе корней [83]. В таких случаях массу корней можно оценить по величине Pr/Pa .

По мере развертывания исследований по оценке биомассы корней в различных лесорастительных условиях были выявлены закономерности увеличения Pr/Pa :

- по мере возрастания дефицита тепла в широтном и высотном градиентах [4, 27, 102, 124, 130, 146];
- по мере возрастания дефицита почвенной влаги [4, 20, 57, 64, 65, 67, 70, 75, 93, 96, 110, 111, 112, 129, 152, 153, 155];
- по мере роста дефицита почвенной аэрации, например, с переходом от черничного к сфагновому типу леса [1];
- с ростом дефицита элементов питания [4, 15, 30, 67, 133, 141-143, 148];
- обратно пропорционально возрасту древостоя [3, 12, 16, 18, 20, 38, 64, 81].

На основе базы данных о биомассе лесобразующих видов Евразии [41] были установлены статистически значимые закономерности изменения Pr/Pa по зональным поясам и индексу континентальности [42]. Названные закономерности оказались прямо противоположными для хвойных и листопадных видов в трансконтинентальных градиентах зональности и континентальности: у хвойных Pr/Pa снижается по мере приближения к полюсу континентальности и в направлении от субарктического к субэкваториальному зональному поясу, а у лиственных, напротив, возрастает. Причины такого противоречия не были объяснены.

При прогнозировании темпоральных изменений в биоте под влиянием климатических сдвигов применяется метод пространственно-временного замещения [35, 78]. Он основан на использовании современных закономерностей, наблюдаемых в пространственных градиентах, для последующего выявления аналогичных закономерностей в градиентах времени, которые на данный момент не поддаются наблюдению [61]. J.L. Blois и соавт. [61] пишут: «В широком смысле замена пространства на время охватывает анализ, в котором современные пространственные явления используются для понимания и моделирования временных процессов, которые в противном случае не наблюдаемы, в первую очередь прошлых и будущих событий. Во многих областях были разработаны и обсуждены методы, основанные на пространственно-временном замещении, такие как экологические хронологические последовательности для изучения долгосрочного круговорота питательных веществ и сукцессий растений, а также передаточные функции для определения прошлых изменений окружающей среды на основе геологических прокси» (С. 9374).

Обычно при анализе продуктивности дерева или древостоя оценивается влияние одного фактора: или температуры, или осадков [21, 53, 71, 78, 100, 102, 105, 117, 122]. Оценивание Pr/Pa по единственному климатическому фактору приводит к противоречивым ре-

зультатам: одни авторы утверждают, что основным фактором, влияющим на Pr/Pa фитомассы, являются осадки [105], а другие приходят к противоположному выводу, что Pr/Pa определяется только температурой и не связано с засушливостью климата [117].

Наличие евразийской базы данных позволило оценить, как влияют на биомассу деревьев (древостоев) температура и осадки одновременно [47-49, 51, 137, 138]. Путем моделирования надземной биомассы деревьев и древостоев лесобразующих видов (родов) Евразии в трансконтинентальных пространственных градиентах температур и осадков было установлено действие закона лимитирующего фактора Либиха [99]. Согласно закону минимума Либиха, темпы роста организма зависят от фактора, который является минимальным по отношению к его потребностям. Позже этот принцип был интерпретирован как «закон толерантности Шелфорда» или «расширенная концепция лимитирующих факторов» [26, 28, 73, 127, 132, 135]. А.А. Молчанов [26] писал: «При изучении любых специфических биогеоценозов или их частей расширенная концепция лимитирующих факторов зависит от комплекса условий, а именно: любое состояние, приближающееся или превышающее границу стойкости для любого организма и групп, нас интересующих, может считаться лимитирующим фактором» (с. 271). Сегодня это явление получило широкое признание как принцип лимитирующих факторов Либиха-Шелфорда, когда продукция растений ограничивается фактором, который находится в минимуме или избытке по отношению к его потребностям [34].

В результате реализации принципа пространственно-временного замещения полученные модели изменения биомассы в транс-евразийских территориальных градиентах температур и осадков использованы для прогнозирования надземной биомассы в их темпоральных градиентах, где также подтвердилось действие принципа лимитирующего фактора [47-49, 51, 138, 139].

Благодаря оценке биомассы деревьев (древостоев) под влиянием одновременно двух факторов – температур и осадков – была установлена общая закономерность, обусловленная действием двух лимитирующих факторов с их взаимной заменой в территориальных градиентах: в достаточно богатых влагой климатических зонах повышение температуры при постоянном количестве осадков вызывает увеличение надземной биомассы, а в зонах с дефицитом влаги – ее уменьшение; в теплых климатических зонах уменьшение осадков при постоянной средней температуре января вызывает уменьшение надземной биомассы, а в холодных климатических зонах – ее увеличение. Это означает, что в теплых регионах биомасса лимитируется недостатком влаги, а по мере перехода в холодные регионы происходит смена лимитирующего фак-

тора, и биомасса лимитируется избытком осадков; во влагообеспеченных регионах биомасса лимитируется недостатком тепла, а по мере перехода во влагодефицитные регионы происходит смена лимитирующего фактора, и биомасса ограничивается избытком тепла [48, 49, 51, 138, 139].

Исходя из предположения, что влияние температур и осадков оказывает воздействие не только на наземную биомассу, но и на биомассу корней, мы впервые попытались оценить величину Pr/Pa лесообразующих видов (родов) в транс-евразийских градиентах температур и осадков.

Целью настоящего исследования было:

- установить, проявляется ли действие закона лимитирующего фактора при моделировании изменений Pr/Pa биомассы древостоев лесообразующих видов на территории Евразии в связи с территориально обусловленными изменениями температур и осадков;
- показать, в какой степени построенные климатически обусловленные модели Pr/Pa , чувствительные к температуре и осадкам в территориальных градиентах, могут использоваться для прогнозирования изменений Pr/Pa в темпоральных градиентах на основе принципа пространственно-временного замещения;
- рассчитать средние значения Pr/Pa для лесообразующих видов (родов) Евразии и выполнить их ранжирование.

Материалы и методы исследования

Для решения поставленных задач использовали авторскую базу данных о биомассе лесообразующих видов Евразии [137]. Каждую пробную площадь, на которой проводилась оценка биомассы древостоев, по известным координатам наносили на карты-схемы территориально распределенных климатических показателей: средней январской температуры и среднегодовых осадков [151]. Полученные карты-схемы с нанесенным на них положением пробных площадей были показаны ранее [49] и здесь не приводятся.

В качестве исходной схемы распределения температур (изотерм) на территории Евразии мы выбрали карту средних январских температур, поскольку наиболее выраженные изменения в биоте связаны с зимней, а не с летней и не со среднегодовой температурой [109], и именно зимние температуры более чувствительны к текущим изменениям климата [11, 91, 95]. Соответственно, прогнозы будущего климата указывают на дальнейшее повышение температуры, в первую очередь, в холодное время года [84]. В субарктических и субантарктических регионах потепление происходит быстрее, чем на территории низких широт, вследствие изменений альбедо, вызванных сокращением площадей снежного покрова и морских льдов, а также экологическими сдвигами [63, 115, 116, 120, 127]. Выбор зимней температуры имеет также био-

экологическую предпосылку. Известно, что каждый экологический фактор имеет диапазон оптимального воздействия, в котором он наиболее эффективен и за пределами которого его эффект снижается или даже оказывает подавляющее воздействие [22, 66, 69, 136]. В нашем случае наиболее эффективное влияние на биомассу лесов оказывает зимняя температура, в частности, средняя температура января.

Экологи, занимающиеся извлечением климатического сигнала из хронологий древесных колец, могут спросить, как влияет на биомассу дерева температура января, когда дерево находится в зимней «спячке», и почему не принята температура июня или июля, характерная для периода активного роста? В контексте нашего исследования на подобные вопросы не существует ответа, поскольку они свидетельствуют о подмене понятия, в данном случае – понятия температуры. Мы наносим на упомянутую карту территориально распределенных зимних температур положение пробных площадей с территориально распределенными данными о биомассе древостоев с целью их сопряженного анализа. Нынешнее территориальное (географическое) распределение температур и осадков формировалось в течение тысячелетий, и одновременно в соответствии с ним формировалось территориальное биоразнообразие растительного покрова [104], в том числе разделение того или иного рода на виды [37], и это биоразнообразие определяет структурно-функциональную специфику биомассы растений. Вследствие сферической формы Земли поступающая солнечная радиация уменьшается в направлении от экватора к полюсам. Соответственно, температура любого месяца снижается в том же направлении зимой или летом, или в среднем за год. Поскольку среднеянварские и среднегодовые температуры в какой-то степени коррелированы, названное сопряжение биомассы древостоев может быть выполнено как со среднегодовой, так и со среднеянварской температурой. Нами была выбрана последняя по приведенным выше соображениям.

В соответствии с упомянутым выше принципом лимитирующего фактора, на полярной границе распространения березы в Сибири ограничивающим фактором радиального прироста является температура, но по мере продвижения на юг дефицит тепла снижается, а роль дефицита влаги возрастает, и в подзоне средней тайги происходит смена лимитирующего фактора [53]. Аналогичным образом, в северных регионах Урала радиальный прирост сосны обыкновенной лимитируется температурой июня-июля, а в степной зоне Южного Урала прирост определяется количеством осадков и температурой за весь вегетационный период [21]. Впрочем, есть мнение, альтернативное принципу единственного лимитирующего фактора. Проводя аналогию с распределением ресурсов в эко-

номике, A. Bloom et al. [62] полагают, что растения распределяют имеющиеся для роста ресурсы таким образом, чтобы лимитирующий эффект был примерно одинаковым со стороны всех ресурсов, а не единственного из них.

В двух упомянутых случаях имеются в виду не климатические показатели в виде территориально распределенных температур и осадков, как в нашем исследовании, а метеорологические данные температур и осадков конкретных месяцев. Соответственно, в заявленном нами анализе лимитирующих биомассу факторов фигурируют не метеоданные январской температуры и не среднегодовые метеоданные осадков, а многолетние территориально распределенные температуры и осадки, воздействие которых на биомассу экстраполируется на предполагаемые температурные градиенты температур и осадков посредством пространственно-временного замещения.

Эмпирический материал упомянутых баз данных о биомассе корней был получен представителями разных областей лесных наук с различными целевыми установками, разнообразием применяемых методик, игнорированием связей с эндо- и экзогенными факторами и неравномерной представленностью результатов по регионам, что существенно понижает качественный уровень баз эмпирических данных [4, 23]. Например, доля тонких корней в их массе у дуба варьирует от 1,4 [6] до 39% [7]. В 40-летних древостоях сосны обыкновенной в условиях Ярославской области РФ, Финляндии и в степях Тургайского прогиба доля тонких корней составляет соответственно 15 [54], 32 [87] и 80% [39, 40]. В реальных условиях при определении биомассы корней их тонкая фракция исследователями или игнорируется вследствие трудоемкости ее оценки [31, 72, 80, 92, 97, 119, 149], или учитывается частично [2, 118, 123]. Корни могли также оцениваться путем их раскопки и отмывки у отдельного дерева на глубину их проникновения [19, 39] или оцениваться на единице площади древостоя путем отмывки корней, извлеченных из почвенных блоков, но без учета комля (пня), масса которого достигает 50–55% общей массы корней [5, 8, 9, 29, 32, 36, 86].

В итоге имеем сводку фактических значений общей массы корней, заниженных на неопределенную величину. При самом тщательном извлечении корней без их отмывки в грунте остаются неучтенными от 23 [113] до 35% [80, 97] и даже до 80% [39] общей биомассы корней. С другой стороны, в случае определения биомассы корней в сложных древостоях с развитыми нижними ярусами общая биомасса корней древесного вида может быть завышена за счет массы корней нижних ярусов вследствие трудности или невозможности разделения тонких корней разных ярусов в верхнем, наиболее насыщенном корнями почвенном слое [134]. Названные завышения и занижения формируют методически

обусловленную дисперсию массы корней, которая не может быть объяснена никакими независимыми переменными, вводимыми в уравнение биомассы корней.

Опасность подобных неопределенностей в исходных базах данных очевидна. Рассчитав модель биомассы, которая включает таксационные показатели дерева или древостоя в качестве независимых переменных, мы получаем остаточную дисперсию, которая объясняется как климатическими переменными, так и методически обусловленными и тривиальными расчетными ошибками или иными неопределенностями. Эти ошибки и неопределенности могут исказить вклад климатических переменных в объяснение изменчивости биомассы с точностью «до наоборот». Имеется в виду ситуация, когда преобладающая доля объясненной остаточной дисперсии приходится не на климатические переменные, а на упомянутые неопределенности и ошибки.

В связи с изложенным, эффективность результатов анализа и синтеза существующих баз данных о биомассе корней деревьев и древостоев с целью выявления климатически обусловленных закономерностей может быть существенно ограничена качественным уровнем исходного материала. Возможно поэтому сделанная ранее попытка выявить какие-либо закономерности в изменении Pr/Pa биомассы под влиянием комплекса абиотических и биотических факторов на глобальном уровне не увенчалась успехом [68]. Тем не менее, нами такая попытка предпринята.

На предварительном этапе исследований из нашей базы данных [137] были выбраны 2312 пробных площадей восьми лесообразующих родов в пределах их ареалов. Предполагалось, что Pr/Pa биомассы каждого древесного рода в связи с температурой и осадками будет соответствовать вышеупомянутым многократно установленным закономерностям, а именно, повышению как по мере снижения температур вследствие продвижения в северном направлении, так и по мере ухудшения эдафических условий вследствие сокращения годовых осадков. В результате предварительного регрессионного анализа оказалось, что из 8 родов только 5 показали соответствие предполагаемым закономерностям. Для остальных 3 родов влияние температур и осадков на Pr/Pa оказалось не соответствующим уже известным закономерностям. Причина может быть, скорее всего, одна: остаточная дисперсия Pr/Pa , обусловленная методическими и расчетными ошибками, которая не подлежит какому-либо статистическому объяснению, в данных трех случаях превалирует над дисперсией, обусловленной климатическими сигналами. К сожалению, другой, более совершенной базы данных сегодня мы не имеем.

Характеристика исходных данных Pr/Pa биомассы 5 родов, принятых для дальнейшего анализа, дана в табл. 1.

Характеристика 1782 исходных данных о *Pr/Pa* лесобразующих родов Евразии

| Обозначение статистик ^(а) | Анализируемые показатели ^(б) | | | | | | |
|--|---|----------|----------|----------|--------------|----------|-----------|
| | <i>A</i> | <i>D</i> | <i>N</i> | <i>M</i> | <i>Pr/Pa</i> | <i>T</i> | <i>PR</i> |
| Двухвойные сосны (подрод <i>Pinus</i> L.) | | | | | | | |
| Mean | 59 | – | 3,2 | 194,2 | 0,21 | –9 | 662 |
| Min | 6 | – | 0,11 | 4,9 | 0,07 | – | – |
| Max | 236 | – | 83,0 | 655,0 | 0,61 | – | – |
| <i>SD</i> | 40,0 | – | 7,3 | 127,8 | 0,07 | – | – |
| <i>CV</i> , % | 67,6 | – | 231,3 | 65,8 | 33,1 | – | – |
| <i>n</i> | 1017 | – | 1017 | 1016 | 1017 | – | – |
| Пихта (<i>Abies</i> Mill.) | | | | | | | |
| Mean | 51 | – | 11,9 | 274,3 | 0,22 | 1 | 1133 |
| Min | 4 | – | 0,22 | 12,2 | 0,04 | – | – |
| Max | 283 | – | 1000,0 | 1294,0 | 0,50 | – | – |
| <i>SD</i> | 47,8 | – | 91,6 | 207,1 | 0,06 | – | – |
| <i>CV</i> , % | 94,1 | – | 772,3 | 75,5 | 25,3 | – | – |
| <i>n</i> | 166 | – | 165 | 160 | 166 | – | – |
| Пятихвойные сосны (<i>P. sibirica</i> Du Tour и <i>P. koraiensis</i> S. & Z. – подрод <i>Haploxydon</i> , или <i>Strobus</i>) | | | | | | | |
| Mean | 118 | 22,7 | 1,7 | 249,4 | 0,24 | –19 | 550 |
| Min | 7 | 1,3 | 0,12 | 0,17 | 0,17 | – | – |
| Max | 380 | 58,0 | 36,2 | 820,0 | 0,67 | – | – |
| <i>SD</i> | 80,9 | 13,4 | 4,3 | 211,4 | 0,10 | – | – |
| <i>CV</i> , % | 68,7 | 58,9 | 250,2 | 84,8 | 43,7 | – | – |
| <i>n</i> | 152 | 153 | 153 | 153 | 57 | – | – |
| Береза (<i>Betula</i> L.) | | | | | | | |
| Mean | 46 | – | 2,5 | 170,1 | 0,30 | –10 | 549 |
| Min | 6 | – | 0,16 | 0,34 | 0,14 | – | – |
| Max | 120 | – | 29,5 | 484,0 | 1,40 | – | – |
| <i>SD</i> | 19,6 | – | 3,5 | 96,4 | 0,11 | – | – |
| <i>CV</i> , % | 42,2 | – | 142,3 | 56,7 | 37,9 | – | – |
| <i>n</i> | 271 | – | 263 | 271 | 271 | – | – |
| Осина (<i>Populus</i> L.) | | | | | | | |
| Mean | 48 | – | 2,0 | 168,9 | 0,33 | –11 | 635 |
| Min | 10 | – | 0,10 | 3,2 | 0,13 | – | – |
| Max | 222 | – | 32,2 | 600,0 | 0,50 | – | – |
| <i>SD</i> | 24,0 | – | 3,8 | 113,8 | 0,08 | – | – |
| <i>CV</i> , % | 49,8 | – | 185,7 | 67,4 | 25,8 | – | – |
| <i>n</i> | 185 | – | 184 | 185 | 185 | – | – |

^(а) Mean, Min и Max соответственно среднее, минимальное и максимальное значения; SD – стандартное отклонение; CV – коэффициент вариации; n – число наблюдений.

^(б) *A* – возраст древостоя, лет; *D* – средний диаметр ствола на высоте груди, см; *N* – густота древостоя, тыс. экз./га; *M* – запас, м³/га; *Pr/Pa* – отношение биомассы корней к надземной; *T* – средняя температура января, °C; *PR* – среднегодовые осадки, мм.

Результаты и их обсуждение

Данные о показателях Pr/Pa биомассы, характеристики которых приведены в табл. 1, обработаны методом множественного регрессионного анализа. Выше были приведены многочисленные публикации, свидетельствующие об изменении Pr/Pa обратно пропорционально возрасту древостоев. Поэтому на первом этапе анализа была проверена структура модели для Pr/Pa , включающей в качестве независимых переменных возраст древостоя в качестве массообразующего фактора, а также температуру воздуха и осадки в качестве климатических переменных. Оказалось, что для пятихвойных (кедровых) сосен возраст древостоя статистически не значим на уровне $p < 0,05$, а для остальных уровень объясненной изменчивости Pr/Pa недостаточно высок: для березы, двухвойной сосны, осины и пихты он составил соответственно 3, 11, 16 и 28%. Очевидно, что изменчивость Pr/Pa , определяемая многообразием структурных форм древостоев, не исчерпывается одним лишь возрастом, и необходимо учитывать остальные массообразующие (таксационные) показатели древостоев. При построении моделей надземной и подземной биомассы, чувствительных к изменению климатических переменных Евразии, для древостоев рода *Quercus* L. была установлена статистическая значимость не только возраста и климатических переменных, но также запаса древесины и густоты древостоя [45].

С учетом изложенного нами выполнен анализ показателей Pr/Pa (табл. 1) согласно структуре модели:

$$\begin{aligned} \ln(Pr/Pa) = & a_0 + a_1(\ln A) + a_2(\ln D) + a_3(\ln M) + \\ & a_4(\ln N) + a_5(\ln A)(\ln N) + a_6(\ln A)(\ln M) + \\ & a_7[\ln(T + 50)] + a_8[\ln(T + 50)]^2 + a_9(\ln PR) + \\ & a_{10}\{[\ln(T + 50)](\ln PR)\}. \end{aligned} \quad (1)$$

После введения поправок на логарифмическое преобразование [58] получены модели, характеристика которых дана в табл. 2. В процессе работы с моделями переменные со значимостью $p < 0,05$ исключались из анализа.

Для наглядности полученных закономерностей изменения показателей Pr/Pa по климатическим переменным, модели (1) нами представлены в графической 3D-интерпретации. Для этого в модели (1) подставлены средние значения таксационных показателей по каждому древесному роду (подроду) и построены зависимости Pr/Pa от январской температуры и годовых осадков (рис. 1).

Как можно видеть на рис. 1, зависимость Pr/Pa биомассы всех древесных видов (родов) от температур и осадков описывается 3D-поверхностью пропеллерообразной формы. В холодных регионах при повышении осадков Pr/Pa увеличивается, но по мере перехода к теплым регионам характеризуется противополож-

ным трендом. При повышении температуры во влажных регионах Pr/Pa снижается, но по мере перехода в сухие условия начинает возрастать.

Сегодня широко обсуждается экологическая видоспецифичность древесных растений, возможные структурно-функциональные изменения, снижение устойчивости, повышение экологической уязвимости и особенности формирования подземной и надземной биомассы для отдельных видов (родов) древесных растений в условиях изменения климата [56, 60, 76, 126, 144]. Установлено, что разные виды даже в пределах одного рода могут обладать противоречивыми адаптивными способностями. Например, из двух североамериканских видов рода *Picea* spp. один из них, *Picea glauca* (Moench) Voss., демонстрирует наибольшую адаптивную способность, в то время как *Picea rubens* Sarg. обладает самыми низкими ее показателями [121]. Согласно полученному результату (рис. 1), при очевидной общей межродовой согласованности трендов Pr/Pa в климатических градиентах значения Pr/Pa для каждого рода специфичны, по-видимому, в связи с различной нормой реакции каждого рода на внешние условия: например, для кедровых сосен, двухвойных сосен, пихт, берез и осин при годовых осадках 600 мм и январской температуре -10 °C значения Pr/Pa составили соответственно (рис. 1) 17, 24, 26, 27 и 32%.

Одна из целей нашего исследования состояла в том, чтобы показать, в какой степени построенные климатически обусловленные модели Pr/Pa , чувствительные к температуре и осадкам в территориальных градиентах, могут использоваться для прогнозирования изменений Pr/Pa в темпоральных градиентах на основе принципа пространственно-временного замещения. Однако 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, а степень соответствия нынешних и будущих условий остается пока непроверенной [140].

Чтобы получить представление о том, как будет реагировать показатель Pr/Pa на предполагаемые будущие изменения температур и осадков, мы взяли своеобразные первые производные от двухфакторных поверхностей, представленных на рис. 1, в табличной их реализации путем взятия соответствующих приращений по оси температур с шагом 1 °C и по оси годовых осадков с шагом 20 мм. В итоге получили закономерности увеличения (красная область) и снижения (голубая область) величины Pr/Pa в % при предполагаемом увеличении зимней температуры на 1 °C (рис. 2), а также закономерности увеличения и снижения Pr/Pa при предполагаемом снижении годовых осадков на 20 мм (рис. 3).

Табл. 2

Характеристика моделей (1)

| Зависимая переменная | a_0 | $\ln A$ | $\ln D$ | $\ln M$ | $(\ln A) + (\ln M)$ | $\ln N$ | $(\ln A) + (\ln N)$ | $\ln(T + 50)$ | $[\ln(T + 50)]^2$ | $\ln PR$ | $[\ln(T + 50)] \times (\ln PR)$ | $adjR^2$ | SE |
|---|---------|---------|---------|---------|---------------------|---------|---------------------|---------------|-------------------|----------|---------------------------------|----------|------|
| Двухвойный подрод <i>Pinus</i> L. | | | | | | | | | | | | | |
| $\ln(Pr/Pa)$ | -24,008 | 0,0736 | - | -0,1270 | - | -0,2183 | 0,0687 | 6,2471 | - | 3,6896 | -1,0072 | 0,195 | 0,28 |
| <i>Abies</i> Mill. | | | | | | | | | | | | | |
| $\ln(Pr/Pa)$ | -22,110 | - | - | -0,0679 | - | - | 0,0077 | 5,4158 | - | 3,1701 | -0,8139 | 0,355 | 0,14 |
| Пятихвойные сосны <i>Pinus sibirica</i> и <i>P. koraiensis</i> (подрод <i>Haploxylon</i> , или <i>Strobus</i>) | | | | | | | | | | | | | |
| $\ln(Pr/Pa)$ | -197,10 | - | 0,3693 | -0,1288 | - | 0,1172 | - | 55,683 | - | 31,643 | -9,0232 | 0,694 | 0,16 |
| <i>Betula</i> L. | | | | | | | | | | | | | |
| $\ln(Pr/Pa)$ | -7,8005 | - | - | -0,3221 | - | -0,0462 | - | - | 0,6119 | 2,4869 | -0,6798 | 0,333 | 0,27 |
| <i>Populus</i> L. | | | | | | | | | | | | | |
| $\ln(Pr/Pa)$ | -9,5184 | 0,3937 | - | 0,1974 | -0,0856 | - | - | - | 0,4429 | 2,1321 | -0,5132 | 0,297 | 0,24 |

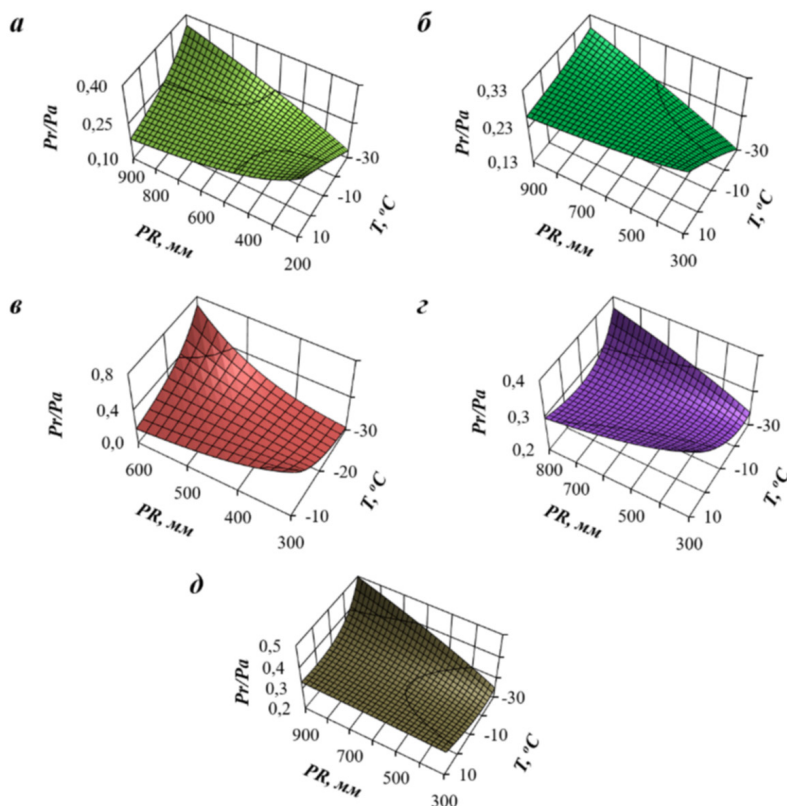


Рис. 1. Изменение расчетных значений Pr/Pa биомассы в градиентах температур и осадков при неизменных таксационных показателях древостоев; индексы а, б, в, г, д обозначают здесь и далее древостои соответственно двухвойных сосен, пихты, пятихвойных сосен (кедра), березы и осины

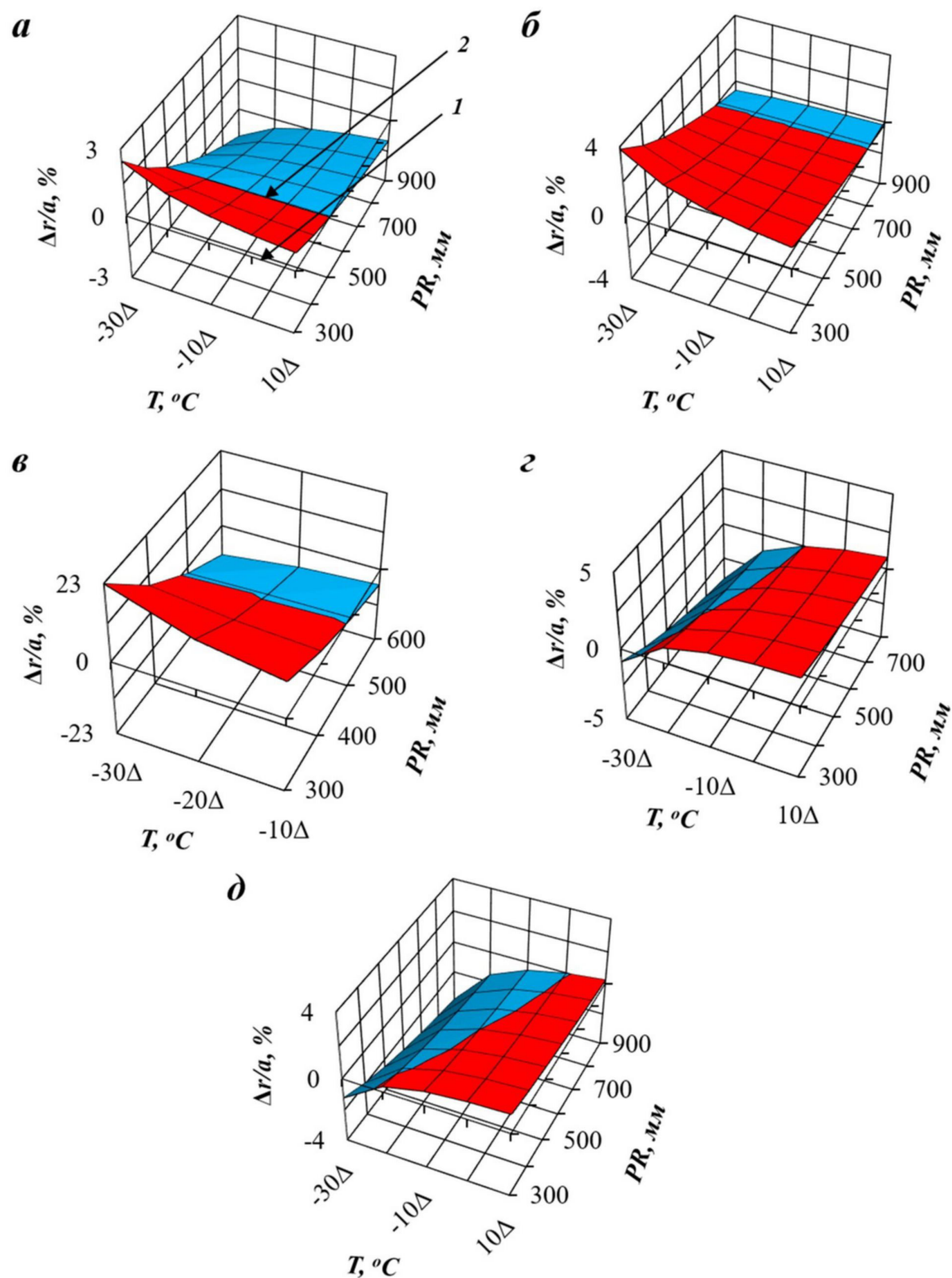


Рис. 2. Изменение Pr/Pa ($\Delta r/a$, %) при повышении температуры на 1°C вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков. 1 – плоскость, соответствующая нулевому изменению Pr/Pa при предполагаемом повышении температуры на 1°C ; 2 – линия разграничения положительных и отрицательных изменений Pr/Pa при предполагаемом повышении температуры на 1°C

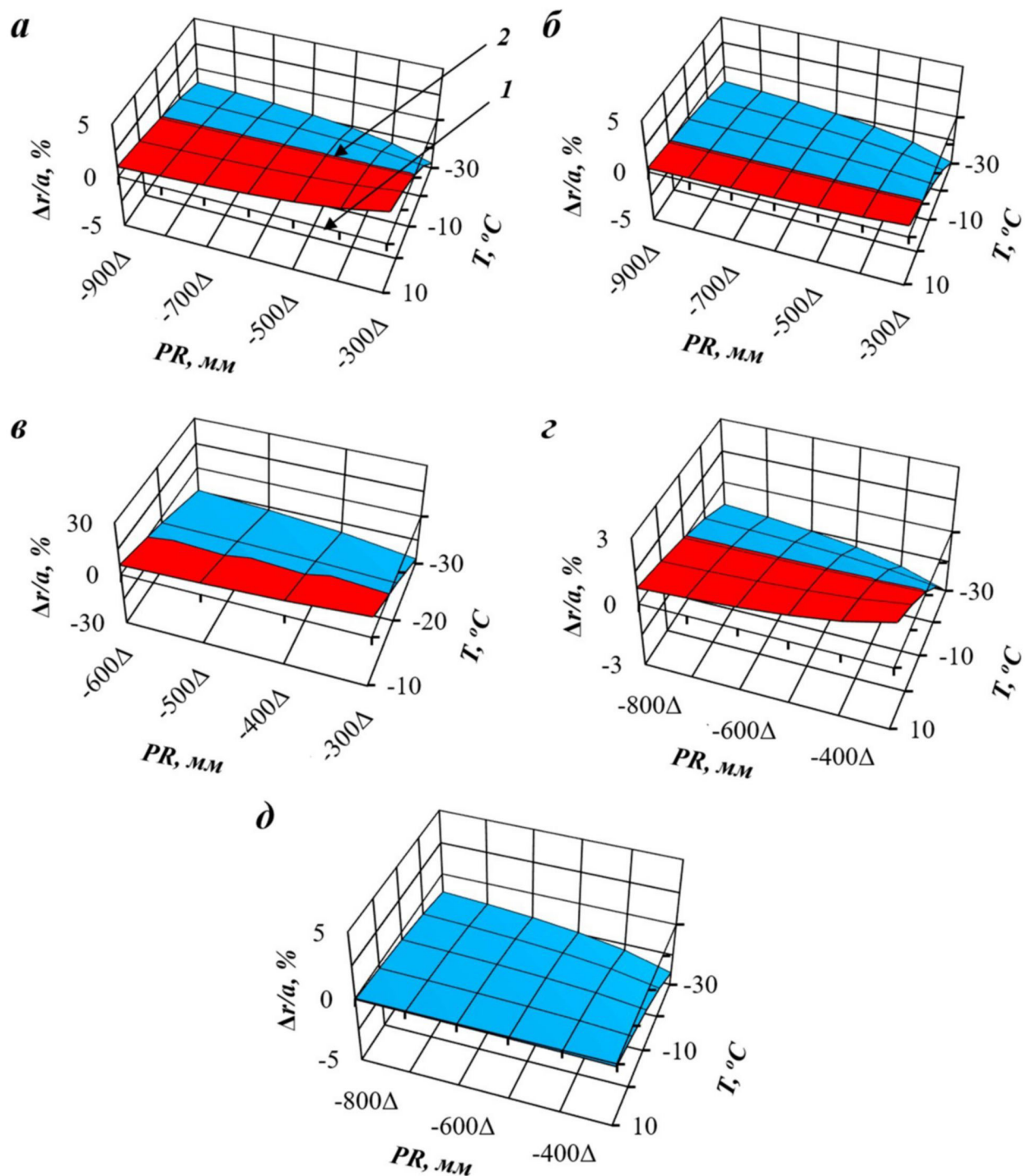


Рис. 3. Изменение Pr/Pa ($\Delta r/a$, %) при снижении уровня осадков вследствие предполагаемого изменения климата при разных территориальных уровнях температур и осадков. 1 – плоскость, соответствующая нулевому изменению Pr/Pa при предполагаемом снижении уровня осадков на 20 мм; 2 – линия разграничения положительных и отрицательных изменений Pr/Pa при предполагаемом снижении осадков на 20 мм

Выше по результатам исследований наземной биомассы деревьев и древостоев была установлена общая закономерность, графически представленная поперечно-образной поверхностью: в теплых регионах биомасса лимитируется недостатком влаги, а по мере перехода в холодные регионы происходит смена лимитирующего фактора, и биомасса лимитируется избытком осадков; во влагообеспеченных регионах биомасса лимитируется недостатком тепла, а по мере перехода во влагодефицитные регионы происходит смена лимитирующего фактора, и биомасса ограничивается избытком тепла [48, 49, 137, 138]. Как было отмечено выше, в отношении показателя Pr/Pa многочисленными исследованиями установлено его увеличение по мере возрастания дефицита тепла, дефицита почвенной влаги и почвенной аэрации. Следовательно, факторы, способствующие увеличению Pr/Pa , для наземной биомассы являются, как известно, факторами, снижающими продуктивность.

Поэтому неудивительно, что сопоставление климатических трендов для наземной биомассы и для Pr/Pa показывает их отличие в главном: прямо противоположным характером выведенных закономерностей, то есть факторы, лимитирующие величину наземной биомассы, повышают величину Pr/Pa и наоборот. Опубликованные графические закономерности изменения наземной биомассы и Pr/Pa по осям координат прямо противоположны. Это означает, что, чем больше биомасса как показатель продуктивности, тем меньшей долей корневой массы по отношению к наземной обходится древостой. Эта зеркальность в соотношениях наземной и подземной биомасс в их реакции на климатические факторы отражает общую жизненную стратегию устойчивого роста исследуемых древесных видов. На любой климатический фактор, снижающий продуктивность наземной биомассы, древостой отвечает увеличением относительной массы корней [4]. Стремление растений освоить корнями максимальный объем ризосферы за счет

преобладающего развития сосущих корней является общей стратегией их выживания в условиях засушливого климата [74].

Ранее было показано, что климатические показатели объясняют несущественную долю изменчивости биомассы древостоев [77, 131]. В нашем исследовании процедура выполненного регрессионного анализа дает возможность оценить вклад каждой из независимых переменных в объяснение изменчивости искомой переменной [22]. Результаты оценки названных вкладов показаны в табл. 3, согласно которой вклад климатических переменных в объяснение изменчивости Pr/Pa составил в среднем около 52%, что существенно выше, чем было установлено в отношении аналогичного вклада в объяснение изменчивости наземной биомассы – около 30% [51].

Поскольку количественный и качественный уровни существующих баз данных не позволяют вывести обобщающие закономерности в объяснении изменчивости Pr/Pa всех лесообразующих видов (родов) Евразии, нами выведены для 24 из них средние значения (табл. 4), а их ранжирование в убывающей последовательности видов (родов) по величине Pr/Pa представлено на рис. 4. Очевидно, наибольшей величиной Pr/Pa располагает *Fraxinus* в Европе ($0,37 \pm 0,10$) и наименьшей – *Dipterocarpus* в Тайланде ($0,11 \pm 0,03$). Поскольку некоторые роды и виды представлены ограниченным объемом данных в узких возрастных диапазонах, выполненное их ранжирование по величине Pr/Pa можно считать предварительным.

Учитывая выше отмеченные недостатки используемой базы данных о величине Pr/Pa , можно считать, что наш анализ исходных данных выполнен лишь в первом приближении, и по мере совершенствования исходной базы данных предложенные здесь закономерности могут корректироваться. Видимо, следует согласиться с мнением Р. Мак-Лоуна [25], что бессмысленно доводить модель до точности 5%, если исходные данные получены с ошибкой 10%.

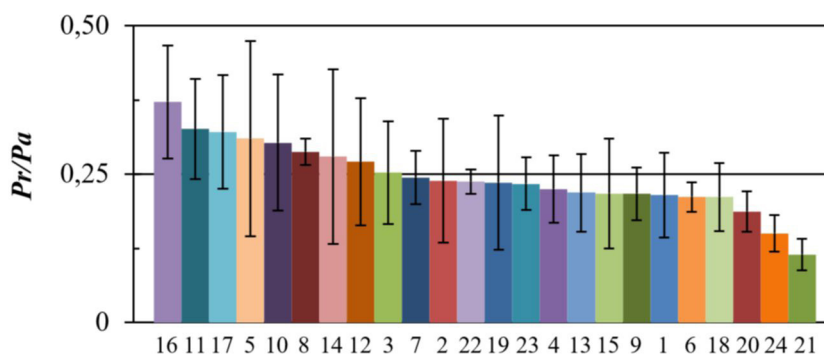


Рис. 4. Диаграмма распределения 24 лесообразующих видов Евразии по величине Pr/Pa в убывающей последовательности. Нумерацию видов см. табл. 4

Заключение

Таким образом, путем моделирования относительной биомассы корней (*Pr/Pa*) древостоев лесообразующих видов (родов) Евразии установлено действие принципа лимитирующего фактора Либиха в транс-континентальных пространственных градиентах температур и осадков. В холодных регионах при повышении осадков *Pr/Pa* увеличивается, но по мере перехода к теплым регионам происходит смена лимитирующего фактора, и закономерность характеризуется противоположным трендом. При повышении температуры во влажных регионах *Pr/Pa* снижается, но по мере перехода в сухие условия происходит смена лимитирующего фактора, и он начинает возрастать.

Многочисленными исследованиями установлено увеличение *Pr/Pa* по мере возрастания дефицита тепла, дефицита почвенной влаги и почвенной аэрации. Но, как известно, эти же факторы, способствующие

увеличению *Pr/Pa*, являются факторами, снижающими продуктивность надземной биомассы. Мы получили результаты, согласующиеся с данным явлением. Сопоставление полученных климатических трендов для надземной биомассы и *Pr/Pa* показало, что они прямо противоположны, то есть факторы, лимитирующие величину надземной биомассы, являются стимулирующими величину *Pr/Pa* и наоборот.

Эта зеркальность в соотношениях надземной и подземной биомасс в их реакции на климатические факторы отражает общую жизненную стратегию устойчивого роста исследуемых древесных видов. На любой климатический фактор, снижающий продуктивность надземной биомассы, древостой отвечает увеличением относительной массы корней.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

Табл. 3

Вклад независимых переменных уравнений (I) в объяснение изменчивости зависимой переменной, %

| Зависимая переменная | lnA (I) | lnD (II) | lnN (III) | lnM (IV) | (lnA)(lnM) (V) | (lnA)(lnN) (VI) | (I) + (II) + (III) + (IV) + (V) + (VI) | ln(T + 50) (VII) | [ln(T + 50)] ² (VIII) | lnPR (IX) | [ln(T + 50)] × (lnPR) (X) | (VII) + (VIII) + (IX) + (X) |
|--|------------|----------|------------|-------------|----------------|-----------------|--|------------------|----------------------------------|------------|---------------------------|-----------------------------|
| Двухвойный подрод <i>Pinus</i> L. | | | | | | | | | | | | |
| ln(<i>Pr/Pa</i>) | 7,6 | – | 10,9 | 20,4 | – | 12,7 | 51,6 | 16,0 | – | 16,0 | 16,4 | 48,4 |
| <i>Abies</i> Mill. | | | | | | | | | | | | |
| ln(<i>Pr/Pa</i>) | – | – | – | 15,4 | – | 6,2 | 21,6 | 25,2 | – | 27,2 | 26,0 | 78,4 |
| Пятихвойные сосны <i>Pinus sibirica</i> и <i>P. koraiensis</i> (подрод <i>Haploxyylon</i> , или <i>Strobus</i>) | | | | | | | | | | | | |
| ln(<i>Pr/Pa</i>) | – | 14,0 | 11,7 | 13,4 | – | – | 39,1 | 19,9 | – | 20,5 | 20,5 | 60,9 |
| <i>Betula</i> L. | | | | | | | | | | | | |
| ln(<i>Pr/Pa</i>) | – | – | 12,5 | 58,4 | – | – | 70,9 | – | 9,7 | 9,7 | 9,7 | 29,1 |
| <i>Populus</i> L. | | | | | | | | | | | | |
| ln(<i>Pr/Pa</i>) | 20,4 | – | – | 14,5 | 22,3 | – | 57,2 | – | 13,6 | 15,6 | 13,6 | 42,8 |
| Итого | | | | | | | | | | | | |
| X ± σ ^(a) | 14,0 ± 9,1 | – | 11,7 ± 0,8 | 24,4 ± 19,2 | – | 9,5 ± 4,6 | 48,1 ± 18,7 | 20,4 ± 4,6 | 11,7 ± 2,8 | 17,8 ± 6,5 | 17,2 ± 6,3 | 51,9 ± 18,7 |

Здесь и далее: X ± σ – среднее значение ± стандартное отклонение.

Табл. 4

Характеристика средних показателей относительной биомассы корней (*Pr/Pa*) в древостоях основных видов (родов, подродов) Евразии

| № | Наименование вида (рода, подрода) | Страна | Число пробных площадей | Диапазон возраста древостоев | X ± σ |
|---|--|--|------------------------|------------------------------|-------------|
| 1 | <i>Pinus sylvestris</i> L. | Россия, Белоруссия, Великобритания, Казахстан, Китай, Украина, Бельгия, Швеция, Япония, Финляндия, Болгария, Литва | 1017 | 4–290 | 0,21 ± 0,07 |
| 2 | <i>P. sibirica</i> Du Tour, <i>P. koraiensis</i> S. & Z. | Россия | 57 | 7–380 | 0,24 ± 0,10 |

Табл. 4
(продолжение)

| | | | | | |
|----|--|---|------|--------|-------------|
| 3 | <i>Picea</i> L. | Россия, Германия, Украина, Белоруссия, Китай, Бельгия, Ирландия, Латвия, Болгария, Дания, Чехия, Швеция, Эстония | 432 | 5–350 | 0,25 ± 0,09 |
| 4 | <i>Abies</i> Mill. | Россия, Япония, Непал, Словакия, Украина | 166 | 4–283 | 0,22 ± 0,06 |
| 5 | <i>Larix</i> Mill. | Россия, Япония, Китай, Чехия, | 179 | 10–350 | 0,31 ± 0,16 |
| 6 | <i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco | Нидерланды, Франция, Болгария, Бельгия | 12 | 9–70 | 0,21 ± 0,02 |
| 7 | <i>Cryptomeria japonica</i> (Thunb. ex L.f.) D.Don | Япония | 38 | 5–59 | 0,24 ± 0,04 |
| 8 | <i>Chamaecyparis obtusa</i> (S. & Z.) Endl. | Япония | 26 | 17–50 | 0,29 ± 0,02 |
| 9 | <i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook. | Китай | 97 | 16–55 | 0,22 ± 0,04 |
| 10 | <i>Betula</i> L. | Россия, Украина, Великобритания, Белоруссия, Дания | 271 | 6–120 | 0,30 ± 0,11 |
| 11 | <i>Populus</i> L. | Россия, Белоруссия, Болгария, Казахстан, Таджикистан | 185 | 10–222 | 0,33 ± 0,08 |
| 12 | <i>Tilia</i> L. | Россия, Украина, Швеция | 8 | 5–150 | 0,27 ± 0,11 |
| 13 | <i>Alnus</i> Gaertn | Белоруссия, Литва, Бельгия, Великобритания | 36 | 3–70 | 0,22 ± 0,07 |
| 14 | <i>Quercus</i> L. | Россия, Украина, Бельгия, Чехия, Белоруссия, Испания, Индия, Венгрия, Грузия, Азербайджан, Непал, Пакистан, Нидерланды, Великобритания, Польша, Япония, Франция, Швеция | 365 | 5–280 | 0,28 ± 0,15 |
| 15 | <i>Fagus sylvatica</i> L. | Германия, Украина, Франция, Япония, Италия, Болгария, Швеция, Бельгия, Дания, Италия, Румыния, Чехия, Россия | 110 | 8–400 | 0,22 ± 0,09 |
| 16 | <i>Fraxinus</i> L. | Россия, Белоруссия, Бельгия | 4 | 30–80 | 0,37 ± 0,10 |
| 17 | <i>Carpinus betulus</i> L. | Украина, Россия, Словакия, Япония | 5 | 36–60 | 0,32 ± 0,10 |
| 18 | <i>Robinia pseudoacacia</i> L. | Словакия | 3 | 8–49 | 0,21 ± 0,06 |
| 19 | <i>Acacia</i> Mill. | Япония, Индонезия | 15 | 3–7 | 0,24 ± 0,11 |
| 20 | <i>Paraserianthes falcataria</i> (L.) Nielsen | Индонезия | 4 | 3–7 | 0,19 ± 0,03 |
| 21 | <i>Dipterocarpus</i> C.F.Gaertn. | Тайланд | 6 | – | 0,11 ± 0,03 |
| 22 | <i>Tectona grandis</i> L.f. | Индия | 9 | 5–40 | 0,24 ± 0,02 |
| 23 | <i>Shorea robusta</i> Roth | Индия | 15 | 5–65 | 0,23 ± 0,04 |
| 24 | <i>Eucalyptus tereticornis</i> Sm. | Индия | 5 | 5–9 | 0,15 ± 0,03 |
| | Итого | – | 3065 | – | 0,25 ± 0,07 |

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Абражко МА. Пространственное распределение и динамика биомассы корней ели. В кн.: Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука; 1983. С. 89-97.
2. Аткин АС. Масса корней сосны на гранитных интрузиях Казахского мелкосопочника. Вестн с-х науки Казахстана. 1978;6:82-6.
3. Баглай АН. Формирование корневых систем сосны в культурах южной части Усманского бора в зависимости от условий местопроизрастания. Автореф. канд. дисс. Киев; 1962.
4. Базилевич НИ, Родин ЛЕ. Запасы органического вещества в подземной сфере растительных сообществ суши Земли. В кн.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука; 1968. С. 3-7.
5. Бобкова КС, Тужилкина ВВ, Кузин СН. Углеродный цикл в еловых экосистемах северной тайги. Экология. 2006;1:23-31.
6. Борискина ЕМ. Взаимодействие корневых систем дуба и сосны с почвой. Труды Воронежского гос. заповедника. 1959;8:255-63.
7. Бычваров Д, Петков ПБ, Сидеров К. [К характеристике корневой системы дубовых насаждений в Восточных Родобах]. Горскостопанска Наука. 1976;13(2):3-8 (болг.).
8. Ведрова ЭФ, Шугалей ЛС, Стаканов ВД. Баланс углерода в естественных и нарушенных южнотаежных лесах Средней Сибири. География и природные ресурсы. 2002;4:92-9.
9. Верзунов АИ. Рост лиственницы и устойчивость культурных фитоценозов с ее господством на полугидроморфных почвах лесостепи Северного Казахстана. Экология. 1980;2:38-44.
10. Воронин ПЮ. Ежегодный фотосинтетический сток атмосферного углерода и NEP растительного покрова Северной Евразии. Докл АН РАН. 2006;408(6):842-4.
11. Голубятников ЛЛ, Денисенко ЕА. Влияние климатических изменений на растительный покров европейской России. Известия РАН. Сер географ. 2009;2:57-68.
12. Ермоленко ПМ, Ермоленко ЛГ. Высотно-поясные особенности роста кедра и пихты в Западном Саяне. В кн.: Формирование и продуктивность древостоев. Новосибирск: Наука; 1981. С. 19-53.
13. Заде ЛА. Основы нового подхода к анализу сложных систем и процессов принятия решений. В кн.: Математика сегодня (сборник переводных статей). М.: Знание; 1974. С. 5-49.
14. Заика ВЕ. Современное состояние теории роста. В кн.: Зотин АИ, Преснов ЕВ ред. Математическая биология развития. М.: Наука; 1982. С. 40-49.
15. Залесов СВ, Аткина ЛИ, Абрамова ЛП, Луганский НА. Строение корневой системы растений сосны в ювенильном возрасте в условиях Южного Урала. Леса Урала и хозяйство в них. 2004;24:46-51.
16. Зябченко СС, Иванчиков АА. Зональные особенности формирования сосняков черничных Карелии и Кольского полуострова и динамика структуры растительной массы в них. В кн.: Формирование и продуктивность сосновых насаждений Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск: Ин-т леса КФ АН СССР; 1978. С. 30-75.
17. Казарян ВО. Старение высших растений. М.: Наука; 1969.
18. Казимиров НИ, Волков АД, Зябченко СС и др. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: Наука; 1977.
19. Каризуми Н. Определение биомассы корней в лесах путем отбора проб из почвенных блоков. В кн.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука; 1968. С. 79-86.
20. Крамер ПД, Козловский ТТ. Физиология древесных растений. М.: Лесная промышленность; 1983.
21. Кукарских ВВ. Что влияет на радиальный прирост деревьев в условиях сухого климата. В кн.: Экология в меняющемся мире: Материалы конф. молодых ученых, 24-28 апреля 2006 г. Екатеринбург: Академкнига; 2006. С. 120-2.
22. Лица ИЯ. Динамика древесных запасов: прогнозирование и экология. Рига: Зинатне; 1980.
23. Лица ИЯ. Единый метод таксации реакции древостоя на антропогенное воздействие. Лесоведение. 1985;(6):12-8.
24. Лир Х, Польстер Г, Фидлер Г-И. Физиология древесных растений. М.: Лесная пром-сть; 1974.
25. Мак-Лоун РР. Математическое моделирование – искусство применения математики. В кн.: Математическое моделирование. М.: Мир; 1979. С. 9-20.
26. Молчанов АА. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М.: Наука; 1971.
27. Москалюк ТА. Структура и продуктивность основных типов леса юга Магаданской области. Автореф. канд. дисс. Красноярск; 1984.

28. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир; 1975.
29. Орлов АЯ. Метод определения массы корней деревьев в лесу и возможности учета годовичного прироста органической массы в толще лесной почвы. Лесоведение. 1967;1:64-70.
30. Оськина НВ. Почвенные условия и продуктивность фитомассы сосновых насаждений приотских террас в Московской области. Автореф. канд. дисс. М.; 1982.
31. Поликарпов НП. Формирование сосновых молодняков на концентрированных вырубках. М.: Изд-во АН СССР; 1962.
32. Рахтеенко ИН, Якушев БИ. Комплексный метод исследования корневых систем растений. В кн.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы (Международный симпозиум СССР). Л.: Наука; 1968. С. 174-8.
33. Розенберг ГС. Математическое моделирование фитоценологических систем. Бюллетень МОИП. Отд-ние биологии. 1980;85(2):79-88.
34. Розенберг ГС, Рянский ФН, Лазарева НВ и др. Общая и прикладная экология. Самара-Тольятти: Изд-во Самар. гос. эконом. ун-та; 2016.
35. Смолоногов ЕП. Лесообразовательный процесс и генетическая классификация типов леса. Леса Урала и хозяйство в них. 1995;18:43-58.
36. Терехов ГГ, Усольцев ВА. Морфоструктура насаждений и корненасыщенность ризосферы культур ели сибирской и вторичного листовного древостоя на Среднем Урале как характеристика их конкурентных отношений. Хвойные бореальной зоны. 2010;27(3-4):330-5.
37. Толмачев АИ. Основы учения об ареалах: Введение в хорологию растений. Л.: Изд-во ЛГУ; 1962.
38. Усольцев ВА. Рост и структура фитомассы древостоев. Новосибирск: Наука; 1988.
39. Усольцев ВА. Биоэкологические аспекты таксации фитомассы деревьев. Екатеринбург: УрО РАН; 1997.
40. Усольцев ВА. Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения. Екатеринбург: УрО РАН; 2007.
41. Усольцев ВА. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УрО РАН; 2010.
42. Усольцев ВА. Биологическая продуктивность лесообразующих пород в климатических градиентах Евразии: К менеджменту биосферных функций лесов. Екатеринбург: УГЛТУ; 2016.
43. Усольцев ВА. В подвалах биосферы: Что мы знаем о первичной продукции корней деревьев? Эко-потенциал. 2018;4:24-77.
44. Усольцев ВА, Колчин КВ, Маленко АА. Смещения всеобщих аллометрических моделей при локальной оценке фитомассы деревьев лиственницы. Вестн Алтайск гос аграрн ун-та. 2017;4:85-90.
45. Усольцев ВА, Цепордей ИС. Климатические градиенты биомассы насаждений *Quercus spp.* на территории Евразии. Сибирский лесной журн. 2020;6:16-29.
46. Усольцев ВА, Ковязин ВФ, Цепордей ИС и др. Биомасса ассимиляционного аппарата лесов Евразии: коррекция методов эмпирического моделирования. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2020;232:50-78.
47. Усольцев ВА, Цепордей ИС, Азаренок МВ. Климатически обусловленные пространственные и темпоральные изменения биомассы рода *Abies spp.* Евразии в контексте закона лимитирующего фактора. Хвойные бореальной зоны. 2021;39(5):392-400.
48. Усольцев ВА, Цепордей ИС. Принцип пространственно-временного замещения в экологии и прогнозирование биомассы *Picea spp.* при изменении климата. Хвойные бореальной зоны. 2021;39(4):269-75.
49. Усольцев ВА, Цепордей ИС. Климатически обусловленные территориальные изменения фитомассы деревьев лесообразующих видов Евразии и их прогнозирование. Сибирский лесной журнал. 2021;6:72-90.
50. Усольцев ВА, Цепордей ИС, Норицин ДВ. Аллометрические модели для оценки биомассы корней лесообразующих родов Евразии дистанционными методами с учетом глобального потепления. Хвойные бореальной зоны. 2022;40(1):65-75.
51. Усольцев ВА, Цепордей ИС, Усольцев АВ. Прогнозирование биомассы кедровых сосен северной части Азии при изменении климата. Хвойные бореальной зоны. 2022;40(5). (принята в печать).
52. Усольцев ВА, Цепордей ИС, Норицин ДВ. Аллометрические модели биомассы деревьев лесообразующих пород Урала. Леса России и хозяйство в них. 2022;1:4-14.
53. Фонти МВ. Климатический сигнал в параметрах годовичных колец (плотности древесины, анатомической структуре и изотопном составе) хвойных и лиственных видов деревьев в различных природно-климатических зонах Евразии. Автореф. докт. дисс. Красноярск; 2020.
54. Цельникер ЮЛ, Малкина ИС, Ковалев АГ, Чмора СН. Рост и газообмен CO_2 у лесных деревьев. М.: Наука; 1993.

Общий список литературы/Reference List

1. Abrazhko MA. [Spatial distribution and dynamics of spruce root biomass]. In: *Fakторы Regulatsii Ekosistem Yelovykh Lesov* [Factors of Regulation of Spruce Forest Ecosystems]. Leningrad: Nauka; 1983. P. 89-97. (In Russ.)
2. Atkin AS. [The mass of pine roots on granite intrusions of the Kazakh Low Hills]. *Vestnik Selskokhoziaystvennoy Nauki Kazakhstana*. 1978;6:82-6. (In Russ.)
3. Baglay AN. *Formirovanie Kornevykh System Sosny v Kul'turakh Yuzhnoy Chasti Usmanskogo Bora*. [Formation of Root Systems in Pine Plantations of the Southern Part of Usman Forest]. Abstract of PhD Thesis. Kiev; 1962. (In Russ.)
4. Bazilevich NI, Rodin LE. [Reserves of organic matter in the underground sphere of plant communities of the land of the Earth]. In: *Metody Izucheniya Produktivnosti Kornevykh Sistem i Organizmov Rizosfery: Mezhdunarodnyi Symposium SSSR*. [Methods of Studying the Productivity of Root Systems and Rhizosphere Organisms: International Symposium of the USSR]. Leningrad: Nauka; 1968. P. 3-7. (In Russ.)
5. Bobkova KS, Tuzhilkina VV, Kuzin SN. [Carbon cycle in spruce ecosystems of the Northern taiga]. *Russ J Ecol*. 2006;1:23-31. (In Russ. and Engl.)
6. Boriskina EM. [Interaction of oak and pine root systems with soil]. *Trudy Voronezhskogo Gosudarstvennogo Zapovednika*. 1959;8:255-63. (In Russ.)
7. Bychvarov D, Petkov PB, Siderov K. K kharakteristike kornevoy sistemy dubovykh nasazhdeniy v Vostochnykh Rodopakh. [On the characteristics of the root system of oak stands in the Eastern Rhodopes]. *Gorskostopanska Nauka*. 1976; 13(2):3-8. (In Bulgar. with Russ. abstract)
8. Vedrova EF, Shugaley LS, Stakanov VD. [Carbon balance in natural and disturbed southern taiga forests of Central Siberia]. *Geografiya i Prirodnye Resursy*. 2002;4:92-9. (In Russ.)
9. Verzunov AI. [The growth and the stability of larch plantations with its dominance on semi-hydromorphic soils of the forest-steppe of Northern Kazakhstan]. *Ekologiya*. 1980;2:38-44. (In Russ.)
10. Voronin PYu. [Annual photosynthetic sink of atmospheric carbon and NEP of the vegetation cover of Northern Eurasia]. *Doklady AN RAN*. 2006; 408(6):842-4. (In Russ.)
11. Golubiatnikov LL, Denisenko EA. [The influence of climatic changes on the vegetation of European Russia]. *Izvestiya RAN Ser Geogr*. 2009;2:57-68. (In Russ.)
12. Yermolenko PM, Yermolenko LG. [Altitude profiling features of stone pine and fir growth in the Western Sayan]. In: *Formirovanie i Produktivnost' Drevostoyev*. [Formation and Productivity of Stands]. Novosibirsk: Nauka, 1981. P. 19-53. (In Russ.)
13. Zadeh LA. [The basics of a new approach to the analysis of complex systems and decision-making processes]. In: *Matematika Segodnya (Sbornik Perevodnykh Statey)*. [Mathematics Today (A Collection of Translated Articles)]. Moscow: Znaniye; 1974. P. 5-49. (In Russ.)
14. Zaika VYe. [The current state of growth theory]. In: Zotin AI., Presnov YeV, eds. *Matematicheskaya Biologiya Razvitiya*. [Mathematical Biology of Development]. Moscow: Nauka; 1982. P. 40-49. (In Russ.)
15. Zalesov SV, Atkina LI, Abramova LP, Lugansky NA. [The structure of the root system of pine plants in the juvenile age in the conditions of the Southern Urals]. *Lesa Urala i Khoziaystvo v Nkh*. 2004;24:46-51. (In Russ.)
16. Ziabchenko SS, Ivanchikov AA. [Zonal features of the formation of pine blueberry forests of Karelia and the Kola Peninsula and the dynamics of the biomass structure there]. In: *Formirovaniye i Produktivnost' Sosnovykh Nasazhdeniy Karskoy ASSR i Murmanskoy Oblasti*. [Formation and Productivity of Pine Stands of the Karelian ASSR and Murmansk Region]. Petrozavodsk: Institut Lesa KF AN SSSR, 1978. P. 30-75. (In Russ.)
17. Kazarian VO. *Stareniye Vysshikh Rasteniy*. [Aging of Higher Plants]. Moscow: Nauka; 1969. (In Russ.)
18. Kazimirov NI, Volkov AD, Zyabchenko SS et al. *Obmen Veshchestv i Tnergii v Sosnovykh Lesakh Yevropeyskogo Severa*. [Matter and Energy Metabolism in the Pine Forests of the European North]. Leningrad: Nauka; 1977. (In Russ.)
19. Karizumi N. [Determination of root biomass in forests by sampling soil blocks]. In: *Metody Izucheniya Produktivnosti Kornevykh Sistem i Organizmov Rizosfery: Mezhdunarodnyj Symposium SSSR*. [Methods of Studying the Productivity of Root Systems and Rhizosphere Organisms: International Symposium of the USSR]. Leningrad: Nauka; 1968. P. 79-86. (In Russ.)
20. Kramer PD, Kozlovsky TT. *Fiziologiya Drevesnykh Rasteniy*. [Physiology of Woody Plants]. Moscow: Lesnaya Promyshlennost'; 1983. (In Russ.)
21. Kukarskikh VV. [What influences the radial growth of trees in a dry climate]. In: *Ekologiya v Meniayushchemsia Mire: Materialy Konferentsii Molodykh Uchenykh, 24-28 Aplelia 2006 g. Yekaterinburg: Akademkniga; 2006. P. 120-2. (In Russ.)*

22. Liyepa IYa. Dinamika Drevesnykh Zapasov: Prognozirovaniye i Ekologiya. [Wood Stock Dynamics: Forecast and Ecology]. Riga: Zinatne; 1980. (In Russ.)
23. Liyepa IYa. [Unified method of taxation of stand response to anthropogenic impact]. Lesovedeniye. 1985;6:12-8. (In Russ.)
24. Lyr H, Polster H, Fiedler H-J. Fiziologiya Drevesnykh Rasteniy. [Physiology of Woody Plants]. Moscow: Lesnaya Promyshlennost'; 1974. (In Russ.)
25. McLone RR. [Mathematical modeling – the art of applying mathematics]. In: Matematicheskoe Myodelirovanie. [Mathematical Modeling]. Moscow: Mir; 1979. P. 9-20. (In Russ.)
26. Molchanov AA. Produktivnost' Organicheskoy Massy v Lesakh Razlichnykh Zon. [Productivity of Organic Matter in Forests of Various Zones]. Moscow: Nauka; 1971. (In Russ.)
27. Moskaliuk TA. Struktura i Produktivnost' Osnovnykh Tipov Lesa Yuga Magadanskoy Oblasti. [Structure and Productivity of the Main Types of Forests in the South of Magadan Region]. Abstract of PhD Thesis. Krasnoyarsk; 1982. (In Russ.)
28. Odum E. Osnovy Ekologii [Fundamentals of Ecology]. Moscow: Mir; 1975. (In Russ.)
29. Orlov AYa. [Method for determining the mass of tree roots in the forest and the possibility of accounting for the annual increase of organic matter in the forest soil layer]. Lesovedeniye. 1967;1:64-70. (In Russ.)
30. Os'kina NV. Pochvennye Usloviya i Produktivnost' Fitomassy Sosnovykh Nasazhdeniy Priokskikh Terras v Moskovskoy Oblasti. [Soil Conditions and Phytomass Productivity of Pine Stands on Prioksky Terraces in Moscow Region]. Abstract of PhD Thesis. Moscow; 1982. (In Russ.)
31. Polikarpov NP. Formirovanie Sosnovykh Molodniakov na Kotsentrirovannykh Vyrubkakh. [Formation of Young Pine Trees in Concentrated Cuttings]. Moscow: AS SSSR Publ.; 1962. (In Russ.)
32. Rakhteenko IN, Yakushev BI. [A comprehensive method for the studying plant root systems]. In: Metody Izucheniya Produktivnosti Kornevykh Sistem i Organizmov Rizosfery: Mezhdunarodniy Symposium SSSR. [Methods of Studying the Productivity of Root Systems and Rhizosphere Organisms: International Symposium of the USSR]. Leningrad: Nauka; 1968. P. 174-8. (In Russ.)
33. Rozenberg GS. [Mathematical modeling of phytocenotic systems]. Biulleten' MOIP. Otdelenie Biologii. 1980;85(2):79-88. (In Russ.)
34. Rozenberg GS, Rianskiy FN, Lazareva NV et al. Obshchaya i Prikladnaya Ekologia. [General and Applied Ecology]. Samara-Togliatti: Izdatel'stvo Samarskogo Gosudarstvennogo Ekonomicheskogo Universiteta; 2016. (In Russ.)
35. Smolonogov EP. [Forest formation process and genetic classification of forest types]. Lesa Urala i Khozyaystvo v Nikh. 1995;18:43-58. (In Russ.)
36. Terekhov GG, Usoltsev VA. [Stand morphology and rhizosphere root density of Siberian spruce plantations and secondary small-leaved natural stands in the Central Urals as a characteristic of their competitive relations]. Khvoynye Boreal'noy Zony. 2010;27(3-4):330-5. (In Russ.)
37. Tolmachev AI. Osnovy Ucheniya ob Arealakh: Vvedeniye v Khorologiyu Rasteniy. [Fundamentals of Plant Habitat Theory: Introduction to Plant Community Chorology]. Leningrad: Izdatel'stvo LGU; 1962. (In Russ.)
38. Usoltsev VA. Rost i Struktura Fitomassy Drevostoyev. [Growth and Structure of Forest Stand Biomass]. Novosibirsk: Nauka; 1988. (In Russ.)
39. Usoltsev VA. Bioekologicheskiye Aspekty Taktsii Fitomassy Derevyev. [Bioecological Aspects of Tree Phytomass Mensuration]. Yekaterinburg: Ural'skoe Otdeleniye RAS; 1997. (In Russ. with Engl. abstract.)
40. Usoltsev VA. Biologicheskaya Produktivnost' Lesov Severnoy Yevrazii: Metody, Baza Danykh i Yeyo Prilozheniya. [Biological Productivity of Northern Yevrasia's Forests: Methods, Database and its Applications]. Yekaterinburg: Ural'skoe Otdeleniye RAS; 2007. (In Russ. with Engl. abstract and contents.)
41. Usoltsev VA. Fitomassa i Pervichnaya Produktsiya Lesov Yevrazii. [Eurasian Forest Biomass and Primary Production Data]. Yekaterinburg: Ural'skoe Otdeleniye RAS; 2010. (In Russ. with Engl. contents.)
42. Usoltsev VA. Biologicheskaya Produktivnost' Lesoobrazuyushchikh Porod v Klimaticheskikh Gradientakh Yevrazii: K Menedzhmentu Biosfernykh Funktsiy Lesov. [Biological Productivity of Forest-Forming Species In Eurasia's Climate Gradients, as Related to Supporting the Processes of Decision-Making in Forest Management]. Yekaterinburg: UGLTU; 2016. (In Russ. with Engl. abstract.)
43. Usoltsev VA. [In the basements of the biosphere: What do we know about the primary production of tree roots?]. Eko-Potentsial. 2018;4:24-77. (In Russ. with Engl. abstract.)
44. Usoltsev VA, Kolchin KV, Malenko AA. [Biases of generic allometric models in the local assessment of the phytomass of larch trees]. Vestnik Altayskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta. 2017;4:85-90. (In Russ.)

45. Usoltsev VA, Tsepordey IS. [Climate gradients of *Quercus* spp. forest biomass in Eurasia]. *Sibirskiy Lesnoy Zhurnal*. 2020;6:16-29. (In Russ. with Engl. abstract.)
46. Usoltsev VA, Koviazin VF, Tsepordey IS et al. [Foliage biomass of the forests of Eurasia: a correction of empirical modeling methods]. *Izvestia Sankt-Peterburgskoy Lesotekhnicheskoy Akademii*. 2020;232:50-78. (In Russ. with Engl. summary.)
47. Usoltsev VA, Tsepordey IS, Azarenok MV. [Climatically determined spatial and temporal changes in the biomass of *Abies L.* of Eurasia in the context of the law of the limiting factor]. *Khvoynye Boreal'noy Zony*. 2021;39(5):392-400. (In Russ. with Engl. abstract.)
48. Usoltsev VA, Tsepordey IS. [The principle of space-for-time substitution in ecology and the prediction of *Picea* spp. biomass with climate change]. *Khvoynye Boreal'noy Zony*. 2021; 39(4): 269-75. (In Russ. with Engl. abstract.)
49. Usoltsev VA, Tsepordey IS. [Climatically caused territorial changes in the phytomass of forest forming tree species of Eurasia and their forecasting]. *Sibirskiy Lesnoy Zhurnal*. 2021;6:72-90. (In Russ. with Engl. abstract and references.)
50. Usoltsev VA, Tsepordey IS, Noritsin DV. [Allometric models for estimating the root biomass of forest-forming genera of Eurasia by remote sensing as related to global warming]. *Khvoynye Boreal'noy Zony*. 2022; 40 (1): 65-75. (In Russ. with Engl. abstract.)
51. Usoltsev VA, Tsepordey IS, Usoltsev AV. [Forecasting the biomass of cedar pines in northern Asia under climate change]. *Khvoynye Boreal'noy Zony*. 2022;40(5). (Accepted for publication, in Russ. with Engl. abstract.)
52. Usoltsev VA, Tsepordey IS, Noritsin DV. [Allometric models of single-tree biomass for forest-forming species of the Urals]. *Lesa Rossii i Khoziaystvo v Nikh*. 2022;1:4-14. (In Russ. with Engl. abstract.)
53. Fonti MV. *Klimaticheskii Signal v Parametrakh Godichnykh Kolets (Plotnosti Drevesiny, Anatomicheskoy Struktury i Izotopnom Sostave) Khvoynykh i Listvennykh Vidov Dereviyev v Razlichnykh Prirodno-Klimaticheskikh Zonakh Yevrazii*. [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]. Abstract of Doct of Sciences Thesis. Krasnoyarsk; 2020. (In Russ.)
54. Tsel'niker Yu L, Malkina IS, Kovalev AG, Chmora SN. Rost i Gazoobmen CO₂ u Lesnykh Derevyev. [Growth and Gas Exchange of CO₂ in Forest Trees]. Moscow: Nauka; 1993. (In Russ.)
55. Askari Y, Soltani A, Akhavan R, Kohyani PT. Assessment of root-shoot ratio biomass and carbon storage of *Quercus brantii* Lindl. in the central Zagros forests of Iran. *J Forest Sci*. 2017;63:282-89.
56. Aubin I, Boisvert-Marsh L, Kebli H et al. Tree vulnerability to climate change: Improving exposure-based assessments using traits as indicators of sensitivity. *Ecosphere*. 2018; 9: Article e02108.
57. Axelsson B. Site differences in yield-differences in biological production or in redistribution of carbon within trees. *Swed Univ Agric Sci Dep Ecol Environ Res Rep*. 1981;9:1-11.
58. Baskerville GL. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Can J Forest Res*. 1972;2:49-53.
59. Beets PN, Pearce SH, Oliver GR, Clinton PW. Root/shoot ratios for deriving below-ground biomass of *Pinus radiata* stands. *New Zealand J Forest Sci*. 2007;37(2):267-88.
60. Belote RT, Carroll C, Martinuzzi S et al. Assessing agreement among alternative climate change projections to inform conservation recommendations in the contiguous United States. *Sci Rep*. 2018;8:1-13.
61. Blois JL, Williams JW, Fitzpatrick MC et al. Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2013;110:9374-9.
62. Bloom A., Chapin III FS, Mooney HA. Resource limitation in plants – An economic analogy. *Ann Rev Ecol Syst*. 1985;16:363-92.
63. Bonan GB, Pollard D, Thompson SL. Effects of boreal forest vegetation on global climate. *Nature*. 1992;359:716-8.
64. Bray JR. Root production and the estimation of net productivity. *Can J Bot*. 1963;41:65-72.
65. Brown S, Lugo A. The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica*. 1982;14(3):161-87.
66. Burian K. Produktion und Strahlungsnutzung bei *Helianthus annuus*, *Zea mays* und *Phaseolus vulgaris* während der gesamten Vegetationszeit. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*. 1970;178:1-35.
67. Büsgen M. Einiges über Gestalt und Wachstumsweise der Baumwurzeln. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*. 1901;72:273-8.
68. Cairns MA, Brown S, Helmer EH, Baumgardner GA. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia (Berlin)*. 1997;111:1-11.

69. Cárdenas-Pérez S, Rajabi Dehnav A, Leszczynski K et al. *Salicornia europaea* L. functional traits indicate its optimum growth. *Plants*. 2022;11:Article 1051.
70. Chapin FS III. The mineral nutrition of wild plants. *Annu Rev Ecol Syst*. 1980;11:233-60.
71. Devi NM, Kukarskih VV, Galimova AA et al. Climate change evidence in tree growth and stand productivity at the upper treeline ecotone in the Polar Ural. *Forest Ecosyst*. 2020;7:Article 7.
72. Durkaya A, Durkaya B, Ulu Say S. Below- and aboveground biomass distribution of young Scots pines from plantations and natural stands. *Bosque*. 2016;37(3):509-18.
73. Esslen J. *Das Gesetz des abnehmenden Bodenertrages seit Justus von Liebig: Eine dogmengeschichtliche Untersuchung*. München, J. Schweitzer Verlag; 1905.
74. Farooq M, Wahid A, Kobayashi N et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agron Sustain Dev*. 2009;29:185-212.
75. Fernandez OA, Caldwell MM. Phenology and dynamics of root growth of three cool semi-desert shrubs under field conditions. *J Ecol*. 1975;63(2):703-14.
76. Foden WB, Young BE, Akçakaya HR et al. Climate change vulnerability assessment of species. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*. 2019;10:Article e551.
77. Forrester DI, Tachauer IH, Annighöfer P et al. Generalized biomass and leaf area allometric equations for European tree species incorporating stand structure, tree age and climate. *Forest Ecol Manag*. 2017; 396:160-75.
78. Frauendorf TC, MacKenzie RA, Tingley III RW et al. Using a space-for-time substitution approach to predict the effects of climate change on nutrient cycling in tropical island stream ecosystems. *Limnol Oceanogr*. 2020;65:3114-27.
79. Freschet GT, Pagès L, Iversen CM et al. A starting guide to root ecology: strengthening ecological concepts and standardising root classification, sampling, processing and trait measurements. *New Phytol*. 2021;232:973-1122.
80. Friend AL, Scarascia-Mugnozza G, Isebrands JG, Heilman PE. Quantification of two-year-old hybrid poplar root systems: morphology, biomass and ¹⁴C distribution. *Tree Physiol*. 1991;8:109-19.
81. Gerhardt K, Fredriksson D. Biomass allocation by broad-leaf mahogany seedlings, *Swietenia macrophylla* (King), in abandoned pasture and secondary dry forest in Guanacaste, Costa Rica. *Biotropica*. 1995;27:174-82.
82. Gill RA, Jackson RB. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytol*. 2000;147:13-31.
83. Gower ST, Gholz HL, Nakane K, Baldwin VC. Production and carbon allocation pattern of pine forests. *Ecol Bull*. 1994;43:115-35.
84. Groisman PYa, Blyakharchuk TA, Chernokulsky AV et al. Climate changes in Siberia. In: *Regional Environmental Changes in Siberia and Their Global Consequences*. Groisman PYa., Gutman G. (Eds). Springer; 2013:57-109.
85. Guerrero-Ramírez NR, Mommer L, Freschet GT et al. Global root traits (GRooT) database. *Glob Ecol Biogeogr*. 2020;30:25-37.
86. Harris WF, Kinerson RS, Edwards NT. Comparison of belowground biomass of natural deciduous forests and loblolly pine plantations. *Pedobiologia*. 1977;17:369-81.
87. Helmisaari H-S, Makkonen K, Kellomäki S et al. Below- and aboveground biomass, production and nitrogen use in Scots pine stands in eastern Finland. *Forest Ecol Manag*. 2002;165(1-3):317-26.
88. Houghton RA, Hall F, Goetz SJ. Importance of biomass in the global carbon cycle. *Geophys Res Lett*. 2009;114:G00E03.
89. Huang Y, Ciais P, Santoro M et al. A global map of root biomass across the world's forests. *Earth Syst Sci Data*. 2021;13:4263-74.
90. IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories: Agriculture, Forestry, and other Land Use. 2006. Available at: <http://www.ipcc-nggip.iges.or.jp>.
91. IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Summary for Policymakers*. Intergovernmental Panel on climate Change, Geneva, Switzerland, 2007. Available at: <https://www.ipcc.ch/report/ar4/wg1/>
92. Ker MF, Raalte GD. Tree biomass equations for *Abies balsamea* and *Picea glauca* in northwestern New Brunswick. *Can J Forest Res*. 1981;11:13-7.
93. Keyes MR, Grier CC. Above- and belowground net production in 40-year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites. *Can J Forest Res*. 1981;11:599-605.
94. Kira T, Ogawa H, Yoda K, Ogino K. Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. 4. Dry matter production with special reference to the Khao Chang rain forest. *Nature and Life in S. E. Asia*. 1967;5:149-74.
95. Laing J, Binyamin J. Climate change effect on winter temperature and precipitation of Yellowknife, Northwest Territories, Canada from 1943 to 2011. *Am J Clim Change*. 2013;2:275-83.
96. Ledo A, Paul KI., Burslem DFRP et al. Tree size and climatic water deficit control root to shoot ratio in individual trees globally. *New Phytol*. 2017;217:8-11.

97. Le Goff N, Ottorini J-M. Root biomass and biomass increment in a beech (*Fagus sylvatica* L.) stand in North-East France. *Ann Forest Sci.* 2001;58:1-13.
98. Levy P. E., Hale S. E., Nicoll B. C. Biomass expansion factors and root: shoot ratios for coniferous tree species in Great Britain. *Forestry.* 2004;77(5):421-30.
99. Liebig J. Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie. Braunschweig: Verlag Vieweg; 1840. In: Deutsches Textarchiv (<http://www.deutschestextarchiv.de/liebigagricultur840>).
100. Lieth H. Modeling the primary productivity of the world. In: H. Lieth, R. H. Whittaker (eds.). *Primary Productivity of the Biosphere.* New York: Springer-Verlag; 1975. P. 237-63.
101. Liu H, Wang H, Li N et al. Phenological mismatches between above- and belowground plant responses to climate warming. *Nat Clim Chang.* 2022;12:97-102.
102. Luo Y, Wang X, Zhang X et al. Root:shoot ratios across China's forests: forest type and climatic effects. *Forest Ecol. Manag.* 2012;269:19-25.
103. Mariën B, Ostonen I, Penanhoat A et al. On the below- and aboveground phenology in deciduous trees: observing the fine-root lifespan, turnover rate, and phenology of *Fagus sylvatica* L., *Quercus robur* L., and *Betula pendula* Roth for two growing seasons. *Forests.* 2021;12:Article 1680.
104. Mohan JE, Cox RM, Iverson LR. Composition and carbon dynamics of forests in northeastern North America in a future, warmer world. *Can J Forest Res.* 2009;39:213-30.
105. Mokany K, Raison RJ, Prokushkin AS. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. *Glob Change Biol.* 2006;12:84-96.
106. Monk CD. Root-shoot dry weights in loblolly pine. *Bot Gaz.* 1966;127(4):246-48.
107. Monserud RA, Huang S, Yang Y. Biomass and biomass change in lodgepole pine stands in Alberta. *Tree Physiol.* 2006;26:819-831.
108. Montagnoli A, Chiatante D, Godbold DL et al. Editorial: Modulation of growth and development of tree roots in forest ecosystems. *Front Plant Sci.* 2022;13:Article 850163.
109. Morley JW, Batt RD, Pinsky ML. Marine assemblages respond rapidly to winter climate variability. *Glob Change Biol.* 2017;23:2590-601.
110. Murphy PG, Lugo AE. Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica.* 1986;18:89-96.
111. Nadelhoffer KJ, Aber JD, Melillo JM. Fine roots, net primary production and soil nitrogen availability: a new hypothesis. *Ecology.* 1985; 66(4):1377-90.
112. Nihlgård B, Lindgren L. Plant biomass, primary production and bioelements of three mature beech forests in South Sweden. *Oikos.* 1977;28:95-104.
113. Niiyama K, Kajimoto T, Matsuura Y et al. Estimation of root biomass based on excavation of individual root systems in a primary dipterocarp forest in Pasoh Forest Reserve, Peninsular Malaysia. *J Trop Ecol.* 2010;26:271-84.
114. Oleksyn J, Reich PB, Chalupka W, Tjoelker MG. Differential above- and belowground biomass accumulation of European *Pinus sylvestris* populations in a 12-year-old provenance experiment. *Scand J Forest Res.* 1999;14:7-17.
115. Overpeck J, Hughen K, Hardy D et al. Arctic environmental change of the last four centuries. *Science.* 1997; 278(5341):1251-6.
116. Parry M, Canziani O, Palutikof J et al. IPCC, 2007: Climate change 2007: impacts, adaptation and vulnerability. In: Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge; 2007.
117. Reich PB, Luo Y, Bradford JB et al. Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2014;111:13721-6.
118. Robinson D. Scaling the depths: belowground allocation in plants, forests and biomes. *Funct Ecol.* 2004;18:290-5.
119. Robinson D. Implications of a large global root biomass for carbon sink estimates and for soil carbon dynamics. *Proc Roy Soc B.* 2007;274:2753-9.
120. Rogers AD, Frinault BAV, Barnes DKA et al. Antarctic Futures: An assessment of climate-driven changes in ecosystem structure, function, and service provisioning in the Southern Ocean. *Annu Rev Mar Sci* 2020;12(7):1-34.
121. Royer-Tardif S, Boisvert-Marsh L, Godbout J et al. Finding common ground: Toward comparable indicators of adaptive capacity of tree species to a changing climate. *Ecol Evol.* 2021;11(19):13081-100.
122. Russell MB, Domke GM, Woodall CW, D'Amato AW. Comparisons of allometric and climate-derived estimates of tree coarse root carbon stocks in forests of the United States. *Carbon Balance Manage.* 2015;10:Article 20.
123. Schenk HJ, Jackson RB. The global biogeography of roots. *Ecol Monogr.* 2002;72(3):311-28.
124. Schepaschenko D, Moltchanova E, Shvidenko A et al. Improved estimates of biomass expansion factors for Russian forests. *Forests.* 2018;9(6):Article 312.

125. Shelford VE. Animal Communities in Temperate America as Illustrated in the Chicago Region: A Study in Animal Ecology. Issue 5, Part 1. Pub. for the Geographic Society of Chicago by the University of Chicago Press; 1913.
126. Seidl R, Albrich K, Thom D, Rammer W. Harnessing landscape heterogeneity for managing future disturbance risks in forest ecosystems. *J Environ Manag.* 2018; 209:46-56.
127. Serreze M, Walsh J, Chapin FS et al. Observational evidence of recent change in the northern high-latitude environment. *Clim Change.* 2000;46:159-207.
128. Singh JS, Lauenroth WK, Hunt HW, Swift DM. Bias and random errors in estimators of net root production: A simulation approach. *Ecology.* 1984;65(6):1760-4.
129. Smucker AJM, Nunez-Barrios A, Richie JT. Root dynamics in drying soil environments. *Belowground Ecol.* 1991;2(1):4-5.
130. Solly EF, Djukic I, Moiseev PA et al. Treeline advances and associated shifts in the ground vegetation alter fine root dynamics and mycelia production in the South and Polar Urals. *Oecologia.* 2017;183:571-86.
131. Stegen JC, Swenson NG, Enquist BJ et al. Variation in above-ground forest biomass across broad climatic gradients. *Glob Ecol Biogeogr.* 2011;20(5):744-54.
132. Stine AR. Global demonstration of local Liebig's law behavior for tree-ring reconstructions of climate. *Paleoceanogr Paleoclimatol.* 2019;34:203-16.
133. Świątek B, Woś B, Chodak M et al. Fine root biomass and the associated C and nutrient pool under the alder (*Alnus* spp.) plantings on reclaimed technosols. *Geoderma.* 2019;337:1021-7.
134. Tang X, Fan S, Qi L et al. Effects of understory removal on root production, turnover and total belowground carbon allocation in Moso bamboo forests. *iForest.* 2015;9:187-94.
135. Taylor WP. Significance of extreme or intermittent conditions in distribution of species and management of natural resources, with a restatement of Liebig's law of the minimum. *Ecology.* 1934;15:274-379.
136. Tranquillini W. Die Bedeutung des Lichtes und der Temperatur für die Kohlensäureassimilation von *Pinus cembra* – Jungwuchs an einem hochalpinen Standort. *Planta.* 1955;46(2):154-78.
137. Usoltsev VA. Forest biomass and primary production database for Eurasia: digital version. The third edition, enlarged. Monograph. Yekaterinburg: USFU; 2020. Available at: https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/9648/1/Base_v2.xlsx.
138. Usoltsev VA, Merganičová K, Konôpka B, Tsepordey IS. The principle of space-for-time substitution in predicting *Picea* spp. biomass change under climate shifts. *Cent Eur Forest J.* 2022;68(3):1-16.
139. Usoltsev V, Zukow W, Tsepordey I. Climatologically determined spatial and temporal changes in the biomass of *Pinus* sp. of Eurasia in the context of the law of the limiting factor. *Ecol Quest.* 2022;33(1):1-13.
140. Veloz S, Williams JW, Blois JL et al. No-analog climates and shifting realized niches during the late Quaternary: Implications for 21st-century predictions by species distribution models. *Glob Change Biol.* 2012;18(5):1698-713.
141. Vitousek PM, Sanford RL Jr. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annu Rev Ecol Syst.* 1986;17:137-67.
142. Vogt KA, Vogt DJ, Moore EE et al. Conifer and angiosperm fine-root biomass in relation to stand age and site productivity in Douglas-fir forests. *J Ecology.* 1987;75:857-70.
143. Vogt KA, Vogt DJ, Brown S et al. Dynamics of forest floor and soil organic matter accumulation in boreal, temperate and tropical forests. In: R. Lai, J. Kimble, E. Levine, Stewart BA. (eds.). *Soil Management and Greenhouse Effect.* Boca Raton, FL: CRC, Lewis Publishers; 1995. P. 159-78.
144. Wade AA, Hand BK, Kovach RP et al. Assessments of species' vulnerability to climate change: From pseudo to science. *Biodivers Conserv.* 2017; 26:223-9.
145. Wang JR, Zhong AL, Kimmins JP. Biomass estimation errors associated with the use of published regression equations of paper birch and trembling aspen. *North J Appl Forestry.* 2002;19(3):128-36.
146. Wang W, Zu Y, Wang H et al. Plant biomass and productivity of *Larix gmelinii* forest ecosystems in northeast China: intra- and inter-species comparison. *Euras J Forest Res.* 2005;8(1):21-41.
147. Wang X, Fang J, Zhu B. Forest biomass and root-shoot allocation in northeast China. *Forest Ecol Manage.* 2008;255(12):4007-20.
148. Waring RH, Schlesinger WH. *Forest Ecosystems: Concepts and Management.* New York: Academic Press; 1985.
149. Whittaker RH, Marks PL. Methods of assessing terrestrial productivity. In: Lieth H, Whittaker RH. (eds.). *Primary Productivity of the Biosphere.* Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag; 1975:55-118.
150. Wirth C, Schumacher J, Schulze E-D. Generic biomass functions for Norway spruce in Central Europe – a meta-analysis approach toward

- prediction and uncertainty estimation. *Tree Physiol.* 2004;24:121-39.
151. World Weather Maps; 2007. Available at: <https://www.mapsofworld.com/referrals/weather>.
152. Xiong F, Nie X, Yang L et al. Biomass partitioning pattern of *Rheum tanguticum* on the Qinghai-Tibet Plateau was affected by water-related factors. *Plant Ecol.* 2021;222:499-509.
153. Xu G-Q, Yu D-D, Li Y. Patterns of biomass allocation in *Haloxylon persicum* woodlands and their understory herbaceous layer along a groundwater depth gradient. *Forest Ecol Manag.* 2017;395:37-47.
154. Yuen JQ, Ziegler AD, Webb EL, Ryan CM. Uncertainty in below-ground carbon biomass for major land covers in Southeast Asia. *Forest Ecol Manag.* 2013;310:915-26.
155. Zerihun A, Montagu KD, Hoffmann MB, Bray SG. Patterns of below- and aboveground biomass in *Eucalyptus populnea* woodland communities of northeast Australia along a rainfall gradient. *Ecosystems.* 2006;9:501-15.

