

УДК 630*52:630*174.754

ПЛОТНОСТЬ ДРЕВЕСИНЫ И КОРЫ ДЕРЕВЬЕВ НА КЛИМАТИЧЕСКИХ ГРАДИЕНТАХ ЕВРАЗИИ

© 2023 г. В. А. Усольцев^{a, b, *}, И. С. Цепордей^a

^aБотанический сад УрО РАН, ул. 8 Марта, д. 202а, Екатеринбург, 620144 Россия

^bУральский государственный лесотехнический университет,
ул. Сибирский тракт, д. 37, Екатеринбург, 620100 Россия

*E-mail: Usoltsev50@mail.ru

Поступила в редакцию 22.02.2022 г.

После доработки 25.03.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

В условиях изменяющегося климата возрастает биосферная роль лесного покрова и актуальность исследований углероддепонирующей способности мировых лесов. Эти исследования содержат оценку биологической продуктивности деревьев и древостоев, включающей не только фитомассу, но и базисную плотность (БП) древесины и коры стволов. В нашем исследовании разработаны аллометрические модели БП древесины и коры деревьев 9 лесообразующих древесных видов Северной Евразии, имеющие такие независимые переменные, как возраст дерева, диаметр ствола, а также среднюю температуру января и среднегодовые осадки. Применена структура модели смешанного типа, в которой принадлежность исходных данных к каждому из древесных видов кодируется набором фиктивных переменных. На основе принципа пространственно-временного замещения полученные закономерности изменения БП в пространственных климатических градиентах использованы для прогноза их изменения в темпоральных градиентах. Подтверждено действие закона лимитирующего фактора Либиха при прогнозировании БП в пространственных и темпоральных климатических градиентах. Выявленные закономерности изменения БП древесины и коры деревьев в градиентах температур и осадков полностью повторяют ранее установленные закономерности изменения фитомассы и чистой первичной продукции деревьев и древостоев Евразии в тех же градиентах. Это означает, что климатическая обусловленность биологической продуктивности имеет общий характер как для количественных, так и для квалиметрических показателей деревьев и древостоев.

Ключевые слова: квалиметрические показатели, принцип пространственно-временного замещения, аллометрические модели, лимитирующие факторы, температура воздуха, осадки.

DOI: 10.31857/S0024114823030117, EDN: PXLDDUA

В условиях изменяющегося климата возрастает биосферная роль лесного покрова и актуальность исследований углероддепонирующей способности мировых лесов. Сегодня формируются глобальные базы данных не только о фитомассе деревьев и древостоев (Falster et al., 2015; Kattge et al., 2020), но и о квалиметрических показателях фитомассы, в частности, базисной плотности (БП) стволовой древесины (Zanne et al., 2009; Usoltsev, 2020), составляющей основную часть надземной фитомассы. Эти базы данных предоставляют необходимую исходную информацию для глобальных прогнозов углероддепонирующей способности лесов. Показатель плотности древесины, используемый при преобразовании данных о запасах стволовой древесины в показатели фитомассы, является ключевым фактором, влияющим на точность оценки депонирования углерода (Fearn-

side, 1997; Усольцев, Цепордей, 2020). С другой стороны, изменения климата, в частности учащающиеся засухи в некоторых регионах, влияют на физиологические процессы, определяющие ксилогенез и БП древесины (Bouriaud et al., 2005; Vieira et al., 2020).

Закономерности изменения БП древесины были проанализированы в связи с географической широтой, типом леса, температурой и осадками (Howe, 1974; Полубаяринов, 1976; Kellomäki, 1979; Мелехов и др., 2003; Swenson, Enquist, 2007; Wiemann, Williamson, 2002; St-Germain, Krause, 2008). Было показано (Zhang, Shi, 2003), что географическое положение является определяющим фактором роста деревьев. Положительная связь БП древесины сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с температурой была установлена разными авторами на территории Финляндии,

но эта связь характеризовалась низкими коэффициентами детерминации (Mikola, 1950; Saikku, 1975; Kellomäki, 1979).

На глобальном уровне сделан анализ изменчивости базисной плотности древесины в широтном диапазоне от 52° с. ш. до экватора, и установлено увеличение плотности на 0.5% на каждый градус среднегодовой температуры и снижение на 0.02% на каждый сантиметр среднегодовых осадков (Wiemann, Williamson, 2002). Рассматриваемая отдельно среднегодовая температура оказалась лучшим предиктором базисной плотности в зоне умеренных лесов (в диапазоне от 3 до 22°C), объясняя 80% изменчивости искомого показателя, по сравнению со всем исследуемым температурным диапазоном с объясненной изменчивостью 62% или по сравнению с теплыми тропическими районами (>23°C) с объясненной изменчивостью 33%. Напротив, только уровень среднегодовых осадков был лучшим предиктором базисной плотности в теплых тропических регионах (62%) по сравнению со всем исследуемым температурным диапазоном (4%) (Wiemann, Williamson, 2002).

По результатам анализа более 4600 таксонов установлена положительная связь БП древесины покрытосеменных и голосеменных растений со среднегодовой температурой и максимальной месячной температурой. Отрицательная корреляция между БП древесины и осадками была обнаружена у покрытосеменных растений. Значительная отрицательная корреляция установлена между БП древесины и высотой над ур. м. (Swenson, Enquist, 2007).

Таким образом, или выполнялось исследование изменчивости БП под влиянием различных эндо- и экзогенных факторов для отдельных древесных видов в пределах некоторого региона, или имелись обобщения планетарного уровня для совокупности видов. При моделировании фитомассы деревьев и древостоев на трансконтинентальном уровне в последние годы показано действие закона лимитирующего фактора Либиха с применением принципа пространственно-временного замещения (Усольцев и др., 2021; Usoltsev et al., 2022). Насколько нам известно, аналогичные результаты исследований изменения БП древесины и коры в климатических градиентах Евразии в открытых источниках отсутствуют.

В нашей статье была поставлена цель ответить на следующие вопросы:

- действует ли закон лимитирующего фактора на трансконтинентальном уровне при моделировании изменений БП древесины и коры деревьев лесообразующих видов Евразии в связи с территориально обусловленными показателями температур и осадков;

- используя принцип пространственно-временного замещения, проверить возможность

применения построенных моделей БП древесины и коры деревьев, чувствительных к территориальным градиентам температур и осадков, при прогнозировании изменений БП деревьев во времени;

- определить вклады независимых переменных построенных моделей в объяснение изменчивости БП древесины и коры деревьев;

- установить, реагирует ли БП древесины и коры деревьев на изменения температур и осадков аналогично реакции на них фитомассы деревьев и древостоев, одинаковой для всех видов, или же реакция БП на климатические изменения будет видоспецифичной и отличной от ранее установленных реакций фитомассы на климатические сдвиги.

Известно, что показатели БП варьируют не только вдоль по стволу, но и в поперечном сечении ствола (Полубояринов, 1976; Исаева, 1978; Fujimoto et al., 2008; Télles et al., 2011; Sousa et al., 2016; Billard et al., 2021). В настоящем исследовании мы уходим от анализа изменчивости БП вдоль и поперек ствола и ограничиваемся моделированием показателей БП, средних для всего ствола дерева.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА

Для решения поставленных задач мы использовали авторскую базу эмпирических данных о БП лесообразующих пород Северной Евразии (Usoltsev, 2020). Из нее отобрано 3448 модельных деревьев, распределение которых по древесным видам (родам) представлено в табл. 1. Были отобраны наиболее многочисленные данные, которыми характеризовались основные лесообразующие виды, при условии наличия в числе измеренных характеристик деревьев полного набора дендрометрических и квалитметрических показателей. Деревья, не обладающие полным набором данных, в наших расчетах не участвовали. Упомянутая база данных содержит координаты пробных площадей, где были получены сведения о модельных деревьях. Используя эти координаты, мы определили соответствующие территориальные показатели средней температуры января и среднегодового количества осадков по соответствующим климатическим картам (World Weather Maps, 2007). Эти климатические карты были показаны в нашей предыдущей публикации (Usoltsev et al., 2022).

Эмпирические данные БП на пробных площадях получены по 3–10 дискам, выпиленным вдоль по стволу. БП (отдельно древесины и коры) рассчитана в результате обмера и взвешивания дисков, сушки до постоянной массы и повторного взвешивания. БП всего ствола рассчитана как

Таблица 1. Статистики показателей 3448 модельных деревьев, включенных в регрессионный анализ

Обозначение статистик	Анализируемые показатели					
	<i>A</i>	<i>d</i>	<i>DW</i>	<i>DB</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
Сосна обыкновенная и чёрная (<i>Pinus sylvestris</i> L., <i>P. nigra</i> subsp. <i>Pallasiana</i> (Lamb.) Holmboe)						
Mean	46	12.5	398.4	290.7	−14	378
Min	5	1.1	254.0	264.3	−25	317
Max	186	55.0	640.4	636.4	−3	570
SD	33.5	9.5	52.1	61.9	3.8	87.9
CV, %	72.8	76.3	13.1	21.3	−27.2	23.2
<i>n</i>	966	957	966	966	966	966
Кедр сибирский и корейский (<i>Pinus sibirica</i> Du Tour., <i>P. koraiensis</i> S. et Z.)						
Mean	42	9.3	354.7	717.9	−18	522
Min	15	1.5	245.8	298.7	−19	500
Max	165	29.3	509.9	969.5	−10	826
SD	37.5	6.7	51.1	214.4	2.3	82.4
CV, %	90.4	71.5	14.4	29.9	−12.4	15.8
<i>n</i>	74	74	74	74	74	74
Лиственница сибирская, Сукачева и Каяндера (<i>Larix sibirica</i> L., <i>L. Sukaczewii</i> N.Dyl., <i>L. cajanderi</i> Mayr.)						
Mean	81	13.7	511.7	335.8	−26	401
Min	15	0.3	382.4	186.3	−30	317
Max	400	52.8	735.5	545.3	−15	444
SD	73.2	8.9	43.0	69.7	5.6	60.3
CV, %	90.5	64.7	8.4	20.8	−21.5	15.1
<i>n</i>	193	194	194	194	194	194
Ель европейская, сибирская и аянская (<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst., <i>P. obovata</i> L., <i>P. ajanensis</i> (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.)						
Mean	48	12.4	393.7	432.4	−15	528
Min	11	1.0	255.0	176.7	−17	500
Max	163	51.5	648.1	866.7	0	826
SD	32.6	10.2	64.1	125.3	4.1	58.7
CV, %	68.0	81.8	16.3	29.0	−27.9	11.1
<i>n</i>	278	278	278	278	278	278
Пихта белая, сибирская и цельнолистная (<i>Abies alba</i> Mill., <i>A. sibirica</i> L., <i>A. holophylla</i> Maxim.)						
Mean	70	20.3	364.2	429.2	−10	585
Min	8	1.6	272.8	299.1	−17	500
Max	180	46.2	513.0	606.7	−5	826
SD	40.2	11.0	41.3	71.1	5.5	107.7
CV, %	57.6	54.2	11.3	16.6	−55.0	18.4
<i>n</i>	92	92	92	92	92	92
Береза пушистая, повислая, ребристая, плосколистная и даурская (<i>Betula verrucosa</i> Ehrh., <i>B. pendula</i> Roth., <i>B. costata</i> Trautv., <i>B. platyphylla</i> Suk., <i>B. dahurica</i> Pall.)						
Mean	43	14.1	499.2	532.7	−15	415
Min	4	1.0	352.3	215.1	−30	317
Max	142	48.0	769.4	1083.3	−5	826
SD	22.8	8.0	45.9	97.8	4.5	123.2
CV, %	52.7	56.9	9.2	18.4	−29.4	29.7
<i>n</i>	898	900	900	900	900	900

Таблица 1. Окончание

Обозначение статистик	Анализируемые показатели					
	<i>A</i>	<i>d</i>	<i>DW</i>	<i>DB</i>	<i>T</i>	<i>PR</i>
Осина, тополь Давида (<i>Populus tremula</i> L., <i>P. davidiana</i> Dode)						
Mean	32	15.7	417.3	468.0	−15	379
Min	3	1.1	301.0	311.0	−18	317
Max	57	45.7	500.0	692.0	−5	826
SD	13.1	9.0	23.7	36.1	4.8	111.4
CV, %	41.3	57.1	5.7	7.7	−32.0	29.4
<i>n</i>	317	317	317	317	317	317
Липа мелколистная, амурская и маньчжурская (<i>Tilia cordata</i> Mill., <i>T. amurensis</i> Rupr., <i>T. mandshurica</i> Rupr. & Maxim.)						
Mean	52	17.7	415.8	483.8	−15	588
Min	10	3.1	252.3	248.5	−16	570
Max	115	38.6	647.8	900.0	−10	826
SD	22.2	8.4	73.6	105.5	2.1	65.2
CV, %	42.4	47.7	17.7	21.8	−14.2	11.1
<i>n</i>	202	202	202	202	202	202
Дуб черешчатый и монгольский (<i>Quercus robur</i> L., <i>Q. mongolica</i> Fisch. ex Ledeb.)						
Mean	41	16.4	582.8	412.8	−5	574
Min	6	1.9	450.0	269.6	−10	570
Max	166	50.5	800.0	800.0	−5	826
SD	23.9	9.4	50.6	71.4	0.6	32.6
CV, %	58.2	57.1	8.7	17.3	−12.5	5.7
<i>n</i>	425	425	425	425	425	425

Примечание. Mean, Min и Max соответственно среднее, минимальное и максимальное значения; SD – стандартное отклонение; CV – коэффициент вариации; *n* – число наблюдений; *A* – возраст дерева, лет; *d* – диаметр ствола на высоте груди, см; *T* – средняя температура января, град.; *PR* – среднегодовые осадки, мм; *DW* и *DB* – соответственно базисная плотность древесины и коры, кг/м³. Необходимость анализа БП по средней температуре января, а не по среднегодовой или летней температуре была обоснована ранее (Usoltsev et al., 2020a, 2020b).

средневзвешенная по площади поперечного сечения дисков.

В нашем предыдущем анализе фракционного состава фитомассы деревьев рода Лиственница (*Larix* Mill.) и ее связи с климатическими факторами была реализована следующая структура модели (Usoltsev et al., 2020b):

$$\ln Pi = a_{0i} + a_{1i} (\ln A) + a_{2i} (\ln d) + a_{3i} (\ln h) + a_{4i} (\ln d)(\ln h) + a_{5i} [\ln (T + 50)] + a_{6i} (\ln PR), \quad (1)$$

где *h* – высота дерева, м; *Pi* – фитомасса *i*-й фракции (стволы, ветви, хвоя), кг. При подборе структуры модели для БП мы взяли за основу модель (1), дополнив ее комбинированной независимой переменной $[\ln(T + 50)](\ln PR)$, характеризующей совместное действие температуры и осадков. С целью учета нелинейности исследуемой закономерности применена аллометрическая форма модели, предполагающая процедуру линеаризации путем логарифмирования переменных. Посколь-

ку в районах многолетней мерзлоты температура января иногда приближается к −40...−50°C, для выполнения процедуры линеаризации температура *T* модифицирована к виду $(T + 50)$.

При моделировании биомассы деревьев получили распространение модели смешанного типа (Fu et al., 2012; Zeng, 2017). Аллометрическая модель смешанного типа включает два типа независимых переменных – численные, принимающие значения из непрерывного ряда чисел, и фиктивные переменные, представляющие дискретные качественные характеристики (Freese, 1964). Путем ввода в модель фиктивных переменных кодируются (опосредуются) свойства нескольких обособленных уровней (Дрейпер, Смит, 1973). Поскольку аллометрические закономерности относительно схожи у различных древесных видов (родов), строится модель биомассы смешанного типа для нескольких древесных видов одновременно (Fu et al., 2012; Zeng, 2017).

Древесные виды представлены в базе данных крайне неравномерно: от 966 по сосне обыкновенной до 74 деревьев по кедром сибирскому и корейскому. Разная представленность видов как в климатических градиентах в пределах ареалов, так и по общему количеству наблюдений может быть причиной возможных отклонений от той общей реакции видов, которая обусловлена общностью воздействия на них биоэкологических и климатических факторов (Molteberg, Nøibø, 2007). Исходя из качественного уровня имеющейся базы данных, мы предполагаем, руководствуясь принципом “гармонизации” видоспецифичных закономерностей (Jacobs, Cunia, 1980), построить аллометрические модели БП смешанного типа, включающие как численные (дендрометрические показатели и климатические переменные), так и фиктивные переменные, кодирующие видовую принадлежность исходных данных (табл. 2). Возможное влияние обеспеченности элементами питания и других связанных факторов на БП (Castro et al., 2021) в нашем исследовании не рассматривается.

Мы приняли следующую структуру аллометрической модели смешанного типа:

$$\ln(DW) \text{ и } \ln(DB) = a_0 + b_1 \ln(A) + b_2 \ln(d) + b_3 \ln(h) + b_4 \ln[\ln(T + 50)] + b_5 \ln(\ln PR) + b_6 [\ln(T + 50)](\ln PR) + \Sigma a_i X_i, \quad (2)$$

где $\Sigma a_i X_i$ — блок фиктивных переменных в количестве $(i + 1)$; a_0 — свободный член уравнения, скорректированный на логарифмическое преобразование модели (Baskerville, 1972); $b_1...b_6$ — регрессионные коэффициенты при численных переменных уравнения. В процессе регрессионного анализа высота дерева как независимая переменная оказалась коррелированной с возрастом дерева и статистически незначимой, т.к. критерий Стьюдента составил 0.6 для DW и 1.5 для DB ($p < 0.05$), и она была исключена из структуры модели (2).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате регрессионного анализа получены модели:

— для БП древесины ствола:

$$\ln(DW) = 18.3231 + 0.0694 \ln A - 0.0451 \ln d - 3.5227 \ln(T + 50) - 2.1416 \ln(PR) + 0.6053[\ln(T + 50)](\ln PR) - 0.1235X_1 + 0.2638X_2 - 0.0553X_3 - 0.1670X_4 + 0.2060X_5 + 0.0463X_6 + 0.0121X_7 + 0.2973X_8; \quad (3)$$

$$adjR^2 = 0.621; SE = 0.11;$$

Таблица 2. Схема кодирования фиктивными переменными 9 лесобразующих видов Евразии

Вид (род)	Блок фиктивных переменных							
	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6	X_7	X_8
Сосна	0	0	0	0	0	0	0	0
Кедр	1	0	0	0	0	0	0	0
Лиственница	0	1	0	0	0	0	0	0
Ель	0	0	1	0	0	0	0	0
Пихта	0	0	0	1	0	0	0	0
Береза	0	0	0	0	1	0	0	0
Осина	0	0	0	0	0	1	0	0
Липа	0	0	0	0	0	0	1	0
Дуб	0	0	0	0	0	0	0	1

— и для БП коры ствола:

$$\ln(DB) = 57.7517 - 0.0334 \ln A - 0.0299 \ln d - 14.5700 \ln(T + 50) - 8.4924 \ln(PR) + 2.3879 \times [\ln(T + 50)](\ln PR) + 0.8044X_1 + 0.0468X_2 + 0.2878X_3 + 0.2575X_4 + 0.4970X_5 + 0.3526X_6 + 0.4504X_7 + 0.1445X_8; \quad (4)$$

$$adjR^2 = 0.565; SE = 0.20.$$

Численные переменные в уравнениях (3) и (4) оказались значимыми на уровне $p < 0.0001$. Уравнения (3) и (4) действительны в пределах диапазона варьирования независимых переменных для каждого вида (табл. 1). Судя по знакам регрессионных коэффициентов переменных A и d , БП древесины имеет положительную корреляцию с возрастом дерева и отрицательную — с диаметром ствола. И та, и другая закономерности связаны с увеличением доли поздней древесины в годичном кольце и подтверждаются ранее выполненными исследованиями других авторов (Howe, 1974; Lachowicz et al., 2019). В отличие от БП древесины, БП коры имеет с возрастом отрицательную связь вследствие возрастного увеличения доли корки (Андреева, Родман, 2003).

Чтобы выполнить анализ изменений БП в координатах температур и осадков, мы подставляем в уравнения средние значения A и d из табл. 1 и делаем трехмерную геометрическую интерпретацию уравнений на примере сосны обыкновенной. Использование фиктивных переменных в моделях (3) и (4) означает, что различия БП разных древесных видов определяются лишь сдвигом свободного члена уравнений по оси абсцисс при постоянстве регрессионных коэффициентов численных переменных. Поэтому мы строим трех-

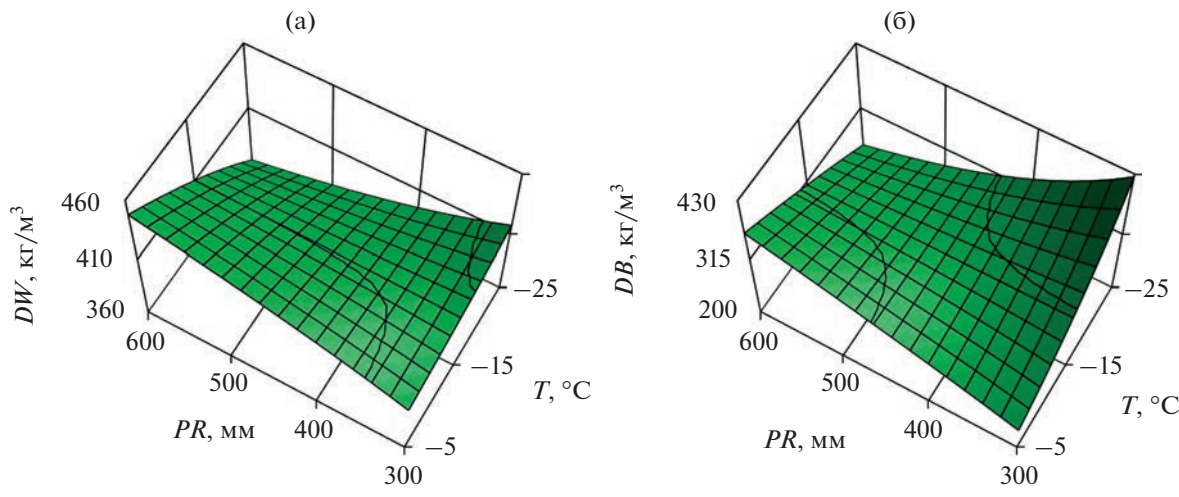


Рис. 1. Изменение расчетных значений БП древесины (а) и коры (б) стволов сосны обыкновенной в территориальных градиентах зимних температур и осадков. Обозначения см. в табл. 1.

мерное изображение зависимости БП древесины и коры от климатических переменных только для одного вида, в частности, для сосны обыкновенной (рис. 1), поскольку для остальных древесных видов конфигурация трехмерных поверхностей изменения БП в координатах температур и осадков повторяется.

Результаты регрессионного анализа дали возможность оценить вклады дендрометрических и климатических переменных, а также видовой принадлежности деревьев в объяснение изменчивости БП древесины и коры стволов (Лиёпа, 1980).

Судя по данным табл. 3, дендрометрические переменные объясняют изменчивость БП на уровне от 4 до 15%, климатические переменные – от 11 до 19%, и наибольший вклад в объяснение общей изменчивости БП вносит видовой принадлежность деревьев – от 74 до 77%. Это соответствует выводу о том, что внутривидовая изменчивость БП несопоставимо меньше по сравнению с межвидовой (Kerfriden et al., 2021).

На основе принципа пространственно-временного замещения (Усольцев, Цепордей, 2021б) мы использовали закономерности изменения базисной плотности древесины и коры в пространственных градиентах температур и осадков для прогнозирования изменений названных показате-

лей при возможном увеличении средней температуры января на 1°C, предполагая неизменными осадки, и при возможном сокращении годовичных осадков на 20 мм, предполагая неизменной температуру. Для этого мы взяли первую производную от 3D-зависимостей в координатах температур и осадков, показанных на рис. 1, и результаты графически представили на рис. 2 и 3. Подробности построения рис. 2 и 3 были изложены ранее (Усольцев, Цепордей, 2021а). Реакция БП на предполагаемые темпоральные изменения температур и осадков показана на рис. 2 и 3 в процентном выражении, и процент увеличения БП показан красным, а процент снижения – голубым цветом.

В нашем предыдущем исследовании, посвященном изменчивости надземной фитомассы деревьев и древостоев основных лесобразующих видов Евразии под влиянием зимних температур и годовичных осадков, были показаны возможности применения климатически обусловленных моделей фитомассы при прогнозировании ее темпоральных изменений на основе принципа пространственно-временного замещения. В результате реализации принципов лимитирующего фактора Либиха и пространственно-временного замещения была установлена общая для основных древесных видов (родов) закономерность: в

Таблица 3. Вклад дендрометрических переменных, климатических переменных и видовой принадлежности в объяснение изменчивости БП древесины и коры стволов, %

Номер модели	$\ln A$ (I)	$\ln d$ (II)	(I) + (II)	$\ln(T + 50)$ (III)	$\ln PR$ (IV)	$[\ln(T + 50)](\ln PR)$ (V)	(III) + (IV) + (V)	$\Sigma a_i X_i$
(3)	8.7	6.6	15.3	3.3	3.5	3.6	10.6	74.1
(4)	2.0	2.0	4.0	6.2	6.2	6.3	18.7	77.3

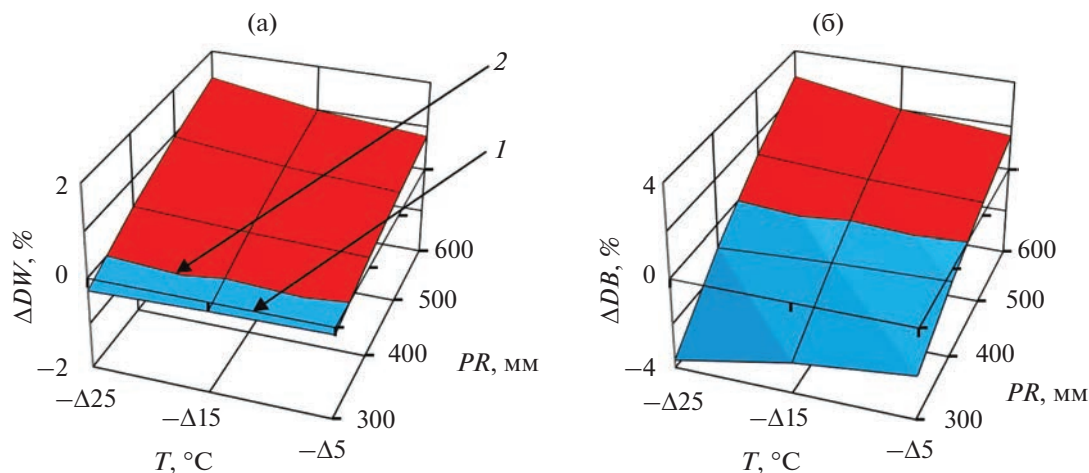


Рис. 2. Изменение БП древесины (а) и коры (б) сосны обыкновенной при повышении температуры на 1°C в связи с ожидаемым изменением климата на разных территориальных уровнях температур и осадков. Здесь и далее: (1) — плоскость, соответствующая нулевому изменению БП при ожидаемом повышении температуры на 1°C ; (2) — линия разграничения положительных и отрицательных изменений БП при ожидаемом повышении температуры на 1°C .

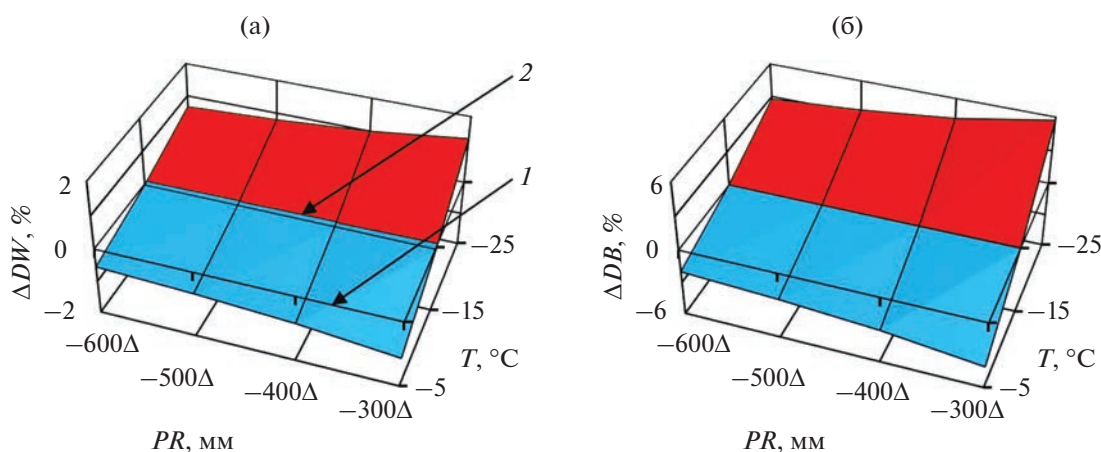


Рис. 3. Изменение БП древесины (а) и коры (б) сосны обыкновенной при сокращении среднегодовых осадков на 20 мм в связи с ожидаемым изменением климата на разных территориальных уровнях температур и осадков.

достаточно влагообеспеченных климатических поясах повышение температуры вызывает увеличение фитомассы, а во влагодефицитных поясах — ее снижение; в теплых климатических поясах сокращение уровня осадков вызывает снижение фитомассы, а в холодных — ее увеличение, т.е. в обоих случаях происходит смена лимитирующего фактора. Это означает, что в одних условиях лимитирующим фактором является как недостаток, так и избыток тепла, а в других — как недостаток, так и избыток осадков относительно некоторой нормы. Тем самым было показано проявление закона лимитирующего фактора по отношению к фитомассе деревьев и древостоев на трансконтинентальном уровне (Усольцев, Цепордей, 2021a, 2021б; Усольцев и др., 2021), причем по отношению не

только к фитомассе деревьев и древостоев, но и к чистой первичной продукции (ЧПП) древостоев (Usoltsev et al., 2022).

Судя по рис. 1–3, закономерности изменения БП древесины и коры в градиентах температур и осадков у всех 9 древесных видов (родов) Евразии полностью повторяют закономерности изменения надземной фитомассы деревьев и древостоев. Таким образом, в градиентах температур и осадков на территории Евразии происходит смена лимитирующего фактора по показателям как фитомассы деревьев и фитомассы и ЧПП древостоев, так и БП древесины и коры основных лесообразующих видов. Подобная смена лимитирующего фактора была показана на примере радиального прироста березы (Фонти, 2020). На меридиональ-

ном трансекте в северной тайге Сибири лимитирующим фактором является температура, а в зоне степи — осадки, при этом смена лимитирующего фактора происходит в подзоне средней тайги.

ВЫВОДЫ

В ответ на поставленные задачи нашего исследования мы можем резюмировать:

— при моделировании изменений БП древесины и коры деревьев лесобразующих видов Евразии в связи с территориально обусловленными показателями температур и осадков на трансконтинентальном уровне подтверждено действие закона лимитирующего фактора;

— вклады независимых переменных в объяснение изменчивости БП древесины и коры составили: дендрометрических переменных — от 4 до 15%, климатических переменных — от 11 до 19% и видовой принадлежности деревьев — от 74 до 77%.

— показана возможность применения построенных моделей БП древесины и коры деревьев, чувствительных к территориальным изменениям температур и осадков, при прогнозировании изменений БП деревьев во времени на основе принципа пространственно-временного замещения;

— установлена общая для основных древесных видов закономерность смены лимитирующего фактора: в достаточно влагообеспеченных климатических поясах повышение температуры вызывает увеличение как БП древесины и коры, так и фитомассы деревьев и древостоев, а во влагодефицитных поясах — ее снижение; в теплых климатических поясах сокращение осадков вызывает снижение БП и фитомассы, а в холодных — ее увеличение. В одних условиях лимитирующим фактором является как недостаток, так и избыток тепла, а в других — как недостаток, так и избыток осадков относительно некоторой нормы. Таким образом, климатическая обусловленность исследуемых биопродукционных показателей имеет общий характер как для количественных, так и для квалитетических показателей деревьев и древостоев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева И.И., Родман Л.С. Ботаника. М.: КолосС, 2003. 528 с.
- Дрейнер Н., Смит Г. Прикладной регрессионный анализ. М.: Статистика, 1973. 392 с.
- Лиена И.Я. Динамика древесных запасов: Прогнозирование и экология. Рига: Зинатне, 1980. 170 с.
- Полубояринов О.И. Плотность древесины. М.: Лесн. пром-сть, 1976. 160 с.
- Исаева Л.Н. Метод расчета локальной и средней плотности абсолютно сухой древесины в стволах сосны и лиственницы // Лесоведение. 1978. № 4. С. 90–94.
- Мелехов В.И., Бабич Н.А., Корчагов С.А. Качество древесины сосны в культурах. Архангельск: Изд-во АГТУ, 2003. 110 с.
- Усольцев В.А., Цепордей И.С. Квалиметрия фитомассы лесных деревьев: плотность и содержание сухого вещества: монография. Екатеринбург: Уральский государственный лесотехнический университет, Ботанический сад УрО РАН, 2020. 182 с. (CD-ROM). https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/10022/1/Usolcev_20.pdf
- Усольцев В.А., Цепордей И.С. Климатически обусловленные территориальные изменения фитомассы деревьев лесобразующих видов Евразии и их прогнозирования // Сибирский лесной журн. 2021а. № 6. С. 72–90.
- Усольцев В.А., Цепордей И.С. Принцип пространственно-временного замещения в экологии и прогнозирования биомассы *Picea* spp. при изменении климата // Хвойные бореальной зоны. 2021б. Т. 39. № 4. С. 269–275.
- Усольцев В.А., Цепордей И.С., Азаренок М.В. Климатически обусловленные пространственные и темпоральные изменения биомассы рода *Abies* spp. Евразии в контексте закона лимитирующего фактора // Хвойные бореальной зоны. 2021. Т. 39. № 5. С. 392–400.
- 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. ... докт. биол. наук: 03.02.08. Красноярск: СибФУ, 2020. 45 с.
- Baskerville G.L. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass // Canadian J. Forest Research. 1972. V. 2. P. 49–53.
- Billard A., Bauer R., Mothe F., Colin F., Longuetaud F. Vertical variations in wood basic density for two softwood species // European J. Forest Research. 2021. V. 140. P. 1401–1416.
- Bouriaud O., Leban J.-M., Bert D., Deleuze C. Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce // Tree Physiology. 2005. V. 25. P. 651–660.
- Castro V.R., Chambi-Legoas R., Filho M.T., Surdi P.G., Zanuncio J.C., Zanuncio A.J.V. The effect of soil nutrients and moisture during ontogeny on apparent wood density of *Eucalyptus grandis* // Scientific Reports. 2021. V. 11. № 1. Article 2530. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59559-2>
- Falster D.S., Duursma R.A., Ishihara M.I., Barneche D.R., FitzJohn R.G., Vårhammar A., Aiba M., Ando M., Anten N., Aspinwall M.J., Baltzer J.L., Baraloto C., Battaglia M., Battles J.J., Bond-Lamberty B., van Breugel M., Camac J., Claveau Y., Coll L., Dannoura M., Delagrangé S., Domec J.-C., Fatemi F., Feng W., Gargaglione V., Goto Y., Hagihara A., Hall J.S., Hamilton S., Harja D., Hiura T., Holdaway R., Hutley L.S., Ichie T., Jokela E.J., Kantola A., Kelly J.W.G., Kenzo T., King D., Kloeppel B.D., Kohyama T., Komiyama A., Laclau J.-P., Lusk C.H., Maguire D.A., le Maire G., Mäkelä A.,

- Markestijn L., Marshall J., McCulloh K., Miyata I., Mokany K., Mori S., Myster R.W., Nagano M., Naidu S.L., Nouvellon Y., O'Grady A.P., O'Hara K.L., Ohtsuka T., Osada N., Osunkoya O.O., Peri P.L., Petritan A.M., Poorter L., Portsmouth A., Potvin C., Ransijn J., Reid D., Ribeiro S.C., Roberts S.D., Rodríguez R., Saldaña-Acosta A., Santa-Regina I., Sasa K., Selaya N.G., Sillett S.C., Sterck F., Takagi K., Tange T., Tanouchi H., Tissue D., Umehara T., Utsugi H., Vadeboncoeur M.A., Valladares F., Vanninen P., Wang J.R., Wenk E., Williams R., Ximenes F. de Aquino, Yamaba A., Yamada T., Yamakura T., Yanai R.D., York R.A. BAAD: a Biomass And Allometry Database for woody plants // *Ecology*. 2015. V. 96. Article 1445.
- Fearnside P.M. Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia // *Forest Ecology and Management*. 1997. V. 90. № 1. P. 59–89.
- Freese F. Linear regression methods for forest research. USDA Forest Service. Res. Paper FPL 17. Madison, 1964. 136 p.
- Fu L.Y., Zeng W.S., Tang S.Z., Sharma R.P., Li H.K. Using linear mixed model and dummy variable model approaches to construct compatible single-tree biomass equations at different scales – A case study for Masson pine in Southern China // *J. Forest Science*. 2012. V. 58. № 3. P. 101–115.
- Fujimoto T., Kita K., Kuromaru M. Genetic control of intraring wood density variation in hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*) // *Wood Science and Technology*. 2008. V. 42. P. 227–240.
- Howe J.P. Relationship of climate to the specific gravity of four Costa Rican hardwoods, an exploratory study // *Wood Fiber*. 1974. V. 5. P. 347–352.
- Jacobs M.W., Cunia T. Use of dummy variables to harmonize tree biomass tables // *Canadian J. Forest Research*. 1980. V. 10. № 4. P. 483–490.
- Kattge J., Bönsch G., Díaz S., Lavorel S., Prentice I.C., Leadley P., Tautenhahn S. et al. TRY plant trait database – Enhanced coverage and open access // *Global Change Biology*. 2020. V. 26. P. 119–188.
- Kellomäki S. On geoclimatic variation in basic density of Scots pine wood // *Silva Fennica*. 1979. V. 13. № 1. P. 55–64.
- Kerfriden B., Bontemps J.-D., Leban J.-M. Variations in temperate forest stem biomass ratio along three environmental gradients are dominated by interspecific differences in wood density // *Plant Ecology*. 2021. V. 222. № 3. P. 289–303.
- Lachowicz H., Bieniasz A., Wojtan R. Variability in the basic density of silver birch wood in Poland // *Silva Fennica*. 2019. V. 53. № 1. Article id 9968.
- Mikola P. On variations in tree growth and their significance to growth studies // *Communicationes Instituti forestalis Fenniae*. 1950. V. 38. № 5. P. 1–131.
- Molteberg D., Høibø O. Modelling of wood density and fibre dimensions in mature Norway spruce // *Canadian J. Forest Research*. 2007. V. 37. № 8. P. 1373–1389.
- Saikku O. The effect of fertilization on the basic density of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). A densitometric study on the X ray chart curves of wood // *Communicationes Instituti forestalis Fenniae*. 1975. V. 85. № 3. P. 1–49.
- Sousa V.B., Louzada J.L., Pereira H. Age trends and within-site effects in wood density and radial growth in *Quercus faginea* mature trees // *Forest Systems*. 2016. V. 25. № 1. Article e053.
- St-Germain J.-L., Krause C. Latitudinal variation in tree-ring and wood cell characteristics of *Picea mariana* across the continuous boreal forest in Quebec // *Canadian J. Forest Research*. 2008. V. 38. № 6. P. 1397–1405.
- Swenson N.G., Enquist B.J. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community – wide variation across latitude and elevation // *American J. Botany*. 2007. V. 94. № 3. P. 451–459.
- Télles J.R.G., Martínez A.V., de la Rosa A.B., Grande J.C., Mendoza C.P. Radial variation of basic density in *Pinus patula* Schltdl. et Cham. in three locations from Hidalgo state // *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*. 2011. V. 2. № 7. P. 71–78.
- Usoltsev V.A. Stem taper, density and dry matter content in biomass of trees growing in Central Eurasia: CD-mono-graph. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, Botanical Garden of Ural Branch of RAS, 2020. Available at: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/9649>
- Usoltsev V.A., Shobairi S.O.R., 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 // *Environment and Ecology*. 2020a. V. 38. P. 300–315.
- Usoltsev V.A., Shobairi S.O.R., Tsepordey I.S., Chasovskikh V.P. Additive model of aboveground biomass of larch single-trees related to age, DBH and height, sensitive to temperature and precipitation in Eurasia // *J. Applied Sciences & Environmental Management*. 2020b. V. 24. P. 1759–1766.
- Usoltsev V., Zukow W., Tsepordey I. Climatically determined spatial and temporal changes in the biomass of *Pinus* sp. of Eurasia in the context of the law of the limiting factor // *Ecological Questions*. 2022. V. 33. № 1. P. 15–23. <https://doi.org/10.12775/EQ.2022.007>
- Vieira J., Carvalho A., Campelo F. Tree growth under climate change: Evidence from xylogenesis timings and kinetics // *Frontiers in Plant Science*. 2020. V. 11. Article 90.
- Wiemann M.C., Williamson G.B. Geographic variation in wood specific gravity: effects of latitude, temperature and precipitation // *Wood and Fiber Science*. 2002. V. 34. № 1. P. 96–107.
- World Weather Maps, 2007. <https://www.mapsofworld.com/referrals/weather>
- Zanne A.E., Lopez-Gonzalez G., Coomes D.A., Illic J., Jansen S., Lewis S.L., Miller R.B., Swenson N.G., Wiemann M.C., Chave J. Global wood density database. Dryad, 2009. Identifier: <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>
- Zeng W.S. Developing tree biomass models for eight major tree species in China. In: Biomass volume estimation and valorization for energy. Chapter 1. Intech Publ., 2017. P. 3–21.
- Zhang L., Shi H. Local modeling of tree growth by geographically weighted regression // *Forest Science*. 2003. V. 50. № 2. P. 225–244.

Density of Tree Wood and Bark in Climatic Gradients of Eurasia

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

¹Botanical Garden, Ural Branch of the RAS, 8 Marta st. 202a, Yekaterinburg, 620144 Russia

²Ural State Forest Engineering University, Sibirsky tract, 37, Yekaterinburg, 620100 Russia

*E-mail: Usoltsev50@mail.ru

Under the conditions of climate changing, the biospheric role of forest cover is increasing, as well as the relevance of research on the carbon depositing capacity of the world's forests. These studies include an assessment of the trees' and stands' biological productivity, which includes not only phytomass, but also the basic density (BD) of stem wood and bark. In our study, allometric models of the BD of wood and bark of 9 forest-forming tree species of Northern Eurasia have been developed, including such independent variables as the tree age, the stem diameter, as well as the average temperature of January and average annual precipitation. The structure of a mixed-effects model is applied, in which the affiliation of the source data to each of the tree species is encoded by a set of dummy variables. Based on the space-for-time substitution principle, the obtained patterns of BD changes in spatial climatic gradients are used to predict their changes in temporal gradients. The effect of Liebig's law of limiting factor in predicting BD in spatial and temporal climatic gradients has been confirmed. The revealed patterns of changes in the BD of wood and bark in temperature and precipitation gradients completely repeat the previously established patterns of changes in phytomass and net primary production of trees and stands of Eurasia in the same gradients. This means that the climatic conditionality of the studied indicators of biological productivity has a common nature for both quantitative and qualitative indicators of trees and stands.

Keywords: *qualimetric indicators, the principle of space-for-time substitution, allometric models, limiting factors, air temperature, precipitation.*

REFERENCES

- Andreeva I.I., Rodman L.S., *Botanika* (Botany), Moscow: KolosS, 2003, 528 p
- Baskerville G.L., Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass, *Canadian J. Forest Research*, 1972, Vol. 2, pp. 49–53.
- Billard A., Bauer R., Mothe F., Colin F., Longuetaud F., Vertical variations in wood basic density for two softwood species, *European J. Forest Research*, 2021, Vol. 140, pp. 1401–1416.
- Bouriaud O., Leban J.-M., Bert D., Deleuze C., Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce, *Tree Physiology*, 2005, Vol. 25, pp. 651–660.
- Castro V.R., Chambi-Legoas R., Filho M.T., Surdi P.G., Zanuncio J.C., Zanuncio A.J.V., The effect of soil nutrients and moisture during ontogeny on apparent wood density of *Eucalyptus grandis*, *Scientific Reports*, 2021, Vol. 11, No. 1, Article 2530. doi 10.1038/s41598-020-59559-2
- Dreiper N., Smit G., *Prikladnoi regressionnyi analiz* (Applied regression analysis), Moscow: Finansy i statistika, 1986, 366 p.
- Falster D.S., Duursma R.A., Ishihara M.I., Barneche D.R., FitzJohn R.G., Vårhammar A., Aiba M., Ando M., Anten N., Aspinwall M.J., Baltzer J.L., Baraloto C., Battaglia M., Battles J.J., Bond-Lamberty B., van Breugel M., Camac J., Claveau Y., Coll L., Dannoura M., Delagrange S., Domec J.-C., Fatemi F., Feng W., Gargaglione V., Goto Y., Hagihara A., Hall J.S., Hamilton S., Harja D., Hiura T., Holdaway R., Hutley L.S., Ichie T., Jokela E.J., Kantola A., Kelly J.W.G., Kenzo T., King D., Kloeppel B.D., Kohyama T., Komiya A., Laclau J.-P., Lusk C.H., Maguire D.A., le Maire G., Mäkelä A., Markesteijn L., Marshall J., McCulloh K., Miyata I., Mokany K., Mori S., Myster R.W., Nagano M., Naidu S.L., Nouvellon Y., O'Grady A.P., O'Hara K.L., Ohtsuka T., Osada N., Osunkoya O.O., Peri P.L., Petritan A.M., Poorter L., Portsmouth A., Potvin C., Ransijn J., Reid D., Ribeiro S.C., Roberts S.D., Rodríguez R., Saldaña-Acosta A., Santa-Regina I., Sasa K., Selaya N.G., Sillett S.C., Sterck F., Takagi K., Tange T., Tanouchi H., Tissue D., Umehara T., Utsugi H., Vadeboncoeur M.A., Valladares F., Vanninen P., Wang J.R., Wenk E., Williams R., Ximenes F. de Aquino, Yamaba A., Yamada T., Yamakura T., Yanai R.D., York R.A., BAAD: a Biomass And Allometry Database for woody plants, *Ecology*, 2015, Vol. 96, Article 1445.
- Fearnside P.M., Wood density for estimating forest biomass in Brazilian Amazonia, *Forest Ecology and Management*, 1997, Vol. 90, No. 1, pp. 59–89.
- Fonti M.V., *Klimaticheskii signal v parametrakh godichnykh kolets (plotnosti drevesiny, anatomicheskoi strukture i izotopnom sostave) khvoynykh i listvennykh vidov derev'ev v razlichnykh prirodno-klimaticheskikh zonakh Evrazii. Avtoref. diss. dokt. biol. nauk* (Climatic signal in tree ring parameters (wood density, anatomical structure and isotope composition) of coniferous and deciduous tree species in various climatic zones of Eurasia. Extended abstract of Doctor's biol. sci. thesis), Krasnoyarsk: SibFU, 2020, 45 p.
- Freese F., *Linear regression methods for forest research*, USDA Forest Service, Res. Paper FPL 17, Madison, 1964. 136 p.
- Fu L.Y., Zeng W.S., Tang S.Z., Sharma R.P., Li H.K., Using linear mixed model and dummy variable model approaches to construct compatible single-tree biomass equations at different scales – A case study for Masson pine in Southern China, *J. Forest Science*, 2012, Vol. 58, No. 3, pp. 101–115.
- Fujimoto T., Kita K., Kuromaru M., Genetic control of intra-ring wood density variation in hybrid larch (*Larix gmelinii* var. *japonica* × *L. kaempferi*), *Wood Science and Technology*, 2008, Vol. 42, pp. 227–240.

- Howe J.P., Relationship of climate to the specific gravity of four Costa Rican hardwoods, an exploratory study, *Wood Fiber*, 1974, Vol. 5, pp. 347–352.
- Isaeva L.N., Metod rascheta lokal'noi i srednei plotnosti absolutno sukhoi drevesiny v stvolakh sosny i listvennitsy (Method of calculating the local and average density of absolutely dry wood in the trunks of pine and larch), *Lesovedenie*, 1978, No. 4, pp. 90–94.
- Jacobs M.W., Cunia T., Use of dummy variables to harmonize tree biomass tables, *Canadian J. Forest Research*, 1980, Vol. 10, No. 4, pp. 483–490.
- Kattge J., Bönsch G., Díaz S., Lavorel S., Prentice I.C., Leadley P., Tautenhahn S. et al., TRY plant trait database – Enhanced coverage and open access, *Global Change Biology*, 2020, Vol. 26, pp. 119–188.
- Kellomäki S., On geoclimatic variation in basic density of Scots pine wood, *Silva Fennica*, 1979, Vol. 13, No. 1, pp. 55–64.
- Kerfriden B., Bontemps J.-D., Leban J.-M., Variations in temperate forest stem biomass ratio along three environmental gradients are dominated by interspecific differences in wood density, *Plant Ecology*, 2021, Vol. 222, No. 3, pp. 289–303.
- Lachowicz H., Bieniasz A., Wojtan R., Variability in the basic density of silver birch wood in Poland, *Silva Fennica*, 2019, Vol. 53, No. 1, Article id: 9968.
- Liepa I.Y., *Dinamika drevesnykh zasposov: Prognozirovanie i ekologiya* (Wood Stock Dynamics: Forecast and Ecology), Riga: Zinatne, 1980, 170 p.
- Melekhov V.I., Babich N.A., Korchagov S.A., *Kachestvo drevesiny sosny v kul'turakh* (The quality of pine wood in crops), Arkhangelsk: Izd-vo Arangel'skogo gos. tekhn. universiteta, 2003, 110 p.
- Mikola P., On variations in tree growth and their significance to growth studies, *Communicationes Instituti forestalis Fenniae*, 1950, Vol. 38, No. 5, pp. 1–131.
- Molteberg D., Høibø O., Modelling of wood density and fibre dimensions in mature Norway spruce, *Canadian J. Forest Research*, 2007, Vol. 37, No. 8, pp. 1373–1389.
- Poluboyarinov O.I., *Plotnost' drevesiny* (The density of wood), Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1976, 159 p.
- Saikkku O., The effect of fertilization on the basic density of Scots pine (*Pinus silvestris* L.). A densitometric study on the X ray chart curves of wood, *Communicationes Instituti forestalis Fenniae*, 1975, Vol. 85, No. 3, pp. 1–49.
- Sousa V.B., Louzada J.L., Pereira H., Age trends and within-site effects in wood density and radial growth in *Quercus faginea* mature trees, *Forest Systems*, 2016, Vol. 25, No. 1, Article e053.
- St-Germain J.-L., Krause C., Latitudinal variation in tree-ring and wood cell characteristics of *Picea mariana* across the continuous boreal forest in Quebec, *Canadian J. Forest Research*, 2008, Vol. 38, No. 6, pp. 1397–1405.
- Swenson N.G., Enquist B.J., Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community – wide variation across latitude and elevation, *American J. Botany*, 2007, Vol. 94, No. 3, pp. 451–459.
- Télles J.R.G., Martínez A.V., de la Rosa A.B., Grande J.C., Mendoza C.P., Radial variation of basic density in *Pinus patula* Schltdl. et Cham. in three locations from Hidalgo state, *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 2011, Vol. 2, No. 7, pp. 71–78.
- Usoltsev V., Zukow W., Tsepordey I., Climatically determined spatial and temporal changes in the biomass of *Pinus* sp. of Eurasia in the context of the law of the limiting factor, *Ecological Questions*, 2022, Vol. 33, No. 1, pp. 15–23. <http://dx.doi.org/10.12775/EQ.2022.007>
- Usoltsev V.A., Shobairi S.O.R., 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, *Environment and Ecology*, 2020a, Vol. 38, pp. 300–315.
- Usoltsev V.A., *Stem taper, density and dry matter content in biomass of trees growing in Central Eurasia*: CD-monograph, Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University, Botanical Garden of Ural Branch of RAS, 2020, available at: <https://elar.usfeu.ru/handle/123456789/9649>
- Usolt'sev V.A., Tsepordei I.S., Azarenok M.V., Klimaticheskii obuslovlennyye prostranstvennyye i temporal'nye izmeneniya biomassy roda *Abies* spp. Evrazii v kontekste zakona limitiruyushchego faktora (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'noi zony*, 2021, Vol. 39, No. 5, pp. 392–400.
- Usolt'sev V.A., Tsepordei I.S., Klimaticheskii obuslovlennyye territorial'nye izmeneniya fitomassy derev'ev lesobrazuyushchikh vidov Evrazii i ikh prognozirovanie (Climatically caused territorial changes in the phytomass of forest-forming tree species of Eurasia and their forecasting), *Sibirskii lesnoi zhurnal*, 2021a, No. 6, pp. 72–90.
- Usolt'sev V.A., Tsepordei I.S., *Kvalimetriya fitomassy lesnykh derev'ev: plotnost' i sodержanie sukhogo veshchestva* (Qualimetry of forest tree biomass: density and dry matter content), Ekaterinburg: Ural'skii gosudarstvennyi lesotekhnicheskii universitet, Botanicheskii sad UrO RAN, 2020, 182 p., available at: https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/10022/1/Usoltcev_20.pdf
- Usolt'sev V.A., Tsepordei I.S., Printsip prostranstvenno-vremennogo zameshcheniya v ekologii i prognozirovanie biomassy *Picea* spp. pri izmenenii klimata (The principle of space-for-time substitution in ecology and the prediction of *Picea* spp. biomass with climate change), *Khvoynye boreal'noi zony*, 2021b, Vol. 39, No. 4, pp. 269–275.
- Usoltsev V.A., Shobairi S.O.R., Tsepordey I.S., Chasovskikh V.P., Additive model of aboveground biomass of larch single-trees related to age, DBH and height, sensitive to temperature and precipitation in Eurasia, *J. Applied Sciences & Environmental Management*, 2020b, Vol. 24, pp. 1759–1766.
- Vieira J., Carvalho A., Campelo F., Tree growth under climate change: Evidence from xylogenesis timings and kinetics, *Frontiers in Plant Science*, 2020, Vol. 11, Article 90.
- Wiemann M.C., Williamson G.B., Geographic variation in wood specific gravity: effects of latitude, temperature and precipitation, *Wood and Fiber Science*, 2002, Vol. 34, No. 1, pp. 96–107.
- World Weather Maps, 2007, available at: <https://www.mapsofworld.com/referrals/weather>
- Zanne A.E., Lopez-Gonzalez G., Coomes D.A., Ilic J., Jansen S., Lewis S.L., Miller R.B., Swenson N.G., Wiemann M.C., Chave J., *Global wood density database*, Dryad, 2009, Identifier: <http://hdl.handle.net/10255/dryad.235>
- Zeng W.S., Developing tree biomass models for eight major tree species in China, In: *Biomass volume estimation and valorization for energy*, Chapter 1, Intech Publ., 2017, pp. 3–21.
- Zhang L., Shi H., Local modeling of tree growth by geographically weighted regression, *Forest Science*, 2003, Vol. 50, No. 2, pp. 225–244.