

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 630*181+630*232.1

МЕТОДЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ РЕАКЦИИ ДЕРЕВЬЕВ НА КЛИМАТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПО ДАННЫМ ИСПЫТАНИЙ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ КУЛЬТУР

А. В. Лебедев

*Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К. А. Тимирязева
127434, Москва, ул. Тимирязевская, 49*

E-mail: alebedev@rgau-msha.ru

Поступила в редакцию 04.12.2024 г.

Принята к публикации 17.03.2025 г.

Происходящее в последние десятилетия потепление климата значительно воздействует на популяции деревьев, они или адаптируются к новым условиям, или гибнут. Результаты опытов по выращиванию географических культур могут стать надежной основой для изучения реакции деревьев на изменение окружающей среды. Как индивидуальные функции переноса и реакции, так и более сложные модели (обобщенная функция переноса и универсальные функции реакции и переноса) относятся к полезным инструментам для решения задач, связанных с прогнозированием реакции популяций деревьев (рост, продуктивность и выживаемость) на климатические изменения и с оценкой их адаптационного потенциала, с разработкой рекомендаций по переброске семян (включая вспомогательную миграцию) и климатически оптимального лесосеменного районирования, по сохранению и повышению ресурсного и экологического потенциала лесов будущего. Результаты исторических и современных опытов по изучению реакции географических культур на стремительно происходящее потепление климата приобретают особую научную и практическую ценность.

Ключевые слова: *расстояние переноса, функция переноса, функция реакции, генетические эффекты, фенотипическая пластичность, адаптация видов, климатически оптимизированное лесное хозяйство.*

DOI: 10.15372/SJFS20250201

ВВЕДЕНИЕ

Деревья по сравнению с другими растениями характеризуются относительно медленным ростом и длительными сроками прохождения стадий онтогенеза. Количество поступающего тепла и доступной влаги, концентрация углекислого газа в атмосфере играют решающую роль в распространении, выживаемости, интенсивности роста, сроках наступления и продолжительности фенологических явлений (Kurpisz, Pawłowski, 2022). В последние десятилетия происходит стремительное потепление климата,

оказывающее значительное воздействие на долгоживущие организмы, включая деревья, которые или адаптируются к новым условиям, или гибнут (Kijowska-Oberc et al., 2020). При этом наблюдаются смещение ареалов видов, сопровождающееся гибелью локальных популяций на южных границах (Morin, Thuiller, 2009; Chen et al., 2011), сокращение экосистемных услуг лесов (Chakraborty et al., 2024) и, согласно прогнозам (Thomas et al., 2004), в будущем проявятся более серьезные последствия. В исследовании L. Leites и M. B. Garzón (2023), охватывающем 58 экономически ценных видов деревьев из

умеренной и бореальной зон, выявлены доказательства генетической адаптации к местному климату для 79 % видов (для хвойных – 87.5 %, для широколиственных – 67 %), адаптационное запаздывание проявляется у 50 % видов. В качестве основных факторов, обуславливающих реакцию деревьев на климатические изменения, рассматриваются внутривидовая генетическая изменчивость (Violle et al., 2012; Moran et al., 2016; Des Roches et al., 2018) и фенотипическая пластичность (Mátyás, 2021; Kurjak et al., 2024). Также в некоторых исследованиях учитываются межвидовая конкуренция (Buechling et al., 2017; Ford et al., 2017; Magalhães et al., 2021) и эпигенетические механизмы адаптации (Sow et al., 2018; Kurpisz, Pawłowski, 2022).

Изучению реакции деревьев и древостоев на климатические изменения посвящены многие исследования, основанные на анализе рядов радиального прироста (Huang et al., 2013; Матвеев, 2017; Pretzsch et al., 2017; Сапанов, 2019; Alekseev, Sharma, 2020; Румянцев и др., 2022; Wang et al., 2022), на данных с постоянных пробных площадей (Pretzsch et al., 2014; Hiura et al., 2019; Сеннов, 2000; Лебедев, 2023; Lebedev, 2023) или нескольких циклов национальных инвентаризаций лесов (Hogan et al., 2024; Ryu et al., 2024). Первоначальной целью большинства опытов с географическими культурами было выявление лучших происхождений (Mátyás, 1996), но эти данные также могут быть надежной основой для изучения реакции деревьев на новые условия окружающей среды (Leites et al., 2012). В последние десятилетия в зарубежных (Mátyás, 1987, 1994, 1996; Carter, 1996; Rehfeldt et al., 1999a, b; Wang et al., 2010; Luo et al., 2024) и ряде российских (Наквасина и др., 2016, 2018) публикаций показана роль географических культур как природной модели имитации влияния изменения климатических факторов на рост, выживаемость и продуктивность деревьев. С начала 1990-х годов за рубежом большое развитие получили моделирование фенотипических признаков популяций от климатических факторов (мест происхождения и испытания) и использование таких моделей в практике ведения лесного хозяйства, но в России это направление представлено слабо.

Цель обзора – рассмотрение основных подходов к моделированию реакции деревьев на климатические изменения по данным испытаний географических культур и обсуждение их применения для перехода к климатически оптимизированному лесному хозяйству.

ФУНКЦИИ РЕАКЦИИ И ПЕРЕНОСА ПОПУЛЯЦИЙ

Фенотипические признаки популяций деревьев могут быть выражены в виде функции от географических (широта, долгота, высота над уровнем моря) и климатических (среднегодовая температура, годовое количество осадков, продолжительность вегетационного периода и т. д.) переменных. Самые ранние исследования в этом направлении были сосредоточены на выборе оптимальных диапазонов условий окружающей среды, в которых могут выращиваться наиболее значимые виды деревьев (Mangold, Libby, 1978; Roberds, Namkoong, 1989; Raymond, Lindgren, 1990). С начала 1990-х годов кроме традиционного отбора перспективных климатипов в опытах с географическими культурами стали активно изучаться корреляционные связи между количественными показателями популяций и климатическими факторами (Mátyás, 1994; Carter, 1996; Rehfeldt et al., 1999b).

Среди многообразия фенотипических признаков популяций деревьев к наиболее распространенному, изучаемому в большинстве исследований, относится высота как наиболее простой и информативный показатель (Rehfeldt et al., 1999b; Yang et al., 2015; Liziniewicz et al., 2023; Mátyás et al., 2023). Для более комплексного понимания влияния генетической структуры популяций и экологических факторов немаловажное значение имеют диаметр дерева (Krajmerova et al., 2009; Kerr et al., 2015; Horváth, Mátyás, 2016), сохранность и выживаемость (Chakraborty et al., 2019b; Pedlar et al., 2021a, b), запас древесины (Wang et al., 2006; O'Neill et al., 2008), сроки наступления и продолжительность фенологических явлений (Chuine et al., 2000; Petkova et al., 2017; Skulason et al., 2018; Zeng, Wolkovich, 2024), химический состав растительных компонентов (Tarakanov et al., 2011), устойчивость к патогенам, вредителям и болезням (Кузьмина, Кузьмин, 2007; Petkova et al., 2014), качество семян (Кузнецова, 2009) и др. В зависимости от цели ведения лесного хозяйства наборы анализируемых фенотипических признаков могут различаться. Например, при выращивании лесов для заготовки древесины наибольшую важность будут иметь запас и объемообразующие показатели, механические свойства древесины и ее качество, а для целей депонирования углерода – долговечность и биомасса.

Функции, которые описывают фенотипическую реакцию разных популяций на одном экспериментальном участке, называются *индивидуальными уравнениями (функциями) переноса (individual transfer function)*, а множества фенотипов одной и той же популяции (или генотипа) в разных условиях – *индивидуальными уравнениями (функциями) реакции (individual response function)*. В первом случае решающую роль в изменчивости фенотипов играют генетические факторы, а во втором – условия окружающей среды (Roupon et al., 2021; Mátyás et al., 2023).

Генетическая изменчивость популяций на экспериментальном участке может быть связана с расстоянием переноса. Для удобства сопоставления данных с разных участков С. Mátyás (1987) предложил рассчитывать *экологическую дистанцию (ecological distance, ecodistance)* – показатель изменения параметров окружающей среды, выраженный как разность экологических характеристик между местом происхождения и проведения эксперимента (Mátyás, Yeatman, 1992). Нулевое значение экологическая дистанция принимает для популяций местного происхождения, отрицательные – для перенесенных на север и положительные – для перенесенных на юг. Позднее G. E. Rehfeldt и соавт. (1999a, 2002) предложили аналогичный показатель – *климатическую дистанцию (climate distance)* переноса. Экологическая и климатическая дистанции часто называются *расстоянием переноса (transfer distance)*, выражаемым как разность климатических переменных места проведения эксперимента и происхождения популяции (Petkova, 2018; George et al., 2020; Looney et al., 2024):

$$\Delta X = X_s - X_p, \quad (1)$$

где ΔX – расстояние переноса, X_s – климатическая переменная места проведения эксперимента, X_p – климатическая переменная места происхождения климатипа.

Расстояние переноса, рассчитанное по формуле (1), для местных популяций близко к нулю. Отрицательные значения принимает в случае переброски семян из более теплых/влажных условий в более прохладные/сухие, а положительные – из более прохладных/сухих в более теплые/влажные (Pedlar et al., 2021b).

Для более полного охвата многомерного климатического пространства используется расстояние Евклида, рассчитываемое для стандартизированных (приведенных к одному масштабу)

переменных (O'Neill et al., 2017; Capblancq et al., 2023; Richardson et al., 2024):

$$\Delta X = \sqrt{\Delta X_1^2 + \Delta X_2^2 + \dots + \Delta X_n^2}, \quad (2)$$

где ΔX – расстояние переноса, ΔX_n – линейное расстояние переноса для стандартизированной n -й климатической переменной.

Значения климатических переменных могут быть получены из глобальных наборов данных, например CHELSA (Karger et al., 2017, 2020) или WorldClim (Fick, Hijmans, 2017). Климатическое пространство характеризуется множеством переменных, поэтому для функций нормы реакции и переноса обычно отбираются наиболее сильно коррелирующие с изучаемым фенотипическим признаком или наиболее важные с биологической точки зрения. Клинные эффекты достаточно хорошо объясняются изменчивостью температуры, а в некоторых случаях фенотипические признаки популяций имеют сильную корреляцию с количеством осадков (Aitken et al., 2008). Наиболее распространенные климатические переменные – это среднегодовая температура воздуха и годовое количество осадков, которые обеспечивают хорошие статистические оценки моделей (Park, Rodgers, 2023). В ряде работ (Rehfeldt et al. 1999a, b; St Clair et al., 2005) показано, что градиентам влажности, особенно летних осадков, соответствуют слабые или умеренные клинные эффекты. В публикации Т. Wang и соавт. (2006) отмечается, что индексы засушливости климата – более важный фактор по сравнению с осадками. По мнению С. Körner (2021), среднегодовая температура имеет низкое биологическое значение, а экстремальные погодные явления определяют способность популяций к адаптации и выживанию, поэтому большее внимание следует уделять климатическим переменным, которые имеют явные воздействия на процессы роста деревьев, например суммам накопленных температур, срокам первых и последних заморозков, индексам летних засух, испарению влаги и дефициту влажности, продолжительности вегетационного периода (Park, Rodgers, 2023).

Метод главных компонент (PCA) находит широкое применение для упрощения наборов данных коррелированных климатических переменных путем сокращения их количества (Rehfeldt, 1991; Mátyás, 1994; Beaulieu et al., 2004; Ukrainetz et al., 2011; Montwe et al., 2018; Torres-Sánchez et al., 2023). При одновременном многомерном анализе многочисленных феноти-

пических признаков и климатических переменных обычно выявляется, что первая главная компонента (PC1) для фенотипических признаков сильнее всего коррелирует с температурными переменными (зимние или летние температуры), а вторая (PC2) – с переменными влажности (St Clair et al., 2005; Wang et al., 2006; Aitken et al., 2008; Bower, Aitken, 2008). Таким образом, на дифференциации популяций больше сказывается потепление, чем изменение количества поступающей влаги.

Математические модели для функций реакции и переноса должны соответствовать гладким кривым, достигающим максимума в оптимальном для популяций климате, что соответствует фундаментальным законам экологии: закону оптимума, закону минимума Либиха, закону толерантности Шелфорда. При удалении в сторону неблагоприятных условий кривая должна асимптотически приближаться к нулю (Leites, Garzón, 2023). К основным видам моделей относятся линейная и квадратическая (Mátyás, Yeatman, 1992; Carter, 1996; Ujvári-Jármay et al., 2016; Pedlar, McKenney, 2017; Zeltiņš et al., 2019; Nakvasina, Prozherina, 2021; Lu et al., 2024), а также нелинейные: Гаусса (Kapeller et al., 2012; O'Neill et al., 2014, 2017), Вейбулла (Rehfeldt et al., 2008; O'Neill, Nigh, 2011), Коши (O'Neill et al., 2008; Thomson, Parker, 2008; Thomson et al., 2009; Di Fabio et al., 2024) и др. Некоторые математические модели функций реакции и переноса представлены в таблице.

Линейные и квадратические модели – одни из самых часто применяемых. Они используются в случае относительно небольших расстояний

переноса или при наличии ограниченного количества испытанных популяций (Zeltiņš et al., 2019). Их достоинство – это простота вычислений. Линейная модель является упрощением симметричных колоколообразных кривых и описывает фенотипический ответ популяций в небольшом климатическом диапазоне, при этом оптимальные условия могут находиться за его пределами (Foff et al., 2014; Mátyás et al., 2023).

К преимуществу нелинейных моделей (Гаусса, Коши, Вейбулла) относятся биологически интерпретируемые параметры. Например, для функций Гаусса и Коши параметры b_0 и c_0 соответствуют максимальной производительности популяций, b_1 и c_1 – оптимальным условиям среды, соответствующим максимальной производительности, b_2 и c_2 – размаху изменчивости условий среды (Raymond, Lindgren, 1990; Lindgren, Ying, 2000; Seebacher, Grigaltchik, 2014). В качестве недостатка нелинейных моделей L. P. Leites и соавт. (2012) указывают, что отсутствие наблюдений на экстремальных расстояниях переноса может мешать приближаться значениям признака к нулю, что требует наличия данных большого количества испытаний популяций. Также они вычислительно сложны, особенно в случае смешанных эффектов. В исследовании G. A. O'Neill и соавт. (2008) проанализированы 25 моделей индивидуальных функций переноса (включая функцию Вейбулла и гамма-функцию), позволяющих аппроксимировать асимметричные кривые. Из-за незначительного улучшения соответствия фактическим данным и сложности вычислений авторы отдали предпочтение более простым моделям.

Некоторые математические модели функций реакции и переноса

Модель	Функция	
	реакции	переноса
Линейная	$Y = a_0 + a_1 X + e$	$Y = a_0 + a_1 \Delta X + e$
Квадратическая	$Y = a_0 + a_1 X + a_2 X^2 + e$	$Y = a_0 + a_1 \Delta X + a_2 \Delta X^2 + e$
Гаусса	$Y = b_0 \exp\left(-\frac{(X - b_1)^2}{2b_2^2}\right) + e$	$Y = b_0 \exp\left(-\frac{(\Delta X - b_1)^2}{2b_2^2}\right) + e$
Коши	$Y = \frac{c_0}{1 + \left(\frac{X - c_1}{c_2}\right)^2} + e$	$Y = \frac{c_0}{1 + \left(\frac{\Delta X - c_1}{c_2}\right)^2} + e$

Примечание. Y – фенотипический признак популяции; X – климатическая переменная; ΔX – климатическая дистанция переноса; $a_0 - a_2$, $b_0 - b_2$, $c_0 - c_2$ – эмпирические коэффициенты; e – регрессионные остатки.

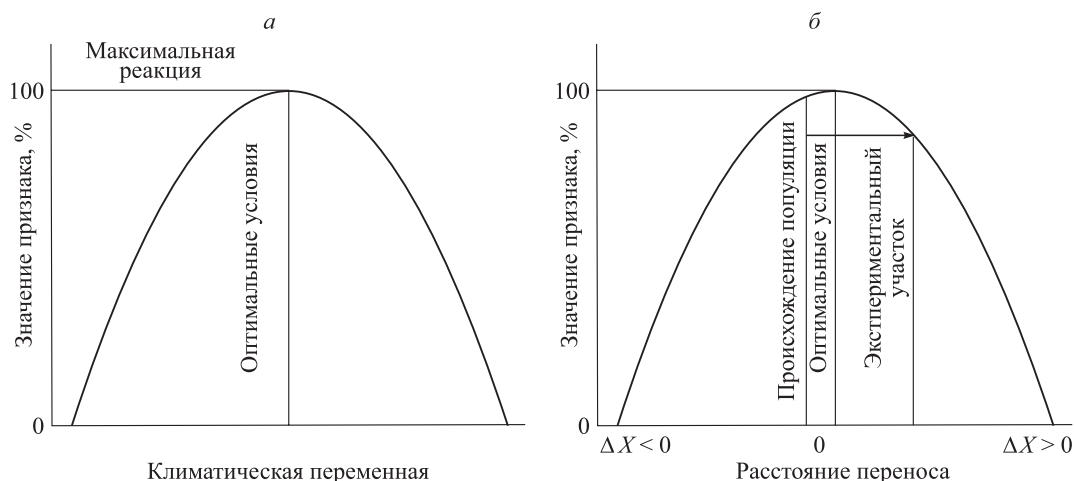


Рис. 1. Схематическое изображение квадратических функций: нормы реакции (а) и переноса (б) (по Kapeller et al., 2013).

В модели реакции и переноса может быть включено несколько климатических переменных. Это позволяет получать множественные уравнения, которые объясняют большую долю изменчивости признака популяций по сравнению с простыми однофакторными моделями (Andalo et al., 2005; Beaulieu, Rainville, 2005; Wang et al., 2006; Chmura, Modrzyński, 2023). В индивидуальные функции переноса в качестве независимой переменной могут также включаться климатические переменные мест происхождения популяций, а не расстояния переноса (Wang et al., 2006). В таком виде уравнение описывает в том числе генетическую изменчивость популяций по климатическим переменным на каждом отдельно взятом участке. Использование исходных климатических характеристик вместо расстояния переноса позволяет лучше выявлять дифференциацию популяций.

К наиболее изученным и часто применяемым относятся квадратические модели нормы реакции и переноса (рис. 1).

В модели нормы реакции исследуемый генотип под воздействием факторов окружающей среды формирует определенный фенотип. Она позволяет определить условия, в которых фенотипический признак достигает максимального значения, называемые климатическим оптимумом. Модель переноса позволяет выявить климатический диапазон, в котором деревья проявляют лучшую адаптацию. Обычно предполагается, что популяции лучше адаптированы к местным условиям, поэтому демонстрируют максимальные значения признака на небольших расстояниях переноса. При переносе на большие расстояния адаптационный потенциал сни-

жается и популяции демонстрируют снижение значений исследуемого признака (Kapeller et al., 2013). Рассмотренные функции нормы реакции и переноса – полезные инструменты для изучения влияния изменений климатических факторов на производительность популяций деревьев, но они применимы только для отдельных генотипов либо отдельных экспериментальных участков. Для прогнозирования влияния климата и генетических особенностей на фенотипические признаки в пределах ареала вида или его части необходимо использовать более сложные модели, к которым относятся обобщенные функции переноса.

ОБОБЩЕННАЯ ФУНКЦИЯ ПЕРЕНОСА

Данные с разных участков (или из разных экспериментов) могут объединяться в *обобщенную функцию переноса (general transfer function)*, исходя из предположения, что формы кривых и положение их вершин не имеют существенных различий в зависимости от экологических условий (Carter, 1996; Rehfeldt et al., 1999b; Andalo et al., 2005), т. е. нет генетической изменчивости в адаптации и фенотипической пластичности. Основное требование для таких функций переноса – наличие широкого диапазона климатических расстояний, позволяющего выявить снижение фенотипического признака на больших дистанциях (Leites, Garzón, 2023). Для сопоставления разных экспериментальных участков по производительности популяций зависимая переменная может включаться в модель в относительных единицах (O'Neill, Nigh, 2011; O'Neill et al., 2017; Sáenz-Romero et al., 2019;

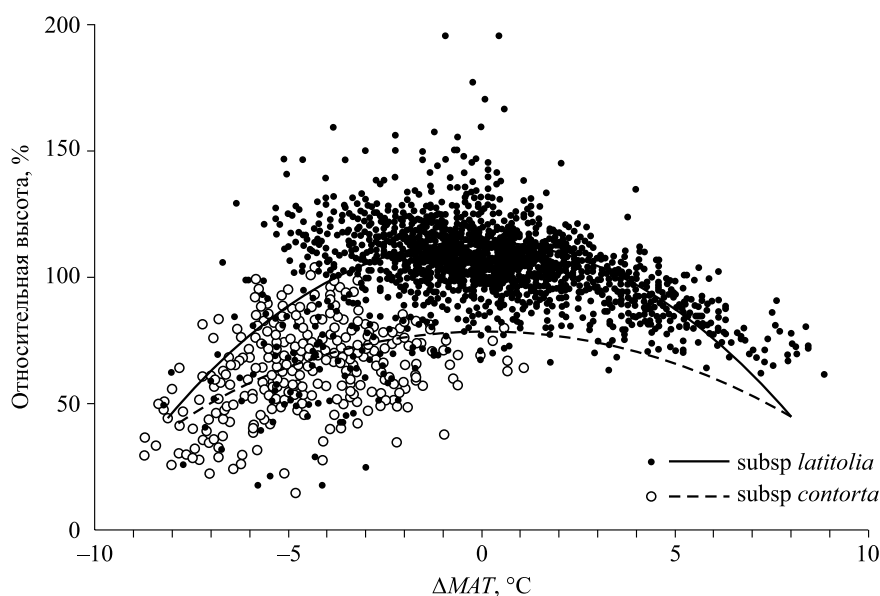


Рис. 2. Обобщенные функции переноса для двух подвидов сосны скрученной (*Pinus contorta* Douglas ex Loudon subsp. *latifolia* и subsp. *contorta*) в Британской Колумбии, Канада (Rehfeldt et al., 1999b).

ΔMAT – расстояние переноса, рассчитанное для среднегодовой температуры воздуха.

Pedlar et al., 2021a, b), что позволяет сивелировать различия в возрасте, потенциале роста, почвенных условиях (рис. 2).

Первые исследования по анализу данных испытаний географических культур для выявления реакции популяций на изменения климата (Carter, 1996; Mátyás, 1994; Persson, Beuker, 1997; Rehfeldt et al., 1999b) выполнялись с использованием обобщенных функций.

В работе S. N. Aitken и соавт. (2008) выделены пять факторов, которые могут влиять на надежность общих функций переноса: 1) формы отдельных кривых и положение их вершин могут отличаться в зависимости от экологических условий, что не учитывается в общей функции переноса; 2) влияние фиксированного климатического расстояния переноса на генетическую изменчивость среди популяций различается в зависимости от реализованной экологической ниши вида; 3) обобщенная функция переноса не отображает фенотипическую пластичность отдельной популяции или генотипов в диапазоне условий среды; 4) кроме климата, в эволюционном процессе решающую роль играют пространственная автокорреляция, историческая миграция вида, поток генов, адаптационная задержка, межвидовая конкуренция; 5) наличие варьирования фенотипической пластичности среди популяций и видов.

Обобщенная функция переноса объединяет данные с разных экспериментальных участков,

что дает возможность прогнозировать реакцию генотипов в широком диапазоне климатических расстояний. Несмотря на отмеченные недостатки, модели такого типа находят большое применение для определения климатических диапазонов переброски семян, а в ряде случаев – для оценки влияния изменений климатических факторов на популяции. Некоторых ограничений, которые имеют обобщенные функции переноса, лишены более сложные модели – универсальные функции реакции и переноса, которые объединяют и нормы реакции популяций, и генетические эффекты.

УНИВЕРСАЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ ПЕРЕНОСА И РЕАКЦИИ

Универсальная функция переноса (universal transfer function, UTF) связывает фенотипические признаки с климатическими переменными происхождения и расстоянием переноса. Она объединяет нормы реакции и переноса, что позволяет прогнозировать фенотипические признаки любых популяций в разных условиях, а также рассматривать UTF в качестве модели для прогнозирования фундаментальной климатической ниши вида (Zhao, Wang, 2023). Впервые UTF разработана G. A. O'Neill и соавт. (2008) по результатам испытаний климатипов сосны скрученной (*Pinus contorta* Douglas ex Loudon) или было получено уравнение прогнозирования

запаса древесины, основанное на модели Коши. В качестве климатических переменных места происхождения популяций в модель включена среднемесячная температура самого холодного месяца, а места выращивания – среднегодовая температура, среднемесячная температура самого холодного месяца и годовой индекс засухи.

С использованием базовых квадратических функций нормы реакции и переноса UTF записывается в виде (Zhao, Wang, 2023)

$$Y_{ij} = b_0 + b_1X_i + b_2X_i^2 + b_3\Delta X_i + b_4\Delta X_i^2 + b_5X_i^k\Delta X_i^k + e_{ij}, \quad (3)$$

где Y_{ij} – показатель популяции i на экспериментальном участке j ; X_i – одна или несколько климатических переменных для места происхождения популяции i ; ΔX_i – климатическое расстояние переноса популяции i ; $X_i^k\Delta X_i^k$ – взаимодействия первого и второго порядков между X_i и ΔX_i ($k = 1$ или 2); e_{ij} – остатки; $b_0 - b_5$ – эмпирические коэффициенты.

Универсальная функция реакции (universal response function, URF) объединяет влияние на фенотипы климатических факторов места выращивания и дифференциацию популяций, обусловленную локальной адаптацией к климату. Эта модель предложена T. Wang и соавт. (2010) и записывается в виде

$$Y_{ij} = b_0 + b_1X_i + b_2X_i^2 + b_3X_j + b_4X_j^2 + b_5X_i^kX_j^k + e_{ij}, \quad (4)$$

где Y_{ij} – показатель популяции i на экспериментальном участке j ; X_i – одна или несколько климатических переменных для места происхождения популяции i ; X_j – одна или несколько климатических переменных для экспериментального участка j ; $X_i^kX_j^k$ – взаимодействия первого и второго порядков между X_i и X_j ($k = 1$ или 2); e_{ij} – остатки; $b_0 - b_5$ – эмпирические коэффициенты.

Экологические и генетические климатические эффекты оцениваются путем взятия частных производных первого порядка URF отдельно по каждой переменной, характеризующей набор участков или популяций. Также кроме климатических факторов на дифференциацию популяций воздействуют пространственные генетические эффекты (например, поток генов), что может быть отражено в URF путем включения географических переменных (Wang et al., 2010).

Для ели черной (*Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb.) провинции Онтарио в исследовании J. Yang и соавт. (2015), по данным

долгосрочного эксперимента Лесной службы Канады (испытаны 202 популяции на 34 участках), были получены URF для высоты в 33 года: 1) полная модель, включающая среднегодовую температуру воздуха и годовое количество осадков мест происхождения и выращивания, а также взаимодействия этих факторов; 2) модель с учетом среднегодовой температуры и взаимодействия переменных для мест происхождения и выращивания; 3) модель с учетом среднегодовой температуры без взаимодействия переменных. В последнем случае (самая простая модель) URF приняла следующий вид:

$$H = 7.140 + 0.605 MAT_s + 0.123 MAT_p - 0.067 MAT_s^2 - 0.015 MAT_p^2, \quad (5)$$

где H – высота в 33 года, м; MAT_s – среднегодовая температура экспериментального участка, °C; MAT_p – среднегодовая температура места происхождения популяции, °C.

Криволинейная поверхность, построенная по уравнению 5, достигая своего максимума, соответствует наиболее оптимальным условиям для выращивания культур ели черной (рис. 3, а). Климатический оптимум находится в диапазоне 3.5–5.5 °C, что требует для повышения продуктивности древостоев перемещать северные популяции в южном направлении, а южные – в северном. Среднегодовая температура воздуха экспериментального участка (окружающая среда) оказывает большее влияние на высоту культур, чем климат места происхождения популяций (генотип), о чем свидетельствуют полученные значения этого показателя в диапазоне рассматриваемых переменных. Взятие частных производных от URF позволяет количественно оценить вклад влияния окружающей среды (6) и генотипа (7) на изменение высот:

$$f'(MAT_s) = 0.605 - 0.134 MAT_s, \quad (6)$$

$$f'(MAT_p) = 0.123 - 0.030 MAT_p, \quad (7)$$

где $f'(MAT_s)$ – изменение высоты при увеличении среднегодовой температуры воздуха экспериментального участка на 1 °C, м/°C; $f'(MAT_p)$ – изменение высоты при увеличении среднегодовой температуры воздуха места происхождения популяции на 1 °C, м/°C; MAT_s – среднегодовая температура экспериментального участка, °C; MAT_p – среднегодовая температура места происхождения популяции, °C (рис. 3, б).

К преимуществам URF относится то, что 1) прогнозирует адаптационную реакцию любых популяций в разных условиях, 2) позволяет

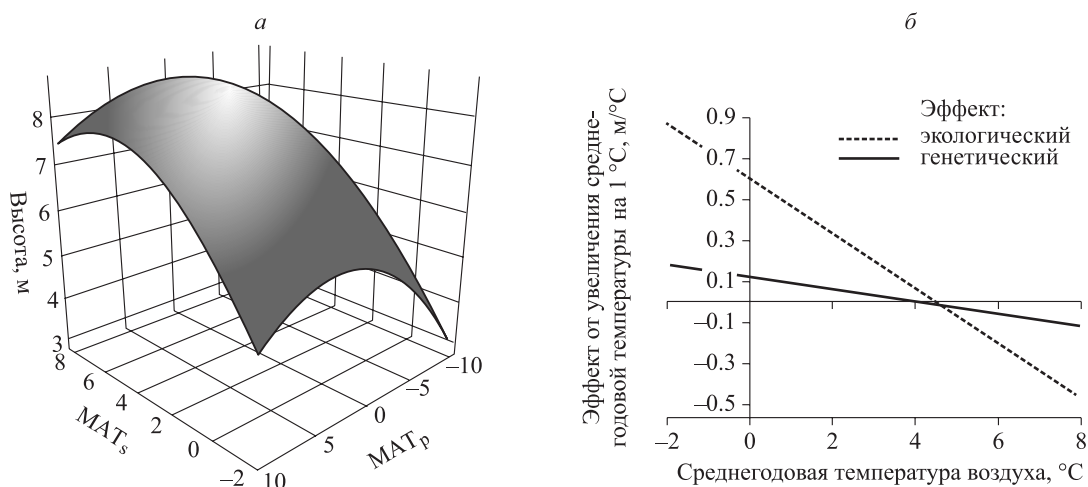


Рис. 3. Универсальная функция реакции для высоты 33-летних культур ели черной в Онтарио, Канада (а) и изменение высоты при увеличении среднегодовой температуры воздуха на 1 °C мест происхождения и выращивания (б).

MAT_s – среднегодовая температура экспериментального участка, °C; MAT_p – среднегодовая температура места происхождения популяции, °C.

использовать выборки меньшего объема без снижения точности прогнозов, 3) упрощает сравнение экологических и генетических эффектов климатических переменных на производительность популяций (Wang et al., 2010). Пошаговый отбор факторов в множественной регрессии дает возможность использовать URF для выявления наиболее значимых климатических переменных, объясняющих фенотипическую изменчивость (Lu et al., 2014). URF показала эффективность для прогнозирования фундаментальной климатической ниши видов (Chakraborty et al., 2015, 2019a), а также для оценки эффективности вспомогательной миграции древесных видов на уровне популяций (Aitken, Whitlock, 2013; DeMarche et al., 2019).

В моделях UTF и URF климатические условия места выращивания считаются отражением кратковременного воздействия экологического и генетического взаимодействия на фенотип, в то время как климат места происхождения – это отражение долгосрочного генетического воздействия естественного отбора на фенотип (Leites et al., 2012). В случае моделей фиксированных эффектов основное различие между UTF и URF заключается в использовании непосредственно климатических переменных участка выращивания или расстояния переноса. Исследования Y. Zhao и T. Wang (2023) показали, что обе модели имеют одинаковую обобщающую способность. При этом URF – более предпочтительна, так как климатические эффекты могут быть напрямую визуализированы, а расстояние переноса

са не может быть интерпретировано как влияние конкретных условий окружающей среды на популяцию. Несмотря на то, что UTF и URF относятся к современным и широко применяемым инструментам для оценки влияния изменения климата на продуктивность лесов, эффективности вспомогательной миграции, они имеют некоторые недостатки. Ограничениями этих моделей, по мнению D. Luo et al. (2024), считаются предположение, что реакция популяций на климатические условия не меняется с возрастом и использование данных для сравнительно молодых популяций, что не позволяет прогнозировать долговременную динамику популяций до возраста спелости, обусловленную изменениями климата. Кроме того, к недостаткам URF стоит отнести симметричную поверхность отклика, что в ряде случаев не соответствует фактическим данным.

Некоторые ограничения UTF и URF могут быть устранены. Если данные испытаний географических культур отличаются по возрасту, то проводится корректировка фенотипических признаков. Для этого применяют модели динамики древостоев, инвариантные относительно базового возраста (Lu et al., 2014, 2016; Yang et al., 2015; Berlin et al., 2016). Также UTF и URF могут быть расширены путем включения переменной возраста популяций на момент проведения измерений (Hallingbäck et al., 2021; Liziniewicz et al., 2023). Повысить обобщающую способность этих моделей можно путем включения показателей, характеризующих поч-

венные и топографические условия. Например, для географических культур сосны в Средней Сибири показано, что на суглинках и песчаных почвах популяции имеют различные показатели продуктивности и сохранности (Кузьмин, Кузьмина, 2023; Kuzmin, Kuzmina, 2023). Однако сведения о почвенных условиях происхождений и мест испытания культур часто отсутствуют (особенно для исторических экспериментов).

D. Luo и соавт. (2024) предложили новый способ прогнозирования динамики древостоев с учетом накопительного эффекта климатических изменений, происходящих в местах роста отдельных популяций. Подход основан на интеграции URF в модели роста и производительности, инвариантные относительно базового возраста ($G \& Y$), по методике G. A. O'Neill и G. Nigh (2011), G. Nigh (2014). На первом этапе для отдельно взятой популяции оцениваются начальные значения верхней высоты с применением URF:

$$HT_{ji} = \exp(a_1 x_j + a_2 x_t + a_3 x_j^2 + a_4 x_t^2 + a_5 x_j x_t) + \varepsilon_{ji}, \quad (8)$$

где HT_{ji} – верхняя высота для популяции j на тестовом участке, м; x_j – климатическая переменная для условий происхождения популяции j (средняя за 1961–1990 гг.); x_t – климатическая переменная для участка t (средняя за промежуток от года посадки до года проведения измерения); a_1 – a_5 – эмпирические коэффициенты.

На следующем этапе значения полученных из URF верхних высот древостоя подставляются в уравнение (9) для вычисления соответствующих классов бонитета на весь период прогнозирования роста:

$$HT_i = \frac{SI \left(1 + \exp \left(b_1 + b_2 \sqrt{\ln(1 + 50^2)} + b_3 (\ln(SI))^2 + b_4 \sqrt{50} \right) \right)}{\left(1 + \exp \left(b_1 + b_2 \sqrt{\ln(1 + age^2)} + b_3 (\ln(SI))^2 + b_4 \sqrt{50} \right) \right)}, \quad (9)$$

где HT_i – верхняя высота при заданном возрасте age_i , м; SI – верхняя высота в базовом возрасте 50 лет при отсутствии климатических изменений, м; age – общий возраст, лет; b_1 – b_4 – эмпирические коэффициенты, не имеющие биологической интерпретации.

Полученный набор SI используется для генерации множества нечувствительных к климатическим изменениям кривых роста верхней высоты (их количество соответствует возрасту окончания прогноза), для которых далее вы-

числяются индивидуальные годовые приросты. Итоговая климатически чувствительная кривая роста строится путем последовательного суммирования отдельных приростов с верхней высотой для возраста $i - 1$ лет (при $i > 1$).

Универсальная функция реакции относится к современным методам обобщения данных испытаний географических культур, позволяя количественно оценивать вклад генетических и экологических эффектов в изменчивость фенотипических признаков, выявлять фундаментальную климатическую нишу видов, прогнозировать реакцию популяций на климатические изменения и разрабатывать рекомендации по вспомогательной миграции видов. Принимая во внимание ограничения метода, необходимы дальнейшие исследования, направленные на разработку моделей, позволяющих прогнозировать несимметричные поверхности отклика, а также учитывать возрастную изменчивость индивидуальных функций норм реакции и переноса.

ОПТИМАЛЬНЫЕ И КРИТИЧЕСКИЕ РАСТОЯНИЯ ПЕРЕБРОСКИ СЕМЯН

Рекомендации по переброске лесных семян во многих странах, включая Россию, основаны на использовании, главным образом, источников местного происхождения (Johnson et al., 2004; Bower et al., 2014; Санников и др., 2017; Castellanos-Acuña et al., 2018; Федорков, 2020). Это соответствует базовому принципу лесной генетики, согласно которому местные семена хорошо адаптированы к условиям окружающей среды, а также позволяют избегать внедрения в популяции неадаптированных генов (Ying, Yanchuk, 2006; Bucharova et al., 2017). В условиях быстрых климатических изменений считается, что использование местных семян при создании лесных культур не обеспечивает этого соответствия (Fremout et al., 2021; O'Neill, Gómez-Pineda, 2021; Pedlar et al., 2021a, b). Вопрос о том, какие семена лучше (местные или перенесенные), продолжает оставаться дискуссионным (Boshier et al., 2015; Mátyás et al., 2023), при этом границы зон переброски семян могут быть определены из моделей переноса, в которых потеря производительности популяций связывается с климатическим расстоянием (Ukrainetz et al., 2011).

Оптимальное расстояние переброски семян (optimal seed transfer distance) показывает условия, при которых целевой показатель

достигает максимального значения (Kapeller et al., 2013). Для простой квадратичной функции переноса (направленная вниз парабола) оно определяется путем взятия первой производной, приравнивания ее к нулю и решения уравнения относительно ΔX (Pedlar et al., 2021a, b). При вычисленной таким способом климатической дистанции функция переноса достигает своего максимума в точке

$$\Delta X_{\max} = -\frac{a_1}{2a_2}, \quad (10)$$

где $\Delta X_{\max}$ – оптимальное расстояние переброски, при котором функция переноса достигает максимума; a – эмпирические коэффициенты.

Расстояние переброски, при котором перемещаемые популяции будут превосходить по производительности местные, определяется, исходя из значения $\Delta X_{\max}$. Если $\Delta X_{\max} < 0$, то оптимальным диапазоном будет от ΔX_{opt} до $\Delta X = 0$, а при $\Delta X_{\max} > 0$ – от $\Delta X = 0$ до ΔX_{opt} . Граница оптимального диапазона ΔX_{opt} вычисляется по формуле

$$\Delta X_{\text{opt}} = -\frac{a_1}{a_2}, \quad (11)$$

где ΔX_{opt} – граница оптимального диапазона переброски; a – эмпирические коэффициенты.

Критическое (безопасное) расстояние переброски семян (critical seed transfer distance) определяется дистанцией, на которую семена могут быть перемещены до того, как будет достигнут заданный уровень снижения производительности, например 5 или 10 % относительно местного климатипа (Ukrainetz et al., 2011; O'Neill et al., 2014; Pedlar et al., 2021a, b) (рис. 4).

В случае с квадратичной функцией переноса оно может быть оценено путем решения уравнения

$$\Delta X_{\text{CSTD}} = \frac{-a_1 \pm \sqrt{a_1^2 - 4a_2a_0\beta}}{2a_2}, \quad (12)$$

где ΔX_{CSTD} – критическое расстояние переброски; a – эмпирические коэффициенты; β – уровень снижения производительности относительно местного климатипа (в долях единицы).

Оптимальные и критические расстояния переброски семян служат полезным инструментом для отбора перспективных источников происхождения как в условиях современного климата, так для обоснования наиболее адаптированных популяций к климату будущего для осуществления вспомогательной миграции. Например, с использованием этого подхода получены диапазоны переброски семян с учетом изменений климата для основных лесобразующих пород Канады (O'Neill et al., 2014; Pedlar et al., 2021a, b). Однако внедрение принципов вспомогательной миграции в системы управления лесами происходит достаточно медленно из-за неопределенностей относительно будущих масштабов и направления изменения климата (Park, Rodgers, 2023). Принимая во внимание широкий спектр факторов окружающей среды, под воздействием которых происходит генетическая дифференциация популяций, к переброске семян на большие расстояния стоит подходить с осторожностью, так как выращенные из них деревья могут уступать местным, например по качеству древесины, устойчивости к вредителям и болезням леса и др.

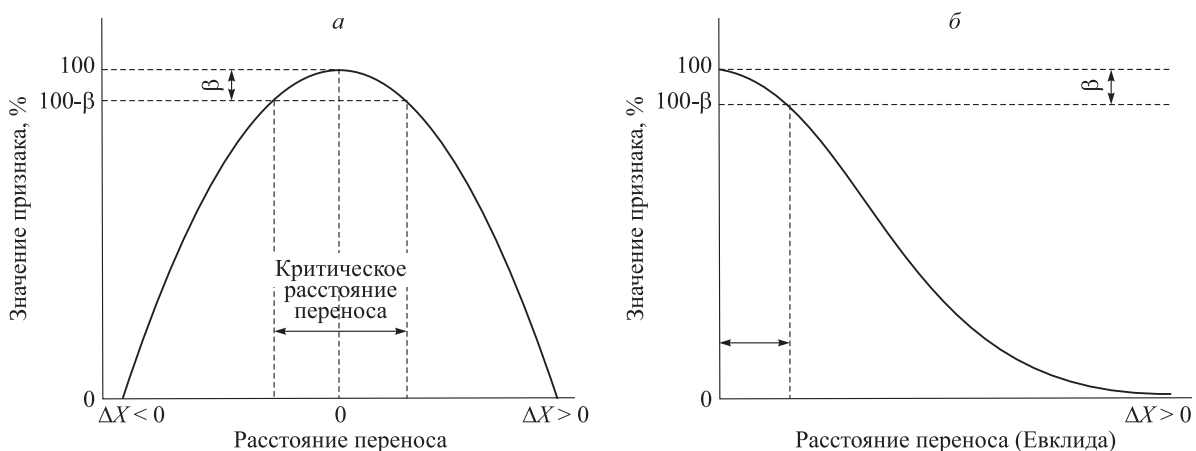


Рис. 4. Схематическое изображение определения критического расстояния переброски при максимально допустимом уровне снижения производительности β для квадратической функции переноса (а) и функции Гаусса с евклидовым расстоянием переноса (б).

ПРАКТИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ ДЛЯ КЛИМАТИЧЕСКИ ОПТИМИЗИРОВАННОГО ЛЕСНОГО ХОЗЯЙСТВА

Термин «климатически оптимизированное лесное хозяйство» (Climate-Smart Forestry, CSF) впервые предложен в 2008 г. (Nitschke, Innes, 2008), а концепция, сформулированная в 2015 г. (Nabuurs et al., 2015), получила дальнейшее развитие (Jantke et al., 2016; Yousefpour et al., 2018; Bowditch et al., 2020; Cooper, MacFarlane, 2023). В настоящее время не существует общепринятого определения CSF (Bowditch et al., 2020; Cooper, MacFarlane, 2023), но во многих из них обращается внимание на сокращение выбросов парниковых газов и эффективное связывание атмосферного углерода для смягчения последствий изменения климата. В качестве основных принципов CSF выделяются (Verkerk et al., 2020): 1) увеличение запасов углерода в лесах в сочетании с предоставлением широкого спектра других экосистемных услуг, 2) повышение устойчивости лесов за счет реализации адаптивного лесопользования, 3) использование древесных ресурсов для замены невозобновляемых, насыщенных углеродом материалов.

Рассмотренные выше основные виды моделей реакции деревьев на изменение климатических условий, основанные на использовании данных испытаний географических культур, позволяют решать ряд важных задач для CSF: 1) количественно оценивать пределы адаптации местных популяций к прогнозируемым климатическим изменениям, экологический и ресурсный потенциал лесов будущего; 2) прогнозировать рост древостоев с учетом накопительного эффекта изменений климата и обосновывать наиболее подходящие к новым условиям лесохозяйственные мероприятия; 3) выявлять границы климатически оптимальных районов переброски семян (динамическое лесосеменное районирование) и разрабатывать стратегии вспомогательной миграции для сохранения и повышения продуктивности лесов будущего.

Начиная с первых опытов конца XIX – начала XX в. М. К. Турского, Н. С. Нестерова, В. Д. Огиевского и до первой четверти XXI в. в России было создано большое количество экспериментальных объектов по изучению географических культур основных хозяйственно значимых лесобразующих пород: сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) H. Karst.) и е. сибирской (*P. obovata* Ledeb.), ли-

ственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) и др. Но потенциал собранных данных о фенотипической изменчивости популяций остается раскрытым не в полной мере, учитывая последние достижения отечественной и зарубежной науки. Самая масштабная в нашей стране – программа 1972 г. по изучению имеющихся и созданию новых географических культур, инициатором которой был Е. П. Проказин (1972). Результаты ее реализации (Проказин, 1983; Shutyaev, Giertych, 1997, 2000; Наквасина и др., 2008; Николаева и др., 2016; Nakvasina et al., 2019; Кузьмин, Кузьмина, 2023, 2024; Kuzmin, Kuzmina, 2023), как и многих других экспериментов (Пальцев, Мерзленко, 1990; Чернотубов и др., 2005; Шутяев, 2007; Кулаков, Сиволапов, 2023), имеют высокую научную и практическую ценность в настоящее время.

На неудовлетворительное состояние современного генетико-селекционного комплекса России обращают внимание А. П. Царев и др. (2021), Ю. Н. Гагарин (2024), основные проблемы обозначены в публикации В. В. Тараканова и др. (2021). В условиях снижения площадей с действующими опытами по изучению географических культур особую ценность для исследования реакции деревьев на изменение климата приобретают исторические данные. Успешным примером агрегации экспериментальных данных служат базы данных фенотипической изменчивости деревьев и популяций из различных мест происхождения для бука европейского (*Fagus sylvatica* L.) в Европе (Robson et al., 2018), сосны обыкновенной в Шотландии (Beaton et al., 2022), ели обыкновенной в Германии (Liere et al., 2024). Подобные наборы данных могут быть сформированы и для российских экспериментов. Рассмотренные в обзоре методы представляют практическое руководство к анализу как исторических, так и современных данных испытаний географических культур для разработки рекомендаций по управлению лесами в условиях возрастающих климатических рисков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенный обзор показывает, что как индивидуальные функции переноса и реакции, так и более сложные модели (обобщенная функция переноса и универсальные функции реакции и переноса) полезны для решения задач, связанных с прогнозированием реакции популяций деревьев на климатические изменения (рост,

продуктивность и выживаемость) и оценкой их адаптационного потенциала, с разработкой рекомендаций по переброске семян (включая вспомогательную миграцию) и климатически оптимального лесосеменного районирования, а также по сохранению и повышению ресурсного и экологического потенциала лесов будущего. Результаты исторических и современных опытов по испытанию географических культур в условиях стремительно происходящего потепления климата приобретают особую научную и практическую ценность. Разработка надежных прогностических моделей реакции популяций лесобразующих пород на изменение условий окружающей среды возможна при наличии репрезентативных данных об их фенотипической изменчивости. Создание баз данных, длительный мониторинг за географическими культурами, их сохранение, создание новых экспериментальных объектов – это одни из ключевых моментов для успешной разработки походов по реализации принципов климатически оптимизированного лесного хозяйства.

Исследование выполнено за счет средств гранта Российского научного фонда № 23-76-01016.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гагарин Ю. Н. Проблемы государственно-правового управления в сфере лесного семеноводства // *Вопр. лесн. науки*. 2024. № 4. Статья № 154.
- Кузьмин С. Р., Кузьмина Н. А. Закономерности роста климатипов сосны обыкновенной в разных почвенных условиях в географических культурах // *Сиб. экол. журн.* 2023. Т. 30. № 5. С. 692–704.
- Кузьмин С. Р., Кузьмина Н. А. Доля прямоствольных деревьев у климатипов сосны обыкновенной в географических культурах в Сибири // *Сиб. лесн. журн.* 2024. № 6. С. 17–24.
- Кузьмина Н. А., Кузьмин С. Р. Устойчивость сосны обыкновенной разного происхождения к грибным патогенам в географических культурах Приангарья // *Хвойные бореал. зоны*. 2007. Т. 24. № 4–5. С. 454–460.
- Кузнецова Г. В. Изменчивость качества семян у климатипов сосны корейской в географических культурах // *Бюл. гос. Никит. бот. сада*. 2009. № 99. С. 10–13.
- Кулаков Е. Е., Сиволапов А. И. Географические культуры лиственницы в Воронежской области. Воронеж: Воронеж. гос. лесотех. ун-т им. Г. Ф. Морозова, 2023. 139 с.
- Лебедев А. В. Эмпирические модели роста и производительности древостоев по данным долговременных наблюдений в условиях антропогенных воздействий и климатических изменений: дис. ... д-ра с.-х. наук: 4.1.6. М.: Рос. гос. агр. ун-т – МСХА им. К. А. Тимирязева, 2023. 425 с.
- Матвеев С. М. Климатический сигнал в радиальном приросте сосновых древостоев модальных типов леса Воронежской области // *Лесохоз. инф.* 2017. № 1. С. 99–108.
- Наквасина Е. Н., Юдина О. А., Прожерина Н. А., Камалова И. И., Минин Н. С. Географические культуры в ген-экологических исследованиях на Европейском Севере. Архангельск: Сев. (Аркт.) фед. ун-т им. М. В. Ломоносова, 2008. 308 с.
- Наквасина Е. Н., Юдина О. А., Покатило А. В. Рост и репродуктивная реакция *Picea abies* (L.) Karst. × *P. obovata* Ledeb. при имитации потепления климата // *Вестн. Сев. (Аркт.) фед. ун-та. Сер.: Естеств. науки*. 2016. № 1. С. 89–96.
- Наквасина Е. Н., Прожерина Н. А., Чупров А. В., Беляев В. В. Реакция роста сосны обыкновенной на климатические изменения в широтном градиенте // *ИВУЗ. Лесн. журн.* 2018. № 5 (365). С. 82–93.
- Николаева М. А., Жигунов А. В., Голиков А. М. 36-летний опыт изучения географических культур сосны обыкновенной в Псковской области // *ИВУЗ. Лесн. журн.* 2016. № 5 (353). С. 22–33.
- Пальцев А. М., Мерзленко М. Д. Роль географических культур в лесокультурном деле. М.: Моск. лесотех. ин-т, 1990. 54 с.
- Проказин А. Е. Географические культуры сосны обыкновенной и вопросы лесосеменного районирования в центральном районе зоны смешанных лесов: дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.01. М.: Моск. лесотех. ин-т, 1983. 367 с.
- Проказин Е. П. Изучение имеющихся и создание новых географических культур (программа и методика работ). Пушкино: ВНИИЛМ, 1972. 52 с.
- Румянцев Д. Е., Сидоренков В. М., Папулов Е. С., Воробьева Н. С. Связь изменчивости радиального прироста сосны кедровой сибирской с биометрическими и климатическими показателями // *Экол. мониторинг и моделирование экосистем*. 2022. Т. 33. № 1–2. С. 20–37.
- Санников С. Н., Петрова И. В., Санникова Н. С., Афонин А. Н., Чернодубов А. И., Егоров Е. В. Генетико-климатолого-географические принципы семенного районирования сосновых лесов России // *Сиб. лесн. журн.* 2017. № 2. С. 19–30.
- Сапанов М. К. Климатогенные факторы внезапного изменения хода роста дерева // *Поволж. экол. журн.* 2019. № 2. С. 253–263.
- Сеннов С. Н. Современные тенденции роста лесов и их возможные последствия // *Изв. СПбЛТА*. 2000. № 166. С. 13–16.
- Тараканов В. В., Паленова М. М., Паркина О. В., Роговцев Р. В., Третьякова Р. А. Лесная селекция в России: достижения, проблемы, приоритеты (обзор) // *Лесохоз. инф.* 2021. № 1. С. 100–143.
- Федорков А. Л. Лесосеменное районирование сосны обыкновенной на севере Европы // *Сиб. лесн. журн.* 2020. № 2. С. 63–68.
- Царев А. П., Лаур Н. В., Царев В. А., Царева Р. П. Современное состояние лесной селекции в Российской Федерации: тренд последних десятилетий // *ИВУЗ. Лесн. журн.* 2021. № 6 (384). С. 38–55.
- Чернодубов А. И., Галдина Т. Е., Смогунова О. А. Географические культуры сосны обыкновенной на юге

- Русской равнины. Воронеж: Воронеж. гос. мед. ун-т им. Н. Н. Бурденко, 2005. 128 с.
- Шутяев А. М. Изменчивость хвойных видов в испытательных культурах Центрального Черноземья. М.: НИИ лесн. ген., 2007. 296 с.
- Aitken S. N., Yeaman S., Holliday J. A., Wang T., Curtis-McLane S. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations // *Evol. Appl.* 2008. V. 1. Iss. 1. P.95–111.
- Aitken S., Whitlock M. Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2013. V. 44. P. 367–388.
- Alekseev A. S., Sharma S. K. Long-term growth trends analysis of Norway spruce stands in relation to possible climate change: case study of Leningrad region // *IVUZ. Lesn. Zhurn. (For. J.)*. 2020. N. 3 (375). P. 42–54.
- Andalo C., Beaulieu J., Bousquet J. The impact of climate change on growth of local white spruce populations in Québec, Canada // *For. Ecol. Manag.* 2005. V. 205. P. 169–182.
- Beaton J., Perry A., Cottrell J., Iason G., Stockan J., Cavers S. Phenotypic trait variation in a long-term multisite common garden experiment of *Scots pine* in Scotland // *Sci. Data*. 2022. V. 9. Iss. 1. Article number 671.
- Beaulieu J., Perron M., Bousquet J. Multivariate patterns of adaptive genetic variation and seed source transfer in *Picea mariana* // *Can. J. For. Res.* 2004. V. 34. N. 3. P. 5310–545.
- Beaulieu J., Rainville A. Adaptation to climate change: Genetic variation is both a short- and a long-term solution // *The For. Chron.* 2005. V. 81. Iss. 5. P. 704–709.
- Berlin M., Persson T., Jansson G., Haapanen M., Ruotsalainen S., Barring L., Andersson Gull B. Scots pine transfer effect models for growth and survival in Sweden and Finland // *Silva Fenn.* 2016. V. 50. N. 3. Article 1562.
- Boshier D., Broadhurst L., Cornelius J., Gallo L., Koskela J., Loo J., Petrokofsky G., St Clair B. Is local best? Examining the evidence for local adaptation in trees and its scale // *Environ. Evidence*. 2015. V. 4. Article number 20.
- Bowditch E., Santopuoli G., Binder F., del Río M., La Porta N., Kluvankova T., Lesinski J., Motta R., Pach M., Panzacchi P., Pretzsch H., Temperli C., Tonon G., Smith M., Velikova V., Weatherall A., Tognetti R. What is climate-smart forestry? A definition from a multinational collaborative process focused on mountain regions of Europe // *Ecosyst. Serv.* 2020. V. 43. Article number 101113.
- Bower A. D., Aitken S. N. Ecological genetics and seed transfer guidelines in *Pinus albicaulis* (Pinaceae) // *Amer. J. Bot.* 2008. V. 95. Iss. 1. P. 66–76.
- Bower A. D., Clair J. B. S., Erickson V. Generalized provisional seed zones for native plants // *Ecol. Appl.* 2014. V. 24. Iss. 5. P. 913–919.
- Bucharova A., Durka W., Hölzel N., Kollmann J., Michalski S., Bossdorf O. Are local plants the best for ecosystem restoration? It depends on how you analyze the data // *Ecol. Evol.* 2017. V. 7. Iss. 24. P. 10683–10689.
- Buechling A., Martin P. H., Canham C. D. Climate and competition effects on tree growth in Rocky Mountain forests // *J. Ecol.* 2017. V. 105. Iss. 6. P. 1636–1647.
- Capblancq T., Lachmuth S., Fitzpatrick M. C., Keller S. R. From common gardens to candidate genes: exploring local adaptation to climate in red spruce // *New Phytol.* 2023. V. 237. Iss. 5. P. 1590–1605.
- Carter K. K. Provenance tests as Indicators of growth response to climate change in 10 north temperate tree species // *Can. J. For. Res.* 1996. V. 26. N. 6. P. 1089–1095.
- Castellanos-Acuña D., Vance-Borland K. W., St. Clair J. B., Hamann A., López-Upton J., Gómez-Pineda E., Ortega-Rodríguez J. M., Sáenz-Romero C. Climate-based seed zones for Mexico: Guiding reforestation under observed and projected climate change // *New For.* 2018. V. 49. Iss. 3. P. 297–309.
- Chakraborty D., Wang T., Andre K., Konnert M., Lexer M., Matulla C., Schueler S. Selecting populations for non-analogous climate conditions using universal response functions: The case of Douglas-fir in central Europe // *PLoS ONE*. 2015. V. 10. Article number 136357.
- Chakraborty D., Schueler S., Lexer M., Wang T. Genetic trials improve the transfer of Douglas-fir distribution models across continents // *Ecography*. 2019a. V. 42. Iss. 1. P. 88–101.
- Chakraborty D., Matulla C., Andre K., Weissenbacher L., Schueler S. Survival of Douglas-fir provenances in Austria: site-specific late and early frost events are more important than provenance origin // *Ann. For. Sci.* 2019b. V. 76. Iss. 4. Article number 100.
- Chakraborty D., Ciceu A., Ballian D., Garzón M. B., Bolte A., Bozic G., Buchacher R., Čepl J., Cremer E., Ducousso A., Gaviria J., George J.P., Hardtke A., Ivankovic M., Klisz M., Kowalczyk J., Kremer A., Lstibůrek M., Longauer R., Mihai G., Nagy L., Petkova K., Popov E., Schirmer R., Skroppa T., Solvin T. M., Steffenrem A., Stejskal J., Stojnic S., Volmer K., Schueler S. Assisted tree migration can preserve the European forest carbon sink under climate change // *Nat. Clim. Change*. 2024. V. 14. Iss. 8. P. 845–852.
- Chen I.-C., Hill J. K., Ohlemüller R., Roy D. B., Thomas C. D. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming // *Science*. 2011. V. 333. Iss. 6045. P. 1024–1026.
- Chmura D. J., Modrzyński J. Sensitivity of height growth response to climate change does not vary with age in common garden among Norway spruce populations from elevational gradients // *For. Ecol. Manag.* 2023. V. 542. Iss. 8. Article number 121118.
- Chuine I., Belmonte J., Mignot A. A modelling analysis of the genetic variation of phenology between tree populations // *J. Ecol.* 2000. V. 88. Iss. 4. P. 561–570.
- Cooper L., McFarlane D. Climate-smart forestry: Promise and risks for forests, society, and climate // *PLOS Climate*. 2023. V. 2. Iss. 10. Article number 305.
- DeMarche M., Doak D., Morris W. Incorporating local adaptation into forecasts of species' distribution and abundance under climate change // *Glob. Change Biol.* 2019. V. 25. Iss. 3. P. 775–793.
- Des Roches S., Post D. M., Turley N. E., Bailey J. K., Hendry A. P., Kinnison M. T., Schweitzer J. A., Palkovacs E. P. The ecological importance of intraspecific variation // *Nat. Ecol. Evol.* 2018. V. 2. Iss. 1. P. 57–64.
- Di Fabio A., Buttò V., Chakraborty D., O'Neill G. A., Schueler S., Kreyling J. Climatic conditions at provenance origin influence growth stability to changes in climate in two major tree species // *Front. For. Glob. Change*. 2024. V. 7. Article number 1422165.
- Fick S. E., Hijmans R. J. WorldClim 2: new 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas // *Int. J. Climat.* 2017. V. 37. Iss. 12. P. 4302–4315.

- Foff V., Weiser F., Foffova E., Gömöry D. Growth response of European larch (*Larix decidua* Mill.) populations to climatic transfer. A novel approach for controlled pollination in *Casuarina equisetifolia* // *Silv. Gen.* 2014. V. 63. Iss. 1–6. P. 67–75.
- Ford K. R., Breckheimer I. K., Franklin J. F., Freund J. A., Kroiss S. J., Larson A. J., Theobald E. J., Hille Ris Lambers J. Competition alters tree growth responses to climate at individual and stand scales // *Can. J. For. Res.* 2017. V. 47. N. 1. P. 53–62.
- Fremout T., Thomas E., Bocanegra-Gonzalez K. T., Aguirre-Morales C. A., Morillo-Paz A. T., Atkinson R., Alcazar-Cacedo C., Kettle C., Gonzalez R., Gonzalez M. A., Gutierrez J. P., Gil-Tobon C., Moscoso-Higuaita L. G., Lopez-Lavealle L. L. B., Carvalho D. de, Muys B. Dynamic seed zones to guide climate-smart seed sourcing for tropical dry forest restoration in Colombia // *For. Ecol. Manag.* 2021. V. 490. Article number 119127.
- George J. P., Theroux-Rancourt G., Rungwattana K., Schef-fknecht S., Momirovic N., Neuhauser L., Weißenbacher L., Watzinger A., Hietz P. Assessing adaptive and plastic responses in growth and functional traits in a 10-year-old common garden experiment with pedunculate oak (*Quercus robur* L.) suggests that directional selection can drive climatic adaptation // *Evol. Appl.* 2020. V. 13. Iss. 9. P. 2422–2438.
- Hallingbäck H. R., Burton V., Vizcaíno-Palomar N., Trotter F., Liziniewicz M., Marchi M., Berlin M., Ray D., Benito Garzón M. Managing uncertainty in Scots pine range-wide adaptation under climate change // *Front. Ecol. Evol.* 2021. V. 9. Article number 724051.
- Hiura T., Go S., Iijima H. Long-term forest dynamics in response to climate change in northern mixed forests in Japan: A 38-year individual-based approach // *For. Ecol. Manag.* 2019. V. 449. Article number 117469.
- Hogan J. A., Domke G. M., Zhu K., Johnson D. J., Lichstein J. W. Climate change determines the sign of productivity trends in US forests // *PNAS.* 2024. V. 121. Iss. 4. Article number 2311132121.
- Horváth A., Mátyás Cs. The decline of vitality caused by increasing drought in a beech provenance trial predicted by juvenile growth // *South-East Europ. For.* 2016. Vol. 7. Iss. 1. P. 21–28.
- Huang J. G., Bergeron Y., Berninger F., Zhai L., Tardif J. C., Denneker B. Impact of future climate on radial growth of four major boreal tree species in the Eastern Canadian boreal forest // *PloS ONE.* 2013. V. 8. Iss. 2. Article number 56758.
- Jantke K., Müller J., Trapp N., Blanz B. Is climate-smart conservation feasible in Europe? Spatial relations of protected areas, soil carbon, and land values // *Environ. Sci. Policy.* 2016. V. 57. P. 40–49.
- Johnson G. R., Sorensen F. C., St Clair J. B., Cronn R. C. Pacific northwest forest tree seed zones A template for native plants? // *Nat. Plants J.* 2004. V. 5. Iss. 2. P. 131–140.
- Kapeller S., Lexer M. J., Geburek T., Schüller S. Intraspecific variation in climate response of Norway spruce in the eastern Alpine range: Selecting appropriate provenances for future climate // *For. Ecol. Manag.* 2012. V. 271. P. 46–57.
- Kapeller S., Schuler S., Huber G., Boi G., Wohlgemuth T., Klumpp R. Provenance trials in alpine range – review and perspectives for applications in climate change // *Management Strategies to Adapt Alpine Space Forests to Climate Change Risks.* InTech, 2013.
- Karger D. N., Conrad O., Böhner J., Kawohl T., Kreft H., Soria-Auza R. W., Zimmermann N. E., Linder H. P., Kessler M. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas // *Sci. Data.* 2017. V. 4. Iss. 1. Article number 170122.
- Karger D. N., Schmatz D. R., Dettling G., Zimmermann N. E. High-resolution monthly precipitation and temperature time series from 2006 to 2100 // *Sci. Data.* 2020. V. 7. Iss. 1. Article number 248.
- Kerr G., Stokes V., Peace A., Peace A., Jinks R. Effects of provenance on the survival, growth and stem form of European silver fir (*Abies alba* Mill.) in Britain // *Europ. J. For. Res.* 2015. V. 134. Iss. 2. P. 349–363.
- Kijowska-Oberc J., Staszak A. M., Kamiński J., Ratajczak E. Adaptation of forest trees to rapidly changing climate // *Forests.* 2020. V. 11. Iss. 2. Article number 123. 23 p.
- Körner C. The cold range limit of trees // *Trends Ecol. Evol.* 2021. V. 36. Iss. 11. P. 979–989.
- Krajmerova D., Longauer R., Pacalaj M., Gomory D. Influence of provenance transfer on the growth and survival of *Picea abies* provenances // *Dendrobiology.* 2009. V. 61. P. 17–23.
- Kurjak D., Petrik P., Konópková A. S., Link R. M., Gömöry D., Hajek P., Liesebach M., Leuschner C., Schuldt B. Inter-provenance variability and phenotypic plasticity of wood and leaf traits related to hydraulic safety and efficiency in seven European beech (*Fagus sylvatica* L.) provenances differing in yield // *Ann. For. Sci.* 2024. V. 81. Iss. 1. Article number 11.
- Kurpisz B., Pawłowski T. A. Epigenetic mechanisms of tree responses to climatic changes // *Int. J. Mol. Sci.* 2022. V. 23. Iss. 21. Article number 13412.
- Kuzmin S. R., Kuzmina N. A. Growth regularities of Scots pine climatypes in the provenance trial under different soil conditions // *Contemp. Probl. Ecol.* 2023. V. 16. N. 5. P. 645–656 (Original Rus. Text © S. R. Kuzmin, N. A. Kuzmina, 2023, publ. in *Sib. Ecol. Zhurn.* 2023. V. 30. N. 5. P. 692–704).
- Lebedev A. V. Changes in the growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands in an urban environment in European Russia since 1862 // *J. For. Res.* 2023. V. 34. Iss. 4. P. 1279–1287.
- Leites L. P., Robinson A. P., Rehfeldt G. E., Marshall J. D., Crookston N. L. Height-growth response to climatic changes differs among populations of Douglas-fir: a novel analysis of historic data // *Ecol. Appl.* 2012. V. 22. Iss. 1. P. 154–165.
- Leites L., Garzón M. B. Forest tree species adaptation to climate across biomes: Building on the legacy of ecological genetics to anticipate responses to climate change // *Glob. Change Biol.* 2023. V. 29. Iss. 17. P. 4711–4730.
- Liepe K. J., Rieckmann C. A., Mittelberg H. S., Liesebach M. Phenotypic variation in 1,100 provenances of *Picea abies* measured over 50 years on 33 German trial sites // *Sci. Data.* 2024. V. 11. Iss. 1. Article number 854.
- Lindgren D., Ying C. C. A model integrating seed source adaptation and seed use // *New For.* 2000. V. 20. P. 87–104.
- Liziniewicz M., Berlin M., Solvin T., Hallingbäck H. R., Haapanen M., Ruotsalainen S., Steffenrem A. Development of a universal height response model for transfer of Nor-

- way spruce (*Picea abies* L. Karst) in Fennoscandia // For. Ecol. Manag. 2023. V. 528. Article number 120628.
- Looney C. E., Stewart J. A., Wood K. E. Mixed-provenance plantings and climatic transfer-distance affect the early growth of knobcone-monterey hybrid pine, a fire-resilient alternative for reforestation // New For. 2024. V. 55. Iss. 3. P. 543–565.
- Lu P., Parker W. H., Cherry M., Colombo S., Parker W. C., Man R., Roubal N. Survival and growth patterns of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) rangewide provenances and their implications for climate change adaptation // Ecol. Evol. 2014. V. 4. Iss. 12. P. 2360–2374.
- Lu P., Parker W. C., Colombo S. J., Man R. Restructuring tree provenance test data to conform to reciprocal transplant experiments for detecting local adaptation // J. Appl. Ecol. 2016. V. 53. Iss. 4. P. 1088–1097.
- Lu P., Beaulieu J., Pedlar J., Parker W. C., McKenney D. W., Benomar L. Assessing assisted population migration (seed transfer) for eastern white pine at northern planting sites // For. Ecol. Manag. 2024. V. 572. Article number 122309.
- Luo D., O'Neill G. A., Yang Y., Galeano E., Wang T., Thomas B. R. Population-specific climate sensitive top height curves and their applications to assisted migration // Europ. J. For. Res. 2024. V. 143. Iss. 5. P. 1349–1364.
- Magalhães J. G., Amoroso M. M., Larson B. C. What evidence exists on the effects of competition on trees' responses to climate change? A systematic map protocol // Environ. Evidence. 2021. V. 10. Iss. 1. Article number 34.
- Mangold R. D., Libby W. J. A model for reforestation with optimal and suboptimal tree populations // Silv. Gen. 1978. V. 27. Iss. 2. P. 66–68.
- Mátyás C. Adaptációs folyamatok erdei fák populációiban: a tudományok doktora fokozat elnyeréséhez benyújtott disszertáció (Adaptation of forest tree populations. DSc. Thesis). Sopron-Szombathely, 1987. 193 p. (in Hungarian).
- Mátyás C. Modeling climate change effects with provenance test data // Tree Physiol. 1994. V. 14. Iss. 7–9. P. 797–804.
- Mátyás C. Climatic adaptation of trees: rediscovering provenance tests // Euphytica. 1996. V. 92. Iss. 1. P. 45–54.
- Mátyás C. Adaptive pattern of phenotypic plasticity and inherent growth reveal the potential for assisted transfer in sessile oak (*Quercus petraea* L.) // For. Ecol. Manag. 2021. V. 482. Article number 118832.
- Mátyás C., Balázs P., Nagy L. Climatic stress test of Scots pine provenances in northeastern Europe reveals high phenotypic plasticity and quasi-linear response to warming // Forests. 2023. V. 14. Iss. 10. Article number 1950.
- Mátyás C., Yeatman C. W. Effect of geographical transfer on growth and survival of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) populations // Silv. Gen. 1992. V. 41. Iss. 6. P. 370–376.
- Montwe D., Isaac-Renton M., Hamann A., Spiecker H. Cold adaptation recorded in tree rings highlights risks associated with climate change and assisted migration // Nat. Comm. 2018. V. 9. Iss. 1. Article number 1574.
- Moran E. V., Hartig F., Bell D. M. Intraspecific trait variation across scales: Implications for understanding global change responses // Glob. Change Biol. 2016. V. 22. Iss. 1. P. 137–150.
- Morin X., Thuiller W. Comparing niche- and process-based models to reduce prediction uncertainty in species range shifts under climate change // Ecology. 2009. V. 90. Iss. 5. P. 1301–1313.
- Nabuurs G. J., Delacote P., Ellison D., Hanewinkel M., Lindner M., Nesbit M., Ollikainen M., Savaresi A. A new role for forests and the forest sector in the EU post-2020 climate targets // Europ. For. Inst. From Sci. to Policy. 2015. N. 2. 30 p.
- Nakvasina E. N., Demina N., Prozherina N., Demidova N. Assessment of phenotypic plasticity of spruce species *Picea abies* (L.) Karst. and *P. obovata* (Ledeb.) on provenances tests in European North of Russia // Centr. Europ. For. J. 2019. V. 65. N. 2. P. 121–128.
- Nakvasina E. N., Prozherina N. A. Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) reaction to climate change in the provenance tests in the north of the Russian plain // For. For. Pol. 2021. V. 63. Iss. 2. P. 138–149.
- Nigh G. Mitigating the effects of climate change on lodgepole pine site height in British Columbia, Canada, with a transfer function // Forestry. 2014. V. 87. Iss. 3. P. 377–388.
- Nitschke C. R., Innes J. L. Integrating climate change into forest management in south-Central British Columbia: an assessment of landscape vulnerability and development of a climate-smart framework // For. Ecol. Manag. 2008. V. 256. Iss. 3. P. 313–327.
- O'Neill G. A., Hamann A., Wang T. Accounting for population variation improves estimates of the impact of climate change on species' growth and distribution // J. Appl. Ecol. 2008. V. 45. Iss. 4. P. 1040–1049.
- O'Neill G. A., Nigh G. Linking population genetics and tree height growth models to predict impacts of climate change on forest production // Glob. Change Biol. 2011. V. 17. P. 3208–3217.
- O'Neill G. A., Stoehr M., Jaquish B. Quantifying safe seed transfer distance and impacts of tree breeding on adaptation // For. Ecol. Manag. 2014. V. 328. P. 122–130.
- O'Neill G., Wang T., Ukrainetz N., Charleson L., McAuley L., Yanchuk A., Zedel S. A proposed climate-based seed transfer system for British Columbia. Tech. Rep. 099. Prov. B. C., Victoria, B. C., 2017.
- O'Neill G. A., Gómez-Pineda E. Local was best: sourcing tree seed for future climates // Can. J. For. Res. 2021. V. 51. N. 10. P. 1432–1439.
- Park A., Rodgers J. L. Provenance trials in the service of forestry assisted migration: A review of North American field trials and experiments // For. Ecol. Manag. 2023. V. 537. Article number 120854.
- Pedlar J., McKenney D. Assessing the anticipated growth response of northern conifer populations to a warming climate // Sci. Rep. 2017. V. 7. Article number 43881.
- Pedlar J. H., McKenney D. W., Lu P. Critical seed transfer distances for selected tree species in eastern North America // J. Ecol. 2021a. V. 109. Iss. 6. P. 2271–2283.
- Pedlar J. H., McKenney D. W., Lu P., Thomson A. Response of northern populations of black spruce and jack pine to southward seed transfers: implications for climate change // Atmosphere. 2021b. V. 12. Iss. 10. Article number 1363.
- Persson B., Beuker E. Distinguishing between the effects of changes in temperature and light climate using provenance trials with *Pinus sylvestris* in Sweden // Can. J. For. Res. 1997. V. 27. N. 4. P. 572–579.
- Petkova K., Georgieva M., Uzunov M. Investigation of Douglas-fir provenance test in North-Western Bulgaria at the age of 24 years // J. For. Sci. 2014. V. 60. Iss. 7. P. 288–296.

- Petkova K. Growth response of Douglas-fir provenances to climate change // For. Ideas. 2018. V. 24. N. 2 (56). P. 105–120.
- Petkova K., Molle E., Huber G., Konnert M., Gaviria J. Spring and autumn phenology of Bulgarian and German provenances of common beech (*Fagus sylvatica* L.) under similar climatic conditions // Silv. Gen. 2017. V. 66. Iss. 1. P. 24–32.
- Poupon V., Chakraborty D., Stejskal J., Konrad H., Schueler S., Lstibůrek M. Accelerating adaptation of forest trees to climate change using individual tree response functions // Front. Plant Sci. 2021. V. 12. Article number 758221.
- Pretzsch H., Biber P., Schütze G., Rötzer T. Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870 // Nat. Comm. 2014. V. 5. Article number 4967.
- Pretzsch H., Biber P., Uhl E., Dahlhausen J., Schütze G., Perkins D., Rötzer T., Caldentey J., Koike T., Con T. van, Chavanne A., Toit B. du, Foster K., Lefer B. Climate change accelerates growth of urban trees in metropolises worldwide // Sci. Rep. 2017. V. 7. Article number 15403.
- Raymond C. A., Lindgren D. Genetic flexibility: a model for determining the range of suitable environments for a seed source // Silv. Gen. 1990. V. 39. P. 112–120.
- Rehfeldt G. E. A model of genetic variation for *Pinus ponderosa* in the inland northwest (USA): applications in gene resource management // Can. J. For. Res. 1991. V. 21. N. 10. P. 1491–1500.
- Rehfeldt G. E., Tchebakova N. M., Barnhardt L. K. Efficacy of climate transfer functions: introduction of Eurasian populations of *Larix* into Alberta // Can. J. For. Res. 1999a. V. 29. N. 11. P. 1660–1668.
- Rehfeldt G. E., Ying C. C., Spittlehouse D. L., Hamilton D. A. Jr. Genetic responses to climate in *Pinus contorta*: niche breadth, climate change, and reforestation // Ecol. Monogr. 1999b. V. 69. P. 375–407.
- Rehfeldt G. E., Tchebakova N. M., Parfenova E. I., Wykoff W. R., Kuzmina N. A., Milyutin L. I. Intraspecific response to climate in *Pinus sylvestris* // Glob. Change Biol. 2002. V. 8. Iss. 9. P. 912–929.
- Rehfeldt G. E., Ferguson D. E., Crookston N. L. Quantifying the abundance of co-occurring conifers along inland northwest (USA) climate gradients // Ecology. 2008. V. 89. Iss. 8. P. 2127–2139.
- Richardson B. A., Rehfeldt G. E., Sáenz-Romero C., Milano E. R. A climate analog approach to evaluate seed transfer and vegetation transitions // Front. For. Glob. Change. 2024. N. 7. Article number 1325264.
- Roberds J. H., Namkoong G. Population selection to maximize value in an environmental gradient // Theor. Appl. Gen. 1989. V. 77. Iss. 1. P. 128–134.
- Robson T., Garzón M. BeechCOSTe52 database consortium. Phenotypic trait variation measured on European genetic trials of *Fagus sylvatica* L. // Sci. Data. 2018. V. 5. Article number 180149.
- Ryu D., Park M., Park J., Moon M., Yim J., Kim H. S. Quantification of tree growth change under climate change using National Forest Inventory of Korea // For. Ecol. Manag. 2024. V. 568. Article number 122112.
- Sáenz-Romero C., Kremer A., Nagy L., Újvári-Jármay É., Ducouso A., Kóczán-Horváth A., Hansen J. K., Mátyás C. Common garden comparisons confirm inherited differences in sensitivity to climate change between forest tree species // PeerJ. 2019. V. 7. Article number 6213.
- Seebacher F., Grigaltchik V. S. Embryonic developmental temperatures modulate thermal acclimation of performance curves in tadpoles of the frog *Limnodynastes peronii* // Plos One. 2014. V. 9. Iss. 9. Article number 106492.
- Shutyaev A. M., Giertych M. Height growth variation in a comprehensive Euroasian provenance experiment of *Pinus sylvestris* // Silv. Gen. 1997. V. 46. Iss. 6. P. 332–349.
- Shutyaev A. M., Giertych M. Genetic subdivisions of the range of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) based on a trans-continental provenance experiment // Silv. Gen. 2000. V. 49. Iss. 3. P. 137–151.
- Skulason B., Hansen O. K., Nielsen U. B. Provenance variation in phenology and frost tolerance in subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) planted in Denmark and Iceland // Forests. 2018. V. 9. Iss. 1. Article number 17.
- Sow M. D., Allona I., Ambroise C., Conde D., Fichot R., Gribkova S., Jorge V., Le-Provost G., Pâques L., Plomion C., Salse J., Sanchez-Rodriguez L., Segura V., Tost J., Maurry S. Chapter twelve – epigenetics in forest trees: State of the art and potential implications for breeding and management in a context of climate change // Adv. Bot. Res. 2018. V. 88. P. 387–453.
- St Clair J. B., Mandel N. L., Vance-Boland K. W. Genecology of Douglas-fir in western Oregon and Washington // Ann. Bot. 2005. V. 96. Iss. 7. P. 1199–1214.
- Tarakanov V. V., Chankina O. V., Kutsenogy K. P., Naumova N. B., Makarikova R. P., Milyutin L. I., Rogovtsev R. V., Efimov V. M. Influence of geographic populations on the elemental composition of pine phytomass and soil // J. Surface Investig.: X-Ray, Synchrotron and Neutron Techn. 2011. V. 5. N. 6. P. 1091–1097.
- Thomas C., Cameron A., Green R., Bakkenes M., Beaumont L. J., Collingham Y. C., Barend Erasmus B. F. N., Siqueira M. F. de, Grainger A., Hannah L., Hughes L., Huntley B., Jaarsveld A. S. van, Midgley G. F., Miles L., Ortega-Huerta M. A., Peterson A. T., Phillips O. L., Williams S. E. Extinction risk from climate change // Nature. 2004. V. 427. P. 145–148.
- Thomson A. M., Parker W. H. Boreal forest provenance tests used to predict optimal growth and response to climate change. 1. Jack Pine // Can. J. For. Res. 2008. V. 38. N. 1. P. 157–170.
- Thomson A. M., Riddell C. L., Parker W. H. Boreal forest provenance tests used to predict optimal growth and response to climate change: 2. Black spruce // Can. J. For. Res. 2009. V. 39. N. 1. P. 143–153.
- Torres-Sánchez E., Menéndez-Gutiérrez M., Villar L., Díaz R. The effects of provenance, climate, and chemical defense on the resistance of *Pinus pinaster* Aiton to *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner and Buhrer) // Ann. For. Sci. 2023. V. 80. Article number 33. 17 p.
- Ukrainetz N. K., O'Neill G. A., Jaquish B. Comparison of fixed and focal point seed transfer systems for reforestation and assisted migration: a case study for interior spruce in British Columbia // Can. J. For. Res. 2011. V. 41. N. 7. P. 1452–1464.
- Újvári-Jármay É., Nagy L., Mátyás Cs. The IUFRO 1964/68 inventory provenance trial of Norway spruce in Nyírség, Hungary – results and conclusions of five decades. Documentary study // Acta Silv. Lign. Hung. 2016. V. 12. Spec. Ed. 178 p.
- Violle C., Enquist B. J., McGill B. J., Jiang L., Albert C. H., Hulshof C., Jung V., Messier J. The return of the variance:

- Intraspecific variability in community ecology // Trends Ecol. Evolut. 2012. V. 27. Iss. 4. P. 244–252.
- Verkerk P. J., Costanza R., Hetemäki L., Kubiszewski I., Leskinen P., Nabuurs G. J., Potočník J., Palahí M. Climate-smart forestry: the missing link // For. Policy Econ. 2020. V. 115. Article number 102164.
- Wang H., Ning Y., Liu C., Xu P., Zhang W. Different radial growth responses to climate change of three dominant conifer species in temperate forest, northeastern China // Front. For. Glob. Change. 2022. V. 4. Article number 820800.
- Wang T., Hamann A., Yanchuk A., O'Neill G. A., Aitken S. N. Use of response functions in selecting lodgepole pine populations for future climates // Glob. Change Biol. 2006. V. 12. Iss. 12. P. 2404–2416.
- Wang T., O'Neill G. A., Aitken S. N. Integrating environmental and genetic effects to predict responses of tree populations to climate // Ecol. Appl. 2010. V. 20. Iss. 1. P. 153–163.
- Yang J., Pedlar J. H., McKenney D. W., Weersink A. The development of universal response functions to facilitate climate-smart regeneration of black spruce and white pine in Ontario, Canada // For. Ecol. Manag. 2015. V. 339. P. 34–43.
- Ying C. C., Yanchuk A. D. The development of British Columbia's tree seed transfer guidelines: Purpose, concept, methodology, and implementation // For. Ecol. Manag. 2006. V. 227. Iss. 1–2. P. 1–13.
- Yousefpour R., Augustynczyk A. L. D., Reyer C. P. O., Lasch-Born P., Suckow F., Hanewinkel M. Realizing mitigation efficiency of European commercial forests by climate smart forestry // Sci. Rep. 2018. V. 8. Iss. 1. Article number 345. 11 p.
- Zeltiņš P., Katrevičs J., Gailis A., Maaten T., Desaine I., Jansons Ā. Adaptation capacity of Norway spruce provenances in Western Latvia // Forests. 2019. V. 10. Iss. 10. Article number 840. 15 p.
- Zeng Z. A., Wolkovich E. M. Weak evidence of provenance effects in spring phenology across Europe and North America // New Phytol. 2024. V. 242. Iss. 5. P. 1957–1964.
- Zhao Y., Wang T. Predicting the global fundamental climate niche of lodgepole pine for climate change adaptation // Front. For. Global Change. 2023. V. 6. Article number 1084797.

A REVIEW OF METHODS FOR MODELING TREE RESPONSE TO CLIMATE CHANGE USING PROVENANCES TRIALS DATA

A. V. Lebedev

*Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy
Timiryazevskaya str., 49, Moscow, 127434 Russian Federation*

E-mail: alebedev@rgau-msha.ru

Climate warming in recent decades has had a strong impact on tree populations, which will either adapt to new conditions or their mortality rate increases. The results of provenance tests can serve as a reliable basis for studying the response of trees to environmental change. Since the early 1990s, modeling of phenotypic traits of populations from climatic factors (seed origin and testing sites) and the use of such models in forestry practice have been developed in foreign countries. The objective of this review is to consider the main approaches to modeling tree responses to climate change based on provenance test data and discuss their application to climate-smart forestry. Individual transfer and reaction functions and more complex models (generalized transfer function and universal transfer and reaction functions) are useful tools for solving problems related to forecasting the response of tree populations (growth, productivity and survival) to climate change and assessing their adaptive potential, developing recommendations for seed transfer (including assisted migration) and climate-smart forest seed zoning, safin and increasing the resource and ecological potential of future forests. The results of historical and current provenance tests in conditions of rapid climate warming have special scientific and practical value. The development of reliable models for forecasting the response of forest-forming tree species populations to changing environmental conditions is possible in the presence of representative data on their phenotypic variability. This requires the formation of databases combining the results of provenance tests data.

Keywords: *transfer distance, transfer function, response function, genetic effects, phenotypic plasticity, species adaptation, climate-smart forestry.*

How to cite: *Lebedev A. V. A review of methods for modeling tree response to climate change using provenances trials data // Sibirskij Lesnoj Zhurnal (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 2. P. 3–19 (in Russian with English abstract and references).*