

Леса России и хозяйство в них. 2021. № 4. С. 4–39

*Forests of Russia and economy in them. 2021. № 4. P. 4–39*

Обзорная статья

УДК 630\*52

Doi: 10.51318/FRET.2021.55.23.001

## ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ ЗАМЕЩЕНИЕ В ЭКОЛОГИИ И ПРОБЛЕМА АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

Владимир Андреевич Усольцев<sup>1</sup>, Иван Степанович Цепордей<sup>2</sup>

<sup>1,2</sup> Ботанический сад Уральского отделения РАН, Екатеринбург, Россия

<sup>1</sup> Уральский государственный лесотехнический университет, Екатеринбург, Россия

<sup>1</sup> Usoltsev50@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0003-4587-8952>

<sup>2</sup> ivan.tsepordey@yandex.ru, <http://orcid.org/0000-0002-4747-5017>

**Аннотация.** Пространственно-временное замещение означает использование современных закономерностей и явлений, наблюдаемых в пространственных градиентах, для понимания и моделирования тех же закономерностей и процессов в ретроспективных и перспективных градиентах времени, которые на данный момент не поддаются наблюдению. Считается, что статистическую взаимосвязь между факторами окружающей среды и реакцией экосистем лучше всего выявить на основе наблюдений в течение длительного периода времени. Однако во многих случаях долгосрочные данные временных рядов недоступны, и тогда исследователи в своих моделях заменяют временные данные пространственными данными. Истоки теории пространственно-временного замещения восходят в XIX в., когда немецкий физик Больцман разработал кинетическую теорию газов. В наши дни методы, основанные на пространственно-временном замещении, применяются в разных областях: палеоклиматологии, геоморфологии, ландшафтоведении и экологических исследованиях. Метод пространственно-временного замещения используется в лесной таксации для построения таблиц хода роста путем подбора древостоев одного естественного ряда, а в лесной экологии – при прогнозировании растительных сукцессий, в частности восстановительно-возрастного морфогенеза таежных лесов. В связи с прогрессирующими климатическими изменениями применение метода пространственно-временного замещения в экологии является особенно актуальным. При построении трансконтинентальных моделей биомассы, чувствительных к изменению климата, на основе принципа пространственно-временного замещения установлено, что зависимость биомассы от температур и осадков описывается пропеллерообразной 3D-поверхностью. В холодных регионах при повышении осадков биомасса снижается, но по мере перехода к теплым регионам она характеризуется противоположным трендом; при повышении температуры во влажных регионах биомасса увеличивается, но по мере перехода в сухие условия снижается. Тем самым подтверждено действие закона лимитирующего фактора в отношении лесных сообществ в условиях изменения климата. Применение метода пространственно-временного замещения связано с рядом неопределенностей, и одна из них устанавливается различными адаптационными возможностями древесных растений, иногда даже у разных видов в пределах рода. Тем не менее, когда нет иной возможности исследовать экосистемные процессы в ретроспективе или перспективе, метод пространственно-временного замещения представляет вполне приемлемую альтернативу.

**Ключевые слова:** пространственно-временное замещение, палеоклиматология, геоморфология, ландшафтоведение, экология, растительные сукцессии, трансконтинентальные климатические тренды лесной биомассы и их прогнозирование, закон лимитирующего фактора

Review article

## SPACE-FOR-TIME SUBSTITUTION IN ECOLOGY AND THE PROBLEM OF PLANT ADAPTATION IN THE CONDITIONS OF CLIMATE CHANGE

Vladimir A. Usoltsev<sup>1</sup>, Ivan S. Tsepordey<sup>2</sup><sup>1,2</sup> Botanical Garden of Ural Branch of RAS, Yekaterinburg, Russia,<sup>2</sup> Ural State Forest Engineering University, Yekaterinburg, Russia,<sup>1</sup> Usoltsev50@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0003-4587-8952><sup>2</sup> ivan.tsepordey@yandex.ru, <http://orcid.org/0000-0002-4747-5017>

**Abstract.** Space-for-time substitution means the use of modern patterns and phenomena observed in spatial gradients to understand and model the same patterns and processes in retrospective and prospective temporal gradients that are currently not observable. It is believed that the statistical relationship between environmental factors and the response of ecosystems is best identified using observations over a long period of time. However, in many cases, long-term time series data is not available, and then researchers in their models replace the temporal data with spatial data. The origins of the theory of space-time substitution go back to the XIX century, when the German physicist Boltzmann developed the kinetic theory of gases. Nowadays, methods based on space-for-time substitution are used in various fields: paleoclimatology, geomorphology, landscape sciences and environmental studies. The method of space-for-time substitution is used in forest taxation to build forest yield tables by selecting stands of one natural sequence of different ages, and in forest ecology – when predicting plant successions, in particular, the restoration-age morphogenesis of taiga forests. Due to the progressive climatic changes, the use of the method of space-for-time substitution in ecology is especially relevant. When constructing transcontinental models of biomass sensitive to climate change, based on the principle of space-for-time substitution, it was found that the dependence of biomass on temperatures and precipitation is described by a propeller-shaped 3D surface. In cold regions, when precipitation increases, the biomass decreases, but as the transition to warm regions proceeds, it is characterized by the opposite trend; when the temperature increases in wet regions, the biomass increases, but as the transition to dry conditions, it decreases. Thus, the effect of the law of the limiting factor in relation to forest communities in the conditions of climate change is confirmed. The use of the principle of space-for-time substitution is associated with a number of uncertainties, and one of them is determined by different adaptive capabilities of woody plants, sometimes even in different species within the genus. Nevertheless, when there is no other way to study ecosystem processes in retrospect or perspective, the method of space-for-time substitution is a completely acceptable alternative.

**Keywords:** *space-for-time substitution, paleoclimatology, geomorphology, landscape studies, ecology, plant succession, transcontinental climate trends of forest biomass and their forecasting, the law of the limiting factor*

### Введение

Пространственно-временное замещение означает использование современных закономерностей и явлений, наблюдаемых в пространственных градиентах, для понимания и моделирования тех же закономерностей и процессов в ретроспективных и пер-

спективных градиентах времени, которые на данный момент не поддаются наблюдению [1]. При экологическом прогнозировании используются научные данные для моделирования сценариев экосистемных изменений [2]. Корректно применяемые модели незаменимы в управлении

окружающей средой, поскольку они позволяют принимать правильные решения и улучшают коммуникацию между учеными и менеджерами. Однако прогностическая способность этих моделей зависит от количества и качества данных, используемых для определения статистической

взаимосвязи между факторами окружающей среды и реакцией экосистем. Считается, что эту взаимосвязь лучше всего выявить на основе наблюдений в течение длительного периода времени [3]. Однако во многих случаях долгосрочные данные временных рядов недоступны. В качестве альтернативы исследователи в своих моделях заменяют временные данные пространственными данными, предполагая, что пространственная взаимосвязь между фактором окружающей среды и переменной отклика может использоваться в качестве прогноза временной взаимосвязи. Сбор данных с широким пространственным охватом за короткий промежуток времени позволяет исследователям увеличить диапазон и количество экспериментальных данных, используемых для определения взаимосвязи между экологическими факторами и реакцией на них, без необходимости сбора данных в течение многих лет.

Однако не все исследователи считают использование пространственно-временного замещения приемлемым способом построения прогностических моделей. Проблематичность метода заключается в том, что факторы, отличные от целевого, могут влиять на реакцию экосистемы и варьировать в пространственном отношении [4]. Это может привести к ошибочной корреляции между целевым фактором и реакцией экосистемы, хотя степень этой проблематичности в литературе оценивается по-разному [5–9].

### **Истоки теории пространственно-временного замещения**

Истоки теории пространственно-временного замещения восходят в XIX в., когда немецкий физик Больцман разработал кинетическую теорию газов [10]. Согласно этой теории, в классической системе ньютоновской механики молекулярное движение одной молекулы газа в пространстве имеет три степени свободы. Исходя из этого, для описания движения частицы могут быть определены скорость движения и траектория. Однако для популяции, состоящей из большого числа частиц, степень свободы отдельной молекулы выходит за пределы расчетного диапазона, в котором классическая механика приемлема для описания общего состояния движения. В действительности, чтобы понять закон теплового явления, нет необходимости понимать состояние каждой молекулы в каждом движении. Для описания общего поведения достаточно применить статистический метод определения общего макроскопического движения. Для установления пространственного распределения быстро движущихся молекул газа было предложено понятие эргодичности (свойство динамических систем, состоящее в том, что в процессе эволюции почти каждое состояние с определённой вероятностью проходит вблизи любого другого состояния системы). Согласно понятию эргодичности, среднее наблюдение движения отдельной молекулы, сделанное во времени, равно

среднему наблюдению движения многих молекул в данный момент времени. Таким образом, наблюдения, сделанные в разные периоды времени, могут быть использованы в качестве суррогата для пространственного распределения молекул в данный момент [11, 12].

Методы, основанные на пространственно-временном замещении, применяются в разных областях. В частности, для изучения долгосрочного круговорота питательных веществ и сукцессий растений используются экологические временные ряды [13–15], а для вывода прошлых изменений окружающей среды из геологических прокси применяются функции перехода [16, 17]. Термин «прокси» в палеоклиматологии (изучение климата прошлого) предполагает, что климатические заместители сохраняют физические характеристики прошлого, которые используются для прямых метеорологических измерений и позволяют реконструировать климатические условия на протяжении более длительного отрезка истории Земли. Однако надежные глобальные записи климата были начаты только в 1880-х годах.

### **Применение метода пространственно-временного замещения в геоморфологии**

Широкое применение метод пространственно-временного замещения получил в геоморфологии. Геоморфология изучает происхождение и эволюцию топографических и батиметрических объектов, созданных

физическими, химическими или биологическими процессами, действующими на поверхности Земли [18, 19]. Из-за относительно большого временного масштаба многих геоморфологических явлений, особенно некоторых крупномасштабных единиц рельефа, геоморфологи, как правило, не могут полностью наблюдать и понимать процессы формирования рельефа на основе существующих научно-технических условий. Если взять в качестве примера лессовую форму рельефа («Плато Желтой Земли» на севере Китая), то появление и изменение микро топографии в виде ручьев и неглубоких оврагов можно наблюдать на лессовом склоне после обильных осадков, в то время как формирование Лессового плато занимало сотни тысяч или даже миллионы лет [20].

Имеется несколько способов решить эту проблему. Один из них заключается в реконструкции исторического рельефа с использованием методов датирования и георадара [21, 22]. Этот метод опирается на достоверные геохронологические и археологические данные и применим только в отдельных районах, где среда геологических отложений относительно хорошо сохранилась. Второй способ заключается в построении физической или эмпирико-статистической модели геоморфологического развития [23–25], основанных на физическом механизме геоморфологического процесса или данных статистических выборок. Из них физическая модель

имеет сложные граничные условия, и определить граничное условие в геоморфологических исследованиях гораздо сложнее, чем выявить идеальное состояние в физических исследованиях. Статистическая модель дает только частоту и тенденцию сложных геоморфологических процессов и не имеет описания специфической характеристики пространственной дифференциации. Например, простые правила перехода в клеточных автоматах сильно отличаются от реальных геоморфологических процессов [26]. Третий способ состоит в наблюдении и прогнозировании геоморфологических изменений с помощью периодических исторических карт и данных дистанционного зондирования [27, 28]. Из-за того, что современная техника наблюдений Земли охватывает период лишь около ста лет, временной масштаб результатов часто бывает относительно коротким. Четвертый подход заключается в физическом моделировании ландшафтных изменений (в масштабе, уменьшенном по сравнению с таковым в реальности), в которых геоморфологические процессы длятся относительно быстрее [29, 30]. Из-за большой разницы во временном и пространственном масштабах между моделью и рельефом механическое и граничное условия не могут полностью восстановить изменение геоморфологического процесса. Все вышечисленное в определенной степени ограничивает изучение геоморфологической эволюции [11, 12, 31, 32].

В геоморфологии под пространственно-временным замещением понимается вывод о долгосрочной эволюции форм рельефа, основанный на сравнении форм рельефа, образованных в разные периоды развития, и форм, реализованных на разных стадиях развития. Оно предполагает, что при определенных условиях окружающей среды изучение пространственных процессов эквивалентно изучению процессов временных. Следует отметить, что как научный термин пространственно-временное замещение имеет синонимы, такие как эргодическая аргументация [33], пространственно-временной аналог [34], замещение местоположения временем [32]. Общее свойство этих терминов состоит в возможности делать выводы об изменениях во времени на основе разнообразия форм в настоящее время [11, 12].

Развитие форм рельефа в конкретных условиях обычно демонстрирует пространственное распределение, которое происходит по принципу от «молодого» к «старому». На примере Лессового плато в Китае показано, что из-за усиления скорости эрозии отложений в направлении с запада на восток лессовая овражная эрозия проявлялась в пространственном распределении от слабой до умеренной и сильной. Это также рассматривается как представление временных рядов процесса развития рельефа в регионе. Поэтому при определенных условиях пространственное распределение типов и признаков рельефа может отражать процесс

их эволюции и развития в полном соответствии с концепцией пространственно-временного замещения [11, 12].

#### **Применение метода пространственно-временного замещения в ландшафтных исследованиях**

Пространственно-временные стохастические процессы играют важную роль во многих областях ландшафтных исследований. В статистических терминах ландшафт может восприниматься как реализация пространственно-временного стохастического процесса. Статистический анализ ландшафтных данных, как правило, включает анализ пространственно-временных данных, хотя в конкретных случаях можно иметь данные либо пространственных, либо временных рядов. Отличие пространственных данных от временных рядов состоит в том, что обобщение временного порядка не очевидно на пространственном уровне [35, 36]. Пространственно-временное замещение в ландшафтных исследованиях используется для понимания долгосрочных изменений растительности. Оно основано на евклидовых расстояниях между векторами наблюдений на разных участках [36].

При анализе пространственно-временных данных важными факторами являются длина временных рядов в каждом местоположении и общее число пространственных местоположений, в которых имеются данные. Например, когда длина временного

ряда в данном месте невелика, можно объединить информацию из «ближайших» пространственных местоположений для достижения требуемой точности. Проблема может быть решена на основе концепции пространственно-временного замещения, или принципа временной последовательности. Архивные данные о сукцессиях в течение длительных периодов времени встречаются редко [37, 38]. Поэтому при исследовании долгосрочных изменений использование временной последовательности иногда предлагает единственную альтернативу чрезмерно длительному времени наблюдения [13]. В то же время подобный подход связан с некоторыми известными рисками. Наиболее очевидным из них является то, что экологические условия на двух разных участках часто близки, но никогда не идентичны. Несмотря на множество потенциальных неопределенностей в интерпретации получаемых результатов, исследования показывают, что скорость и направление изменения сукцессии непосредственно связаны с начальными условиями, как предпосылкой пространственно-временного замещения [36].

#### **Применение метода пространственно-временного замещения в экологических исследованиях**

Теория пространственно-временного замещения была введена в экологию для изучения смены биомов в длительном

масштабе времени [39]. Суть основной идеи в том, что для прогнозирования процесса преемственности сообществ, общества в одном и том же пространстве могут быть дифференцированы в соответствии с относительной разницей их развития при условии, что другие экологические факторы, кроме времени, поддерживаются как можно более стабильными [11, 12].

Метод пространственно-временного замещения подвергся наиболее тщательному анализу и обсуждался в исследованиях временных рядов, причем выводы варьировали от значимого подтверждения [40, 41] до сильного смещения [15] результатов пространственно-временного замещения. Был показан положительный эффект совместного анализа результатов, полученных методом пространственно-временного замещения и временной модели [42]. С некоторыми предосторожностями применение метода пространственно-временного замещения считается допустимым для изучения генетических закономерностей в микроэволюционных процессах как на стационарных, так и на нестационарных ландшафтах [43].

В исследованиях, связанных с изменением климата (модели биоклиматической оболочки), метод пространственно-временного замещения использовался для представления о том, как прогнозируемые изменения климата повлияют на ареал и распределение видов [44–46].

Все чаще пространственно-временное замещение применяется в моделировании биоразнообразия для прогнозирования влияния климатических изменений на распределение видов, видовое обилие и изменение видового состава [47–53]. Изучение моделей для отдельных видов выявило проблемы, связанные с проекцией этих пространственных моделей на временной масштаб [54–57], и было высказано предположение, что могут быть более надежными модели, основанные на коллективных свойствах биоразнообразия [49, 58, 59]. Однако фундаментальное предположение о том, что пространственные отношения между климатом и биоразнообразием могут быть использованы для прогнозирования временных траекторий биоразнообразия в условиях меняющегося климата, остается в значительной степени непроверенным. В то же время имеются и обнадеживающие результаты [1, 58, 59].

Для проверки метода пространственно-временного замещения хорошо подходит процесс обмена видов между сообществами, поскольку он может быть количественно определен независимо в пространстве или во времени и поскольку изменение видового состава сильно коррелирует с изменениями климата как в пространстве, так и во времени [60–62]. Однако другие факторы, такие как история видов, история местообитаний и взаимодействие видов, также влияют на изменение видового состава независимо от клима-

та или во взаимодействии с ним [63–65]. Даже когда климат является основным определяющим фактором видового состава сообщества, некоторые аспекты климата (например, временная изменчивость, ковариация между критическими переменными) могут в большей степени различаться в пространстве, чем во времени [66, 67]. Понимание того, в какой степени изменение видового состава связано с климатом и являются ли видо-вые соотношения одинаковыми в пространстве и времени, имеет важное значение для оценки точности прогнозов изменения видового состава под влиянием изменения климата [1].

Таким образом, пространственно-временное замещение широко используется в моделировании биоразнообразия для вывода прошлых или будущих траекторий развития экологических систем исходя из современных пространственных моделей. Однако основополагающее предположение о том, что движущие силы пространственных градиентов видового состава также приводят к временным изменениям биоразнообразия, редко подвергается проверке.

Для прогнозирования реакции растений на глобальное потепление имеют решающее значение фенологические данные растений. Для оценки изменения климата и его влияния на экологические процессы стали широко использоваться хронологии периодических фенофаз, обусловленные окружающей средой (исторические тенденции

в фенологии растений) [68–71]. Такие анализы основаны на долгосрочных записях фенологических наблюдений, накопленных в рамках национальных сетей или собранных отдельными исследователями [72–74]. Глобальное потепление чаще всего вызывает более раннее распускание почек и более раннее появление листьев и цветов и немного задерживает осенние фенофазы (более поздняя окраска листьев и опадение листьев) с общим эффектом удлинения вегетационного периода в средних и высоких широтах [75–77]. Исторические записи часто охватывают относительно короткие периоды или содержат недостающие данные, не позволяющие исследователям делать значимые статистические выводы. Это делает проблематичной экстраполяцию исторических тенденций на будущее, поскольку в некоторых записях может отсутствовать полная величина климатических циклов или экстремальных явлений. В этой связи было предложено [78] применение косвенного пространственно-временного замещения, при котором качественные пространственные фенологические и температурные данные, полученные в одном и том же городском ландшафте, используются для заполнения пробелов в неполных исторических записях и для построения дополнительных фенологических моделей. Из-за наличия фенологического мониторинга в населенных пунктах или вблизи них городские районы хорошо подходят для применения

метода пространственно-временного замещения и должны получать больше внимания со стороны исследователей, разрабатывающих подходы к изучению фенологии и климатических тенденций [78].

Была выполнена эмпирическая проверка предположения о пространственно-временном соотношении путем построения ортогональных наборов данных изменения видового состава таксонов растений и климатического сходства во времени и пространстве [1]. Были использованы позднечетвертичные палинологические данные (результаты споропыльцевого анализа) из восточной части Северной Америки с последующим моделированием обусловленного климатом изменения видового состава. Прогнозы, основанные на пространственно-временном замещении, были на 72 % более точными, чем прогнозы по «времени на время». Однако пространственно-временное замещение плохо работало в голоцене, когда временные вариации климата были малы относительно пространственных вариаций и требовали взятия подвыборок для проверки соответствия степени пространственных и временных климатических градиентов. Несмотря на это предостережение, полученные результаты в целом поддерживают разумное использование пространственно-временного замещения при моделировании реакции сообщества на изменение климата [1].

Метод пространственно-временного замещения был приме-

нен при прогнозировании последствий будущего потепления в функционировании тундровых сообществ обоих полушарий Земли [79]. Известно, что процесс потепления в тундре происходит быстрее, чем в любом другом биоме на Земле, и потенциальные изменения имеют далеко идущие последствия из-за глобальных эффектов обратной связи между растительностью и климатом. Более глубокое понимание того, как факторы окружающей среды формируют структуру и функции растений, имеет решающее значение для прогнозирования последствий изменения окружающей среды для функционирования экосистем.

Быстрое потепление климата в арктических и альпийских регионах приводит к изменениям в структуре и составе тундровых экосистем [80, 81] с потенциально глобальными последствиями. До 50 % мировых запасов подземного углерода содержится в почвах вечной мерзлоты [82], и ожидается, что тундровые регионы в течение следующего столетия внесут большую часть вызванных потеплением потерь углерода в почву [83]. Свойства растений сильно влияют на круговорот углерода и энергетический баланс экосистемы, что, в свою очередь, может влиять на региональный и глобальный климат [84–86]. Поэтому количественная оценка связи между окружающей средой и функциональными особенностями растений важна для понимания последствий изменения клима-

та, но такие исследования редко распространяются на тундру [87–89]. В этой связи была поставлена задача оценить взаимосвязи между климатом и свойствами растений в самых холодных экосистемах Земли, где последствия потепления климата для функциональных изменений в тундре остаются в значительной степени неизвестными [79].

Используя набор данных 56 000 измерений признаков тундровых растений в упомянутых сообществах [79], количественно оценили общебиомные связи между температурой, влажностью почвы и ключевыми признаками морфологии и функций растений [90]. Внутривидовая изменчивость признаков является особенно важной в тундре, где биоразнообразие невелико или где виды имеют широкий географический ареал [91]. Была проанализирована внутривидовая изменчивость (фенотипическая пластичность или генетические различия между популяциями) и изменчивость на уровне сообщества (изменения видового состава или обилия видов в пространстве). Сначала исследовано, как изменяются свойства растений в зависимости от температуры и влажности почвы в тундровом биоме. Затем количественно оценено относительное влияние внутривидовой вариации признака на вариацию признака на уровне сообщества для пространственных отношений температуры и признаков растений. Наконец, исследовано, объясняются ли

пространственные отношения температуры и признаков растений экотопными различиями в обилии видов или изменении видового состава [79].

Основной предпосылкой для количественной оценки пространственных соотношений температуры и признаков растений было обеспечение эмпирической основы для прогнозирования потенциальных последствий будущего потепления [92–94]. Поэтому оценены фактические темпы изменения признаков растений с течением времени на уровне сообщества с использованием тридцатилетних данных обследования растительности на 117 пробных участках тундры. На уровне межвидовых вариаций признаков показано, как изменения в признаках сообщества за три десятилетия потепления окружающей среды соотносятся с прогнозами пространственных соотношений температуры и признаков растений. При анализе использован обобщаемый байесовский подход моделирования, который позволил учесть иерархическую пространственную, временную и таксономическую структуру данных, а также многочисленные источники неопределенности [79].

Связи температуры и свойств растений в пространстве в основном обнаружили довольно тесными, но влажность почвы оказала заметное влияние на тесноту и направление этих связей, что означает для сообществ тундры сильное влияние изменений влагообеспеченности на будущие сдвиги признаков рас-

тений. За последние три десятилетия высота растений в сообществах увеличилась с потеплением на всех участках, но другие свойства оказались смещенными относительно прогнозируемых темпов изменений. Полученные результаты подчеркивают сложность использования пространственно-временного замещения при прогнозировании последствий будущего потепления для функционирования растений и предполагают, что функции, тесно связанные с высотой растений, будут испытывать наиболее быстрые изменения. Они также показывают силу влияния факторов окружающей среды на формирование биотических сообществ в самых холодных экстремумах планеты и на их основе оценивают возможности улучшения прогнозов функциональных изменений в тундровых экосистемах с потеплением климата [79].

Данные мониторинга в национальном парке Эверглейдс во Флориде (США) были использованы для проверки возможности замены пространственных данных временными в моделях прогнозирования. Пространственные модели, которые предсказывали реакцию популяции рыбы-лукании (*Lucania goodei*) на аридизацию водно-болотных угодий, работали иногда даже лучше, чем временные модели. Модели работали лучше всего, когда результаты не экстраполировались за пределы диапазона изменчивости, охватываемого исходным набором данных. Взятые в контексте других исследо-

ваний, полученные результаты показывают, что метод пространственно-временного замещения лучше всего работает в экосистемах с низким бета-разнообразием, высоким сходством между участками и небольшим отставанием в реакции организма на ведущий фактор [95].

#### **Применение метода пространственно-временного замещения в анализе растительных сукцессий**

Понятие сукцессии является одним из древнейших в экологии [96]. Вследствие продолжительности времени, необходимого для фактического наблюдения за изменениями (сукцессией) растительности на данном местообитании, в исследованиях сукцессий используется метод пространственно-временного замещения. Согласно этому методу, выводится временная последовательность развития на данном местообитании на основе серии участков, различающихся по возрасту с момента некоторого начального состояния, т. е. с того момента, когда местообитание стало доступным для зарастивания. В основе метода лежит предположение о том, что каждый участок в последовательности отличается только возрастом и имеет одинаковую историю как абиотических, так и биотических компонентов. Если эти предположения верны, то каждое местообитание будет повторять сукцессию каждого другого более старого местообитания вплоть до его нынешнего возраста [15].



*Сукцессионная динамика растительности прибрежных песчаных дюн.* Классическим примером сукцессионного анализа методом пространственно-временного замещения является исследование сукцессионной динамики прибрежных песчаных дюн вдоль южного берега озера Мичиган [97]. По мере того, как постледниковое озеро со временем отступало, это приводило к образованию сукцессий песчаных дюн, представляющих собой прибрежные гряды. На основе изучения растительности, растущей на сукцессиях дюн, различающихся по возрасту, была выведена последовательность развития растительности [97, 98], которая повторяется во многих учебниках по экологии [99, 100]. Последовательность растительности для дюнных сукцессий демонстрирует простую линейную сукцессионную последовательность однолетних растений,

песчаных дюнных трав, а затем тополей, сосен и дубов (рис. 1). Тем не менее имеются эмпирические доказательства, корректирующие эту простую последовательность [101, 102].

*Послеледниковая растительная сукцессия.* Как и в примере с дюнными сукцессиями, объяснение постледникового развития растительности основано на гипотезе Ф. Клементса [101]. Постледниковая сукцессионная последовательность выведена на основе растительности, обнаруженной на участках, которые вышли из-под ледника в разное время и, таким образом, представляли разные возрасты или стадии развития растительности. Сукцессия начинается с пионерных мхов и нескольких травянистых видов. Затем появляются сначала стланиковые, а позднее кустарниковые виды ив. Вскоре в сукцессию вступает ольха, которая спустя 50 лет об-

разует заросли высотой до 10 м с примесью тополя. В ольховые сообщества внедряется ель ситхинская, образуя густой смешанный лес, который продолжает развиваться с примесью тсуги западной и тсуги горной [103]. Однако проверка этой гипотетической последовательности развития растительности в постледниковый период с использованием методов, отличных от пространственно-временного анализа, показала наличие существенных отклонений [15].

*Сукцессия растительности на землях, вышедших из сельскохозяйственного оборота.* Сукцессионная последовательность зарастания брошенных сельскохозяйственных полей в Пьемонте Северной Каролины (США) исследована на совокупности территориально разделенных участков, вышедших из оборота в разное календарное время. Сделано предположение, что

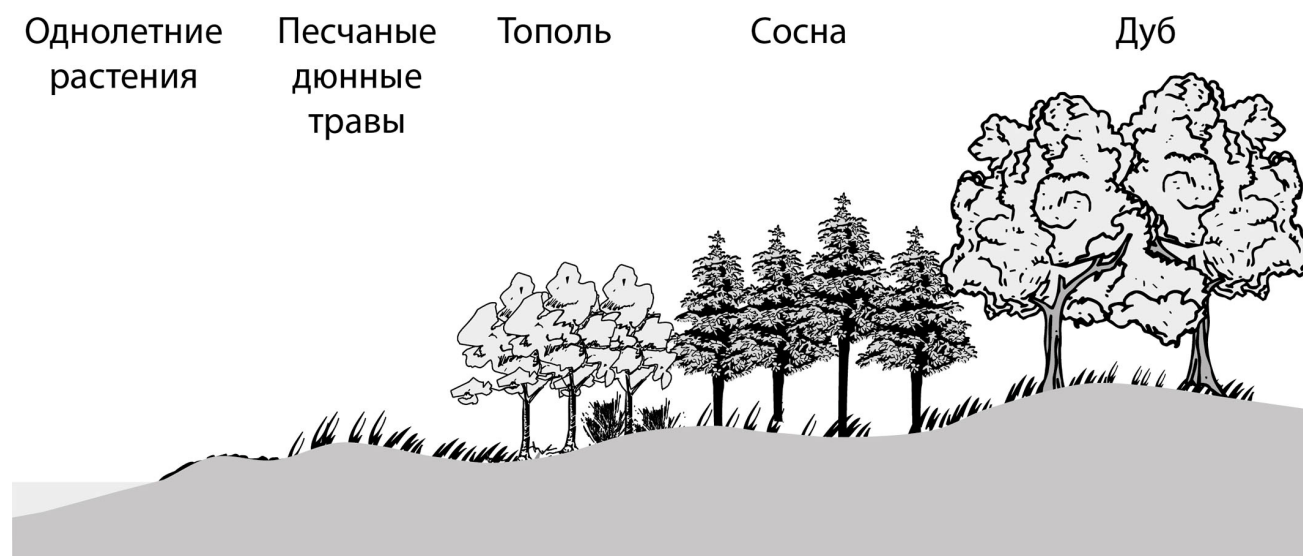


Рис. 1. Схема растительной сукцессии на песчаных дюнах южного берега озера Мичиган, США [15]  
Fig. 1. Scheme of plant succession on the sand dunes of the southern shore of Lake Michigan, USA [15]

последовательность в пределах локальной области в однородных почвенных условиях следует в целом предсказуемому курсу и что любое поле в определенных пределах представляет собой стадию, через которую пройдут или прошли все остальные. Согласно установленной сукцессионной последовательности (рис. 2), чистые брошенные поля быстро покрываются разнообразными однолетними растениями. В течение нескольких лет большая часть однолетних растений заменяется травянистыми многолетниками и кустарниками. За кустарниками следуют сосны, которые в конечном итоге вытесняют более ранние сукцессионные виды; сосновые леса, в свою очередь, заменяются различными лиственными древесными видами, которые составляют последнюю стадию сукцессионной последовательности [100, 104]. Однако последующие исследования данной сукцессии на постоянных пробных площадях выявили существенные отклонения от исходной схемы [105].

*Исследование лесообразовательного процесса в таежной зоне и генетическая классификация типов леса.* Интенсивность и направленность лесообразовательного процесса регулируются непрерывно идущими экологическими преобразованиями, которые оцениваются характером функционирования всех компонентов лесных экосистем. Результативность лесообразовательного процесса становится заметной через десятки, иногда сотни лет, когда фиксируются изменения в составе лесов, edificatorной роли древесных видов, в изменении структуры лесных сообществ [106, 107]. Вследствие растянутости лесообразовательного процесса во времени сукцессионная динамика таежных лесов устанавливается путем подбора экотопов из разных стадий онтоценогенеза и интерпретации их совокупности методом пространственно-временного замещения. В частности, динамика состава и других таксационных показателей по классам возраста получена

при статистической обработке более 600 таксационных описаний потенциальных и коренных кедровников мшисто-разнотравных (ТЛУ-322, согласно генетической классификации, по Б. П. Колесникову [106]) в Североуральском и Карпинском лесхозах Свердловской области.

В итоге сукцессионная последовательность восстановительно-возрастного морфогенеза кедровников поделена на три периода (рис. 3): *I* – период восстановления леса на вырубках и гарях березой и осиной, *II* – по мере отпада лиственных в основной полог выходят ели и пихта, а кедр сибирский остается пока в подчиненном ярусе, *III* – период господства основного edificatorного вида – кедра сибирского – продолжается от 180 до 360 и более лет, а в дальнейшем сменяется вторичными возрастными поколениями темнохвойных и кедра [107].

*Составление таблиц хода роста методом «указательных» насаждений.* В лесной таксации типичным примером подобного



Рис. 2. Схема растительной сукцессии на землях, вышедших из-под сельскохозяйственного оборота в Пьемонте, США [104]

Fig. 2. Scheme of plant succession on lands that have been released from agricultural turnover in Piedmont, USA [104]

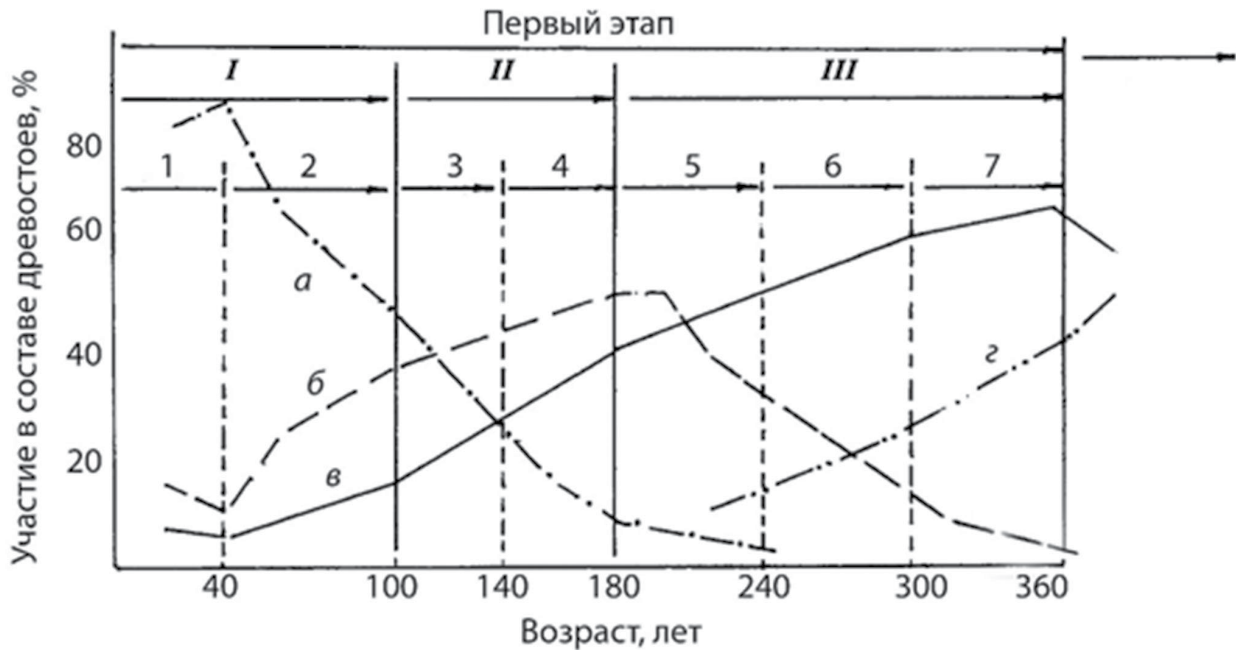


Рис. 3. Схема восстановительно-возрастного морфогенеза кедровников мшисто-разнотравных.  
 I–III – периоды восстановительно-возрастного морфогенеза кедровников; 1–7 – фазы морфогенеза.  
 Участие в составе: а – лиственные береза и осина, б – темнохвойные ель и пихта сибирские, в – кедр сибирский, г – вторичные возрастные поколения темнохвойных и кедра [107]

Fig. 3. The scheme of the restoration-age morphogenesis of mossy-mixed *Pinus sibirica* forests.  
 I–III – periods of recovery-age morphogenesis of *Pinus sibirica* forests; 1–7 – phases of morphogenesis.  
 Participation in the composition: а – deciduous birch and aspen, б – dark coniferous Siberian spruce and Siberian fir, в – *Pinus sibirica*, г – secondary age generations of dark coniferous and *Pinus sibirica* [107]

пространственно-временного замещения является метод «указательных» насаждений при составлении таблиц хода роста «нормальных» (полных) древостоев по данным таксации временных пробных площадей, заложенных в одном и том же типе леса, но в древостоях разного возраста. При этом древостои должны принадлежать к одному естественному ряду развития, представляющему совокупность однородных насаждений, достигающих одинаковых средних высот в определенном возрасте и характеризующихся общностью роста по другим таксационным показателям [108]. Отклонение от подобных траекторий «указательных» насаждений было выявлено еще А. Шваппахом [109]

по данным таксации древостоев на постоянных пробных площадях, и позднее В. В. Кузьмичевым [110] было сформулировано положение, согласно которому «нормальные насаждения представляют собой тот предел, которого достигают конкретные насаждения только один (или несколько) раз на протяжении своей жизни, но расти в этом экстремальном состоянии они не могут» (с. 142) и вследствие естественного изреживания снижают продуктивность. Тем не менее таблицы хода роста нормальных древостоев широко применяются в современном лесоустройстве, когда требуется актуализация запасов с небольшим временным лагом (до 10 лет).

### Прогностические возможности чувствительных к изменению климата моделей биомассы деревьев и древостоев при использовании принципа пространственно-временного замещения

Результаты последних исследований [111] дают эмпирическую поддержку теоретическому ожиданию того, что климатический контекст является ключом к пониманию отношений между свойствами растений и их историей жизни (life history) в глобальном плане. Включение в аллометрические модели биомассы деревьев температуры и осадков в качестве дополнительных независимых переменных улучшает точность оценок и дает возможность

прогнозирования изменений биомассы в лесах Китая при климатических сдвигах [112, 113]. На основе 539 пробных площадей лиственных насаждений на севере и северо-востоке Китая были сопоставлены базовая и чувствительная к климату модели биомассы древостоев. Хотя последняя объясняла 85 % изменчивости биомассы, разница в полученных оценках биомассы по сравнению с базовой составила лишь 0,27 % [114]. Подобные результаты применимы только для территории Китая, поскольку модели биомасса – климат, разработанные для ограниченного географического региона, могут быть непригодны для более широкого применения [115]. В упомянутых исследованиях [112, 113] территориальные различия климата экстраполированы на текущие и прогнозируемые климатические сдвиги во времени.

Разработанные базы данных о биомассе деревьев и древостоев основных лесообразующих древесных видов Евразии [116, 117] дали возможность построения трансконтинентальных моделей биомассы, чувствительных к изменению климата, и прогнозирования изменений ее структуры при предполагаемых климатических сдвигах с использованием принципа пространственно-временного замещения. Установлено, что зависимость большинства компонентов биомассы от температур и осадков описывается пропеллерообразной 3D-поверхностью. В холодных регионах при повышении

осадков биомасса снижается, но по мере перехода к теплым регионам она характеризуется противоположным трендом. При повышении температуры во влажных регионах биомасса увеличивается, но по мере перехода в сухие условия снижается. Тем самым биомасса деревьев и древостоев лесообразующих видов реагирует на предполагаемые климатические сдвиги в соответствии с принципом лимитирующего фактора: в условиях недостатка влаги любое повышение температуры усугубляет ее дефицит и биомасса уменьшается, а в условиях достаточного увлажнения повышение температуры способствует увеличению биомассы, т. е. вызывает эффект, прямо противоположный. В холодных регионах увеличение осадков вызывает «сверхнормативное» переувлажнение и биомасса деревьев снижается, а в теплых регионах эффект противоположный и биомасса увеличивается [118–121].

Таким образом, успех применения теории пространственно-временного замещения в экологии растений зависит от того, насколько экологические условия, определяющие свойства растений в территориальных градиентах, соответствуют будущим экологическим условиям, определяющим свойства растений во временном градиенте. Однако имеется еще один уровень неопределенности, связанный с пространственно-временным замещением, и определяется он адаптационными возможностями растений.

### **Адаптационные возможности растений при пространственно-временном замещении**

Адаптационная способность как одна из трех детерминант уязвимости экосистем при изменении климата определяется как способность видов сохраняться в их нынешнем местоположении, справляясь с новыми условиями окружающей среды посредством акклиматизации и/или эволюции [122]. Поскольку сформировавшимся экосистемам Земли свойственно оптимальное поведение [123], значительные климатические изменения неизбежно вызовут их стресс. Даже в тех районах, где потепление в конечном итоге окажет некоторое благотворное воздействие, потребуются затраты на корректировку. Адаптация к климату предполагает изменение в поведении экосистем в ответ на его фактическое или ожидаемое изменение. Процесс этот эндогенный и довольно сложный, поскольку по мере изменения климата адаптивные реакции должны меняться вместе с ним [124]. Проблема адаптаций растительного покрова к изменению климата требует междисциплинарных решений. Важнейшим компонентом этого подхода является разработка систем оценки адаптационных процессов [125]. Предлагается комплексно, во взаимосвязи рассматривать как мероприятия по смягчению последствий изменения климата, так и возможности адаптации в контексте устойчивого развития [126, 127].

Адаптации лесов, повышающие их функциональность в условиях многофакторного давления глобальных изменений, способствуют как адаптивное ведение лесного хозяйства, так и восстановление лесных экосистем [128]. Глобальные изменения включают изменение условий произрастания лесов в результате климатических сдвигов, в частности проявляющихся в экстремальных погодных явлениях и в сопутствующем проявлении патогенов [129]. Кроме того, быстро растет спрос на экосистемные услуги со стороны растущего населения мира и меняющихся социальных потребностей в продовольствии, биоэнергии и водоснабжении. Обеспечение соответствия этих изменяющихся социальных потребностей в условиях изменения климата местным условиям произрастания является одной из основных задач XXI в. в области управления лесами [130].

Ожидается, что при беспрецедентных темпах изменения климата популяции древесных видов окажутся в климатических условиях, выходящих за рамки тех, к которым они адаптированы, что составит угрозу санитарному состоянию и жизнеспособности лесов [131, 132]. Деревья представляют собой основу лесной среды обитания, играют важную роль в регулировании глобального углеродного цикла и поддерживают экономику, основанную на ресурсах. Поэтому прогнозирование их потенциальной реакции на изменение

климата имеет первостепенное значение для управления лесами и их сохранения [133, 134]. Понимание того, каким видам может благоприятствовать или угрожать изменение климата, необходимо при отборе древесных видов в программах лесовосстановления, лесоразведения [135, 136] и для определения приоритетов в управленческих действиях, направленных на сохранение и повышение устойчивости лесных экосистем [129, 137, 138].

В ответ на изменение климата древесные виды могут либо оставаться в своем нынешнем местоположении, либо мигрировать вслед за смещающейся климатической нишей, либо погибнуть [139]. Однако многие исследования показывают, что изменения в климатических нишах деревьев в течение следующего столетия превысят миграционную способность древесных видов [140–144]. Чтобы оценить способность видов сохраняться в рамках нынешнего распространения, в последние годы многие исследования были направлены на оценку экологической уязвимости при изменении климата [134, 140, 145–147].

Уязвимость видов при изменении климата определяют три фактора: а) воздействие – масштаб прогнозируемых изменений окружающей среды; б) чувствительность – степень, в которой это изменение окажет негативное влияние на вид, и в) адаптивная способность – способность видов справляться с новыми условиями и адапти-

роваться к ним [122]. По мнению некоторых авторов [148, 149], миграционная способность является частью адаптивной стратегии видов по отношению к изменениям окружающей среды. Однако для деревьев, лишенных возможности перемещаться, миграционная способность включает в себя набор специфических признаков и условий [150].

В одной из последних работ [122] предложена основа для количественной оценки пяти ключевых компонентов адаптивной способности деревьев к изменению климата: индивидуальная адаптация посредством фенотипической пластичности, фенотипическое разнообразие популяции под влиянием генетического разнообразия, генетический обмен внутри популяций, генетический обмен между популяциями и генетический обмен между видами. Для каждого компонента определены основные механизмы, лежащие в основе адаптивного потенциала, и представлены соответствующие показатели, которые могут быть использованы в качестве индексов. Чтобы проиллюстрировать использование этой структуры, оценена относительная адаптивная способность 26 древесных видов в северо-восточной части Северной Америки. Установлено, что адаптивная способность сильно варьирует между видами и между компонентами адаптивной способности, так что ни один вид не занимает последовательное место по всем компонентам. В среднем хвойные *Picea*

*glauca* и широколиственные *Acer rubrum* и *A. saccharinum* демонстрируют наибольшую адаптивную способность среди исследованных видов, в то время как хвойные *Picea rubens* и *Thuja occidentalis* и широколиственные *Ostrya virginiana* обладают самыми низкими показателями. Таким образом, виды даже в пределах одного рода могут обладать противоположными адаптивными способностями. В работе обсуждены ограничения, возникающие при сравнении адаптивных возможностей между видами, включая проблемы, связанные с ограниченной доступностью данных и недостаточной сопоставимостью показателей, полученных с помощью различных методов в разных исследованиях. Объем данных, необходимых для такой оценки, свидетельствует о междисциплинарном характере адаптационного потенциала и необходимости продолжения перекрестного сотрудничества для лучшего прогнозирования последствий изменения климата [122].

Природное районирование рассматривается Б. Б. Родоманом [151] как пространственная форма закона перехода количества в качество в философском смысле, а в более узком смысле – как реализация позиционного принципа – зависимости существенных свойств объектов от их положения в пространстве. Позиционный принцип широко представлен в живой природе, где он реализуется спонтанно. Фактически все природные

зоны территориально подвижны. Если на сдвиги природных зон, замеченные А. Гумбольдтом, уходят тысячелетия и века, то в антропогенных геосистемах – десятилетия и даже годы [152, 153]. Объяснение физических и функциональных свойств объектов через пространственное положение Б. Б. Родоман [151] определяет термином пространственной редукции. Позиционная редукция предполагает, что можно и нужно сводить свойства объектов к производным от их географического положения и выводить свойства объектов из их географического положения [154]. Геологически сложившийся климат двух соседних экорегионов определяет не только разделение одного рода на два вида или замену одного вида другим, но и различие в морфологическом строении и биомассе древостоев. Адаптация видов к различным климатическим условиям этих регионов длилась, как уже отмечалось, тысячи лет.

Согласно известному закону минимума Ю. Либиха [155], темп роста растения зависит от фактора, который находится в минимуме по отношению к его потребностям. Ю. Эсслен [156], вслед за Ю. Либихом, показал, что ограничивающим фактором может быть не только недостаток, но и избыток таких факторов, как свет, тепло и влага (много «хорошо» – тоже «нехорошо»). Идея лимитирующего влияния максимума наравне с минимумом была развита В. Шелфордом [157], который

распространил лимитирующий принцип на любые факторы окружающей среды и стал известен как автор закона толерантности Шелфорда, развитого затем У. Тейлором [158]. Позднее А. А. Молчанов [159] трактовал принцип ограничения применительно к лесным экосистемам как «расширенную концепцию лимитирующих факторов», согласно которой «любое состояние, приближающееся или превышающее предел устойчивости для любого организма и групп, нас интересующих, может считаться лимитирующим фактором» (с. 271). В последнее время это явление получило широкое распространение как принцип лимитирующих факторов Либиха – Шелфорда [160].

Проявление лимитирующих факторов прослеживается на региональном и локальном уровнях в исследовании радиального прироста ствола. Известно, что изменчивость ширины годичного кольца и биомассы деревьев во многом определяется циклами солнечной активности и количеством поступающей солнечной радиации [161–163]. Однако в условиях избыточного увлажнения на болотах Предуралья, где одновременно действуют два лимитирующих фактора – избыток влаги и недостаток кислорода в почве, циклический радиальный прирост объясняется гидрологическим режимом местообитания [164], а в другой крайности – при недостатке влаги в степной зоне – происходит повышение чувствительности роста деревьев

к атмосферным осадкам [165]. В болотных лесах Западной Сибири в условиях недостатка тепла радиальный прирост лимитируется увеличением количества осадков, а в условиях недостатка влаги в почве – повышением температуры [166]. В условиях недостатка тепла на севере Евразии продуктивность лесного покрова возрастает с повышением температуры, а в условиях южной лесостепи преобладающую роль играют осадки [167, 168].

На полярном пределе распространения березы в Сибири лимитирующим фактором является температура, но по мере продвижения к югу дефицит тепла снижается и возрастает роль дефицита увлажнения. Установлено, что смена лимитирующего фактора происходит в подзоне средней тайги [169]. При исследовании радиального прироста лиственницы в Средней Сибири в условиях многолетней мерзлоты получены закономерности увеличения прироста в направлении от плакоров к урезу воды, т. е. с увеличением глубины оттаивания грунта [169]. Использование принципа пространственно-временного замещения позволяет прогнозировать увеличение прироста лиственницы в темпоральном градиенте по мере глобального потепления и связанного с ним оттаивания грунта.

### Выводы

1. Возникнув в XIX в., принцип пространственно-временного замещения получил распространение в геоморфологии,

ландшафтных, биолого-экологических и других исследованиях. В связи с наблюдаемыми климатическими сдвигами модели биологической продуктивности растительных сообществ, чувствительные к изменению климата в территориальных градиентах, могут быть использованы для прогнозирования изменений биопродуктивности в предполагаемых темпоральных изменениях климата на основе принципа пространственно-временного замещения. При этом в условиях недостатка влаги лимитирующим фактором является повышенная температура, а в условиях недостатка тепла лимитирующим фактором становится повышенная влажность местообитаний.

2. Выявленные закономерности биомасса – климат носят гипотетический характер: они отражают долговременные адаптивные реакции деревьев и древостоев на региональные климатические условия и не учитывают тенденции стремительных изменений окружающей среды, которые накладывают серьезные ограничения на способность лесов адаптироваться к новым климатическим условиям [130, 168, 170–173]. В частности, выводы о динамике биоразнообразия, основанные на методе пространственно-временного замещения, переоценивают масштабы реакции на современное потепление климата, поскольку пространственные градиенты отражают долгосрочные процессы [94].

3. Закон лимитирующего фактора Либиха хорошо работает

в стационарных условиях. При быстром изменении лимитирующих факторов (например, температуры воздуха или осадков) лесные экосистемы находятся в переходном (нестационарном) состоянии, при котором некоторые факторы, пока не имевшие существенного значения, могут выйти на первый план, и конечный результат может быть определен другими лимитирующими факторами [174]. Ситуация усугубляется неизвестным совместным влиянием температуры и осадков.

4. Недостаток метода пространственно-временного замещения состоит в том, что неучтенные факторы изменчивости признака в территориальном градиенте накладываются на неучтенные факторы при переносе территориальной изменчивости признака на его тренд во временном градиенте, что способствует неопределенности прогноза. Эта неопределенность усиливается неизбежными стрессовыми реакциями экосистем на резкие климатические изменения, которые могут привести к замене лимитирующего фактора и непредсказуемым катастрофическим явлениям [175, 176], порожденным, например, сменой положительного влияния фактора на отрицательное. Тем не менее, когда нет иной возможности исследовать экосистемные процессы в ретроспективе или перспективе, метод пространственно-временного замещения представляет пока вполне приемлемую альтернативу.

## СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity / J. L. Blois, J. W. Williams, M. C. Fitzpatrick, S. T. Jackson, S. Ferrier // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2013. – Vol. 110. – No. 23. – P. 9374–9379. – DOI: 10.1073/pnas.1220228110.
2. Ecological Forecasts: An Emerging Imperative / J. S. Clark, S. R. Carpenter, M. Barber, S. Collins, A. Dobson et al. // *Science*. – 2001. – Vol. 293. – P. 657–660. – DOI:10.1126/science.293.5530.657.
3. Ecological Variability in Space and Time: Insights Gained from the US LTER Program / T. K. Kratz, L. A. Deegan, M. E. Harmon, W. K. Lauenroth // *BioScience*. – 2003. – Vol. 53. – P. 57–67. – DOI: 10.1641/0006-3568(2003)053[0057:EVISAT]2.0.CO;2.
4. Magnuson J. J. Long-Term Ecological Research and the Invisible Present // *BioScience*. – 1990. – Vol. 40. – P. 495–501. – DOI:10.2307/1311317.
5. The climate envelope may not be empty / A. T. Peterson, N. Barve, L. M. Bini, J. A. Diniz-Filho, A. Jiménez-Valverde et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2009. – Vol. 106. – E47–E47. – DOI: 10.1073/pnas.0809722106.
6. Soininen J. Species Turnover along Abiotic and Biotic Gradients: Patterns in Space Equal Patterns in Time? // *BioScience*. – 2010. – Vol. 60. – P. 433–439. – DOI:10.1525/bio.2010.60.6.7.
7. Warming effects on marine microbial food web processes: how far can we go when it comes to predictions? / H. Sarmiento, J. M. Montoya, E. Vázquez-Domínguez, D. Vaqué, J. M. Gasol // *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. – 2010. – Vol. 365. – P. 2137–2149. – DOI:10.1098/rstb.2010.0045.
8. Butterfly abundance in a warming climate: patterns in space and time are not congruent / N. J. B. Isaac, M. Girardello, T. M. Brereton, D. B. Roy // *Journal of Insect Conservation*. – 2010. – Vol. 15. – P. 233–240. – DOI:10.1007/s10841-010-9340-0.
9. Kappes H., Sundermann A., Haase P. High spatial variability biases the space-for-time approach in environmental monitoring // *Ecological Indicators*. – 2010. – Vol. 10. – P. 1202–1205. – DOI:10.1016/j.ecolind.2010.03.012.
10. Boltzmann L. Einige allgemeine Sätze über Wärmegleichgewicht // *Wiener Berichte*. – 1871. – Vol. 63. – P. 679–711.
11. Theories and methods of space-for-time substitution in geomorphology / X. Huang, H. Ding, J. Na, G. Tang // *Acta Geographica Sinica*. – 2017. – Vol. 728. – No. 1. – P. 94–104. – DOI: 10.11821/dlxb201701008.
12. Space-for-time substitution in geomorphology: A critical review and conceptual framework / X. Huang, G. Tang, T. Zhu, H. Ding, J. Na // *Journal of Geographical Sciences*. – 2019. – Vol. 29. – No. 10. – P. 1670–1680. – DOI: 10.1007/s11442-019-1684-0.
13. Pickett S. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies // *Long-term studies in ecology: Approaches and alternatives*. Likens G. E. (ed.). – New York : Springer, 1989. – P. 110–135.
14. Fastie C. L. Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska // *Ecology*. – 1995. – Vol. 76. – No. 6. – P. 1899–1916. – DOI: 10.2307/1940722.
15. Johnson E. A., Miyanishi K. Testing the assumptions of chronosequences in succession // *Ecology Letters*. – 2008. – Vol. 11. – No. 5. – P. 419–431. – DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01173.x.
16. Imbrie J., Kipp N. G. A new micropaleontological method for quantitative paleoclimatology : Application to a late Pleistocene Caribbean core // *The Late Cenozoic Glacial Ages*. Turekian K. (ed.). – New Haven : Yale Univ. Press, CT, 1971. – P. 77–181.
17. Environmental controls on branched tetraether lipid distributions in tropical East African lake sediments / J. E. Tierney, J. M. Russell, H. Eggermont, E. C. Hopmans, D. Verschuren, et al. // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. – 2010. – Vol. 74. – No. 17. – P. 4902–4918. – DOI:10.1016/J.GCA.2010.06.002.



18. Huggett R. J. *Fundamentals of Geomorphology*. – 3rd ed. – London ; New York : Routledge, 2011. – 533 p.
19. Bierman P. R., Montgomery D. R. *Key concepts in geomorphology*. – San Francisco : WH Freeman, 2014. – 532 p.
20. Liu D. S. *Loess and environment*. – Beijing : Science Press, 1985. – 207 p.
21. The relationship between gully development and climatic changes in the loess Yuan region: Examples from Luochuan, Shaanxi Province / B. Y. Yuan, T. E. Ba, J. X. Cui, Q. Yin // *Acta Geographica Sinica*. – 1987. – Vol. 54. – No. 4. – P. 42–51. – URL: [https://en.cnki.com.cn/Article\\_en/CJFDTOTAL-DLXB198704004.htm](https://en.cnki.com.cn/Article_en/CJFDTOTAL-DLXB198704004.htm)
22. Modeling the evolution of loess-covered landforms in the Loess Plateau of China using a DEM of underground bedrock surface / L. Y. Xiong, G. A. Tang, F. Y. Li, B.-Y. Yuan, Z.-C. Lu // *Geomorphology*. – 2014. – Vol. 209. – No. 3. – P. 18–26. – DOI: 10.1016/j.geomorph.2013.12.009.
23. A cellular automata model for simulating the evolution of positive-negative terrains in a small loess watershed / M. Cao, G. A. Tang, F. Zhang, J. Yang // *International Journal of Geographical Information Science*. – 2013. – Vol. 27. – No. 7. – P. 1349–1363. – DOI: 10.1080/13658816.2012.756882.
24. Dynamic reorganization of river basins / S. D. Willett, S. W. McCoy, J. T. Perron, L. Goren, C.-Y. Chen // *Science*. – 2014. – Vol. 343 (6175). – 1248765. – DOI: 10.1126/science.1248765.
25. Yang R., Willett S. D., Goren L. In situ low-relief landscape formation as a result of river network disruption // *Nature*. – 2015. – Vol. 520 (7548). – 526. – DOI: 10.1038/nature14354.
26. Huang C., Liu G. H. A review of the application of cellular models in landscape evolution modeling // *Progress in Geography*. – 2010. – Vol. 24. – No. 1. – P. 105–115.
27. Coastline changes in Yancheng since 6000 years ago based on remote sensing image dodging / Y. Y. Kang, X. R. Ding, L. G. Cheng et al. // *Acta Geographica Sinica*. – 2010. – Vol. 65. – No. 9. – P. 1130–1136.
28. Sedimentary and morphological evolution of nearshore coast of Yangtze Estuary in the last 30 years / N. Ji, H. Q. Cheng, Z. Y. Yang, H. Hu, Z. Chen // *Acta Geographica Sinica*. – 2013. – Vol. 68. – No. 7. – P. 945–954. – URL: <http://www.geog.com.cn/EN/>
29. Parker R. S. *Experimental study of drainage basin evolution and its hydrologic implications* / [Ph.D. Dissertation]. – Fort Collins: Colorado State University, 1977. – 58 p. – URL: <http://hdl.handle.net/10217/61850>
30. Schumm S. A., Mosley M. P., Weaver W. E. *Experimental Fluvial Geomorphology*. – New York : John Wiley & Sons, 1987. – 413 p.
31. Glock W. S. The development of drainage systems: A synoptic view // *Geographical Review*. – 1931. – Vol. 21. – No. 3. – P. 475–482.
32. Paine A. D. M. Ergodic reasoning in geomorphology-time for a review of the term // *Progress in Physical Geography*. – 1985. – Vol. 9. – No. 1. – P. 1–15. – DOI: 10.1177/030913338500900101.
33. Fryirs K., Brierley G. J., Erskine W. D. Use of ergodic reasoning to reconstruct the historical range of variability and evolutionary trajectory of rivers // *Earth Surface Processes & Landforms*. – 2012. – Vol. 37. – No. 7. – P. 763–773. – DOI: 10.1002/esp.3210.
34. Schumm S. A. *To interpret the Earth: Ten ways to be wrong*. – Cambridge : Cambridge University Press, 1991. – 133 p.
35. Mardia K. V. *Statistics of directional data*. – London : Academic Press, 1972. – 380 p. – DOI: 10.1111/j.2517-6161.1975.tb01550.x.
36. Ghosh S., Wildi O. Statistical analysis of landscape data: Space-for-time, probability surfaces and discovering species // *A Changing World: Challenges for Landscape Research* / Kienast F., Wildi O., Ghosh S. (eds.). *Landscape Series*. – Vol. 8. – Dordrecht: Springer, 2007. – P. 209–221.
37. Foster B. L., Tilman D. Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach // *Plant Ecology*. – 2000. – Vol. 146. – P. 1–10. – DOI: 10.1023/A:1009895103017.

38. Wildi O. Modelling succession from pasture to forest in time and space // *Community Ecology*. – 2002. – Vol. 3. – P. 181–189. – DOI: 10.1556/ComEc.3.2002.2.5.
39. Likens G. E. (ed.). Long-term studies in ecology: Approaches and alternatives. – New York : Springer, 1989. – 214 p. – DOI: 10.1007/978-1-4615-7358-6\_5.
40. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development / L. R. Walker, D. A. Wardle, R. D. Bardgett, B. D. Clarkson // *Journal of Ecology*. – 2010. – Vol. 98. – No. 4. – P. 725–736. – DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01664.x.
41. Substituting space for time: Empirical evaluation of spatial replication as a surrogate for temporal replication in occupancy modelling / A. Srivathsa, M. Puri, N. S. Kumar, D. Jathanna, K. U. Karanth // *Journal of Applied Ecology*. – 2018. – Vol. 55. – P. 754–765. – DOI: 10.1111/1365-2664.13005.
42. Using space-for-time substitution and time sequence approaches in invasion ecology / S. M. Thomaz, A. A. Agostinho, L. C. Gomes, M. J. Silveira, M. Rejmanek, et al. // *Freshwater Biology*. – 2012. – Vol. 57. – P. 2401–2410. – DOI:10.1111/fwb.12005.
43. Wogan G. O. U., Wang I. J. The value of space-for-time substitution for studying fine-scale micro-evolutionary processes // *Ecography*. – 2018. – Vol. 41. – P. 1456–1468. – DOI: 10.1111/ecog.03235.
44. Beale C. M., Lennon J. J., Gimona A. Opening the climate envelope reveals no macroscale associations with climate in European birds // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. – 2008. – Vol. 105. – P. 14908–14912. – DOI: 10.1073/pnas.0803506105.
45. The bioclimatic envelope of the wolverine (*Gulo gulo*): do climatic constraints limit its geographic distribution? / J. P. Copeland, K. S. McKelvey, K. B. Aubry, A. Landa, J. Persson et al. // *Canadian Journal of Zoology*. – 2010. – Vol. 88. – P. 233–246. – DOI:10.1139/Z09-136.
46. Mbogga M. S., Wang X., Hamann A. Bioclimate envelope model predictions for natural resource management: dealing with uncertainty // *Journal of Applied Ecology*. – 2010. – Vol. 47. – P. 731–740. – DOI:10.1111/j.1365-2664.2010.01830.x.
47. Currie D. J. Projected effects of climate change on patterns of vertebrate and tree species richness in the conterminous United States // *Ecosystems (N. Y.)*. – 2001. – Vol. 4. – No. 3. – P. 216–225. – DOI: 10.1007/s10021-001-0005-4.
48. Guisan A., Thuiller W. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models // *Ecology Letters*. – 2005. – Vol. 8. – No. 9. – P. 993–1009. – DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x.
49. Ferrier S., Guisan A. Spatial modelling of biodiversity at the community level // *Journal of Applied Ecology*. – 2006. – Vol. 43. – No. 3. – P. 393–404. – DOI: 10.1111/j.1365-2664.2006.01149.x.
50. Elith J., Leathwick J. R. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time // *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. – 2009. – Vol. 40. – No. 1. – P. 677–697. – DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159.
51. Forecasting the future of biodiversity: a test of single- and multi-species models for ants in North America / M. C. Fitzpatrick, N. J. Sanders, S. Ferrier, J. T. Longino, M. D. Weiser, et al. // *Ecography*. – 2011. – Vol. 34. – No. 5. – P. 836–847. – DOI: 10.1111/j.1600-0587.2011.06653.x.
52. Predicting climate change impacts on maritime Antarctic soils: a space-for-time substitution study / C. A. Horrocks, K. K. Newsham, F. Cox, M. H. Garnett, C. H. Robinson, et al. // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2020. – Vol. 141. – 107682. – DOI; 10.1016/j.soilbio.2019.107682.
53. Time-for-space substitution in N-mixture models for estimating population trends: a simulation-based evaluation / A. Costa, S. Salvidio, J. Penner, M. Basile // *Scientific Reports*. – 2021. – Vol. 11. – 4581. – DOI: 10.1038/s41598-021-84010-5.
54. Prediction of plant species distributions across six millennia / P. B. Pearman, C. F. Randin, O. Broennimann, P. Vittoz, W. O. van der Knaap, et al. // *Ecology Letters*. – 2008. – Vol. 11. – No. 4. – P. 357–369. – DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01150.x.

55. Kharouba H. M., Algar A. C., Kerr J. T. Historically calibrated predictions of butterfly species' range shift using global change as a pseudo-experiment // *Ecology*. – 2009. – Vol. 90. – No. 8. – P. 2213–2222. – DOI: 10.1890/08-1304.1.
56. Modeling plant ranges over 75 years of climate change in California, USA : Temporal transferability and species traits / S. Z. Dobrowski, J. H. Thorne, J. A. Greenberg, H. D. Safford, A. R. Mynsberge, et al. // *Ecological Monographs*. – 2011. – Vol. 81. – No. 2. – P. 241–257. – DOI: 10.1890/10-1325.1.
57. No-analog climates and shifting realized niches during the late Quaternary : Implications for 21st-century predictions by species distribution models / S. Veloz, J. W. Williams, J. L. Blois, F. He, B. Otto-Bliesner, et al. // *Global Change Biology*. – 2012. – Vol. 18. – No. 5. – P. 1698–1713. – DOI: 10.1111/J.1365-2486.2011.02635.X.
58. Predicting the future of species diversity : Macroecological theory, climate change, and direct tests of alternative forecasting methods / A. C. Algar, H. M. Kharouba, E. R. Young, J. T. Kerr // *Ecography*. – 2009. – Vol. 32. – No. 1. – P. 22–33. – DOI: 10.1111/j.1600-0587.2009.05832.x.
59. Mokany K., Ferrier S. Predicting impacts of climate change on biodiversity : A role for semi-mechanistic community-level modelling // *Diversity and Distributions*. – 2011. – Vol. 17. – No. 2. – P. 374–380. – DOI: 10.1071/PC110179.
60. Jackson S., Overpeck J. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary // *Paleobiology*. – 2000. – Vol. 26. – No. 4. – P. 194–220. – DOI: 10.1666/0094-8373(2000)26[194:ROPPAC]2.0.CO;2.
61. Buckley L. B., Jetz W. Linking global turnover of species and environments // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2008. – Vol. 105. – No. 46. – P. 17836–17841. – DOI: 10.1073/pnas.0803524105.
62. Shuman B. N., Newby P., Donnelly J. P. Abrupt climate change as an important agent of ecological change in the Northeast U.S. throughout the past 15,000 years // *Quaternary Science Reviews*. – 2009. – Vol. 28. – No. 17–18. – P. 1693–1709. – DOI: 10.1016/J.QUASCIREV.2009.04.005.
63. Ricklefs R. E. Community diversity : Relative roles of local and regional processes // *Science*. – 1987. – Vol. 235 (4785). – P. 167–171. – DOI: 10.1126/science.235.4785.167.
64. Bertness M. D., Callaway R. Positive interactions in communities // *Trends in Ecology & Evolution*. – 1994. – Vol. 9. – No. 5. – P. 191–193. – DOI: 10.1016/0169-5347(94)90088-4.
65. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems / J. M. Tylianakis, R. K. Didham, J. Bascompte, D. A. Wardle // *Ecology Letters*. – 2008. – Vol. 11. – No. 12. – P. 1351–1363. – DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x.
66. Williams J. W., Jackson S. T. Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2007. – Vol. 5. – No. 9. – P. 475–482. – DOI: 10.1890/070037.
67. Ecology and the ratchet of events : Climate variability, niche dimensions, and species distributions / S. T. Jackson, J. L. Betancourt, R. K. Booth, S. T. Gray // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2009. – Vol. 106. (Supplement 2). – P. 19685–19692. – DOI: 10.1073/pnas.0901644106.
68. Menzel A. Plant Phenological «Fingerprints» : Detection of Climate Change Impacts Schwartz M. D. (ed.) // *Phenology : An Integrative Environmental Science*. – Dordrecht-Boston-London : Kluwer, 2003. – P. 319–330.
69. Responses of spring phenology to climate change / F.-W. Badeck, A. Bondeau, K. Böttcher, D. Doktor, W. Lucht, et al. // *New Phytologist*. – 2004. – Vol. 162. – P. 295–309. – DOI: 10.1111/j.1469-8137.2004.01059.x.
70. Schwartz M. D., Ahas R., Aasa A. Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere // *Global Change Biology*. – 2006. – Vol. 12. – P. 343–351. – DOI: 10.1111/j.1365-2486.2005.01097.x.
71. Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change / X. Morin, J. Roy, L. Sonie', I. Chuine // *New Phytologist*. – 2010. – Vol. 186. – P. 900–910. – DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03252.x.

72. Chmielewski F. M., Roetzer T. Response of tree phenology to climate change across Europe // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2001. – Vol. 108. – P. 101–112. – DOI: 10.1016/S0168-1923(01)00233-7.
73. Miller-Rushing A. J., Primack R. B. Global warming and flowering times in Thoreau's Concord : A community perspective // *Ecology*. – 2008. – Vol. 89. – P. 332–341. – DOI: 10.1890/07-0068.1.
74. Spatial and interspecific variability in phenological responses to warming temperatures / R. B. Primack, I. Ibanez, H. Higuchi, S. D. Lee, A. J. Miller-Rushing, et al. // *Biological Conservation*. – 2009. – Vol. 142. – P. 2569–2577. – DOI: 10.1016/j.biocon.2009.06.003.
75. European phenological response to climate change matches the warming pattern / A. Menzel, T. H. Sparks, N. Estrella, E. Koch, A. Aasa, et al. // *Global Change Biology*. – 2006. – Vol. 12. – P. 1969–1976. – DOI: 10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x.
76. Parmesan, C. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 2006. – Vol. 37. – P. 637–669. – DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100.
77. Bertin R. I. Plant Phenology and Distribution in Relation to Recent Climate Change // *The Journal of the Torrey Botanical Society*. – 2008. – Vol. 135. – P. 126–146. – DOI: 10.3159/07-RP-035R.1.
78. A Space-For-Time (SFT) Substitution Approach to Studying Historical Phenological Changes in Urban Environment / A. Buyantuyev, P. Xu, J. Wu, S. Piao, D. Wang // *PLoS ONE*. – 2012. – Vol. 7. – No. 12. – e51260. – DOI:10.1371/journal.pone.0051260.
79. Plant functional trait change across a warming tundra biome / A. D. Bjorkman, I. H. Myers-Smith, S. C. Elmendorf, S. Normand, N. Rüger, et al. // *Nature*. – 2018. – Vol. 562. – P. 57–80. – DOI: 10.1038/s41586-018-0563-7.
80. Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change / E. Post, M. C. Forchhammer, M. S. Bret-Harte, T. V. Callaghan, T. R. Christensen, et al. // *Science*. – 2009. – Vol. 25. – P. 1355–1358. – DOI: 10.1126/science.1173113.
81. Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming / S. C. Elmendorf, G. H. R. Henry, R. D. Hollister, R. G. Björk, N. Boulanger-Lapointe, et al. // *Nature Climate Change*. – 2012. – Vol. 2. – P. 453–457. – DOI: 10.1038/nclimate1465.
82. Long-term warming restructures Arctic tundra without changing net soil carbon storage / S. A. Sistla, J. C. Moore, R. T. Simpson, L. Gough, G. R. Shaver, et al. // *Nature*. – 2013. – Vol. 497. – P. 615–618. – DOI: 10.1038/nature12129.
83. Quantifying global soil carbon losses in response to warming / T. W. Crowther, K. E. O. Todd-Brown, C. W. Rowe, W. R. Wieder, J. C. Carey, et al. // *Nature*. – 2016. – Vol. 540. – P. 104–108. – DOI: 10.1038/nature20150.
84. Lavorel S., Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail // *Functional Ecology*. – 2002. – Vol. 16. – P. 545–556. – DOI: 10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x.
85. Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes / J. H. C. Cornelissen, P. M. van Bodegom, R. Aerts, T. V. Callaghan, R. S. P. van Logtestijn, et al. // *Ecology Letters*. – 2007. – Vol. 10. – P. 619–627. – DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01051.x.
86. Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change / R. G. Pearson, S. J. Phillips, M. M. Loranty, P. S. A. Beck, T. Damoulas, et al. // *Nature Climate Change*. – 2013. – Vol. 3. – P. 673–677. – DOI: 10.1038/nclimate1858.
87. Reich P. B., Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. – 2004. – Vol. 101. – P. 11001–11006. – DOI: 10.1073/pnas.0403588101.

88. Global patterns in plant height / A. T. Moles, D. I. Warton, L. Warman, N. G. Swenson, S. W. Laffan, et al. // *Journal of Ecology*. – 2009. – Vol. 97. – P. 923–932. – DOI: 10.1111/j.1365-2745.2009.01526.x.
89. Global patterns in seed size / A. T. Moles, D. D. Ackerly, J. C. Tweddle, J. B. Dickie, R. Smith, et al. // *Global Ecology and Biogeography*. – 2007. – Vol. 16. – P. 109–116. – DOI: 10.1111/j.1466-8238.2006.00259.x.
90. The global spectrum of plant form and function / S. Díaz, J. Kattge, J. H. C. Cornelissen, I. J. Wright, S. Lavorel et al. // *Nature*. – 2016. – Vol. 529. – P. 167–171. – DOI: 10.1038/nature16489.
91. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities / A. Siefert, C. Violle, L. Chalmandrier, C. H. Albert, A. Taudiere, et al. // *Ecology Letters*. – 2015. – Vol. 18. – P. 1406–1419. – DOI: 10.1111/ele.12508.
92. Improving assessment and modelling of climate change impacts on global terrestrial biodiversity / S. M. McMahon, S. P. Harrison, W. S. Armbruster, P. J. Bartlein, C. M. Beale, et al. // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2011. – Vol. 26. – P. 249–259. – DOI: 10.1016/j.tree.2011.02.012.
93. Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature / P. De Frenne, B. J. Graae, F. Rodríguez-Sánchez, A. Kolb, O. Chabrerie, et al. // *Journal of Ecology*. – 2013. – Vol. 101. – P. 784–795. – DOI: 10.1111/1365-2745.12074.
94. Experiment, monitoring, and gradient methods used to infer climate change effects on plant communities yield consistent patterns / S. C. Elmendorf, G. H. R. Henry, R. D. Hollister, A. M. Fosaa, W. A. Gould, et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. – 2015. – Vol. 112. – P. 448–452. – DOI: 10.1073/pnas.1410088112.
95. Banet A. I., Trexler J. C. Space-for-Time Substitution Works in Everglades Ecological Forecasting Models // *PLoS ONE*. – 2013. – Vol. 8. – No. 11. – e81025. – DOI: 10.1371/journal.pone.0081025.
96. Pickett S. T. A., Parker V. T., Fiedler P. L. The new paradigm in ecology: implications for conservation biology // *Conservation Biology : The Theory and Practice of Nature Conservation, Preservation and Management* / Fiedler, P. L. & Jain, S. K. (eds). – New York, NY : Chapman and Hall, 1992. – P. 65–88.
97. Cowles H. C. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan // *Botanical Gazette*. – 1899. – Vol. 27. – P. 95–117, 167–202, 281–308, 361–391.
98. Whitford H. N. The genetic development of the forests of Northern Michigan // *Botanical Gazette*. – 1901. – Vol. 31. – P. 289–325. – URL: <https://archive.org/metadata/jstor-2465046>.
99. McNaughton S. J., Wolf L. L. *General Ecology*. – New York, NY Holt : Rinehart and Winston, Inc., 1973. – 710 p.
100. Ricklefs R. E. *Ecology*. – 3rd ed. – New York, NY : W.H. Freeman and Company, 1990. – 896 p.
101. Clements F. E. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. – Washington : Carnegie Institute of Washington, DC, 1916. – 658 p.
102. Miyanishi K., Johnson A. Coastal dune succession and the reality of dune processes // *Plant Disturbance Ecology : The Process and the Response* / Miyanishi, K. (eds). – San Diego, CA : Academic Press, 2007. – P. 249–282.
103. Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. *Ecology : Individuals, Populations and Communities*, 3rd edn. – Oxford, UK : Blackwell Sciences, 1996. – 1068 p. – DOI:10.2307/2960512 Corpus ID: 87675734.
104. Goudie A. *The Nature of the Environment*. – Oxford, UK : Basil Blackwell Ltd., 1989. – 370 p.
105. Myster R. W., Pickett S. T. A. Initial conditions, history and successional pathways in ten contrasting old fields // *The American Midland Naturalist*. – 1990. – Vol. 124. – P. 231–238. – DOI: 10.2307/2426172.
106. Колесников Б. П. Генетическая классификация типов леса и ее задачи на Урале // *Тр. Ин-та биологии*. – Свердловск : УФАИ СССР, 1961. – Вып. 27. – С. 47–59.
107. Смолоногов Е. П. Лесообразовательный процесс и генетическая классификация типов леса // *Леса Урала и хоз-во в них*. – 1995. – Вып. 18. – С. 43–58.
108. Анучин Н. П. *Лесная таксация*. – М. ; Л. : Гослесбумиздат, 1952. – 532 с.

109. Schwappach A. Die Kiefer. Wirtschaftliche und statistische Untersuchungen der forstlichen Abteilung der Hauptstation des forstlichen Versuchswesens in Eberswalde. – Neudamm : J. Neumann, 1908. – 180 p.
110. Кузьмичев В. В. Закономерности роста древостоев. – Новосибирск : Наука, 1977. – 160 с.
111. Climatic and evolutionary contexts are required to infer plant life history strategies from functional traits at a global scale / R. Kelly, K. Healy, M. Anand, M. E. A. Baudraz, M. Bahn, et al. // *Ecology Letters*. – 2021. – Vol. 24. – No. 5. – P. 1–14. – DOI: 10.1111/ele.13704.
112. Individual tree biomass equations and growth models sensitive to climate variables for *Larix* spp. in China / W. S. Zeng, H. R. Duo, X. D. Lei, X. Y. Chen, X. J. Wang et al. // *European Journal of Forest Research*. – 2017. – Vol. 136. – No. 20. – P. 233–249. – DOI: 10.1007/s10342-017-1024-9.
113. Fu L., Sun W., Wang G. A climate-sensitive aboveground biomass model for three larch species in northeastern and northern China // *Trees*. – 2017. – Vol. 31. – No. 2. – P. 557–573. – DOI: 10.1007/s00468-016-1490-6.
114. He X., Lei X.-D., Dong L.-H. How large is the difference in large-scale forest biomass estimations based on new climate-modified stand biomass models? // *Ecological Indicators*. – 2021. – Vol. 126. – 107569. – DOI: 10.1016/j.ecolind.2021.107569.
115. Variation in aboveground forest biomass across broad climatic gradients / J. C. Stegen, N. G. Swenson, B. J. Enquist, E. P. White, O. L. Phillips, et al. // *Global Ecology and Biogeography*. – 2011. – Vol. 20. – P. 744–754. – DOI: 10.1111/j.1466-8238.2010.00645.x.
116. Usoltsev V. A. Forest biomass and primary production database for Eurasia: digital version : Monograph. – The third edition, enlarged. – Yekaterinburg : Ural State Forest Engineering University, 2020 b. – ISBN 978-5-94984-732-9. DOI: 10.13140/RG.2.2.29991.70568
117. Usoltsev V. A. Single-tree biomass data for remote sensing and ground measuring of Eurasian forests: digital version. – The second edition, enlarged. – Yekaterinburg : Ural State Forest Engineering University; Botanical Garden of Ural Branch of RAS, 2020 a. – ISBN 978-5-94984-727-5. DOI: 10.13140/RG.2.2.31984.00001 ([https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/9647/2/Base1\\_v2\\_ob.pdf](https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/9647/2/Base1_v2_ob.pdf))
118. Усольцев В. А., Цепордей И. С., Часовских В. П. Фитомасса деревьев двухвойных сосен Евразии: Аддитивные модели в климатических градиентах // *Сиб. лесн. жур.* – 2019. – № 1. – С. 44–56. – DOI: 10.15372/SJFS20190104.
119. Усольцев В. А., Цепордей И. С. Климатические градиенты биомассы насаждений *Quercus* spp. на территории Евразии // *Сиб. лесн. жур.* – 2020. – № 6. – С. 16–29. – DOI: 10.15372/SJFS20200602.
120. Usoltsev V. A., Shobairi S. O. R., Tsepordey I. S. Compatible models for *Quercus* spp. stand biomass and net primary production sensitive to precipitation and winter temperature in Eurasia // *Macedonian Journal of Ecology and Environment*. – 2020. – Vol. 22. – Issue 1. – P. 59–70. – URL: <https://www.researchgate.net/publication/344478557>
121. Allometric models of *Picea* spp. biomass for airborne laser sensing as related to climate variables / V. Usoltsev, V. Kovyazin, I. Tsepordey, S. Zalesov, V. Chasovskikh // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. (IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.). – 2021. – Vol. 806. – 012033. (II All-Russian scientific-technical conference «Digital Technologies in Forest Sector» 18–19 March 2021, Saint Petersburg, Russian Federation). DOI:10.1088/1755-1315/806/1/012033.
122. Finding common ground: Toward comparable indicators of adaptive capacity of tree species to a changing climate / S. Royer-Tardif, L. Boisvert-Marsh, J. Godbout, N. Isabel, I. Aubin // *Ecology and Evolution*. – 2021. – preprint. – DOI: 10.1002/ece3.8024.
123. Корзухин М. Д., Семевский Ф. Н. Синэкология леса. – СПб. : Гидрометеиздат, 1992. – 192 с.
124. Torre A., Fajnzylber P., Nash J. (eds.). Low-carbon development: Latin American responses to climate change. – World Bank Latin American and Caribbean studies, 2010. – 200 p. – URL: <http://hdl.handle.net/10986/2679>

125. Adaptation strategies for climate change / M. Howden, J. F. Soussana, F. N. Tubiello, N. Chhetri, M. Dunlop, H. Meinke // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2007. – Vol. 104. – P. 19691–19696. – DOI:10.1073/pnas.0701890104.
126. Huq S., Grubb M. Preface // *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*. – 2007. – Vol. 12. – P. 645–649. – DOI: 10.1007/s11027-007-9091-8.
127. Rosenzweig C., Tubiello F. N. Adaptation and mitigation strategies in agriculture: an analysis of potential synergies // *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*. – 2007. – Vol. 12. – P. 855–873. – DOI: 10.1007/s11027-007-9103-8.
128. Gustafson E. J., Shvidenko A. Z., Scheller R. M. Effectiveness of forest management strategies to mitigate effects of global change in south-central Siberia // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2011. – Vol. 41. – P. 1405–1421. – DOI: 10.1139/X11-065.
129. Adaptive forest management in central Europe: Climate change impacts, strategies and integrative concept / A. Bolte, C. Ammer, M. Löff, P. Madsen, G.-J. Nabuurs et al. // *Scandinavian Journal of Forest Research*. – 2009. – Vol. 24. – P. 473–482. – DOI:10.1080/02827 58090 3418224.
130. Adaptive measures: integrating adaptive forest management and forest landscape restoration / P. Spathelf, J. Stanturf, M. Kleine, R. Jandl, D. Chiatante, et al. // *Annals of Forest Science*. – 2018. – Vol. 75. – No. 2. – P. 55. – DOI: 10.1007/s13595-018-0736-4.
131. Revisiting projected shifts in the climate envelopes of North American trees using updated general circulation models / D. W. McKenney, J. H. Pedlar, R. B. Rood, D. Price // *Global Change Biology*. – 2011. – Vol. 17. – P. 2720–2730. – DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02413.x.
132. Climate change threats to plant diversity in Europe / W. Thuiller, S. Lavorel, M. B. Araújo, M. T. Sykes, I. C. Prentice // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2005. – Vol. 102. – P. 8245–8250. – DOI:10.1073/pnas.04099 02102.
133. Mapping conservation strategies under a changing climate / R. T. Belote, M. S. Dietz, P. S. McKinley, A. A. Carlson, C. Carroll, et al. // *BioScience*. – 2017. – Vol. 67. – P. 494–497. – DOI: 10.1093/biosci/i/bix028.
134. Harnessing landscape heterogeneity for managing future disturbance risks in forest ecosystems / R. Seidl, K. Albrich, D. Thom, W. Rammer // *Journal of Environmental Management*. – 2018. – Vol. 209. – P. 46–56. – DOI: 10.1016/j.jenvm an.2017.12.014.
135. Aitken S. N. Time to get moving : Assisted gene flow of forest trees / S. N. Aitken, J. B. Bemmels // *Evolutionary Applications*. – 2016. – Vol. 9. – P. 271–290. – URL: <https://doi.org/10.1111/eva.12293>.
136. Forest responses to climate change in the northwestern United States : Ecophysiological foundations for adaptive management / D. J. Chmura, P. D. Anderson, G. T. Howe, C. A. Harrington, J. E. Halofsky et al. // *Forest Ecology and Management*. – 2011. – Vol. 261. – P. 1121–1142. – DOI: 10.1016/j.foreco.2010.12.040.
137. Millar C. I., Stephenson N. L., Stephens S. L. Climate change and forests of the future : Managing in the face of uncertainty // *Ecological Applications*. – 2007. – Vol. 17. – P. 2145–2151. – DOI: 10.1890/06-1715.1.
138. Adaptive Silviculture for climate change: A national experiment in Manager-Scientist partnerships to apply an adaptation framework / L. M. Nagel, B. J. Palik, M. A. Battaglia, A. W. D’Amato, J. M. Guldin, et al. // *Journal of Forestry*. – 2017. – Vol. 115. – P. 167–178. – DOI: 10.5849/jof.16-039.
139. Adaptation, migration or extirpation: Climate change outcomes for tree populations: Climate change outcomes for tree populations / S. N. Aitken, S. Yeaman, J. A. Holliday, T. Wang, S. Curtis-McLane // *Evolutionary Applications*. – 2008. – Vol. 1. – P. 95–111. – URL: <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x>
140. Tree vulnerability to climate change: Improving exposure-based assessments using traits as indicators of sensitivity / I. Aubin, L. Boisvert-Marsh, H. Kebli, D. McKenney, J. Pedlar, et al. // *Ecosphere*. – 2018. – Vol. 9. – e02108. – URL: <https://doi.org/10.1002/ecs2.2108>.
141. Boisvert-Marsh L., Périé C., de Blois S. Shifting with climate? Evidence for recent changes in tree species distribution at high latitudes // *Ecosphere*. – 2014. – Vol. 5. – art83. – DOI:10.1890/ES14-00111.1.

142. The climate velocity of the contiguous United States during the 20th century / S. Z. Dobrowski, J. Abatzoglou, A. K. Swanson, J. A. Greenberg, A. R. Mynsberge, et al. // *Global Change Biology*. – 2013. – Vol. 19. – P. 241–251. – DOI: 10.1111/gcb.12026.
143. How much does climate change threaten European forest tree species distributions? / M. K. Dyderski, S. Paż, L. E. Frelich, A. M. Jagodziński // *Global Change Biology*. – 2018. – Vol. 24. – P. 1150–1163. – DOI: 10.1111/gcb.13925.
144. Bioclimatic velocity: The pace of species exposure to climate change / J. M. Serra-Diaz, J. Franklin, M. Ninyerola, F. W. Davis, A. D. Syphard, et al. // *Diversity and Distributions*. – 2014. – Vol. 20. – P. 169–180. – DOI:10.1111/ddi.12131.
145. Assessing agreement among alternative climate change projections to inform conservation recommendations in the contiguous United States / R. T. Belote, C. Carroll, S. Martinuzzi, J. Michalak, J. W. Williams et al. // *Scientific Reports*. – 2018. – Vol. 8. – P. 1–13. – DOI: 10.1038/s41598-018-27721-6.
146. Climate change vulnerability assessment of species / W. B. Foden, B. E. Young, H. R. Akçakaya, R. A. Garcia, A. A. Hoffmann, et al. // *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*. – 2019. – Vol. 10. – e551. – DOI: 10.1002/wcc.551.
147. Assessments of species' vulnerability to climate change: From pseudo to science / A. A. Wade, B. K. Hand, R. P. Kovach, C. C. Muhlfeld, R. S. Waples, et al. // *Biodiversity and Conservation*. – 2017. – Vol. 26. – P. 223–229. – DOI:10.1007/s10531-016-1232-5.
148. De los Ríos C., Watson J. E. M., Butt N. Persistence of methodological, taxonomical, and geographical bias in assessments of species' vulnerability to climate change: A review // *Global Ecology and Conservation*. – 2018. – Vol. 15. – e00412. – DOI: 10.1016/j.gecco.2018.e00412.
149. Persist in place or shift in space? Evaluating the adaptive capacity of species to climate change / L. L. Thurman, B. A. Stein, E. A. Beever, W. Foden, S. R. Geange, et al. // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2020. – Vol. 18. – P. 520–528. – DOI: 10.1002/fee.2253.
150. Using a trait-based approach to compare tree species sensitivity to climate change stressors in Eastern Canada and inform adaptation practices / L. Boisvert-Marsh, S. Royer-Tardif, P. Nolet, F. Doyon, I. Aubin // *Forests*. – 2020. – Vol. 11. – 989. – DOI:10.3390/f11090989.
151. Родман Б. Б. Территориальные ареалы и сети. Очерки теоретической географии. – Смоленск : Ойкумена, 1999. – 256 с. – URL: [https://stav-geo.ru/\\_ld/23/2329\\_Rodoman\\_B\\_B\\_Ter.pdf](https://stav-geo.ru/_ld/23/2329_Rodoman_B_B_Ter.pdf)
152. Кобак К. И., Кондрашева Н. Ю. Изменения локализации природных зон при глобальном потеплении // *Экология*. – 1992. – № 3. – С. 9–18.
153. Changes in the geographical distribution of plant species and climatic variables on the West Cornwall peninsula (SouthWest UK) / A. Kosanic, K. Anderson, S. Harrison, T. Turkington, J. Bennie // *PLoS ONE*. – 2018. – Vol. 13. – e0191021. – DOI: 10.1371/journal.pone.0191021.
154. Rodoman B. B. Die räumliche Differenzierung der Biogeosphäre unter dem Gesichtspunkt der Theoretischen Geographie // *Geographische Berichte*. – 1977. – Vol. 84. – No. 3. – P. 198–208.
155. Liebig J. Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie. – Braunschweig : Verlag Vieweg, 1840. – 376 p. – URL: [http://www.deutschestextarchiv.de/liebig\\_agricultur\\_1840](http://www.deutschestextarchiv.de/liebig_agricultur_1840), abgerufen am 26.11.2019.
156. Esslen J. Das Gesetz des abnehmenden Bodenertrages seit Justus von Liebig: Eine dogmengeschichtliche Untersuchung. – München : J. Schweitzer Verlag (Arthur Sellier), 1905. – 290 p.
157. Shelford V. E. Animal communities in temperate America as illustrated in the Chicago region: a study in animal ecology. – Issue 5. – Part 1. Geographic Society of Chicago by the University of Chicago Press, 1913. – 362 p.
158. Taylor W. P. Significance of extreme or intermittent conditions in distribution of species and management of natural resources, with a restatement of Liebig's law of the minimum // *Ecology*. – 1934. – Vol. 15. – P. 274–379. – DOI:10.2307/1932352.



159. Молчанов А. А. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. – М. : Наука, 1971. – 275 с.
160. Общая и прикладная экология / Г. С. Розенберг, Ф. Н. Рянский, Н. В. Лазарева, С. В. Саксонов, Ю. В. Симонов и др. – Самара-Тольятти : Изд-во Самар. гос. экон. ун-та, 2016. – 452 с.
161. Douglas A. E. Climatic Cycles and Trees-Growth. A Study of the Annual Rings of Trees in Relation to Climate and Solar Activity. – Publication No. 289. – Washington : Carnegie Institution of Washington, 1919. – 127 p.
162. Костин С. И. Солнечная активность и влияние ее на прирост деревьев и состояние лесных насаждений в центральной части лесостепи Русской равнины // Тр. Главн. геофизической обсерватории им. А. И. Воейкова. – 1961. – Вып. 111. – С. 108–117.
163. Будыко М. И. Глобальная экология. – М. : Мысль, 1977. – 328 с.
164. Оленин С. М. Динамика радиального прироста древостоев сосновых фитоценозов среднетаежной подзоны Предуралья : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16 / Оленин Сталь Михайлович. – Свердловск : УФАН СССР, 1982. – 18 с.
165. Риклефс Р. Е. Основы общей экологии. – М. : Мир, 1979. – 424 с.
166. Глебов Ф. З., Литвиненко В. И. Динамика ширины годичных колец в связи с метеорологическими показателями в различных типах болотных лесов // Лесоведение. – 1976. – № 4. – С. 56–62.
167. Молчанов А. А. Дендроклиматические основы прогнозов погоды. – М. : Наука, 1976. – 168 с.
168. Plant response to climate change along the forest-tundra ecotone in northeastern Siberia / L. T. Berner, P. S. A. Beck, A. G. Bunn, S. J. Goetz // *Global Change Biology*. – 2013. – Vol. 19. – No. 11. – P. 3449–3462. – DOI: 10.1111/gcb.12304.
169. 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 : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.08 / Фонти Марина Викторовна. – Красноярск : СибФУ, 2020. – 45 с.
170. Givnish T. J. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves : Solving the triple paradox // *Silva Fennica*. – 2002. – Vol. 36. – No. 3. – P. 703–743. – DOI: 10.14214/sf.535.
171. Europe : impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / J. Alcamo, J. M. Moreno, B. Nováky, M. Bindi, R. Corobov, et al. // *Climate change*. Parry M. L., Canziani O. F., Palutikof J. P., van der Linden P. J., Hanson C. E. (eds). – Cambridge University Press : Cambridge, 2007. – P. 541–580.
172. Tamm Review : Observed and projected climate change impacts on Russia's forests and its carbon balance / S. Schaphoff, Ch. P. O. Reyer, D. Schepaschenko, D. Gerten, A. Shvidenko // *Forest Ecology and Management*. – 2016. – Vol. 361. – P. 432–444. – DOI:10.1016/j.foreco.2015.11.043.
173. Adaptive diversification of growth allometry in the plant *Arabidopsis thaliana* / F. Vasseur, M. Exposito-Alonso, O. J. Ayala-Garay, G. Wang, B. J. Enquist, et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2018. – Vol. 115. – No. 13. – P. 3416–3421. – DOI: 10.1073/pnas.1709141115.
174. Одум Е. Основы экологии. – М. : Мир, 1975. – 740 с.
175. Climate sensitivity and drought seasonality determine post-drought growth recovery of *Quercus petraea* and *Quercus robur* in Europe / A. K. Bose, D. Scherrer, J. J. Camarero, D. Ziche, F. Babst, et al. // *Science of the Total Environment*. – 2021. – Preprint. – DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.147222.
176. Combating ecosystem collapse from the tropics to the Antarctic / D. M. Bergstrom, B. C. Wienecke, J. van den Hoff, L. Hughes, D. B. Lindenmayer, et al. // *Global Change Biology*. – 2021. – Preprint. – P. 1–12. – DOI: 10.1111/gcb.15539.

## References

1. Space can substitute for time in predicting climate-change effects on biodiversity / J. L. Blois, J. W. Williams, M. C. Fitzpatrick, S. T. Jackson, S. Ferrier // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2013. – Vol. 110. – No. 23. – P. 9374–9379. – DOI: 10.1073/pnas.1220228110.
2. Ecological Forecasts: An Emerging Imperative / J. S. Clark, S. R. Carpenter, M. Barber, S. Collins, A. Dobson et al. // *Science*. – 2001. – Vol. 293. – P. 657–660. – DOI:10.1126/science.293.5530.657.
3. Ecological Variability in Space and Time: Insights Gained from the US LTER Program / T. K. Kratz, L. A. Deegan, M. E. Harmon, W. K. Lauenroth // *BioScience*. – 2003. – Vol. 53. – P. 57–67. – DOI: 10.1641/0006-3568(2003)053[0057:EVISAT]2.0.CO;2.
4. Magnuson J. J. Long-Term Ecological Research and the Invisible Present // *BioScience*. – 1990. – Vol. 40. – P. 495–501. – DOI:10.2307/1311317.
5. The climate envelope may not be empty / A. T. Peterson, N. Barve, L. M. Bini, J. A. Diniz-Filho, A. Jiménez-Valverde et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2009. – Vol. 106. – E47–E47. – DOI: 10.1073/pnas.0809722106.
6. Soininen J. Species Turnover along Abiotic and Biotic Gradients: Patterns in Space Equal Patterns in Time? // *BioScience*. – 2010. – Vol. 60. – P. 433–439. – DOI:10.1525/bio.2010.60.6.7.
7. Warming effects on marine microbial food web processes: how far can we go when it comes to predictions? / H. Sarmiento, J. M. Montoya, E. Vázquez-Domínguez, D. Vaqué, J. M. Gasol // *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. – 2010. – Vol. 365. – P. 2137–2149. – DOI:10.1098/rstb.2010.0045.
8. Butterfly abundance in a warming climate: patterns in space and time are not congruent / N. J. B. Isaac, M. Girardello, T. M. Brereton, D. B. Roy // *Journal of Insect Conservation*. – 2010. – Vol. 15. – P. 233–240. – DOI:10.1007/s10841-010-9340-0.
9. Kappes H., Sundermann A., Haase P. High spatial variability biases the space-for-time approach in environmental monitoring // *Ecological Indicators*. – 2010. – Vol. 10. – P. 1202–1205. – DOI:10.1016/j.ecolind.2010.03.012.
10. Boltzmann L. Einige allgemeine Sätze über Wärmegleichgewicht // *Wiener Berichte*. – 1871. – Vol. 63. – P. 679–711.
11. Theories and methods of space-for-time substitution in geomorphology / X. Huang, H. Ding, J. Na, G. Tang // *Acta Geographica Sinica*. – 2017. – Vol. 728. – No. 1. – P. 94–104. – DOI: 10.11821/dlxb201701008.
12. Space-for-time substitution in geomorphology: A critical review and conceptual framework / X. Huang, G. Tang, T. Zhu, H. Ding, J. Na // *Journal of Geographical Sciences*. – 2019. – Vol. 29. – No. 10. – P. 1670–1680. – DOI: 10.1007/s11442-019-1684-0.
13. Pickett S. Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies // *Long-term studies in ecology: Approaches and alternatives*. Likens G. E. (ed.). – New York : Springer, 1989. – P. 110–135.
14. Fastie C. L. Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska // *Ecology*. – 1995. – Vol. 76. – No. 6. – P. 1899–1916. – DOI: 10.2307/1940722.
15. Johnson E. A., Miyanishi K. Testing the assumptions of chronosequences in succession // *Ecology Letters*. – 2008. – Vol. 11. – No. 5. – P. 419–431. – DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01173.x.
16. Imbrie J., Kipp N. G. A new micropaleontological method for quantitative paleoclimatology : Application to a late Pleistocene Caribbean core // *The Late Cenozoic Glacial Ages*. Turekian K. (ed.). – New Haven : Yale Univ. Press, CT, 1971. – P. 77–181.
17. Environmental controls on branched tetraether lipid distributions in tropical East African lake sediments / J. E. Tierney, J. M. Russell, H. Eggermont, E. C. Hopmans, D. Verschuren, et al. // *Geochimica et Cosmochimica Acta*. – 2010. – Vol. 74. – No. 17. – P. 4902–4918. – DOI:10.1016/J.GCA.2010.06.002.

18. Huggett R. J. *Fundamentals of Geomorphology*. – 3rd ed. – London ; New York : Routledge, 2011. – 533 p.
19. Bierman P. R., Montgomery D. R. *Key concepts in geomorphology*. – San Francisco : WH Freeman, 2014. – 532 p.
20. Liu D. S. *Loess and environment*. – Beijing : Science Press, 1985. – 207 p.
21. The relationship between gully development and climatic changes in the loess Yuan region: Examples from Luochuan, Shaanxi Province / B. Y. Yuan, T. E. Ba, J. X. Cui, Q. Yin // *Acta Geographica Sinica*. – 1987. – Vol. 54. – No. 4. – P. 42–51. – URL: [https://en.cnki.com.cn/Article\\_en/CJFDTOTAL-DLXB198704004.htm](https://en.cnki.com.cn/Article_en/CJFDTOTAL-DLXB198704004.htm)
22. Modeling the evolution of loess-covered landforms in the Loess Plateau of China using a DEM of underground bedrock surface / L. Y. Xiong, G. A. Tang, F. Y. Li, B.-Y. Yuan, Z.-C. Lu // *Geomorphology*. – 2014. – Vol. 209. – No. 3. – P. 18–26. – DOI: 10.1016/j.geomorph.2013.12.009.
23. A cellular automata model for simulating the evolution of positive-negative terrains in a small loess watershed / M. Cao, G. A. Tang, F. Zhang, J. Yang // *International Journal of Geographical Information Science*. – 2013. – Vol. 27. – No. 7. – P. 1349–1363. – DOI: 10.1080/13658816.2012.756882.
24. Dynamic reorganization of river basins / S. D. Willett, S. W. McCoy, J. T. Perron, L. Goren, C.-Y. Chen // *Science*. – 2014. – Vol. 343 (6175). – 1248765. – DOI: 10.1126/science.1248765.
25. Yang R., Willett S. D., Goren L. In situ low-relief landscape formation as a result of river network disruption // *Nature*. – 2015. – Vol. 520 (7548). – 526. – DOI: 10.1038/nature14354.
26. Huang C., Liu G. H. A review of the application of cellular models in landscape evolution modeling // *Progress in Geography*. – 2010. – Vol. 24. – No. 1. – P. 105–115.
27. Coastline changes in Yancheng since 6000 years ago based on remote sensing image dodging / Y. Y. Kang, X. R. Ding, L. G. Cheng et al. // *Acta Geographica Sinica*. – 2010. – Vol. 65. – No. 9. – P. 1130–1136.
28. Sedimentary and morphological evolution of nearshore coast of Yangtze Estuary in the last 30 years / N. Ji, H. Q. Cheng, Z. Y. Yang, H. Hu, Z. Chen // *Acta Geographica Sinica*. – 2013. – Vol. 68. – No. 7. – P. 945–954. – URL: <http://www.geog.com.cn/EN/>
29. Parker R. S. *Experimental study of drainage basin evolution and its hydrologic implications* / [Ph.D. Dissertation]. – Fort Collins: Colorado State University, 1977. – 58 p. – URL: <http://hdl.handle.net/10217/61850>
30. Schumm S. A., Mosley M. P., Weaver W. E. *Experimental Fluvial Geomorphology*. – New York : John Wiley & Sons, 1987. – 413 p.
31. Glock W. S. The development of drainage systems: A synoptic view // *Geographical Review*. – 1931. – Vol. 21. – No. 3. – P. 475–482.
32. Paine A. D. M. Ergodic reasoning in geomorphology-time for a review of the term // *Progress in Physical Geography*. – 1985. – Vol. 9. – No. 1. – P. 1–15. – DOI: 10.1177/030913338500900101.
33. Fryirs K., Brierley G. J., Erskine W. D. Use of ergodic reasoning to reconstruct the historical range of variability and evolutionary trajectory of rivers // *Earth Surface Processes & Landforms*. – 2012. – Vol. 37. – No. 7. – P. 763–773. – DOI: 10.1002/esp.3210.
34. Schumm S. A. *To interpret the Earth: Ten ways to be wrong*. – Cambridge : Cambridge University Press, 1991. – 133 p.
35. Mardia K. V. *Statistics of directional data*. – London : Academic Press, 1972. – 380 p. – DOI: 10.1111/j.2517-6161.1975.tb01550.x.
36. Ghosh S., Wildi O. Statistical analysis of landscape data: Space-for-time, probability surfaces and discovering species // *A Changing World: Challenges for Landscape Research* / Kienast F., Wildi O., Ghosh S. (eds.). *Landscape Series*. – Vol. 8. – Dordrecht: Springer, 2007. – P. 209–221.
37. Foster B. L., Tilman D. Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach // *Plant Ecology*. – 2000. – Vol. 146. – P. 1–10. – DOI: 10.1023/A:1009895103017.

38. Wildi O. Modelling succession from pasture to forest in time and space // *Community Ecology*. – 2002. – Vol. 3. – P. 181–189. – DOI: 10.1556/ComEc.3.2002.2.5.
39. Likens G. E. (ed.). Long-term studies in ecology: Approaches and alternatives. – New York : Springer, 1989. – 214 p. – DOI: 10.1007/978-1-4615-7358-6\_5.
40. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development / L. R. Walker, D. A. Wardle, R. D. Bardgett, B. D. Clarkson // *Journal of Ecology*. – 2010. – Vol. 98. – No. 4. – P. 725–736. – DOI: 10.1111/j.1365-2745.2010.01664.x.
41. Substituting space for time: Empirical evaluation of spatial replication as a surrogate for temporal replication in occupancy modelling / A. Srivathsa, M. Puri, N. S. Kumar, D. Jathanna, K. U. Karanth // *Journal of Applied Ecology*. – 2018. – Vol. 55. – P. 754–765. – DOI: 10.1111/1365-2664.13005.
42. Using space-for-time substitution and time sequence approaches in invasion ecology / S. M. Thomaz, A. A. Agostinho, L. C. Gomes, M. J. Silveira, M. Rejmanek, et al. // *Freshwater Biology*. – 2012. – Vol. 57. – P. 2401–2410. – DOI:10.1111/fwb.12005.
43. Wogan G. O. U., Wang I. J. The value of space-for-time substitution for studying fine-scale micro-evolutionary processes // *Ecography*. – 2018. – Vol. 41. – P. 1456–1468. – DOI: 10.1111/ecog.03235.
44. Beale C. M., Lennon J. J., Gimona A. Opening the climate envelope reveals no macroscale associations with climate in European birds // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. – 2008. – Vol. 105. – P. 14908–14912. – DOI: 10.1073/pnas.0803506105.
45. The bioclimatic envelope of the wolverine (*Gulo gulo*): do climatic constraints limit its geographic distribution? / J. P. Copeland, K. S. McKelvey, K. B. Aubry, A. Landa, J. Persson et al. // *Canadian Journal of Zoology*. – 2010. – Vol. 88. – P. 233–246. – DOI:10.1139/Z09-136.
46. Mbogga M. S., Wang X., Hamann A. Bioclimate envelope model predictions for natural resource management: dealing with uncertainty // *Journal of Applied Ecology*. – 2010. – Vol. 47. – P. 731–740. – DOI:10.1111/j.1365-2664.2010.01830.x.
47. Currie D. J. Projected effects of climate change on patterns of vertebrate and tree species richness in the conterminous United States // *Ecosystems (N. Y.)*. – 2001. – Vol. 4. – No. 3. – P. 216–225. – DOI: 10.1007/s10021-001-0005-4.
48. Guisan A., Thuiller W. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models // *Ecology Letters*. – 2005. – Vol. 8. – No. 9. – P. 993–1009. – DOI: 10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x.
49. Ferrier S., Guisan A. Spatial modelling of biodiversity at the community level // *Journal of Applied Ecology*. – 2006. – Vol. 43. – No. 3. – P. 393–404. – DOI: 10.1111/j.1365-2664.2006.01149.x.
50. Elith J., Leathwick J. R. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time // *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. – 2009. – Vol. 40. – No. 1. – P. 677–697. – DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159.
51. Forecasting the future of biodiversity: a test of single- and multi-species models for ants in North America / M. C. Fitzpatrick, N. J. Sanders, S. Ferrier, J. T. Longino, M. D. Weiser, et al. // *Ecography*. – 2011. – Vol. 34. – No. 5. – P. 836–847. – DOI: 10.1111/j.1600-0587.2011.06653.x.
52. Predicting climate change impacts on maritime Antarctic soils: a space-for-time substitution study / C. A. Horrocks, K. K. Newsham, F. Cox, M. H. Garnett, C. H. Robinson, et al. // *Soil Biology and Biochemistry*. – 2020. – Vol. 141. – 107682. – DOI; 10.1016/j.soilbio.2019.107682.
53. Time-for-space substitution in N-mixture models for estimating population trends: a simulation-based evaluation / A. Costa, S. Salvidio, J. Penner, M. Basile // *Scientific Reports*. – 2021. – Vol. 11. – 4581. – DOI: 10.1038/s41598-021-84010-5.
54. Prediction of plant species distributions across six millennia / P. B. Pearman, C. F. Randin, O. Broennimann, P. Vittoz, W. O. van der Knaap, et al. // *Ecology Letters*. – 2008. – Vol. 11. – No. 4. – P. 357–369. – DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01150.x.

55. Kharouba H. M., Algar A. C., Kerr J. T. Historically calibrated predictions of butterfly species' range shift using global change as a pseudo-experiment // *Ecology*. – 2009. – Vol. 90. – No. 8. – P. 2213–2222. – DOI: 10.1890/08-1304.1.

56. Modeling plant ranges over 75 years of climate change in California, USA : Temporal transferability and species traits / S. Z. Dobrowski, J. H. Thorne, J. A. Greenberg, H. D. Safford, A. R. Mynsberge, et al. // *Ecological Monographs*. – 2011. – Vol. 81. – No. 2. – P. 241–257. – DOI: 10.1890/10-1325.1.

57. No-analog climates and shifting realized niches during the late Quaternary : Implications for 21st-century predictions by species distribution models / S. Veloz, J. W. Williams, J. L. Blois, F. He, B. Otto-Bliesner, et al. // *Global Change Biology*. – 2012. – Vol. 18. – No. 5. – P. 1698–1713. – DOI: 10.1111/J.1365-2486.2011.02635.X.

58. Predicting the future of species diversity : Macroecological theory, climate change, and direct tests of alternative forecasting methods / A. C. Algar, H. M. Kharouba, E. R. Young, J. T. Kerr // *Ecography*. – 2009. – Vol. 32. – No. 1. – P. 22–33. – DOI: 10.1111/j.1600-0587.2009.05832.x.

59. Mokany K., Ferrier S. Predicting impacts of climate change on biodiversity : A role for semi-mechanistic community-level modelling // *Diversity and Distributions*. – 2011. – Vol. 17. – No. 2. – P. 374–380. – DOI: 10.1071/PC110179.

60. Jackson S., Overpeck J. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary // *Paleobiology*. – 2000. – Vol. 26. – No. 4. – P. 194–220. – DOI: 10.1666/0094-8373(2000)26[194:ROPPAC]2.0.CO;2.

61. Buckley L. B., Jetz W. Linking global turnover of species and environments // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2008. – Vol. 105. – No. 46. – P. 17836–17841. – DOI: 10.1073/pnas.0803524105.

62. Shuman B. N., Newby P., Donnelly J. P. Abrupt climate change as an important agent of ecological change in the Northeast U.S. throughout the past 15,000 years // *Quaternary Science Reviews*. – 2009. – Vol. 28. – No. 17–18. – P. 1693–1709. – DOI: 10.1016/J.QUASCIREV.2009.04.005.

63. Ricklefs R. E. Community diversity : Relative roles of local and regional processes // *Science*. – 1987. – Vol. 235 (4785). – P. 167–171. – DOI: 10.1126/science.235.4785.167.

64. Bertness M. D., Callaway R. Positive interactions in communities // *Trends in Ecology & Evolution*. – 1994. – Vol. 9. – No. 5. – P. 191–193. – DOI: 10.1016/0169-5347(94)90088-4.

65. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems / J. M. Tylianakis, R. K. Didham, J. Bascompte, D. A. Wardle // *Ecology Letters*. – 2008. – Vol. 11. – No. 12. – P. 1351–1363. – DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x.

66. Williams J. W., Jackson S. T. Novel climates, no-analog communities, and ecological surprises // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2007. – Vol. 5. – No. 9. – P. 475–482. – DOI: 10.1890/070037.

67. Ecology and the ratchet of events : Climate variability, niche dimensions, and species distributions / S. T. Jackson, J. L. Betancourt, R. K. Booth, S. T. Gray // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2009. – Vol. 106. (Supplement 2). – P. 19685–19692. – DOI: 10.1073/pnas.0901644106.

68. Menzel A. Plant Phenological «Fingerprints» : Detection of Climate Change Impacts Schwartz M. D. (ed.) // *Phenology : An Integrative Environmental Science*. – Dordrecht-Boston-London : Kluwer, 2003. – P. 319–330.

69. Responses of spring phenology to climate change / F.-W. Badeck, A. Bondeau, K. Böttcher, D. Doktor, W. Lucht, et al. // *New Phytologist*. – 2004. – Vol. 162. – P. 295–309. – DOI: 10.1111/j.1469-8137.2004.01059.x.

70. Schwartz M. D., Ahas R., Aasa A. Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere // *Global Change Biology*. – 2006. – Vol. 12. – P. 343–351. – DOI: 10.1111/j.1365-2486.2005.01097.x.

71. Changes in leaf phenology of three European oak species in response to experimental climate change / X. Morin, J. Roy, L. Sonie', I. Chuine // *New Phytologist*. – 2010. – Vol. 186. – P. 900–910. – DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03252.x.

72. Chmielewski F. M., Roetzer T. Response of tree phenology to climate change across Europe // *Agricultural and Forest Meteorology*. – 2001. – Vol. 108. – P. 101–112. – DOI: 10.1016/S0168-1923(01)00233-7.
73. Miller-Rushing A. J., Primack R. B. Global warming and flowering times in Thoreau's Concord : A community perspective // *Ecology*. – 2008. – Vol. 89. – P. 332–341. – DOI: 10.1890/07-0068.1.
74. Spatial and interspecific variability in phenological responses to warming temperatures / R. B. Primack, I. Ibanez, H. Higuchi, S. D. Lee, A. J. Miller-Rushing, et al. // *Biological Conservation*. – 2009. – Vol. 142. – P. 2569–2577. – DOI: 10.1016/j.biocon.2009.06.003.
75. European phenological response to climate change matches the warming pattern / A. Menzel, T. H. Sparks, N. Estrella, E. Koch, A. Aasa, et al. // *Global Change Biology*. – 2006. – Vol. 12. – P. 1969–1976. – DOI: 10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x.
76. Parmesan, C. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 2006. – Vol. 37. – P. 637–669. – DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100.
77. Bertin R. I. Plant Phenology and Distribution in Relation to Recent Climate Change // *The Journal of the Torrey Botanical Society*. – 2008. – Vol. 135. – P. 126–146. – DOI: 10.3159/07-RP-035R.1.
78. A Space-For-Time (SFT) Substitution Approach to Studying Historical Phenological Changes in Urban Environment / A. Buyantuyev, P. Xu, J. Wu, S. Piao, D. Wang // *PLoS ONE*. – 2012. – Vol. 7. – No. 12. – e51260. – DOI:10.1371/journal.pone.0051260.
79. Plant functional trait change across a warming tundra biome / A. D. Bjorkman, I. H. Myers-Smith, S. C. Elmendorf, S. Normand, N. Rüger, et al. // *Nature*. – 2018. – Vol. 562. – P. 57–80. – DOI: 10.1038/s41586-018-0563-7.
80. Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change / E. Post, M. C. Forchhammer, M. S. Bret-Harte, T. V. Callaghan, T. R. Christensen, et al. // *Science*. – 2009. – Vol. 25. – P. 1355–1358. – DOI: 10.1126/science.1173113.
81. Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming / S. C. Elmendorf, G. H. R. Henry, R. D. Hollister, R. G. Björk, N. Boulanger-Lapointe, et al. // *Nature Climate Change*. – 2012. – Vol. 2. – P. 453–457. – DOI: 10.1038/nclimate1465.
82. Long-term warming restructures Arctic tundra without changing net soil carbon storage / S. A. Sistla, J. C. Moore, R. T. Simpson, L. Gough, G. R. Shaver, et al. // *Nature*. – 2013. – Vol. 497. – P. 615–618. – DOI: 10.1038/nature12129.
83. Quantifying global soil carbon losses in response to warming / T. W. Crowther, K. E. O. Todd-Brown, C. W. Rowe, W. R. Wieder, J. C. Carey, et al. // *Nature*. – 2016. – Vol. 540. – P. 104–108. – DOI: 10.1038/nature20150.
84. Lavorel S., Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail // *Functional Ecology*. – 2002. – Vol. 16. – P. 545–556. – DOI: 10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x.
85. Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes / J. H. C. Cornelissen, P. M. van Bodegom, R. Aerts, T. V. Callaghan, R. S. P. van Logtestijn, et al. // *Ecology Letters*. – 2007. – Vol. 10. – P. 619–627. – DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01051.x.
86. Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change / R. G. Pearson, S. J. Phillips, M. M. Loranty, P. S. A. Beck, T. Damoulas, et al. // *Nature Climate Change*. – 2013. – Vol. 3. – P. 673–677. – DOI: 10.1038/nclimate1858.
87. Reich P. B., Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. – 2004. – Vol. 101. – P. 11001–11006. – DOI: 10.1073/pnas.0403588101.

88. Global patterns in plant height / A. T. Moles, D. I. Warton, L. Warman, N. G. Swenson, S. W. Laffan, et al. // *Journal of Ecology*. – 2009. – Vol. 97. – P. 923–932. – DOI: 10.1111/j.1365-2745.2009.01526.x.
89. Global patterns in seed size / A. T. Moles, D. D. Ackerly, J. C. Tweddle, J. B. Dickie, R. Smith, et al. // *Global Ecology and Biogeography*. – 2007. – Vol. 16. – P. 109–116. – DOI: 10.1111/j.1466-8238.2006.00259.x.
90. The global spectrum of plant form and function / S. Díaz, J. Kattge, J. H. C. Cornelissen, I. J. Wright, S. Lavorel et al. // *Nature*. – 2016. – Vol. 529. – P. 167–171. – DOI: 10.1038/nature16489.
91. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities / A. Siefert, C. Violle, L. Chalmandrier, C. H. Albert, A. Taudiere, et al. // *Ecology Letters*. – 2015. – Vol. 18. – P. 1406–1419. – DOI: 10.1111/ele.12508.
92. Improving assessment and modelling of climate change impacts on global terrestrial biodiversity / S. M. McMahon, S. P. Harrison, W. S. Armbruster, P. J. Bartlein, C. M. Beale, et al. // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2011. – Vol. 26. – P. 249–259. – DOI: 10.1016/j.tree.2011.02.012.
93. Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature / P. De Frenne, B. J. Graae, F. Rodríguez-Sánchez, A. Kolb, O. Chabrerie, et al. // *Journal of Ecology*. – 2013. – Vol. 101. – P. 784–795. – DOI: 10.1111/1365-2745.12074.
94. Experiment, monitoring, and gradient methods used to infer climate change effects on plant communities yield consistent patterns / S. C. Elmendorf, G. H. R. Henry, R. D. Hollister, A. M. Fosaa, W. A. Gould, et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. – 2015. – Vol. 112. – P. 448–452. – DOI: 10.1073/pnas.1410088112.
95. Banet A. I., Trexler J. C. Space-for-Time Substitution Works in Everglades Ecological Forecasting Models // *PLoS ONE*. – 2013. – Vol. 8. – No. 11. – e81025. – DOI: 10.1371/journal.pone.0081025.
96. Pickett S. T. A., Parker V. T., Fiedler P. L. The new paradigm in ecology: implications for conservation biology // *Conservation Biology : The Theory and Practice of Nature Conservation, Preservation and Management* / Fiedler, P. L. & Jain, S. K. (eds). – New York, NY : Chapman and Hall, 1992. – P. 65–88.
97. Cowles H. C. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan // *Botanical Gazette*. – 1899. – Vol. 27. – P. 95–117, 167–202, 281–308, 361–391.
98. Whitford H. N. The genetic development of the forests of Northern Michigan // *Botanical Gazette*. – 1901. – Vol. 31. – P. 289–325. – URL: <https://archive.org/metadata/jstor-2465046>.
99. McNaughton S. J., Wolf L. L. *General Ecology*. – New York, NY Holt : Rinehart and Winston, Inc., 1973. – 710 p.
100. Ricklefs R. E. *Ecology*. – 3rd ed. – New York, NY : W.H. Freeman and Company, 1990. – 896 p.
101. Clements F. E. *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. – Washington : Carnegie Institute of Washington, DC, 1916. – 658 p.
102. Miyanishi K., Johnson A. Coastal dune succession and the reality of dune processes // *Plant Disturbance Ecology : The Process and the Response* / Miyanishi, K. (eds). – San Diego, CA : Academic Press, 2007. – P. 249–282.
103. Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. *Ecology : Individuals, Populations and Communities*, 3rd edn. – Oxford, UK : Blackwell Sciences, 1996. – 1068 p. – DOI:10.2307/2960512 Corpus ID: 87675734.
104. Goudie A. *The Nature of the Environment*. – Oxford, UK : Basil Blackwell Ltd., 1989. – 370 p.
105. Myster R. W., Pickett S. T. A. Initial conditions, history and successional pathways in ten contrasting old fields // *The American Midland Naturalist*. – 1990. – Vol. 124. – P. 231–238. – DOI: 10.2307/2426172.
106. Kolesnikov B. P. Genetic classification of forest types and its tasks in the Urals // *Proceedings of the Institute of Biology*. – Sverdlovsk : UFAN of the USSR, 1961. – Issue 27. – P. 47–59.
107. Smolonogov E. P. Forest formation process and genetic classification of forest types // *Forests of the Urals and Their Management*. – 1995. – Issue 18. – P. 43–58.
108. Anuchin N. P. *Forest Mensuration*. – Moscow ; Leningrad : Goslesbumizdan, 1952. – 532 p.

109. Schwappach A. Die Kiefer. Wirtschaftliche und statistische Untersuchungen der forstlichen Abteilung der Hauptstation des forstlichen Versuchswesens in Eberswalde. – Neudamm : J. Neumann, 1908. – 180 p.
110. Kuzmichev V. V. Regularities of the forest growth. – Novosibirsk : Nauka, 1977. – 160 p.
111. Climatic and evolutionary contexts are required to infer plant life history strategies from functional traits at a global scale / R. Kelly, K. Healy, M. Anand, M. E. A. Baudraz, M. Bahn, et al. // *Ecology Letters*. – 2021. – Vol. 24. – No. 5. – P. 1–14. – DOI: 10.1111/ele.13704.
112. Individual tree biomass equations and growth models sensitive to climate variables for *Larix* spp. in China / W. S. Zeng, H. R. Duo, X. D. Lei, X. Y. Chen, X. J. Wang et al. // *European Journal of Forest Research*. – 2017. – Vol. 136. – No. 20. – P. 233–249. – DOI: 10.1007/s10342-017-1024-9.
113. Fu L., Sun W., Wang G. A climate-sensitive aboveground biomass model for three larch species in northeastern and northern China // *Trees*. – 2017. – Vol. 31. – No. 2. – P. 557–573. – DOI: 10.1007/s00468-016-1490-6.
114. He X., Lei X.-D., Dong L.-H. How large is the difference in large-scale forest biomass estimations based on new climate-modified stand biomass models? // *Ecological Indicators*. – 2021. – Vol. 126. – 107569. – DOI: 10.1016/j.ecolind.2021.107569.
115. Variation in aboveground forest biomass across broad climatic gradients / J. C. Stegen, N. G. Swenson, B. J. Enquist, E. P. White, O. L. Phillips, et al. // *Global Ecology and Biogeography*. – 2011. – Vol. 20. – P. 744–754. – DOI: 10.1111/j.1466-8238.2010.00645.x.
116. Usoltsev V. A. Forest biomass and primary production database for Eurasia: digital version : Monograph. – The third edition, enlarged. – Yekaterinburg : Ural State Forest Engineering University, 2020 b. – ISBN 978-5-94984-732-9. DOI: 10.13140/RG.2.2.29991.70568
117. Usoltsev V. A. Single-tree biomass data for remote sensing and ground measuring of Eurasian forests: digital version. – The second edition, enlarged. – Yekaterinburg : Ural State Forest Engineering University; Botanical Garden of Ural Branch of RAS, 2020 a. – ISBN 978-5-94984-727-5. DOI: 10.13140/RG.2.2.31984.00001 ([https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/9647/2/Base1\\_v2\\_ob.pdf](https://elar.usfeu.ru/bitstream/123456789/9647/2/Base1_v2_ob.pdf))
118. Usoltsev V. A., Tsepordey I. S., Chasovskikh V. P. Tree biomass of two-needled pines in Eurasia: additive models in climatic gradients // *Sibirskij Lesnoj Zurnal (Siberian Journal of Forest Science)*. – 2019. – No. 1. – P. 44–56 (in Russian with English abstract). DOI: 10.15372/SJFS20190104.
119. Usoltsev V. A., Tsepordey I. S. Climate gradients of *Quercus* spp. forest biomass in Eurasia // *Sibirskij Lesnoj Zurnal (Siberian Journal of Forest Science)*. – 2020. – No. 6. – P. 16–29 (in Russian with English abstract and references). DOI: 10.15372/SJFS20200602.
120. Usoltsev V. A., Shobairi S. O. R., Tsepordey I. S. Compatible models for *Quercus* spp. stand biomass and net primary production sensitive to precipitation and winter temperature in Eurasia // *Macedonian Journal of Ecology and Environment*. – 2020. – Vol. 22. – Issue 1. – P. 59–70. – URL: <https://www.researchgate.net/publication/344478557>
121. Allometric models of *Picea* spp. biomass for airborne laser sensing as related to climate variables / V. Usoltsev, V. Kovyazin, I. Tsepordey, S. Zalesov, V. Chasovskikh // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. (IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.). – 2021. – Vol. 806. – 012033. (II All-Russian scientific-technical conference «Digital Technologies in Forest Sector» 18–19 March 2021, Saint Petersburg, Russian Federation). DOI:10.1088/1755-1315/806/1/012033.
122. Finding common ground: Toward comparable indicators of adaptive capacity of tree species to a changing climate / S. Royer-Tardif, L. Boisvert-Marsh, J. Godbout, N. Isabel, I. Aubin // *Ecology and Evolution*. – 2021. – preprint. – DOI: 10.1002/ece3.8024.
123. Korzukhin M. D., Semevsky F. N. Synecology of the forest. – St. Petersburg : Hydrometeoizdat, 1992. – 192 p.



124. Torre A., Fajnzylber P., Nash J. (eds.). Low-carbon development: Latin American responses to climate change. – World Bank Latin American and Caribbean studies, 2010. – 200 p. – URL: <http://hdl.handle.net/10986/2679>
125. Adaptation strategies for climate change / M. Howden, J. F. Soussana, F. N. Tubiello, N. Chhetri, M. Dunlop, H. Meinke // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2007. – Vol. 104. – P. 19691–19696. – DOI:10.1073/pnas.0701890104.
126. Huq S., Grubb M. Preface // *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*. – 2007. – Vol. 12. – P. 645–649. – DOI: 10.1007/s11027-007-9091-8.
127. Rosenzweig C., Tubiello F. N. Adaptation and mitigation strategies in agriculture: an analysis of potential synergies // *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*. – 2007. – Vol. 12. – P. 855–873. – DOI: 10.1007/s11027-007-9103-8.
128. Gustafson E. J., Shvidenko A. Z., Scheller R. M. Effectiveness of forest management strategies to mitigate effects of global change in south-central Siberia // *Canadian Journal of Forest Research*. – 2011. – Vol. 41. – P. 1405–1421. – DOI: 10.1139/X11-065.
129. Adaptive forest management in central Europe: Climate change impacts, strategies and integrative concept / A. Bolte, C. Ammer, M. Löf, P. Madsen, G.-J. Nabuurs et al. // *Scandinavian Journal of Forest Research*. – 2009. – Vol. 24. – P. 473–482. – DOI:10.1080/02827 58090 3418224.
130. Adaptive measures: integrating adaptive forest management and forest landscape restoration / P. Spathelf, J. Stanturf, M. Kleine, R. Jandl, D. Chiatante, et al. // *Annals of Forest Science*. – 2018. – Vol. 75. – No. 2. – P. 55. – DOI: 10.1007/s13595-018-0736-4.
131. Revisiting projected shifts in the climate envelopes of North American trees using updated general circulation models / D. W. McKenney, J. H. Pedlar, R. B. Rood, D. Price // *Global Change Biology*. – 2011. – Vol. 17. – P. 2720–2730. – DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02413.x.
132. Climate change threats to plant diversity in Europe / W. Thuiller, S. Lavorel, M. B. Araújo, M. T. Sykes, I. C. Prentice // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2005. – Vol. 102. – P. 8245–8250. – DOI:10.1073/pnas.04099 02102.
133. Mapping conservation strategies under a changing climate / R. T. Belote, M. S. Dietz, P. S. McKinley, A. A. Carlson, C. Carroll, et al. // *BioScience*. – 2017. – Vol. 67. – P. 494–497. – DOI: 10.1093/biosci/bix028.
134. Harnessing landscape heterogeneity for managing future disturbance risks in forest ecosystems / R. Seidl, K. Albrich, D. Thom, W. Rammer // *Journal of Environmental Management*. – 2018. – Vol. 209. – P. 46–56. – DOI: 10.1016/j.jenvman.2017.12.014.
135. Aitken S. N. Time to get moving : Assisted gene flow of forest trees / S. N. Aitken, J. B. Bemmels // *Evolutionary Applications*. – 2016. – Vol. 9. – P. 271–290. – URL: <https://doi.org/10.1111/eva.12293>.
136. Forest responses to climate change in the northwestern United States : Ecophysiological foundations for adaptive management / D. J. Chmura, P. D. Anderson, G. T. Howe, C. A. Harrington, J. E. Halofsky et al. // *Forest Ecology and Management*. – 2011. – Vol. 261. – P. 1121–1142. – DOI: 10.1016/j.foreco.2010.12.040.
137. Millar C. I., Stephenson N. L., Stephens S. L. Climate change and forests of the future : Managing in the face of uncertainty // *Ecological Applications*. – 2007. – Vol. 17. – P. 2145–2151. – DOI: 10.1890/06-1715.1.
138. Adaptive Silviculture for climate change: A national experiment in Manager-Scientist partnerships to apply an adaptation framework / L. M. Nagel, B. J. Palik, M. A. Battaglia, A. W. D’Amato, J. M. Guldin, et al. // *Journal of Forestry*. – 2017. – Vol. 115. – P. 167–178. – DOI: 10.5849/jof.16-039.
139. Adaptation, migration or extirpation: Climate change outcomes for tree populations: Climate change outcomes for tree populations / S. N. Aitken, S. Yeaman, J. A. Holliday, T. Wang, S. Curtis-McLane // *Evolutionary Applications*. – 2008. – Vol. 1. – P. 95–111. – URL: <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x>
140. Tree vulnerability to climate change: Improving exposure-based assessments using traits as indicators of sensitivity / I. Aubin, L. Boisvert-Marsh, H. Kebli, D. McKenney, J. Pedlar, et al. // *Ecosphere*. – 2018. – Vol. 9. – e02108. – URL: <https://doi.org/10.1002/ecs2.2108>.

141. Boisvert-Marsh L., Périé C., de Blois S. Shifting with climate? Evidence for recent changes in tree species distribution at high latitudes // *Ecosphere*. – 2014. – Vol. 5. – art83. – DOI:10.1890/ES14-00111.1.
142. The climate velocity of the contiguous United States during the 20th century / S. Z. Dobrowski, J. Abatzoglou, A. K. Swanson, J. A. Greenberg, A. R. Mynsberge, et al. // *Global Change Biology*. – 2013. – Vol. 19. – P. 241–251. – DOI: 10.1111/gcb.12026.
143. How much does climate change threaten European forest tree species distributions? / M. K. Dyderski, S. Paż, L. E. Frelich, A. M. Jagodziński // *Global Change Biology*. – 2018. – Vol. 24. – P. 1150–1163. – DOI: 10.1111/gcb.13925.
144. Bioclimatic velocity: The pace of species exposure to climate change / J. M. Serra-Diaz, J. Franklin, M. Ninyerola, F. W. Davis, A. D. Syphard, et al. // *Diversity and Distributions*. – 2014. – Vol. 20. – P. 169–180. – DOI:10.1111/ddi.12131.
145. Assessing agreement among alternative climate change projections to inform conservation recommendations in the contiguous United States / R. T. Belote, C. Carroll, S. Martinuzzi, J. Michalak, J. W. Williams et al. // *Scientific Reports*. – 2018. – Vol. 8. – P. 1–13. – DOI: 10.1038/s41598-018-27721-6.
146. Climate change vulnerability assessment of species / W. B. Foden, B. E. Young, H. R. Akçakaya, R. A. Garcia, A. A. Hoffmann, et al. // *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*. – 2019. – Vol. 10. – e551. – DOI: 10.1002/wcc.551.
147. Assessments of species' vulnerability to climate change: From pseudo to science / A. A. Wade, B. K. Hand, R. P. Kovach, C. C. Muhlfeld, R. S. Waples, et al. // *Biodiversity and Conservation*. – 2017. – Vol. 26. – P. 223–229. – DOI:10.1007/s10531-016-1232-5.
148. De los Ríos C., Watson J. E. M., Butt N. Persistence of methodological, taxonomical, and geographical bias in assessments of species' vulnerability to climate change: A review // *Global Ecology and Conservation*. – 2018. – Vol. 15. – e00412. – DOI: 10.1016/j.gecco.2018.e00412.
149. Persist in place or shift in space? Evaluating the adaptive capacity of species to climate change / L. L. Thurman, B. A. Stein, E. A. Beever, W. Foden, S. R. Geange, et al. // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2020. – Vol. 18. – P. 520–528. – DOI: 10.1002/fee.2253.
150. Using a trait-based approach to compare tree species sensitivity to climate change stressors in Eastern Canada and inform adaptation practices / L. Boisvert-Marsh, S. Royer-Tardif, P. Nolet, F. Doyon, I. Aubin // *Forests*. – 2020. – Vol. 11. – 989. – DOI:10.3390/f11090989.
151. Rodoman B. B. Territorial areas and networks. Essays on theoretical geography. – Smolensk : Oikumena, 1999. – 256 p. – URL: [https://stav-geo.ru/\\_ld/23/2329\\_Rodoman\\_B\\_B\\_Ter.pdf](https://stav-geo.ru/_ld/23/2329_Rodoman_B_B_Ter.pdf)
152. Kobak K. I., Kondrasheva N. Yu. Changes in the localization of natural zones during global warming // *Soviet Journal of Ecology*. – 1992. – No. 3. – P. 9–18.
153. Changes in the geographical distribution of plant species and climatic variables on the West Cornwall peninsula (SouthWest UK) / A. Kosanic, K. Anderson, S. Harrison, T. Turkington, J. Bennie // *PLoS ONE*. – 2018. – Vol. 13. – e0191021. – DOI: 10.1371/journal.pone.0191021.
154. Rodoman B. B. Die räumliche Differenzierung der Biogeosphäre unter dem Gesichtspunkt der Theoretischen Geographie // *Geographische Berichte*. – 1977. – Vol. 84. – No. 3. – P. 198–208.
155. Liebig J. Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie. – Braunschweig : Verlag Vieweg, 1840. – 376 p. – URL: [http://www.deutschestextarchiv.de/liebig\\_agricultur\\_1840](http://www.deutschestextarchiv.de/liebig_agricultur_1840), abgerufen am 26.11.2019.
156. Esslen J. Das Gesetz des abnehmenden Bodenertrages seit Justus von Liebig: Eine dogmengeschichtliche Untersuchung. – München : J. Schweitzer Verlag (Arthur Sellier), 1905. – 290 p.
157. Shelford V. E. Animal communities in temperate America as illustrated in the Chicago region: a study in animal ecology. – Issue 5. – Part 1. Geographic Society of Chicago by the University of Chicago Press, 1913. – 362 p.

158. Taylor W. P. Significance of extreme or intermittent conditions in distribution of species and management of natural resources, with a restatement of Liebig's law of the minimum // *Ecology*. – 1934. – Vol. 15. – P. 274–379. – DOI:10.2307/1932352.
159. Molchanov A. A. Productivity of organic mass in forests of different zones. – Moscow : Nauka, 1971. – 275 p.
160. General and Applied Ecology / G. S. Rosenberg, F. N. Ryansky, N. V. Lazareva, S. V. Saksonov, Yu. V. Simonov et al. – Samara-Togliatti : Publishing house of the Samara State Economic University, 2016. – 452 p.
161. Douglas A. E. Climatic Cycles and Trees-Growth. A Study of the Annual Rings of Trees in Relation to Climate and Solar Activity. – Publication No. 289. – Washington : Carnegie Institution of Washington, 1919. – 127 p.
162. Kostin S. I. Solar activity and its influence on the growth of trees and the state of forest stands in the central part of the forest-steppe of the Russian plain // *Proceedings of the Main Geophysical Observatory named after A. I. Voeykov*. – 1961. – Issue 111. – P. 108–117.
163. Budyko M. I. *Global Ecology*. – Moscow : Mysl', 1977. – 328 p.
164. Olenin S. M. Dynamics of radial growth of stands of pine phytocenoses of the middle taiga subzone of the Urals : PhD Thesis: 03.00.16 / Olenin Stal Mikhailovich. – Sverdlovsk : UFAN of the USSR, 1982. – 18 p.
165. Riklefs R. E. *Fundamentals of general ecology*. – Moscow : Mir, 1979. – 424 p.
166. Glebov F. Z., Litvinenko V. I. Dynamics of the width of annual rings in relation to meteorological indicators in various types of swamp forests // *Lesovedenie*. – 1976. – No. 4. – P. 56–62.
167. Molchanov A. A. Dendroclimatic bases of weather forecasts. – Moscow : Nauka, 1976. – 168 p.
168. Plant response to climate change along the forest-tundra ecotone in northeastern Siberia / L. T. Berner, P. S. A. Beck, A. G. Bunn, S. J. Goetz // *Global Change Biology*. – 2013. – Vol. 19. – No. 11. – P. 3449–3462. – DOI: 10.1111/gcb.12304.
169. Fonti M. V. Climatic signal in the parameters of annual rings (wood density, anatomical structure and isotopic composition) of coniferous and deciduous tree species in various natural and climatic zones of Eurasia : abstract of the dissertation for the degree of Doctor of Biological Sciences : 03.02.08 / Fonti Marina Viktorovna. – Krasnoyarsk : SibFU, 2020. – 45 p.
170. Givnish T. J. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves : Solving the triple paradox // *Silva Fennica*. – 2002. – Vol. 36. – No. 3. – P. 703–743. – DOI: 10.14214/sf.535.
171. Europe : impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / J. Alcamo, J. M. Moreno, B. Nováky, M. Bindi, R. Corobov, et al. // *Climate change*. Parry M. L., Canziani O. F., Palutikof J. P., van der Linden P. J., Hanson C. E. (eds). – Cambridge University Press : Cambridge, 2007. – P. 541–580.
172. Tamm Review : Observed and projected climate change impacts on Russia's forests and its carbon balance / S. Schaphoff, Ch. P. O. Reyer, D. Schepaschenko, D. Gerten, A. Shvidenko // *Forest Ecology and Management*. – 2016. – Vol. 361. – P. 432–444. – DOI:10.1016/j.foreco.2015.11.043.
173. Adaptive diversification of growth allometry in the plant *Arabidopsis thaliana* / F. Vasseur, M. Exposito-Alonso, O. J. Ayala-Garay, G. Wang, B. J. Enquist, et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2018. – Vol. 115. – No. 13. – P. 3416–3421. – DOI: 10.1073/pnas.1709141115.
174. Odum E. *Fundamentals of ecology*. – Moscow : Mir, 1975. – 740 p.
175. Climate sensitivity and drought seasonality determine post-drought growth recovery of *Quercus petraea* and *Quercus robur* in Europe / A. K. Bose, D. Scherrer, J. J. Camarero, D. Ziche, F. Babst, et al. // *Science of the Total Environment*. – 2021. – Preprint. – DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.147222.
176. Combating ecosystem collapse from the tropics to the Antarctic / D. M. Bergstrom, B. C. Wienecke, J. van den Hoff, L. Hughes, D. B. Lindenmayer, et al. // *Global Change Biology*. – 2021. – Preprint. – P. 1–12. – DOI: 10.1111/gcb.15539.

**Информация об авторах**

*И. С. Цепордей – научный сотрудник Ботанического сада Уральского отделения РАН;*

*В. А. Усольцев – доктор сельскохозяйственных наук, профессор.*

**Information about the authors**

*I. S. Tsepordey – Botanical Garden of Ural Branch of RAS, scientific researcher;*

*V. A. Usoltsev – doctor of agricultural sciences, professor.*

*Статья поступила в редакцию 06.09.2021; принята к публикации 10.10.2021.*

*The article was submitted 06.09.2021; accepted for publication 10.10.2021.*

---

---