



УДК 630\*11:630\*12

DOI: 10.37482/0536-1036-2022-2-9-25

## ИЗМЕНЕНИЕ КЛИМАТА И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА АДАПТАЦИЮ И ВНУТРИВИДОВУЮ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХВОЙНЫХ ПОРОД ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА РОССИИ

*Н.А. Прожерина<sup>1</sup>, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.; Researcher ID: [A-5917-2013](https://orcid.org/0000-0002-5067-7007),*

*ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5067-7007>*

*Е.Н. Наквасина<sup>2</sup>, д-р с.-х. наук, проф.; Researcher ID: [A-5165-2013](https://orcid.org/0000-0002-7360-3975),*

*ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7360-3975>*

<sup>1</sup>Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н.П. Лавёрова УрО РАН, наб. Северной Двины, д. 23, г. Архангельск, Россия, 163000; e-mail: pronad1@yandex.ru

<sup>2</sup>Северный (Арктический) федеральный университет им. М.В. Ломоносова, наб. Северной Двины, д. 17, г. Архангельск, Россия, 163002; e-mail: e.nakvasina@narfu.ru

**Обзорная статья** / Поступила в редакцию 19.04.21 / Принята к печати 19.07.21

**Аннотация.** Современные изменения климата влияют на леса и требуют разработки особой стратегии управления лесным хозяйством. Цель обзора – анализ влияния наблюдаемого и прогнозируемого изменения климата на адаптационную реакцию древесных пород с учетом их внутривидовой дифференциации для определения направлений исследований и выработки корректив ведения лесного хозяйства на Европейском Севере страны. Показано, что долгосрочные отклики в лесных экосистемах связаны не только с термическими сдвигами, но и со сменой режимов увлажнения, инсоляции, распространением патогенов и др. Изменения в лесных экосистемах могут сопровождаться физиологическими и генетическими мутациями у всех видов и быть растянуты по времени на несколько поколений. В связи с генетическими мутациями виды должны пройти «эволюционную адаптацию». При устойчивом потеплении и смене режима влажности воздуха и почв может повышаться продуктивность лесов за счет изменения продолжительности вегетационного периода и сроков вегетации, усиления фотосинтетической активности, с другой стороны – вероятно снижение производительности в результате уменьшения уровня осадков и возникновения засухи. Прогнозируются постепенные климатические изменения, и на обширной территории России в различных с точки зрения географии регионах степень проявления этих изменений будет неодинакова. У лесобразующих древесных пород проявятся краткосрочные отклики, связанные с географическим положением популяции и климатическими условиями, в которых сформировались данные растения за время стабильного климатического периода после расселения в голоцене. В то же время наследственно закрепленные показатели роста и развития откликнутся на смену климатических параметров, что будет определяться географическим положением лесобразующих пород и их популяционными особенностями. Дифференцированный отклик древесных пород необходимо учитывать при планировании лесохозяйственных мероприятий, адаптируя их к возможным климатическим изменениям.

**Для цитирования:** Прожерина Н.А., Наквасина Е.Н. Изменение климата и его влияние на адаптацию и внутривидовую изменчивость хвойных пород Европейского Севера России // Изв. вузов. Лесн. журн. 2022. № 2. С. 9–25. DOI: 10.37482/0536-1036-2022-2-9-25

**Финансирование:** Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-14-50307.

**Ключевые слова:** изменение климата, хвойные породы, экологические факторы, фенотипическая пластичность, внутривидовая изменчивость, географические происхождения, Европейский Север России.

## CLIMATE CHANGE AND ITS IMPACT ON ADAPTATION AND INTRASPECIFIC VARIABILITY OF CONIFER SPECIES OF THE EUROPEAN NORTH OF RUSSIA

*Nadezhda A. Prozherina*<sup>1</sup>, Candidate of Biology, Senior Research Scientist;

ResearcherID: [A-5917-2013](https://orcid.org/0000-0002-5067-7007), ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5067-7007>

*Elena N. Nakvasina*<sup>2</sup>, Doctor of Agriculture, Prof; ResearcherID: [A-5165-2013](https://orcid.org/0000-0002-7360-3975),

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7360-3975>

<sup>1</sup>N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 23, Arkhangelsk, 163000, Russian Federation; e-mail: pronad1@yandex.ru

<sup>2</sup>Northern (Arctic) Federal University named after M.V. Lomonosov, Naberezhnaya Severnoy Dviny, 17, Arkhangelsk, 163002, Russian Federation; e-mail: e.nakvasina@narfu.ru

---

Review article / Received on April 19, 2021 / Accepted on July 19, 2021

---

**Abstract.** Current climate change is affecting forests and requires a specific forest management strategy. The review aims to analyze the impact of observed and projected climate change on the tree species adaptation response with regard to their intraspecific differentiation to determine the potential for further research and develop forest management adjustments in the Russian European North. The article shows that long-term responses in forest ecosystems are related not only to thermal shifts, but also to changes in moisture regime, insolation, distribution of pathogens, etc. Changes in forest ecosystems may involve physiological and genetic mutations in all species and be extended over several generations. Species must undergo evolutionary adaptation due to genetic mutations. With steady warming and changes in air and soil moisture regimes, forest productivity may increase due to a change in the growing season length, increasing photosynthetic activity. On the other hand, productivity is likely to decrease as a result of reduced precipitation and drought. Climatic changes over the vast territory of Russia will occur gradually, and their level will be different in geographically diverse regions. The forest-forming tree species will exhibit various short-term responses associated with the geographical location of the population and the climatic conditions under which the plants evolved during the stable climatic period following their dispersal in the Holocene. At the same time, inherited growth and development parameters will respond to changing climatic conditions, which will be determined by the geographical location of the forest species and their population characteristics. The differential response of tree species needs to be considered when planning forest management measures, adapting them to possible climatic changes.

**For citation:** Prozherina N.A., Nakvasina E.N. Climate Change and Its Impact on Adaptation and Intraspecific Variability of Conifer Species of the European North of Russia. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2022, no. 2, pp. 9–25. DOI: 10.37482/0536-1036-2022-2-9-25

**Funding:** The research was financially supported by the Russian Foundation for Basic Research within the framework of the research project No. 20-14-50307.

**Keywords:** climate change, conifer species, environmental factors, phenotypic plasticity, intraspecific variability, geographic origins, European North of Russia.

Современные изменения климата поднимают вопрос об их влиянии на леса и разработке стратегии мероприятий по управлению лесным хозяйством, адаптированных под климатические изменения. Важно учесть последствия изменений климата на лесные насаждения, минимизировать эти последствия, разработать новые подходы лесопользования, использовать потенциальные выгоды. Однако для пород, имеющих непрерывный ареал, влияние климатических изменений будет дифференцированным, что связано с географическим положением популяции и климатическими характеристиками, под действием которых она сформировалась.

Цель обзора – анализ влияния наблюдаемого и прогнозируемого изменения климата на адаптационную реакцию древесных пород с учетом их внутривидовой дифференциации для оценки возможности дальнейших исследований в этом направлении и выработки корректив ведения лесного хозяйства на Европейском Севере страны.

*Наблюдаемое и прогнозируемое изменение климата.* Согласно докладу Межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК), деятельность человека вызвала глобальное потепление примерно на 1 °C по сравнению с показателями доиндустриального времени [43]. По данным Росгидромета [6], средняя скорость роста среднегодовой температуры воздуха на территории России в 1976–2020 гг. составила 0,51 °C за 10 лет. По прогнозам МГЭИК, глобальное потепление при сохранении темпов роста с высокой степенью достоверности достигнет 1,5 °C к периоду с 2030 по 2052 г. [43]. Все современные климатические модели прогнозируют в России потепление, заметно превышающее по температурным показателям среднее глобальное потепление. Данные Росгидромета показывают, что на севере страны ожидается увеличение количества осадков, как в зимний период, так и в летний, в южных районах европейской части России оно, наоборот, будет снижаться [6].

На примере Архангельской области также четко прослеживаются глобальные климатические процессы: с 1966 г. наблюдается устойчивое повышение средней годовой температуры воздуха и средней годовой относительной влажности воздуха. Более длительные периоды жаркой и сухой погоды увеличили в регионе количество лесных пожаров и периодов с аномально-холодными погодными условиями [5].

Лесные насаждения выполняют климаторегулирующую функцию как на локальной территории, так и в глобальном масштабе, в том числе обеспечивают регулирование циклов углерода и азота в биосфере, формирование почв, водного и температурного режимов. В то же время они сами являются объектами, подвергающимися воздействию климата. Древесная растительность хорошо адаптирована к существующим климатическим условиям, но потенциально подвержена значительным мутациям при меняющемся климате. Изменение отдельных факторов (температуры, увлажненности, содержания углекислого газа и др.) скажется на росте и метаболической активности древесных растений. Это влияние может быть как прямое, основанное на изменении конкретного фактора,

так и опосредованное, когда изменившиеся факторы будут влиять друг на друга и менять свое действие на природные объекты.

Широко распространенные виды с большими ареалами и высокой плодovitостью, произрастающие на Европейском Севере страны, скорее всего, сохранятся и адаптируются к изменяющемуся климату, но, вероятно, будет наблюдаться задержка ответной реакции у нескольких поколений, что приведет к ослаблению межвидовой конкуренции, способствуя сохранению вида в неоптимальных условиях [17]. При адаптации лесных пород к климатическим изменениям значительную роль сыграет внутри- и межвидовая дифференциация, связанная с фенотипической пластичностью видов и уровнем влияния природных факторов.

*Влияние климатических факторов на древесные виды.* При глобальных климатических изменениях (потеплении) лесные экосистемы прежде всего подвергаются влиянию повышенных температур, что сказывается на метаболизме всех живых организмов. Проблема воздействия повышения температуры на рост и жизненное состояние растений изучается многими исследователями, (см., например, [67, 71]). Высокие температуры, особенно в сочетании с засухой, влияют на все процессы жизнедеятельности растений. В ответ на водный стресс у них активируются многочисленные сигнальные пути и механизмы реагирования, чтобы противодействовать потерям воды и адаптироваться к возникающим угрозам [46].

Изменение метаболизма, связанное с повышением температуры воздуха, прослеживается у различных древесных пород. Например, у ели европейской, произрастающей в Восточной Европе, за последние годы значительно ухудшилось жизненное состояние. Возможной причиной этого в первую очередь признано повышение весенних и летних температур, а также снижение количества осадков [79]. С. Wu с соавторами [81] выделяют среднегодовую температуру, среднюю температуру самых холодных зимних месяцев, среднегодовые осадки и осадки в самый засушливый месяц как основные факторы, влияющие на распространение лиственницы Кемпфера (*Larix kaempferi* Lamb.). Сравнительные данные за 100 лет по сосне обыкновенной, произрастающей в Швеции, показали, что потепление климата за этот период примерно на 1 °C по сравнению с многолетними значениями привело к увеличению длины хвои и снижению ее продолжительности жизни [61].

Разные древесные породы имеют неодинаковую отзывчивость на изменения окружающей среды. Многие авторы приходят к выводу о повышенной чувствительности хвойных пород по сравнению с другими деревьями к климатическим изменениям [31, 79]. Причем ель имеет больший уровень фотосинтетических процессов в весенний период и в большей степени подвержена влиянию возвратных холодов в теплую весну, чем сосна. В мягкие и теплые зимы активность фотосинтеза у ели также повышена, при низком уровне освещенности это может привести к потерям углерода за счет увеличения интенсивности дыхания [52]. Большая уязвимость к наблюдаемому и прогнозируемому изменениям климата наблюдается у ели обыкновенной по сравнению с пихтой [33]. В то же время чувствительность пихты к засушливым условиям очень высока – этот вид не сможет стать альтернативой ели в случае смены пород [79].

В условиях умеренного климата повышение температуры увеличит продолжительность вегетационного периода у растений, что, с одной стороны, благоприятно и приведет к усилению их роста и накоплению биомассы, а с другой, повысит уязвимость к возвратным холодам весной и снизит степень подготовленности к зимнему периоду. Адаптация к тепловому стрессу и засухе зависит, кроме того, от фенологических особенностей древесных пород. Так, по мнению А.В. Nicotra с соавторами [59], фенология семян является ключевым фактором адаптации к экстремальной для растения температуре и засухе у европейского бука. Повышение температуры и уровня  $\text{CO}_2$  может стимулировать фотосинтез у сосны в осенний период и снижать устойчивость дерева к заморозкам [26]. У европейской ели повышение температуры воздуха в осенний период также влияет на морозоустойчивость, задерживая ее развитие [51]. У сосны веймутовой *Pinus strobus* L. проявляются фенотипические варианты: южные происхождения по сравнению с северными чувствительнее к морозу, у северных подготовка к зиме в большей степени регулируется фотопериодом, чем температурой [34]. При потеплении климата сосна обыкновенная может повреждаться весенними заморозками из-за более раннего начала роста [21]. По прогнозным сценариям именно северные европейские виды древесной растительности (ель, сосна, лиственница и береза) окажутся самыми уязвимыми к изменяющемуся климату. Экологические последствия уменьшения ареалов их распространения могут быть серьезными как для лесопользования, так и для природных экосистем [31].

Увеличение концентрации в атмосфере парниковых газов, в том числе углекислого газа, будет стимулировать рост фотосинтетической активности и фиксации углерода растительностью [42]. Однако в сочетании с другими стрессовыми факторами, такими как повышение температуры и засуха, способность растений получать преимущества от увеличения содержания атмосферного углекислого газа снижается с уменьшением уровня макроэлементов в листьях [63]. Считается, что древесные виды более чувствительны к росту содержания углекислого газа в атмосфере по сравнению с травянистыми видами [16]. Установлено: повышение температуры и уровня  $\text{CO}_2$  может стимулировать фотосинтез у сосны в осенний период, усиливать ее рост, но снижать устойчивость к морозу [26].

Повышение количества осадков в северных широтах и ряде других регионов земного шара приведет к росту содержания атмосферного водяного пара, что найдет выражение в увеличении относительной влажности воздуха и уменьшении дефицита давления водяного пара. Повышение влажности воздуха способствует открытию устьиц и облегчает приток углекислого газа в лист, усиливая фотосинтез вместе с относительно небольшими потерями воды [28]. Снижение скорости транспирации при повышенных атмосферных осадках может улучшить водный баланс растений и защитить их от дефицита воды, но в то же время препятствовать поглощению минеральных питательных веществ из почвы [77]. Высокие температуры, влажность воздуха и конденсированная влага на поверхности листьев повысят риск грибных заболеваний [75], в частности риск поражения сосны обыкновенной грибами рода *Lophodermium* Chevall – шютте обыкновенное [76]. Комбинация факторов окружающей среды



также вызовет увеличение численности насекомых-вредителей [19], из-за чего вырастет риск гибели деревьев. Примером этого может служить усыхание ельников на территории между реками Северная Двина и Пинега в Архангельской области, которое, возможно, связано с уменьшением почвенной влажности, повлекшим вспышки массового размножения стволовых вредителей – причину гибели ослабленных еловых древостоев [13, 15].

Воздействие повышенной влажности сказывается на растениях разного возраста и связано с их видовыми особенностями. Так, результаты полевого эксперимента по увеличению влажности воздуха свидетельствуют о снижении скорости роста при низком дефиците давления водяного пара у березы (*Betula pendula* Roth), моноклональной гибридной осины (*Populus tremula* × *tremuloides* Michx.) в первые годы жизни [78]. Снижение темпов роста и производства биомассы в ответ на увлажнение было более выражено у осины, чем у березы [69], но грибковые поражения в березняках происходили чаще [72]. В то же время длительное повышение относительной влажности воздуха (в течение 5 лет) сказалось на росте осины более заметно, чем на росте березы, которая эффективно акклиматизировалась. Вероятно, береза обладает достаточной фенотипической пластичностью для приспособления к повышенной влажности воздуха, тогда как у осины акклиматизация к увеличению влажности воздуха более сложная [68].

*Фенотипическая реакция лесных сообществ на изменение климата.* Долгоживущие растения не способны к быстрому ответному отклику на изменяющиеся условия среды. Считается, что эффект «адаптивного запаздывания» ответной реакции вида на климатические изменения составляет примерно 100 лет [70] и потребуются несколько поколений [23] для адаптации породы к климатическим изменениям. Это связано с генетическими изменениями и эффектом «эволюционной адаптации» [41].

С точки зрения изучения биоразнообразия северные (бореальные) леса представляют особый интерес, потому что они являются эволюционно самыми молодыми, их приспособительные реакции к суровым условиям произрастания могут быть не завершены в эволюционном плане. В таких популяциях локализуется больше фенотипов по сравнению с центральными [3], а значит, могут присутствовать модификационные фенотипы (приспособительные, адаптационные фенотипы и генотипы).

Популяции древесных видов способны реагировать на изменение климата или адаптироваться к ним разными путями [17]. Во-первых, миграцией в новые места произрастания, соответствующие адаптивным свойствам растений, что вызовет изменение (расширение или сокращение) ареалов видов; во-вторых – через эффект фенотипической пластичности вида, выраженной в меж- и внутривидовой изменчивости; в-третьих – со временем (в долгосрочном аспекте) может произойти естественная генетическая адаптация к новым условиям обитания. Но, скорее всего, эти три варианта будут реализованы одновременно.

Новые климатические условия обуславливают жесткий отбор в естественных популяциях [36]. Если естественные популяции не будут обладать внутривидовой генетической изменчивостью, чтобы адаптироваться к этим новым условиям, и если генный поток окажется недостаточным для введения аллелей, адаптированных к новым климатическим условиям, то популяции будут мигри-

ровать, расширяя условия и территорию произрастания, или сокращать ареал [25]. Однако многие виды не смогут довольно быстро распространиться через сильно фрагментированные антропогенно-преобразованные ландшафты, чтобы успеть за изменением климата [48]. Кроме того, виды, которые окажутся способны успешно расширить свои ареалы в ранее незанятых местообитаниях, испытают адаптивное воздействие среды, к которой они в настоящее время не приспособлены [24].

В настоящее время на территории Российской Федерации сокращается площадь хвойных пород на южной границе ареала с одновременным распространением широколиственных пород [7]. На Полярном Урале в связи с улучшением лесорастительных условий – потеплением и увлажнением климата как в летние, так и в зимние периоды – наблюдается экспансия листовенных древостоев в горную тундру [73]. Это смещение лесов сопровождается значительным увеличением числа прямоствольных одновершинных деревьев, что приводит к значительному росту фитомассы и накопления углерода [30]. Для Европейского Севера на основании дистанционного зондирования Земли подтверждено связанное с изменением температурного режима почв смещение древесной растительности в северном направлении [1].

При наблюдаемом и прогнозируемом изменении климата фенотипическая пластичность сохраняет первостепенное значение для устойчивости видов древесных растений [55], способствует снижению негативного воздействия меняющегося климата [33]. В основе фенотипической пластичности лежат гомеостатические реакции, что способствует сохранению популяций широко распространенных видов [38]. Генотипы с большей фенотипической пластичностью могут обладать большим акклиматизационным потенциалом, что позволяет им хорошо расти в условиях окружающей среды широкого диапазона [32]. Согласно М.В. Garzón с соавторами [37], у видов и происхождений, отличающихся различной фенотипической пластичностью, следует ожидать и различной реакции на климатические изменения.

Фенотипическая пластичность может быть как адаптивной, так и неадаптивной. Адаптивная фенотипическая пластичность максимально соответствует гетерогенным ландшафтам, когда особи изменяют свои фенотипы в зависимости от окружающей среды в направлении отбора [22]. Адаптивные фенотипические изменения в ответ на меняющийся климат, как правило, обусловлены изменением температурного или водного режимов [35]. Примеры адаптивной фенотипической пластичности разнообразны. Это может быть изменение формы листа, интенсивности фотосинтеза и транспирации и др. Так, у 3 видов дуба – *Quercus alba* L., *Q. palustris* Muench и *Q. velutina* Lam. – в пределах кроны вероятно изменение формы листьев для лучшей адаптации к новому микроклимату: наружные листья значительно меньше, чем те, которые находятся внутри полого кроны [49]. Ель европейская из сухих мест обитания обладает более высокой пластичностью в отношении регулирования потерь воды, в то время как виды с влажных территорий могут иметь большую изменчивость физиологических признаков, связанных с продуктивностью [80].

Усиление проявления климатических изменений, обусловленных глобальными процессами, может благоприятствовать росту фенотипической пластичности [59], а адаптивный вариант пластичности будет способствовать сохранению

популяции на исходном или новом месте произрастания при ее миграции [20]. В краткосрочной перспективе естественные популяции способны справиться с изменяющимися условиями за счет существующей фенотипической пластичности [59]. Однако эта пластичность может оказаться недостаточной, когда особи столкнутся с более значительным изменением климата, выше диапазона текущей изменчивости климатических факторов [45].

Фенотипическая пластичность, наряду с внутривидовой генетической изменчивостью и генным потоком, смягчает негативные последствия долгосрочного изменения климата [59], влияя на силу и направленность отбора, действующего на популяцию, и ускоряя или замедляя адаптивную эволюцию, дивергенцию и видообразование [53]. По прогнозам ученых, долгосрочные изменения в лесных экосистемах будут сопровождаться физиологическими и генетическими перераспределениями у всех видов [65]. При устойчивом потеплении, с одной стороны, за счет изменения продолжительности вегетационного периода и сроков роста, усиления фотосинтетической активности может повышаться продуктивность лесов [23, 66]. Кроме того, изменяются сезонный рост, сроки прохождения фенологических стадий [60, 62], химический состав хвои и перераспределение питательных веществ и др. [39]. С другой стороны, в результате уменьшения количества осадков и возникновения засухи возможно снижение производительности [44].

Различная фенотипическая пластичность породы обуславливает дифференцированный отклик роста на изменения климата [12, 74] и связана с внутривидовой изменчивостью признаков, которая может варьировать у разных региональных популяций видов [47]. Различный отклик географических рас и их территориальная локализация в ареале потребуют дифференциации ответных мер в сфере лесного хозяйства [55]. Без учета внутривидовой реакции на климатические изменения прогностические выводы могут быть недостоверны [29]. Важно учесть все регионы произрастания вида, его внутривидовую изменчивость и фенотипическую пластичность, связанную с исторической миграцией растительности, так как это может дать неожиданные эффекты [56]. Если не принять во внимание генетическую изменчивость и фенотипическую пластичность породы, то прогнозы, скорее всего, окажутся преувеличенными или преуменьшенными [37].

Концентрация отдельных фенотипов в популяциях подвержена клинальной изменчивости в разных направлениях (долготном, широтном, высотном). Для пород с непрерывным ареалом (сосна, ель и др.), расселившихся в Евразии, в том числе на Европейском Севере страны, в голоцене, велико значение географической дифференциации видов, имеющей клинальный ряд и связанной с термическим фактором, который вносит большой вклад в рост деревьев, на 62 % обеспечивая формирование ширины годичного кольца [40]. Для Европейского Севера страны клинальность изменения роста и продуктивности лесных насаждений в широтном направлении была обоснована И.В. Волосевичем [2], который показал, что на каждый градус широты характеристики роста изменяются на одинаковую величину в процентном выражении и создают единство широтной изменчивости.

В настоящее время общепризнан для оценки реакции древесных пород на климатические изменения опыт географических культур [18], в которых выращивают климатипы древесных пород, перенесенные с севера в более южные условия и, наоборот – с юга в более северные. Опыты с происходившими



стали полигоном для моделирования эффектов влияния климатических изменений на рост основных лесобразующих пород. С помощью таких экспериментальных площадок можно наблюдать дифференцированную специфическую адаптацию [27], «термическую память» и фенотипическую пластичность породы [46]. Географические расы древесных пород отличаются адаптационными признаками, генетическими комплексами [12], а следовательно, могут иметь различную отзывчивость на климатические изменения [10]. При этом вероятно проявление широкого спектра генетического разнообразия вида, отражающего его дифференциацию и экологическую устойчивость.

Исследованиями в опытах с происхождениями сосны обыкновенной и других видов в России и зарубежных странах показано, в том числе по итогам изучения потомств сосны и ели в 4 пунктах испытания на Европейском Севере [12], что климатипы более северных местообитаний (по отношению к пункту испытания) демонстрируют более высокий ростовой отклик на потепление, чем произрастающие южнее [54, 65], хотя по параметрам они не достигают размеров более южных [12]. Причины таких откликов могут быть связаны с генетическим контролем, специфической адаптацией к климатическим условиям произрастания географической расы, сформировавшейся при расселении сосны в голоцене (также и на север Русской равнины). Для северных рас хвойных пород характерна наследственно закрепленная меньшая потребность в сумме эффективных температур, необходимых для реализации потенциала роста [12, 50, 60].

Выращивание потомства разного географического происхождения при разной дальности переброски семян в пункты испытания позволяет оценить реакцию потомства на изменения термического фактора различного уровня [11] и подойти к выявлению нормы реакции вида [8], т. е. величины изменения показателя на определенный диапазон климатических изменений, которая проявляется на уровне фенотипа в соответствии с приспособляемостью вида (его расы) к условиям среды.

Считается, что увеличение высоты деревьев за счет климатических изменений к 2080 г. может составить до 45 % [44]. Однако «норма реакции» проявляется на уровне фенотипа в соответствии с приспособляемостью вида (его расы) к условиям среды, и насаждения лесных пород, произрастающие в различных географических местоположениях в пределах непрерывного ареала, будут демонстрировать разный уровень реакции на климатические изменения, что связано с дифференцированной специфической адаптацией и «термической памятью» [27, 46].

Ель обыкновенная, распространенная на Русской равнине, в лесоводственных целях рассматривается [14] с точки зрения изменчивости одного вида – *Picea abies* (L.) Karst. x *P. obovata* (Ledeb.) – хотя представлена двумя видами – *P. abies* (L.) Karst. и *P. obovata* (Ledeb.), – образующими естественные (интрогрессивные) гибриды, близкие *P. abies* и близкие *P. obovata*. На стыке эволюционных путей миграции ели в послеледниковый период могли проявиться модификационные (приспособительные, адаптационные) фенотипы и генотипы. Их реакция на климатические изменения представляет интерес с точки зрения изучения возможностей адаптации этих фенотипов и генотипов к климатическим изменениям и прогноза вероятных направлений миграции в долгосрочной перспективе.

Наши исследования [56–58], объектом которых стали коллекции климатипов 3 пунктов испытания географических культур Европейского Севера России (Архангельская, Вологодская области и Республика Коми), позволили с применением различных подходов, в том числе метода Эберхарта и Рассела, широко используемого в подобных исследованиях за рубежом [74], провести экологическую (фенотипическую) оценку потомств ели европейской, сибирской и их гибридных форм. Установлено, что *P. abies* в силу большей пластичности более отзывчива к климатическим изменениям. *P. obovata* – вид более консервативный – реагирует на климатические изменения слабее. Это согласуется с общими выводами S. Kareller с соавторами [44] для *P. abies* о том, что южная ель из зон с большей температурой и меньшим количеством осадков будет наиболее подходящей для использования в новых климатических условиях. Однако в этом случае при будущем потеплении климата на северных территориях можно ожидать прогресса в расселении *P. abies* по Русской равнине, наступления данного вида на *P. obovata* и, возможно, смещения зоны интрогрессивной гибридизации в сторону севера.

При моделировании реакции сосны обыкновенной на определенные уровни климатических изменений на примере потомства 3 географических рас, произрастающих в географических культурах Архангельской области [11], установлено, что с ростом суммы температур выше +10 °С на 280 °С в культурах 2-го класса возраста произойдет увеличение средних высоты, диаметра, объема ствола не более чем на 10–20 %. То есть при потеплении климата на Европейском Севере увеличение роста сосны может составить порядка 3–6 % на каждые 100 °С суммы температур выше +10 °С. При похолодании климата на примерно такую же величину (250° суммы эффективных температур выше +10 °С) диаметр, высота и объем ствола снижаются на 4–15 %. В среднем при похолодании климата уменьшение продуктивности при понижении суммы эффективных температур на каждые 100 °С снизится на 2–5 %.

С использованием подобных подходов и объектов географических культур в южной и центральной Швеции установлены [64] показатели адаптивной нормы реакции на перемещение потомства сосны обыкновенной к югу на 2 ° с. ш., что давало эффект прироста в 30-летних посадках на 1,25–2,0 м. При этом качество стволов было выше.

Фенотипическая реакция древесных пород на увеличение температуры проявляется не только в росте, но и в репродуктивной активности, что особенно характерно для основной лесообразующей породы – сосны обыкновенной [9, 11]. При этом северная сосна при потеплении (переносе потомства в более благоприятные с точки зрения температурного фактора условия) раньше вступает в репродукцию, увеличивает число репродуцирующих деревьев, количество макро- и микростробиллов. И у сосны, и у ели в 1,5–2 раза повышаются масса и всхожесть семян. Репродуктивная реакция сосны клинально связана с уровнем потепления и переходит в отрицательный эффект при снижении температуры.

Отклик в репродуктивной сфере, так же как и ростовые реакции лесообразующих пород, нужно учитывать при планировании лесохозяйственных мероприятий, рассматривая возможность адаптации деревьев к возможным климатическим изменениям.

*Ведение лесного хозяйства в новых климатических условиях.* С точки зрения лесного хозяйства важно учесть и минимизировать последствия, разработать

новые подходы лесопользования, извлекать потенциальные выгоды [46], рассматривая как краткосрочные, так и долгосрочные эффекты от будущего потепления климата [65]. Например, в регионах России, где повышение температуры сопровождается возрастанием количества осадков, могут преобладать позитивные эффекты климатических изменений при условии эффективной охраны леса от пожаров [7]. При разработке мер ведения лесного хозяйства в условиях меняющегося климата необходимо принимать во внимание важность экосистемных функций лесов [4]. Это предопределяет учет меж- и внутривидовой реакции на климатические изменения, без которого существует риск недостоверных выводов по прогнозам [29], поскольку разный отклик популяций одного и того же вида и их территориальная локализация в ареале вызовут дифференциацию ответных мер в сфере лесного хозяйства [55]. В случае увеличения масштабов изменения климата, когда генетически обусловленная способность к адаптации снижена и недостаточна для предотвращения последствий влияния этих изменений, следует проводить мероприятия, повышающие экологическую устойчивость леса. При более сильном воздействии климатических изменений, если адаптационных возможностей лесных экосистем уже недостаточно и происходит смена этих экосистем на нелесные, оптимальным вариантом действий является лесохозяйственное управление, содействующее изменениям.

#### *Заключение*

Климатические изменения на обширной территории России будут происходить постепенно, и в разных географических регионах уровень их будет различным. Лесобразующие древесные породы проявят краткосрочный отклик, связанный с географическим положением популяций и сформировавшимися их за время относительно стабильного климатического периода после расселения в голоцене климатическими условиями. В то же время наследственно закрепленные показатели роста и развития откликнутся на сдвиг климатических параметров, который будет определяться географическим положением лесобразующих пород и их популяционными особенностями, закрепленными в генотипе и проявляющимися в фенотипе. Дифференцированный отклик древесных пород необходимо учитывать при планировании лесохозяйственных мероприятий, адаптируя их к возможным климатическим изменениям.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Белоновская Е.А., Тишков А.А., Вайсфельд М.А., Глазов П.М., Кренке-мл. А.Н., Морозова О.В., Покровская И.В., Царевская Н.Г., Тertiцкий Г.М. «Позеленение» Российской Арктики и современные тренды изменения ее биоты // Изв. Рос. акад. наук. Сер.: Географическая. 2016. № 3. С. 28–39. Belonovskaya E.A., Tishkov A.A., Vaisfeld M.A., Glazov P.M., Krenke Jr. A.N., Morozova O.V., Pokrovskaya I.V., Tsarevskaya N.G., Tertitskii G.M. “Greening” of the Russian Arctic and the Modern Trends of Transformation of Its Biota. *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya*, 2016, no. 3, pp. 28–39. DOI: <https://doi.org/10.15356/0373-2444-2016-3-28-39>

2. Волосевич И.В. Закономерности широтной изменчивости роста древесной растительности в лесах Европейского Севера и их практическое использование // Лесохозяйственные исследования на зонально-типологической основе. Архангельск: Арханг. ин-т леса и лесохимии, 1984. С. 27–38. Volosevich I.V. Patterns of Latitudinal Variability of

Woody Vegetation Growth in the Forests of the European North and Their Practical Use. *Forestry Research on a Zonal-Typological Basis*. Arkhangelsk, AFFCI Publ., 1984, pp. 27–38.

3. Гончаренко Г.Г., Дробышевская В.В., Силин А.Е., Падутов В.Е. Генетические ресурсы сосен России и сопредельных государств // Докл. АН. 1996. Т. 346, № 3. С. 419–423. Goncharenko G.G., Drobyshevskaya V.V., Silin A.E., Padutov V.E. Genetic Resources of Pine Trees of Russia and Neighboring Countries. *Doklady Akademii nauk*, 1996, vol. 346, no. 3, pp. 419–423.

4. Григорьев А., Щеголев А., Луговая Д. Глобальное изменение климата и адаптация к нему лесного комплекса Северо-Западного федерального округа России: использование опыта Швеции и Финляндии // Устойчивое лесопользование. 2019. № 2(58). С. 28–33. Grigor'yev A., Shchegolev A., Lugovaya D. Global Climate Change and Adaptation to It of the Forestry Complex of the North-West Federal District of Russia: Using the Experience of Sweden and Finland. *Ustoychivoye lesopol'zovaniye*, 2019, no. 2(58), pp. 28–33.

5. Грищенко И.В. Климат Архангельской области. Архангельск, 2017. 203 с. Grishchenko I.V. *Climate of the Arkhangelsk Region*. Arkhangelsk, 2017. 203 p.

6. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2020 год. М., 2021. 104 с. *Report on Climate Patterns on the Territory of the Russian Federation in 2020*. Moscow, 2021. 104 p.

7. Замолодчиков Д., Краев Г. Влияние изменений климата на леса России: зафиксированные воздействия и прогнозные оценки // Устойчивое лесопользование. 2016. № 4(48). С. 23–31. Zamolodchikov D., Krayev G. Climate Change Influence on the Forests of Russia: Recorded Impacts and Forecast Estimates. *Ustoychivoye lesopol'zovaniye*, 2016, no. 4(48), pp. 23–31.

8. Матъяхи Ч. Генетические и экологические ограничения адаптации // Лесная генетика, селекция и физиология древесных растений. М., 1989. С. 60–67. Mat'yash Ch. Genetic and Ecological Restrictions of Adaptation. *Forest Genetics, Selection and Physiology of Woody Plants: Proceedings of the International Symposium*. Moscow, 1989, pp. 60–67.

9. Наквасина Е.Н. Изменения в генеративной сфере сосны обыкновенной при имитации потепления климата // Изв. СПбЛТА. 2014. Вып. 209. С. 114–125. Nakvasina E.N. Changes in the Generative Sphere of Scots Pine under Imitation Warming. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhnicheskoy Akademii* [News of the Saint Petersburg State Forest Technical Academy], 2014, iss. 209, pp. 114–125.

10. Наквасина Е.Н., Юдина О.А., Покатило А.В. Ростовая и репродуктивная реакции *Picea abies* (L.) Karst. x *P. obovata* (Ledeb.) при имитации потепления климата // Вестн. Сев. (Арктич.) федер. ун-та. Сер.: Естеств. науки. 2016. № 1. С. 89–96. Nakvasina E.N., Yudina O.A., Pokatilo A.V. Growth and Reproductive Response of *Picea abies* (L.) Karst. x *P. obovata* Ledeb. in Climate Change Simulation. *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) federal'nogo universiteta. Seriya: Estestvennyye nauki* [Vestnik of Northern (Arctic) Federal University. Series "Natural Sciences"], 2016, no. 1, pp. 89–96. DOI: <https://doi.org/10.17238/issn2227-6572.2016.1.89>

11. Наквасина Е.Н., Прожерина Н.А., Чупров А.В., Беляев В.В. Реакция роста сосны обыкновенной на климатические изменения в широтном градиенте // Изв. вузов. Лесн. журн. 2018. № 5. С. 82–93. Nakvasina E.N., Prozherina N.A., Chuprov A.V., Belyaev V.V. Growth Response of Scots Pine to Climate Change in the Latitudinal Gradient. *Lesnoy Zhurnal* [Russian Forestry Journal], 2018, no. 5, pp. 82–93. DOI: <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.5.82>

12. Наквасина Е.Н., Юдина О.А., Прожерина Н.А., Камалова И.И., Минин Н.С. Географические культуры в ген-экологических исследованиях на Европейском Севере. Архангельск: АГТУ, 2008. 308 с. Nakvasina E.N., Yudina O.A., Prozherina N.A., Kamalova I.I., Minin N.S. *Provenance Trials in Gene-Ecological Researches in the European North*. Arkhangelsk, ASTU Publ., 2008. 308 p.

13. Обзор санитарного и лесопатологического состояния лесов России за 2006 год. Пушкино: Рос. центр защиты леса, 2007. 160 с. *Review of Sanitary and Forest Pathology State of Russian Forests in 2006*. Pushkino, Russian Centre of Forest Health Publ., 2007. 160 p.
14. Понов П.П. Ель европейская и сибирская: структура, интеграция и дифференциация популяционных систем. Новосибирск: Наука, 2005. 231 с. Popov P.P. *European Spruce and Siberian Spruce: The Structure, Integration and Differentiation of the Population Systems*. Novosibirsk, Nauka Publ., 2005. 231 p.
15. Aakala T., Kuuluvainen T. Summer Droughts Depress Radial Growth of *Picea abies* in Pristine Taiga of the Arkhangelsk Province, Northwestern Russia *Dendrochronologia*, 2011, vol. 29, iss. 2, pp. 67–75. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2010.07.001>
16. Ainsworth E.A., Long S.P. What Have We Learned from 15 Years of Free-Air CO<sub>2</sub> Enrichment (FACE)? A Meta-Analytic Review of the Responses of Photosynthesis, Canopy Properties and Plant Production to Rising CO<sub>2</sub>. *New Phytologist*, 2005, vol. 165, iss. 2, pp. 351–372. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01224.x>
17. Aitken S.N., Yeaman S., Holliday J.A., Wang T., Curtis-McLane S. Adaptation, Migration or Extirpation: Climate Change Outcomes for Tree Populations. *Evolutionary Applications*, 2008, vol. 1, iss. 1, pp. 95–111. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x>
18. Alberto F., Aitken S.N., Alía R., González-Martínez S.C., Hänninen H., Kremer A., Lefèvre F., Lenormand T., Yeaman S., Whetten R., Savolainen O. Potential for Evolutionary Responses to Climate Change – Evidence from Tree Populations. *Global Change Biology*, 2013, vol. 19, pp. 1645–1661. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.12181>
19. Anderegg W.R.L., Hicke J.A., Fisher R.A., Allen C.D., Aukema J., Bentz B., et al. Tree Mortality from Drought, Insects, and Their Interactions in a Changing Climate. *New Phytologist*, 2015, vol. 208, iss. 3, pp. 674–683. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13477>
20. Anderson J.T., Gezon Z.J. Plasticity in Functional Traits in the Context of Climate Change: A Case Study of the Subalpine Forb *Boechera stricta* (Brassicaceae). *Global Change Biology*, 2015, vol. 21, iss. 4, pp. 1689–1703. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.12770>
21. Andersson G.B., Persson T., Fedorkov A., Mullin T.J. Longitudinal Differences in Scots Pine Shoot Elongation. *Silva Fennica*, 2018, vol. 52, no. 5, art. 10040. DOI: <https://doi.org/10.14214/sf.10040>
22. Baythavong B.S., Stanton M.L. Characterizing Selection on Phenotypic Plasticity in Response to Natural Environmental Heterogeneity. *Evolution*, 2010, vol. 64, iss. 10, pp. 2904–2920. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01057.x>
23. Beaulieu J., Rainville A. Adaptation to Climate Change: Genetic Variation Is Both a Short- and a Long-Term Solution. *The Forestry Chronicle*, 2005, vol. 81, no. 5, pp. 704–709. DOI: <https://doi.org/10.5558/tfc81704-5>
24. Brown C.D., Vellend M. Non-Climatic Constraints on Upper Elevational Plant Range Expansion under Climate Change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2014, vol. 281, iss. 1794, art. 20141779. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1779>
25. Carja O., Plotkin J.B. Evolutionary Rescue through Partly Heritable Phenotypic Variability. *Genetics*, 2019, vol. 211, iss. 3, pp. 977–988. DOI: <https://doi.org/10.1534/genetics.118.301758>
26. Chang C.Y., Fréchette E., Unda F., Mansfield S.D., Ensminger I. Elevated Temperature and CO<sub>2</sub> Stimulate Late-Season Photosynthesis But Impair Cold Hardening in Pine. *Plant Physiology*, 2016, vol. 172, iss. 2, pp. 802–818. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.16.00753>
27. Correia I., Alía R., Yan W., David T., Aguiar A., Almeida M.H. Genotype × Environment Interactions in *Pinus pinaster* at Age 10 in a Multienvironment Trial in Portugal: A Maximum Likelihood Approach. *Annals of Forest Science*, 2010, vol. 67, art. 612. DOI: <https://doi.org/10.1051/forest/2010025>
28. Dai Z., Edwards G.E., Ku M.S. Control of Photosynthesis and Stomatal Conductance in *Ricinus communis* L. (Castor Bean) by Leaf to Air Vapour Pressure Deficit. *Plant Physiology*, 1992, vol. 99, iss. 4, pp. 1426–1434. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.99.4.1426>



29. De Luis M., Čufar K., Di Filippo A., Novak K., Papadopoulos A., Piovesan G., Rathgeber C.B.K., Raventós J., Saz M.A., Smith K.T. Plasticity in Dendroclimatic Response across the Distribution Range of Aleppo Pine (*Pinus halepensis*). *PLoS ONE*, 2013, vol. 8, iss. 12, art. e83550. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0083550>
30. Devi N., Hagedorn F., Moiseev P., Bugmann H., Shiyatov S., Mazepa V., Rigling A. Expanding Forests and Changing Growth Forms of Siberian Larch at the Polar Urals Treeline during the 20th Century. *Global Change Biology*, 2008, vol. 14, iss. 7, pp. 1581–1591. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01583.x>
31. Dyderski M.K., Paž S., Frelich L.E., Jagodziński A.M. How Much Does Climate Change Threaten European Forest Tree Species Distributions? *Global Change Biology*, 2018, vol. 24, iss. 3, pp. 1150–1163. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.13925>
32. Enoki T., Takagi M., Ugawa S., Nabeshima E., Ishii H. Regional and Topographic Growth Variation among 45-Year-Old Clonal Plantations of *Cryptomeria japonica*: Effects of Genotype and Phenotypic Plasticity. *Journal of Forest Research*, 2020, vol. 25, iss. 5, pp. 329–338. DOI: <https://doi.org/10.1080/13416979.2020.1767267>
33. Frank A., Pluess A.R., Howe G.T., Sperisen C., Heiri C. Quantitative Genetic Differentiation and Phenotypic Plasticity of European Beech in a Heterogeneous Landscape: Indications for Past Climate Adaptation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2017, vol. 26, pp. 1–13. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.02.001>
34. Fréchette E., Chang C.Y.-Y., Ensminger I. Variation in the Phenology of Photosynthesis among Eastern White Pine Provenances in Response to Warming. *Global Change Biology*, 2020, vol. 26, iss. 9, pp. 5217–5234. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.15150>
35. Fréjaville T., Vizcaíno-Palomar N., Fady B., Kremer A., Garzón M.B. Range Margin Populations Show High Climate Adaptation Lags in European Trees. *Global Change Biology*, 2020, vol. 26, iss. 2, pp. 484–495. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.14881>
36. Fu Y.-Bi., Peterson G.W., Horbach C., Konkin D.J., Beiles A., Nevo E. Elevated Mutation and Selection in Wild Emmer Wheat in Response to 28 Years of Global Warming. *PNAS*, 2019, vol. 116(40), pp. 20002–20008. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1909564116>
37. Garzón M.B., Alía R., Robson T.M., Zavala M.A. Intra-Specific Variability and Plasticity Influence Potential Tree Species Distributions under Climate Change. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, vol. 20, iss. 5, pp. 766–778. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00646.x>
38. Gomez-Mestre I., Jovani R. A Heuristic Model on the Role of Plasticity in Adaptive Evolution: Plasticity Increases Adaptation, Population Viability and Genetic Variation. *Proceedings of the Royal Society B*, 2013, vol. 280, iss. 1771, art. 20131869. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1869>
39. Gray C.A., Runyon J.B., Jenkins M.J. Great Basin Bristlecone Pine Volatiles as a Climate Change Signal across Environmental Gradients. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2019, vol. 2, 10 p. DOI: <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00010>
40. Hart J.L., van de Gevel S.L., Sakulich J., Grissino-Maye H.D. Influence of Climate and Disturbance on the Growth of *Tsuga canadensis* at Its Southern Limit in Eastern North America. *Trees*, 2010, vol. 24, pp. 621–633. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-010-0432-y>
41. Huang J.-G., Bergeron Y., Berninger F., Zhai L., Tardif J.C., Denneler B. Impact of Future Climate on Radial Growth of Four Major Boreal Tree Species in the Eastern Canadian Boreal Forest. *PLoS ONE*, 2013, vol. 8, iss. 2, art. e56758. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056758>
42. Hyvönen R., Ågren G.I., Linder S., Persson T., Cotrufo F., Ekblad A., et al. The Likely Impact of Elevated [CO<sub>2</sub>], Nitrogen Deposition, Increased Temperature and Management on Carbon Sequestration in Temperate and Boreal Forest Ecosystems: A Literature Review. *New Phytologist*, 2007, vol. 173, iss. 3, pp. 463–480. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.01967.x>

43. IPCC, 2014: *Climate Change 2014: Synthesis Report*. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Ed. by the Core Writing Team, R.K. Pachauri, L.A. Meyer. Geneva, Switzerland, IPCC, 2015. 151 p.

44. Kapeller S., Lexer M.J., Geburek T., Hiebl J., Schueler S. Intraspecific Variation in Climate Response of Norway Spruce in the Eastern Alpine Range: Selecting Appropriate Provenances for Future Climate. *Forest Ecology and Management*, 2012, vol. 271, pp. 46–57. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.01.039>

45. Kelly M. Adaptation to Climate Change through Genetic Accommodation and Assimilation of Plastic Phenotypes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2019, vol. 374, iss. 1768, art. 20180176. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0176>

46. Kijowska-Oberc J., Staszak A.M., Kamiński J., Ratajczak E. Adaptation of Forest Trees to Rapidly Changing Climate. *Forests*, 2020, vol. 11, no. 2, art. 123. DOI: <https://doi.org/10.3390/f11020123>

47. Kramer R.D., Ishii H.R., Carter K.R., Miyazaki Y., Cavaleri M.A., Araki M.G., Azuma W.A., Inoue Y., Hara C. Predicting Effects of Climate Change on Productivity and Persistence of Forest Trees. *Ecological Research*, 2020, vol. 35, iss. 4, pp. 562–574. DOI: <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12127>

48. Kremer A., Ronce O., Robledo-Arnuncio J.J., Guillaume F., Bohrer G., Nathan R., et al. Long-Distance Gene Flow and Adaptation of Forest Trees to Rapid Climate Change. *Ecology Letters*, 2012, vol. 15, iss. 4, pp. 378–392. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01746.x>

49. Kusi J., Karsai I. Plastic Leaf Morphology in Three Species of *Quercus*: The More Exposed Leaves Are Smaller, More Lobated and Denser. *Plant Species Biology*, 2020, vol. 35, iss. 1, pp. 24–37. DOI: <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12253>

50. Leites L.P., Robinson A.P., Rehfeldt G.E., Marshall J.D., Crookston N.L. Height-Growth Response to Climatic Changes Differs among Populations of Douglas-Fir: A Novel Analysis of Historic Data. *Ecological Applications*, 2012, vol. 22, iss. 1, pp. 154–165. DOI: <https://doi.org/10.1890/11-0150.1>

51. Levkoev E., Mehtätalo L., Luostarinen K., Pulkkinen P., Zhigunov A., Peltola H. Development of Height Growth and Frost Hardiness for One-Year-Old Norway Spruce Seedlings in Greenhouse Conditions in Response to Elevated Temperature and Atmospheric CO<sub>2</sub> Concentration. *Silva Fennica*, 2018, vol. 52, no. 3, art. 9980. DOI: <https://doi.org/10.14214/sf.9980>

52. Linkosalo T., Heikkinen J., Pulkkinen P., Mäkipää R. Fluorescence Measurements Show Stronger Cold Inhibition of Photosynthetic Light Reactions in Scots Pine Compared to Norway Spruce as Well as during Spring Compared to Autumn. *Frontiers in Plant Science*, 2014, vol. 5, art. 264. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00264>

53. Markov A.V., Ivnitky S.B. Evolutionary Role of Phenotypic Plasticity. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 2016, vol. 71, iss. 4, pp. 185–192. DOI: <https://doi.org/10.3103/S0096392516040076>

54. Matías L., Jump A.S. Impacts of Predicted Climate Change on Recruitment at the Geographical Limits of Scots Pine. *Journal of Experimental Botany*, 2014, vol. 65, iss. 1, pp. 299–310. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ert376>

55. Mátyás Cs. Migratory, Genetic and Phenetic Response Potential of Forest Tree Populations Facing Climate Change. *Acta Silvatica et Lignaria Hungarica*, 2006, vol. 2, pp. 33–46.

56. Nakvasina E., Demina N., Prozherina N., Demidova N. Assessment of Phenotypic Plasticity of Spruce Species *Picea abies* (L.) Karst. and *P. obovata* (Ledeb.) on Provenances Tests in European North of Russia. *Central European Forestry Journal*, 2019, vol. 65, pp. 121–128. DOI: <https://doi.org/10.2478/forj-2019-0012>

57. Nakvasina E.N., Demina N.A., Prozherina N.A. Evaluation of Survival and Growth of *Picea abies* (L.) H. Karst. and *Picea obovata* Ledeb. Provenances in the North of Russia. *Journal of Forest Science*, 2017, vol. 63, iss. 9, pp. 401–407. DOI: <https://doi.org/10.17221/74/2017-JFS>

58. Nakvasina E.N., Volkov A.G., Prozherina N.A. Provenance Experiment with Spruce (*Picea abies* (L.) Karst. and *Picea obovata* (Ledeb.)) in the North of Russia (Arkhangelsk Region). *Folia Forestalia Polonica, Series A – Forestry*, 2017, vol. 59, iss. 3, pp. 219–230. DOI: <https://doi.org/10.1515/ffp-2017-0023>
59. Nicotra A.B., Atkin O.K., Bonser S.P., Davidson A.M., Finnegan E.J., Mathesius U., Poot P., Purugganan M.D., Richards C.L., Valladares F., van Kleunen M. Plant Phenotypic Plasticity in a Changing Climate. *Trends in Plant Science*, 2010, vol. 15, iss. 12, pp. 684–692. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>
60. Oleksyn J., Tjoelker M.G., Reich P.B. Adaptation to Changing Environment in Scots Pine Populations across a Latitudinal Gradient. *Silva Fennica*, 1998, vol. 32, no. 2, pp. 129–140. DOI: <https://doi.org/10.14214/sf.691>
61. Oleksyn J., Wyka T.P., Żytkowiak R., Zadworny M., Mucha J., Dering M., Ufnalski K., Nihlgård B., Reich P.B. A Fingerprint of Climate Change across Pine Forests of Sweden. *Ecology Letters*, 2020, vol. 23, iss. 12, pp. 1739–1746. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.13587>
62. Pakharkova N.V., Kuzmina N.A., Kuzmin S.R., Efremov A.A. Morphophysiological Traits of Needles in Different Climatypes of Scots Pine in Provenance Trial. *Contemporary Problems of Ecology*, 2014, vol. 7, iss. 1, pp. 84–89. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1995425514010107>
63. Penuelas J., Fernández-Martínez M., Vallicrosa H., Maspons J., Zuccarini P., Carnicer J., Sanders T.G.M., Krüger I., Obersteiner M., Janssens I.A., Ciais P., Sardans J. Increasing Atmospheric CO<sub>2</sub> Concentrations Correlate with Declining Nutritional Status of European Forests. *Communications Biology*, 2020, vol. 3, iss. 1, art. 125. DOI: <https://doi.org/10.1038/s42003-020-0839-y>
64. Prescher F., Ståhl E.G. The Effect of Provenance and Spacing on Stem Straightness and Number of Spike Knots of Scots Pine in South and Central Sweden. *Studia Forestalia Suecica*, 1986, no. 172. 12 p.
65. Rehfeldt G.E., Tchebakova N.M., Milyutin L.I., Parfenova E.I., Wykoff W.R., Kouzmina N.A. Assessing Population Responses to Climate in *Pinus sylvestris* and *Larix* spp. of Eurasia with Climate-Transfer Models. *Eurasian Journal of Forest Research*, 2003, vol. 6, iss. 2, pp. 83–98.
66. Rehfeldt G.E., Tchebakova N.M., Parfenova Ye.I., Wykoff W.R., Kuzmina N.A., Milyutin L.I. Intraspecific Responses to Climate in *Pinus sylvestris*. *Global Change Biology*, 2002, vol. 8, iss. 9, pp. 912–929. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00516.x>
67. Rennenberg H., Loreto F., Polle A., Brillì F., Fares S., Beniwal R.S., Gessler A. Physiological Responses of Forest Trees to Heat and Drought. *Plant Biology*, 2006, vol. 8, iss. 5, pp. 556–571. DOI: <https://doi.org/10.1055/s-2006-924084>
68. Rosenvald K., Löhmus K., Rohula-Okunev G., Lutter R., Kupper P., Tullus A. Elevated Atmospheric Humidity Prolongs Active Growth Period and Increases Leaf Nitrogen Resorption Efficiency of Silver Birch. *Oecologia*, 2020, vol. 193, pp. 449–460. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04688-8>
69. Rosenvald K., Tullus A., Ostonen I., Uri V., Kupper P., Aosaar J., Varik M., Söber J., Niglas A., Hansen R., Rohula G., Kukk M., Söber A., Löhmus K. The Effect of Elevated Air Humidity on Young Silver Birch and Hybrid Aspen Biomass Allocation and Accumulation – Acclimation Mechanisms and Capacity. *Forest Ecology and Management*, 2014, vol. 330, pp. 252–260. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.07.016>
70. Savolainen O., Bokma F., García-Gil R., Komulainen P., Repob T. Genetic Variation in Cessation of Growth and Frost Hardiness and Consequences for Adaptation of *Pinus sylvestris* to Climatic Changes. *Forest Ecology and Management*, 2004, vol. 197, iss. 1-3, pp. 79–89. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.05.006>

71. Saxe H., Cannell M.G.R., Johnsen Ø., Ryan M.G., Vourlitis G. Tree and Forest Functioning in Response to Global Warming. *New Phytologist*, 2001, vol. 149, iss. 3, pp. 369–399. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00057.x>

72. Sellin A., Alber M., Keinänen M., Kupper P., Lihavainen J., Löhmus K., Oksanen E., Söber A., Söber J., Tullus A. Growth of Northern Deciduous Trees under Increasing Atmospheric Humidity: Possible Mechanisms behind the Growth Retardation. *Regional Environmental Change*, 2017, vol. 17, pp. 2135–2148. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10113-016-1042-z>

73. Shiyatov S.G., Mazepa V.S. Contemporary Expansion of Siberian Larch into the Mountain Tundra of the Polar Urals. *Russian Journal of Ecology*, 2015, vol. 46, iss. 6, pp. 495–502. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1067413615060168>

74. Shutyaev A.M., Giertych M.J. Height Growth Variation in a Comprehensive Eurasian Provenance Experiment of (*Pinus sylvestris* L.). *Silvae Genetica*, 1998, vol. 46, iss. 6, pp. 332–349.

75. Sturrock R.N., Frankel S.J., Brown A.V., Hennon P.E., Kliejunas J.T., Lewis K.J., Worrall J.J., Woods A.J. Climate Change and Forest Diseases. *Plant Pathology*, 2011, vol. 60, iss. 1, pp. 133–149. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2010.02406.x>

76. Tchebakova N.M., Kuzmina N.A., Parfenova E.I., Senashova V.A., Kuzmin S.R. Assessment of Climatic Limits of Needle Cast-Affected Area under Climate Change in Central Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*, 2016, vol. 9, iss. 6, pp. 721–729. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1995425516060135>

77. Tinker B.P., Nye P. *Solute Movement in the Rhizosphere*. Oxford, Oxford University Press, 2001. 444 p. DOI: <https://doi.org/10.1093/oso/9780195124927.001.0001>

78. Tullus A., Kupper P., Kaasik A., Tullus H., Löhmus K., Söber A., Sellin A. The Competitive Status of Trees Determines Their Responsiveness to Increasing Atmospheric Humidity – a Climate Trend Predicted for Northern Latitudes. *Global Change Biology*, 2017, vol. 23, iss. 5, pp. 1961–1974. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.13540>

79. Vejputsková M., Cihák T. Climate Response of Douglas Fir Reveals Recently Increased Sensitivity to Drought Stress in Central Europe. *Forests*, 2019, vol. 10, iss. 2, art. 97. DOI: <https://doi.org/10.3390/f10020097>

80. Wang M.H., Wang J.R., Zhang X.W., Zhang A.P., Sun S., Zhao C.M. Phenotypic Plasticity of Stomatal and Photosynthetic Features of Four *Picea* Species in Two Contrasting Common Gardens. *AoB PLANTS*, 2019, vol. 11, iss. 4, art. plz034. DOI: <https://doi.org/10.1093/aobpla/plz034>

81. Wu C., Shen J., Chen D., Du C., Sun X., Zhang S. Estimating the Distribution Characters of *Larix kaempferi* in Response to Climate Change. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 2020, vol. 13, iss. 6, pp. 499–506. DOI: <https://doi.org/10.3832/ifor3570-013>