

DOI 10.17516/1997-1389-0380

УДК 630*56:582.47:551

Holistic Assessment of the Climatogenic Transformation of Alpine Mountain Forest Ecosystems in the Southern Urals (a Case Study of Iremel Massif)

**Andrey A. Grigoriev^{*a, b},
Yulia V. Shalaumova^c, Elizaveta V. Bolotnik^d,
Dmitry S. Balakin^a and Pavel A. Moiseev^a**
*^aInstitute of Plant and Animal Ecology
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Ekaterinburg, Russian Federation*
*^bUral State Forest Engineering University
Ekaterinburg, Russian Federation*
*^cInstitute of Industrial Ecology
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Ekaterinburg, Russian Federation*
*^dBotanical Garden of the
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
Ekaterinburg, Russian Federation*

Received 03.03.2022, received in revised form 23.05.2022, accepted 17.06.2022

Abstract. Iremel Massif today is a peak of the Southern Urals with the maximum expansion of woody vegetation into the mountain tundra. As a result, the areas occupied by mountain tundra communities are considerably reduced and, hence, the biodiversity of the alpine mountain is decreased. The goal of this study is to assess the climate-driven transformation of the alpine forest ecosystems of Iremel Massif using a suite of methods. The comparison of multi-temporal topographic maps and satellite images served to establish that over the past 60 years, the continuous limits of open forests have shifted by 5.5 m/decade to the higher altitudes and 21.6 m/decade horizontally. The area of the boundary shift of the open forest was 6.97 km². For the first time, changes in the areas occupied by various types of woody vegetation in the study region were quantified based on landscape repeat photography and the WSL Monoplotting Tool software. On the northeastern slope of Bolshoy Iremel, over the past 40 years, the

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: grigoriev.a.a@ipae.uran.ru

ORCID: 0000-0002-7446-0654 (Grigoriev A.); 0000-0002-0173-6293 (Shalaumova Y.)

area of closed forests has increased by a factor of almost 2, the area of open forests has increased by a factor of 5, the area of sparse forests has increased by a factor of 2, and the area of plots with single trees has decreased by a factor of 4. Analysis of the age structure of Siberian juniper (*Juniperus sibirica* Burgsd.) revealed that substantial expansion of that species into mountain tundra communities occurred above the upper limits of open forests from 1920 to 1930 and from 1950 to 1980. The most dramatic increase in the number of trees began only after the 1990s, and it has been continuing until today. A high correlation has been found between the number of established *J. sibirica* shrubs and the amount of precipitation in the first months of the cold season (November-January) in the previous five years (Spearman's correlation coefficient is 0.61).

Keywords: remote monitoring, landscape photography, spruce open forest, *Juniperus sibirica* Burgsd., mountain tundra, climate change, Southern Urals.

Acknowledgements. The authors express their sincere gratitude to Prof. S. G. Shiyatov for advice during the study.

Citation: Grigoriev A. A., Shalaumova Y. V., Bolotnik E. V., Balakin D. S., Moiseev P. A. Holistic assessment of the climatogenic transformation of alpine mountain forest ecosystems in the Southern Urals (a case study of Iremel Massif). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2022, 15(2), 148–166. DOI: 10.17516/1997-1389-0380

Комплексная оценка климатогенной трансформации высокогорных лесных экосистем Южного Урала (на примере массива Ирмель)

А. А. Григорьев^{а, б}, Ю. В. Шалаумова^в,
Е. В. Болотник^г, Д. С. Балакин^а, П. А. Моисеев^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН
Российская Федерация, Екатеринбург

^бУральский государственный лесотехнический университет
Российская Федерация, Екатеринбург

^вИнститут промышленной экологии УрО РАН
Российская Федерация, Екатеринбург

^гБотанический сад УрО РАН
Российская Федерация, Екатеринбург

Аннотация. В настоящее время массив Ирмель (Южный Урал) является одной из наиболее интенсивно зарастающих древесной и кустарниковой растительностью вершин Южного Урала. В результате данного процесса происходит значительное сокращение площадей, занятых сообществами горных тундр и, как следствие, сокращение биоразнообразия высокогорий. Целью исследования явилась оценка климатически обусловленной трансформации высокогорных лесных

экосистем массива Ирмель с помощью комплекса методов. На основе сравнения разновременных топографических карт и спутниковых изображений установлено, что за последние 60 лет сплошная граница редколесий смещалась вверх вдоль высотного градиента на 5,5 м за 10 лет, а горизонтальное продвижение сплошной границы редколесий составило 21,6 м за 10 лет. Площадь области сдвига границы редколесий составила 6,97 км². Впервые получены количественные данные об изменении площадей, занимаемых различными типами древесной растительности, для изучаемой территории на основе использования повторных ландшафтных фотоснимков и программы WSL Monoplotting Tool. Показано, что на северо-восточном склоне г. Бол. Ирмель за последние 40 лет площадь сомкнутых лесов увеличилась почти в 2 раза, редколесий – в 5 раз, редин – в 2 раза, площадь участков с одиночными деревьями сократилась в 4 раза. На основе анализа возрастной структуры установлено, что выше границы распространения редколесий в период с 1920 по 1930-е гг. и с 1950 по 1980-е гг. происходила активная экспансия *Juniperus sibirica* Burgsd. (можжевельник сибирский) в сообщества горных тундр. Наиболее массовый всплеск численности деревьев произошел только после 1990-х гг. и продолжается по настоящее время. Установлена высокая корреляционная связь между появлением *J. sibirica* и осадками начала холодного периода (ноябрь-январь) предшествующих пятилетий (коэффициент корреляции Спирмена 0,61).

Ключевые слова: дистанционный мониторинг, ландшафтные фотоснимки, еловые редколесья, *Juniperus sibirica* Burgsd., горные тундры, изменение климата, Южный Урал.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность д.б.н., проф. С. Г. Шиятову за консультации при проведении исследования.

Цитирование: Григорьев, А. А. Комплексная оценка климатогенной трансформации высокогорных лесных экосистем Южного Урала (на примере массива Ирмель) / А. А. Григорьев, Ю. В. Шалаумова, Е. В. Болотник, Д. С. Балакин, П. А. Моисеев // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(2). С. 148–166. DOI: 10.17516/1997-1389-0380

Введение

Потепление климата представляет собой неоспоримый факт, и с 1950-х гг. многие наблюдаемые изменения являются беспрецедентными в масштабах от десятилетий до тысячелетий. Произошло потепление атмосферы и океана, запасы снега и льда сократились, а уровень моря повысился (IPCC, 2021). Одной из известных и часто обсуждаемых реакций биоты на климатические изменения является смещение растительных рубежей в горных регионах (Hansson et al., 2021; Lu et al., 2021). Было показано, что под влиянием изменений условий среды в последнем столетии проис-

ходило интенсивное продвижение древесной (Hagedorn et al., 2014; Шиятов и др., 2020; Zhou et al., 2022) и кустарниковой (Grigoriev et al., 2021) растительности в тундровые экосистемы высокогорий Урала. С. Г. Шиятов с соавт. (2020) на основе сравнения 146 пар разновременных ландшафтных фотоснимков установил, что на Южном Урале происходит, вероятнее всего, наиболее интенсивная экспансия древесно-кустарниковой растительности выше в экосистемы горных тундр по сравнению с другими горными провинциями Урала. На таких вершинах, как г. Уван, г. Ягодная, г. Харитонова и др., к настоящему времени

горные тундры полностью исчезли. Показано, что с высокой долей вероятности в ближайшем будущем исчезновение горных тундр может произойти на г. Дальний Таганай, г. Колокольня, г. Копешка, хр. Большая Сука́ и др. Это может привести к значительному обеднению биоразнообразия растительности высокогорий (Pauli et al., 2012), в частности к снижению альфа- и бета-разнообразия тундровых и луговых сообществ (Горчаковский, 1975), а также к изменению структуры высокогорного ландшафта (Горчаковский, Шиятов, 1985). В этой связи исследования динамики верхней границы распространения древесных и кустарниковых видов, а также количественная оценка изменения распределения лесопокрываемых площадей в горах Южного Урала приобретают чрезвычайную актуальность.

Массив Ирмель является одним из давно изучаемых по обсуждаемой проблеме горных массивов в Уральских горах (Тюлина, 1931; Игошина, 1964; Горчаковский, 1975; Шиятов, 1982, 1983; Moiseev et al., 2004; Капралов и др., 2007; Шиятов и др., 2020). Сопоставление пар разновременных ландшафтных снимков показало, что массив Ирмель из-за пологости склонов стал одной из наиболее динамично зарастающих горных вершин Южного Урала (Шиятов и др., 2020). Отдельные возвышенности и перевалы, входящие в данный горный комплекс, полностью заросли древесно-кустарниковой растительностью во второй половине XX в. Тем не менее, несмотря на обширные исследования, к настоящему времени нет фактов и данных о характере и темпах продвижения кустарниковой растительности на массиве Ирмель, а количественные оценки сдвигов верхних границ редколесий (Капралов и др., 2007), основанные только на повторных описаниях растительности (с 1973 по 2006 г.), к настоящему времени теряют свою актуальность.

Цель настоящего исследования – с помощью комплекса методов оценить трансформацию высокогорных лесных экосистем Южного Урала (на примере массива Ирмель) и ее связи с современными изменениями климата. Для реализации цели решались следующие задачи: 1) количественно оценить сдвиги верхних границ редколесий во второй половине XX – начале XXI в.; 2) количественно оценить изменения площадей, занятых разными типами растительного покрова, на основе разновременных фотоснимков; 3) выявить и оценить экспансию кустарниковой растительности на основе анализа ее возрастной структуры.

Материал и методы

Район исследований

Исследования проводились на склонах горного массива Ирмель 54° 30–34' с.ш. и 58° 49–54' в.д. (рис. 1), образующего на Южном Урале крупную складчатую толщу горных пород с общим подъемом в центре, называемым Башкирским антиклинорием. Данный массив входит в пределы Ирмельского – Авалякского природного района со значительными абсолютными высотами (до 1600 м). Массив сложен в тектоническом отношении из немых свит, относящихся к верхнему протерозою, состоящих из кварцевых песчаников, кварцито-песчаников и слагающих их темно-серых и черных сланцев (Борисевич, 1968). Климат района исследования находится под воздействием арктических континентальных и атлантических воздушных масс. По данным метеостанции «Златоуст» (55.17306 с.ш., 59.65407 в.д., 538 м над ур.м., периоды наблюдений 1818–2015 гг. для температуры приземного воздуха и 1837–2015 гг. для осадков), средняя температура января составляет минус 15,3 °С, средняя температура июля – 16,4 °С, сумма годовых осадков 606 мм.

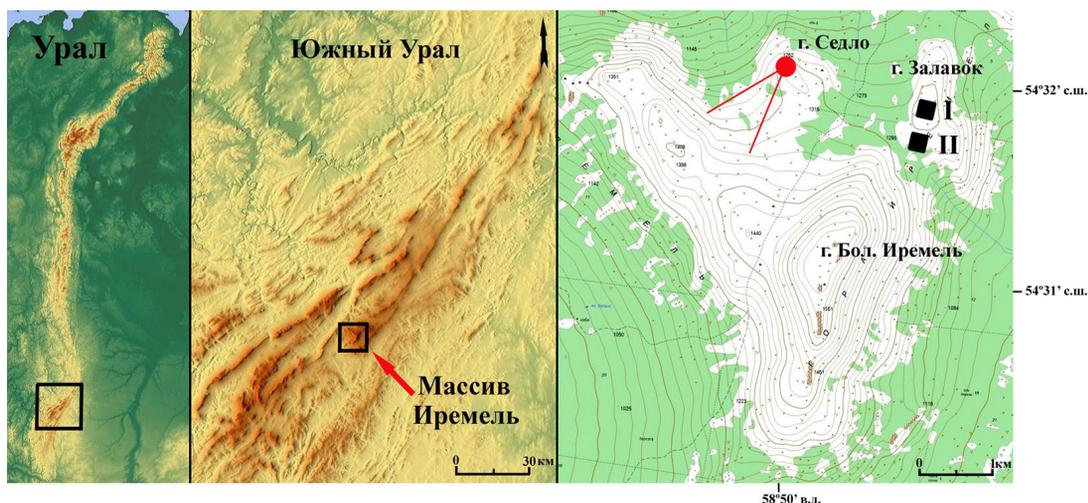


Рис. 1. Карта-схема района исследования: I и II – местоположение пробных площадей, круг с линиями – место и направление ландшафтной фотосъемки

Fig. 1. Map of the study area: I and II are the locations of study plots, the circle with rays is the place and direction of landscape photography

Почвы Ирмельского массива горно-луговые и горно-подзолистые. Горно-луговые почвы в гольцовом поясе, в свою очередь, переходят в разновидность тундровых почв (Кувшинова, 1968). П. Л. Горчаковский (1966) для данного района исследования выделяет три пояса растительности. В горно-лесном поясе, представителями которого являются *Pinus sylvestris* L. (сосна обыкновенная) (от 500 до 700 м над ур.м.), *Abies sibirica* L. (пихта сибирская) и *Picea obovata* L. (ель сибирская) (от 650 до 1250 м над ур.м.), с увеличением высоты количество деревьев *P. obovata* увеличивается с примесью *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* Ledeb. (береза извилистая), *Populus tremula* L. (тополь дрожащий) и *Larix sibirica* Ledeb. var. *sukaczewii* (лиственница сибирская). Подгольцовый пояс (1200–1250 м над ур.м.) представлен преимущественно еловыми древостоями с березовым мелколесьем, березовым криволесьем и осоково-пушицевым болотом. Горно-тундровый пояс, находящийся выше границы леса, представлен мхами, лишайниками и доминирующим кустарнико-

вым видом *Juniperus sibirica* Burgsd. (можжевельник сибирский), формирующим локально густые заросли.

Дистанционный метод

С целью количественной оценки крупномасштабных сдвигов верхних границ редколесий (растительных сообществ с сомкнутостью крон 0,2–0,3) был проведен сравнительный анализ топографической карты 1958 г. и спутникового изображения 2020 г. для района г. Ирмель. В геоинформационной системе ArcGIS 10.8. (ESRI Inc., США) эти данные были совмещены с цифровой моделью рельефа (ЦМР) разрешения 10×10 м и закартированы пределы распространения редколесий в 1958 и 2020 гг. Оценка площади экспансии редколесий была получена с помощью модуля Spatial Statistics. Для расчета горизонтального продвижения сплошной границы редколесий (без учета обособленных островков) использовалась функция оценки евклидова расстояния от линии, обрисовывающей границу редколесий в начале ис-

следуемого периода, до линии современного распространения редколесий (Капралов и др., 2007). Вертикальное продвижение сплошной границы редколесий оценивалось по значениям ячеек цифровой модели рельефа, находящихся на линиях, очерчивающих распространение редколесий в 1958 и 2020 гг. В качестве усредненной по ячейкам растра оценки смещений верхней границы редколесий использовались медианы, так как распределения значений указанных величин отличаются от нормального (проверка проводилась с помощью критерия Колмогорова-Смирнова с поправкой Лиллиефорса).

Область сдвига верхней границы редколесий была разделена на участки по классам элементов рельефа (абсолютной высоте, экспозиции, крутизне склона). Были выделены высотные срезы от 400 до 1000 м над ур.м. с шагом по 100 м. Экспозиция склонов подразделялась на 8 групп по 45°: северная (С, 337,5–22,5°), северо-восточная (СВ, 22,5–67,5°) и т.д. Крутизна склонов была разбита на классы от 0 до 35° с шагом 5°. Для устранения неоднородности распределения данных по классам элементов рельефа была проведена процедура нормализации (Kharuk et al., 2010, 2018), при этом участки зоны экспансии редколесий с заданными классами высоты, экспозиции и крутизны склона соотносились со всей площадью сдвига.

Метод одновременных ландшафтных фотоснимков

При оценке изменений площадей, занятых различной степенью сомкнутости крон деревьев, был использован метод одновременных ландшафтных фотоснимков, сделанных с одних и тех же точек в разные годы (Шиятов, 1982, 1983). На основе измерений площадей, занятых древостоями различной сомкнутости на снимках разных

лет, была получена количественная оценка произошедших изменений в лесотундровом экотоне. Из потенциально контрольных точек (116 пар одновременных снимков) (Шиятов и др., 2020) была отобрана одна наиболее показательная пара снимков, для которой выполняются условия относительно ровной поверхности рельефа для анализируемого участка и хорошей идентификации контрольных точек, по которым осуществляется географическая привязка исторических и современных снимков к ЦМР и топографической карте. Местоположение места съемки фиксировалось с помощью приемника GPS на местности. Анализ повторных фотоснимков проводили с помощью программы WSL Monoplotting Tool 2.0. (Bozzini et al., 2012; McCaffrey, Hopkinson, 2017). Программа позволяет произвести географическую привязку фотографий по координатам (с масштабом не менее 20 м) с последующим выделением исследуемых объектов на ней, их количественной оценкой в программе ArcGIS. Для каждого изображения проводили калибровку камеры с учетом выбранных контрольных точек, координат места расположения камеры, фокусного расстояния, центра изображения в пиксельных координатах, а также направления, в котором проводилась съемка исследуемого объекта. Количественную оценку объектов, запечатленных на фотографиях, проводили посредством построения в программе WSL Monoplotting Tool полигонов, линий и отдельных точек, координаты которых экспортировали в программу ArcGIS. На каждом снимке согласно классификации П.Л. Горчаковского и С.Г. Шиятова (1985) были выделены следующие категории занятых древесной растительностью площадей: сомкнутый лес (сомкнутость крон деревьев более 0,4–0,5 и расстоянием между ними менее 7–10 м), редколесья (сомкнутость крон

деревьев 0,2–0,3 и расстоянием между ними от 7–10 до 20–30 м), группы деревьев (редины) (сомкнутость крон деревьев 0,05–0,1 и расстоянием между ними от 20–30 до 50–60 м), отдельные деревья среди горных тундр или лугов. В работе были использованы ландшафтные фотоснимки, сделанные С. Г. Шиятовым в 1976 г. и А. А. Григорьевым в 2016 г.

Метод высотных профилей

В июне-августе 2019 г. на южном склоне возвышенности «Залавок» был заложен высотный профиль (рис. 1), состоящий из двух высотных уровней: I – на верхней границе распространения отдельных деревьев в тундре и одиночных кустов *J. sibirica* (5–20 %), II – на верхней границе распространения редины и разреженных зарослей *J. sibirica* (21–40 %). Данный подход обусловлен тем, что сдвиг верхней границы редколесий, как было описано выше, оценивался с помощью дистанционных методов и *J. sibirica* на Южном Урале распространен только выше границы редколесий в пределах полосы его наибольшего распространения. На верхнем высотном уровне было заложено четыре пробных площади размером 20x20 м, на нижнем – три. На каждой из них фиксировалось точное местоположение всех особей *J. sibirica* и деревьев (*B. pubescens* ssp. *tortuosa*, *P. sylvestris*, *P. obovata*), определялись такие показатели, как диаметр в основании дерева, диаметр кроны в двух взаимно перпендикулярных направлениях, высота и возраст. У деревьев возраст определялся путем взятия кернов древесины вблизи уровня почвы и до высоты 20 см от ее уровня с помощью бурава Пресслера (Naglof, Langsele, Sweden). Возраст небольших деревьев (менее 3 см в диаметре) определяли путем взятия спила у основания ствола у каждого третьей особи с помощью ручной пилы. Если при взятии кернов мы

не попадали в центр ствола дерева, то отсутствующие кольца вычислялись с помощью прозрачной пленки с линиями концентрических окружностей разного размера, которые были сопоставимы с внутренними кольцами сердцевины. Используя высоту и возраст деревьев, рассчитали уравнение регрессии, с помощью которого определили поправки для определения возраста деревьев диаметром более 3 см. У *J. sibirica* возраст определялся по ранее разработанной нами специализированной методике (Grigoriev et al., 2020). У каждой особи *J. sibirica* с помощью ножовки брали поперечные спилы древесины в месте прикрепления самой толстой ветви к стволу. Поправка к возрасту куста на высоту прикрепления ветви определялась путем изучения хода роста у молодых особей *J. sibirica* от гипокотила стволика до места его разделения на плагиотропные ветви. Полученные спилы и керны шлифовали на полировальной машине. Для лучшей визуализации годичных колец спилы и керны забеливали зубным порошком. Ширина годичных колец измерялась на полуавтоматической установке Lintab (RinnTech, Heidelberg, Germany) с точностью 0,01 мм. Измерения у *J. sibirica* проводили вдоль предварительно нанесенной извилистой линии, совпадающей с направлением максимального прироста (Горланова, 2009). Для абсолютной датировки времени появления или гибели деревьев и кустарников, точного определения их возраста мы использовали методы древесно-кольцевого анализа (Шиятов и др., 2000). В целом, на общей площади 0,28 га были определены морфологические показатели 174 кустов *J. sibirica* и 340 деревьев и практически для каждой особи установлен возраст.

На каждой пробной площади на глубину 10 см в почву были заложены термодатчики

Таблица 1. Характеристика локальных условий местопроизрастания на высотном профиле

Table 1. Characteristics of the local conditions of the altitudinal transect

Высотный уровень	Абсолютная высота, м	Положение в рельефе	Крутизна, град.	Степень увлажнения почвы	Средняя высота снежного покрова, см	Минимальная температура почвы, °С
I	1305–1311	перевал	0–5	временно сухие	29 ± 7,1	-5,4
II	1290–1300	Ю-В	5–10	временно сухие	41 ± 3,0	-4,7

и в зимнее время года произведено измерение высоты снежного покрова. Характеристика локальных условий местопроизрастания на профиле представлена в табл. 1. Верхняя часть профиля расположена на вершине г. Залавок на сильно ветрообдуваемом участке, где практически не происходит аккумуляции снежных масс в зимнее время года.

Климатические данные и корреляционный анализ

Оценка климата в районе исследований производилась по данным инструментальных измерений метеостанции «Златоуст». Были проанализированы ряды наблюдений с 1818 по 2015 г. по приземной температуре воздуха и с 1937 по 2015 г. по количеству осадков. Данные по осадкам были скорректированы поправками на смачивание и смену приборов (Bogdanova et al., 2002; Bogdanova, Gavrilova, 2008). Метеостанция находится в 90 км от изучаемых объектов и имеет наиболее длительный ряд наблюдений для всего региона. Для анализа данных средней месячной температуры воздуха и суммарных месячных осадков за весь период метеонаблюдений были выбраны периоды теплого (с июня по август) и холодного (с ноября по март) времени года. Аномалии средней температуры воздуха и суммарного количества осадков в холодном и теплом периодах каждого года определяли через разность между текущим значени-

ем и средним значением в базовом периоде (1961–1990 гг.).

Были проанализированы связи между количеством появившихся особей *J. sibirica* за пятилетние периоды и средними значениями климатических параметров за соответствующие и предыдущие пятилетия в различные периоды года (отдельные месяцы, холодный и теплый периоды). Оценка тесноты связи проводилась с помощью коэффициента корреляции Спирмена (R_s). Группировка данных по пятилетиям обусловлена тем, что период формирования шишкоягод у *J. sibirica* составляет 2–3 года (Сурсо, Барзут, 2010) и из-за задержки прорастания семян всходы появляются еще через 2–3 года (Зырянова и др., 2016).

Результаты и обсуждение

Оценка смещения верхней границы редколесий

Анализ изменения древесной растительности с использованием топографической карты и спутникового изображения горного массива Ирмель позволил выявить и оценить продвижение верхней границы редколесий (ВГР) за период с 1958 по 2020 гг. (рис. 2). Вертикальный сдвиг сплошной границы редколесий по медиане составил 34 м (5,5 м/10 лет). Высотное положение верхней границы редколесий изменялось в пределах от 1 до 53 м. Медиана горизонтального про-

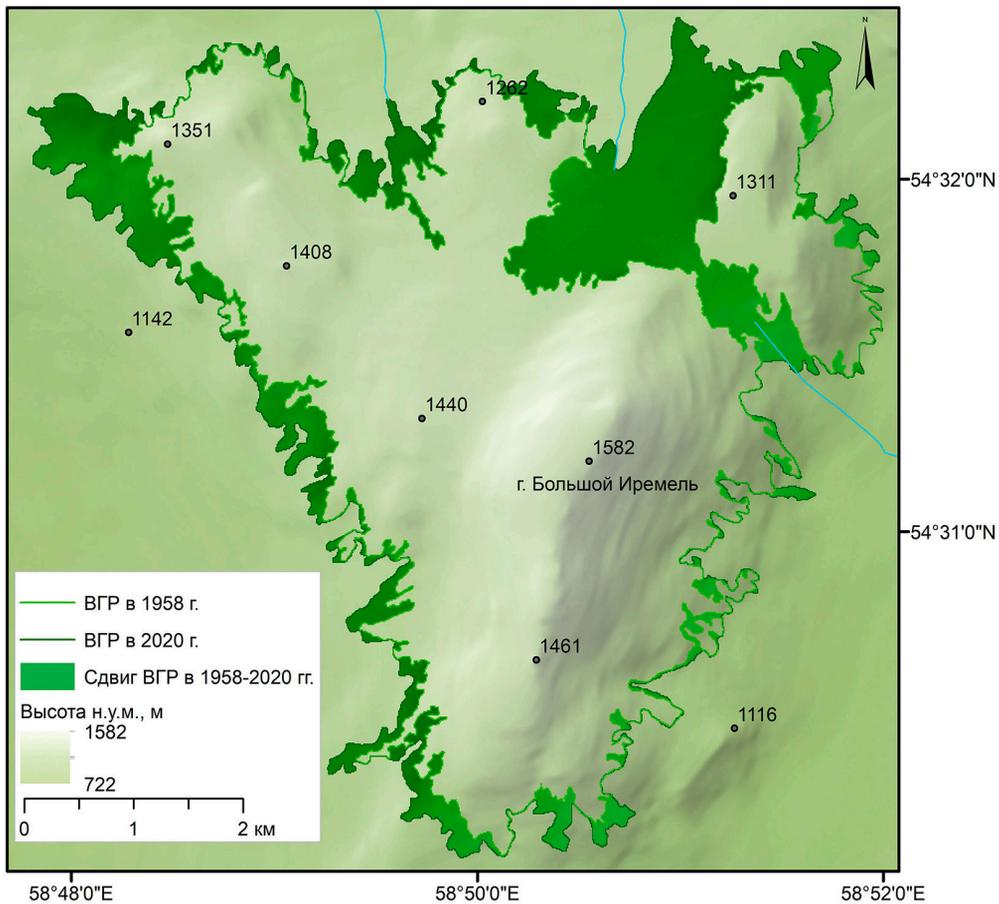


Рис. 2. Пространственно-временное изменение высотного положения верхней границы редколесий (ВГР) на массиве Иремель, Южный Урал, за период 1958–2020 гг.

Fig. 2. Spatial-temporal dynamics in the elevation of the upper limits of open forests in Iremel Massif, the Southern Urals, for the period of 1958–2020

движения сплошной границы редколесий составила 134 м (21,6 м/10 лет), при этом наибольшая и наименьшая величины смещения равнялись 1370 и 0 м соответственно. Общая площадь продвижения границы редколесий составила 6,97 км² (табл. 2).

Для оценки связи экспансии редколесий с элементами рельефа были проанализированы распределения площадей сдвига верхней границы редколесий в зависимости от экспозиции, высотного уровня, а также крутизны склона. Наблюдаемые тенденции пространственной динамики редколесий на исследуемой территории за период 1958–2020 гг.

(рис. 3а) свидетельствуют о существенной экспансии редколесий в тундру преимущественно на склонах северной и юго-западной экспозиции (29 и 17 % нормализованной площади S_n соответственно). Сравнительный анализ продвижения границы редколесий только на склонах северной (С, СЗ и СВ) и южной (Ю, ЮЗ и ЮВ) экспозиции (рис. 3б) показывает, что трансформация растительных сообществ в редколесье в основном происходила на высоте 1200–1300 м над ур.м. (75 и 85 % нормализованной площади S_n соответственно). Однако на северном склоне ВГР занимает более высокие рубежи, и около 21 % площади

Таблица 2. Характеристика изменений верхней границы редколесий на массиве Ирмель, Южный Урал за 1958–2020 гг.

Table 2. Characteristics of changes in the upper border of open forests in Iremel Massif, Southern Urals, from 1958 to 2020

Параметр		Значение
Вертикальный сдвиг сплошной границы редколесий над ур.м.	Медиана, м	34 (с 1214 до 1248)
	Скорость, м/10 лет	5,5
Изменение высотного положения сплошной границы редколесий над ур.м.	Минимальное значение, м	1 (с 1042 до 1043)
	Максимальное значение, м	53 (с 1297 до 1350)
Положительный горизонтальный сдвиг сплошной границы	Медиана, м	134
	Скорость, м/10 лет	21,6
	Минимальное значение, м	0
	Максимальное значение, м	1370
Общая площадь продвижения границы редколесий, км ²		6,97

продвижения ВГР находится здесь на высоте более 1300 м над ур.м. Продвижение ВГР преимущественно происходило на склонах крутизной до 25° (рис. 3в). Для склонов, ориентированных на север, наиболее существенное продвижение ВГР произошло на пологих склонах крутизной до 5° (67 % нормализованной площади S_n). На южных склонах продвижение редколесий происходило на участках крутизной от 5 до 15° (85 % нормализованной площади S_n соответственно).

Д.С. Капралов с соавт. (2007) на основе повторного обследования в 2006 г. выделов, впервые описанных С.Г. Шиятовым в 1973 г., провел оценку изменений в составе, структуре и высотном положении редколесий на массиве Ирмель за прошедшие 33 года. Сравнительный анализ данных 1973 и 2006 гг. показал, что горизонтальный сдвиг смещения еловых редколесий составил 83 м по всему массиву, при этом наибольшие смещения произошли на склонах северных экспозиций. Оценка среднего вертикального сдвига верхней границы леса показала, что

за рассматриваемый временной интервал она поднялась на 14 м (с 1314 до 1328 м над ур.м.). Сравнительный анализ полученных нами данных и данных Д.С. Капралова с соавт. (2007) свидетельствует, что смещение верхней границы древесной растительности вдоль высотного градиента на массиве Ирмель продолжается и в настоящее время. На многих отдельных вершинах и перевалах массива при современных тенденциях изменения лесопокрываемых площадей возможно полное исчезновение горных тундр в ближайшие десятки лет.

Анализ разновременных фотоснимков

Место съемки расположено на г. Седло (рис. 1), направление съемки на юго-запад. На переднем плане непосредственно у точки съемки виден южный склон г. Седло, на дальнем плане – северный склон западного отрога г. Ирмель. Сопоставление пары разновременных фотоснимков свидетельствует, что за рассматриваемый временной интервал (40 лет) произошло заметное продвиже-

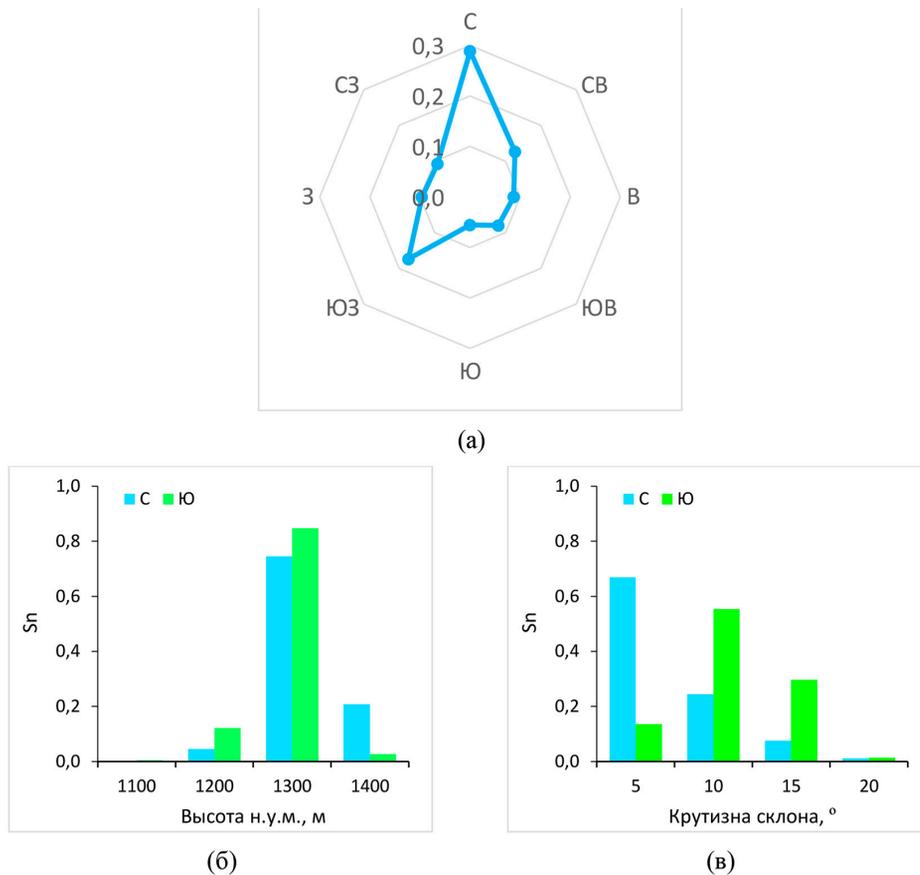


Рис. 3. Распределение нормализованных площадей продвижения верхней границы редколесий (S_n) по градациям экспозиции (а), абсолютной высоты и крутизны для склонов в совокупности северной, северо-западной, северо-восточной (С) и южной, юго-западной, юго-восточной (Ю) экспозиции (б, в) для массива Ирмель, Южный Урал за период 1958–2020 гг.

Fig. 3. Distribution of normalized areas of advancement of the upper limits of open forests (S_n) according to exposure gradations (a), elevation above sea level and steepness of slopes in the aggregate of the northern, northwestern, northeastern (N) and southern, southwestern, southeastern (S) exposures (b, c) in Iremel Massif, the Southern Urals, for the period of 1958–2020

ние древесной растительности выше в горы, а также увеличение продуктивности, густоты и сомкнутости произрастающих в 1976 г. еловых древостоев.

Анализ повторных фотоснимков с помощью программы WSL Monoplotting Tool показал существенное смещение границ различных типов фитоценозов, а также увеличение густоты и сомкнутости крон на отдельных участках (рис. 4). Количественная оценка изменения площади участков, занятых древостоями различной сомкнутости, показала

(рис. 5), что за последние 40 лет площадь сомкнутых лесов увеличилась почти в 2 раза, редколесий – в 5 раз, редины – в 2 раза, площадь участков с одиночными деревьями сократилась в 4 раза.

Возрастная и морфологическая структура J. sibirica и деревьев

Результаты соответствующих расчетов свидетельствуют, что на заложенном высотном профиле по мере продвижения в гору (по мере ухудшения условий для роста) за-

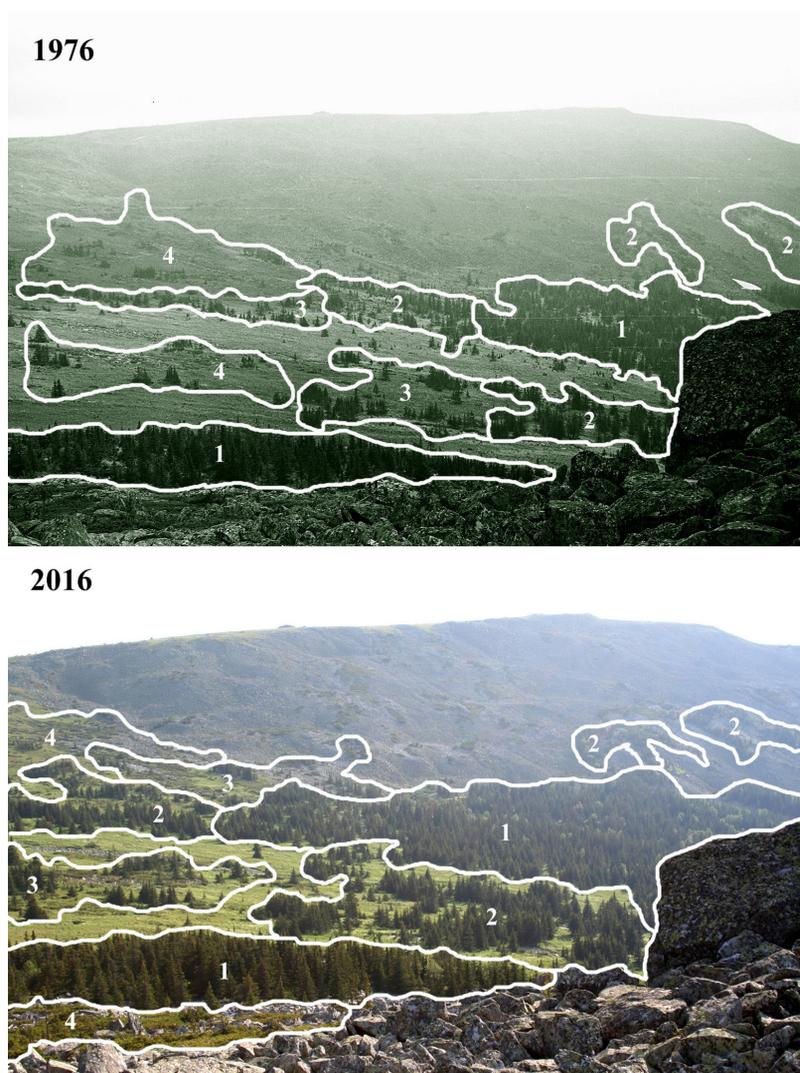


Рис. 4. Повторные фотоснимки массива Иремель, Южный Урал 1976 и 2016 гг. (1 – сомкнутый лес, 2 – редколесье, 3 – редина, 4 – отдельные деревья)

Fig. 4. Repeat photography of Iremel Massif, the Southern Urals, in 1976 and 2016 (1 – closed forest, 2 – open forest, 3 – sparse forest, 4 – single trees)

кономерно изменяются (уменьшаются) средние морфологические и площадные характеристики (табл. 3) у *J. sibirica*. Так, у особей *J. sibirica* средняя высота уменьшается в 1,2 раза, диаметр кроны – в 2 раза, возраст – в 1,5 раза. У древесных видов средние показатели изменяются на незначительную величину или практически не меняются. Густота зарослей *J. sibirica* на обоих высотных уровнях одинакова, проекция кроны уменьшается

в 3 раза по мере увеличения абсолютной высоты.

Заселение нижнего высотного уровня *J. sibirica* началось еще в начале XX в. (рис. 6). Наибольший всплеск численности произошел с 1920 по 1930-е гг. На верхнем высотном уровне первые особи *J. sibirica* появились только в 1930-х гг. Наиболее активно этот процесс происходил здесь в период с 1950 по 1980-е гг.

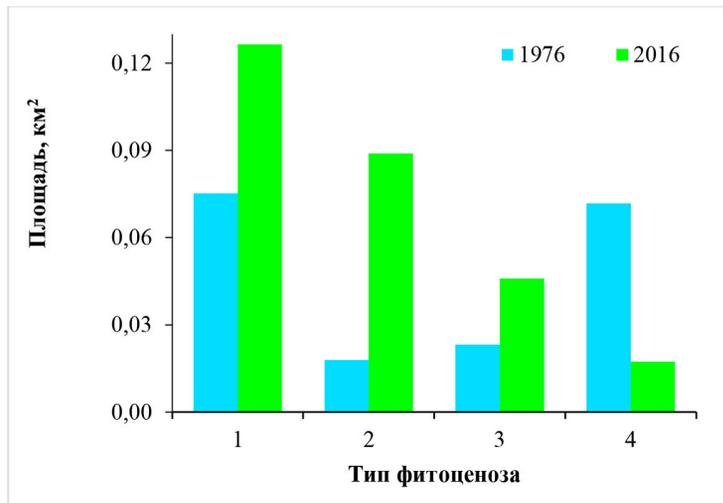


Рис. 5. Площади участков с различными типами фитоценозов (1 – сомкнутый лес, 2 – редколесье, 3 – редина, 4 – отдельные деревья), выделенные на повторных фотоснимках массива Ирмель, Южный Урал 1976 и 2016 гг.

Fig. 5. Areas of plots with different types of plant communities (1 – closed forest, 2 – open forest, 3 – sparse forest, 4 – single trees), identified on repeat photographs of Iremel Massif, the Southern Urals, in 1976 and 2016

Таблица 3. Средние морфологические и площадные показатели деревьев и особей *J. sibirica* на различных высотных уровнях профиля

Table 3. Average morphological features and areal characteristics of trees and *J. sibirica* at different altitude levels of the altitudinal transect

Высотный уровень	Средние показатели			Площадные характеристики	
	Высота, м	Возраст, лет	Диаметр кроны, м	Густота, шт./га	Сумма проекций крон, м²/га
<i>Juniperus sibirica</i>					
Верхний	0,22 ± 0,02	51 ± 2	1,24 ± 0,07	625	941
Нижний	0,27 ± 0,01	75 ± 3	2,07 ± 0,12	619	2787
Древесные виды (<i>Betula pubescens</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Picea abies</i>)					
Верхний	0,77 ± 0,06	21 ± 1	0,74 ± 0,06	950	933
Нижний	0,93 ± 0,05	22 ± 1	0,76 ± 0,05	1412	1162

Первая древесная растительность (из ныне существующих деревьев) здесь появилась только в 40-х гг. XX в. на верхнем высотном уровне и в 1950-х гг. на нижнем. Наиболее массовый всплеск численности деревьев на обоих высотных уровнях произошел только после 1990-х гг. и продолжается по настоящее время. В целом древесная растительность на исследуемом участке склона

стала заселяться позднее доминирующего здесь кустарникового вида *J. sibirica*.

Оценка локальных условий местопроизрастания на профиле, выполненная по данным термолоттеров и снегомерных работ, показала, что высота снежного покрова увеличивается со снижением абсолютной высоты. Почвы на глубине 10 см наиболее сильно промерзают на верхнем высотном уровне – до минус 5,4 °С.

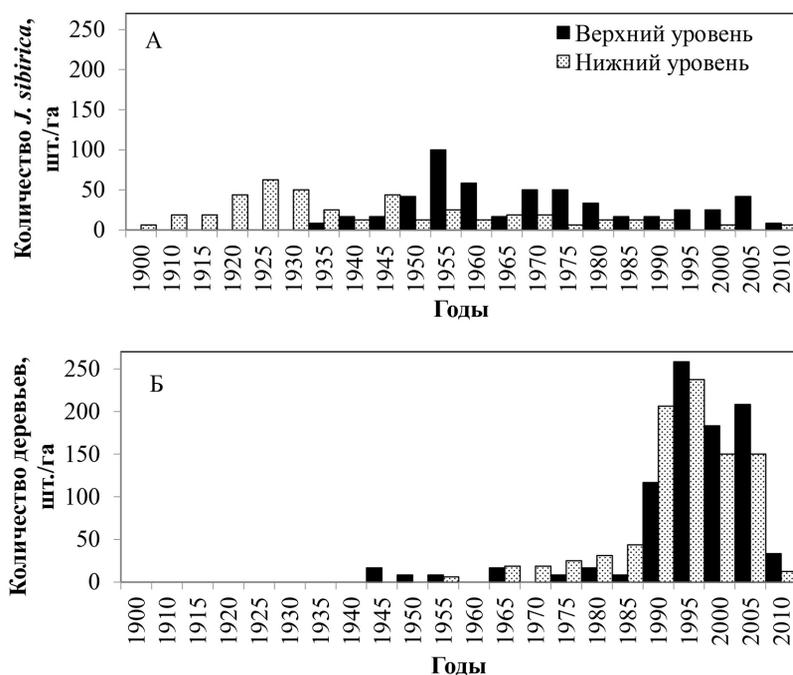


Рис. 6. Распределение количества особей *J. sibirica* и деревьев по периодам их появления на высотном профиле

Fig. 6. Distribution of the number of *J. sibirica* shrubs and trees by the periods of their establishment on the elevational transect

Изменение климатических параметров

По данным метеорологических наблюдений на ближайшей к району исследования метеостанции «Златоуст» (находящейся у подножия гор Южного Урала), климат стал более теплым и влажным, при этом наиболее заметные изменения произошли в холодный период года (ноябрь-март). Оценка динамики аномалий средней температуры воздуха в холодном периоде свидетельствует о возрастании показателя по линейному тренду на $1,7^{\circ}\text{C}$ за 100 лет, для суммарных осадков увеличение составляет $48,8$ мм за 100 лет (Григорьев и др., 2018).

Для оценки связи между изменениями климатических параметров и появлением *J. sibirica* на пробных площадках г. Залавок массива Ирмель был проведен корреляционный анализ по данным за период 1900–

2005 гг. Установлены высокие значения коэффициентов корреляции между количеством особей *J. sibirica*, появившихся за пятилетний период в совокупности на всех пробных площадках, и осадками начала холодного периода года (ноябрь-январь) в пятилетии, предшествующем появлению *J. sibirica* ($R_s = 0,61$, $p = 0,01$) (табл. 4).

В ряде работ было показано, что именно зимние условия благоприятно влияют на рост и экспансию кустарников в высокогорьях (Wipf et al., 2009; Hallinger et al., 2010; Frost et al., 2018; Carrer et al., 2019). Эти выводы подтверждаются выявленными нами высокими корреляционными связями между пополнением *J. sibirica* и осадками текущего и предшествующего периодов. Объяснением полученных данных может быть важность снежного покрова для роста и выживания в целом древесно-кустарниковой

Таблица 4. Коэффициент корреляции Спирмена между числом появившихся особей *J. sibirica* и климатическими параметрами для соответствующих и предшествующих пятилетийTable 4. Spearman's correlation coefficients calculated by relating the number of recruited *J. sibirica* and climate variables corresponding to current and previous five-year periods

Высотный уровень	Осадки				Температура			
	соотв.		пред.		соотв.		пред.	
	хол.	тепл.	хол.	тепл.	хол.	тепл.	хол.	тепл.
Верхний	0,19	-0,23	0,43	-0,41	-0,09	-0,08	0,33	-0,03
Нижний	0,11	-0,07	0,46	0,16	-0,42	-0,03	-0,45	-0,08
Все	0,14	-0,16	0,61	-0,23	0,05	0,15	0,10	0,15

Примечания. Климатические параметры приведены для начала холодного (ноябрь-январь) и теплого (июнь-август) периодов. Статистическая значимость на уровне $p < 0,05$ выделена жирным шрифтом.

растительности в высокогорьях (Holtmeier, 2003). Известно, что снежный покров – один из важнейших факторов, контролирующих микроклимат и условия выживания растений для арктических и альпийских экосистем (Wipf, Rixen, 2010). Снежный покров защищает растения от экстремальных зимних ветров и температур, изменяет зимнюю температуру почвы и повышает весенний сток (Wahren et al., 2005). В альпийских экосистемах, где снег перераспределяется ветром, саженцы могут подвергаться воздействию атмосферных температур, а не быть защищены изолирующим снежным покровом и, следовательно, может быть увеличение зимней смертности на открытых гребнях (Wipf et al., 2009). Уменьшение снежного покрова может оказывать слабое и немедленное прямое воздействие на подстилку, скорость разложения и наличие азота (N) в альпийских тундрах (Sturm et al., 2005; Baptist et al., 2010). Чем выше высота снега, тем меньше температура промерзания почвы и тем меньше повреждается корневая система (Sveinbjörnsson et al., 1996; Groffman et al., 2001). Было показано, что снежный покров может влиять на радиальный рост листовых кустарников (*Salix arctica*) в Гренландии (Schmidt et al., 2010) и хвойных кустарников (*Juniperus*) в Альпах (Carrer et al.,

2019). Даже кратковременное снижение высоты снежного покрова в результате потепления в зимнее время года также может приводить к повреждению кустарниковой растительности (Vokhorst et al., 2009).

Заключение

В настоящее время высокогорья Южного Урала являются одними из наиболее динамично зарастающих в Уральских горах. На многих горных вершинах вследствие смещения растительных рубежей произошло значительное сокращение площадей, занятых горно-тундровыми сообществами, на отдельных вершинах горные тундры исчезли полностью. За последние 60 лет на массиве Ирмель общая площадь продвижения границы редколесий составила 6,97 км². Отдельные перевалы и небольшие возвышенности массива к настоящему времени полностью покрылись лесом. В данной работе впервые был получен положительный опыт использования программы WSL Monoplotting Tool с целью количественной оценки изменения в растительном покрове на основе анализа разновременных фотоснимков, сделанных с одних и тех же точек в горах Южного Урала. Показано, что помимо смещения верхней границы редколесий происходит активная

экспансия *J. sibirica* и отдельных деревьев в сообщества горных тундр в самые экстремальные условия для произрастания – перевалы гор. *J. sibirica* как более пластичный вид выступает пионерным видом в данном процессе. Расширению *J. sibirica* способствовало увеличение осадков в зимнее время года. При современных тенденциях и скоростях увеличения площадей, занятых лесной растительностью, на массиве Ирмель возможны значительные сокращения горно-тундровых экосистем в будущем.

Список литературы / References

Борисевич Д. В. (1968) Рельеф и геологическое строение. *Урал и Приуралье. Серия: Природные условия и естественные ресурсы СССР*. М., Наука, с. 19–81 [Borisevich D. V. (1968) Relief and geological structure. *Ural and Cis-Urals. Series: Natural conditions and natural resources of the USSR*. Moscow, Nauka, p. 19–81 (in Russian)]

Горланова Л. А. (2009) *Дендроклиматический анализ можжевельника сибирского (Juniperus sibirica Bergsd.) на Полярном Урале*. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук, 22 с. [Gorlanova L. A. (2009) *Dendroclimatic analysis of Siberian juniper (Juniperus sibirica Bergsd.) in the Polar Urals*. Abstract of the thesis of a candidate of biological sciences, 22 p. (in Russian)]

Горчаковский П. Л. (1966) *Флора и растительность высокогорий Урала*. Свердловск, УрФ АН СССР, 270 с. [Gorchakovskij P. L. (1966) *Flora and vegetation of the highlands of the Urals*. Sverdlovsk, UrF AN SSSR, 284 p. (in Russian)]

Горчаковский П. Л. (1975) *Растительный мир высокогорий Урала*. М., Наука, 284 с. [Gorchakovskij P. L. (1975) *Vegetative world of Ural high elevation*. Moscow, Nauka, 284 p. (in Russian)]

Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. (1985) *Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях*. М., Наука, 208 с. [Gorchakovskiy P. L., Shiyatov S. G. (1985) *Phytoindication of environmental conditions and natural processes in high elevation*. Moscow, Nauka, 208 p. (in Russian)]

Григорьев А. А., Ерохина О. В., Соковнина С. Ю., Шалаумова Ю. В., Балакин Д. С. (2018) Продвижение древесно-кустарниковой растительности в горы и изменение состава тундровых сообществ (хр. Зигальга, Южный Урал). *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 11(3): 218–236 [Grigor'ev A. A., Erokhina O. V., Sokovnina S. U., Shalaumova Yu. V., Balakin D. S. (2018) The advance of woody and shrub vegetation to the mountains and changes in the composition of tundra communities (Poperechnaya mountain, the Zigalga mountain range in the Southern Urals). *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologija], 11(3): 218–236 (in Russian)]

Зырянова Ю. В., Аёшина Е. Н., Величко Н. А., Кузьмичева М. Н. (2016) Преодоление глубокого физиологического покоя зародышей можжевельника сибирского in vitro. *Хвойные бореальной зоны*, 34(1–2): 38–43 [Zyryanova Yu. V., Ayoshina E. N., Velichko N. A., Kuzmicheva M. N. (2016) Overcoming the deep physiological dormancy of the embryos of the Siberian juniper in vitro. *Conifers of the Boreal Zone* [Hvoynyye borealnoy zony], 34(1–2): 38–43 (in Russian)]

Игошина К. Н. (1964) Растительность Урала. *Труды Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР*, 3(16): 83–230 [Igoshina K. N. (1964) Vegetation of Ural. *Proceedings of V. L. Komarov Botanical Institute, Academy of Sciences USSR* [Trudy Botanicheskogo instituta im. V. L. Komarova AN SSSR], 3(16): 83–230 (in Russian)]

Капралов Д.С., Шиятов С.Г., Фомин В.В., Шалаумова Ю.В. (2007) Пространственно-временная динамика верхней границы леса на Южном Урале. *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*, 180: 59–68 [Kapralov D.S., Shiyatov S.G., Fomin V.V., Shalaumova Yu.V. (2007) Spatial-temporal dynamics of the upper forest boundary in the Southern Urals. *Bulletin of the St. Petersburg Forestry Academy* [Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii], 180: 59–68 (in Russian)]

Кувшинова К.В. (1968) Климат. *Урал и Приуралье*. М., Наука, с. 82–118 [Kuvshinova K.V. (1968) Climate. *Urals and Cis-Urals*. Moscow, Nauka, p. 82–118 (in Russian)]

Сурсо М.В., Барзут О.С. (2010) Особенности роста и развития хвойных в Большеземельской тундре. Можжевельник в урочище Пым-Ва-Шор. *Вестник Московского государственного университета леса – Лесной вестник*, 6: 18–21 [Surso M.V., Barzut O.S. (2010) Features of the growth and development of conifers in the Bolshezemelskaya tundra. Juniper in the Pym-Va-Shor tract. *Bulletin of the Moscow State University of Forest – Forestry Bulletin* [Vestnik Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta lesa – Lesnoy vestnik], 6: 18–21 (in Russian)]

Тюлина Л.Н. (1931) Материалы по высокогорной растительности Южного Урала. *Известия Всесоюзного географического общества*, 63(5/6): 453–499 [Tyulina L.N. (1931) Materials on alpine vegetation of the Southern Urals. *Proceedings of the All-Union Geographical Society* [Izvestiya Vsesoyuznogo geograficheskogo obshchestva], 63(5/6): 453–499 (in Russian)]

Шиятов С.Г. (1982) Анализ смен лесной растительности на массиве Ирмель (Южный Урал) при помощи использования старых фотоснимков. *Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий: тез. докл.* Свердловск, с. 102 [Shiyatov S.G. (1982) Analysis of changes in forest vegetation on Iremel Massif (South Ural) using old photographs. *Study and development of flora and vegetation of high mountains: Abstracts*. Sverdlovsk, p. 102 (in Russian)]

Шиятов С.Г. (1983) Опыт использования старых фотоснимков для изучения смен лесной растительности на верхнем пределе ее произрастания. *Флористические и геоботанические исследования на Урале*. Свердловск, УНЦ АН СССР, с. 76–109 [Shiyatov S.G. (1983) Experience of using old photographs to study changes in forest vegetation at the upper limit of its growth. *Floristic and geobotanical research in the Urals*. Sverdlovsk, UNC AN SSSR, p. 76–109 (in Russian)]

Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Мазепа В.С., Наурызбаев М.М., Хантемиров Р.М. (2000) *Методы дендрохронологии. Часть I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации*. Красноярск, КрасГУ, 80 с. [Shiyatov S.G., Vaganov E.A., Kirdyanov A.V., Kruglov V.B., Mazepa V.S., Naurzbaev M.M., Khantemirov R.M. (2000) *Methods of dendrochronology. Part I. Fundamentals of dendrochronology. Collection and receipt of tree-ring information*. Krasnoyarsk, KrasGU, 80 p. (in Russian)]

Шиятов С.Г., Моисеев П.А., Григорьев А.А. (2020) *Фотомониторинг древесной и кустарниковой растительности в высокогорьях Южного Урала за последние 100 лет*. Екатеринбург, Издательство УМЦ УПИ, 191 с. [Shiyatov S.G., Moiseev P.A., Grigoriev A.A. (2020) *Photomonitoring of tree and shrub vegetation in the highlands of the Southern Urals over the past 100 years*. Yekaterinburg, Publishing House UMC UPI, 191 p. (in Russian)]

Baptist F., Yoccoz N.G., Choler P. (2010) Direct and indirect control by snow cover over decomposition in alpine tundra along a snowmelt gradient. *Plant and Soil*, 328(1): 397–410

Bogdanova E. G., Golubev V. S., Il'in B. M., Dragomilova I. V. (2002) New model for correction of measured precipitation and its use in Russian polar regions. *Russian Meteorology and Hydrology*, 10: 47–67

Bogdanova E. G., Gavrilova S. Yu. (2008) Correction of the precipitation time series nonhomogeneity caused by replacement of the Nipher shielded rain gauge by a Tretyakov precipitation gauge. *Russian Meteorology and Hydrology*, 33(8): 525–536

Bokhorst S. F., Bjerke J. W., Tømmervik H., Callaghan T. V., Phoenix G. K. (2009) Winter warming events damage sub-Arctic vegetation: consistent evidence from an experimental manipulation and a natural event. *Journal of Ecology*, 97(6): 1408–1415

Bozzini C., Conedera M., Krebs P. (2012) A new monoploting tool to extract georeferenced vector data and orthorectified raster data from oblique non-metric photographs. *International Journal of Heritage in the Digital Era*, 1(3): 499–518

Carrer M., Pellizzari E., Prendin A. L., Pividori M., Brunetti M. (2019) Winter precipitation – not summer temperature – is still the main driver for Alpine shrub growth. *Science of the Total Environment*, 682: 171–179

Frost G. V., Epstein H. E., Walker D. A., Matyshak G., Ermokhina K. (2018) Seasonal and long-term changes to active-layer temperatures after tall shrubland expansion and succession in arctic tundra. *Ecosystems*, 21(3): 507–520

Grigoriev A. A., Shalaumova Y. V., Erokhina O. V., Sokovnina S. Y., Vatolina E. I., Wilmking M. (2020) Expansion of *Juniperus sibirica* Burgsd. as a response to climate change and associated effect on mountain tundra vegetation in the Northern Urals. *Journal of Mountain Science*, 17(10): 2339–2353

Grigoriev A. A., Shalaumova Yu. V., Balakin D. S. (2021) Current expansion of *Juniperus sibirica* Burgsd. to the mountain tundras of the Northern Urals. *Russian Journal of Ecology*, 52(5): 376–382

Groffman P. M., Driscoll C. T., Fahey T. J., Hardy J. P., Fitzhugh R. D., Tierney G. L. (2001) Colder soils in a warmer world: a snow manipulation study in a northern hardwood forest ecosystem. *Biogeochemistry*, 56(2): 135–150

Hagedorn F., Shiyatov S. G., Mazepa V. S., Devi N. M., Grigor'ev A. A., Bartysh A. A., Fomin V. V., Kapralov D. S., Terent'ev M. M., Bugman H., Rigling A., Moiseev P. A. (2014) Treeline advances along the Urals mountain range – driven by improved winter conditions? *Global Change Biology*, 20(11): 3530–3543

Hallinger M., Manthey M., Wilmking M. (2010) Establishing a missing link: Warm summers and winter snow cover promote shrub expansion into alpine tundra in Scandinavia. *New Phytologist*, 186(4): 890–899

Hansson A., Dargusch P., Shulmeister J. (2021) A review of modern treeline migration, the factors controlling it and the implications for carbon storage. *Journal of Mountain Science*, 18(2): 291–306

Holtmeier F. K. (2003) *Mountain timberlines. Ecology. Patchiness, and dynamics*. Dordrecht, Kluwer, 369 p.

IPCC, 2021: *Summary for Policymakers (2021) Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Masson-Delmotte V., Zhai P., Pirani A., Connors S. L., Péan C., Berger S., Caud N., Chen Y., Goldfarb L., Gomis M. I., Huang M., Leitzell K., Lonnoy E., Matthews J. B. R., Maycock T. K.,

Waterfield T., Yelekçi O., Yu R., Zhou B. (eds.) Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, p. 3–32

Kharuk V.I., Im S. T., Petrov I. A. (2018) Warming hiatus and evergreen conifers in Altay-Sayan Region, Siberia. *Journal of Mountain Science*, 15(12): 2579–2589

Kharuk V.I., Ranson K. J., Im S. T., Vdovin A. S. (2010) Spatial distribution and temporal dynamics of high-elevation forest stands in southern Siberia. *Global Ecology and Biogeography*, 19(6): 822–830

Lu X., Liang E., Wang Y., Babst F., Camarero J.J. (2021) Mountain treelines climb slowly despite rapid climate warming. *Global Ecology and Biogeography*, 30(1): 305–315

McCaffrey D.R., Hopkinson C. (2017) Assessing fractional cover in the alpine treeline ecotone using the WSL Monoplotting Tool and airborne lidar. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 43(5): 504–512

Moiseev P. A., van der Meer M., Rigling A., Shevchenko I. G. (2004) Effect of climatic changes on the formation of siberian spruce generations in subglotsy tree stands of the Southern Urals. *Russian Journal of Ecology*, 35(3): 135–143

Pauli H., Gottfried M., Dullinger S., Abdaladze O., Akhalkatsi M., Alonso J.L.B., Coldea G., Dick J., Erschbamer B., Calzado R. F., Ghosn D., Holten J. I., Kanka R., Kazakis G., Kollár J., Larsson P., Moiseev P., Moiseev D., Molau U., Mesa J.M., Nagy L., Pelino G., Puşcaş M., Rossi G., Stanisci A., Syverhuset A. O., Theurillat J.-P., Tomaselli M., Unterluggauer P., Villar L., Vittoz P., Grabherr G. (2012) Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. *Science*, 336(6079): 353–355

Schmidt N.M., Baittinger C., Kollmann J., Forchhammer M.C. (2010) Consistent dendrochronological response of the dioecious *Salix arctica* to variation in local snow precipitation across gender and vegetation types. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 42(4): 471–475

Sturm M., Schimel J., Michaelson G., Welker J.M., Oberbauer S.F., Liston G.E., Fahnestock J., Romanovsky V.E. (2005) Winter biological processes could help convert arctic tundra to shrubland. *BioScience*, 55(1): 17–26

Sveinbjörnsson B., Kauhanen H., Nordell O. (1996) Treeline ecology of mountain birch in the Tornetrask area. *Ecological Bulletins*, 45: 65–70

Wahren C.-H.A., Walker M.D., Bret-Harte M.S. (2005) Vegetation responses in Alaskan arctic tundra after 8 years of a summer warming and winter snow manipulation experiment. *Global Change Biology*, 11(4): 537–552

Wipf S., Rixen C. (2010) A review of snow manipulation experiments in Arctic and alpine tundra ecosystems. *Polar Research*, 29(1): 95–109

Wipf S., Stoeckli V., Bebi P. (2009) Winter climate change in alpine tundra: plant responses to changes in snow depth and snowmelt timing. *Climatic Change*, 94(1–2): 105–121

Zhou W., Mazepa V., Shiyatov S., Shalaumova Y. V., Zhang T., Liu D., Sheshukov A., Wang J., El Sharif H., Ivanov V. (2022) Spatiotemporal dynamics of encroaching tall vegetation in timberline ecotone of the Polar Urals Region, Russia. *Environmental Research Letters*, 17(1): 014017