

ЭКОЛОГИЯ

УДК 630.5

doi: 10.17223/19988591/56/6

И.К. Гайсин¹, П.А. Моисеев², Д.С. Балакин², З.Я. Нагимов³

*¹Башкирский государственный природный заповедник,
с. Старосубхангулово, Республика Башкортостан, Россия*

²Институт экологии растений и животных, г. Екатеринбург, Россия

³Уральский государственный лесотехнический университет, г. Екатеринбург, Россия

Структура древостоев и особенности накопления ими фитомассы на остепненных склонах массива гор Крака (Южный Урал)

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУ «Башкирский государственный заповедник», ФГБУН Института экологии растений и животных УрО РАН и ФГБОУВО Уральского государственного лесотехнического университета.

Проведен сравнительный анализ морфометрической характеристики древостоев и их местопроизрастаний в различных частях экотона лес–горная степь на массиве гор Северный и Южный Крака (Южный Урал). Изучены особенности накопления и распределения надземной фитомассы древостоев по различным фракциям. Установлено, что на фоне повышения в последние десятилетия на Южном Урале температуры и количества осадков, которое в наибольшей степени наблюдалось в зимний период, произошло продвижение границы леса и увеличение сомкнутости древостоев в экотоне лес – горная степь. Эти изменения на современной границе сомкнутых лесов привели к увеличению надземной фитомассы на 32,8–56,6 т/га. В целом в последние десятилетия запас надземной фитомассы древостоев в экотоне лес – горная степь, в связи с увеличением площади лесов, вырос на массиве гор Южный Крака на 31,4 тыс. т, Средний Крака на 10,4 тыс. т и Северный Крака на 50,5 тыс. т.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris; Larix sibirica*; фитомасса древостоев; массив гор Крака; Южный Урал

Для цитирования: Гайсин И.К., Моисеев П.А., Балакин Д.С., Нагимов З.Я. Структура древостоев и особенности накопления ими фитомассы на остепненных склонах массива гор Крака (Южный Урал) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 125–151. doi: 10.17223/19988591/56/6

Введение

В настоящее время происходит и продолжится в обозримой перспективе повышение температуры воздуха и изменение режима выпадения осадков. Это приводит к перестройке всей биосферы Земли, трансформации структу-

ры экосистем, смещению границ распространения многих видов [1, 2]. И в первую очередь изменения климата отражаются на растительных сообществах, произрастающих на пределе их распространения, что связано с их высокой чувствительностью к изменениям окружающей среды [3–5]. В горах оценка реакции древостоев, их пространственной структуры и динамики, накопления биомассы становится всё более актуальной, а роль лесов как одной из составных частей биосферы непрерывно увеличивается на фоне современных изменений климата [6, 7].

В этой связи за последние десятилетия в различных горных регионах в переходной зоне между лесом и безлесными территориями (тундра, степь), проведены обширные исследования, направленные на выявление изменений состава и структуры, оценки накопления фитомассы древостоев. Повышение температуры и увеличение осадков приводят к повышению производительности, смещению верхней границы лесов в высокогорьях [8, 9], зарастанию древесной растительностью некоторых степных и лесостепных регионов [10, 11]. В высокогорьях и на северной границе распространения древесных растений основным фактором, ограничивающим их продвижение выше в горы и высокоширотные области, является недостаточность тепла. На Южном Урале в пределах распространения экстраординальных горных степей наблюдается иная картина. Здесь степи, окруженные лесами, приурочены к южным сильно инсолируемым склонам хребтов, на которых формируются специфические жесткие условия, сдерживающие рост древесных растений. Здесь наблюдаются крайне высокие летние и низкие зимние температуры, их перепад в течение суток в межсезонье, сильные ветры и постоянный смыв с крутых склонов мелкозема [12]. Все это приводит к дефициту влаги в почве в вегетационный период, сильному промерзанию корнеобитаемого слоя в зимнее время, солнечным ожогам и повреждению низкими температурами деревьев. В то же время с северной стороны хребты покрыты лесом почти до их гребневой части. На массиве гор Крака нами ранее были выявлены интенсивная экспансия леса на горные степи и увеличение лесопокрываемой площади, связанные с улучшением лесорастительных условий за последние 80 лет [13, 14].

Цель наших исследований на данном этапе – изучить особенности структуры и накопления фитомассы древостоев в переходной полосе между лесом и горными степями на склонах одного из крупнейших горных комплексов Южного Урала – массиве Крака.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены в пределах горных массивов Северный, Средний и Южный Крака ($53^{\circ}15'–53^{\circ}50'N$, $57^{\circ}36'–58^{\circ}12'E$), представляющих собой в целом частично обособленный горный узел к западу от основных центральных горных поднятий Южного Урала (рис. 1).

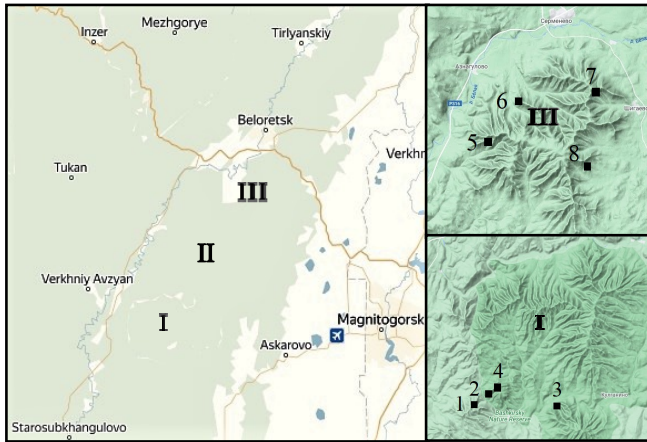


Рис. 1. Районы исследований: I – Южный Крака; II – Средний Крака; III – Северный Крака. Арабскими цифрами обозначены места размещения высотных профилей: 1 – Большой Башарт; 2 – Башарт; 3 – Авдэктэ; 4 – профиль-полигон Башарт; 5 – Суртанды; 6 – Малый Саргая; 7 – Шигай; 8 – Центральный Акбиик
 [Fig. 1. The study areas: I - Southern Kraika; II - Central Kraika; III - Northern Kraika. Arabic numerals indicate the location of the altitudinal transects: 1 - Bolshoi Bashart; 2 - Bashart; 3 - Avdekta; 4 - Bashart-polygon; 5 - Surtandy; 6 - Malay Sargaya; 7 - Shigai; 8 - Central Akbiik]

Массивы Крака представляют собой уникальные природные комплексы, сформировавшиеся в экстремальных почвенно-климатических условиях. По характеру ландшафтов они очень сильно отличаются от остальных горных систем Южного Урала. Каждый из них состоит из сложной узловой системы хребтов, основу которых составляют ультраосновные изверженные горные породы (габбро-гипербазиты). Хребты эрозионно-расчленены, с острыми гребнями, крутыми гривноложбинными склонами (от 700–900 м над ур. м., наивысшая точка на хребте Суртанды имеет высоту 1 045 м). Растительность состоит из светлохвойных лесов, образованных сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), лиственницей сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и небольшой примесью березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth). Верхние части склонов южных экспозиций занимают горные степи, общая площадь которых составляет около 20%. Климат района континентальный, холодный. Температурный режим характеризуется следующими цифрами: средняя годовая температура +1,2 °С, средняя многолетняя температура января –16,7, а июля +17,4 °С. Годовое количество осадков от 373,8 до 762,2 мм (532,3 мм в среднем). Вегетационный период 149 дней, за который выпадает в среднем 400 мм осадков. Средний многолетний индекс засушливости – 53,8 мм. Наиболее засушливые месяцы – май и июнь. В мае индекс засушливости в среднем составляет 21,1 мм, а в июне – 27,3. В отдельные годы этот показатель может снизиться до 8–12 мм [15, 16].

В массиве гор Южный и Северный Крака на склонах южной и юго-восточной экспозиций в переходной зоне (экотоне) лес – степь летом 2015–2017 гг.

заложены восемь высотных профилей (см. рис. 1). В пределах каждого профиля зафиксированы три высотных уровня (ВУ): верхний (первый) – у верхней границы редин (группы деревьев с сомкнутостью крон 0,05–0,1), средний (второй) – у верхней границы редколесий (сомкнутость крон 0,2–0,3), нижний (третий) – у верхней границы сомкнутых лесов (сомкнутость крон 0,4–0,5). На нижнем и среднем ВУ заложены по 3 пробных площадки размером 20 × 20 м, а на верхнем уровне – полигоны в виде прямоугольника размером 1–3 га. На Среднем Крака профили не закладывали и оценивали только изменение площади горных степей. На горе Башарт заложен профиль-полигон в виде прямоугольника 360 × 200 м без деления на уровни из-за мозаичного распределения деревьев по всему профилю. На пробных площадках и полигонах для каждого дерева определены следующие параметры: высота, диаметр ствола у основания и на высоте 1,3 м, диаметр проекции кроны по двум направлениям, жизненное состояние. Для определения возраста из деревьев диаметром более 3 см извлечены буровые образцы древесины (керны). Каждый образец древесины приклеивали на деревянную основу, зачищали острым лезвием. Для контрастирования годичных колец применяли нанесение зубного порошка. У всех образцов древесины на установке LINTAB-III (Frank Rinn-Rinntech, Германия) измерена ширина годичных колец, а при помощи программного обеспечения TSAP–3.0 датировался год формирования самого ближнего к центру годичного кольца. Поскольку возрастным буром керн берется выше корневой шейки, для выявления соотношения между возрастом и высотой у каждого третьего молодого древесного растения высотой более 0,1 м, но диаметром у основания ствола менее 3 см, на уровне корневой шейки брали поперечные диски. Используя возраст таких деревьев и высоту их стволов, мы рассчитали уравнение регрессии [13], по которому вычисляли поправки для определения возраста каждого изученного нами дерева диаметром более 3 см.

Леса района исследования отличаются высокой горимостью, поэтому при закладке высотных профилей выбраны участки, не подверженные воздействию лесных пожаров в последние десятилетия, что определялось визуально по наличию зарослей можжевельника и пожарным повреждениям на стволе деревьев [17]. Следует отметить, что на массиве гор Крака леса, не подверженные ранее воздействию пожаров, практически отсутствуют.

Материал для изучения структуры и запасов надземной фитомассы собран в 2019–2020 гг. в переходной полосе в непосредственной близости от высотных профилей Суртанды и Большой Башарт. В связи с чрезвычайной трудоемкостью выполняемых работ выборка модельных деревьев проведена только на втором ВУ, выше границы сомкнутых насаждений. Данные этих модельных деревьев использованы при оценке фитомассы древостоев и на других ВУ. Такой подход для первичной оценки и выявления особенностей формирования фитомассы древостоев на исследуемых профилях, на наш взгляд, вполне приемлем.

Отбор модельных деревьев проведен по всему диапазону варьирования диаметров на пробных площадках без предварительного определения размеров. Такой принцип отбора наиболее подходит для исследования зависимостей массы различных частей деревьев от их размерных показателей (диаметра, высоты и др.).

У модельных деревьев кроме традиционных таксационных показателей (диаметра у основания и на высоте груди, высоты, сбega и объема) определена надземная фитомасса с подразделением на следующие фракции: ствол в коре, ветви, хвоя и генеративные органы. Фитомасса стволов в коре измерена непосредственным взвешиванием на электронных весах с точностью ± 50 г. Определение содержания абсолютно сухого вещества в древесине и коре по дискам выпиленных, с торцов распиленных секций. Древесину и кору с дисков в лесу взвешивали ($\pm 0,1$ г), затем в лабораторных условиях высушивали в термостатах при температуре 100–105 °С до постоянного веса. По результатам взвешивания древесины и коры дисков до и после сушки рассчитывали содержание абсолютно сухой массы этих фракций в сырой навеске и в целом для ствола.

Общую фитомассу крон (ветви + хвоя + генеративные органы) измеряли после обрубки всех веток на электронных весах (± 50 г, при мелких кронах ± 5 г). После этого проводили деление кроны на следующие фракции: отмершие ветви (в кроне), неохоенные части и охоенные части живых ветвей. После определения веса каждой фракции из охоенной части живых ветвей формировали модельную часть, т.е. отбирали навеску (до 20–30% по весу от общей массы фракции) для установления соотношения хвои и древесных частей. Для этого хвою в навеске отделяли от ветвей и определяли массу каждой фракции (± 1 г). По установленным соотношениям в навеске рассчитывали массу хвои и древесных частей для всей кроны. Для установления влажности и абсолютно сухого веса хвои и ветвей отбирали их образцы (30–60 г по весу), которые сразу же взвешивали ($\pm 0,1$ г). В лабораторных условиях образцы древесины и коры ветвей, а также хвои высушивали в сушильном шкафу (ШСП-0.25-100, Россия) при температуре 106 °С до постоянного веса [18]. По изложенной методике нами отобраны и обработаны 16 модельных деревьев сосны и 12 – лиственницы. В табл. 1 в разрезе древесных видов представлены пределы изменения их основных размерных и весовых показателей деревьев.

Фитомассу деревьев целесообразно оценивать на основе уравнений, описывающих закономерные связи их между весовыми и размерными показателями. Приведенные в табл. 1 пределы изменения таксационных показателей, которые, как правило, используются в качестве независимых переменных, являются ориентиром при определении области применения разрабатываемых уравнений.

Таблица 1 [Table 1]

**Пределы изменений таксационных показателей и фракций
надземной фитомассы модельных деревьев**
[Limits of changes in taxation parameters and aboveground phytomass fractions of model trees]

Вид [Species]	Возраст, лет [Age, years]	Диаметр у основа- ния, см [Basal di- ameter, cm]	Высота, м [Height, m]	Фитомасса, кг [Phytomass, kg]			
				Общая [Total]	В том числе [including]		Хвои в кроне [Needles in the crown]
				стволов [trunk]	крон [crown]		
<i>Pinus sylvestris</i>	28–98	9,3–32,0	5,3–17,1	3,41–261,9	2,23–205,6	1,18–56,3	0,64–18,6
<i>Larix sibirica</i>	21–191	4,2–38,7	3,0–18,5	1,31–366,0	0,82–293,7	0,49–72,3	0,05–10,8

Результаты исследования и обсуждение

Характеристика древостоев в экотоне лес – горная степь. На заложенных профилях граница сомкнутых древостоев (третий ВУ) на высоте 580–650 м над ур. м. Выше, на высоте от 700 до 750 м, расположены редколесья (второй ВУ), далее начинаются редины и безлесные пространства с единичными деревьями (первый ВУ). Крутизна склонов на нижнем ВУ колеблется от 15 до 20°. Она постепенно увеличивается по направлению к верхнему уровню, где достигает величины 25–35°. Такая картина, с не большими отклонениями, характерна для склонов южных экспозиций всего массива Крака. Наши высотные профили заложены на склонах юго-восточной и южной экспозиций. Из-за сложной орографии в горном массиве Крака строго ориентированных по экспозициям участков практически нет. Влияние экспозиции на структуру и надземную фитомассу древостоев в данной работе не учитывалось.

В табл. 2 представлена таксационная характеристика древостоев на исследуемых профилях в разрезе ВУ.

В составе исследованных насаждений преобладает сосна. Она представлена разновозрастными, неоднородными по таксационной структуре древостоями. Участие лиственницы в составе древостоев существенно ниже. Средний возраст данной породы на всех ВУ (за исключением второго и третьего уровня на втором профиле) выше, чем сосны (см. табл. 1). Возрастные отличия особо заметны на верхних уровнях, где лиственница представлена единичными старовозрастными деревьями, средний возраст которых выше соснового в среднем в 1,5–2,5 раза.

На верхнем уровне жесткие условия роста наложили отпечаток на облик древесных растений. Здесь произрастают единичные низкорослые, сильно сбежистые деревья, их количество варьирует от 20 до 43 шт./га на Южном и до 64 шт./га на Северном Крака.

Таблица 2 [Table 2]

Характеристика древостоев на исследуемых профилях
[Stand characteristics on the studied transects]

ВУ [Altitudinal level]	Количество деревьев, шт./га [Number of trees, scp./ha]		Сомкнутость крон [Crown closure], %			Средние значения таксационных показателей деревьев [Mean values of trees' morphometric parameters]					
	Ps	Ls	Общая [Total]	В том числе [Including]		Возраст, лет [Age, years]		Высота, м [Height, m]		Диаметр у основания, см [Basal diameter, cm]	
				Ps	Ls	Ps	Ls	Ps	Ls	Ps	Ls
Южный Крака [Southern Kraka]											
Профиль 1 – Большой Башарт [Transect 1 - Bolshoi Bashart]											
1–2	16	14	6,9	3,5	3,4	130	178	8,6	10,5	29,1	35,6
3	725	200	69,2	57,0	19,2	74	73	9,0	7,6	16,3	15,7
Профиль 2 – Башарт [Transect 2 – Bashart]											
1	17	3	3,8	81,2	18,8	123	161	8,4	11,1	26,9	31,6
2	513	25	70,1	97,1	2,9	96	94	7,7	8,5	20,6	20,8
3	1100	25	112,9	98,9	1,1	78	58	7,5	5,7	14,7	11,9
Профиль 3 – Авдэктэ [Transect 3 – Avdekte]											
1	43	0	11,3	100	0	131	–	10,4	–	29,3	–
2	850	0	73,3	100	0	46	–	5,1	–	11,2	–
3	500	108	114,6	85,5	14,5	90	106	14,5	11,4	25,0	24,8
Профиль-полигон 4 Башарт [Transect–polygon 4 – Bashart]											
1–2	10,4	11,3	4,4	41,9	58,1	92,0	181,0	8,1	11,4	23,4	34,3
Северный Крака [Northern Kraka]											
Профиль 5 – Суртанды [Transect 5 – Surtandy]											
1	26	0	0,5	100	0	35	–	3,7	–	9,7	–
2	875	8	31,1	99,2	0,8	60	66	8,6	8,5	17,1	9,5
3	1192	33	37,2	96,7	3,3	65	75	9,3	10,5	16,5	19,9
4	892	0	42,5	100	0	74	–	13,4	–	19,0	–
Профиль 6 – Малый Саргая [Transect 6 – Malay Sargaya]											
1	42	0	7,3	100	0	56	–	7,9	–	20,6	–
2	467	108	96,5	80,2	19,8	55	78	10,6	14,6	19,0	24,5
3	683	342	137,2	65,5	34,5	62	75	11,8	11,2	18,6	19,8
Профиль 7 – Шигаи [Transect 7 – Shigai]											
1	61	3	3,5	86,3	13,7	34	67	4,0	7,4	11,0	24,2
2	508	67	42,9	76,8	23,2	39	61	5,4	8,5	12,2	19,1
3	858	117	144,1	84,9	15,1	82	92	12,9	13,0	21,0	27,4
Профиль 8 – Центральный Акбиик [Transect 8 – Central Akbiik]											
1	30	4	2,3	83,6	16,4	33	73	4,0	8,5	13,0	25,1
2	375	83	34,7	73,9	26,1	41	72	6,1	11,4	13,0	22,0
3	283	475	116,2	34,5	65,5	60	63	12,5	12,0	19,3	21,7

Примечание [Note]. Ps – *Pinus sylvestris*, Ls – *Larix sibirica*.

По мере продвижения вниз по склону и при существенном улучшении микроклиматических условий в структуре древостоев увеличивается количество молодых деревьев, и число древесных растений увеличивается в среднем в 15 раз на втором ВУ, а на третьем – в 40 раз. Это отражается на морфометрических показателях древостоев. Больше всего молодых деревьев на среднем уровне, где разреженный древостой создает благоприятные

микrokлиматические и конкурентные условия для возобновления и роста молодняка. Надо отметить, что на профилях в массиве Северный Крака на верхнем ВУ практически отсутствуют старовозрастные деревья, зарастание здесь начало происходить только в последние 50 лет, о чем свидетельствует средний возраст деревьев, который составляет около 35 лет. На наш взгляд, это связано с тем, что в массиве Северный Крака горы в среднем на 50 м выше и здесь наблюдаются более жесткие условия для роста древесных растений, чем на Южном Крака.

О снижении морфометрических характеристик деревьев, произрастающих в экстремальных гидротермических условиях роста на верхней границе в горах или северных широтах, а также на границе лесов со степями, указывают многие исследователи [19–21]. Отмечается, что низкорослые, многостольные и низкопродуктивные древостои при повышении количества тепла и обеспеченности влаги в полной мере используют свой заложенный биологический потенциал как на индивидуальном (рост и накопление фитомассы), так и на популяционном (возобновление и расселение) уровне [14, 22, 23].

На активную экспансию древесных растений на безлесные территории в горах, связанную с улучшением условий роста в результате климатических перемен после 70-х гг. XX в. (последние 30–50 лет), указывает ряд исследователей [24–26]. Интенсивность облесения отдельных участков зависит, прежде всего, от локальных условий мест произрастания [8, 14]. При исследовании данного процесса особое место уделяется оценке подроста – самому уязвимому компоненту лесного насаждения. В наших исследованиях к подросту отнесены молодые растения высотой до 1,5 м. Характеристика этого компонента насаждений приведена в табл. 3.

Интенсивное возобновление с преобладанием соснового подроста в последние 30–40 лет идет по всему экотону (см. табл. 3). Лиственничный подрост составляет незначительную часть, а на первом ВУ отсутствует совсем или представлен единичными экземплярами. На втором ВУ, где борьба за ресурсы со стороны материнского полога минимальная и создаются оптимальные условия, наблюдается наибольшее число молодых деревьев. Распределение подроста по группам высот на разных профилях заметно отличается, поэтому общей закономерности нами не выявлено.

Фитомасса модельных деревьев и древостоев. Фитомасса и объем деревьев и их структурных частей зависит от множества факторов. Поэтому при исследованиях надземной фитомассы деревьев и древостоев важное значение имеет обоснованный выбор факторов (таксационных показателей), объясняющих максимальную долю изменчивости массы стволов и крон [27–30]. С учетом простоты и точности определения, а также тесноты корреляции с фитомассой структурных частей дерева большинство исследователей выбор делают в пользу диаметра и высоты стволов или на их комбинации в форме D^2H . При этом отмечается, что в уравнениях парной связи целесообразно использовать показатель D^2H , а в многофакторных уравнениях – диаметр и высоту в качестве отдельных определяющих факторов [28, 32].

Таблица 3 [Table 3]

Характеристика подроста на высотных уровнях (ВУ) исследуемых профилей
[Young trees characteristics on altitudinal levels of the studied transects]

Профиль [Transects]	ВУ [Altitudinal level]	Характеристика подроста [Characteristics of young trees]					
		Состав [Species structure]	Количество, шт./га [Number of trees, scp./ha]	Сумма проекций крон, м ² /га [Sum of crown projection, m ² /ha]	Распределение подроста по группам высоты [Distribution of trees by height group]		
					< 0.5 m	0.51–1.0 m	1.1–1.5 m
1	1–2	10Ps	8,7	0,84	4,3	2,9	1,5
	3	9Ps1Ls	891,7	98,5	525	258,3	108,3
2	1	5Ps1Ls	2	0,45	–	2	–
	2	9Ps1Ls	162,5	98,67	37,5	100	25
	3	10Ps	875	275,9	250	325	300
3	1	10Ps	11,8	3,7	3,9	4	3,9
	2	10Ps	1491,7	260,8	491,7	733,3	266,7
	3	10Ps, ед. Ls, Вр	291,7	70,1	41,7	158,3	91,7
4	1–2	10Ps, ед. Ls	2	–	0,1	0,6	1,3
5	1	10Ps	17,4	14,9	–	–	17,4
	2	10Ps	816,7	400,5	200	325	291,7
	3	10Ps	483,4	210,7	91,7	200	191,7
	4	10Ps ед. Вр	100	48,4	0	37,5	62,5
6	1	10Ps	13,9	11,4	–	–	13,9
	2	7Ps3Ls	200	42,9	25	108,3	66,7
	3	8Ps2Ls ед. Вр	183,3	163,4	16,7	75	91,7
7	1	10Ps	15,7	7,8	0	7,5	8,2
	2	10Ps ед. Ls	341,7	84,9	175	66,7	100
	3	10Ls	25	1,6	–	–	25
8	1	10Ps	14,5	8,2	1,3	4	9,2
	2	10Ps	491,6	133,9	133,3	125	233,3
	3	9Вр1Ps	66,8	27,4	0	33,1	33,7

Примечание [Note]. Ps – *Pinus sylvestris*, Ls – *Larix sibirica*, Вр – *Betula pendula*; ед. – единичные [single].

На данном этапе работ ограниченный экспериментальный материал не позволил нам оценить множественные связи фитомассы деревьев с их таксационными показателями. В данной работе акцент сделан на исследование зависимостей массы стволов, крон и хвои от показателя D²H с расчетом, что полученные при этом уравнения позволят рассчитать надземную фитомассу древостоев.

Предварительная графическая обработка экспериментального материала показала, что зависимость массы стволов и сосны, и лиственницы от показателя D²H носит прямолинейный характер. Причем, несмотря на значительную неоднородность модельных деревьев по возрасту, влияние этого показателя на характер зависимости не обнаруживается. Данное обстоятельство

ство позволило нам в разрезе древесных пород получить общие уравнения с использованием всей совокупности модельных деревьев:

– по сосне

$$PS = 1,21945 + 97,76528 \times D^2H, R^2 = 0,954; \quad (1)$$

– по лиственнице

$$PS = -3,3793 + 107,6882 \times D^2H, R^2 = 0,992. \quad (2)$$

Значения коэффициента детерминации (R^2) уравнений (1) и (2) свидетельствуют, что изменчивость фитомассы стволов в значительной степени определяется показателем D^2H . Полученные уравнения корректны и адекватны экспериментальным материалам.

Наглядно зависимость фитомассы стволов модельных деревьев от их показателя D^2H показана на рис. 2.

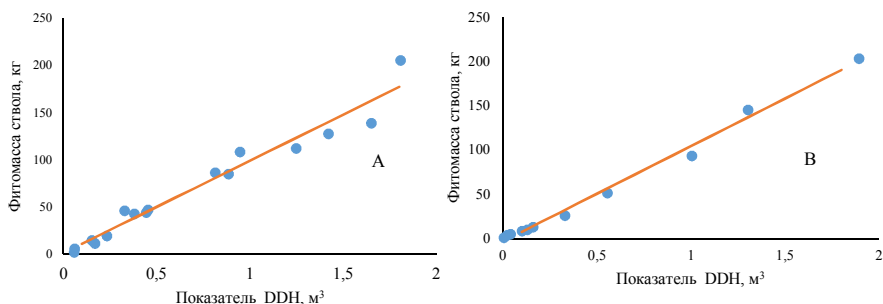


Рис. 2. Зависимость фитомассы стволов модельных деревьев сосны (А) и лиственницы (В) от их показателя D^2H

[Fig. 2. Dependence of trunk phytomass of model pine (a) and larch (b) trees on their D^2H index: on the X-axis - Trunk phytomass, on the Y-axis - Index D^2H , m^3]

Линии регрессии на рис. 2 построены по уравнениям (1) и (2). Точками на рис. 2 показаны данные модельных деревьев, использованных при разработке уравнений. В целом прямолинейный характер исследуемых зависимостей сомнений не вызывает. Полученные уравнения могут быть использованы для определения массы стволов на единице площади на основе данных измерения диаметра и высоты деревьев на пробных площадях.

При исследовании зависимостей массы кроны (хвои) от показателя D^2H были получены совершенно иные результаты. Во-первых, на графиках поле рассеивания эмпирических значений массы кроны (хвои) намного шире, чем массы стволов. Установлено, что такое обстоятельство в значительной степени обусловлено влиянием возраста деревьев на характер зависимостей. Анализ графических данных показал на необходимость и возможность разделения совокупности модельных деревьев и сосны, и лиственницы на две группы по возрасту. По сосне в первую группу (более молодых деревьев) объединены модельные деревья возрастом от 28 до 54 лет, а во вторую (старших по возрасту) – деревья возрастом от 63 до 98 лет. По лиственнице в

первую группу включены модельные деревья, возраст которых составляет от 21 до 50 лет, а во вторую – от 66 до 106 лет.

Во-вторых, исследуемые зависимости носят криволинейный характер. Нелинейность зависимостей между коррелирующими показателями свидетельствуют о необходимости оценки различных функций для их аналитического выражения. Большинство исследователей фитомассы деревьев признают, что для выражения таких зависимостей наиболее обоснованным является применение степенной (аллометрической) функции, статистические параметры которой корректно объясняются с биологических позиций [31, 32]:

$$y = ax^b. \quad (3)$$

При оценке различных функций для аналитического выражения изучаемых нами зависимостей функция (3) оказалась наиболее корректной. Корректность использованных функций оценивалась по значениям коэффициента детерминации и *t*-критериев Стьюдента для их параметров. Статистические характеристики функции $y = ax^b$, полученные при описании зависимости фитомассы кроны (хвои) от показателя D²H по четырем группам (совокупностям) модельных деревьев, приведены в табл. 4.

Таблица 4 [Table 4]

Уравнения зависимости фитомассы кроны (хвои) от показателя D²H
[Equations of the dependence of the phytomass of crowns (needles) on the D²H indicator]

Фитомасса [Phytomass]	Параметры уравнения [Equation parameters]		Коэффициент детерминации [Determination coefficient]	Номер уравнения [Equation number]
	a	b		
<i>Pinus sylvestris</i> (по группе молодых модельных деревьев) [(by group of young model trees)]				
Кроны в целом [Total by crown]	46,8576	1,2106	0,976	(4)
Хвои [Needles]	13,4597	0,8609	0,913	(5)
<i>Pinus sylvestris</i> (по группе старшевозрастных модельных деревьев) [(by group of old-aged model trees)]				
Кроны в целом [Total by crown]	24,0237	1,1028	0,560	(6)
Хвои [Needles]	9,1882	1,0311	0,604	(7)
<i>Larix sibirica</i> (по группе молодых модельных деревьев) [(by group of young model trees)]				
Кроны в целом [Total by crown]	24,1470	0,8001	0,962	(8)
Хвои [Needles]	6,9449	0,9291	0,974	(9)
<i>Larix sibirica</i> (по группе старшевозрастных модельных деревьев) [(by group of old-aged model trees)]				
Кроны в целом [Total by crown]	18,2823	1,4416	0,890	(10)
Хвои [Needles]	3,2889	1,8081	0,930	(11)

На основе анализа значений коэффициентов детерминации, приведенных в табл. 4, можно отметить следующее. При оценке массы кроны в целом и массы хвои полученные уравнения обеспечивают примерно одинаковую

точность. Причем уравнения, разработанные по данным молодых деревьев, характеризуются более высокими значениями коэффициента детерминации. На наш взгляд, это объясняется меньшими погрешностями при определении массы кроны (хвои) у более мелких по размерам деревьев при их полевой обработке. Сравнение значений коэффициентов детерминации уравнений (1) и (2) со значениями этого показателя у уравнений (4)–(11) позволяет сделать заключение, что на основе регрессионных уравнений с определяющим фактором D^2H фитомасса стволов оценивается значительно точнее, чем кроны и хвои.

Наглядное представление о характере зависимости фитомассы кроны от показателя D^2H можно получить по графическим данным, построенным в качестве примера по двум совокупностям модельных деревьев (рис. 3).

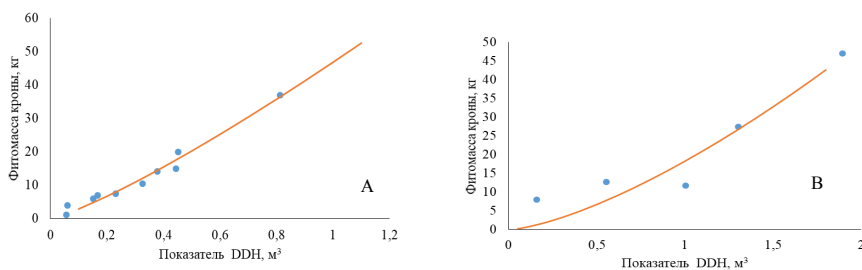


Рис. 3. Зависимость фитомассы кроны модельных деревьев от их показателя D^2H :

A – по группе молодых деревьев сосны; *B* – по группе старшевозрастных деревьев лиственницы

[Fig. 3. Dependence of crown phytomass of model trees on their D^2H index:

A - for the group of young pine trees; B - for the group of older larch trees: on the X-axis - Trunk phytomass, on the Y-axis - Index D^2H , m^3]

Теоретические линии регрессии на рис. 3 для группы молодых деревьев сосны получены по уравнению (4), а для группы старшевозрастных деревьев лиственницы – по уравнению (10) (см. табл. 4). Графические данные подтверждают нелинейность исследуемых зависимостей и правильность подбора аппроксимирующей функции. По фитомассе хвои получены практически такие же результаты, что и по фитомассе кроны, поэтому по этой фракции графики не приведены.

В целом приведенные выше материалы показывают, что разработанные уравнения вполне корректны и адекватны эмпирическим данным и приемлемы для оценки надземной фитомассы на уровне древостоев. Область их использования ограничивается диапазонами изменения значений D^2H в древостоях опытных участков.

С использованием разработанных уравнений по материалам фактического распределения деревьев на пробных площадках и полигонах по показателю D^2H определены запасы фитомассы на единице площади. При этом вначале вычислялась фитомасса для каждого учтенного на опытных объектах дерева. Затем суммированием фитомассы деревьев получены данные для

древостоя в целом. Причем при оценке фитомассы крон (хвои) на объектах предварительно формировались две выборки деревьев с учетом их возраста. Результаты соответствующих расчетов приведены в табл. 5.

Материалы, приведенные в табл. 5, позволяют отметить следующее. Надземная фитомасса древостоев на всех профилях существенно уменьшается по мере продвижения от нижнего ВУ к верхнему. На Южном Крака средняя по всем профилям фитомасса древостоев на третьем уровне (72,85 т/га) более чем в 15 раз выше, чем на первом (4,73 т/га). На Северном Крака разница по этому показателю между древостоями нижнего и верхнего уровней еще более внушительна: фитомасса древостоев на нижнем уровне (98,68 т/га) в 58,4 раза превышает фитомассу на верхнем (1,69 т/га). На среднем и нижнем уровнях этот показатель выше на Северном Крака (в 1,05 и 1,35 раза соответственно), а на верхнем – на Южном Крака (в 4,6 раза). В обоих горных массивах уменьшение фитомассы при переходе от среднего уровня к верхнему выражено в значительно большей степени, чем при переходе от нижнего к среднему. Так, фитомасса древостоев на среднем уровне выше, чем на верхнем на Южном Крака в 8,5 раза, а на Северном – в 24,9 раза. При переходе от нижнего уровня к среднему фитомасса древостоев уменьшается не столь значительно: на Южном Крака – в 1,7 раза, а на Северном – в 2,3 раза.

В формировании надземной фитомассы древостоев на исследуемых горных массивах определяющая роль принадлежит сосне. Ее доля колеблется на Южном Крака от 76,5 (на первом уровне) до 97,7% (на втором), а на Северном Крака – от 66,9 (на третьем уровне) до 91,1% (на первом).

Результаты исследований фракционного состава надземной фитомассы древостоев свидетельствуют, что в ней преобладают стволы и ветви – органы, длительно депонирующие органическое вещество. Причем чем выше возраст органа дерева, тем больше его удельный вес в общей фитомассе. Так, на разных ВУ исследуемых профилей доля стволовой массы сосны колеблется в среднем от 73,6 до 81,0%, а хвои – только от 7,7 до 8,1%. Древостои лиственницы по сравнению с сосновыми характеризуются более высоким участием стволовой массы (от 79,5 до 84,8%) и низкой долей хвои (от 3,3 до 6,7%) в общей надземной массе. Различия между сосновыми и лиственничными древостоями по структуре надземной фитомассы обусловлены как их таксационными показателями, так и биологическими особенностями данных древесных пород. В целом результаты данных исследований свидетельствуют о принципиальном сходстве полученных нами данных с известными в специальной литературе материалами исследований фитомассы деревьев и древостоев при небольшом количественном расхождении некоторых показателей [28, 31, 32].

Рядом исследований выявлено, что при продвижении вглубь континента и в горы снижается фитомасса всех фракций деревьев [33]. При этом в холодных климатических поясах увеличение осадков приводит к снижению накопления фитомассы, а в теплых – к увеличению. Ухудшение условий ро-

Таблица 5 [Table 5]
Запасы надземной фитомассы по видам на различных высотных уровнях (ВУ) исследуемых высотных профилей, т/га
[Stocks of aboveground phytomass by species at different altitude levels of the studied altitude transects, ton/ha]

Профиль [Transect]	ВУ [Altitudi- nal level]	Наземная фитомасса [Aboveground phytomass]										Фитомасса хвои в кроне [Phytomass of needles in the crown]		
		Всего [Total]			В том числе [Including]						Ps	Ls	итого [total]	
		Ps	Ls	итого [total]	стволов [trunk]			крон [crown]						
					Ps	Ls	итого [total]	Ps	Ls	итого [total]	Ps	Ls	итого [total]	
Южный Крака [Southern Kraka]														
1 – Большой Башарт [Bolshoi Bashart]	1–2	1,62	2,75	4,37	1,30	2,22	3,52	0,32	0,53	0,85	0,12	0,13	0,25	
	3	35,28	10,14	45,42	28,52	8,21	36,73	6,76	1,93	8,69	2,69	0,46	3,15	
2 – Башарт [Bashart]	1	1,85	0,58	2,43	1,46	0,47	1,93	0,39	0,11	0,50	0,14	0,03	0,17	
	2	40,59	1,85	42,44	32,43	1,57	34,00	8,16	0,28	8,44	3,13	0,05	3,18	
	3	66,67	0,46	67,13	53,19	0,42	53,61	13,48	0,04	13,52	5,13	0,01	5,14	
3 – Авдэктэ [Avdekте]	1	7,38	–	7,38	5,84	–	5,84	1,54	–	1,54	0,56	–	0,56	
	2	37,74	–	37,74	29,56	–	29,56	8,18	–	8,18	3,03	–	3,03	
	3	86,02	19,98	106,00	56,70	15,68	72,38	29,32	4,30	33,62	7,34	1,19	8,53	
4 – Профиль-полигон [Bashart-polygon]	1–2	0,98	3,17	4,15	0,76	2,43	3,19	0,22	0,74	0,96	0,22	0,22	0,44	
В среднем на Южном Крака [Average on Southern Kraka]	1	3,62	1,11	4,73	2,87	0,90	3,77	0,75	0,21	0,96	0,28	0,05	0,33	
	2	39,17	0,92	40,09	31,00	0,78	31,78	8,17	0,14	8,31	3,08	0,03	3,11	
	3	62,66	10,19	72,85	46,14	8,10	54,24	16,52	2,09	18,61	5,05	0,56	5,61	
Северный Крака [Northern Kraka]														
5 – Суртанды [Surtandy]	1	0,51	–	0,51	0,41	–	0,41	0,10	–	0,10	0,004	–	0,004	
	2	54,33	0,074	54,404	43,61	0,07	43,68	10,72	0,004	10,724	4,20	0,0003	4,2003	
	3	77,76	3,03	80,79	62,72	2,53	65,25	15,04	0,50	15,54	5,95	0,12	6,07	
	4	95,12	–	95,12	75,8	–	75,8	19,32	–	19,32	7,00	–	7,00	

Окончание табл. 5 [Table 5 (end)]

Профиль [Transect]	ВУ [Altitudi- nal level]	Наземная фитомасса [Aboveground phytomass]										Фитомасса хвои в кроне [Phytomass of needles in the crown]		
		Всего [Total]			В том числе [Including]						Ps	Ls	итого [total]	
		Ps	Ls	итого [total]	стволов [trunk]		крон [crown]		Ps	Ls				итого [total]
					Ps	Ls	Ps	Ls						
6 – Малый Саргая [Malay Sargaya]	1	3,48	–	3,48	2,82	–	2,82	0,66	–	0,66	0,27	–	0,27	
	2	49,75	21,54	71,29	40,48	16,83	57,31	9,27	4,71	13,98	3,93	1,30	5,23	
	3	80,82	48,68	129,5	66,25	38,13	104,38	14,57	10,55	25,12	6,35	2,96	9,31	
7 – Шигаи [Shigai]	1	1,39	0,21	1,6	1,11	0,18	1,29	0,28	0,03	0,31	0,11	0,01	0,12	
	2	19,9	3,28	23,18	16,04	2,8	18,84	3,86	0,48	4,34	1,6	0,1	1,7	
	3	80,5	23,9	104,4	64,89	18,61	83,50	15,61	5,29	20,9	6,06	1,47	7,53	
8 – Централь- ный Акбиик [Central Akbiik]	1	0,76	0,40	1,16	0,61	0,32	0,93	0,15	0,08	0,23	0,06	0,02	0,08	
	2	10,83	8,55	19,38	8,58	6,94	15,52	2,25	1,61	3,86	0,79	0,39	1,18	
	3	25,17	54,86	80,03	20,28	44,67	64,95	4,89	10,19	15,08	1,89	2,56	4,45	
В среднем на Северном Крака [Average on Northern Kraka]	1	1,54	0,15	1,69	1,24	0,12	1,36	0,30	0,03	0,33	0,11	0,01	0,12	
	2	33,70	8,36	42,06	27,18	6,66	33,84	6,53	1,70	8,23	2,63	0,35	3,08	
	3	66,06	32,62	98,68	53,54	25,98	79,52	12,53	6,63	19,16	5,06	1,78	6,84	

Примечание [Note]. Ps – *Pinus sylvestris*, Ls – *Larix sibirica*.

ста приводит к уменьшению, в первую очередь, фитомассы хвои и ветвей, стволовая масса меняется в меньшей степени. Чем жёстче условия роста древесных растений, тем меньше доля надземной фитомассы в общем составе [2, 7]. Накопление общей надземной фитомассы и структурных частей зависит от биологических особенностей каждого вида и возраста [34].

В работах, выполненных на верхней границе лесов с горными тундрами на Урале и в других субарктических регионах, показано климатогенное увеличение продуктивности древостоев [8, 19, 35–37]. При этом работ по структуре и накоплению фитомассы, выполненных на стыке лесов с горными степями, в специальной литературе нами не найдено. Хотя по фитомассе сомкнутых насаждений лесов Уральского региона России, и в целом по всему миру опубликованных данных различными исследователями достаточно много [38].

Формирование фитомассы древостоев в экотоне лес – горная степь в связи с изменением границы леса за последние 30 лет. Сравнение площади горных степей в 1986 и 2016 гг., произведенное нами ранее, показало [13, 14], что в этом районе произошло существенное (на 17,6%) уменьшение их площади в связи с интенсивной экспансией лесов. Выявленные безлесные участки площадью 6 559,8 га на Южном Крака; 1 923,6 га – на Среднем Крака и 3 176,6 га – на Северном Крака на основе карт ГосГисЦентра в 1986 г. за последние 30 лет заросли сомкнутым лесом на 958,6; 232,3 и 892,7 га соответственно. Для расчета увеличения запасов надземной фитомассы древостоев в исследуемом районе мы умножили полученные значения разности площади на разницу между средним запасом фитомассы в сомкнутых лесах (3 ВУ) и редколесьях (2 ВУ). Так, на безлесных пространствах сомкнутые насаждения (с покрытием крон более 35–40%) формируются постепенно, сначала появляются единичные деревья, далее со временем количество их увеличивается, превращаясь в редколесья, затем – в сомкнутые насаждения. Редколесья и ранее обладали определенным запасом фитомассы, который в последние десятилетия увеличивается по мере увеличения густоты и размеров произрастающих в них деревьев.

Наши расчеты показали, что в связи с увеличением площади лесов за последние 30 лет запас фитомассы древостоев в экотоне увеличился на 32,8 т/га на Южном Крака, на 56,6 т/га на Северном Крака (см. табл. 5). Так как на Среднем Крака профили не заложены, было принято решение условно увеличение фитомассы принять как среднюю между двумя первыми, т.е. на 44,7 т/га (массив гор находится между Южным и Северным Крака). Заращение горных степей и продвижение границы леса привели к приросту общей надземной фитомассы древостоев в целом в массиве гор Южный Крака на 31,4 тыс. т, на 10,4 и 50,5 тыс. т – в массивах Средний Крака и Северный Крака соответственно.

Смещение границы лесов как следствие увеличения их площади в различных горных регионах мира в связи с изменениями климата приводится

в работах других исследователей. Это, в свою очередь, приводит к увеличению запасов фитомассы лесов на экотоне верхней границы леса [8, 14, 19, 30].

Ранее Д.А. Волков [39] на основе анализа космоснимков Landsat изучил динамику за 1984 и 2016 гг. границы леса и экстразональных горных степей в массиве гор Южный Крака. Методом дешифрирования выявил границы леса и степи. Автор заключает, что в пределах горного массива Южный Крака, находящегося на территории Башкирского заповедника, за последние 30 лет имело место зарастание горных степей древесной растительностью на 20,6%. Аналогичные данные получены П.А. Моисеевым с соавт. [13] в массиве гор Южный Крака. В специальной литературе имеются сведения об интенсификации возобновления в последние десятилетия в Забайкалье, на Алтае, в Монголии и в некоторых других горностепных областях [2, 10, 26].

Значительный сдвиг границы и увеличение площади лесов за последние десятилетия П.А. Моисеев с соавт. объясняют тем, что деревьям «труднее» заселять безлесные пространства, чем участки, где уже имеются, хотя и редкие, деревья, за счет освоения пространства между ними. Зарастание редколесий привело к резкому увеличению сомкнутости древостоев и продвижению границы сомкнутых лесов [19].

Результаты наших исследований свидетельствуют о том, что в массиве гор Крака в конце XX и начале XXI в. произошло увеличение площади лесов и увеличение запаса фитомассы. На наш взгляд, интенсивное зарастание горных степей древесной растительностью, увеличение сомкнутости и продвижение границы лесов на остепненных склонах обусловлены влиянием на эти процессы общих для всей территории факторов, которыми могут быть только климатические.

Анализ данных двух метеостанций («Башгосзаповедник», расположенной в 5 км от исследуемых профилей на Южном Крака, и «Белорецк», находящейся в 15 км от профилей на Северном Крака) показал, что в период с 1930–2015 гг. было выявлено повышение на 0,2–0,6 °С средних месячных температур воздуха в мае, июне и июле и их снижение на 0,1–0,2 °С в августе. В результате за вегетационный период (май–август) увеличение температур воздуха составило 0,3 °С. В октябре–марте средние температуры воздуха отдельных месяцев увеличились на 0,4–1,2 °С, что привело в целом к росту средней температуры холодного периода года на 1,0 °С. Таким образом, за последние 90 лет тренд повышения средней температуры воздуха очевиден. При этом сравнение средних годовых сумм осадков показало, что в мае и августе произошло их увеличение на 4–7 мм, а в июне, июле и сентябре, наоборот, снижение на 1–6 мм. В целом для теплого периода года увеличение суммы осадков составило 3 мм (около 1%). В холодный период года (с октября по апрель) повышение суммы осадков на 3–11 мм отмечено во все месяцы, что составляет 41 мм (16,5%) для всего периода. Увеличение температуры воздуха и повышение осадков в зимний период обуславливают

меньшее промерзание почв, что, в свою очередь, приводит к уменьшению расхода талых вод на поверхностный сток и накоплению влаги. Это способствует активному росту деревьев в начале вегетационного сезона. Закономерность по массовой экспансии светлохвойных деревьев в горные степи при увеличении количества осадков подтверждена исследованиями в Ильменских горах на Южном Урале [25], а также и на Среднем Урале [40, 41].

Заключение

Структура и морфометрическая характеристика деревьев сосны и лиственницы меняются в зависимости от расположения на различных ВУ экотона лес – степь на склонах гор массива Крака. На верхних частях склона произрастают единичные деревья, которые под действием жестких условий среды имеют низкорослую, сильно сбежистую форму. В средних и нижних частях количество деревьев возрастает многократно, меняется также таксационная характеристика древостоев. Значительно отличаются показатели древостоев на массиве гор Южный Крака, где на верхних уровнях возраст деревьев выше, чем на Северном Крака.

Фитомасса деревьев меняется в зависимости от породы, их диаметра, высоты ствола и возраста, а в горах меняется от расположения на различных высотных уровнях склона, от которого зависит габитус деревьев. В экстремальных условиях в формировании фитомассы наблюдаются закономерные изменения не только абсолютных значений фракций надземной фитомассы деревьев, но и соотношение их между собой.

В связи с увеличением температуры и количества осадков в последние десятки лет, которое особенно выражено в районе исследований в холодный период года, происходит экспансия леса на горные степи и увеличение их площади на более чем 2 тыс. га. Наибольшее возобновление древостоев наблюдается в редколесьях, где на свободных от деревьев пространствах создаются наиболее благоприятные условия для появления и роста молодых деревьев, которые, разрастаясь, приводят к увеличению сомкнутости, а это в свою очередь, – к смещению вверх по склонам верхней границы сомкнутых лесов.

Наблюдаемое интенсивное зарастание горных степей в массиве гор Крака и смещение границы сомкнутых лесов привели к увеличению запаса фитомассы на десятки тысяч тонн, что эквивалентно долгосрочному связыванию около 46,2 тыс. т свободного углерода атмосферы Земли (из расчета, что содержание углерода в фитомассе около 50%).

Коллектив авторов благодарит за помощь в сборе полевого материала м.н.с. М.О. Бубнова (ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург), студентов Илью Махмутова и Анастасию Петрову (УрФУ, г. Екатеринбург) и Кирилла Волкова и Александра Константинова (УГЛТУ, г. Екатеринбург).

Литература

1. Изменение климата, 2013 г. Физическая научная основа: вклад Рабочей группы I в Пятый доклад об оценке Межправительственной группы экспертов по изменению климата: Резюме для политиков / под ред. Т.Ф. Стокера и др. Швейцария: МГЭИК, 2013. 34 с. URL: http://climate2013.org/images/report/WG1AR5_SPM_brochure_ru.pdf
2. Dulamsuren С., Wommelsdorf Т., Zhao F., Xue Y., Zhumadilov B.Z., Leuschner С., Hauck M. Increased summer temperatures reduce the growth and regeneration of Larix sibirica in Southern boreal forests of Eastern Kazakhstan // Ecosystems. 2013. Vol. 16. PP. 1536–1549. doi: [10.1007/s10021-013-9700-1](https://doi.org/10.1007/s10021-013-9700-1)
3. Ваганов Е.А., Круглов В.Б., Васильев В.Г. Дендрохронология : учеб. пособие. Красноярск : СФУ, 2008. 120 с.
4. Кобак К.И., Кондрашова Н.Ю. Изменения локализации природных зон при глобальном потеплении // Экология. 1992. № 3. С. 9–18.
5. Lindroth A., Grelle A., More'n A.-S. Long-term measurements of boreal forest carbon balance reveal large temperature sensitivity // Global Change Biol. 1998. № 4. PP. 443–450. doi: [10.1046/j.1365-2486.1998.00165.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1998.00165.x)
6. Усолцев В.А., Цепордей И.С., Часовских В.П. Фитомасса деревьев двухвойных сосен Евразии: аддитивные модели в климатических градиентах // Сибирский лесной журнал. 2019. № 1. С. 44–56. doi: [10.15372/SJFS20190104](https://doi.org/10.15372/SJFS20190104)
7. Грабовский В.И., Замолотчиков Д.Г. Зависимость запасов древесины в лесах России от климатических параметров // Лесоведение. 2019. № 2. С. 83–92. doi: [10.1134/S0024114819020025](https://doi.org/10.1134/S0024114819020025)
8. Григорьев А.А., Дэви Н.М., Кукарских В.В., Вьюхина С.О., Галимова А.А., Моисеева П.А., Фомин В.В. Структура и динамика древостоев верхней границы леса в западной части плато пунторана // Экология. 2019. № 4. С. 243–254. doi: [10.1134/S0367059719040073](https://doi.org/10.1134/S0367059719040073)
9. Bunn A.G., Goetz S.J. Trends in Satellite-Observed Circumpolar Photosynthetic Activity from 1982 to 2003: The Influence of Seasonality, Cover Type, and Vegetation Density // Earth Interactions. 2006. Vol. 10 (12). PP. 1–19. doi: [10.1175/EI190.1](https://doi.org/10.1175/EI190.1)
10. Сизых А.П. Картографическое изучение растительных сообществ контакта сред // Успехи современного естествознания. 2015. № 1–4. С. 621–634.
11. Ren P., Ziaco E., Rossi S., Biondi F., Prislán P., Liang E. Growth rate rather than growing season length determines wood biomass in dry environments // Agricultural and Forest Meteorology. 2019. № 271. PP. 4653. doi: [10.1016/j.agrformet.2019.02.031](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.02.031)
12. Жирнова Т.В., Ямалов С.М., Миркин Б.М. Степи Башкирского государственного природного заповедника: анализ вклада ведущих факторов и синтаксономия // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112, вып. 5. С. 36–45.
13. Моисеев П.А., Гайсин И.К., Бубнов М.О., Моисеева О.О. Динамика древесной растительности на участках остепненных склонов Южного Края в последние 80 лет // Экология. 2018. № 2. С. 157–162. doi: [10.7868/S0367059718020105](https://doi.org/10.7868/S0367059718020105)
14. Гайсин И.К., Моисеев П.А., Махмутова И.И., Низаметдинов Н.Ф., Моисеева О.О. Экспансия древесной растительности в экотоне лес – горная степь на Южном Урале в связи с изменениями климата и влажности местообитаний // Экология. 2020. № 4. С. 251–264. doi: [10.31857/S0367059720040071](https://doi.org/10.31857/S0367059720040071)
15. Агроклиматические ресурсы Башкирской АССР: справочник / подгот. Г.С. Халевицкая, М.И. Бабкина, В.В. Кузнецова и др. Л. : Гидрометеиздат, 1976. 235 с.
16. Атлас Республики Башкортостан / авт. коллектив: Р.Ф. Абдрахманов и др. ; гл. ред. И.М. Япаров ; отв. ред. Н.И. Островская и др. Уфа : Омская картогр. ф-ка : Роскартография, 2005. 419 с.

17. Miller R.F., Rose J.A. Fire history and western juniper encroachment in sagebrush steppe // Journal of Range Management. 1999. Vol. 52, № 6. PP. 550–559.
18. Усольцев В.А., Нагимов З.Я. Методы таксации фитомассы древостоев. Методические указания для студентов-дипломников специальности 1512. Свердловск : УЛТИ, 1988. 46 с.
19. Моисеев П.А., Галимова А.А., Бубнов М.О., Дэви Н.М., Фомин В.В. Динамика древостоев и их продуктивности на верхнем пределе произрастания в Хибиных на фоне современных изменений климата // Экология. 2019. № 5. С. 341–355.
20. Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H., Bachelet D., McDowell N. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests // Forest Ecology and Management. 2009. Vol. 259, № 4. PP. 660–684. doi: [10.1016/j.foreco.2009.09.001](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001)
21. Гайсин И.К., Риянова И.И., Петрова А.А. Экспансия леса на экстразональные горные степи массива Крака // Экология и природопользование: прикладные аспекты : IX Международная научно-практическая конференция (Уфа, Россия, 1–4 апреля 2019 г.) / под ред. А.Ю. Кулагина. Уфа : Аэтерна, 2019. Т. 1. С. 73–82.
22. Woodward A., Schreiner E.G., Silsbee D.G. Climate, geography, and tree establishment in subalpine meadows of the Olympic Mountains, Washington, U.S.A. // Arct. Alp. Res. 1995. Vol. 27, № 3. PP. 217–225. doi: [10.2307/1551952](https://doi.org/10.2307/1551952)
23. Devi N., Hagedorn F., Moiseev P.A. et al. Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20th century // Global Change Biology. 2008. № 14. PP. 1581–1591. doi: [10.1111/j.1365-2486.2008.01583.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01583.x)
24. Сизых А.П., Воронин В.И. Структурно-динамическая организация растительных сообществ, формирующихся в зоне контакта леса и аazonальных (экстразональных) степей, а также внутри зональных лесостепей в бассейне оз. Байкал // Изв. Иркутского гос. ун-та. Серия: Биология. Экология. 2011. Т. 4, № 3. С. 36–40.
25. Золотарева Н.В., Золотарев М.П. Феномен облесения степных участков на Среднем Урале и его вероятные причины // Экология. 2016. № 6. С. 414–425. doi: [10.7868/S0367059716060159](https://doi.org/10.7868/S0367059716060159)
26. Xu C., Liu H., Anenkhonov O.A., Sandanov D.V., Balsanova L.D., Naidanov B.B., Korolyuk A.Y., Wu X. Long-term forest resilience to climate change indicated by mortality, regeneration, and growth in semiarid southern Siberia // Global Change Biology. 2017. № 23. PP. 2370–2382. doi: [10.1016/j.ecolind.2015.04.012](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.04.012)
27. Семечкина М.Г. Структура фитомассы сосняков. Новосибирск : Наука, 1978. 165 с.
28. Усольцев В.А. Моделирование структуры и динамики фитомассы древостоев. Красноярск : Изд-во Краснояр. ун-та, 1985. 192 с.
29. Бубнов М.О., Дэви Н.М., Нагимов З.Я. Особенности формирования надземной фитомассы деревьев у различных жизненных форм ели сибирской на массиве Ирмель (Южный Урал) // Вестник Башкирского государственного аграрного университета. 2015. № 4 (36). С. 91–94.
30. Здорнов И.А., Нагимов З.Я. Фитомасса деревьев березы в придорожных защитных лесных полосах Северного Казахстана // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2019. Вып. 226. С. 20–32.
31. Усольцев В.А. Фитомасса лесов Северной Евразии. Нормативы и элементы географии. Екатеринбург : УрО РАН, 2002. 763 с.
32. Нагимов З.Я. Закономерности роста и формирования надземной фитомассы сосновых древостоев : дис. ... д-ра с.-х. наук. Екатеринбург : Уральская государственная лесотехническая академия, 2000. 577 с.
33. Усольцев В.А., Цепордей И.С., Осмирко А.А., Ковязин В.Ф., Часовских В.П., Азаренок В.А., Азаренок М.В., Кузьмин Н.И. Моделирование аддитивной структуры биомассы древостоев *Pinus L.* в климатических градиентах Евразии // Известия Санкт-

- Петербургской лесотехнической академии. 2018. № 225. С. 28–46. doi: [10.21266/2079-4304.2018.225.28-46](https://doi.org/10.21266/2079-4304.2018.225.28-46)
34. Нагимов З.Я., Коростелев И.В., Шевелина И.Ф. Таксация леса : учеб. пособие. Екатеринбург : Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2006. 300 с.
 35. Нагимов З.Я., Моисеев П.А., Бартыш И.В., Рахманов А.А., Григорьев А.А. Структура и фитомасса березовых древостоев на верхней границе леса в условиях Северного Урала // Вестник Московского государственного университета леса. Лесной вестник. 2008. № 3 (60). С. 61–67.
 36. Моисеев П.А., Бубнов М.О., Дэви Н.М., Нагимов З.Я. Изменение структуры и фитомассы древостоев на верхнем пределе их произрастания на Южном Урале // Экология. 2016. № 3. С. 163–172. doi: [10.7868/S0367059716030082](https://doi.org/10.7868/S0367059716030082)
 37. Kullman L., Öberg L. Post-Little Ice Age tree line rise and climate arming in the Swedish Scandes: A landscape ecological perspective // J. Ecol. 2009. Vol. 7. PP. 415–429. doi: [10.1111/j.1365-2745.2009.01488.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01488.x)
 38. Усольцев В.А. Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Eurasian forest biomass and primary production data / отв. ред. С.Г. Шиятов. Екатеринбург : УрО РАН, 2010. 570 с.
 39. Волков Д.А. Дистанционный мониторинг многолетней динамики границы леса и горной степи в Башкирском заповеднике: методика и результаты // Уральский экологический вестник. 2017. № 1. С. 24–28.
 40. Баландин С.В. Динамика степной растительности Уктусских гор (Средний Урал) // Ботанический журнал. 2001. Т. 86, № 5. С. 103–110.
 41. Князев М.С., Золотарёва Н.В., Подгаевская Е.Н. Реликтовые фрагменты лесостепи в Зауралье // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, №10. С. 28–44.
 42. Замалодчиков Д.Г. Системы оценки и прогноза запасов углерода в лесных экосистемах // Устойчивое лесопользование. 2011. № 4 (29). С. 15–22.

*Поступила в редакцию 27.04.2021 г.; повторно 16.09.2021 г.;
принята 17.12.2021 г.; опубликована 29.12.2021 г.*

Авторский коллектив:

Гайсин Ильдар Кадинович, м.н.с. Башкирского государственного природного заповедника (Россия, 453580, Республика Башкортостан, Бурзянский р-н, с. Старосубхангулово, ул. Карат, 2).

E-mail: i.gaisin2012@yandex.ru

Моисеев Павел Александрович, д-р биол. наук, зав. лаборатории геоинформационных технологий, Институт экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-4808-295X>

E-mail: moiseev@ipae.uran.ru

Балакин Дмитрий Сергеевич, м.н.с. лаборатории геоинформационных технологий, Институт экологии растений и животных УрО РАН (Россия, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202).

E-mail: dmitrijbalakin047@gmail.com

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-7339-1266>

Нагимов Зуфар Ягфарович, д-р с.-х. наук, чл.-корр. РАН, профессор, директор Института леса и природопользования Уральского государственного лесотехнического университета (Россия, 620100, г. Екатеринбург, Сибирский тракт, 36, УЛК-2).

E-mail: nagimovzy@m.usfeu.ru

For citation: Gaisin IK, Moiseev PA, Balakin DS, Nagimov ZYa. The structure of tree stands and features of their phytomass accumulation on the stepped slopes of the Kraka Mountain massif (Southern Urals). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology.* 2021;56:125-151. doi: [10.17223/19988591/56/6](https://doi.org/10.17223/19988591/56/6)

Ildar K. Gaisin¹, Pavel A. Moiseev², Dmitry S. Balakin², Zufar Ya. Nagimov³

¹*Bashkir State Nature Reserve, Starosubkhangulovo village, Republic of Bashkortostan, Russian Federation*

²*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russian Federation*

³*Ural State Forest Engineering University, Yekaterinburg, Russian Federation*

The structure of tree stands and features of their phytomass accumulation on the steepified slopes of the Kraka Mountain massif (Southern Urals)

Against the general background of an increase in global temperature and spatio-temporal rearrangements in the distribution of precipitations in the 20th century, there are significant changes in the structure and properties of terrestrial ecosystems at all levels of biosphere organization, while their carbon-depositing role is widely discussed in connection with an increase in the concentration of carbon dioxide (CO₂) in the last century. In the massif of the Kraka mountains (South Urals), extrazonal mountain (petrophytic) steppes are located on the southern, highly insolated slopes of the ridges, where peculiar harsh conditions are formed that restrict the growth of woody plants. Due to climate change, forests are expanding to mountain steppes and their area is increasing. The aim of our research is to study the contemporary structure of tree stands and the features of their phytomass accumulation in the transition zone between the forest and mountain steppes on the slopes of the Kraka mountains (53°15' – 53°50'N, 57° 36' – 58°12'E), as well as to assess their changes in the last decades (*See Fig. 1*).

In the massifs of the North and South Kraka mountains on the forest-mountain steppe ecotone, 8 altitudinal transects were installed, with division into levels depending on the crown density: the upper (first) – at the upper border of the sparse tree stands (groups of trees with crown density 0.05–0.1), middle (second) – at the upper border of open forests (crown density 0.2–0.3), lower (third) – at the upper border of closed forests (crown density 0.4–0.5). At the lower and middle altitudinal levels, 3 plots with a size of 20 × 20 m were installed. At the upper level, polygons were set up in the form of a rectangle with a size of 1–3 hectares. On Bashart Mount, a polygon profile was installed, without division into levels due to the mosaic distribution of trees along the entire profile. For each tree, the following parameters were determined: height, trunk diameter at the base and at a height of 1.3 m, crown projection diameter in two directions, and vital state. To determine the age of trees with a diameter of more than 3 cm, a bored wood sample (core) was taken. The age was determined using standard dendrochronological methods. The data on the phytomass of 16 model pine trees and 12 larch trees were obtained with subdivision into the following fractions: phytomass of the trunk, branches, needles and generative organs. The trunk phytomass in the bark was determined by direct weighing in the field with an accuracy of 50 g, for which the trunk was cut into meter sections. The percentage of dry matter, both in the wood and in the bark, is determined by the discs cut from the ends of the sawn sections. Wood and bark from the discs were weighed with an accuracy of 0.1 g at the site, and then they were sent to the laboratory for further drying and determination of their weight in an absolutely dry state. When determining the phytomass of the crown and its structural parts, all branches from the trunk were chopped off. The total weight of the crown was determined by direct weighing at the site in the field, after which the crown was divided into parts covered with needles and without them, and they were weighed separately. A sample of up to 20–30% of the total weight was taken. The needles in the sample were separated from the branches and weighed. To determine the absolutely dry matter, a sample weighing 30–60 g was taken from each crown fraction for subsequent drying to an absolutely dry state in laboratory conditions.

The assessment of the scale of changes in the area of treeless territories on the slopes of the Kraka mountain ranges was carried out using the functionality of the SAS.Planet 160707 program. Using the “tools” from the “Tags” tab, on the basis of the images in the layers of modern (2015) satellite images of sub-meter resolution and maps (~ 1986) of the GosGisCentre (M 1: 25000), all non-forested areas were identified where the forest stands below 35-40%. For each treeless territory, its area was estimated in 1986 and 2016.

Comparative characteristics of the habitat within the ecotone between closed forests and the mountain steppe and the patterns of changes in the morphometric parameters of tree stands at different altitude levels on the slopes of the South Kraka massif showed that the trunk diameter, height and age of trees increase from the lower to the upper level. At the upper level, single, old-growth, strongly intermittent trees are most often found. Down the slope, the number of trees at the middle level increases 15 times, and 40 times at the lower level. At the same time, the average age and diameter of trees decrease, while the height increases. In the North Kraka, the average values of the diameter, height and age, on the contrary, decrease from the lower to the upper level. Here the number and the average age of trees are significantly lower than in the South Kraka, especially at the upper levels (*See Table 2*).

On the basis of the set of model trees of Scots pine and Sukachev larch, we studied the dependences of the aboveground phytomass and fractional structure (trunk, crown, needles) between different parameters of trees. We developed regression equations for the total aboveground phytomass of trees, as well as of the trunk, crown and needles from the diameter at the base and the height of the trunk (*See Fig. 2 and 3; Table 4*). On the basis of the equations, the reserves of aboveground phytomass were calculated for all altitudinal levels of the studied transects, and separately for the South and North Kraka mountains. The revealed features of the accumulation of phytomass of various fractions of trees and their ratio depend on the altitudinal position in the ecotone, the age and tree species.

We found out that the total aboveground phytomass of stands at the upper border of closed forests on average for all profiles in the South Kraka is 72.9 ton /ha and ranges from 45.4 to 106 ton /ha. When moving to the upper border of open forests, it decreases 1.8 times and averages 40.1 ton / ha (37.7–42.4 ton / ha). Towards the border of sparse tree stands, the aboveground phytomass of stands is reduced by almost 16 times - to 4.4 ton/ ha (2.4–7.4 ton / ha). In the North Kraka mountain massif, the aboveground phytomass of stands at the border of closed forest and open woodlands is significantly higher than in the Southern Kraka, averaging 98.7 and 42.1 ton / ha, respectively, with a 2.3-time decrease in phytomass. In the sparse tree stands, on the contrary, the phytomass of stands is lower than in the South Kraka, averaging 1.69 ton / ha across all transects, which is almost 60 times less than at the third altitudinal level (*Table 5*).

Analysis of climate change over the past 80 years showed that in the study area there was a 1.3°C increase in air temperature and an increase in precipitations by 41 mm, which are most pronounced during the cold season. Climate change had a favorable effect on the growth of woody plants, which led to an active overgrowth of mountain steppes with forests, as well as an increase in the density of woodlands. Over the past 30 years, there has been a decrease in the total area of treeless territories on the slopes of the mountains in the Kraka massif by more than 2 thousand hectares (17.6%).

The overgrowth of mountain steppes with woody vegetation in the Kraka mountains led to an increase in the area of forests and the stock of phytomass concentrated in them equals to 92.3 thousand tons. This is equivalent to the long-term binding of approximately 42.6 thousand tons of free carbon of the Earth’s atmosphere.

The paper contains 3 Figures, 5 Tables, and 42 References.

Key words: *Pinus sylvestris*; *Larix sibirica*; forest expansion; phytomass of tree stands; Kraka mountains, South Urals.

Funding: This work was carried out within the framework of the state assignment of the Federal State Budgetary Institution “Bashkir State Reserve”, the Federal State Budgetary Scientific Institution of the Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences and the Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education of Ural State Forestry University.

Acknowledgments: The authors thank junior researcher Maxim O. Bubnov (Laboratory of Dendrochronology, IPAE, UB RAS, Yekaterinburg), and students Iliya Makhmutova and Anastasiya Petrova (Ural Federal University, Yekaterinburg), as well as Kirill Volkov and Alexandr Konstantinov (Ural State Forest Engineering University, Yekaterinburg) for their help in collecting field material.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. *Izmenenie klimata, 2013 g.* Fizicheskaya nauchnaya osnova: vklad Rabochey gruppy I v Pyaty doklad ob otsenke Mezhpri-vitel'svennoy gruppy ekspertov po izmeneniyu klimata: Rezyume dlya politikov [Climate change, 2013. The Physical Science Basis: Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change: A Summary for Policymakers]. Stoker TF, editor. Switzerland: MGEIK; 2013. 34 p. In Russian. Available at: http://climate2013.org/images/report/WG1AR5_SPM_brochure_ru.pdf (accessed: 15.04.2021)
2. Dulamsuren C, Wommelsdorf T, Zhao F, Xue Y, Zhumadilov BZ, Leuschner C, Hauck M. Increased summer temperatures reduce the growth and regeneration of *Larix sibirica* in Southern boreal forests of Eastern Kazakhstan. *Ecosystems*. 2013;16:1536-1549. doi: [10.1007/s10021-013-9700-1](https://doi.org/10.1007/s10021-013-9700-1)
3. Vaganov EA, Kruglov VB, Vasil'ev VG. Dendrokronologiya: Uchebnoe posobie [Dendrochronology: Tutorial]. Krasnoyarsk: SFU Publ.; 2008. 120 p. In Russian
4. Kobak K.I. Kondrashova N.Yu. Izmeneniya lokalizatsii prirodnykh zon pri global'nom potepelenii [Changes of natural zone localization during global warming]. *Ekologiya*. 1992;3:9-18. In Russian
5. Lindroth A, Grelle A, More'n A-S. Long-term measurements of boreal forest carbon balance reveal large temperature sensitivity. *Global Change Biol*. 1998;4:443-450. doi: [10.1046/j.1365-2486.1998.00165.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.1998.00165.x)
6. Usoltsev VA, Tsepordey IS, Chasovskikh VP. Tree biomass of two-needled pines in Eurasia: additive models in climatic gradients. *Sibirskij Lesnoj Zhurnal = Sib. J. For. Sci*. 2019;1:44-56. doi: [10.15372/SJFS20190104](https://doi.org/10.15372/SJFS20190104) In Russian
7. Grabovskiy VI, Zamolodchikov DG. Mean timber storages depends on climate variables in russian forests. *Lesovedenie = Russian Journal of Forest Science*. 2019;2:83-92. doi: [10.1134/S0024114819020025](https://doi.org/10.1134/S0024114819020025) In Russian
8. Grigor'ev AA, Devi NM, Kukarskikh VV, V'yukhina SO, Galimova AA, Moiseeva PA, Fomin VV. Structure and dy-namics of stands of the upper forest boundary in the western part of the Putorana plateau. *Russian Journal of Ecology*. 2019;4:311-322. doi: [10.1134/S1067413619040076](https://doi.org/10.1134/S1067413619040076)
9. Bunn AG, Goetz SJ. Trends in satellite-observed circumpolar photosynthetic activity from 1982 to 2003: the influence of seasonality, cover type, and vegetation density. *Earth Interactions*. 2006;10:1-19. doi: [10.1175/EI190.1](https://doi.org/10.1175/EI190.1)
10. Szykh AP. The mapping study of the plant communities of the environmental contact sites. *Uspekhi Sovremennogo Estestvoznaniya = Advances in Current Natural Sciences*. 2015;1(Pt. 4):621-634. In Russian

11. Ren P, Ziaco E, Rossi S, Biondi F, Prislán P, Liang E. Growth rate rather than growing season length determines wood biomass in dry environments. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2019;271:46-53. doi: [10.1016/j.agrformet.2019.02.031](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.02.031)
12. Zhymova TV, Yamalov SM, Mirkin BM. Stepi Bashkirskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika: analiz vklada vedushchikh faktorov i sintaksonomiya [Steppes of Bashkir State Nature Reserve: an analysis of the role principal environmental factor and syntaxonomy. *Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody Otdel Biologicheskii*. 2007;112(5):36-45. In Russian
13. Moiseev PA, Gaysin IK, Bubnov MO, Moiseeva OO. Dynamics of tree vegetation in steppified areas on the slopes of the Southern Kraka Massif during the Past 80 Years. *Russian Journal of Ecology*. 2018;49;2:190-195. doi: [10.7868/S0367059718020105](https://doi.org/10.7868/S0367059718020105)
14. Gaysin IK, Moiseev PA, Makhmutova II, Nizametdinov NF, Moiseeva OO. Expansion of Tree Vegetation in the Forest – Mountain Steppe Ecotone in Relation to changes of climate and habitat moisture. *Russian Journal of Ecology*. 2020;51:306-318. doi: [10.1134/S10674136200040074](https://doi.org/10.1134/S10674136200040074)
15. *Agroklimaticheskie resursy Bashkirskoy ASSR* [Agroclimatic resources of the Republic of Bashkortostan]. Khvalevitzkaya GS, Babkina MN and Kuznetzova VV, editors. Leningrad: Gidrometeoizdat; 1976. 235 p. In Russian
16. *Atlas Respubliki Bashkortostan* [Atlas of the Republic of Bashkortostan]. Yaparov IM, editor. Ufa: Ruscartography Publ.; 2005. 419 p. In Russian
17. Miller RF, Rose JA. Fire history and western juniper encroachment in sagebrush steppe. *Journal of Range Management*. 1999;52:550-559.
18. Usol'tsev VA, Nagimov ZYa. Metody taksatsii fitomassy drevostoev. Metodicheskie ukazaniya dlya studentov-diplomnikov spetsial'nosti 1512 [Methods for taxation of forest stand phytomass. Methodical instructions for graduate students of the specialty 1512]. Sverdlovsk: ULTI Publ.; 1988. 46 p. In Russian
19. Moiseev PA, Galimova AA, Bubnov MO, Devi NM, Fomin VV. Tree stands and their productivity dynamics at the upper growing limit in Khibiny on the background of modern climate changes. *Russian Journal of Ecology*. 2019;50:431-444. doi: [10.1134/S1067413619050084](https://doi.org/10.1134/S1067413619050084)
20. Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*. 2009;259:660-684. doi: [10.1016/j.foreco.2009.09.001](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001)
21. Gaysin IK, Riyanova II, Petrova AA. Ekspantsiya lesa na ekstrazonal'nye gornye stepi massiva Kraka In: *Ekologiya i prirodopol'zovanie: prikladnye aspekty. Materialy IX Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii* [Forest expansion to the extrazonal mountain steppes of the Kraka massif. Ecology and nature management: applied aspects. Proceedings of the IX Int. Sci.-Pr. Con. (Ufa, Russia, 1-4 April, 2019)]. Kulagin AYu, editor Ufa: Aeterna; 2019. Vol. 1. pp. 73-82. In Russian
22. Woodward A, Schreiner EG, Silsbee DG. Climate, geography, and tree establishment in subalpine meadows of the Olympic Mountains, Washington, U.S.A. *Arct. Alp. Res*. 1995;27:217-225. doi: [10.2307/1551952](https://doi.org/10.2307/1551952)
23. Devi N, Hagedorn F, Moiseev PA. et al. Expanding forests and changing growth forms of Siberian larch at the Polar Urals treeline during the 20th century. *Global Change Biology*. 2008;14:1581-1591. doi: [10.1111/j.1365-2486.2008.01583.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01583.x)
24. Sizykh AP, Voronin VI. Structural dynamics organization of the plant communities on the contact of the forest and azonal (extrazonal) steppe and zonal forest – steppe as well (basin of the Lake Baikal). *Izvestia Irkutskogo State University. Seriya «Biologiya. Ekologiya»*. 2011;3:36-40. In Russian
25. Zolotareva NV, Zolotarev MP. The phenomenon of forest invasion to steppe areas in the Middle Urals and its probable causes. *Russian Journal of Ecology*. 2017;48:21-31. doi: [10.1134/S106741361606014X](https://doi.org/10.1134/S106741361606014X)

26. Xu C, Liu H, Anenkhonov OA, Sandanov DV, Balsanova LD, Naidanov BB, Korolyuk AY, Wu X. Long-term forest resilience to climate change indicated by mortality, regeneration, and growth in semiarid southern Siberia. *Global Change Biology*. 2017;23:2370-2382. doi: [10.1111/gcb.13582](https://doi.org/10.1111/gcb.13582)
27. Semechkina MG. Структура фитомассы сосняков [Phytomass structure of pine forests]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. 165 p. In Russian
28. Usol'tsev VA. Modelirovanie struktury i dinamiki fitomassy drevostoev [Modeling the structure and dynamics of the phytomass of forest stands]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk university Publ.; 1985. 192 p. In Russian
29. Bubnov MO, Devi NM, Nagimov ZYa. Phytomass formation features of different life forms of siberian spruce trees on the Iremel massif (South Urals). *Vestnik Bashkirskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2015;4(36):91-94. In Russian
30. Zdornov IA, Nagimov ZYa. Phytomass of birch trees in sustainable roadside protective forest strips of Northern Kazakhstan. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhnicheskoy Akademii*. 2019;226:20-32. In Russian
31. Usol'tsev VA. Fitomassa lesov Severnoy Evrazii. Normativy i elementy geografii [Phytomass of forests in Northern Eurasia. Normatives and elements of geography]. Yekaterinburg: UrO RAN Publ.; 2002. 763 p. In Russian
32. Nagimov ZYa. *Zakonomernosti rosta i formirovaniya nadzemnoy fitomassy osnovnykh drevostoev* [Patterns of growth and formation of aboveground phytomass of pine stands. Dr. Sci. Dissertation, Agriculture]. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University; 2000. 577 p. In Russian
33. Usol'tsev VA, Tsepordey IS, Osmirko AA, Kovyazin VF, Chasovskikh VP, Azarenok VA, Azarenok MV, Kuz'min NI. Modeling of the additive biomass structure of Pinus L. stands in climatic gradients of Eurasia. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhnicheskoy Akademii*. 2018;225:28-46. doi: [10.21266/2079-4304.2018.225.28-46](https://doi.org/10.21266/2079-4304.2018.225.28-46) In Russian
34. Nagimov ZYa, Korostelev IV, Shevelina IF. Taksatsiya lesa: uchebnoe posobie [Forest inventory: a tutorial]. Yekaterinburg: Ural State Forest Engineering University Publ.; 2006. 300 p. In Russian
35. Nagimov ZYa, Moiseev PA, Bartysh IV, Rakhmanov AA, Grigor'ev AA. Structure and phyto-mass of top tree-line birch stands in the conditions of the North Urals. *Lesnoy vestnik = Forestry Bulletin*. 2008;3(60):61-67. In Russian
36. Moiseev PA, Bubnov MO, Devi NM, Nagimov ZYa. Changes in the structure and phytomass of tree stands at the upper limit of their growth in the Southern Urals. *Russian Journal of Ecology*. 2016;47(30):219-227. doi: [10.1134/S1067413616030085](https://doi.org/10.1134/S1067413616030085)
37. Kullman L, Öberg L. Post-Little Ice Age tree line rise and climate arming in the Swedish Scandes: A landscape ecological perspective. *J. Ecol*. 2009;7:415-429. doi: [10.1111/j.1365-2745.2009.01488.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01488.x)
38. Usol'tsev VA. Fitomassa i pervichnaya produktsiya lesov Evrazii [Eurasian forest phytomass and primary production]. Yekaterinburg: UrO RAN Publ.; 2010. 570 p. In Russian
39. Volkov DA. Kemote monitoring of the long-term dynamics of the forest boundary and the mountain steppe in the Bashkir Reserve: methods and results. *Ural'skiy ekologicheskiy vestnik*. 2017;1:24-28. In Russian
40. Balandin SV. Dinamika stepnoy rastitel'nosti Uktuskskikh gor (Sredniy Ural) [Dynamics of steppe vegetation in the Uktus mountains (Middle Urals)]. *Botanical zhurnal*. 2001;86(5):103-110. In Russian
41. Knyazev MS, Zolotareva NV, Podgaevskaya EN. Relict forest-steppe plots in the East Urals. *Botanical zhurnal = Botanical Journal*. 2012;97(10):28-44. In Russian
42. Zamalodchikov D.G. Sistemy otsenki i prognoza zapasov ugleroda v lesnykh ekosistemakh [Systems for assessing and forecasting carbon stocks in forest ecosystems]. *Ustoychivoe lesopol'zovanie*. 2011;4(29):15-22. In Russian

*Received 27 April, 2021; Revised 16 September, 2021;
Accepted 17 December, 2021; Published 29 December, 2021.*

Author info:

Gaysin Ildar K. Junior Researcher, Federal State Budgetary Institution “Bashkir State Nature Reserve”, 2 Karat Str., Starosubkhangulovo village 453580, Burzyansky district, Republic of Bashkortostan, Russian Federation.

E-mail: i.gaisin2012@yandex.ru

Moiseev Pavel A. Dr. Sci. (Biol.), Head of the Laboratory of Geoinformation Technologies, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202 8 March Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0003-4808-295X>

E-mail: moiseev@ipae.uran.ru

Balakin Dmitry S. Junior Researcher, Laboratory of Geoinformation Technologies, Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202 8 March Str., Yekaterinburg 620144, Russian Federation.

ORCID iD: <http://orcid.org/0000-0001-7339-1266>

E-mail: dmitrijbalakin047@gmail.com

Nagimov Zufar Ya. Dr. Sci. (Agric.), Corresponding Member of the Russian Academy of Natural Sciences, Professor, Director of the Institute of Forest and Nature Management, Ural State Forest Engineering University, 36 ULK-2 Siberian Tr., Yekaterinburg 620100, Russian Federation .

E-mail: nagimovsky@m.usfeu.ru