

ЛАНДШАФТЫ И ЭКОСИСТЕМЫ В УСЛОВИЯХ  
МЕНЯЮЩЕГОСЯ КЛИМАТА

УДК 574.42

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ДРЕВОСТОЕВ *PINUS SIBIRICA* DU TOUR  
НА ВЕРХНЕМ ПРЕДЕЛЕ ИХ ПРОИЗРАСТАНИЯ  
В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ КАТУНСКОГО ХРЕБТА (АЛТАЙ)  
В УСЛОВИЯХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ

© 2024 г. А. А. Григорьев<sup>1</sup>\*, С. О. Вьюхин<sup>1</sup>, Ю. В. Шалаумова<sup>1</sup>, Д. С. Балакин<sup>1</sup>,  
А. С. Тимофеев<sup>1</sup>, А. М. Громов<sup>1</sup>, Д. Ю. Голиков<sup>2</sup>, Н. Ф. Низаметдинов<sup>1</sup>, П. А. Моисеев<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

<sup>2</sup>Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

\*e-mail: grigoriev.a.a@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 30.09.2023 г.

После доработки 06.12.2023 г.

Принята к публикации 16.05.2024 г.

Граница леса характеризуется высокой чувствительностью к изменениям климата. В этой связи мониторинг распределения лесопокрытых площадей на южной и северной границах леса в равнинных условиях, а также верхней и нижней границах леса в горных регионах является одним из наиболее простых и эффективных методов изучения реакции растительности на климатические изменения. В западной части Катунского хребта (Центральный Алтай) на основе использования классических методов дендрохронологии был установлен возраст 891 дерева *Pinus sibirica* Du Tour, произрастающих на разной высоте над уровнем моря. Сравнение высотного положения верхней границы древесной растительности по данным топографических карт 1956 г. и современных спутниковых снимков позволило установить скорость изменения лесопокрытых площадей в зависимости от наличия или отсутствия эдафических ограничений для успешного возобновления древесных видов. Показано, что, начиная со второй половины XX в., происходит интенсивная экспансия *Pinus sibirica* – наиболее распространенного в районе исследования древесного вида, в пояс горных лугов и тундр. Характер и темпы заселения древесной растительностью имеют значительные различия в зависимости от экспозиции склона и его гипсометрических характеристик. Наиболее тесные связи обнаружены между появлением кедров и климатическими показателями холодного периода (температурой и осадками), особенно это характерно для склонов северной и восточной экспозиций. Показано, что экспансии леса благоприятствовало общее изменение климатических условий в районе исследований.

**Ключевые слова:** верхняя граница древесной растительности, возрастная структура древостоев, топографические карты и спутниковые изображения, горы Южной Сибири

DOI: 10.31857/S2587556624030052 EDN: SOKVII

## ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ

Проблема современного изменения климата и его влияние на животный и растительный мир в настоящее время остро обсуждается в мировом научном сообществе (Büntgen et al., 2015; Charin et al., 2005). Согласно данным последнего доклада МГЭИК (Climate ..., 2022), начиная с 1850 г. каждое из последних четырех десятилетий было более теплым по сравнению с любым предшествующим десятилетием. Масштабы происходящих изменений в глобальной климатической системе и показатели текущего состояния мно-

гих ее компонентов являются беспрецедентными для периодов от многих столетий до многих тысячелетий. Запасы снега и льда сократились, уровень моря повысился, удлинился вегетационный период (Climate ..., 2022).

Мониторинг распределения лесопокрытых площадей на южной и северной границах леса в равнинной местности, а также на верхней и нижней границах леса в горных регионах является одним из наиболее простых и эффективных методов изучения реакции растительности на климатические изменения (Горчаковский, Шиятов, 1985; Harsch et al., 2009). В горах значительно

легче проводить такой мониторинг, поскольку продвижение границы леса за столетие происходит на расстоянии сотен метров, на равнинах – сотен километров (Горчаковский, Шиятов, 1985). Горы являются своеобразной “ареной” приспособления древесных и кустарниковых видов к экстремальным условиям, растительность которых чутко реагирует на изменения условий среды (Holtmeier, 2009; Pauli et al., 2012). К настоящему времени накоплено большое количество доказательств того, что в последние десятилетия произошли сдвиги верхних пределов лесов во многих горных регионах планеты (Hansson et al., 2021; Harsch et al., 2009). Эти изменения способствовали увеличению площади высокогорных лесов и повышению углерод депонирующей функции высокогорных лесов, а также влияли на биоразнообразие регионов, в основном снижая его (Им, Харук, 2013; Körner, 2012; Pauli et al., 2012). Как правило, в данном контексте наибольший интерес представляют горные регионы, расположенные на севере: Скандинавия, Хибины, Полярный Урал, плато Путорана, Аляска, где влияние температуры на рост растений является наиболее выраженным (Kullman and Öberg, 2009; Mazera, 2005). Эта связь проявляется в первую очередь в изменении радиального прироста (Ваганов и др., 1996), сезонном росте (Rossi et al., 2007) и специфике смещения границ ареалов деревьев вверх по склонам (Шиятов, 2009; Im and Kharuk, 2013). Однако, в центральной и восточной частях Евразии есть горные регионы, в которых до настоящего времени мониторинг верхней границы леса проводился либо эпизодически (локально), либо такие исследования не проводились, например, Кавказ, Алтай, Саяны, Становое нагорье и Алданское нагорье. Данные регионы имеют свои географические, геоморфологические, климатические различия, дифференциацию по составу доминирующих видов растений и другие особенности, отличные от более северных гор Субарктики и представляют значительный интерес для исследований.

Алтае-Саянская физико-географическая страна – горный регион с современным оледенением в центральной части евразийского континента, где в основном климат определяет высотное положение границы распространения древостоя (Volkov et al., 2021). Биогеографическая изоляция этих гор и особенно их расположение в окружении степей и полупустынь приводит к высокому уровню эндемизма и предполагает большое биоразнообразие и чувствительность региональной экосистемы к текущему периоду потепления климата (Volkov et al., 2021).

В ряде сценариев прогнозных оценок на конец XXI в. показано, что изменение климата в западной части Алтая будет продолжаться,

в частности, увеличиваться летняя и зимняя температуры воздуха, возрастать суммарное количество осадков зимнего периода, тогда как для летнего периода показаны разнонаправленные тренды изменения осадков (Третий ..., 2022). До недавнего времени этот регион привлекал исследователей в основном для оценки динамики баланса массы ледников (Паромов и др., 2018; Narozhniy and Zemtsov, 2011) и дендрохронологических (Jiao et al., 2021; Taynik et al., 2016) исследований на моренах ледников. Существенный вклад в решение проблемы динамики растительного покрова внесли Е.Е. Тимошок с коллегами-соавторами (Timoshok et al., 2016) и Е.В. Волков с соавторами (Volkov et al., 2021), проводившие исследования в долине р. Актру (Северо-Чуйский хребет). Эти работы в основном были направлены на выявление и описание феномена динамики растительности и объяснение их возможных причин.

В ряде недавних работ (Grigoriev et al., 2022; Moiseev et al., 2022) было показано, что в горах Субарктики, таких как Хибины и плато Путорана, одним из ключевых факторов, от которого зависит максимальная высота произрастания деревьев и скорость их продвижения вверх по склонам, является экспозиция склоновых поверхностей. Было показано, что наиболее интенсивное смещение древесной растительности в этих регионах происходит на более теплообеспеченных склонах с преимущественно южной экспозицией. В этой связи значительный интерес представляет изучение влияния экспозиции на особенности продвижения древесной растительности вверх по склонам в горах центральной части Евразии, где особенности воздействия климатических изменений на биоту могут иметь свою специфику в сравнении с северными регионами. Это может сказываться на видовом составе древесной растительности, ее распространении, а также специфике расселения по склонам гор. Алтае-Саянский регион в этом отношении является одним из малоизученных.

Цель работы – оценка современной экспансии *Pinus sibirica* Du Tour в западной части Катунского хребта (Алтай) и изучение влияния экспозиционного фактора в этом процессе.

## РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ДИНАМИКИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Район исследований расположен в западной части Катунского хребта Центрального Алтая (рис. 1). Климат Алтая резко-континентальный и характеризуется чрезвычайным разнообразием в зависимости от высоты и географического положения местности. На климат оказывают влияние три основных фактора: внутриконтин-

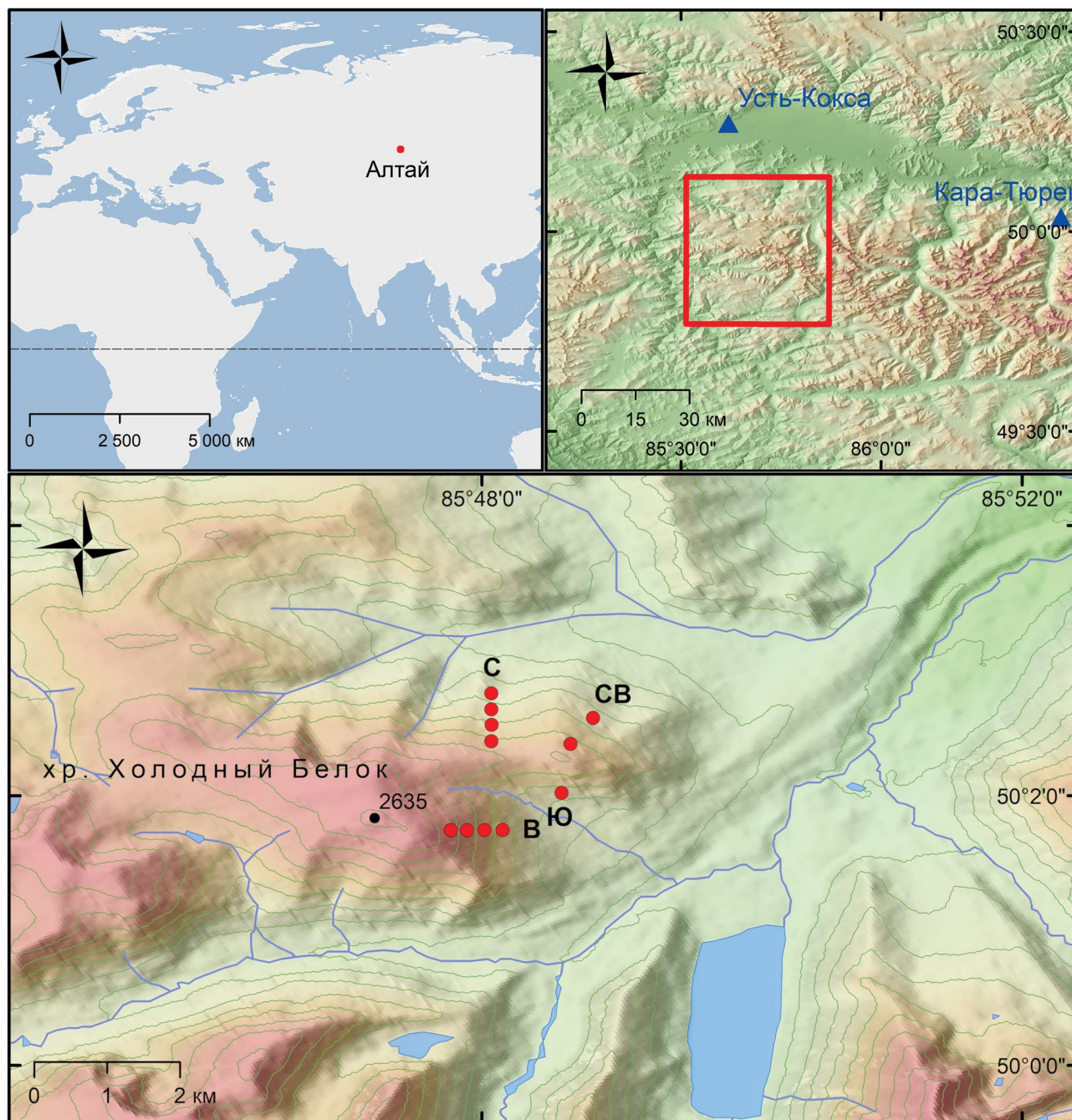


Рис. 1. Расположение района исследования на хр. Холодный Белок, Алтай (синими треугольниками отмечены метеостанции, красными кружками – высотные профили).

нентальное положение (значительное удаление от океана), господство западного переноса воздушных масс с Атлантики, влияние в зимнее время азиатского антициклона. Средние температуры июля составляют  $16.2 \pm 1.2^\circ\text{C}$  для высоты 980 м (по данным метеостанции Усть-Кокса) и  $7.1 \pm 1.3^\circ\text{C}$  для высоты 2600 м (по данным высокогорной метеостанции Кара-Тюрек); средние температуры января опускаются, соответственно, до  $-20.9 \pm 3.8^\circ\text{C}$  и  $-16.4 \pm 2.5^\circ\text{C}$ . Температура воздуха в зимний период может опускаться ниже  $-42^\circ\text{C}$ . Суммарное годовое количество осадков составляет  $497 \pm 98$  мм на высоте 980 м

и  $623 \pm 90$  мм на высоте 2600 м. Средние значения скорости ветра на этих высотных отметках составляют 2.8 и 8.6 м/с, зимой они могут достигать 50 м/с. Температура поверхности почвы на двух рассматриваемых метеостанциях в опускается в январе до  $-19.7 \pm 6.5$  и  $-21.9 \pm 9.8^\circ\text{C}$  и повышается в июле до  $20.9 \pm 11.4$  и  $9.8 \pm 7.9^\circ\text{C}$ . Высота снега в зимние месяцы на этих высотных отметках составляет 6–24 см и 2–11 см.

Верхняя граница леса здесь поднимается до 2200 м над ур. м., где ее формируют древостой *Larix sibirica* Ledeb и *Pinus sibirica* Du Tour. Почвообразование на склонах хр. Холодный

Белок протекает на элюво-делювии и коллювии коренных пород — зеленокаменных, серо-зеленых, серых алевролитах и аргиллитах<sup>1</sup>. В высокогорном поясе субальпийских и альпийских лугов на более теплых и увлажненных склонах южной и западной экспозиции широко распространены горно-луговые почвы, в то время как на более холодных — северных и восточных склонах (выше пояса альпийских лугов) площади горно-луговых почв существенно сокращаются и замещаются горно-тундровыми торфянистыми и перегнойными почвами.

### *1. Количественная оценка сдвига верхней границы распространения редколесий*

Для северной части Катунского хребта (Холодный Белок) было проведено дешифрирование и выделение контуров растительных сообществ на современных спутниковых снимках Sentinel-2 (2018–2022 гг. съемки, каналы 1–12). Для анализа были использованы снимки середины вегетационного периода (июль–начало августа) и его окончания (начало сентября). В программе SAGA GIS была проведена процедура классификации без обучения, по алгоритму k-means, методом iterative minimum distance (MacQueen, 1967). В результате был получен растр, содержащий 14 неопределенных категорий наземных объектов. Далее была проведена векторизация растра, в результате чего получен векторный полигональный слой. Часть полигонов из этого слоя была использована в качестве эталонов для классификации с обучением в SAGA GIS. Результат позволил определить границы следующих категорий: водный объект, тень, сомкнутый лес, редколесье, редина, травянистая растительность на вершинах склонов, луг, кустарниковые заросли, скала, каменистая россыпь и горная тундра. Пиксели, отнесенные к древесной растительности, были конвертированы в слой точек, далее все точки были соединены линиями длиной  $\leq 60$  м при помощи триангуляции Делоне в QGIS. Этот линейный слой был конвертирован в единый полигон, ограничивающий зону распространения лесов и редколесий в настоящее время. Такой алгоритм позволил получить консолидированную границу древесной растительности.

Для изучаемых склонов на основании топографической карты масштаба 1 : 500 м был получен единый полигон границ лесов и редколесий для 60-х годов XX в. На основе привязанного растра топографической карты в SAGA GIS автоматически выделялись области с древесной растительностью. Далее по описанной выше методике была получена консолидиро-

ванная линия границы древостоев в виде полигона. Для определения значений сомкнутости древостоев, выделенных на топографических картах, на отдельных участках была проведена реконструкция этого параметра с помощью лидарной съемки и древесно-кольцевого анализа, в результате которого было получено значение 20–40%. Путем пересечения слоев лесов и редколесий разных временных интервалов был получен полигон сдвига верхней границы редколесий, используемый для расчета площади сдвига при исключении областей  $\geq 1$  га, не занятых деревьями. По спутниковым изображениям высокого разрешения из открытых источников (Google, ArcGIS MapServer) была проведена визуальная коррекция этого полигона с целью выделения современных границ древостоев с сомкнутостью  $\geq 20\%$ . По этим же снимкам были выделены полигоны областей, где предположительно на положение верхней границы редколесий влияли неблагоприятные почвенные условия (каменистые или избыточно увлажняемые участки, моренные отложения). Таким образом, вся исследуемая линия распространения редколесий дифференцировалась на два типа: климатическая (выше границы распространения редколесий есть все благоприятные почвенные условия для заселения древесных видов — тундры, луга) и эдафическая (выше линии распространения редколесий имеются неблагоприятные почвенные условия, сдерживающие возобновление древесных видов). Территории, подверженные выпасу скота в прошлом или настоящем, были исключены из анализа. По цифровой модели рельефа (SRTM, разрешение 30 м/пиксель) происходило разделение на макросклоны по преобладающей экспозиции: юго-восток, юг, юго-запад, запад, северо-запад, север, северо-восток, восток (рис. 2). Цифровая модель рельефа использовалась для получения высотных отметок вдоль выделенных границ. Для расчета продвижения редколесий по высоте линии их верхней границы распространения в 1960-х и 2020-х годах, они были преобразованы в слой точек с интервалом 12 м. В атрибуты этого слоя из соответствующих растров и полигонов при помощи модуля Point Sampling Tool в QGIS была включена информация об экспозиции макросклона, влиянии почвенных условий, высоте над уровнем моря. Далее были проведены расчеты медианы для высотного расположения верхней границы редколесий в начале и конце анализируемого периода для склонов разных экспозиций и с учетом участков, различных по почвенным условиям. Также были рассчитаны горизонтальные и площадные сдвиги верхней границы редколесий.

<sup>1</sup> <https://www.geolokarta.ru> (дата обращения 03.07.2023).



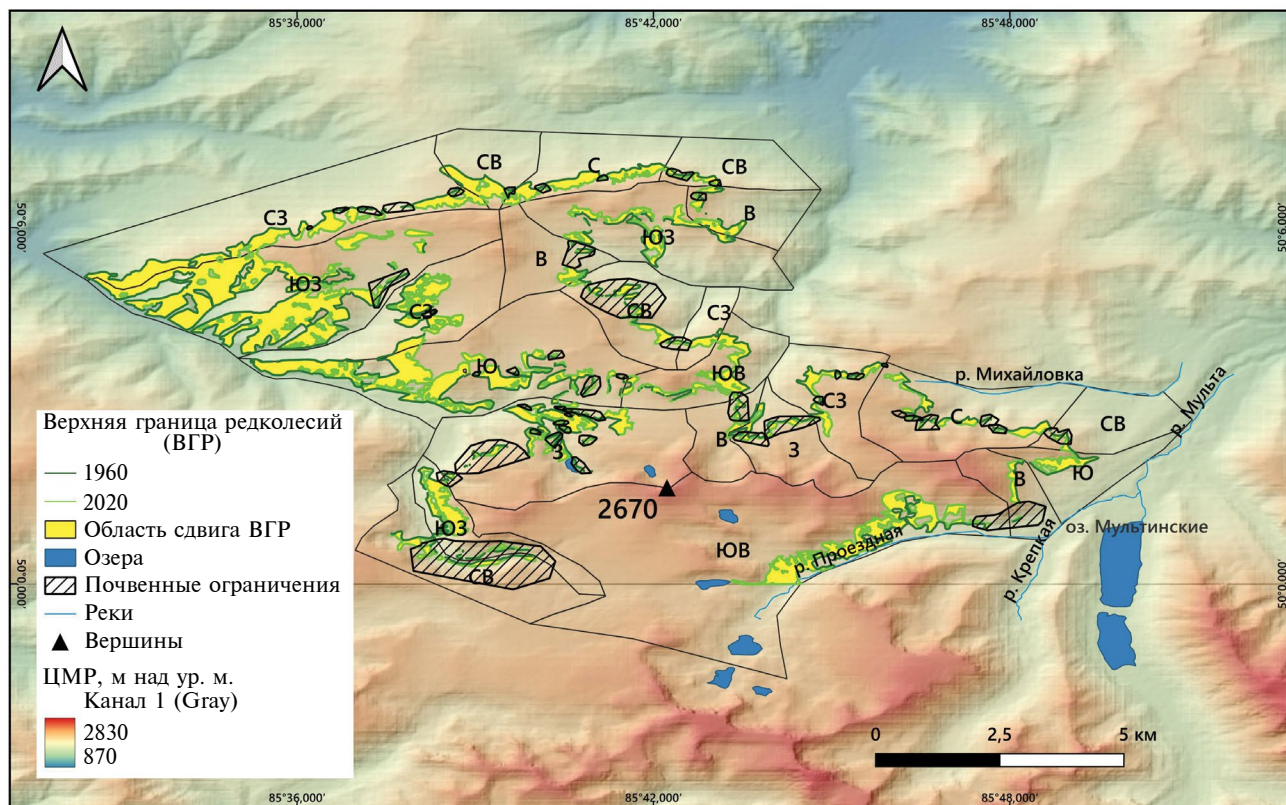


Рис. 2. Карта-схема изменения высотного и пространственного положения верхней границы редколесий (ВГР) в восточной части хр. Холодный Белок в 1960 и 2020 гг.

## 2. Морфологическая и возрастная структура древостоев

В период с 2021 по 2022 г. на хр. Холодный Белок было заложено 4 высотных профиля на склонах четырех экспозиций (восточный, северный, северо-восточный и южный), не имеющих значительных различий по крутизне и не включающих участки каменистых россыпей на месте произрастания древесной растительности. На каждом склоне было заложено от 1 до 4 высотных уровней, в зависимости от наличия древостоев определенной сомкнутости. Главным критерием при выделении высотных уровней являлись высота произрастания древостоев и сомкнутость крон. На восточном и северном склонах фиксировались 4 высотных уровня: “1 уровень” – на границе отдельных деревьев в тундре, “2 уровень” – на границе распространения редин, “3 уровень” – у верхней границы распространения редколесий, “4 уровень” – у верхней границы распространения сомкнутых лесов. На северо-восточном склоне фиксировались: “уровень 1” – на границе отдельных деревьев в тундре и “уровень 3” – на границе распространения редколесий. На южном склоне фиксировался только один уровень – “3” (верхняя граница распространения редколесий). На каждом высотном уровне было заложено от 3 до 8 пробных круговых площадей размером 0.0227 га. На высотных профилях северной и се-

веро-восточной экспозиции в живом напочвенном покрове доминируют кустарники и мхи в верхней части профиля, на восточном профиле – кустарники и травянистые растения, на южном профиле – травянистые растения.

На каждой пробной площади фиксировалось точное местоположение каждого дерева, диаметр у основания, диаметр на высоте 1.3 м, диаметр кроны в двух взаимно перпендикулярных направлениях, возраст, высота и жизненное состояние (Grigoriev et al., 2022). Возраст деревьев определялся путем взятия радиальных кернов древесины у основания ствола дерева с последующей их обработкой в лабораторных условиях. Керны древесины были наклеены на деревянные основы и зачищены опасным лезвием. Для лучшей визуализации годичных колец керны были пигментированы зубным порошком. Все образцы были измерены на полуавтоматической установке Lintab 5 с точностью до 0.01 мм. Дальнейшая обработка проводилась согласно общепринятым методам дендрохронологии (Шиятов и др., 2000). Для выявления ложных и выпадающих колец была построена обобщенная древесно-кольцевая хронология для района исследований, в сравнении с которой проводилась датировка индивидуальных древесно-кольцевых хронологий. С целью определения поправки на высоту бурения были исследованы ход роста деревьев в молодом возрасте. При обследовании радиальных кернов древесины, спи-

**Таблица 1.** Сдвиг верхней границы редколесий на хр. Холодный Белок (Алтай) за период 1956–2020 гг.

Тип верхней границы распространения редколесий	Экспозиция	Уклон, градусы	Высотное положение (медиана), м над ур. м.		Сдвиг			
			1956	2020	высотный, м	высотный, м/10 лет	горизонтальный, м	горизонтальный, м/10 лет
Климатическая	С	35	1971.5	2117.5	146.1	24.3	177.3	29.5
	СВ	18	2032.8	2082.7	49.9	8.3	102.5	17.1
	В	18	2055.6	2098.7	43.1	7.2	87.2	14.5
	ЮВ	27	1982.3	2085.1	102.8	17.1	90.1	15.0
	Ю	28	1924.6	1946.1	21.5	3.6	75.1	12.5
	ЮЗ	21	1799.1	2055.8	256.6	42.8	141.4	23.6
	З	14	1997.6	2017.6	20.0	3.3	86.8	14.5
	СЗ	24	2024.7	2103.6	78.9	13.1	172.2	28.7
	Среднее	23	1973.5	2063.4	89.9	15.0	116.6	19.4
Эдафическая	С	35	2027.6	2068.1	40.5	6.7	43.9	7.3
	СВ	18	2004.1	2038.0	33.9	5.6	56.3	9.4
	В	18	1998.9	2061.3	62.5	10.4	59.3	9.9
	ЮВ	27	1861.0	1985.7	124.7	20.8	38.6	6.4
	Ю	28	2082.3	2101.3	19.0	3.2	31.0	5.2
	ЮЗ	21	1969.6	1995.0	25.4	4.2	33.2	5.5
	З	14	2035.1	2057.5	22.3	3.7	36.7	6.1
	СЗ	24	2025.6	2031.3	5.8	1.0	30.2	5.0
	Среднее	23	2000.5	2042.3	41.8	7.0	41.2	6.9

лов деревьев, а также визуальном осмотре стволов деревьев было установлено, что исследуемые древостои за последние 500 лет не подвергались интенсивным пожарам, так как следы от повреждения пожаром отсутствовали. В общей сложности были определены морфометрические параметры 1316 деревьев, возраст установлен для 891 дерева на общей площади 1.14 га. В настоящем исследовании приводятся данные по наиболее распространенному древесному виду в районе исследования – кедру сибирскому (*Pinus sibirica*). Также на исследованных участках склонов преимущественно в виде отдельных деревьев встречается лиственница сибирская (*Larix sibirica*).

### 3. Климатические данные и статистический анализ

Оценка климата в районе исследования проводилась по данным о средней температуре воздуха и количестве осадков на двух метеостанциях горного Алтая: Усть-Кокса (синоптический индекс 36229, расположение 50°16' с.ш., 85°37' в.д., 977 м над ур. м.) и Кара-Тюрек (синоптический индекс 36442, расположение 50°02' с.ш., 86°27' в.д., 2601 м над ур. м.)<sup>2</sup>. Для анализа данных о температуре воздуха и количестве осадков было выбрано на-

чало лета (с июня по июль) и холодный период (с ноября по март). Аномалии средней температуры воздуха и суммарного количества осадков за теплый и холодный периоды каждого года определялись через разность между текущим значением и средним значением в базовом периоде (1961–1990 гг.). При анализе метеопараметров значения были сгруппированы по пятилетиям, для которых вычислялось среднее, дальнейшая оценка проводилась на основе моделей линейной регрессии. Также были проанализированы связи между количеством появившихся деревьев кедра за пятилетие и средним пятилетним значением климатических параметров (температуры, осадков, высоты снежного покрова, продолжительности солнечного сияния) с помощью непараметрического коэффициента корреляции Спирмена (Rs), поскольку распределения данных отличались от нормального закона по критерию Шапиро–Уилка.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 1. Количественная оценка сдвига верхней границы распространения редколесий

На участках с климатическим типом верхней границы редколесий средний сдвиг по высоте на хр. Холодный Белок составляет 15.0 м/10 лет, горизонтальный сдвиг – 19.4 м/10 лет (см. рис. 2, табл. 1).

<sup>2</sup> <http://meteo.ru/data> (дата обращения 17.08.2023).

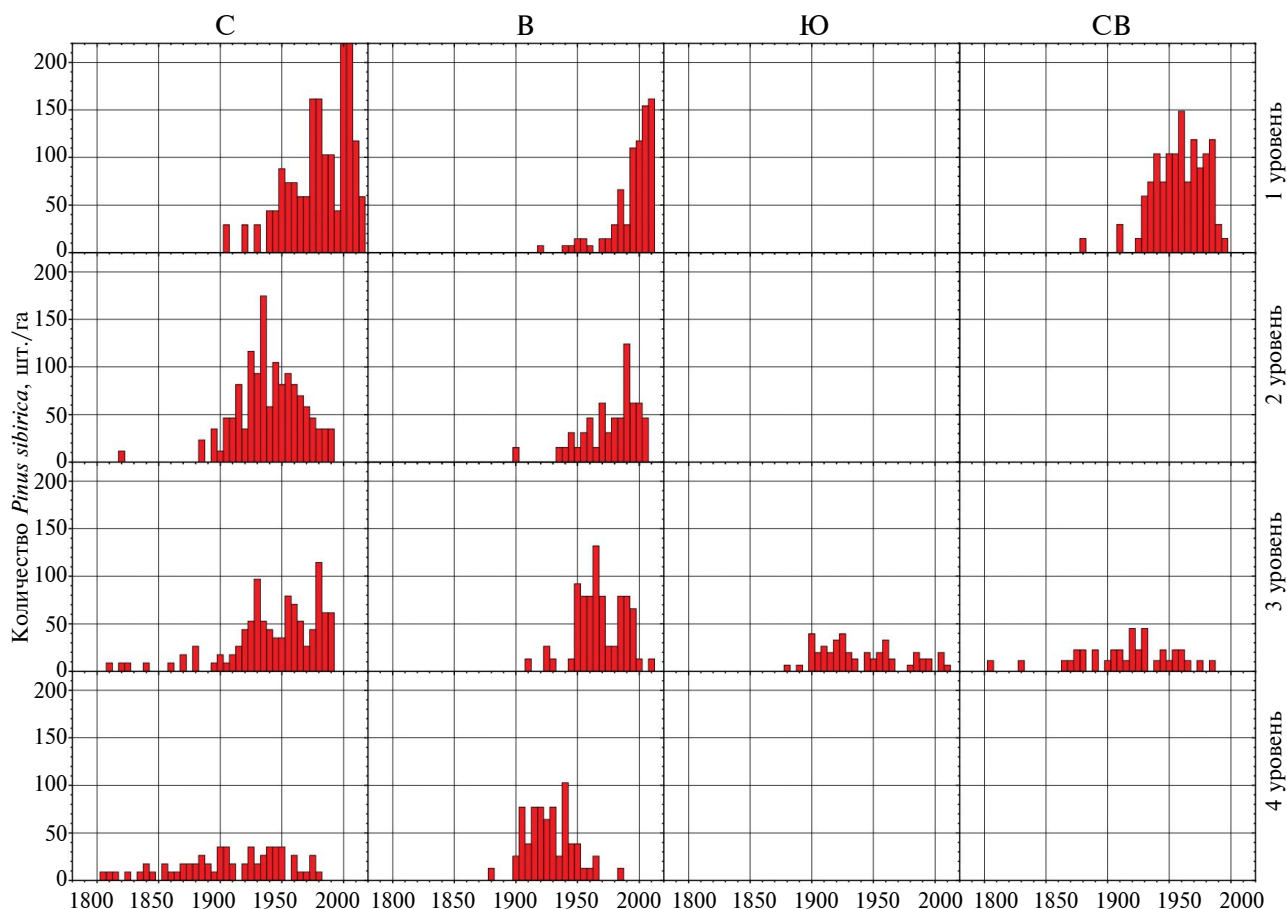


Рис. 3. Распределение количества деревьев кедров сибирского по периодам его появления на заложенных высотных профилях.

Сравнительный анализ экспансии древостоев на склонах разной экспозиции показал, что наиболее заметный высотный сдвиг 42.8 м/10 лет произошел на юго-западном макросклоне, наибольший горизонтальный сдвиг — на северном и северо-западном направлениях (29.5 и 28.7 м/10 лет соответственно). На участках, где продвижение верхней границы редколесий может быть ограничено каменистыми почвами или избыточным увлажнением (эдафический тип), средний сдвиг по высоте составляет 7.0 м/10 лет, горизонтальный сдвиг — 6.9 м/10 лет. При дифференциации по экспозициям максимальный высотный сдвиг 20.8 м/10 лет произошел на юго-восточном макросклоне, наибольший горизонтальный сдвиг 9.9 м/10 лет отмечается на восточном макросклоне.

## 2. Морфологическая и возрастная структура древостоев

Представленные в табл. 2 данные свидетельствуют о том, что на исследованных высотных профилях наблюдается закономерное изменение в сторону уменьшения в 1.5–3 раза средних морфометрических и площадных показателей древостоев кедров. Так, если средний диаметр дерева на высоте 1.3 м на нижнем уровне восточ-

ного профиля составляет 15.3 см (при среднем возрасте 91 год), то на верхнем уровне он равен 5.8 см (средний возраст 28 лет). Площадь проективного покрытия крон на восточном профиле уменьшается с повышением высотного положения в 15 раз, на северном — в 6 раз. Особое внимание обращает на себя закономерное уменьшение среднего возраста исследованных древостоев по мере продвижения в верх по склону, обуславливающее ухудшение условий для роста. Данные табл. 2 демонстрируют, что в зависимости от экспозиции склона наблюдаются различия в максимальной высоте произрастания древостоев, а также в площади, занимаемой различными по сомкнутости древостоями на изученных участках. Максимальной высоты достигают древостои, произрастающие на восточном склоне, тогда как для южного склона отмечаются минимальные высотные позиции экотона верхней границы леса, и древостои являются более разреженными.

Анализ представленных на рис. 3 данных свидетельствует о том, что заселение восточного склона кедром началось только в конце XIX в. на нижнем высотном уровне. На высотных уровнях 1, 2 и 3 деревья стали появляться только в 1920-х годах. Чем ниже высота над ур. м., тем раньше

**Таблица 2.** Средние морфометрические и площадные показатели древостоев кедров сибирского на высотных профилях

Профиль и уровень	Экспозиция	Высота, м над ур. м.	Диаметр на высоте 1,3 м, см	Высота ствола, м	Возраст, лет		Диаметр кроны, м	Площадь проективного покрытия кроны, м <sup>2</sup> /га	Густота, шт./га	
					Средний	Максимальный			<1.5 м	≥1.5 м
1_1	В	2290	5.8 ± 2.9	2.4 ± 0.7	28 ± 18	96	1.7 ± 0.5	500	470	191
1_1	В									
1_2	В	2230	7.4 ± 5.2	3.6 ± 1.5	38 ± 22	116	2.0 ± 0.9	1046	154	529
1_2	В									
1_3	В	2170	12.7 ± 8.2	5.5 ± 2.7	48 ± 18	104	2.8 ± 1.3	3001	55	760
1_3	В									
1_4	В	2110	15.3 ± 8.8	9.8 ± 4.5	91 ± 19	137	3.4 ± 1.5	7610	0	881
1_4	В									
2_1	С	2120	3.9 ± 2.4	2.1 ± 0.5	37 ± 23	110	1.6 ± 0.6	1395	1894	646
2_1	С									
2_2	С	2090	6.6 ± 4.5	3.5 ± 1.8	74 ± 26	171	1.8 ± 1.1	4813	220	1806
2_2	С									
2_3	С	2060	8.2 ± 5.5	4.4 ± 2.7	76 ± 36	210	1.9 ± 0.9	3639	414	1057
2_3	С									
2_4	С	2030	24.6 ± 23.9	8.4 ± 5.4	187 ± 140	575	3.2 ± 2.0	8511	476	775
2_4	С									
3_3	Ю	2050	23.9 ± 14.2	7.8 ± 3.6	80 ± 28	130	3.9 ± 1.9	4923	11	325
3_3	Ю									
4_1	СВ	2120	4.2 ± 2.7	2.3 ± 0.6	59 ± 20	105	1.4 ± 0.5	1204	954	675
4_1	СВ									
4_3	СВ	2080	16.5 ± 11.9	6.4 ± 2.9	91 ± 32	166	2.9 ± 1.3	3348	319	440
4_3	СВ									

происходил период массового заселения восточного склона кедром, в частности, всплеск появления деревьев на верхнем высотном уровне охватывает период с 1995 по 2015 г., когда появилось 72% существующих особей. На северном склоне заселение кедром происходило по иному сценарию. Первые деревья на данном склоне стали появляться еще в середине XV в. на нижнем высотном уровне. На высотных уровнях “4”, “3” и “2” отдельные деревья заселялись в течение всего XIX в. без явных пиков их численности. В целом, наиболее массовые периоды пополнения деревьев наблюдаются на протяжении XX в., однако раньше на 30–40 лет по сравнению с восточным склоном. На северо-восточном склоне в пределах высотного уровня “3” первые деревья стали появляться в XVII в., далее весь XIX и XX вв. пополнение кедром было поступательным без явных пиков численности. На верхнем высотном уровне

массовое заселение деревьев происходило после 1930-х годов и продолжается по настоящее время. На южном склоне основной период массового заселения деревьев произошел в период с 1900 по 1940-е годы.

### 3. Климатические данные и статистический анализ

Анализ метеорологических данных в районе исследования показал, что климат стал более теплым, при этом наиболее заметные изменения произошли в предгорной части Алтая по сравнению с ее высокогорной областью (рис. 4). Увеличение средней годовой температуры воздуха на метеостанции Усть-Кокса (980 м над ур. м.) составляло 3.0°C/100 лет ( $R^2 = 0.75$ ,  $p < 0.001$ ), тогда как аналогичный показатель для высокогорной метеостанции Кара-Тюрек (2600 м над ур. м.) принимает значение 2.2°C/100 лет



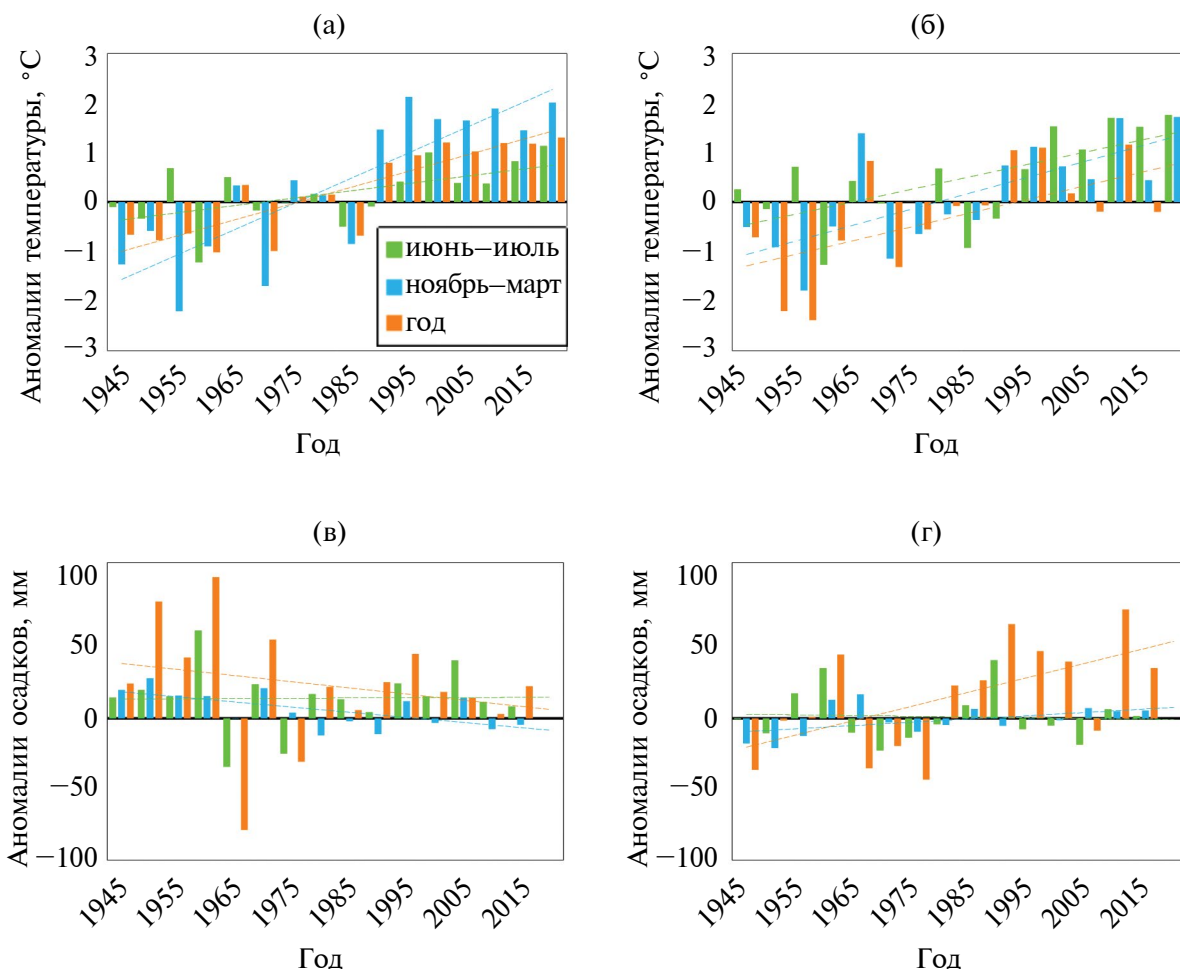


Рис. 4. Временные ряды аномалий средней температуры воздуха и суммарных осадков на метеостанциях Усть-Кокса (а, в) и Кара-Тюрек (б, г). Пунктирной линией обозначен линейный тренд.

( $R^2 = 0.38$ ,  $p < 0.011$ ). Увеличение средней температуры воздуха в период ноябрь-март по данным метеостанции Усть-Кокса было в 2 раза выше, чем по данным метеостанции Кара-Тюрек, тренды потепления на которых составляют  $5.1^\circ\text{C}/100$  лет ( $R^2 = 0.71$ ,  $p < 0.001$ ) и  $2.7^\circ\text{C}/100$  лет ( $R^2 = 0.52$ ,  $p = 0.002$ ). В холодный период года температура менялась более быстрыми темпами в сравнении с теплым сезоном. Кроме того, для теплого периода отмечена обратная тенденция больших значений скорости потепления на большей высотной отметке, составивших на этих метеостанциях  $1.5^\circ\text{C}/100$  лет ( $R^2 = 0.34$ ,  $p = 0.019$ ) и  $2.1^\circ\text{C}/100$  лет ( $R^2 = 0.42$ ,  $p = 0.006$ ) соответственно. Уменьшение суммарных осадков на  $36.0$  мм/100 лет ( $R^2 = 0.39$ ,  $p = 0.002$ ) выявил анализ данных холодного периода для метеостанции Усть-Кокса.

Корреляционный анализ показал наличие наиболее тесных связей между количеством появившихся деревьев на восточном склоне хребта Холодный Белок и климатическими показателями температуры приземного воздуха и суммарных осадков (табл. 3). Максимальные положительные

корреляции отмечаются для связи между появлением кедров и температурой холодного периода на первом и втором высотном уровнях склонов северной и восточной экспозиции ( $R_s = 0.72$ ), так же, как и наибольшие по модулю отрицательные значения коэффициента корреляции, но уже для средней и нижней частей экотона верхней границы леса ( $R_s$  принимает значения до  $-0.73$ ). Таким образом, по мере увеличения высоты над ур. м. для этих параметров можно проследить тенденцию изменения отрицательных корреляций на положительные, также отмечаемую для температуры теплого периода, но менее выраженную.

Противоположный тренд выявлен для связи между осадками холодного периода и появлением кедров, при котором максимальные положительные корреляции отмечаются на нижних высотных уровнях (для северного и восточного склона значения  $R_s$  составляют 0.46 и 0.68), и с продвижением вверх по склону значения коэффициента корреляции уменьшаются, а для северного и восточного склонов знак меняется на противоположный ( $R_s$  составляют  $-0.58$  и  $-0.64$  соответственно).

**Таблица 3.** Коэффициенты корреляции Спирмена для связи между количеством появившихся деревьев кедра сибирского и климатическими параметрами метеостанции Усть-Кокса в холодном (ноябрь—март) и теплом (июнь—июль) периодах

Высотный уровень	Экспозиция	Температура		Осадки	
		Холодный период	Теплый период	Холодный период	Теплый период
1	С	0.38	0.14	<b>-0.58</b>	-0.01
	В	<b>0.72</b>	0.46	<b>-0.64</b>	-0.13
	СВ	-0.46	-0.34	0.06	-0.42
	Все	0.38	0.21	<b>-0.70</b>	-0.35
2	С	<b>-0.73</b>	-0.48	<b>0.63</b>	0.17
	В	<b>0.72</b>	0.18	-0.26	-0.02
	Все	-0.25	-0.32	0.48	0.20
3	С	-0.39	<b>-0.56</b>	0.11	0.07
	В	-0.29	0.01	0.18	0.08
	СВ	<b>-0.6</b>	-0.4	0.39	0.14
	Ю	0.08	-0.05	0.03	-0.09
	Все	-0.39	-0.32	0.24	0.03
4	С	<b>-0.71</b>	-0.21	0.46	-0.1
	В	<b>-0.72</b>	-0.35	<b>0.68</b>	0.11
	Все	-0.19	-0.30	-0.11	-0.17

*Примечание.* Корреляции были рассчитаны для данных, сгруппированных по пятилетним периодам, за период 1940–2010 гг. Коэффициенты корреляции на уровне значимости  $p < 0.05$  выделены жирным шрифтом.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты проведенных исследований убедительно подтверждают, что в западной части Алтайских гор на хр. Холодный Белок на рубеже последних двух столетий происходила интенсивная экспансия кедра сибирского в горные луга и тундры. Наиболее активно этот процесс происходил во второй половине XX в. и продолжается в настоящее время. Доказательством этого являются различия в распределении лесопокрываемых площадей на топографических картах 60-х годов XX в. и современных спутниковых изображениях, а также закономерное уменьшение среднего возраста и морфометрических параметров древостоя по мере продвижения вверх по склонам. Установлено, что на хр. Холодный Белок наибольшей высоты верхняя граница леса достигает на склонах северных экспозиций (2117 м над ур. м.), а наименьшей – на южной (1946 м над ур. м.). Результаты исследования возрастной и морфологической структуры древостоев в экотоне верхней границы древесной растительности также свидетельствуют, что на склонах, ориентированных в южном направлении, продвижение кедра вверх по склону происходило менее интенсивно относительно других склонов. Здесь в настоящее время древесная растительность, которая по сомкнутости отно-

сятся больше к редколесьям, заселяется в виде отдельных островков леса преимущественно вдоль скал. Причем этот процесс относительно других участков склонов здесь начался относительно недавно (старые деревья отсутствуют). Это связано с тем, что в зависимости от экспозиции существуют различия по теплообеспеченности и инсоляции склонов. Наибольшее количество солнечной энергии поступает на склонах южной экспозиции, где, судя по данным о возрастной структуре и смещении верхней границы редколесий, затруднено заселение и выживание молодого поколения и взрослых деревьев. Вероятно, здесь быстрее сходит снежный покров и условия в начале периода вегетации более засушливые. Также возможным затруднением облесения данных участков склонов может являться сильно развитая луговая растительность, вызывающая задернение. Таким образом, если в горах Субарктики России (плато Путорана, Хибин) наибольшая высота верхней границы древесной растительности и наибольшее возобновление наблюдаются на склонах более теплообеспеченных – южных экспозиций (Grigoriev et al., 2019; Moiseev et al., 2022), то в горах юга России (на Алтае) отмечается противоположная закономерность – чем больше тепла, тем менее выражено происходит смещение древесной рас-

тительности вверх по склонам и тем меньших высот достигает верхняя граница их распространения. Подобная закономерность отмечается в горах южной части Южного Урала (Gaisin et al., 2020), также характеризуемых крайней неравномерностью распределения лесопокрытых площадей – склоны южных экспозиций либо безлесны, либо граница распространения деревьев на них располагается значительно ниже других склонов. Причем в последние десятилетия на фоне изменения климатических условий и отсутствия пожаров установлено активное возобновление подраста сосны обыкновенной на этих участках склонов. Аналогичный процесс наблюдается в Крыму (хр. Хыр-Аланский и хр. Абдуга) и в горах юга Сахалина (южная часть Западно-Сахалинских гор). Известно, что экспозиция склона может оказывать влияние на ветровой режим (Holtmeier and Broll, 2010), тепловой режим в течение вегетационного периода (Shrestha et al., 2015), начало вегетационного периода из-за большего прогревания стволов деревьев весной (Rossi et al., 2007), начало таяния снега весной (Körner, 2012), а также на степень минерализации азота в почве (Sturm et al., 2005). В условиях северных горных территорий большее количество солнечной радиации и более теплые условия могут повысить приживаемость саженцев деревьев и молодняков и развитие деревьев в целом (Körner, 2012). В лесах средних широт на северо-западе Британской Колумбии затененные склоны, ориентированные на север, показали более низкую продуктивность, чем те, что расположены на более солнечных и теплых склонах, ориентированных на юг (Kuyek and Thomas, 2019). На юго-западе Юкона (Канада), граница распространения деревьев *Picea glauca* продвигалась быстрее по склонам, ориентированным на юг, чем на север (Danby and Nik, 2007). Однако на южных склонах Алтая, который находится в центральной части Евразии, наблюдается противоположная ситуация. Кроме того, на границе леса в штате Невада *Pinus monophylla* показывала меньшие приросты и образовывала меньшие трахеиды в самых сухих местах (Ziaco et al., 2014). В работе Cazolla с соавт. (2019) отмечается, что на высокогорных участках в районе ледника Актру, где не было зафиксировано ни одного дерева, значительная часть дневной поверхности представлена лугами с высоким уровнем биологического разнообразия.

Значительный высотный и горизонтальный сдвиг на склонах северной экспозиции возможно обусловлен тем, что данные участки получают меньше солнечной радиации. По этой причине они не испытывают недостатка влаги. Это обеспечивает более благоприятные условия для древесной растительности на северных склонах,

чем на более освещенных южных. Подобная ситуация наблюдается в Монголии, где древесная растительность распространена только на северных склонах гор (Klinge et al., 2018). Большой вертикальный сдвиг на склонах юго-западной экспозиции можно объяснить тем, что эти склоны имеют небольшую крутизну, достаточно большое количество каменистых участков, где древесная растительность успешно конкурирует с травянистой. Внутри сдвига на юго-западных склонах на каменистых участках в прошлом присутствовало большое количество одиночных деревьев – семенников. В благоприятных условиях они могли обеспечить значительное продвижение древесной растительности в вертикальном и горизонтальном направлении. Минимальные значения сдвигов на склонах западной экспозиции можно объяснить сочетанием малой инсоляции и пологостью склона, что способствует переувлажнению почв.

Выявленные нами различия на разных высотах над ур. м. в возрастной структуре исследованных древостоев кедра хорошо согласуются с другими исследованиями в горах Алтая. Например, на основе анализа возрастной структуры ранее было установлено смещение древостоев кедра и лиственницы вдоль высотного градиента в долине ледника Актру, причем кедр сибирский возобновлялся успешнее по сравнению с лиственницей (Timoshok et al., 2016). Cazolla с соавт. (2019) установили, что в этом же районе на больших высотах растут только молодые деревья, и зафиксировали относительно быстрое смещение вверх по склону древесной растительности. За последние 52 года линия границы распространения отдельных деревьев продвинулась примерно на 150 м вверх, и скорость перемещения ускорилась до недавнего времени.

Мы предполагаем, что наблюдаемые в течение последних столетий (особенно во второй половине XX в.) изменения в распределении лесопокрытых площадей, редины, и отдельных деревьев в тундре на склонах различной экспозиции, вероятно, могут быть обусловлены общим изменением условий произрастания растительности в районе исследования. Это, в первую очередь, объясняется изменениями в приземной температуре воздуха и режиме выпадения атмосферных осадков. За последние 80 лет произошло повышение температуры воздуха как зимнего, так и летнего периодов. Однако режим выпадения атмосферных осадков изменился в противоположную сторону – в предгорной части Алтая произошло значимое уменьшение осадков холодного периода, то есть климат стал более теплым и засушливым. Полученные данные о связи между появлением деревьев кедра и климатическими параметрами свидетельствуют

ют, что на большей части высотных уровней существует значимая связь между появлением деревьев и повышением температуры, и снижением осадков холодного периода. Причем чем выше расположены площадки в экотоне верхней границы леса (и меньше сомкнутость древостоя), тем сильнее проявляется положительная корреляция с температурой воздуха и отрицательная — с осадками холодного периода. Данное обстоятельство может быть обусловлено тем, что общая аридизация климата, которая наблюдается в регионе, возможно, неблагоприятно сказывается на возобновлении древесной растительности в экотоне верхней границы леса. Причем, во всем мире сдвиги линии роста деревьев вверх чаще происходили в регионах, где зимой наблюдались изменения в снежном режиме (Harsch et al., 2009). Аналогичные связи были получены и для кустарниковой растительности в горах Урала (Grigoriev et al., 2021). Уменьшение осадков в холодный период особенно чувствительно для выживания подростка на вернем высотном уровне, где наблюдается минимальная мощность снежного покрова, защищающего от ветрового воздействия. Данные, полученные в долине ледника Актру (Cazzolla et al., 2019) показали, что повышение температуры воздуха в течение последнего столетия может оказать двойное воздействие на горные леса: на участке исследования рост деревьев снизился в последние годы, а верхняя граница распространения деревьев поднялась на 150 м выше по склону и это произошло всего за 50 лет (после 1960-х годов), но с небольшим сдвигом вниз в течение последнего десятилетия (после 2000-х годов). Вероятно, если бы климат не становился более засушливым, то продвижение древостоев кедров происходило более быстрыми темпами.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние столетия происходила интенсивная экспансия кедров сибирского в горные тундры и луга (в пределах изучаемой территории). В зависимости от экспозиции склона этот процесс происходил по-разному — значительное продвижение леса в горы отмечается на склонах восточной и северной экспозиций, наименьшее — на южных. Во второй половине XX в. древесная растительность наиболее интенсивно распространялась вверх по склону. Экспансии леса благоприятствовало общее изменение климатических условий в районе исследований. Настоящее исследование вносит вклад в формирование глобальной картины изменения древесной растительности и высотного положения верхней границы леса в горных регионах, а также может служить основой для создания моделей трансформаций природной

среды в горах Алтая при различных сценариях изменения климата в будущем.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено за счет средств РФФИ (проект № 21-14-00137).

## FUNDING

The study was carried out with financial support from the Russian Science Foundation, project no. 21-14-00137.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазена В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск: Наука, 1996. 247 с.
- Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
- Им С.Т., Харук В.И. Климатически индуцированные изменения в экотоне альпийской лесотундры плато Путорана // Исследование Земли из космоса. 2013. № 5. 32 с.  
<https://doi.org/10.7868/S0205961413040052>
- Паромов В.В., Нарожный Ю.К., Шантыкова Л.Н. Оценка современной динамики и прогноз гляциологических характеристик ледника Малый Актру (Центральный Алтай) // Лёд и Снег. 2018. Т. 58. № 2. С. 171–182.  
<https://doi.org/10.15356/2076-6734-2018-2-171-182>
- Третий оценочный докл. об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации / отв. ред. В.М. Катцов. СПб.: Научное издание, 2022. 676 с.
- Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Мазена В.С., Наурузбаев М.М., Хантемиров Р.М. Методы дендрохронологии: учебно-методическое пособие. Ч. 1. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Красноярск: КрасГУ, 2000. 81 с.
- Шиятов С.Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 216 с.
- Büntgen U., Hellmann L., Tegel W., Normand S., Myers-Smith I., Kirilyanov A.V., Nievergelt D., Schweingruber F.H. Temperature-induced recruitment pulses of Arctic dwarf shrub communities / J. of Ecol. 2015. Vol. 103. № 2. P. 489–501.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12361>
- Cazzolla G.R., Callaghan T., Velichevskaya A., Dudko A., Fabbio L., Battipaglia G., Liang J. Accelerating upward treeline shift in the Altai Mountains under last century climate change // Scientific Reports. 2019. Vol. 9. Art. 7678.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-44188-19>
- Chapin F.S., Sturm M., Serreze M.C., McFadden J.P., Key J.R., Lloyd A.H., McGuire A.D., Rupp T.S., Lynch A.H., Schimel J.P., et al. Role of land-surface



- changes in arctic summer warming // *Science*. 2005. Vol. 310. № 5748. P. 657–660.  
<https://doi.org/10.1126/science.1117368>
- Climate Change, 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Univ. Press, 2022. 3056 p.
- Danby R.K., Hik D.S. Variability, contingency and rapid change in recent Subarctic alpine tree line dynamics // *J. of Ecol.* 2007. Vol. 95. № 2. P. 352–363.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01200.x>
- Gaisin I.K., Moiseev P.A., Makhmutova I.I., Nizametdinov N.F., Moiseeva O.O. Expansion of tree vegetation in the forest–mountain steppe ecotone on the Southern Urals in relation to changes in climate and habitat moisture // *Russ. J. Ecol.* 2020. № 4. P. 251–264.  
<https://doi.org/10.1134/S1067413620040074>
- Grigoriev A.A., Devi N.M., Kukarskikh V.V., Vyukhin S.O., Galimova A.A., Moiseev P.A., Fomin V.V. Structure and dynamics of tree stands at the upper timberline in the western part of the Putorana plateau // *Russ. J. Ecol.* 2019. № 4. P. 243–254.  
<https://doi.org/10.1134/S1067413619040076>
- Grigoriev A.A., Shalaumova Y.V., Balakin D.S. Current Expansion of *Juniperus sibirica* Burgsd. to the Mountain Tundras of the Northern Urals // *Russ. J. Ecol.* 2021. № 52. P. 376–382.  
<https://doi.org/10.1134/S1067413621050076>
- Grigoriev A.A., Shalaumova Y.V., Vyukhin S.O., Balakin D.S., Kukarskikh V.V., Vyukhina A.A., Camarero J.J., Moiseev P.A. Upward Treeline Shifts in Two Regions of Subarctic Russia Are Governed by Summer Thermal and Winter Snow Conditions // *Forests*. 2022. Vol. 13. № 2. Art. 174.  
<https://doi.org/10.3390/f13020174>
- Hansson A., Dargusch P., Shulmeister J. A review of modern treeline migration, the factors controlling it and the implications for carbon storage // *J. Mt. Sci.* 2021. № 18. P. 291–306.  
<https://doi.org/10.1007/s11629-020-6221-1>
- Harsch M.A., Hulme P.E., McGlone M.S., Dunca R.P. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming // *Ecol. Lett.* 2009. № 12. P. 1040–1049.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x>
- Holtmeier F.-K. Mountain Timberlines: Ecology, Patchiness, and Dynamics. Advanced Global Change Resource. Berlin–Heidelberg: Springer, 2009. 438 p.
- Holtmeier F.K., Broll G. Wind as an Ecological Agent at Treelines in North America, the Alps, and the European Subarctic // *Phys. Geogr.* 2010. Vol. 31. № 3. P. 203–233.  
<https://doi.org/10.2747/0272-3646.31.3.203>
- Jiao L., Chen K., Liu X., Qi C., Xue R. Comparison of the response stability of Siberian larch to climate change in the Altai and Tianshan // *Ecological Indicators*. 2021. Vol. 128. № 107823.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107823>
- Klinge M., et al. Climate effects on vegetation vitality at the treeline of boreal forests of Mongolia // *Biogeosciences*. 2018. Vol. 15. № 5. P. 1319–1333.  
<https://doi.org/10.5194/bg-15-1319-2018>
- Körner C. Alpine treelines. Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits. Berlin: Springer, 2012. 220 p.
- Kullman L., Öberg L. Post-little ice age treeline rise and climatic warming in the Swedish Scandes: A landscape ecological perspective // *J. of Ecol.* 2009. № 97. P. 415–429.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01488.x>
- Kuyek N.J., Thomas S.C. Trees are larger on south slopes in late-seral conifer stands in northwestern British Columbia // *Can. J. For. Res.* 2019. Vol. 49. № 11. P. 1349–1356.  
<https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0089>
- MacQueen J. Some methods for classification and analysis of multivariate observations // *Proc. 5th Berkeley Symp. on Math. Statistics and Probability / L.M. Le Cam, J. Neyman (Ed.)*. 1967. P. 281–297.
- Mazepa V.S. Stand density in the last millennium at the upper tree-line ecotone in the Polar Ural Mountains // *Can. J. For. Res.* 2005. № 35. P. 2082–2091.  
<https://doi.org/10.1139/x05-111>
- Moiseev P.A., Hagedorn F., Balakin D.S., Bubnov M.O., Devi N.M., Kukarskikh V.V., Mazepa V.S., Vyukhin S.O., Vyukhina A.A., Grigoriev A.A. Stand biomass at treeline ecotone in Russian subarctic mountains is primarily related to species composition but its dynamics driven by improvement of climatic conditions // *Forests*. 2022. Vol. 13. № 2. Art. 254.  
<https://doi.org/10.3390/f13020254>
- Narozhniy Y., Zemtsov V. Current State of the Altai Glaciers (Russia) and Trends Over the Period of Instrumental Observations 1952–2008 // *AMBIO*. 2011. № 40. P. 575–588.  
<https://doi.org/10.1007/s13280-011-0166-0>
- Pauli H., Gottfried M., Dullinger S., et al. Recent plant diversity changes on Europe’s mountain summits // *Science*. 2012. Vol. 336. № 6079. P. 353–355.  
<https://doi.org/10.1126/science.1219033>
- Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T., Carraro V. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes // *Oecologia*. 2007. № 152. P. 1–12.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-006-0625-7>
- Shrestha K.B., Hofgaard A., Vandvik V. Recent treeline dynamics are similar between dry and mesic areas of Nepal, central Himalaya // *J. Plant Ecol.* 2015. Vol. 8. № 4. P. 347–358.  
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtu035>
- Sturm M., Schimel J., Michaelson G., Welker J.M., Oberbauer S.F., Liston G.E., Fahnestock J., Romanovsky V.E. Winter biological processes could help convert arctic tundra to shrubland // *BioScience*. 2005. Vol. 55. № 1. P. 17–26.  
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0017:WBPCHC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0017:WBPCHC]2.0.CO;2)

- Taynik A.V., Barinov V.V., Oidupaa O.Ch., Myglan V.S., Reinig F., Buntgen U. Growth coherency and climate sensitivity of *Larix sibirica* at the upper treeline in the Russian Altai Sayan Mountains // *Dendrochronologia*. 2016. Vol. 39. P. 10–16.  
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2015.12.003>
- Timoshok E.E., Timoshok E.N., Nikolaeva S.A., Savchuk D.A., Filimonova E.O., Skorokhodov S.N., Bocharov A.Yu. Monitoring of high-altitude terrestrial ecosystems in the Altai Mountains // *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*. 2016. Vol. 48. № 012008.  
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/48/1/012008>
- Volkov I.V., Zemtsov V.A., Erofeev A.A., Babenko A.S., Volkova A.I., Callaghan T.V. The dynamic land-cover of the Altai Mountains: Perspectives based on past and current environmental and biodiversity changes // *Ambio*. 2021. № 50. P. 1991–2008.  
<https://doi.org/10.1007/s13280-021-01605-y>
- Ziaco E., Biondi F., Rossi S., Deslauriers A. Climatic influences on wood anatomy and tree-ring Features of great basin conifers at a new mountain Observatory // *Appl. Plant Sci*. 2014. Vol. 2. № 10. Art. 1400054.  
<https://doi.org/10.3732/apps.1400054>

## Structure and Dynamics of *Pinus sibirica* Du Tour Forest Stands at the Upper Limit of Their Growth in the Western Part of the Katunsky Range (Altai) under Climate Change

A. A. Grigoriev<sup>a,\*</sup>, S. O. Vyukhin<sup>a</sup>, Y. V. Shalaumova<sup>a</sup>, D. S. Balakin<sup>a</sup>, A. C. Timofeev<sup>a</sup>,  
A. M. Gromov<sup>a</sup>, D. Y. Golikov<sup>b</sup>, N. V. Nizametdinov<sup>a</sup>, and P. A. Moiseev<sup>a</sup>

<sup>a</sup>*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia*

<sup>b</sup>*Botanical Garden, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia*

\*e-mail: [grigoriev.a.a@ipae.uran.ru](mailto:grigoriev.a.a@ipae.uran.ru)

The forest boundary is characterized by being highly sensitive to climate change. In this regard, monitoring the distribution of forested areas on the southern and northern boundaries of the forest in lowland conditions, as well as the upper and lower boundaries of the forest in mountainous regions, is one of the simplest and most effective methods for studying the response of vegetation to climate change. In the western part of the Katun Range (Central Altai), based on the use of classical dendrochronological methods, the age of 891 *Pinus sibirica* Du Tour trees growing at different altitudes above sea level was established. Comparison of the altitudinal position of the upper limit of tree vegetation according to topographic maps of 1956 and modern satellite images made it possible to establish the rate of change in forested areas depending on the presence or absence of edaphic restrictions for the successful regeneration of tree species. It is shown that, starting from the second half of the 20th century. There is an intensive expansion of *Pinus sibirica*, the most common tree species in the study area, into the belt of mountain meadows and tundras. The nature and rate of colonization by woody vegetation vary significantly depending on the exposure of the slope and its hypsometric characteristics. The closest connections were found between the appearance of cedar and climatic indicators of the cold period (temperature and precipitation), this is especially typical for slopes with northern and eastern exposures. It was shown that the expansion of the forest was favored by a general change in climatic conditions in the study area.

*Keywords:* upper treeline, age structure of forests, topographic maps, satellite images, mountains of Southern Siberia

### REFERENCES

- Büntgen U., Hellmann L., Tegel W., Normand S., Myers-Smith I., Kirilyanov A.V., Nievergelt D., Schweingruber F.H. Temperature-induced recruitment pulses of Arctic dwarf shrub communities. *J. Ecol.*, 2015, vol. 103, no. 2, pp. 489–501.  
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12361>
- Cazzolla G.R., Callaghan T., Velichevskaya A., Dudko A., Fabbio L., Battipaglia G., Liang J. Accelerating upward treeline shift in the Altai Mountains under last century climate change. *Sci. Rep.*, 2019, vol. 9, art. 7678.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-44188-1>
- Chapin F.S., Sturm M., Serreze M.C., McFadden J.P., Key J.R., Lloyd A.H., McGuire A.D., Rupp T.S., Lynch A.H., Schimel J.P., et al. Role of land-surface changes in arctic summer warming. *Science*, 2005, vol. 310, no. 5748, pp. 657–660.  
<https://doi.org/10.1126/science.1117368>
- Danby R.K., Hik D.S. Variability, contingency and rapid change in recent Subarctic alpine tree line dynamics. *J. Ecol.*, 2007, vol. 95, no. 2, pp. 352–363.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01200.x>
- Gaisin I.K., Moiseev P.A., Makhmutova I.I., Nizametdinov N.F., Moiseeva O.O. Expansion of tree vegetation in the forest–mountain steppe ecotone on the

- Southern Urals in relation to changes in climate and habitat moisture. *Russ. J. Ecol.*, 2020, no. 4, pp. 251–264.  
<https://doi.org/10.1134/S1067413620040074>
- Gorchakovskiy P.L., Shiyatov S.G. *Fitoindikatsiya uslovii sredy i prirodnykh protsessov v vysokogor'yakh* [Phytoindication of Environmental Conditions and Natural Processes in High Mountain Regions]. Moscow: Nauka Publ., 1985. 208 p.
- Grigoriev A.A., Devi N.M., Kukarskikh V.V., V'yukhin S.O., Galimova A.A., Moiseev P.A., Fomin V.V. Structure and dynamics of tree stands at the upper timberline in the western part of the Putorana plateau. *Russ. J. Ecol.*, 2019, no. 4, pp. 243–254.  
<https://doi.org/10.1134/S1067413619040076>
- Grigoriev A.A., Shalaumova Y.V., Balakin D.S. Current Expansion of *Juniperus sibirica* Burgsd. to the Mountain Tundras of the Northern Urals. *Russ. J. Ecol.*, 2021, no. 52, pp. 376–382.  
<https://doi.org/10.1134/S1067413621050076>
- Grigoriev A.A., Shalaumova Y.V., Vyukhin S.O., Balakin D.S., Kukarskikh V.V., Vyukhina A.A., Camarero J.J., Moiseev P.A. Upward treeline shifts in two regions of Subarctic Russia are governed by summer thermal and winter snow conditions. *Forests*, 2022, vol. 13, no. 2, art. 174.  
<https://doi.org/10.3390/f13020174>
- Hansson A., Dargusch P., Shulmeister J. A review of modern treeline migration, the factors controlling it and the implications for carbon storage. *J. Mt. Sci.*, 2021, no. 18, pp. 291–306.  
<https://doi.org/10.1007/s11629-020-6221-1>
- Harsch M.A., Hulme P.E., McGlone M.S., Dunca R.P. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecol. Lett.*, 2009, no. 12, pp. 1040–1049.  
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x>
- Holtmeier F.-K. *Mountain Timberlines: Ecology, Patchiness, and Dynamics. Advanced Global Change Resource*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2009.
- Holtmeier F.K., Broll G. Wind as an ecological agent at treelines in North America, the Alps, and the European subarctic. *Phys. Geogr.*, 2010, vol. 31, no. 3, pp. 203–233.  
<https://doi.org/10.2747/0272-3646.31.3.203>
- Im S.T., Kharuk V.I. Climate induced changes in Alpine Forest: Tundra ecotone, Siberian arctic mountains. *Issled. Zemli Kosmosa*, 2013, no. 5, 32 p. (In Russ.).  
<https://doi.org/10.7868/S0205961413040052>
- IPCC. *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: CUP, 2022.
- Jiao L., Chen K., Liu X., Qi C., Xue R. Comparison of the response stability of Siberian larch to climate change in the Altai and Tianshan. *Ecol. Indic.*, 2021, vol. 128, art. 107823.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107823>
- Klinge M., et al. Climate effects on vegetation vitality at the treeline of boreal forests of Mongolia. *Biogeosci.*, 2018, vol. 15, no. 5, pp. 1319–1333.  
<https://doi.org/10.5194/bg-15-1319-2018>
- Körner C. *Alpine treelines. Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits*. Berlin: Springer, 2012.
- Kullman L., Öberg L. Post-little ice age treeline rise and climatic warming in the Swedish Scandes: A landscape ecological perspective. *J. Ecol.*, 2009, no. 97, pp. 415–429.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01488.x>
- Kuyek N.J., Thomas S.C. Trees are larger on south slopes in late-seral conifer stands in northwestern British Columbia. *Can. J. For. Res.*, 2019, vol. 49, no. 11, pp. 1349–1356.  
<https://doi.org/10.1139/cjfr-2019-0089>
- MacQueen J. Some methods for classification and analysis of multivariate observations. In *Proc. 5th Berkeley Symp. on Math. Statistics and Probability*. Le Cam L.M., Neyman J., Eds. 1967, pp. 281–297.
- Mazepa V.S. Stand density in the last millennium at the upper tree-line ecotone in the Polar Ural Mountains. *Can. J. For. Res.*, 2005, no. 35, pp. 2082–2091.  
<https://doi.org/10.1139/x05-111>
- Moiseev P.A., Hagedorn F., Balakin D.S., Bubnov M.O., Devi N.M., Kukarskikh V.V., Mazepa V.S., Vyukhin S.O., Vyukhina A.A., Grigoriev A.A. Stand biomass at treeline ecotone in Russian subarctic mountains is primarily related to species composition but its dynamics driven by improvement of climatic conditions. *Forests*, 2022, vol. 13, no. 2, art. 254.  
<https://doi.org/10.3390/f13020254>
- Narozhniy Y., Zemtsov V. Current state of the Altai glaciers (Russia) and trends over the period of instrumental observations 1952–2008. *Ambio*, 2011, no. 40, pp. 575–588.  
<https://doi.org/10.1007/s13280-011-0166-0>
- Paromov V.V., Narozhnyi Y.K., and Shantyukova L.N. Estimation of current dynamics and forecast of glaciological characteristics of the Malyy Aktru glacier (Central Altai). *Led Sneg*, 2018, vol. 58, no. 2, pp. 171–182. (In Russ.).  
<https://doi.org/10.15356/2076-6734-2018-2-171-182>
- Pauli H., Gottfried M., Dullinger S., et al. Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. *Science*, 2012, vol. 336, no. 6079, pp. 353–355.  
<https://doi.org/10.1126/science.1219033>
- Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T., Carraro V. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia*, 2007, no. 152, pp. 1–12.  
<https://doi.org/10.1007/s00442-006-0625-7>
- Shiyatov S.G. *Dinamika drevesnoi i kustarnikovoï rastitel'nosti v gorakh polyarnogo urala pod vliyaniem sovremennykh izmenenii klimata* [Dynamics of Woody and Shrubby Vegetation in the Mountains of the Polar Urals under the Influence of Modern Climate Changes]. Yekaterinburg: UrO RAN, 2009. 216 p.

- Shiyatov S.G., Vaganov E.A., Kirilyanov A.V., Kruglov V.B., Mazepa V.S., Naurzbaev M.M., Hantemirov R.M. *Metody dendrokronologii: uchebno-metodicheskoe posobie. Ch. 1. Osnovy dendrokronologii. Sbor i poluchenie drevesno-kol'tsevoi informatsii* [Methods of Dendrochronology: Educational and Methodological Manual. Part 1. Fundamentals of Dendrochronology. Collection and Receipt of Tree-ring Information]. Krasnoyarsk: Krasnoyarsk Gos. Univ., 2000.
- Shrestha K.B., Hofgaard A., Vandvik V. Recent treeline dynamics are similar between dry and mesic areas of Nepal, central Himalaya. *J. Plant Ecol.*, 2015, vol. 8, no. 4, pp. 347–358.  
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtu035>
- Sturm M., Schimel J., Michaelson G., Welker J.M., Oberbauer S.F., Liston G.E., Fahnestock J., Romanovsky V.E. Winter biological processes could help convert arctic tundra to shrubland. *BioScience*, 2005, vol. 55, no. 1, pp. 17–26.  
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0017:WBPCHC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0017:WBPCHC]2.0.CO;2)
- Taynik A.V., Barinov V.V., Oidupaa O.Ch., Myglan V.S., Reinig F., Buntgen U. Growth coherency and climate sensitivity of *Larix sibirica* at the upper treeline in the Russian Altai Sayan Mountains. *Dendrochronologia*, 2016, no. 39, pp. 10–16.  
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2015.12.003>
- Timoshok E.E., Timoshok E.N., Nikolaeva S.A., Savchuk D.A., Filimonova E.O., Skorokhodov S.N., Bocharov A.Yu. Monitoring of high-altitude terrestrial ecosystems in the Altai Mountains. *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.*, 2016, vol. 48, art. 012008.  
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/48/1/012008>
- Tretii otsenochnyi doklad ob izmeneniyakh klimata i ikh posledstviyakh na territorii Rossiiskoi Federatsii* [Third Assessment Report on Climate Change and its Consequences on the Territory of the Russian Federation]. Katsov V.M., Ed. St. Petersburg: Naukoemkie tehnologii Publ., 2022.
- Vaganov E.A., Shiyatov S.G., Mazepa V.S. *Dendroklimaticheskie issledovaniya v Uralo-Sibirskoi Subarktike* [Dendroclimatic Studies in the Ural-Siberian Subarctic]. Novosibirsk: Nauka Publ., 1996.
- Volkov I.V., Zemtsov V.A., Erofeev A.A., Babenko A.S., Volkova A.I., Callaghan T.V. The dynamic land-cover of the Altai Mountains: Perspectives based on past and current environmental and biodiversity changes. *Ambio*, 2021, no. 50, pp. 1991–2008.  
<https://doi.org/10.1007/s13280-021-01605-y>
- Ziaco E., Biondi F., Rossi S., Deslauriers A. Climatic influences on wood anatomy and tree-ring Features of great basin conifers at a new mountain Observatory. *Appl. Plant Sci.*, 2014, vol. 2, no. 10, art. 1400054.  
<https://doi.org/10.3732/apps.1400054>