

УДК 574.34574.9157.045

СОВРЕМЕННАЯ ЭКСПАНСИЯ *JUNIPERUS SIBIRICA* BURGS.D. В ГОРНЫЕ ТУНДРЫ СЕВЕРНОГО УРАЛА

© 2021 г. А. А. Григорьев^а, *, Ю. В. Шалаумова^{а, б}, Д. С. Балакин^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^бИнститут промышленной экологии УрО РАН, Россия 620990 Екатеринбург, ул. С. Ковалевской, 20

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

Поступила в редакцию 16.12.2020 г.

После доработки 29.03.2021 г.

Принята к публикации 02.04.2021 г.

Одними из наиболее чувствительных к изменениям климатических условий являются экосистемы высокогорных и высокоширотных регионов. Значительная часть современных исследований, направленных на оценку климатогенной трансформации растительных сообществ, посвящена изучению динамики верхней границы древесной растительности. Подобные исследования кустарниковой растительности в высокогорьях единичны. На основе анализа возрастной структуры зарослей можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.) в горах Северного Урала (хребет Чувальский Камень) установлено смещение верхней границы распространения кустарников вдоль высотного градиента. Обнаружено, что на сильно ветрообдуваемых и малоснежных участках склонов (перевалах) заселение *J. sibirica* началось только во второй половине XX в., а наиболее массово этот процесс происходил после 1970-х гг. Анализ климатических данных показал увеличение аномалий средней температуры воздуха за холодный период года (с ноября по март), характеризуемое линейным трендом, на 1.69°C/100 лет ($R^2 = 0.57$) и для суммарных осадков – на 67.3 мм/100 лет ($R^2 = 0.43$). Результаты корреляционного анализа для пятилетних периодов появления *J. sibirica* и средних пятилетних осадков показали, что наиболее тесные связи наблюдаются для малоснежных участков для начала холодного периода (ноябрь–январь, $R = 0.96$). Изменение режима осадконакопления в зимнее время года могло способствовать современной экспансии *J. sibirica* в горные тундры Северного Урала.

Ключевые слова: высота снежного покрова, верхняя граница кустарниковой растительности, *Juniperus sibirica* Burgsd., изменения климата, Северный Урал

DOI: 10.31857/S0367059721050073

В последние десятилетия мировой научной общественностью все более остро обсуждается проблема современного изменения климата [1] и его последствий для животного [2] и растительного мира [3]. Одними из наиболее чувствительных к изменениям климатических условий являются экосистемы высокогорных и высокоширотных регионов [4]. Здесь формируются жесткие микроклиматические условия, создающие барьер для развития как древесных, так и кустарниковых видов растений [5]. Изменения термического режима и режима увлажнения в таких регионах влекут за собой смещение ботанико-географических рубежей [6, 7].

Проблема расселения древесных видов выше в горы часто обсуждалась в мировой научной литературе. М. Харш с соавт. [4] на основе анализа 166 публикаций по оценке смещения верхнего предела лесов в различных регионах мира сделали заключение, что наиболее существенные изменения произошли в тех регионах, где в последнем

столетии наблюдалось значительное увеличение приземной температуры воздуха в холодный период года. Подобного рода обобщения проводились и применительно к кустарниковой растительности, но преимущественно для полярных областей. И. Маерс-Смит и Д. Хик [8], проанализировав более 60 исследований, установили, что только в 6 исследованиях [9–14] проводился анализ динамики верхней границы распространения кустарников и лишь в 3 из них [11, 13, 14] сделана попытка выявления связи между наблюдаемым увеличением роста и продвижения кустарниковой растительности с температурой и осадками холодного периода. Предполагается, что расселение кустарников может способствовать уменьшению биоразнообразия тундровых и луговых сообществ, в частности снижению альфа- и бета-разнообразия, а также изменению структуры горного ландшафта [15]. Поэтому исследования, направленные на оценку экспансии кустарниковой растительности и прогнозирование будущих измене-

ний растительности тундровых экосистем, в современных условиях приобретают чрезвычайную актуальность [16].

В настоящее время в горах Урала одним из самых распространенных кустарниковых видов является *Juniperus sibirica* Burgsd., произрастающий на всем протяжении Уральского хребта и играющий важную фитоценотическую роль в сложении высокогорных растительных сообществ. Маршрутное обследование осевой части Уральских гор показало, что *J. sibirica* наиболее распространен в горах Северного Урала, где на таких хребтах, как Ольховочный, Чувальский Камень, Молебный Камень, он формирует полосу растительности, расположенную в редколесьях, редианах и нижней части горных тундр и лугов, образуя труднопроходимые заросли. В недавних исследованиях было показано, что в XX в. (особенно после 1950-х гг.) происходила интенсивная экспансия *J. sibirica* в горные тундры на отдельных вершинах Южного [17] и Северного [18] Урала. Поскольку смещение предела распространения кустарниковой растительности изучается редко [8], к настоящему времени все еще нет полного понимания географических масштабов и темпов расселения кустарников в горные тундры высокогорий, а также движущих сил данного процесса.

Задачи настоящей работы — изучение морфологической и возрастной структуры зарослей *J. sibirica*, а также пространственно-временной динамики можжевельных сообществ, произрастающих в горно-тундровом поясе в различных условиях по снегонакоплению на хребте Чувальский Камень, и выявление факторов среды, которые могут способствовать процессу изменения положения верхней границы распространения данного вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на хребте Чувальский Камень, расположенном на Северном Урале в Красновишерском р-не Пермского края на территории заповедника “Вишерский” (60°57'38" с.ш., 58°57'51" в.д.). Протяженность хребта с севера на юг — 18 км, с запада на восток — 14.5 км, наивысшая точка хребта — гора Зыряновка (929.4 м над ур. м.). Горный массив сложен сланцами, метабазальтами, кварцитопесчаниками чувальской свиты ордовика [19]. Климат в районе исследований континентальный, бореального типа. По данным метеостанции “Троицко-Печерское” за период 1888–2018 гг. средняя годовая температура воздуха –1.1°, средняя температура января –17.7° (абсолютный минимум около –50°), средняя температура июля +16.1°. Продолжительность теплого сезона 160–170 дней. Преобладают юго-западные, западные и южные ветра (в летнее время северные и восточные). Для всего района характерна значительная высота снежного покрова (от 50 до 150

см за многолетние периоды наблюдений в лесной части), который появляется во второй декаде октября и разрушается в третьей декаде апреля [20]. Согласно П.Л. Горчаковскому [6], здесь представлены три высотных пояса: горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый. В горно-лесном поясе распространены еловые и пихтово-еловые леса. Растительность подгольцового пояса представлена березовыми, реже березово-еловыми и березово-пихтовыми мелколесьями. От верхней границы леса выше в горы распространены заросли *J. sibirica*. Горно-тундровая растительность простирается по вершине всего хребта [21].

В 2016 г. выше современной границы елово-березовых редколесий в горных тундрах нами были заложены два высотных профиля на северо-западном склоне хр. Чувальский Камень и несколько дополнительных пробных площадей у вершины горы Зыряновка. На профилях исследования проводили на трех уровнях: нижний — у верхней границы распространения сомкнутых зарослей *J. sibirica*, средний — у верхней границы распространения более разреженных зарослей *J. sibirica* и верхний — у верхней границы редко растущих особей *J. sibirica* (рис. 1). Профиля были заложены таким образом, что верхние высотные уровни располагались на осевой части хребта (перевалах). На каждом уровне вдоль склона были заложены от 2 до 5 постоянных пробных площадей размером 20 × 20 м. На пробной площади для каждой особи *J. sibirica* фиксировали точное местоположение, определяли высоту, диаметр кроны в двух взаимно перпендикулярных направлениях и возраст. Последний определяли путем взятия спилов в месте прикрепления самой толстой ветви к стволу с последующей датировкой годичных колец в лабораторных условиях [22]. Поправку к возрасту куста на высоту прикрепления ветви рассчитывали путем изучения хода роста у молодых особей *J. sibirica* от гипокотилия стволика до места его разделения на плагиотропные ветви в конкретных условиях. Данная методика была успешно апробирована в предыдущих исследованиях [17, 18]. В целом на общей площади 1.18 га были измерены морфометрические параметры 720 особей и для каждого куста установлен возраст.

Изменения климатических параметров в районе исследований оценивали по данным метеостанции “Троицко-Печерское” (62°42' с.ш., 56°12' в.д., 135 м над ур. м.). Проанализированы ряды наблюдений с 1888 г. по 2018 г. по приземной температуре воздуха и суммарному количеству осадков. Данные по суммарному количеству осадков скорректированы поправками на смачивание и смену приборов [23]. Для анализа данных средней месячной температуры воздуха и суммарных месячных осадков выбирали периоды теплого (июнь–август) и холодного (ноябрь–март) времени года: к теплоте отнесены месяцы, соответ-

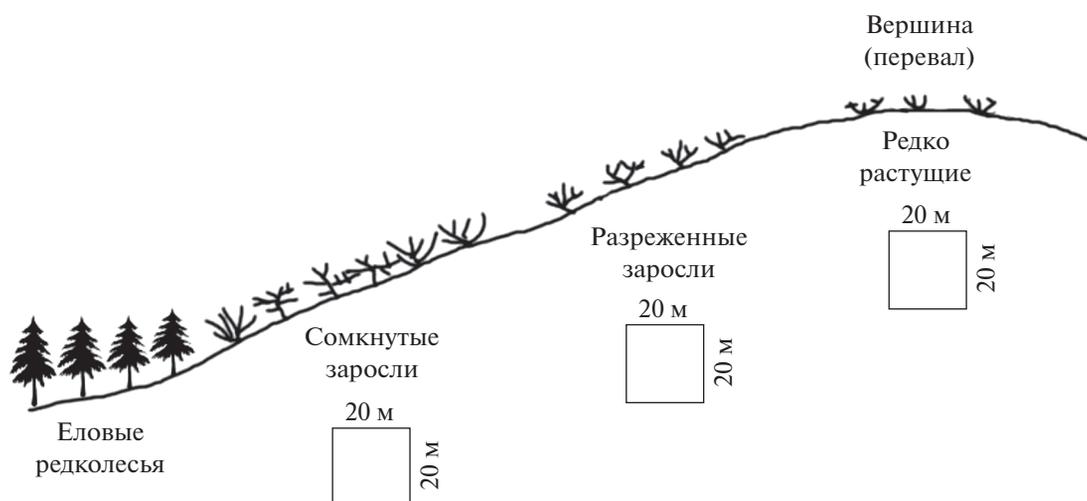


Рис. 1. Схема закладки высотного профиля.

ствующие фазе активного роста *J. sibirica* [24], холодный период включал месяцы со средней температурой воздуха ниже 0°C . Аномалии средней температуры воздуха и суммарного количества осадков в холодном и теплом периодах каждого года определяли через разность между текущим и средним значениями в течение базового периода (1961–1990 гг.).

Для оценки высоты снежного покрова на заложённых пробных площадях и прилегающих участках склонов в марте 2017 г. проведено снегомерное исследование специальным шупом (не менее 40 замеров) в местах закладки пробных площадей и на ключевых участках склонов. На всех пробных площадях были заложены термодатчики (DS1921 ThermochroniButtontm) в почву на глубину 10 см для определения минимальной температуры почвы.

Проанализированы связи между количеством появившихся особей *J. sibirica* за пятилетние периоды и средними значениями климатических параметров за текущие и предыдущие пятилетия в различные интервалы года (отдельные месяцы, холодный и теплый периоды). Тесноту связи оценивали с помощью коэффициента корреляции Спирмена (R), поскольку распределения данных отличались от нормального (по критерию Шапиро-Уилка) и объем выборки был небольшим. Группировка данных по пятилетиям обусловлена тем, что период формирования шишкоягод у *J. sibirica* составляет 2–3 года [25], и из-за задержки прорастания семян всходы появляются еще через 2–3 года [26]. Данные по корреляциям представлены для верхнего и среднего высотных уровней, для нижнего уровня показатели не вошли в анализ из-за отсутствия возобновления *J. sibirica* после 1970-х гг., что может быть связано с отсутствием пригодных участков для появления

новых особей, в том числе из-за высокой сомкнутости крон взрослых кустов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ данных табл. 1 свидетельствует о том, что по мере продвижения от нижнего уровня к верхнему закономерно уменьшаются средние морфометрические и площадные характеристики исследованных особей *J. sibirica* на заложённых высотных профилях. Так, в зависимости от условий мест произрастания средняя высота можжевелового яруса уменьшается в 2–2.5 раза, диаметр кроны – в 2–4 раза, сумма проекций кроны – в 4–12 раз. Наибольшее количество особей наблюдается в средней полосе их распространения (средний уровень), где, по-видимому, складываются наиболее благоприятные условия для роста кустарников. Средний возраст особей по мере продвижения в гору уменьшается от 102 до 40 лет на профиле I и от 95 до 46 лет – на профиле II.

Анализ возрастной структуры современных зарослей *J. sibirica* на склонах хребта Чувальский Камень (рис. 2) показал, что на высотном профиле I заселение началось еще в середине XIX в. На нижнем высотном уровне наибольшее возобновление *J. sibirica* происходило в период с 1885 г. по 1935 г., когда появилось около 70% ныне существующих особей. На среднем уровне первые особи появились в 1870-х гг., однако наиболее массово этот процесс происходил в период с 1935 г. по 1975 г. (65%). На верхнем высотном уровне наиболее массовое заселение *J. sibirica* началось лишь во второй половине XX в., когда за 20-летний период (с 1965 г. по 1985 г.) появилось 55% особей, произрастающих в настоящее время.

На нижнем высотном уровне профиля II заселение *J. sibirica* шло по схожему сценарию. Наи-

Таблица 1. Морфометрические (среднее значение ± стандартная ошибка) и площадные показатели кустов *J. sibirica* на заложенных высотных профилях

Показатели	Профиль I			Профиль II			Вершина горы Зыряновка
	нижний	средний	верхний	нижний	средний	верхний	
Средняя высота, см	88.5 ± 3.4	55.7 ± 2.1	35.8 ± 1.7	82.2 ± 2.3	39.4 ± 1.7	39.7 ± 1.4	28.5 ± 1.1
Средний диаметр кроны, см	384.3 ± 23.5	154.6 ± 8.3	87.2 ± 4.9	362.8 ± 17.2	117.1 ± 5.4	117.9 ± 5.9	99.6 ± 5.5
Средний возраст, лет	102 ± 4	68 ± 3	40 ± 2	95 ± 3	51 ± 2	46 ± 2	37 ± 2
Густота особей, шт/га	420	1600	614	476	1366	510	397
Площадь проективного покрытия крон, м ² /га	5127	4094	471	5058	1944	695	463

более заметный всплеск численности здесь наблюдался с 1905 г. по 1915 г. (за десятилетие появилось 30% ныне произрастающих здесь особей). На среднем уровне первые особи отно-

сительно профиля I заселились несколько позднее — в 1905 г., а наиболее массовое заселение продолжалось практически на всем протяжении XX в. На верхнем уровне первые особи *J. sibirica*

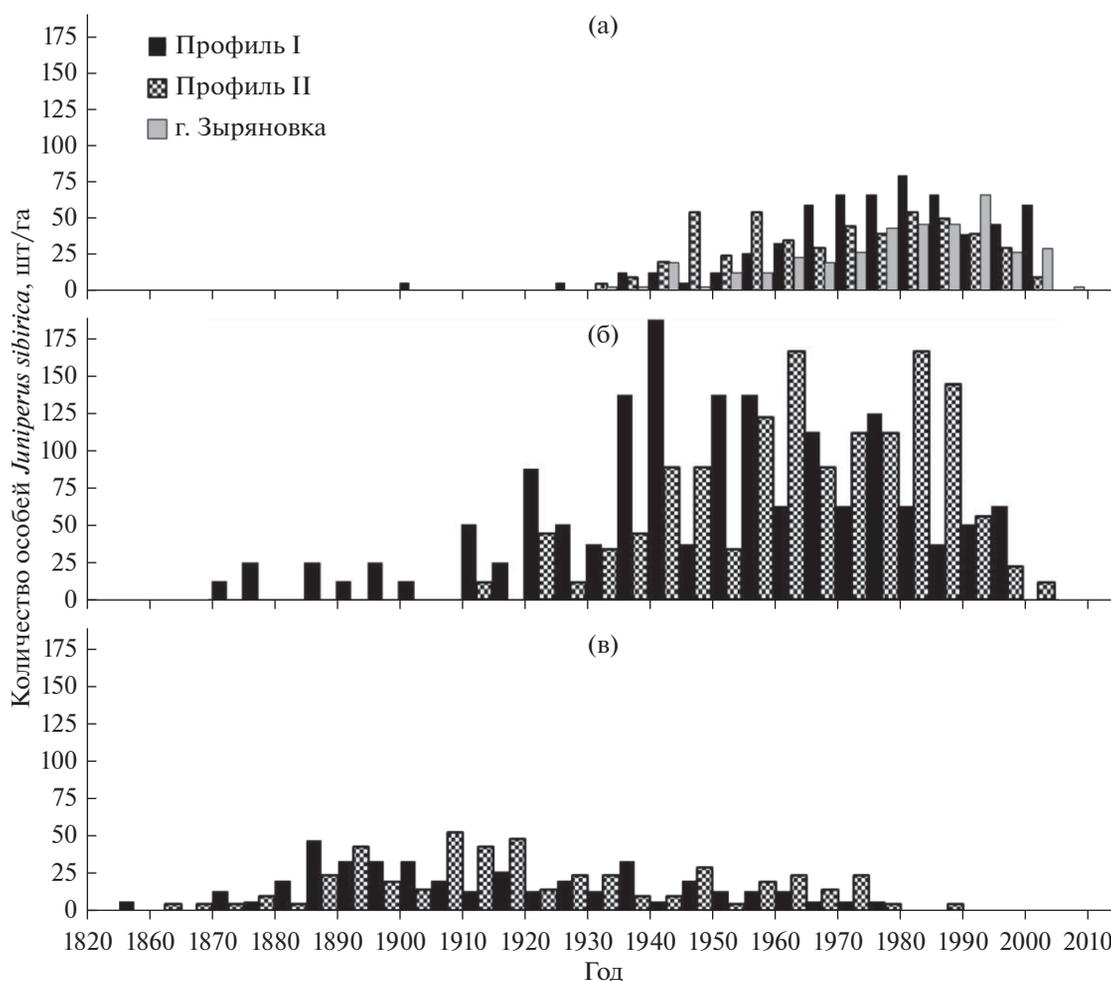


Рис. 2. Распределение количества особей *Juniperus sibirica* Burgsd. (шт/га) на верхнем (а), среднем (б) и нижнем (в) высотных уровнях.

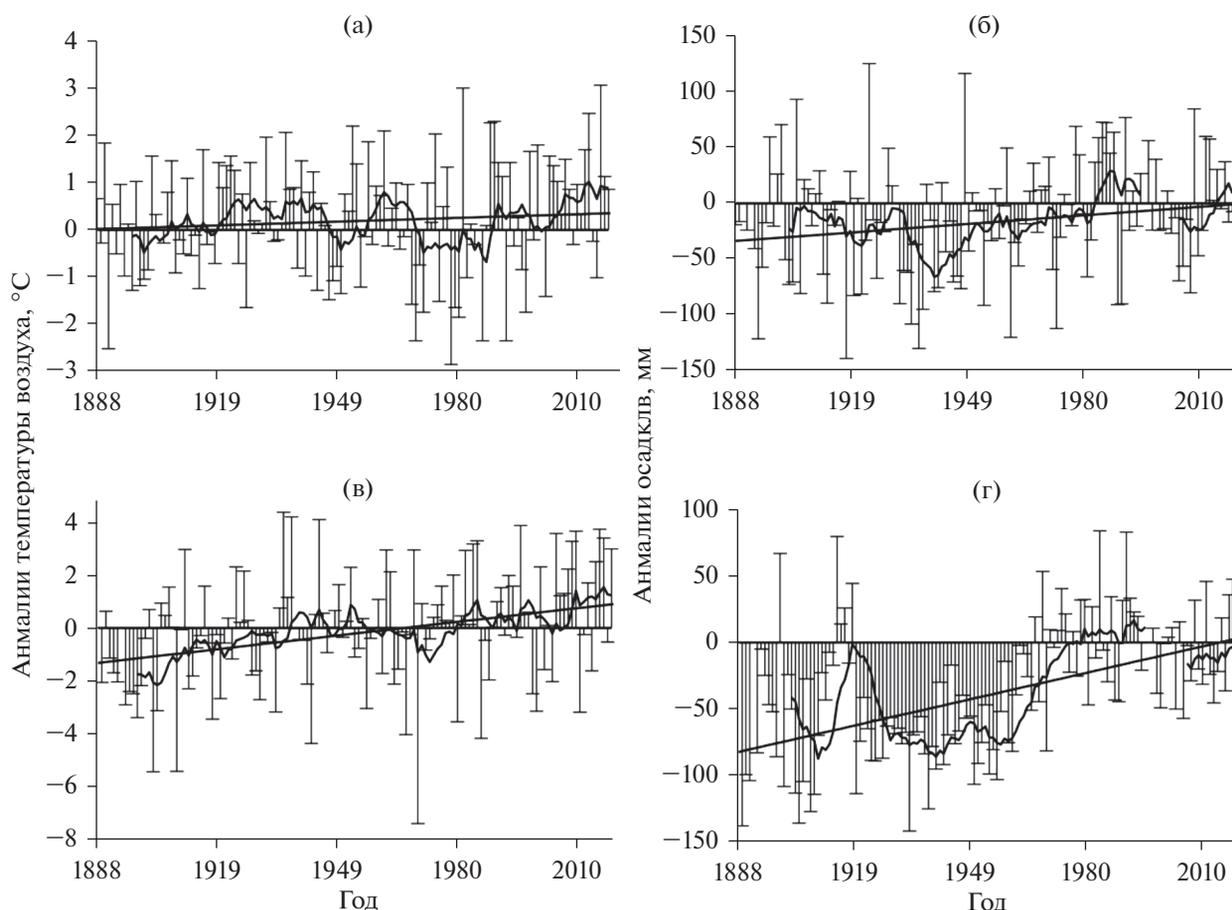


Рис. 3. Временные ряды аномалий средней температуры воздуха у поверхности земли и суммарных осадков в теплом (июнь–август; а, б) и холодном (ноябрь–март; в, г) периодах года для метеостанции “Троицко-Печерское” с 1888 г. по 2018 г. За норму принят период 1961–1990 гг. Жирная линия – скользящее среднее с десятилетним периодом сглаживания.

появились только в 30-х гг. XX в., однако наиболее массовое возобновление здесь происходило, как и на профиле I, после 1965-х гг. (50% ныне существующих особей). На дополнительных пробных площадях, заложенных у вершины горы Зыряновка, заселение *J. sibirica* происходило после 1970-х гг.

Анализ данных метеорологической станции “Троицко-Печерское” (рис. 3) показал возрастание значений аномалий средней температуры воздуха в холодном периоде с линейным трендом $1.69^{\circ}/100$ лет ($R^2 = 0.57$). Аналогичный показатель для суммарных осадков составляет 67.3 мм/100 лет ($R^2 = 0.43$). Значимых линейных изменений климатических показателей теплого периода года не выявлено.

По результатам снегомерных исследований на высотных профилях было установлено, что средняя высота снежного покрова на верхних уровнях составляет 73 ± 9 см, на средних – 87 ± 17 см, на нижних – 122 ± 14 см, а минимальная температу-

ра почвы от $-1...0^{\circ}\text{C}$ на нижнем уровне до -10°C на верхнем.

Корреляционный анализ (табл. 2) показал, что для осадков наиболее тесные положительные связи с появлением *J. sibirica* наблюдаются на пробных площадях верхних высотных уровней. Только для верхнего уровня выявлена значимая корреляция между появлением *J. sibirica* и осадками теплого периода предыдущих пятилетий, которые могли благоприятствовать повышению репродуктивных функций. Статистически значимые коэффициенты корреляции также получены для осадков предыдущих пятилетий и температуры текущих пятилетий с появлением кустов *J. sibirica* на средних уровнях.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что в горах Северного Урала на хребте Чувальский Камень, начиная с середины XIX в., происходила интенсивная экспансия кустарни-

Таблица 2. Коэффициенты корреляции Спирмена количества появившихся кустов можжевельника сибирского за пять лет с климатическими параметрами отдельных периодов года текущих t_5 и предшествующих t_{-5} пятилетий (жирным шрифтом выделены значения с уровнем значимости $p < 0.05$)

Параметр	Высотный уровень	Ноябрь—январь		Ноябрь—март		Июнь—август	
		текущ. t_5	пред. t_{-5}	текущ. t_5	пред. t_{-5}	текущ. t_5	пред. t_{-5}
Осадки	Верхний	0.96	0.83	0.85	0.86	0.28	0.55
	Средний	0.3	0.35	0.31	0.46	0.32	0.24
Температура воздуха	Верхний	-0.19	-0.33	0.37	0.16	0.11	-0.17
	Средний	0.35	0.03	0.71	0.17	0.49	-0.16

ковой растительности, в частности *J. sibirica*, в горно-тундровые сообщества. Причем на самых верхних гипсометрических уровнях (перевалах гор) наиболее массовое заселение *J. sibirica* началось только после 70-х гг. XX в. Установленная в течение последних 150 лет (наиболее активно — 70—40 лет) однонаправленная экспансия *J. sibirica* в горах Урала на различных участках склонов (различной каменности, ветровой нагрузки и снежности) свидетельствует о том, что улучшение условий для роста и развития кустарниковой растительности обусловлено влиянием общих для этой территории факторов, которыми, по нашему мнению, могут быть факторы климатической природы. Анализ метеоданных показал, что климат на Северном Урале за последние 130 лет стал более теплым и влажным. Наибольшие изменения в температурном режиме и режиме накопления осадков произошли в холодный период года.

Маршрутное обследование изучаемого района в зимнее время года и проведенные снегомерные работы показали, что распространение и высота кустов *J. sibirica* связаны с распределением снежных масс по склону и высотой снежного покрова. На участках гор, где практически отсутствует снежный покров, *J. sibirica* не произрастает, не встречается он и на многоснежных участках и снежных надувах, где высота снежного покрова составляет более 2.0 м, в основном ближе к границе леса. На верхних высотных уровнях (перевальной части хребта) заложенных высотных профилей и дополнительных площадках наблюдается минимальное количество снежных масс в зимнее время года, при этом высота снежного покрова и температура почвы в среднем увеличиваются с понижением высоты над уровнем моря. В летнее время в районе исследований не были обнаружены особи *J. sibirica* со следами снеговой корразии (истирание коры и ветвей снегом) в так называемой “зоне метелевого переноса снега” [10], что, например, часто бывает у деревьев, вследствие чего формируются две кроны: нижняя — под снежным покровом (юбка) и верхняя — над уровнем снеговой корразии.

Таким образом, важнейшим фактором в процессе формирования сообществ *J. sibirica* в горах Урала является снежный покров, который выполняет в данном случае защитную функцию [27, 28]. Появление отдельных деревьев в горной бесснежной тундре способствует задержанию и перераспределению снежных масс на склоне и меньшему промерзанию почв [28] и тем самым может благоприятствовать появлению и выживанию отдельных особей на ранее безлесных участках. Необходимо отметить, что деревья на заложенных высотных профилях отсутствуют.

Результаты корреляционного анализа показали, что наиболее тесные связи наблюдаются между появлением *J. sibirica* и осадками холодного периода (ноябрь—март) для верхних высотных уровней. Коэффициенты корреляции по текущим пятилетиям выше для начала холодного периода (ноябрь—январь, $R = 0.96$), а при расчете корреляционных связей с данными для предшествующих пятилетий — для всего холодного периода (ноябрь—март, $R = 0.86$).

Полученные результаты для текущих пятилетий могут объясняться тем, что осадки начала холодного периода формируют снеговой слой, защищающий подрост и молодые особи от низких температур и ветрового иссушения, способствуя выживанию особей *J. sibirica* на верхних высотных уровнях (перевалах гор, где аккумулируется меньшее количество снега) [27—29]. Высокие корреляции для предыдущих пятилетий отражают положительное влияние снежного покрова на взрослые плодоносящие особи, у которых цикл формирования шишкоягод составляет 2—3 года, и в случае неблагоприятных почвенно-климатических условий нередко наблюдается неудовлетворительное семенное размножение или его полное отсутствие [30].

Схожие результаты были получены нами ранее на хр. Кваркуш, где корреляция между пятилетним периодом появления *J. sibirica* на верхнем высотном уровне и средними суммарными осадками начала холодного периода (ноябрь—январь) в текущем пятилетии составила $R = 0.84$ [18]. О положительном влиянии снежного покрова и

зимних осадков на рост кустарников указывают и другие исследователи. M. Hallinger et al. [11] установили, что в высокогорных районах тундры на севере Швеции кустарники на самых высоких отметках были более молодыми и демонстрировали наиболее сильное относительное увеличение радиального прироста по сравнению с кустарниками на других высотах. S. Rundqvist et al. [13] указывают, что повышение температуры и увеличение высоты снежного покрова за последнее столетие могли способствовать увеличению площади кустарников и древесного покрова в субарктических районах Швеции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В горах Северного Урала на хребте Чувальский Камень на фоне современных изменений климатических параметров среды (главным образом увеличения количества осадков в зимнее время года) произошло однонаправленное продвижение верхней границы распространения кустарниковой растительности, в частности можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.), выше в горы. Темпы и особенности заселения горных тундр *J. sibirica* различались в зависимости от локальных условий мест произрастания, а именно высоты снежного покрова. На малоснежных участках массовое возобновление *J. sibirica* происходило после 1970-х гг.

Результаты нашего исследования важны для понимания механизмов и темпов трансформаций природной среды в пессимальных условиях и могут не только качественно дополнить модели реакции биоты на современные изменения климата данными о локальных процессах, но и позволят осуществлять достоверные прогнозы изменений окружающей среды в будущем.

Работа выполнена благодаря финансовой поддержке государственного задания ФГБУН Института экологии растений и животных УрО РАН № АААА-А19-119111990097-4 и гранта РФФИ № 16-05-00454. Авторы выражают искреннюю благодарность за консультации д.б.н., проф. С.Г. Шиятову и д.б.н. П.А. Моисееву.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

Настоящая статья не содержит исследований с участием людей или животных в качестве объектов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Climate Change 2013: the Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Eds. Stocker T.F. et al. Cambridge; New York: Cambridge University Press, 2013. 1585 p.
2. IPCC 2019: Climate Change and Land: an IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems / Eds. Shukla P.R. et al. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.ipcc.ch/srccl/> (дата обращения: 14.12.2020).
3. Lu X., Liang E., Wang Y. et al. Mountain treelines climb slowly despite rapid climate warming // *Global Ecology and Biogeography*. 2020. V. 30. № 1. P. 1–11. <https://doi.org/10.1111/geb.13214>
4. Harsch M.A., Hulme P.E., McGlone M.S. et al. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming // *Ecology Letters*. 2009. V. 12. № 10. P. 1040–1049. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x>
5. Körner C. *Alpine Treelines: Functional ecology of the global high elevation tree limits*. Basel; New York: Springer, 2012. 220 p.
6. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
7. Kullman L., Öberg L. Post-little ice age treeline rise and climate warming in the Swedish Scandes: a landscape-scale perspective // *J. of Ecology*. 2009. V. 97. № 3. P. 415–429. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01488.x>
8. Myers-Smith I.H., Hik D.S. Climate warming as a driver of tundra shrubline advance // *J. of Ecology*. 2017. V. 106. № 2. P. 547–560. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12817>
9. Dial R.J., Berg E.E., Timm K. et al. Changes in the alpine arboreal-tundra ecotone commensurate with recent warming in south central Alaska: Evidence from orthophotos and field plots // *J. of Geophysical Research*. 2007. V. 112. P. G04015. <https://doi.org/10.1029/2007JG000453>
10. Dial R.J., Smeltz T.S., Sullivan P.F. et al. Shrub-line but not treeline advance matches climate velocity in montane ecosystems of south-central Alaska // *Global Change Biology*. 2016. V. 22. P. 1841–1856. <https://doi.org/10.1111/gcb.13207>
11. Hallinger M., Manthey M., Wilmking M. Establishing a missing link: Warm summers and winter snow cover promote shrub expansion into alpine tundra in Scandinavia // *New Phytologist*. 2010. V. 186. P. 890–899. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03223.x>
12. Upshall M. Simulating vegetation change in the Torngat mountains, Labrador using a cellular automata-markov chain model: MSc thesis. St. John's, Canada: Memorial University of Newfoundland, 2011. 171 p.
13. Rundqvist S., Hedenås H., Sandström A. et al. Tree and shrub expansion over the past 34 years at the tree-line near Abisko, Sweden // *AMBIO*. 2011. V. 40. P. 683–692. <https://doi.org/10.1007/s13280-011-0174-0>
14. Wipf S., Stoeckli V., Bebi P. Winter climate change in alpine tundra: plant responses to changes in snow depth and snowmelt timing // *Climate Change*. 2009. V. 94. P. 105–121. <https://doi.org/10.1007/s10584-009-9546-x>
15. Myers-Smith I.H., Forbes B.C., Wilmking M. et al. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, im-

- pacts and research priorities // Environmental Research Letters. 2011. V. 6. P. 1–15.
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/045509>
16. Büntgen U., Hellmann L., Tegel W. et al. Temperature-induced recruitment pulses of Arctic dwarf shrub communities // J. of Ecology. 2015. V. 103. P. 489–501.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12361>
 17. Григорьев А.А., Ерохина О.В., Соковнина С.Ю. и др. Продвижение древесно-кустарниковой растительности в горы и изменение состава тундровых сообществ (хр. Зигальга, Южный Урал) // Журнал СВУ. Биология. 2018. № 3. С. 218–236.
<https://doi.org/10.17516/1997-1389-0067>
 18. Grigoriev A.A., Shalaumova Y.V., Erokhina O.V. et al. Expansion of *Juniperus sibirica* Burgsd. as a response to climate change and associated effect on mountain tundra vegetation in the Northern Urals // J. of Mountain Science. 2020. V. 17. № 10. P. 2339–2353.
<https://doi.org/10.1007/s11629-019-5925-6>
 19. Хребет Чувальский Камень (стратотип чувальской свиты ордовика). [Электронный ресурс]. URL: <http://perm-kray.ru/ram010-1.htm> (дата обращения: 08.01.2012).
 20. Ворончихина Е.А. Экологический мониторинг в Вишерском государственном природном заповеднике / Координация экомониторинга в ООПТ Урала. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 2000. С. 90–95.
 21. Баландин С.В. Анализ флоры хребта Чувальский Камень (Северный Урал) // Ботанич. журн. 2013. № 10. С. 1212–1239.
<https://doi.org/10.1134/S1234567813100029>
 22. Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В. и др. Методы дендрохронологии. Ч. I. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации. Красноярск: КрасГУ, 2000. 80 с.
 23. Швер Ц.А. Атмосферные осадки на территории СССР. Л.: Гидрометеоздат, 1976. 302 с.
 24. Герлинг Н.В. Структура и фотосинтез хвои видов р. *Juniperus* на Северо-Востоке европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2010. 18 с.
 25. Сурсо М.В., Барзут О.С. Особенности роста и развития хвойных в Большеземельской тундре. Можжевельник в урочище Пым-Ва-Шор // Вестник Московского гос. ун-та леса – Лесной вестник. 2010. № 6. С. 18–21.
 26. Зырянова Ю.В., Аёшина Е.Н., Величко Н.А. и др. Преодоление глубокого физиологического покоя зародышей можжевельника сибирского in vitro // Хвойные boreальной зоны. 2016. № 1-2. С. 38–43.
 27. Sturm M., Schimel J., Michaelson G. et al. Winter biological processes could help convert arctic tundra to shrubland // BioScience. 2005. V.55. № 1. P. 17–26.
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0017:WBPCNC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0017:WBPCNC]2.0.CO;2)
 28. Hagedorn F., Shiyatov S.G., Mazepa V.S. et al. Treeline advances along the Urals mountain range – driven by improved winter conditions? // Global Change Biology. 2014. V. 20. № 11. P.3530–3543.
<https://doi.org/10.1111/gcb.12613>
 29. Frost G.V., Epstein H.E., Walker D.A. et al. Seasonal and long-term changes to active-layer temperatures after tall shrubland expansion and succession in arctic tundra // Ecosystems. 2018. V. 21. № 3. P. 507–520.
<https://doi.org/10.1007/s10021-017-0165-5>
 30. Исмаилов М.И. Ботанико-географический обзор можжевельников (*Juniperus* L.) в связи с их происхождением и развитием / Вопросы экологии и географии растений. Душанбе: Изд-во ТГУ им. В.И. Ленина, 1974. С. 3–80.