

УДК 630.181.22.+630.181.65

ДИНАМИКА ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ГОРНОЙ ЛЕСОТУНДРЕ ВОСТОЧНОГО САЯНА

© 2021 г. И. А. Петров^{a, *}, А. С. Шушпанов^{a, c}, А. С. Голуков^{a, b},
М. Л. Двинская^a, В. И. Харук^{a, b}

^aИнститут леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, обособленное подразделение ФИЦ КНЦ СО РАН,
Россия 660036 Красноярск, Академгородок, 50/28

^bСибирский федеральный университет, Россия 660041 Красноярск, просп. Свободный, 79

^cСибирский государственный университет науки и технологий им. М.Ф. Решетнева,
Россия 660037 Красноярск, просп. Красноярский рабочий, 31

*e-mail: petrovilsoran@gmail.com

Поступила в редакцию 10.12.2020 г.

После доработки 13.04.2021 г.

Принята к публикации 15.04.2021 г.

Изменения климата влекут за собой смещение ареалов древесных растений биомы бореальных лесов как по широтному, так и по высотному градиентам. На основе методов дендрохронологии и ГИС-технологий нами выполнен анализ смещения верхней границы произрастания древесной и кустарниковой растительности в горах Восточного Саяна. На фоне потепления климата наибольшие продвижение по градиенту высоты и увеличение проективного покрытия наблюдаются у кустарников (*Betula* spp., *Salix* spp.), за ними следуют лиственница (*Larix sibirica* Ledeb.), кедр (*Pinus sibirica* Du Tour) и пихта (*Abies sibirica* Ledeb.). Рост численности возобновления кедр в экотоне горной лесотундры связан с возрастанием температуры мая–августа ($r = 0.97$). В зонах достаточного увлажнения (высокогорья) потепление стимулирует возрастание радиального прироста и способствует миграции древесных растений в горную лесотундру.

Ключевые слова: подрост в горной лесотундре, верхняя граница леса, *Pinus sibirica*, радиальный прирост, изменения климата, потепление и рост деревьев, Восточный Саян

DOI: 10.31857/S0367059721050127

Наблюдаемые климатические изменения оказывают влияние на лесные экосистемы по всей зоне бореальных лесов, вызывая изменения в фитоценозах и перераспределение видов древесных растений [1]. Наиболее яркие проявления влияния меняющегося климата на древесные растения происходят в пределах экотонных (переходных зон между экологическими сообществами), включая экотон горной лесотундры. Исследования на южных и северных границах хвойных свидетельствуют о климатически индуцированной экспансии древесной растительности в зону северной лесотундры и тундры [2, 3], смещении ареалов темнохвойных на север [4] и отступлении на южных границах ареалов [5].

В экотонах горной лесотундры продвижение верхней границы древесной растительности в зону горной тундры, стимулированное потеплением, зафиксировано в горах Северной Америки и Евразии [6, 7]. На территории России исследования динамики высотных границ произрастания древесной растительности выполнены в горах

Урала [8], Алтая [9], Западного Саяна, Кузнецкого Алатау [10], плато Путорана и Анабарского плато [2, 11, 12].

На территории Южной Сибири экотон горной лесотундры представляет особый интерес в контексте воздействия климатических изменений на древесные растения, поскольку он имеет небольшую протяженность по высотному градиенту, растительность экотона подвергается крайне низкой антропогенной нагрузке и является чувствительным индикатором изменений окружающей среды.

Проверяемая нами гипотеза: потепление климата стимулирует продвижение границы древесных и древесной растительности по градиенту высоты в горах Восточного Саяна, способствует возрастанию численности подроста древесных растений в экотоне горной лесотундры и увеличению радиального прироста деревьев *Pinus sibirica*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Дендрохронологический анализ

Характеристика района исследований

Исследования проводили в экотоне горной лесотундры Восточного Саяна. Протяженность горной системы ~1000 км с максимальной высотой до 3491 м над ур. м. (гора Мунку-Сардык). Для горно-таежного пояса характерны темнохвойные (елово-пихтовые, пихтово-кедровые) и лиственничные леса. Почвы преимущественно хорошо дренированные щебнистые подбурье. Выше 1500–2000 м расположена кустарниковая и мохово-лишайниковая каменистая горная тундра с многочисленными каменистыми осыпями и кумулами [13]. Климат Восточного Саяна резко континентальный. В районе исследования средние температуры января -25°C и июля $+15^{\circ}\text{C}$. Сумма годовых осадков в среднем составляет около 1000 мм, большая часть которых (450 мм) выпадает летом (по данным ERA5-Land, период 1981–2019 гг. [14]).

Полевые исследования

Полевые работы проводили на северном макросклоне Восточного Саяна (массив Идарское Белогорье, $54^{\circ}49.5''$ с.ш., $95^{\circ}34.0''$ в.д.; рис. 1). Основным объектом исследования были деревья *Pinus sibirica* Du Tour, произрастающие в экотоне горной лесотундры. Работы производили по трем градиентным трансектам (№ 1 – 1472–1530, № 2 – 1514–1605 и № 3 – 1547–1631 м над ур. м.), заложенным на западном и юго-западном склонах крутизной 9° – 28° (см. рис. 1, вставка). Ширина трансект составляла 30 м, протяженность – 315, 225 и 564 м соответственно. Трансекты прокладывали от границы сомкнутых древостоев (сомкнутость >0.3) до высотного предела произрастания древесной растительности. Вдоль трансекты с интервалом 10–15 м по высоте закладывали временные пробные площади (ПП, $n = 21$) для учета численности подроста. Для центральной точки ПП определяли координаты и высоту над уровнем моря, крутизну и экспозицию склона, тип почвы; выполнялось краткое геоботаническое описание. Подрост учитывали на площадках, закладываемых вблизи каждой ПП ($n = 63$); размер площадок составлял в зависимости от густоты подроста 1×1 , 2×2 или 3×3 м. На каждой учетной площадке определяли численность и жизненное состояние подроста, его видовую и возрастную структуру. Отбор образцов древесины (кernов) выполняли в пределах всей протяженности трансекты маршрутным методом. Kernы отбирали вблизи корневой шейки с помощью возрастного бурава Пресслера. У каждого дерева измеряли высоту и диаметр на высоте груди, фиксировали координаты и высоту произрастания над уровнем моря.

В анализе использованы kernы с 323 модельных деревьев *Pinus sibirica*. Каждый kern был подклеен на деревянную подложку, подрезан скальпелем и обработан контрастирующим порошком. Измерения проводили на платформе LINTAB-6 (“Frank Rinn-Rinntech”, Германия) с помощью программного пакета TSAP-Win [15] с точностью 0.01 мм. Для каждого дерева определяли возраст на основе подсчета годовичных колец. Возраст деревьев уточняли с помощью перекрестной датировки, качество которой оценивали в программе COFESHA [16]: средний коэффициент корреляции с мастер-серией для деревьев старше 40 лет составил 0.5, для деревьев возрастом от 20 до 40 лет – 0.56. Для корректировки возраста деревьев в случае, когда kern не проходил через центр ствола, недостающее количество колец рассчитывали при помощи палетки с трафаретом окружностей.

Связь количества появившихся деревьев в экотоне горной лесотундры с температурой вегетационного периода исследовали для пятилетних периодов (рис. 2а) с помощью корреляционного анализа. Так как анализируемые ряды данных для пятилетних периодов обладают небольшой протяженностью (от 8 до 16 значений), а их распределение отличается от нормального, для анализа применяли коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Для построения хронологий были отобраны две выборки деревьев: старше 40 лет ($n = 79$, средний возраст 59 ± 2 лет) и от 20 до 40 лет ($n = 65$, средний возраст 29 ± 2 лет). Для обеих выборок построены усредненные (в мм) и остаточные (выраженные безразмерным индексом) хронологии. Индексирование индивидуальных хронологий проводили в программе ARSTAN [17] относительно теоретических кривых, описывающих возрастные тренды отдельных деревьев. Расчет аппроксимирующей кривой осуществляли с использованием отрицательной экспоненциальной функции или линейной регрессии с отрицательным наклоном. Получены следующие характеристики остаточных хронологий: для деревьев возрастом от 40 лет – выраженный популяционный сигнал ($\text{EPS} > 0.9$, стандартное отклонение 0.2, коэффициент чувствительности 0.22; для деревьев возрастом 20–40 лет – $\text{EPS} > 0.9$, стандартное отклонение 0.18, коэффициент чувствительности 0.18.

Показатели радиального прироста и ряды метеоданных сравнивали с помощью корреляционного анализа (коэффициент корреляции Пирсона). Для анализа использованы модельные данные по температуре и сумме осадков, полученные из проекта ERA5-Land [<https://cds.climate.copernicus.eu/>] с пространственным разрешением $0.1^{\circ} \times 0.1^{\circ}$ за 1981–2020 гг. Для исследования более длительно-го временного периода (начиная с 1930 г.) ис-

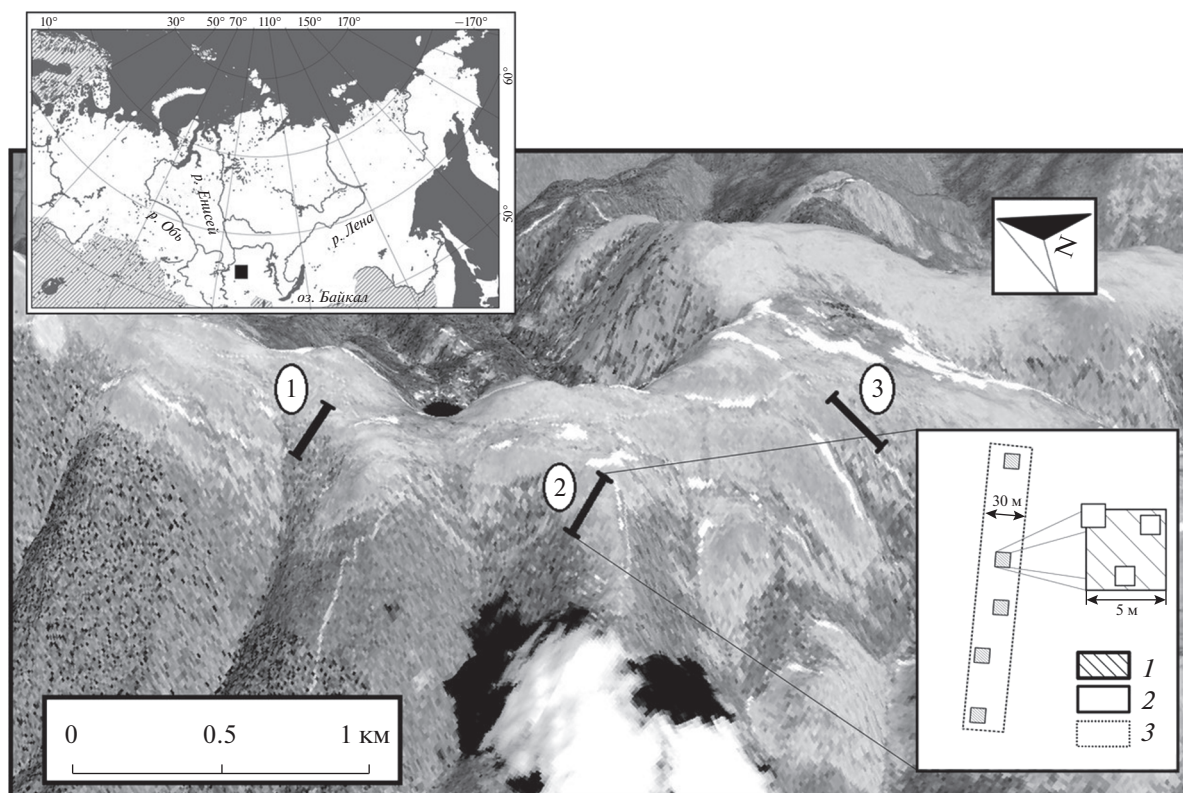


Рис. 1. Карта района исследований и схема закладки трансект. 1–3 – расположение трансект. Вставка: 1 – пробные площади, 2 – пробные площадки для учета подроста, 3 – граница трансекты.

пользовали среднемесячные температуры и осадки из банка данных CRU TS 4.03 [https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/hrg/cru_ts_4.03/] с пространственным разрешением $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ [18]. Необходимость использования модельных данных обусловлена отсутствием метеостанций в исследуемом горном районе.

Данные дистанционного зондирования

В работе использованы спектрорадиометрические данные дистанционного зондирования Земли среднего (пиксель 30 м; Landsat-4/TM, 29.08.1989 г. и Landsat-8/OLI, 25.06.2018 г.) [<https://earthexplorer.usgs.gov/>] и сверхвысокого (пиксель ~ 0.5 м; WorldView, GeoEye) [www.google.com/maps; www.bing.com/maps] пространственных разрешений, а также топокарты (М 1 : 100000). Связь динамики древесной растительности с топографией местности анализировали с применением цифровой модели рельефа SRTMGL1 (разрешение 30 м) [<https://earthexplorer.usgs.gov/>]. Данные о гаях получены из ресурса [<https://lpdaac.usgs.gov/products/mcd64a1v006/>]. Площадь анализируемой территории составила ~ 15 тыс. км².

Предварительная обработка снимков включала атмосферную коррекцию и топографическую

нормализацию методом С-коррекции [19]. Из снимков исключали гари, облака и тени от них, а также территории ниже 900 м над ур. м. Дешифрирование снимков производилось методом автономной классификации ISODATA [20] (порог сходимости 0.99, количество итераций 500). В общей сложности было выделено 100 классов подстилающей поверхности для каждого снимка Landsat. Затем на основе полевых материалов, снимков сверхвысокого разрешения, топокарт и экспертного анализа указанные классы были объединены в четыре обобщенных класса: 1) темнохвойные и 2) лиственные древостои (сомкнутость >0.3), 3) кустарниковая растительность и 4) фоновые территории.

Результаты дешифрирования верифицировали методом каппа (κ)-статистики [21]. Точность каждой картосхемы оценивали по тестовому набору точек ($n = 400$), отобранных на основе полевых данных и снимков сверхвысокого разрешения и топокарт. Полученные значения каппа-коэффициентов ($\kappa = 0.7–0.8$) соответствуют хорошему уровню достоверности [21]. Далее картосхемы растительности, соответствующие анализируемым временам съемки (1989 и 2018 гг.), были наложены на ГИС-модель рельефа и определены значения высоты над уровнем моря для каждой ячейки

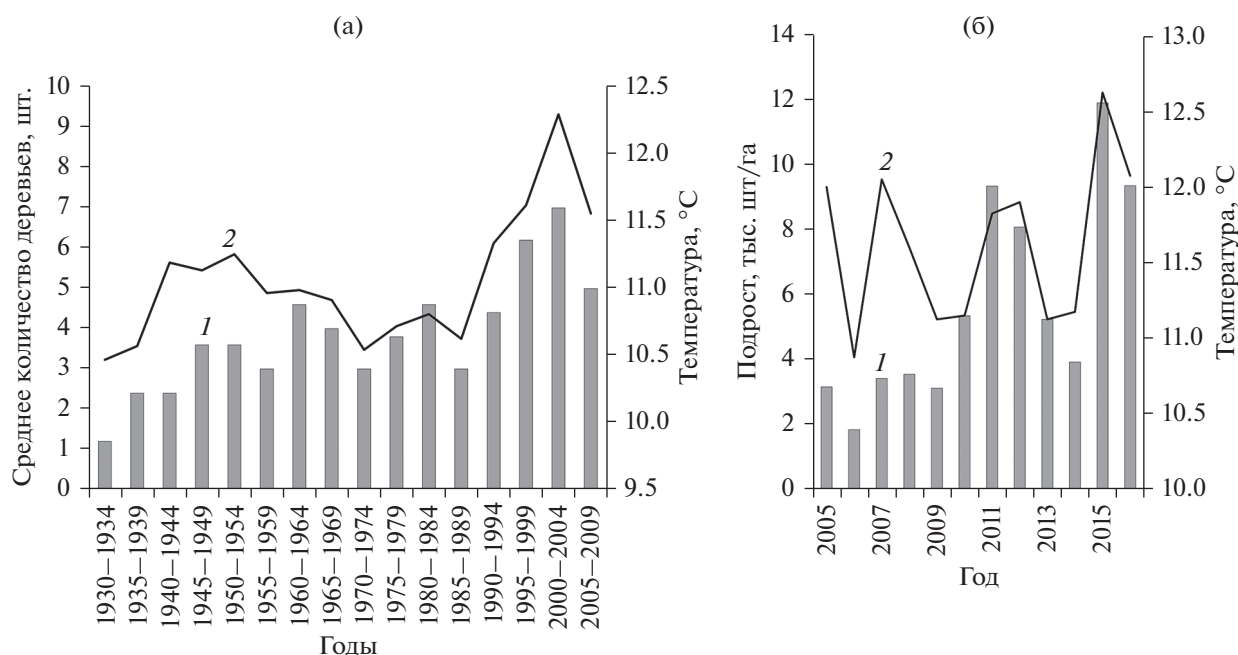


Рис. 2. Сравнительная динамика (а) среднепятилетних величин числа деревьев (1) и температуры воздуха (май–август, 2) и сравнительная динамика погодичной численности (б) подроста кедра (1) и температуры воздуха (май–август, 2).

картосхем. На основе полученных данных построены гистограммы высотных распределений древостоев и кустарников. Статистики распределений были применены для оценки величин продвижения древостоев и кустарников по градиенту высоты. Поскольку распределения отличаются от нормального, вместо средних значений использовали медианные [22]. Таким образом, смещение медианы распределения классов растительности по высоте отображает усредненное значение продвижения верхней границы древостоев и кустарников по градиенту высоты.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Темпы потепления в районе исследований

Начиная с 1970-х годов в районе исследований наблюдаются возрастающие тренды зимних, летних и среднегодовых температур. Так, среднегодовые температуры в период 2010–2018 гг. составили $-3.2 \pm 0.4^\circ\text{C}$ (по сравнению с $-4.6 \pm 0.3^\circ\text{C}$ в 1970–1979 гг.). Средние температуры теплого периода (май–август) возросли с $10.6 \pm 0.1^\circ\text{C}$ в 1970–1979 гг. до $11.8 \pm 0.2^\circ\text{C}$ в 2010–2018 гг. Средние температуры холодного периода (ноябрь–март) за аналогичные временные интервалы возросли с $-19.7 \pm 0.6^\circ\text{C}$ в 1970–1979 гг. до $-18.1 \pm 0.8^\circ\text{C}$ в 2010–2018 гг. (по данным CRU TS 4.03).

Продвижение верхней границы древесной растительности

Появление деревьев в зоне горной лесотундры коррелирует с чередованием теплых и холодных вегетационных периодов (май–август), существенно возрастая в период наблюдаемого в конце XX в. потепления (см. рис. 2а). Коэффициент корреляции Спирмена между среднепятилетней температурой мая–августа и количеством деревьев в пятилетних возрастных группах равен 0.7 (период 1930–2009 гг.; $p < 0.005$) с возрастанием до 0.97 с начала потепления (1970–2009 гг.; $p < 0.0005$). Со среднепятилетней температурой февраля–марта также наблюдается значимая корреляция ($r = 0.78$; $p < 0.0005$; период 1930–2009 гг.), но в период потепления корреляция ниже, чем с температурой вегетационного периода ($r = 0.8$; $p < 0.05$; период 1970–2009 гг.).

Количество подроста кедра ($n/\text{га}$) коррелирует с погодичной средней температурой мая–августа ($r = 0.58$; $p < 0.05$; период 2005–2016 гг.; рис. 2б). При этом статистически значимых связей между численностью подроста и деревьев с количеством осадков не выявлено.

Достоверно значимые изменения сомкнутых древостоев по данным дистанционного зондирования, связанные с продвижением верхней границы леса, наблюдаются на высотах более 900 м (рис. 3). Площадь сомкнутых древостоев в 1989 и 2018 гг. составила 448 и 505 тыс. га соответственно, а общее увеличение площади сомкнутых древостоев 57 тыс. га (+12.7%).

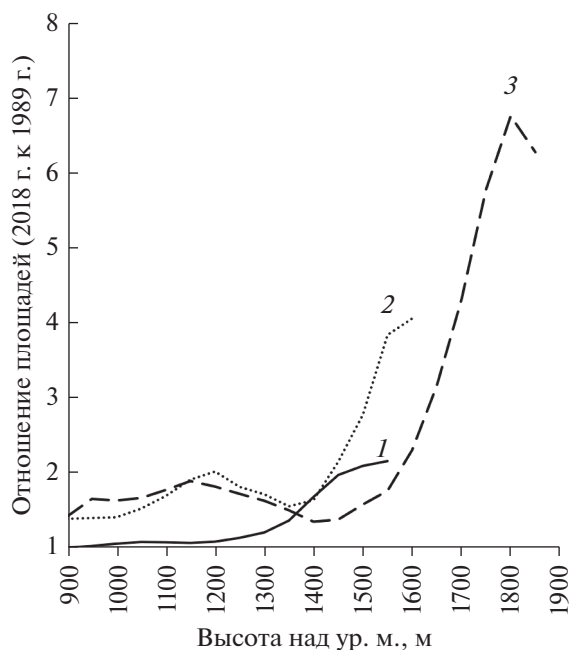


Рис. 3. Высотное распределение прироста площадей темнохвойных (1), лиственничников (2) и кустарников (3) в период с 1989 г. по 2018 г.

Для темнохвойных и лиственничных древостоев продвижение по высоте составило 18 ± 0.5 м для периода с 1989 г. по 2018 г. (0.6 ± 0.05 м/год) и 16 ± 0.5 м (0.6 ± 0.05 м/год) соответственно, для кустарников — 15 ± 0.5 м (0.5 ± 0.05 м/год). Возрастные площади темнохвойных лесов наблюдалось преимущественно на склонах южной экспозиции.

Реакция радиального прироста на климатические изменения

Тренд на возрастание радиального прироста (РП), синхронный для разных возрастных групп де-

ревьев, наблюдается с 1980-х до начала 2010-х годов ($r^2 = 0.59–0.68$) (рис. 4а). Временные ряды абсолютных значений РП разных возрастных групп деревьев значимо коррелируют с температурой воздуха мая–августа в период с 1980 г. по 2016 г. (для группы деревьев старше 40 лет — $r = 0.65$, $p < 0.00005$; для группы деревьев 20–40 лет — $r = 0.63$, $p < 0.0001$; рис. 4б).

Сравнение индексов остаточных хронологий РП с климатическими параметрами (температура и сумма осадков, период 1981–2016 гг.; рис. 5) показало, что РП деревьев возрастной группы от 40 лет сильнее коррелирует с температурами мая ($r = 0.54$; $p < 0.01$). Значимыми также являются корреляции со средней температурой мая–августа ($r = 0.49$; $p < 0.01$).

Для деревьев возрастной группы 20–40 лет коэффициент корреляции между индексами РП и средней температурой мая–августа выше аналогичного показателя у деревьев старше 40 лет ($r = 0.65$; $p < 0.01$), но при сравнении рядов среднемесячных температур и РП значимые коэффициенты корреляции зафиксированы для мая, июня и июля. Значима связь и с суммой осадков июля ($r = 0.44$; $p < 0.01$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Миграция верхней границы древесной растительности в горах Восточного Саяна зафиксирована по данным как полевых исследований, так дистанционного зондирования (см. рис. 2, 3). Ранее продвижение деревьев *Pinus sibirica* по градиенту высоты было установлено в горах Алтая [9] и Кузнецкого Алатау [10].

Возрастание средней температуры воздуха в течение вегетационного периода, а также в феврале–марте стимулировало появление новых дере-

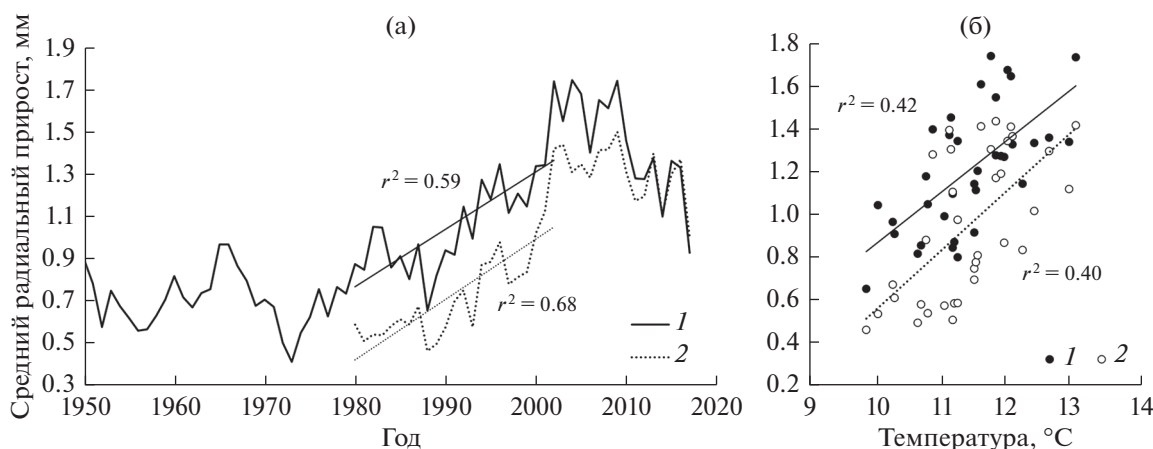


Рис. 4. Сравнение древесно-кольцевых хронологий (а) деревьев разных возрастных групп (1 — от 40 лет, 2 — от 20 до 40 лет) и радиального прироста (б) с динамикой хода температур мая–августа (период 1980–2016 гг.) деревьев разных возрастных групп (1 — от 40 лет, 2 — от 20 до 40 лет).

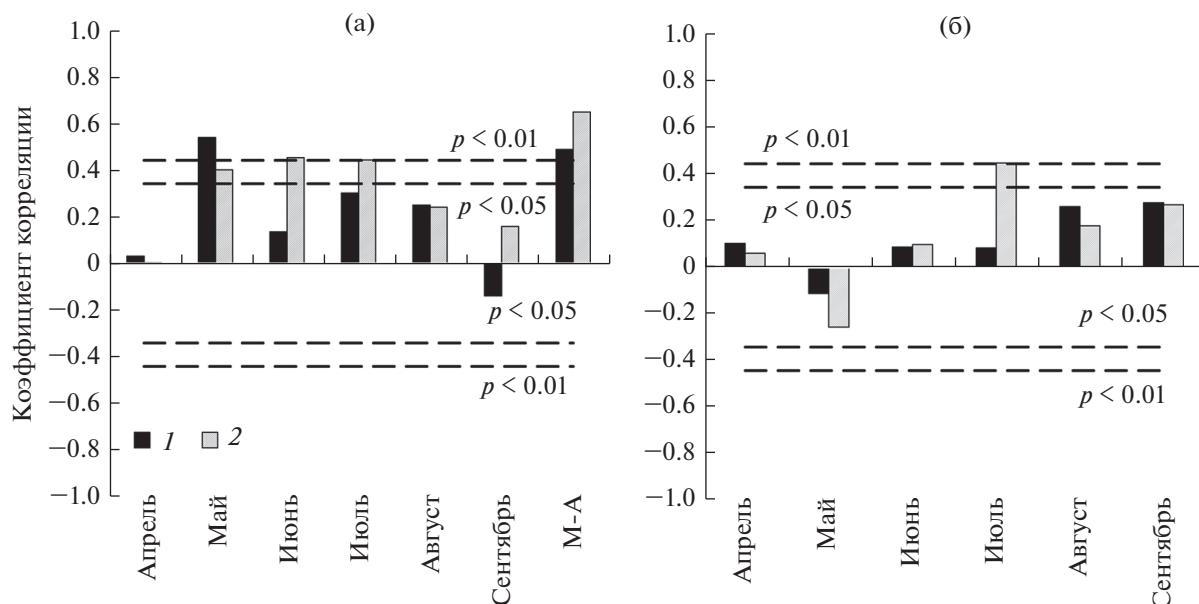


Рис. 5. Коэффициенты корреляций остаточных хронологий деревьев разных возрастных групп (1 – >40 лет, 2 – 20–40 лет) с температурой (а; М-А – средняя погодичная температура мая–августа) и суммой осадков (б). Анализируемый период 1981–2016 гг.

вьев в горной лесотундре. Этому способствовало, вероятно, также и снижение уровня десикации хвой, обусловленное улучшением температурного режима в холодный период. С повышением температуры вегетационного периода количество появившихся в горной лесотундре древесных растений значительно увеличивается (см. рис. 2), что указывает на стимулирующее влияние потепления на миграцию древесной растительности по градиенту высоты. При этом наибольшее продвижение отмечено для лиственницы (см. рис. 3), наиболее холодостойкого вида [23], вслед за которой следуют кедр и далее пихта. Связь количества и выживаемости проростков лиственницы с температурой воздуха была выявлена также на верхней границе древесной растительности на плато Путорана [12]. На Анабарском плато установлено [2], что повышение летней температуры на 1°C влечет за собой продвижение подростка лиственницы на 55 м вверх по градиенту высоты. Для лиственницы, произрастающей в условиях Южной Сибири (хребет Сенгилев), продвижение верхней границы составило 70 м на 1°C среднегодовой температуры [24]. Согласно обобщающим данным Дж. Грэйса [25], средняя величина смещения верхней границы древесной растительности составляет 100 м на 1°C среднегодовой температуры.

Вместе с тем влияния суммы твердых осадков на количество подростка не выявлено, что, возможно, связано с достаточно высокими значениями высоты снежного покрова в районе исследований, снижающего воздействие дисекации на

проростки и подрост. Однако в исследованиях, выполненных на плато Путорана [11] и Урале [8, 26], установлено возрастание количества древесных растений в лесотундре с увеличением количества осадков в зимний период. Следует отметить, что достаточное увлажнение является важным фактором распространения темнохвойных в горную лесотундру. Район исследований отличается высоким уровнем осадков и атмосферного увлажнения, к которым особо чувствительны влаголюбивые *Pinus sibirica* и *Abies sibirica*. Потепление климата вызвало угнетение и усыхание темнохвойных в отдельных южных частях их ареала (преимущественно на высотах до 1000 м над ур. м.), обусловленное аридизацией климата и периодическими засухами в сочетании с атаками ксилофагов [27].

Анализ данных дистанционного зондирования свидетельствует о миграции не только древесной, но и кустарниковой (*Betula* spp., *Salix* spp.) растительности в зону тундры, опережающей миграцию деревьев (см. рис. 3). Аналогичное явление описано в высоких широтах на полуострове Ямал [28], где наблюдаются продвижение в тундру и увеличение проективного покрытия кустарниковой растительности (ольховник, *Alnus* spp.) с формированием так называемой “кустарниковой саванны”.

Наряду с продвижением верхней границы древесно-кустарниковой растительности потепление в высокогорьях стимулирует возрастание радиального прироста деревьев, наблюдаемое начиная с 1980-х годов и коррелирующее с ростом

температуры вегетационного периода (см. рис. 4). Вместе с тем в реакции деревьев кедра разных возрастных групп наблюдаются некоторые отличия (см. рис. 5). Деревья старше 40 лет более чувствительны к температурам мая, в то время как деревья в возрастном интервале 20–40 лет чувствительны к температурам первой половины вегетационного периода, а также сумме осадков июля. Вероятно, эти различия можно объяснить меньшей глубиной корнеобитаемой зоны у молодых деревьев, а также фактом их сравнительно более высокого местопроизрастания над уровнем моря в условиях менее развитого почвенного горизонта с меньшей влагоемкостью.

Отметим, что общность полученных результатов с аналогичными миграциями верхней границы *Pinus sibirica*, наблюдаемыми в горах Кузнецкого Алатау [10] и Алтая [9], свидетельствует о масштабных изменениях в горных экосистемах Южной Сибири под воздействием потепления климата. Принимая во внимание данные об усыхании темнохвойных древостоев в низкогорьях [27] и дальнейшее прогнозируемое возрастание температуры [29], следует ожидать сокращения ареалов темнохвойных видов в низкогорьях юга Сибири с расширением ареалов в зонах высокогорий с достаточным увлажнением.

ВЫВОДЫ

1. В экотоне горной лесотундры Восточного Саяна установлена климатически обусловленная миграция высотной границы древесно-кустарниковой растительности. Лидерами как в продвижении высотной границы, так и площади проективного покрытия являются кустарники (*Betula* spp., *Salix* spp.), за ними следуют *Larix sibirica*, *Pinus sibirica* и *Abies sibirica*.

2. Наблюдаемое увеличение численности возобновления *Pinus sibirica* в экотоне горной лесотундры синхронизировано с возрастанием температуры вегетационного периода.

3. Радиальный прирост деревьев *Pinus sibirica* возрастом более 40 лет лимитируется преимущественно температурой вегетационного периода, в то время как РП деревьев возрастной группы от 20 до 40 лет как температурой, так и суммой осадков.

4. В зонах достаточного увлажнения (высокогорья) потепление стимулирует возрастание радиального прироста и способствует миграции древесных растений в горную лесотундру.

Исследование выполнено при поддержке проекта РФФИ № 18-05-00432 и грантов РФФИ, Правительства Красноярского края и Красноярского краевого фонда науки (проекты № 18-45-240003 и 20-44-240007).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Aitken S.N., Yeaman S., Holliday J.A. et al. Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations // *Evol. Appl.* 2008. V. 1. № 1. P. 95–111. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2007.00013.x>
2. Kharuk V.I., Ranson K.J., Im S.T. et al. Tree-line structure and dynamics at the northern limit of the larch forest: Anabar Plateau, Siberia, Russia // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2013. V. 45. № 4. P. 526–537. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-45.4.526>
3. Kukarskih V.V., Devi N.M., Moiseev P.A. et al. Latitudinal and temporal shifts in the radial growth-climate response of siberian larch in the Polar Urals // *J. of Mountain Science*. 2018. V. 15. № 4. P. 722–729. <https://doi.org/10.1007/s11629-017-4755-7>
4. Харук В.И., Двинская М.Л., Рэнсон К.Дж., Им С.Т. Проникновение вечнозеленых хвойных деревьев в зону доминирования лиственницы и климатические тренды // *Экология*. 2005. № 3. С. 186–192. [Kharuk V.I., Dvinskaya M.L., Ranson K.J., Im S.T. Expansion of evergreen conifers to the larch-dominated zone and climatic trends // *Russ. J. of Ecology*. 2005. T. 36. № 3. P. 164–170.] <https://doi.org/10.1007/s11184-005-0055-5>
5. Dulamsuren C., Wommelsdorf T., Zhao F. et al. Increased summer temperatures reduce the growth and regeneration of *larix sibirica* in southern boreal forests of eastern Kazakhstan // *Ecosystems*. 2013. V. 16. № 8. P. 1536–1549. <https://doi.org/10.1007/s10021-013-9700-1>
6. 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. P. 1040–1049. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x>
7. Davis E.L., Brown R., Daniels L. et al. Regional variability in the response of alpine treelines to climate change // *Climatic Change*. 2020. V. 162. P. 1365–1384. <https://doi.org/10.1007/s10584-020-02743-0>
8. 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. P. 3530–3543. <https://doi.org/10.1111/gcb.12613>
9. Kharuk V.I., Im S.T., Dvinskaya M.L. et al. Tree wave migration across an elevation gradient in the Altai Mountains, Siberia // *J. of Mountain Science*. 2017. V. 14. № 3. P. 442–452. <https://doi.org/10.1007/s11629-016-4286-7>
10. Петров И.А., Харук В.И., Двинская М.Л., Им С.Т. Реакция хвойных экотона альпийской лесотундры Кузнецкого Алатау на изменение климата // *Сибирский экологич. журн.* 2015. Т. 22. № 4. С. 518–527. <https://doi.org/10.15372/sej20150403>
11. Kirdyanov A.V., Hagedorn F., Knorre A.A. et al. 20th century treeline advance and vegetation changes along an altitudinal transect in the Putorana Mountains, northern Siberia // *Boreas*. 2012. V. 41. № 1. P. 56–67. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3885.2011.00214.x>

12. Grigor'ev A.A., Devi N.M., Kukarskikh V.V. et al. Structure and dynamics of tree stands at the upper timberline in the western part of the Putorana Plateau // Russ. J. of Ecology. 2019. V. 50. № 4. P. 311–322. [Григорьев А.А., Дэви Н.М., Кукарских В.В. и др. Структура и динамика древостоев верхней границы леса в западной части плато Путорана // Экология. 2019. № 4. С. 243–254.] <https://doi.org/10.1134/S1067413619040076>
13. Михайлов Н.И. Горы Южной Сибири. М.: Географиз, 1961. 243 с.
14. Hersbach H., de Rosnay P., Bell B. Operational global reanalysis: progress, future directions and synergies with NWP, ECMWF ERA // Report Series. 2018. № 27. 63 p. <https://doi.org/10.21957/tkic6g3wm>
15. Rinn F. TSAP – Time series analysis and presentation for dendrochronology and related applications. Version 4.64 for Microsoft Windows – User Reference. Rinntech Inc.: Heidelberg, Germany, 2011.
16. Holmes R.L. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement // Tree-ring Bulletin. 1983. V. 44. P. 69–75.
17. Speer J.H. Fundamentals of tree-ring research. Hardcover: University of Arizona Press, 2010. 509 p.
18. Harris I.C., Jones P.D. CRU TS4.01: Climatic Research Unit (CRU) Time-Series (TS) version 4.01 of high-resolution gridded data of month-by-month variation in climate (Jan. 1901–Dec. 2016) // Centre for Environmental Data Analysis, 2017. <https://doi.org/10.5285/58a8802721c94c66ae45c3baa4d814d0>
19. Riano D., Chuvieco E., Salas J., Aguado I. Assessment of different topographic corrections in Landsat-TM data for mapping vegetation types // IEEE Trans. Geosci. Remote Sens. 2003. V. 41. № 5. P. 1056–1061. <https://doi.org/10.1109/TGRS.2003.811693>
20. Ball G.H., Hall D.J. ISODATA, a novel method of data analysis and pattern classification. Stanford Research Institute: Menlo Park, 1965. 79 p.
21. Congalton R.G. The use of discrete multivariate analysis for the assessment of Landsat classification accuracy. Blacksburg: Polytechnic Institute and State University, 1981. 111 p.
22. Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин В.В., Циммерманн Н.Е. Вертикальный и горизонтальный сдвиги верхней границы редколесий и сомкнутых лесов в XX столетии на Полярном Урале // Экология. 2007. № 4. С. 243–258. [Shiyatov S.G., Terent'ev M.M., Fomin V.V., Zimmermann N.E. Altitudinal and horizontal shifts of the upper boundaries of open and closed forests in the Polar Urals in the 20th century // Russ. J. of Ecology. 2007. V. 38. № 4. P. 223–227.] <https://doi.org/10.1134/S1067413607040017>
23. Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во “Гео”, 2012. 707 с.
24. Kharuk V.I., Im S.T., Dvinskaya M.L., Ranson J.K. Climate-induced mountain tree-line evolution in southern Siberia // Scandinavian J. of Forest Research. 2010. V. 25. № 5. P. 446–454. <https://doi.org/10.1080/02827581.2010.509329>
25. Grace J. Treelines // Philosophical transactions of the royal society of London // S. B.: Forest, Weather and Climate. 1989. V. 324. № 1223. P. 233–245.
26. Моисеев П.А., Бартыш А.А., Нагимов З.Я. Изменения климата и динамика древостоев на верхнем пределе их произрастания в горах Северного Урала // Экология. 2010. № 6. С. 432–443. [Moiseev P.A., Bartysh A.A., Nagimov Z.Y. Climate changes and tree stand dynamics at the upper limit of their growth in the North Ural mountains // Russ. J. of Ecology. 2010. V. 41. № 6. P. 486–497.] <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0165-5>
27. Kharuk V.I., Im S.T., Petrov I.A. et al. Climate-driven conifer mortality in Siberia // Global Ecol Biogeogr. 2021. V. 30. P. 543–556. <https://doi.org/10.1111/geb.13243>
28. Frost G.V., Epstein H.E., Walker D.A. et al. Seasonal and long-term changes to active-layer temperatures after tall shrub expansion in arctic tundra // Ecosystems. 2018. V. 21. P. 507–520. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0165-5>
29. Pachauri R.K., Meyer L.A. IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change // IPCC, Geneva, Switzerland, 2014. P. 151.