

Статья

Сдвиги верхней границы леса в двух регионах субарктической России Регулируется летними термическими условиями и зимним снежным покровом

Григорьев Андрей ¹, Юлия Владимировна Шалаумова ^{1,2}, Сергей Олегович Вьюхин ¹, Дмитрий С. Балакин ¹,
Александрович Кукарских Владимир Викторович ¹, Арина Александровна Вьюхина ¹, Хулио Камареро ³, Павел А. Моисеев ^{1,*}, Хесус

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, Россия; grigoriev.aa@ipae.uran.ru (AAG); jvshalaumova@gmail.com (YVS); sergey.vyuhin@mail.ru (SOV); dmitrijbalakin047@gmail.com (DSB); voloduke@ipae.uran.ru (VVK); arina_galimova93@mail.ru (AAV)

² Институт промышленной экологии Уральского отделения Российской академии наук, 620990 Екатеринбург,

³ Россия Instituto Pirenaico de Ecologías (IPE-CSIC), 50192 Caparçosa, Испания; jjcamarero@ipe.csic.es

* Адрес для переписки: moiseev@ipae.uran.ru; Тел.: +7-9221414715

Аннотация: Влияние потепления климата на динамику альпийской лесной линии. Однако у нас все еще нет надежных оценок долгосрочного воздействия климата на пополнение деревьев на границе леса, особенно в отдаленных районах, таких как субарктические регионы России, подверженные различным климатическим влияниям. Мы ожидали, что границы леса в двух регионах могут иметь разные характеристики и модели динамики. Мы проанализировали климатические переменные и оценили динамику линии леса путем количественной оценки пополнения с использованием годичных колец примерно 7000 деревьев четырех видов (*Betula pubescens* Ehrh. ssp. *tortuosa*, *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* Ledeb. ssp. *obovata*, *Larix gmelinii* Rupr.) вдоль 14 высотных трансект (серия исследовательских). Мы сравнили Хибинский массив (Кольский полуостров) и западную часть плато Путорана, подверженные океаническому и континентальному влиянию соответственно. В обоих регионах лето стало теплее, а зима — более снежной в течение последнего столетия. В нижней части экотона границы леса пополнение деревьев медленно увеличивалось с середины XVIII века на плато Путорана и с середины XIX века в Хибинах, но ускорилось в начале XX века в обоих регионах и достигло максимального пика во второй половине прошлого века. Наступление границы леса усилилось в 1930-х годах в Хибинах и в 1950-х годах на плато Путорана. Деревья наступали в тундре, что приводило к смещению границы леса вверх в конце XX века. Экспозиция склона влияла на скорость смещения границы леса с более высоким продвижением вверх на склонах южной ориентации. Пополнение деревьев и осадки в начале зимы были положительно связаны. Различия в видовом составе, высоте линии леса и влиянии ориентации склона на динамику линии леса можно объяснить, прежде всего, различиями в степени континентальности. Обилие молодых деревьев в обоих регионах позволяет прогнозировать будущее вторжение деревьев в тундру и дальнейшее смещение ли



Цитирование: Григорьев А.А.; Шалаумова Ю.В.; Вьюхин С.О.; Балакин Д.С.; Кукарских В.В.; Вьюхина, А.А.; Камареро, Дж.Дж.; Моисеев, П.А. Сдвиги верхней границы леса в двух регионах субарктической России обусловлены летними термическими изменениями и зимние снежные условия. Леса 2022, 13, 174. <https://doi.org/10.3390/f13020174>

Научный редактор: Ци-Бин Чжан

Получено: 1 декабря 2021 г.

Принято: 17 января 2022 г.

Опубликовано: 24 января 2022 г.

Примечание издателя: MDPI сохраняет нейтралитет в отношении юрисдикционных претензий в опубликованных картах и институциональной принадлежности ации.

Ключевые слова: изменение климата; экотон границы леса; летняя температура; снежный покров; экспозиция склона; Хибинский массив; Плато Путорана

1. Введение

Потепление климатической системы, особенно с 1950-х годов, является беспрецедентным в масштабах десятилетий и тысячелетий и особенно повлияло на холодные регионы по всей Арктике [1]. Известно, что при наблюдаемом изменении климата многие виды растений сместятся к полюсам или вверх [2,3]. Одним из наиболее заметных проявлений реакции наземной биоты на потепление климата является продвижение древесной растительности в альпийские [4] и арктические [5,6] экосистемы, что представляет собой пример динамики экотонов. Границы между различными растительными сообществами, такими как экотоны линии леса, подвергаются постоянным изменениям в пространстве и времени [3,7]. Это связано с тем, что высотное и широтное положение линии леса зависит в первую очередь от температуры, и, следовательно, ее положение очень чувствительно к таким климатическим переменным [4]. Известно, что повторяющиеся



Авторские права: © 2022 принадлежат авторам. Лицензиат MDPI, Базель, Швейцария.

Эта статья находится в открытом доступе. распространяется на условиях и условия Creative Commons

Лицензия Attribution (CC BY) (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

Альпийские и полярные границы распространения деревьев и границы лесов возникли в голоцене в ответ на колебания температуры [8–11].

В настоящее время сдвиги линии произрастания деревьев наблюдаются почти на всех континентах [12,13], но они не линейно реагируют на потепление климата, а некоторые из них не связаны с изменениями температуры. Здесь мы рассматриваем этот вопрос, исследуя, как линии произрастания деревьев в двух климатически контрастных российских субарктических регионах (морском и резко континентальном) реагируют на климатические условия в холодное время года, особенно на зимний снегопад, который может представлять собой основной, но недооцененный фактор динамики линии произрастания деревьев. Такие высокогорные, удаленные территории, расположенные в субарктических регионах, были мало затронуты местным антропогенным использованием (выпас скота, лесозаготовки), и там рост и регенерация деревьев очень чувствительны к изменениям температуры [6,14,15]. Например, в субарктических регионах Аляски, северной Канады и Скандинавских Альпах линии произрастания деревьев положительно отреагировали на более теплые условия вегетационного периода, показав усиленный рост деревьев и пополнение [16–19]. В субарктической России подобные исследования в основном проводились на Полярном Урале [20–24], а также несколько исследований на плато Путорана [25,26] и Анабарском плато [27]. Недавно в субарктических регионах России, таких как горный хребет Хибин [28] и плато Путорана [29], в течение 20-го века наблюдалось интенсивное смещение вверх линии леса, которое модулировалось экспозицией склона. Мы также более подробно исследовали этот аспект в этих двух субарктических регионах, подверженных более низкой (горный хребет Хибин) и более высокой континентальности (плато Путорана). В этой работе мы проводим сравнительный анализ динамики экотона линии леса вдоль высотных градиентов, расположенных на склонах различной экспозиции. Мы реконструируем эту динамику за последние три столетия, чтобы сделать вывод об основных климатических факторах недавних и интенсивных сдвигов линии леса. Мы сравнили эти ответы в двух удаленных регионах, подверженных контрастным климатическим влияниям, с западной стороны — Хибинские горы, расположенные на Кольском полуострове, и с восточной стороны — плато Путорана, расположенное на северо-западе Центральной Сибири. Два исследуемых региона разделены примерно

Нашими целями были: (1) реконструкция формирования древостоев в переходе лес-тундра путем определения размера и возраста около 7000 деревьев четырех видов (*Betula pubescens* Ehrh. ssp. *tortuosa*, *Pinus sylvestris* L., *Picea abies* Ledeb. ssp. *bovate*, *Larix gmelinii* Rupr.) на 14 высотных трансектах на склонах, различающихся по экспозиции и доминирующим видам деревьев; (2) связь этих изменений с климатическими данными метеостанций, расположенных вблизи исследуемых территорий; (3) оценка связей между изменениями высоты зимнего снежного покрова и температуры воздуха и динамикой границы леса (пополнением) вдоль высотного градиента; и (4) сравнение реакций между регионами, видами деревьев, высотами и экспозициями склонов. Наши гипотезы таковы: (1) видовой состав, положение высоты и скорость смещения границы леса в двух исследуемых регионах будут различаться и зависеть от степени континентальности; (2) в каждом регионе смещение границы леса будет зависеть от высоты и экспозиции склона, которые определяют температуру и солнечную радиацию, т.е. подачу тепла; и (3) распространение деревьев вверх будет тесно связано с изменением климата, а также с микроклиматическими условиями участка.

2. Материалы и методы

2.1. Районы

исследований Хибинские горы расположены в центральной части Кольского полуострова, их протяженность с севера на юг составляет около 45 км, с запада на восток — около 50 км, они находятся примерно в 150 км к северу от Полярного круга (рисунок 1, таблица 1). Территория горного хребта входит в Атлантико-Арктическую зону, которая характеризуется частыми затаками теплых воздушных масс с Атлантического океана и более интенсивной атлантической деятельностью зимой и в переходные сезоны, чем летом. Климат Хибин смягчается близостью Баренцева моря, согреваемого теплым течением Гольфстрим. Среднегодовая температура составляет 0,3 °C (рисунок 2a). Среднегодовое количество осадков составляет 538 мм, из них 34% приходится на снег. На регион оказывают влияние западные ветры со средней скоростью 8,5 м/с и 6,5 м/с зимой и летом соответственно. Хибинский массив имеет сложное геологическое строение с преобладанием плутонических пород и расчлененным рельефом с многочисленными ледниковыми цирками и крутыми склонами (9–34 °) [30].

Таблица 1. Климатические характеристики исследуемых регионов. См. также рисунок 2а,б для дополнительной климатической информации. Данные представлены в виде средних значений ± SD.

Переменные	Хибинский массив Плато Путорана 10,2 ± 5,0		
Леса 2022, 13, 174	Средняя температура воздуха в июне, °C 1	7,0 ± 2,4	3 из 20
	Средняя продолжительность солнечного сияния летом (ч)	659 ± 131	786 ± 136
	Средняя температура воздуха в январе (°C) в	12,6 ± 3,9	27,6 ± 5,0
этом районе. Под воздействием Печенгского (м) и Хибинского (м) массивов, суглинистые отложения ранеры, которые остаются			
основном наземное (0,1–0,6 °C) в холодный период года на границе леса [28]. В Хибинах			
продолжительность вегетационного периода (дни)			
Масса березы (<i>Betula pubescens</i> Ehrh. ssp. <i>tortuosa</i>) и сосны обыкновенной (<i>Pinus sylvestris</i> L.)			
Климатические данные соответствуют Кировску (67,32 °С. Ш., 33,65 °В. Д., 33 м над уровнем моря, расположенному в Хибинах, изучают			
район, где доминируют березы, сосны, ели и ольха обыкновенная (расстояние 370 км от хребта Путорана) встречается реже.			
Район исследования плато.			



Рисунок 1. Районы исследования в субарктической России: (1) Хибинские горы; (2) Плато Путорана.

Плато Путорана расположено на северо-западе Средней Сибири (таблица 1). Это крупнейший монолитный горный хребет, расположенный в российской Арктике, почти полностью расположенный к северу от Полярного круга. В геолого-геоморфологическом отношении это базальтовая кристаллический массив (плато) с плоскими вершинами, приподнятыми в среднем на 900–1200 м над уровнем моря [31]. При повторных подъемах глубокие радиальные тектонические разломы создали ущелья и каньоны. Плато Путорана расположено в субарктическом климатическом поясе на стыке Атлантического и Сибирские регионы, для которых характерен резко континентальный климат [32]. В среднем Годовая температура отрицательная (- 9,8 °C) (рисунок 26). Среднегодовое количество осадков 635 мм, снег составляет 56% от общего количества. Для региона характерен сложный ветровой режим с преобладанием восточных ветров со средней скоростью 1,2 м с⁻¹. Хотя Плато Путорана окружено территориями со сплошной вечной мерзлотой, на его крутых склонах (24–35 °) и хорошо дренированных склонах вечная мерзлота не встречается. Каменистый, кислый, супесчаный Скелетный Лептосоли (турбические) встречаются на участках, прилегающих к границе леса, которые могут замерзать в холодную погоду. сезон [29]. В этом регионе лиственница (*Larix gmelinii* Rupr.) является доминирующей породой деревьев в лесной лимит.

Таблица 1. Климатические характеристики исследуемых регионов. См. также рисунок 2а,б для дополнительных климатических данных. информация. Данные представлены в виде среднего значения \pm SD.

Переменные	Хибинский Массив	Плато Путорана
Средняя температура воздуха в июне, $^{\circ}\text{C}$ ¹	$10,2 \pm 5,0$	$7,0 \pm 2,4$
Средняя продолжительность солнечного сияния летом (ч)	659 ± 131	786 ± 136
Средняя температура воздуха в январе ($^{\circ}\text{C}$)	$-12,6 \pm 3,9$	$27,6 \pm 5,0$
Годовое количество осадков (мм)	185 ± 104	635 ± 131
Продолжительность вегетационного периода (дни)		73

¹ Климатические данные соответствуют Кировску (67,62 $^{\circ}$ с.ш., 33,67 $^{\circ}$ в.д., 350 м над уровнем моря, расположен в районе исследований Хибин) и Станция Дудинка (69.40 $^{\circ}$ с.ш., 86.18 $^{\circ}$ в.д., 19 м над уровнем моря), расположена в 170 км от района исследований плато Путорана.

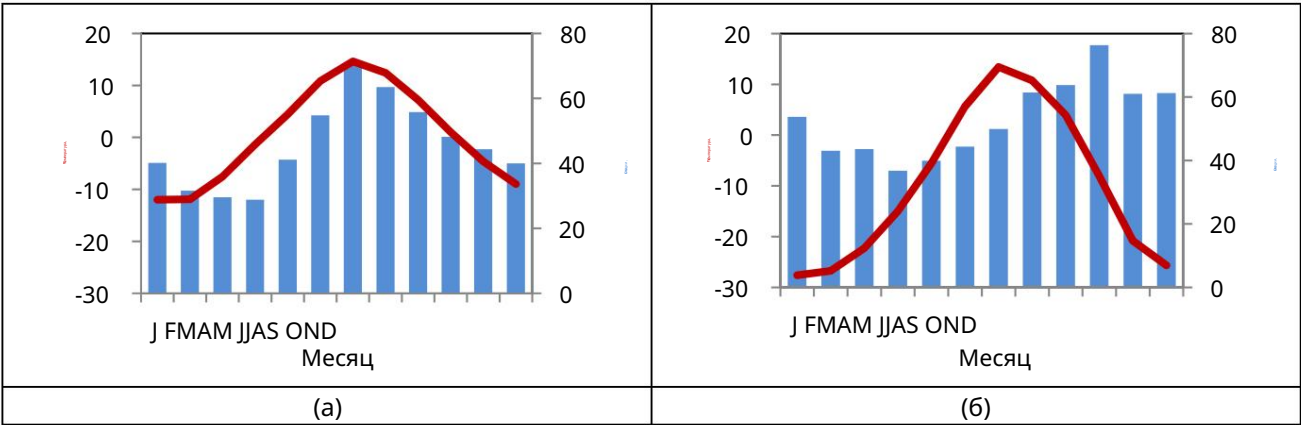


Рисунок 2. Климатические диаграммы для Хибинских гор (а) и плато Путорана (б) .

2.2 Изученные линии деревьев

Настоящие исследования проводились в экотоне возвышенной границы леса. Это Сложный элемент растительного покрова, уникальный для каждого склона [20]. Мы изучали его с учетом учитывать следующую классификацию растительности по высотному градиенту с учетом четыре уровня (в соответствии с [7]): (1) линия леса или линия редких древостоев, которая является теоретической линией, соединяющая самые верхние отдельные деревья или группы деревьев, разделенные на 20–60 м среднее; (2) линия открытого леса, которая является теоретической линией, соединяющей самые верхние участки леса, расположенные в среднем на расстоянии 7–30 м друг от друга (рисунок 3а); (3) закрытая граница леса или верхняя граница граница сомкнутых лесов, где лесные участки сливаются, образуя более или менее сплошной насаждения, разделенные на 2–7 м; и (4) сомкнутый лес (50–80%) на высоте 15–70 м ниже сомкнутая граница леса (которая во многих случаях совпадает с высотным положением сомкнутой границы леса) (Граница леса в 1950–1960-х годах, изображенная на исторических топографических картах). Лесные участки были определены как зоны растительности, где высота деревьев превышает высоту кустарниковый ярус в 2–3 раза, сомкнутость крон не менее 10%, а средний диаметр лесные участки по крайней мере в 5 раз превышают среднюю высоту яруса деревьев. Линия леса обычно соответствует, как часто определяется, самой высокой точке, где могут расти деревья высотой не менее 2 м [3] Подлесок включает деревья высотой не более 1,5 м и не более 40 лет. Если исследуемый экземпляр был меньше 1,5 м, но старше 40 лет, то он считался деревом.

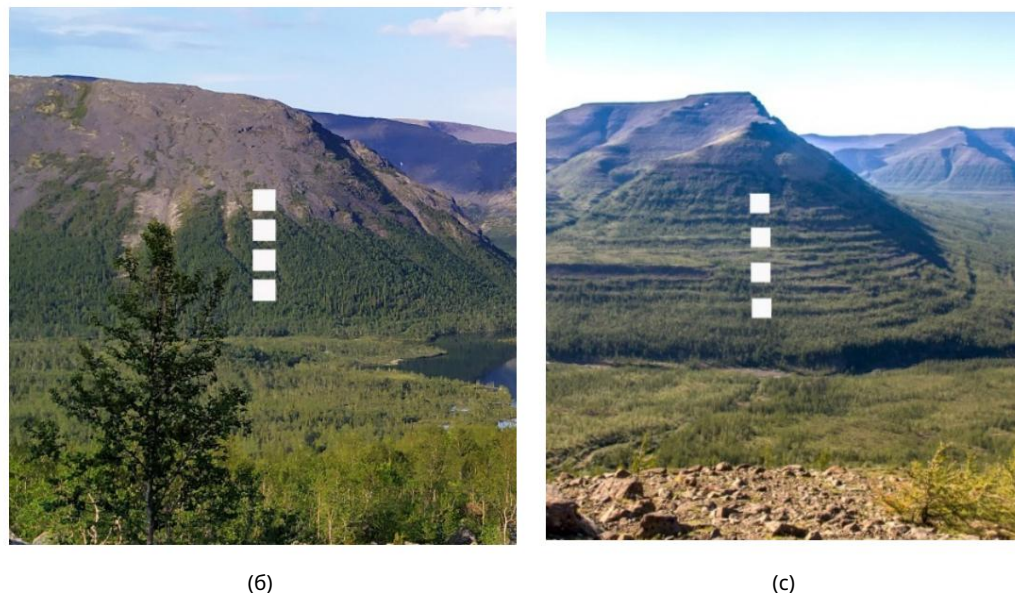


Рисунок 3. Схема полевого проектирования в выборки в восточном радиусе, в том числе с
ограничениями: 1) на исторической границе смешанного леса (уровень 4); 2) и виды участков в выборки в (б)
Хибинские горы и (в) плато Путорана.

223Подвойсбббббббб

[illegible]

склоны, которые были примерно равны по крутизне и каменистости. На каждом высотном На ровной поверхности были заложены 2–5 квадратных площадок со стороной 20 м, на которых определялись точные местоположение каждого ствола дерева, диаметр у основания и высота груди, а также горизонтальная проекции диаметра коронки в двух перпендикулярных направлениях.

Таблица 2. Общая характеристика участков исследований и высотных трансект.

Переменные	Хибинский Массив			Плато Путорана
	Имандра	Малый Вудайвр	Китчепах	Массив Сухие Горы
Широта N	67,83	67,67	67,59	69.40
Долгота E	33,34	33,58	34,07	90,75
Высотный диапазон границы леса экотон (м над уровнем моря)	345–420	442–667	264–448	225–730
Трансектная экспозиция	Ю, С	СВ, В, ЮВ, ЮЗ	В, ЮВ, Ю	С, В, Ю, З
Исследуемые виды деревьев	БП, ПС	БП	БП, почтовый индекс 2241	ЛГ
Количество отобранных кернов	1176	1412		1963

1 п.н. — *Betula pubescens* ssp. *tortuosa*, PS – *Pinus sylvestris* L., PO – *Picea abies* ssp. *obovata*, LG — *Larix gmelinii* Rupr.

Для определения возраста деревьев брали керны у поверхности земли и на глубину до 30 см. от уровня почвы с помощью инкрементных буров Пресслера (Haglof, Langsele, Швеция). Возраст небольших или кустарниковых деревьев (<3 см) определялось путем взятия сечения от основания ствол каждого третьего экземпляра с помощью ручной пилы.

В лаборатории все взятые керны были закреплены на деревянных полосках. Керны и древесина Срезы были очищены ножом для бумаги и лезвием бритвы, и они были тщательно отшлифованы для проверки колец. Все образцы были визуальнo перекрестно датированы, и их ширина колец измеряли на полуавтоматическом приборе Lintab 5 (RinnTech, Гейдельберг, Германия) с точностью 0,01 мм. Затем визуальное перекрестное датирование было проверено с помощью Cofecha программное обеспечение [33].

Для выявления ложных или отсутствующих колец была использована хронология ширины годовичных колец или средний ряд. построенный с использованием не менее 40 кернов на участок, специально взятых из старых деревьев в районе исследования. Если сердцевины не достигли сердцевины, тогда недостающие кольца были рассчитаны с использованием теоретической сердцевины искатель на основе прозрачной пленки с линиями концентрических окружностей разного размера, которые был сопоставлен с внутренними изогнутыми кольцами сердечников. Используя высоту и возраст саженцев, Между этими двумя переменными было рассчитано уравнение регрессии, с помощью которого Были рассчитаны поправки для определения возраста деревьев с диаметром >3 см. В общей сложности, мы определили возраст около 7000 деревьев (подробности см. в Таблице 1). Следует отметить, что Деревья, растущие на всех обследованных высотных градиентах, не подвергались пожарам или другим воздействиям нарушения, так как следов пожаров (шрамов от пожаров, древесного угля) мы не обнаружили. Кроме того, При закладке пробных площадей мы не наблюдали большого количества погибших деревьев или признаков массового вырубki деревьев. повреждения насекомыми или другими вредителями.

2.4 Климатические данные и статистический анализ

Для Хибинского массива использованы данные станции Кандалакша (67 1009 с.ш., 32 2115 в.д., 25 м над уровнем моря, расположенные в 80 км от района исследования) были проанализированы с учетом среднего месячная температура воздуха (данные с 1912 по 2016 гг.), сумма месячных осадков (данные с 1936-2015 гг.), высота снежного покрова (данные с 1938 по 2013 гг.) и общее месячное количество солнечных дней (данные с 1961 по 2015 гг.) Для района плато Путорана использованы данные Дудинского метеорологическая станция (69 2400 с.ш., 86 1000 в.д., 19 м над уровнем моря, расположена в 170 км от исследуемой территории) анализировались с учетом среднемесячной температуры воздуха (данные 1906-2012), сумма месячных осадков (данные с 1942 по 2010), высота снежного покрова (данные с 1937 по 2011 г.) и общее количество солнечных дней в месяц (данные с 1957 по 2012 г.). Все данные станции были взяты из специализированной базы данных Росгидромета (<http://meteo.ru/data>, доступ 2 ноября 2021 г. Данные по общему количеству осадков были скорректированы с учетом поправки на намокание и смену приборов [34,35]. Глубина снежного покрова была анализировалось с начала (31 декабря) по конец (31 марта) холодного периода.

Для анализа климатических данных периодами теплого и холодного сезонов были определены: для Дудинки – июль и октябрь–апрель, для Кандалакши – июль и ноябрь–апрель. Определение теплого периода соответствовало фазе наиболее активного роста растительности на исследуемых территориях. Холодный период включал месяцы со средней температурой воздуха ниже 0 °C и устойчивым снежным покровом. Аномалии климатических показателей в теплый и холодный периоды каждого года определялись путем расчета отклонений текущего значения относительно среднего значения базисного периода 1961–1990 гг. Для оценки тенденций изменения климатических аномалий были построены линейные регрессии и рассчитаны их коэффициенты детерминации (R^2).

2.5 Измерения температуры воздуха и снега на месте Измерение

температуры приземного воздуха вдоль высотных градиентов проводилось с использованием регистраторов данных (Maxim iButtons, модель DS1921G; Сан-Хосе, Калифорния, США).

Два-три логгера размещались в кронах деревьев на высоте не менее 2,0 м. Регистрация температуры проводилась каждые 4 ч. Всего на участках в Хибинах было установлено 81 логгер, на участках на плато Путорана — 48 логгеров.

Измерение высоты снежного покрова проводилось в месяцы максимального снегонакопления на исследуемой территории: в конце марта в Хибинах и в конце апреля на плато Путорана. Измерение высоты снежного покрова производилось с помощью специального металлического лавинного шупа с отметками через каждый см. На каждой пробной площади измерение высоты снежного покрова производилось не менее чем в 40 точках.

2.6. Статистический анализ

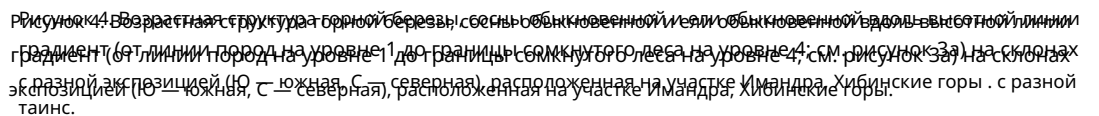
Мы проанализировали взаимосвязи между количеством рекрутированных деревьев, учитывая пятилетние классы возраста, и соответствующими пятилетними средними значениями климатических параметров для текущего и предыдущего периодов в теплый и холодный периоды, а также в начале холодного периода для каждой исследуемой территории. Мы вычислили среднюю температуру воздуха, среднюю высоту снежного покрова, среднюю продолжительность солнечного сияния и общее количество осадков. Коэффициенты корреляции Спирмена (R_s) были рассчитаны, поскольку распределение данных отличалось от нормального распределения согласно тестам Шапиро–Уилка.

Использование пятилетних классов позволяет учитывать неопределенности в оценке возраста, а также тот факт, что у некоторых изучаемых видов, таких как ель, часто наблюдается мастинг, что может приводить к эпизодическим пикам пополнения [36]. Кроме того, когда дерево образует многоствольную форму роста, как, например, в случае горной березы, возникают трудности в определении возраста из-за того, что большинство стволов или побегов начинают формироваться значительно позже времени появления самого старого из них, образующего базальный пень [37].

3. Результаты

3.1 Микроклиматические условия

Полученные данные свидетельствуют о том, что микроклиматические условия и высота снежного покрова различаются как в пределах одного склона, так и между регионами (таблицы S1 и S2). Незначительное понижение температуры воздуха наблюдалось с увеличением высоты. В Хибинском хребте самые низкие температуры зафиксированы в центральной части на Малом Вудайвре, где граница леса располагалась на самой высокой отметке (таблица 1). Сравнение двух регионов показало, что температура на плато Путорана в экотоне лесотундры была в 1,5–2 раза ниже, чем в Хибинском массиве, что свидетельствует о большей континентальности восточного региона. Высота снежного покрова в обоих районах исследований в целом уменьшалась вверх по склону. Наименьшая мощность снежного покрова в пределах экотона лесотундры зафиксирована на восточном склоне массива Сухие Горы (от 132 ± 3 см на самом низком уровне до 34 ± 2 см на самом высоком уровне) и на южном склоне массива Имандра (от 62 ± 20 см на самом низком уровне до 24 ± 17 см на самом высоком уровне). В целом мощность снежного покрова в Хибинах примерно в 1,5 раза больше, чем на участках плато Путорана, что подтверждает большее количество зимних осадков в западном регионе. В Хибинах местами наблюдались сугробы длиной до 3 м.

[illegible]

Взрастая на структура деревьев, растущих на склонах горы Китенпах, в восточных хребтах этих массивов, показала, что береза активно рекрутировалась в 20 веке, хотя самые старые особи датируются концом 19 века (рисунок 6). Береза в основном заселяла восточные склоны во второй половине 20 века. Норвежия в основном встречалась на низких уровнях высоты и появилась в начале 19-го века, способ, которым ель в основном встречалась на низких уровнях высоты и появилась в начале века как отдельные деревья. Этот процесс пополнения популяции ели норвежской происходил 19-го века как отдельные деревья. Этот процесс пополнения популяции ели норвежской в основном длился в течение 20-го века, в основном на восточных и юго-восточных склонах, с распространены в основном на протяжении всего XX века, в основном на восточных и юго-восточных склонах, некоторые особи достигают самой высокой точки в лесной зоне (уровень 1). при этом некоторые особи достигают самой высокой точки в лесной зоне (уровень 1).

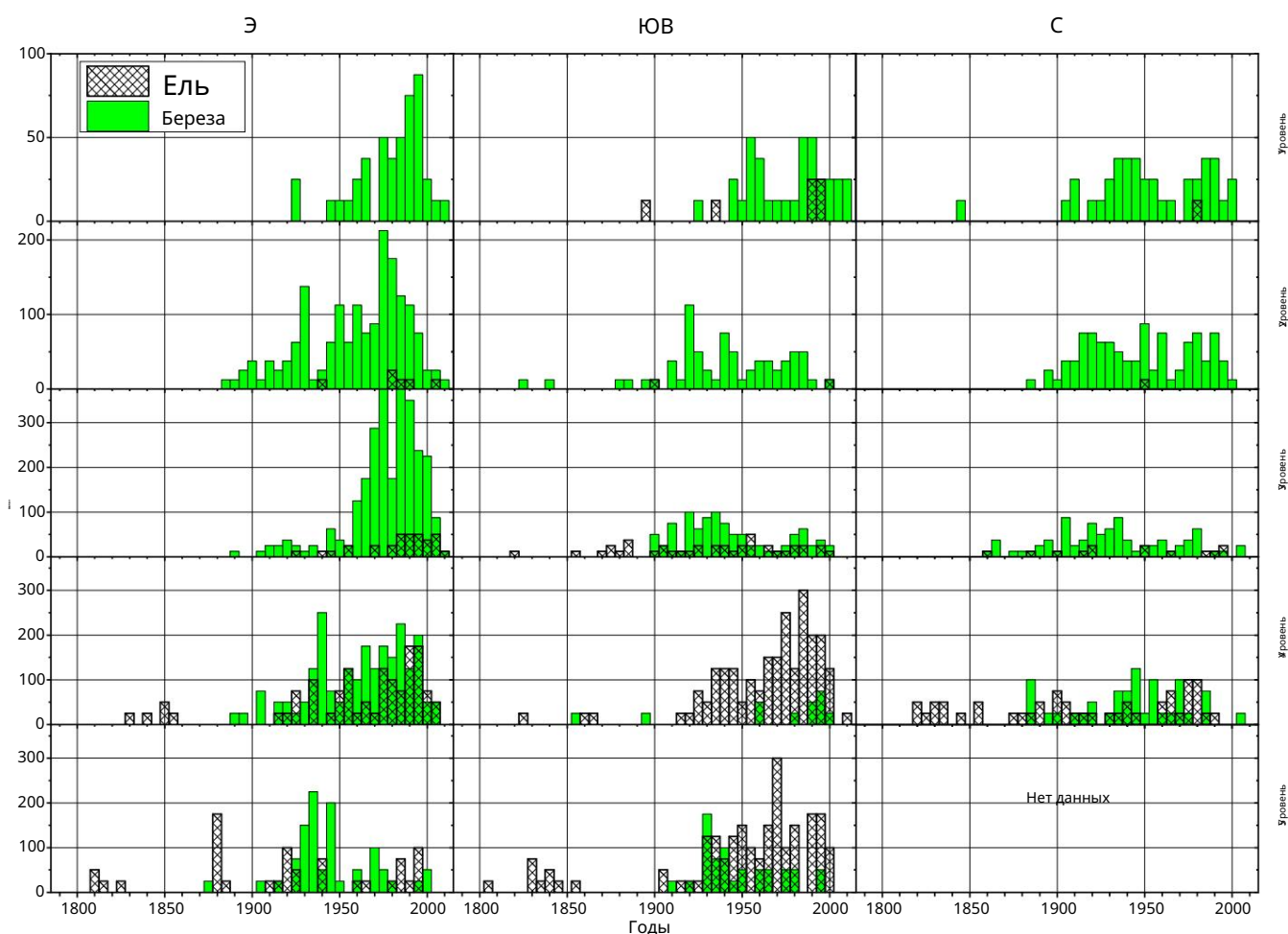
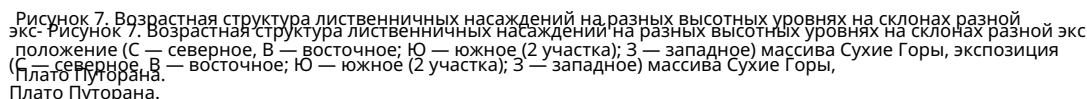
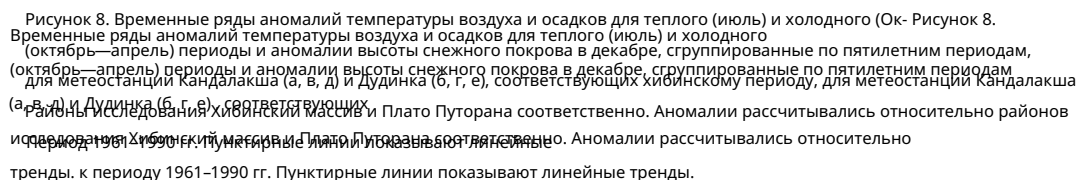


Рисунок 6. Возрастная структура насаждений ели европейской и березы горной на разных высотах уровнях на склонах разной экспозиции (В—восточный, ЮВ—юго-восточный и Ю—южный) уровней на Гора Китчадах, Хибинский массив.

На плато Пуровы лиственничные леса появились на более низких высотах. На плато На (данные не показаны) и на склонах (рис. 7) наиболее массовая экспозиция лиственничных лесов на южной, западной, восточной и юго-восточной экспозиции в течение столетий. На и 20 века. На северных склонах основной этап пополнения набор лиственничных лесов произошел во второй половине 19 века. На больших высотах наиболее массовая фаза возобновления лиственничных лесов имела место после 1800-х годов. На больших высотах на склонах самая массовая фаза возобновления лиственничных лесов имела место после 1800-х годов. На более высоких южных, западных и восточных экспозициях основной пик возобновления наблюдался в на склонах южной, западной и восточной экспозиции, основная регенерация вторая половина XX в. пик пришелся на вторую половину 20 века.

[illegible]



В целом наиболее значительное расширение лесного покрова в обоих регионах произошло во второй половине XX века, в основном в высокогорных районах (рисунок 9).

В целом, наиболее значительное расширение лесонасаждений произошло во второй половине 20 века в обоих регионах, в основном в высокогорных районах (рис. 9).

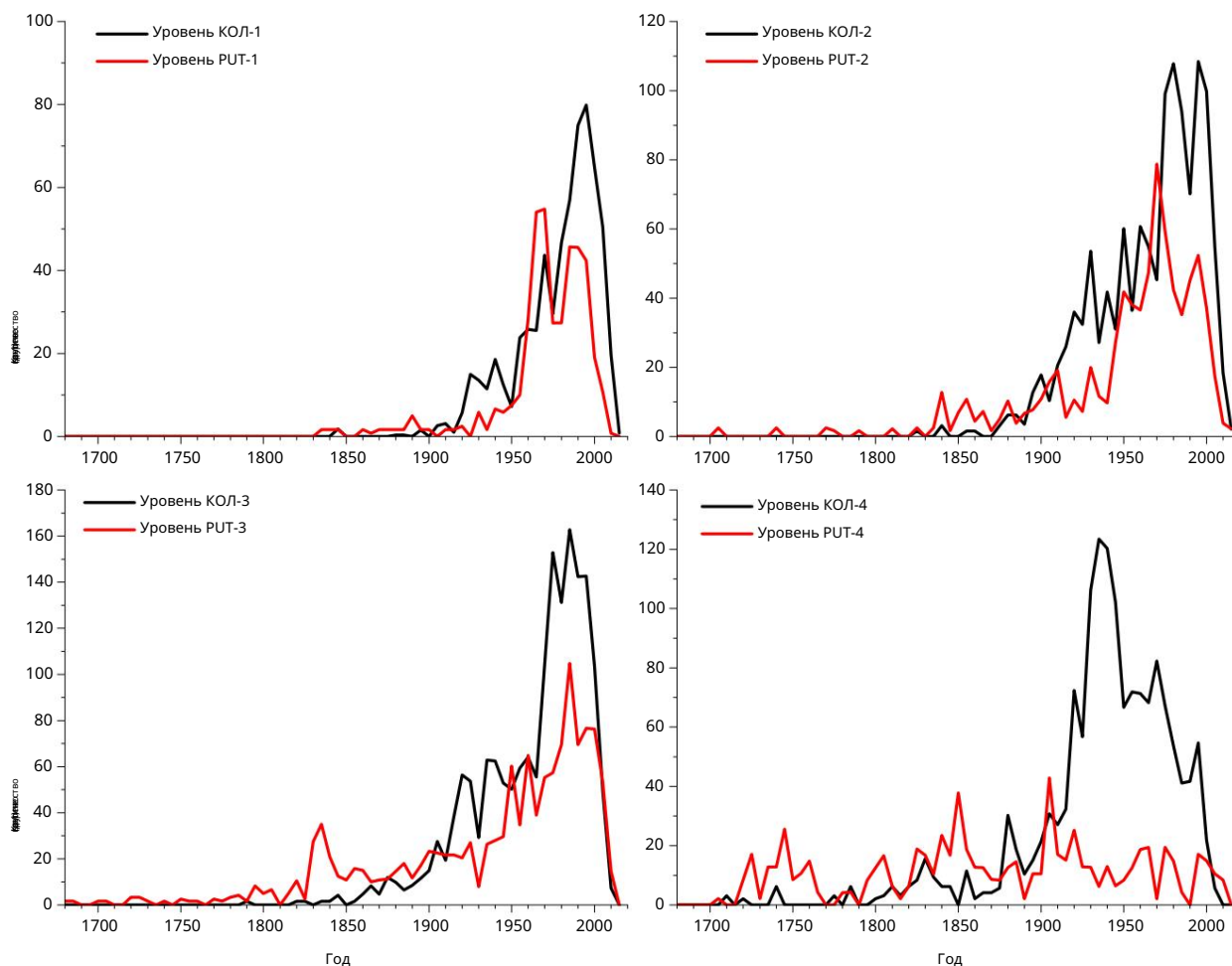


Рисунок 9. Усредненная возрастная структура доверстия в равных выплывах уловах (1 – равновесные доверстия; 2 – линия редколовесий; 3 – современная линия сомкнутых лесов; 4 – историческая (в 1955–1960 гг.) линия сомкнутых лесов; 5 – линия редколовесий; 3 – современная линия сомкнутых лесов; 4 – историческая (в 1955–1960 гг.) линия est) на Хибинском массиве, Кольском полуострове (KOL) и плато Путора (PUT) (включить линию данных) на Хибинском массиве, Кольском полуострове (KOL) и плато Путора (PUT) (включить данные всех трансект в регионе), всех трансект в регионе).

3.4. Связь между изменчивостью климата и распространением деревьев: роль высоты и экспозиции склона

[illegible]

пополнение с высотой снежного покрова в начале холодного периода на самом низком высотном уровне как за соответствующий пятилетний период ($R_s = 0,72$, $p < 0,01$), так и за предыдущий пятилетний период ($R_s = 0,84$, $p < 0,001$).

Анализ склонов разной экспозиции на участках Хибинского массива, таких как г. Имандра, показал наличие значимой связи между численностью пополняемых деревьев сосны и глубиной снега на начало холодного периода за предшествующую пятилетку на южных склонах ($R_s = 0,56$, $p = 0,04$). По этому же показателю наибольшие коэффициенты корреляции между численностью пополняемых деревьев березы на участке Малый Вудайвр составили $R_s = 0,82$ ($p < 0,001$) и $R_s = 0,68$ ($p < 0,01$) для юго-западного и юго-восточного склонов соответственно и с учетом соответствующего пятилетия. На г. Кичепах отмечены преимущественно отрицательные связи (особенно для осадков в июле) с пополнением березы, однако они не были значимыми.

Корреляционный анализ показал, что на плато Путорана (таблица S8) наблюдаются положительные связи между численностью лиственницы, поступившей в период с 1910 по 2010 г., и показателями температуры теплого периода, суммой осадков в начале холодного периода (октябрь–декабрь) и высотой снежного покрова в конце декабря. Коэффициент корреляции поступившей лиственницы со среднемесячными температурами июля за предыдущий пятилетний период составил $R_s = 0,40$ ($p = 0,09$). Такая же связь наблюдалась для всех высотных уровней, при этом коэффициенты корреляции $R_s = 0,59$ ($p = 0,01$), $R_s = 0,34$ ($p = 0,16$) и $R_s = 0,42$ ($p = 0,07$) для верхнего, среднего и нижнего высотных уровней соответственно.

На плато Путорана пополнение лиственницы было связано с осадками в начале холодного периода (октябрь–декабрь) предыдущего пятилетия ($R_s = 0,78$, $p < 0,01$).

На верхнем и нижнем высотных уровнях пополнение лиственницы коррелировало с осадками в начале холодного периода предыдущей пятилетки ($R_s = 0,84$ и $R_s = 0,86$ соответственно; $p < 0,001$ в обоих случаях).

Что касается различных экспозиций в этом регионе, то самые высокие корреляции между пополнением лиственницы и температурой июля в предыдущий пятилетний период были обнаружены для западных ($R_s = 0,60$, $p = 0,01$) и восточных ($R_s = 0,43$, $p = 0,07$) склонов. Наиболее сильные связи наблюдались между пополнением лиственницы и осадками в первые месяцы холодного периода предыдущего пятилетнего периода для восточных ($R_s = 0,64$, $p = 0,02$), южных ($R_s = 0,67$, $p = 0,01$) и западных ($R_s = 0,47$, $p = 0,11$) склонов. Аналогичные связи наблюдались для высоты снежного покрова в начале холодного периода (определялась в конце декабря) и с учетом соответствующих пятилетий, с коэффициентами корреляции $R_s = 0,54$ ($p = 0,04$), $R_s = 0,72$ ($p < 0,01$) и $R_s = 0,59$ ($p = 0,02$) для восточных, южных и западных склонов соответственно.

4. Обсуждение

4.1 Характеристики линии леса и экспозиция склона

Два субарктических региона России, подверженные контрастным степеням континентальности, продемонстрировали сдвиги вверх границы леса в течение 20-го века. Анализ возрастной структуры древостоев на верхнем пределе их роста показал сдвиг верхней границы редкостойных насаждений и редкостойных и сомкнутых лесных границ в более океанических горах Кольского полуострова (Хибины), а также в более континентальных массивах плато

На каждом участке и по высотному градиенту размеры и возраст деревьев уменьшались в зависимости от экспозиции склона, что также влияло на максимальный высотный предел древостоев и темпы расширения границы леса. Наиболее высокое положение границы леса и наибольший прирост численности деревьев наблюдались на склонах южной ориентации. Например, в Хибинском массиве современная граница леса достигает наибольшей высоты на склонах юго-западной экспозиции, где она на 123 м выше, чем на склонах северо-восточной ориентации [28]. Здесь на склонах южных экспозиций зафиксировано ее максимальное смещение (99–107 м) за последние 60 лет. На плато Путорана (массив Сухие Горы) наиболее значительные высотные смещения границы редколесья за последние 60 лет отмечены на склонах южной (111 ± 74 м) и западной экспозиций (86 ± 62 м) [29].

На некоторых участках в зависимости от экспозиции склона наблюдаются различия в видовом составе деревьев, например, на более сухих и теплых южных склонах г. Имандра Хибинского массива доминирует сосна обыкновенная, а на более влажных и холодных северных склонах — береза. Это согласуется со значением теплообеспеченности склонов в холодном климате этих холодных субарктических участков. На склонах, ориентированных в более южном направлении или ближе к нему, количество поступающей суммарной солнечной энергии больше по сравнению с северными. Например, по данным метеостанции Юкспор (Хибинский массив, 910 м над уровнем моря) на поверхности склонов южной ориентации с углом наклона 10 с июня по август измерено 34,8 ккал/см², тогда как на склонах западной/восточной и северной ориентации — 32,9 и 30,6 ккал/см². С увеличением угла наклона поверхности разница между северными и южными склонами также увеличивается до 20, 6,5, 8,8 и 17,7 ккал/см² при 30 и 50 градусах наклона соответственно [38]. Прямая солнечная радиация приводит к значительному нагреванию кроны и стволов деревьев, и их температура становится выше температуры воздуха на +7–10 в середине дня и в среднем на 0,8–2,9 °C в месяц [29].

Экспозиция склона может влиять на: ветровой режим [39], тепловой режим в период вегетации [40], начало вегетационного периода из-за большего прогрева стволов деревьев весной [41], начало таяния снега весной [3], а также на степень минерализации азота в почве [42]. Больше солнечной радиации и более теплые условия могут улучшить выживаемость саженцев и молодых деревьев и развитие деревьев в целом [3].

Различия в средней высоте верхней границы леса на восточных и западных склонах, которые освещаются солнцем в летние месяцы и прогреваются с относительно одинаковой скоростью, можно объяснить тем, что на восточных склонах из-за преобладания юго-западных и западных ветров зимой накапливается более глубокий и большой снежный покров. Это может привести к задержке таяния снега и, следовательно, к сокращению вегетационного периода по сравнению со склонами, ориентированными на запад [29]. В южных Скалистых горах (США) расширение деревьев было значительно больше на более влажных склонах с северной экспозицией в сухие периоды [43], где влажность почвы была выше [44]. В восточных Альпах камбиальная активность деревьев на границе леса продолжалась дольше на южных склонах, чем на северных [41]. Это также наблюдалось в сухих и теплых горах, таких как хребет Снейк (Невада, США), где *Pinus monophylla* росла меньше и образовывала более мелкие трахеиды на самых сухих участках границы леса [45]. В лесах средних широт на северо-западе Британской Колумбии затененные склоны, ориентированные на север, также показали более низкую производительность, чем те, которые расположены на более солнечных и теплых склонах, ориентированных на юг [46]. Кроме того, на юго-западе Юкона (Канада) линии деревьев *Picea glauca* продвигались быстрее на южных склонах, чем на северных [47]. Поэтому важно учитывать экспозицию склона и ее влияние на рост и регенерацию деревьев при рассмотрении моделей динамики линии деревьев [48].

4.2. Факторы, влияющие на динамику линии леса

Учитывая, что в двух отдаленных регионах со схожими сроками распространения деревьев в последнее столетие происходили сдвиги границ лесов, мы предположили, что основным фактором стали изменения климатических условий. Анализ данных близлежащих метеорологических станций в районах исследований показал, что в обоих районах климат менялся схожим образом: лето становилось теплее, а зима — снежнее. Причем на плато Путорана изменение климатических параметров было более выраженным. В Хибинском массиве наблюдалось увеличение продолжительности вегетационного периода, особенно за счет более раннего его наступления. В период с 1961 по 1990 гг. по 1991–2010 гг. наблюдалось увеличение периодов с температурой выше 5 °C и выше 10 °C на 4 и 9 дней соответственно [49]. На плато Путорана продолжительность вегетационного периода увеличилась на 4–7 дней [29].

Ряд исследователей связывают сдвиги линии роста деревьев с потеплением климата в теплый период года, поскольку именно в это время растут деревья [50,51]. Эти выводы подтверждаются выявленными нами высокими корреляциями между численностью пополняемых лиственных на плато Путорана и среднемесячными температурами июля предыдущего

5-летний период. Известно, что благоприятные или неблагоприятные условия в период, предшествующий появлению деревьев, определяют количество жизнеспособных семян, а условия в период их появления и первые годы жизни влияют на количество семян и выживаемость рекрутов [52]. В глобальном масштабе смещения верхней границы леса вверх чаще всего происходили в регионах, где в зимний период наблюдалась смена снежного режима. Ранее нами было показано [20], что основным климатическим фактором смещения границы леса является изменение количества зимних осадков на Урале. Аналогичные выводы были получены и для распространения *Juniperus sibirica* Burgsd. [54]. Также было установлено, что продолжающиеся климатические изменения приводят к расширению древостоев вверх на горах Авам, расположенных на северо-западе плато Путорана [25]. Согласно данным, представленным в [25], наиболее массовые эпизоды пополнения лиственницы произошли в средней и верхней частях экотона лесотундры во второй половине XX века, что согласуется с нашими результатами. Ранее на основе сравнения спутниковых снимков центральной части плато Путорана было установлено, что среднегодовая температура в течение последних трех десятилетий XX века способствовала смещению растительности вверх примерно на 15 м [26]. На основе сравнительного анализа спутниковых снимков авторы [26] оценили появление новых деревьев с 1976 по 2005 гг. в центральной части плато Путорана на склонах юго-западной экспозиции на высоте 670 ± 40 м над ур. моря. Результаты наших исследований показывают, что за тот же промежуток времени плотность деревьев увеличилась с 40 до 90 деревьев га⁻¹ на склонах южной ориентации, что соответствовало скорости высотного сдвига верхнего леса 1,0 м год⁻¹, что выше их оценки в 0,3 м год⁻¹ [26].

Анализ влияния осадков на пополнение лиственницы на плато Путорана за пятилетний период показал, что наибольшее влияние оказала сумма осадков холодного периода года (с октября по апрель), особенно в первые месяцы (с октября по декабрь). При этом наиболее сильная связь установлена на восточном склоне, где зафиксированы наименьшие значения высоты снежного покрова в зимний сезон (таблица S2). Аналогичные результаты получены и по Хибинскому массиву. Наиболее сильные связи выявлены между пополнением деревьев на всех склонах и на всех трансектах с осадками начала зимы. Наиболее высокие корреляционные связи наблюдаются на южном склоне г. Имандра (Хибинский массив), где высота снежного покрова наименьшая (таблица S1).

На этом участке обильные осадки в начале зимы способствовали росту сосны (таблица S7).

Снежный покров и его формирование в начале зимы являются одним из важнейших факторов, влияющих на выживаемость древесных растений в экотоне лесотундры [3,15].

Сеянцы и саженцы деревьев, а также кустарниковые особи подвергаются снежной абразии, стиранию хвои, усыханию побегов и эмболии ксилемы под действием мороза; поэтому защита от снега позволяет им смягчить эти повреждения [7,15]. С образованием равномерного и достаточно глубокого снежного покрова в начале зимы создаются более благоприятные микроклиматические условия для подлеска и поросли деревьев [55]. Чем глубже снежный покров, тем ниже температура промерзания почвы и тем меньше повреждения корневой системы [56,57].

4.3 Региональный климат и особенности лесной зоны

Различия в видовом составе исследуемых территорий, максимальных отметках границы леса и характере оседания склонов, в первую очередь, могут быть обусловлены наиболее выраженными различиями в климатических условиях. В Хибинском массиве климат морской с океаническим влиянием, так как участки исследований удалены от побережья Баренцева моря на 120–170 км, которое согревается теплым течением Гольфстрим. На плато Путорана климат резко континентальный, а участки исследований удалены от побережья холодного Карского моря на 450 км. В Хибинском массиве средняя скорость продвижения редколесья составила 6,9 м год⁻¹, тогда как на плато Путорана она составила 15 м год⁻¹. Несмотря на более суровые климатические условия на плато Путорана, средняя высота верхней границы леса здесь несколько выше, чем в Хибинском хребте. В Хибинском массиве граница леса занимает более высокие положения в центральных районах (Малый Вудайвр), где, по нашим предположениям, происходит тепляющее воздействие за счет излучения с противоположных склонов долин. На плато Путорана (Сухие Горы

Массив Пutorана) наибольшая высота границы леса составляет 700 м над уровнем моря, а на северо-западе плато Пutorана (долина реки Большой Авам) она располагается до 390 м над уровнем моря [25]. Различия в высоте верхней границы леса в этих двух районах плато Пutorана обусловлены большим влиянием атлантических воздушных масс в западной части этого района и, соответственно, большим количеством выпадающих здесь осадков, что имеет место и в других субарктических территориях, например, на Полярном Урале [20]. На севере плато Пutorана климат определяется значительным влиянием холодных арктических воздушных масс, тогда как в южных и более континентальных участках этого района граница леса и граница леса располагаются на более высоких высотах в соответствии с так называемым эффектом высоты масс [3,15].

Фактически, на границе леса и границе древесной растительности на плато Пutorана доминирует лиственница, что поддерживает выраженную континентальность [58], тогда как в Хибинском массиве на границе леса и границе древесной растительности доминирует береза, а сосна обыкновенная и ель обыкновенная являются вторичными породами. Доминирование березы в Хибинском массиве является явным индикатором мягкости климата и океанического влияния [4]. По нашему мнению, столь существенные различия в видовом составе древесной растительности обусловлены: (1) различиями в температурном режиме исследуемых территорий (на плато Пutorана климат более суровый и континентальный), (2) продолжительностью вегетационного периода, который, вероятно, короче на участках плато Пutorана, (3) высотой снежного покрова в экотоне лесотундры, которая на участках Хибинского массива была выше (среднее значение 1,4 м), чем на участках плато Пutorана (среднее значение 1,0 м; табл. S1 и S2), и (4) количеством солнечных часов, которое, по-видимому, недостаточно для произрастания лиственницы в Хибинском массиве. Присутствие сосны обыкновенной на границе лесов Хибинского массива также свидетельствует о более мягком климате, чем на плато Пutorана [5].

5. Выводы

Полученные результаты подтверждают наши гипотезы: (1) в двух регионах субарктической России, различающихся по континентальности и составу древесных пород, наблюдалось смещение границы леса вверх; (2) динамика границы леса была обусловлена изменениями теплообеспеченности, модулируемыми рельефом и микрорельефом; таким образом, наиболее благоприятные условия для расселения деревьев были выявлены на склонах южной экспозиции, а также в верхней и средней частях экотона границы леса; (3) экспансия деревьев вверх была тесно связана с летним потеплением и увеличением количества зимних осадков, но также зависела от накопления снега.

В целом результаты данного исследования важны для понимания закономерностей и динамики субарктических лесов и экотонов границы леса в условиях ограничения холода. Эти границы леса и границы деревьев положительно реагируют на потепление климата с точки зрения пополнения, что приводит к вторжению деревьев в тундру. Однако эти реакции обусловлены накоплением и таянием снега, а также экспозицией склона, поскольку восстановление деревьев зависит от достаточно глубоких снежных покровов и достаточной радиации и температуры на склонах, ориентированных на юг. Мы показываем, что учет этих локальных процессов является обязательным для прогнозирования динамики линии деревьев в более теплом будущем. Модели динамики линии деревьев должны учитывать вегетационный период, а также зимние климатические условия и топографические факторы (экспозиция склона, высота) для составления надежных и реалистичных прогнозов.

Дополнительные материалы: Следующие материалы доступны онлайн по адресу <https://www.mdpi.com/article/10.3390/f13020174/s1>, Таблица S1: Средняя температура воздуха, высота снежного покрова и время его схода на разных высотных уровнях профилей 1 и 2 на горе Имандра и профилей 1, 2, 4 в долине озера Малый Вудайвр и профилей 1,2,3 Китчепак в 2018–2019 гг. Все участки расположены в Хибинском массиве. Таблица S2: Средняя температура воздуха, высота снежного покрова и время его схода на разных высотных уровнях профилей на склонах массива Сухие Горы (район плато Пutorана) в 2018–2019 гг. Таблица S3: Средние морфометрические параметры деревьев (среднее значение \pm стандартное отклонение, SD) и площадные характеристики древостоев на разных высотных уровнях высотных профилей в пределах лесотундрового экотона (1–3 уровни) и верхней части горно-лесного пояса (уровень 4) на склонах гор на склонах горы Имандра (Хибинский массив). Сокращения видов: BP — береза; PS — сосна обыкновенная; PO — ель европейская. Таблица S4: Средние морфометрические параметры деревьев березы (среднее значение \pm SD) и площадные характеристики древостоев на разных высотных уровнях высотных профилей в пределах лесотундрового экотона.

верхняя часть горно-лесного пояса (уровень 4) на склонах гор в долине озера Малый Вудайвр (Хибинский массив). Таблица S5: Средние морфометрические параметры деревьев (среднее значение \pm SD) и площадные характеристики древостоев на разных высотных уровнях высотных профилей в пределах экотона лесотундры (1–3 уровни) и верхней части горно-лесного пояса (4–5 уровни) на склонах горы Китчапах (Хибинский массив). Сокращения видов: BP — береза; PO — ель европейская. Таблица S6: Средние морфометрические параметры лиственницы (среднее значение \pm SD) и площадные характеристики древостоев на разных высотных уровнях высотных профилей в пределах экотона лесотундры (уровни 1–3) и верхней части горно-лесного пояса (уровень 4) на склонах массива Сухие Горы (плато Путорана). Таблица S7: Коэффициенты корреляции Спирмена, рассчитанные между числом деревьев, поступивших в экотоны верхней границы леса Хибинского массива за пять лет, и климатическими параметрами, соответствующими предыдущей (первое значение в каждой ячейке) и текущей (второе значение в каждой ячейке) пятилеткам (красным цветом выделены значения с уровнем значимости $p < 0,05$).

Таблица S8: Коэффициенты корреляции Спирмена, рассчитанные между числом рекрутированных деревьев лиственницы на экотонах верхней границы леса плато Путорана с учетом пятилетних классов возраста и климатических параметров, соответствующих предыдущим (первое значение в каждой ячейке) и текущим (второе значение в каждой ячейке) пятилеткам (красным цветом выделены значения с уровнем значимости $p < 0,05$).

Вклад авторов: PAM задумал и координировал весь проект. AAG, SOV, DSB, VVK, AAV и PAM отбирали и обрабатывали материалы. AAG, PAM и YVS анализировали данные. AAG, PAM, YVS и JJS написали и отредактировали рукопись. Все авторы прочитали и согласились с опубликованной версией рукописи.

Финансирование: Исследование поддержано Российским научным фондом в рамках гранта РНФ-17-14-01112 на отбор и анализ собранных материалов и в рамках гранта РНФ-21-14-00137 на работу над рукописью.

Заявление о доступности данных: Неприменимо.

Благодарности: За помощь в обустройстве полевых участков, отборе проб в полевых условиях авторы выражают благодарность многим коллегам: Бубнову М.О., Деви Н.М., Константинову А.А., Солодянкину Д.В., Суркову А.Ю., Суркову И.А., Сморгалову И.А., Шеткину М., Волкову К.А., и анализ в лаборатории дендрохронологии ИПАЭ. УРАС.

Конфликты интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Спонсоры не принимали участия в разработке исследования, в сборе, анализе или интерпретации данных, в написании рукописи или в решении опубликовать результаты.

Ссылки

1. МГЭИК. 2021: Резюме для политиков. В Изменение климата 2021: Физическая научная основа. Вклад Рабочей группы I в Шестой оценочный доклад Межправительственной группы экспертов по изменению климата; Массон-Дельмотт, В., Чжай, П., Пирани, А., Коннорс, С.Л., Пеан, Бергер, С., Код, Н., Чен, И., Гольдфарб, Л., Гомис, М.И. и др., ред.; Cambridge University Press: Кембридж, Великобритания, 2021; в печати.
2. Паули, Х.; Готфрид, М.; Дуллинджер, С.; Абдаладзе О.; Ахалац, М.; Алонсо, JLB; Колдеа, Г.; Дик, Дж.; Эршбамер, Б.; Кальсадо, РФ; и др. Недавние изменения в разнообразии растений на горных вершинах Европы. Наука 2012, 336, 353–355. [\[Перекрестная ссылка\]](#) [\[PubMed\]](#)
3. Кёрнер, К. Альпийские лесные линии. В книге «Функциональная экология глобальных пределов распространения деревьев на больших высотах»; Springer: Берлин, Германия, 2012.
4. Кулман, Л.; Эберг, Л. Подъем границы леса после малого ледникового периода и потепление климата в шведских Скандинавских горах: ландшафтно-экологический перспектива. J. Ecol. 2009, 97, 415–429. [\[CrossRef\]](#)
5. Харук, В.И.; Шиятов, С.Г.; Касишке, Э.; Федотова Е.В.; Наурзбаев М.М. Реакция экотона лесотундры на изменение климата. Пробл. Экол. Монит. Модель. Экосист. 2002, 18, 234–260.
6. Каллаган, ТВ; Твиди, СЕ; Акерман, Дж.; Эндрюс, К.; Бергстедт, Дж.; Батлер, МГ; Кристенсен, ТР; Кули, Д.; Дальберг, У.; Данби, РК; и др. Многодесятилетние изменения в окружающей среде и экосистемах тундры: синтез проекта «Международный полярный год — Назад в будущее» (МПП-БТФ). AMBIO 2011, 40, 705–716. [\[CrossRef\]](#)
7. Горчаковский П.Л., Шиятов С.Г. Фитоиндикация условий окружающей среды и природных процессов в высокогорных регионах; Наука: Москва, Россия, 1985.
8. Хантемиров Р.М., Шиятов С.Г. Основные этапы развития древесной растительности Ямала в голоцене // Экология. 1999, 30, 141–147.
9. Мазепа В. С. Густота древостоя в экотоне верхней границы леса в горах Полярного Урала за последнее тысячелетие // Can. J. For. Res. 2005, 35, 2082–2091. [\[CrossRef\]](#)

10. Куллман, Л.; Кыялгрен, Л. Эволюция линии произрастания сосны в голоцене в Шведских Скандинавских горах: недавнее повышение линии произрастания деревьев и климат в долгосрочной перспективе. *Boreas* 2006, 35, 159–168. [\[CrossRef\]](#)
11. Макдональд, Г. М.; Кременецкий, К. В.; Бейльман, Д. В. Изменение климата и северная граница распространения лесов в России. *Philos. Trans. R. Soc. Биол. Науки.* 2007, 363, 2285–2299. [\[CrossRef\]](#)
12. Ханссон, А.; Даргуш, П.; Шульмейстер, Дж. Обзор современной миграции лесной границы, факторов, контролирующих ее, и последствий для хранения углерода. *J. Mt. Sci.* 2021, 18, 291–306. [\[CrossRef\]](#)
13. Lu, X.; Liang, E.; Wang, Y.; Babst, F.; Camarero, J. Линии роста горных деревьев растут медленно, несмотря на быстрое потепление климата. *Global Ecol. Биогеогр.* 2020, 30, 305–315. [\[CrossRef\]](#)
14. Payette, S.; Filion, L. Расширение распространения белой ели на границе леса и недавние климатические изменения. *Can. J. For. Res.* 1985, 15, 241–251. [\[Перекрестная ссылка\]](#)
15. Хольтмайер, Ф.-К. Горные лесные линии — экология, мозаичность и динамика; Kluwer: Дордрехт, Нидерланды, 2003.
16. Куллман, Л. Неогляциальный климатический контроль динамики насаждений субарктической *Picea abies* и предел ареала в Северной Швеции. *Arct. Alp. Res.* 1997, 29, 315–326. [\[CrossRef\]](#)
17. Куллман, Л. Сокращение численности березовых лесов в Шведских Скандинавских горах в 20 веке, обусловленное ветром. *Арктика* 2005, 58, 286–294. [\[Перекрестная ссылка\]](#)
18. Ллойд, А. Х. Экологические истории лесных массивов Аляски дают представление о будущих изменениях. *Экология* 2005, 86, 1687–1695. [\[CrossRef\]](#)
19. Ауне, С.; Хофгаард, А.; Сёдерстрём, Л. Контрастные модели вторжения деревьев в субарктическую тундру, обусловленные климатом и землепользованием в северной Норвегии и на Кольском полуострове. *Can. J. For. Res.* 2011, 41, 437–449. [\[CrossRef\]](#)
20. Хагедорн, Ф.; Шиятов, С.Г.; Мазепа, В.С.; Деви, Н.М.; Григорьев, А.А.; Бартыш, А.А.; Фомин, В.В.; Капралов, Д.С.; Терентьев, М.; Бугман, Х.; и др. Продвижение границы леса вдоль Уральского хребта — обусловлено улучшением зимних условий? Глобальные изменения в биологии. 2014, 20, 3530–3543. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
21. Деви, Н.М.; Кукарских, В.В.; Галимова, А.А.; Мазепа, В.С.; Григорьев, А.А. Проявления изменения климата в росте деревьев и продуктивности насаждений в экотоне верхней границы леса на Полярном Урале. *Для. Экосистем.* 2020, 7, 1–16. [\[CrossRef\]](#)
22. Шиятов С.Г.; Терентьев, М.М.; Фомин В.В.; Циммерман Н.Е. Высотные и горизонтальные смещения верхних границ открытых и сомкнутые леса на Полярном Урале в 20 веке. *Рус. ж. эколог.* 2007, 38, 223–227. [\[CrossRef\]](#)
23. Шиятов, С. Г. Динамика древесно-кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата // Екатеринбург: Екатеринбург, Россия, 2009.
24. Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Современное распространение лиственницы сибирской в горной тундре Полярного Урала // *Рос.-экол.* 2015, 6, 403–410.
25. Кирдянов, А.В.; Хагедорн, Ф.; Кнорре, А.А.; Федотова, Е.В.; Ваганов, Е.А.; Наурзбаев, М.М.; Моисеев, П.А.; Риглинг, А. Продвижение границы леса в XX веке и изменения растительности вдоль высотного трансекта в горах Путорана, север Сибири. *Борей* 2012, 41, 56–67. [\[Перекрестная ссылка\]](#)
26. Им С.Т., Харук В.И. Климатически обусловленные изменения экотона высокогорной лесотундры плато Путорана // *Геологические исследования. Космос* 2013, 5, 32–44.
27. Харук, В.И.; Рэнсон, К.Дж.; Я, СИ; Оскорбин, Пенсильвания; Двинская, М.Л.; Овчинников Д.В. Древовидная структура и динамика на северной окраине лиственничного леса: Анабарское плато, Сибирь, Россия. *Аркт. Муравей. Альп. Рез.* 2013, 4, 526–537. [\[Перекрестная ссылка\]](#)
28. Моисеев П.А., Галимова А.А., Бубнов М.О., Дэви Н.М., Фомин В.В. Динамика древостоев и их продуктивности на верхнем пределе роста в Хибинах на фоне современных изменений климата // *Экология.* 2019. № 5. С. 341–355.
29. Григорьев А.А.; Дэви Н.М.; Кукарских В.В.; Вьюхин В.В.; Галимова А.А.; Моисеев П.А.; Фомин В.В. Структура и динамика древостоев верхней границы леса западной части плато Путорана // *Экология.* 2019. № 4. С. 243–254.
30. Лукьянова Л.М., Локтева Т.Н., Булычева Т.М. Газообмен и пигментная система растений Кольской Субарктики (Хибин). Массив; КФАН СССР: Апатиты, Россия, 1986.
31. Пармузин Ю.П. Современные рельефообразующие процессы и генезис озерных котловин // *Путоранская озерная провинция; Наука: Новосибирск, 1999. Россия, 1975; С. 64–97.*
32. Атлас СССР (Атлас Советского Союза); Точенов В.В.; Беляева Л.И. (ред.) ГУГК: Москва, Россия, 1983.
33. Холмс, Р. Л. Дендрохронологическая программная библиотека (компьютерная программа); Университет Аризоны, Лаборатория исследований годовичных колец деревьев: Тусон, Аризона, 1995.
34. Богданова Е.Г., Голубев В.С., Ильин Б.М., Драгомилова И.В. Новая модель коррекции измеренных осадков и ее применение в полярных районах Российской Федерации. *Метеорология и гидрология.* 2002, 10, 68–93.
35. Богданова Е.Г., Гаврилова С.Ю. Устранение неоднородности временного ряда осадков, вызванной заменой дождемера с защитой «Нифер» на дождемер Третьякова // *Метеорология и гидрол.* 2008. № 8. С. 87–102.
36. Кошкина Н.Б., Моисеев П.А., Горяева А.В. Размножение ели сибирской в экотоне верхней границы леса массива Ирмель. *Русский журнал экологии* 2008, 39, 83–91. [\[CrossRef\]](#)
37. Григорьев А.А.; Моисеев, П.А.; Нагимов З.Ю. Динамика верхней границы древесной растительности в высокогорьях Приполярья Урал под влиянием современных изменений климата. *Экология* 2013, 4, 284–295.
38. Природные условия Хибинского хребта / Под ред. Мягкова С.М. / Изд-во МГУ: Москва, Россия, 1986.
39. Хольтмайер, Ф. К.; Бролл, Г. Ветер как экологический агент на границах лесов в Северной Америке, Альпах и Европейской Субарктике. *Phys. География.* 2010, 31, 203–233. [\[CrossRef\]](#)

40. Шреста, КБ; Хофгаард, А.; Вандвик, В. Недавняя динамика линии роста деревьев схожа в засушливых и среднесуточных районах Непала, центральная часть Гималаи. *J. Plant Ecol.* 2015, 4, 347–358. [\[CrossRef\]](#)
41. Росси, С.; Делорье, А.; Анфодилло, Т.; Карраро, В. Доказательства пороговых температур для ксилогенеза у хвойных на больших высотах. *Экология* 2007, 152, 1–12. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
42. Штурм, М.; Шимель, Дж.; Михельсон, Г.; Велькер, Дж. М.; Обербауэр, С. Ф.; Листон, Дж. Э.; Фанесток, Дж.; Романовский, В. Э. Витер Биологические процессы могут помочь преобразовать арктическую тундру в кустарниковую местность. *BioScience* 2005, 55, 17–26. [\[CrossRef\]](#)
43. Эллиотт, ГП; Коуэлл, КМ. Экспозиция склона опосредует мелкомасштабные модели установления деревьев на верхней границе леса во влажные и сухие периоды 20-го века. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 2015, 47, 681–692. [\[CrossRef\]](#)
44. Эллиотт, ГП; Кипфмюллер, КФ. Многомасштабное влияние экспозиции склона и пространственной модели на экотональную динамику в верхней границе леса в Южных Скалистых горах, США. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 2010, 42, 45–56. [\[CrossRef\]](#)
45. Знако, Э.; Бионди, Ф.; Росси, С.; Делорье, А. Климатические влияния на анатомию древесины и годовичные кольца хвойных деревьев Большого бассейна в новой горной обсерватории. *Appl. Plant Sci.* 2014, 2, 1400054. [\[CrossRef\]](#)
46. Куек, Нью-Джерси; Томас, Южная Каролина. Деревья крупнее на южных склонах в позднесеральных хвойных насаждениях на северо-западе Британской Колумбии. *Can. J. Для Рез.* 2019, 49, 1349–1356. [\[CrossRef\]](#)
47. Дэни, Р. К.; Хик, Д. С. Изменчивость, непредвиденность и быстрые изменения в недавней динамике линии роста альпийских деревьев в субарктическом регионе. *J. Ecol.* 2007, 95, 352–363. [\[CrossRef\]](#)
48. Регер, Б.; Кёллинг, К.; Эвальд, Й. Моделирование эффективного термического климата для горных лесов в Баварских Альпах: что является лучшим моделью? *J. Veg. Sci.* 2011, 22, 677–687. [\[CrossRef\]](#)
49. Демин В.И. Основные климатические тенденции на Кольском полуострове за период инструментальных метеорологических измерений. *Кольский научный центр РАН*, 2012, 3, 98–110.
50. Хольтмайер, Ф.-К.; Бролл, Г. Чувствительность и реакция высотных и полярных линий леса северного полушария на изменение окружающей среды в ландшафтном и локальном масштабах. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2005, 14, 395–410. [\[CrossRef\]](#)
51. Харук В.И., Рэнсон К.Дж., Им СТ., Вдовин А.С. Пространственное распределение и временная динамика высокогорных лесных насаждений в Южная Сибирь. *Global Ecol. Biogeogr.* 2010, 19, 822–830. [\[CrossRef\]](#)
52. Камареро, Дж. Дж.; Гутьеррес, Э. Темпы и закономерности современной динамики линии леса: реакция экотонов на климатическую изменчивость в испанских Пиренеях. *Clim. Change* 2004, 63, 181–200. [\[CrossRef\]](#)
53. Харш, МА; Хьюм, П.Е.; МакГлон, М.С.; Дунка, Р.П. Продвигаются ли границы деревьев? Глобальный метаанализ реакции границ деревьев на потепление климата. *Ecol. Lett.* 2009, 12, 1040–1049. [\[CrossRef\]](#) [\[PubMed\]](#)
54. Григорьев А.А.; Шалаумова Ю.В.; Ерохина О.В.; Соковнина С.Ю.; Ватолина Е.И.; Вильминг М. Экспансия *Juniperus sibirica* Burgsd. как ответ на изменение климата и связанное с этим влияние на растительность горной тундры на Северном Урале. *J. Mt. Sci.* 2020, 17, 2339–2353. [\[CrossRef\]](#)
55. Фрост, Г.В.; Эпштейн, Х.Э.; Уокер, Д.А.; Матышак, Г.; Ермохина, К. Сезонные и долгосрочные изменения температур активного слоя после расширения и сукцессии высоких кустарников в арктической тундре. *Экосистемы* 2018, 21, 507–520. [\[CrossRef\]](#)
56. Свейнбьёрнссон, Б.; Кауханен, Х.; Норделл, О. Экология березы в районе Торнетраска. *Экол. Бык.* 1996, 46, 65–70.
57. Гроффман, П.М.; Дрисколл, КТ; Фэйи, Т.Дж.; Харди, Дж.П.; Фицхью, Р.Д.; Тирни, Г.Л. Более холодные почвы в более теплом мире: исследование обработки снега в экосистеме северного лиственного леса. *Биогеохимия* 2001, 56, 135–150. [\[CrossRef\]](#)
58. Мамет, SD; Браун, CD; Трант, AJ; Ларок, СР. Изменение глобального распространения *Larix*: северная экспансия и южная Ретракция, как реакция видов на изменение климата. *J. Biogeogr.* 2019, 46, 30–44. [\[CrossRef\]](#)
59. Моисеев П.А., Ван дер Меер М., Риглинг А., Шевченко И.Г. Влияние климатических изменений на формирование ели сибирской Генерации в подгорцовых древостоях Южного Урала. *Рус. ж. эколог.* 2004, 35, 135–143. [\[CrossRef\]](#)