

УДК 630*56:582.47:551

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ОЛЬХОВНИКА КУСТАРНИКОВОГО В ЭКОТОНЕ ЛЕС – ГОРНАЯ ТУНДРА ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПЛАТО ПУТОРАНА

С. О. Вьюхин, А. А. Григорьев, Д. С. Балакин, А. С. Тимофеев, П. А. Моисеев

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: Sergey.vyuhin@mail.ru, grigoriev.a.a@ipae.uran.ru, dmitrijbalakin047@gmail.com,
artyom-timofeev-98@mail.ru, moiseev@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 23.08.2023 г.

Мониторинг распространения древесно-кустарниковой растительности на верхней границе леса в горных регионах относится к наиболее простым и эффективным методам получения доказательств последствий климатических изменений для растительности. В условиях плато Путорана одним из наиболее крупных и распространенных кустарниковых видов является ольховник кустарниковый (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar). В западной части плато Путорана в пределах экотона лес – горная тундра на склонах разной экспозиции был проведен анализ возрастной и морфологической структуры этого растения, произрастающего на разной высоте над уровнем моря (200–600 м) в древостоях разной сомкнутости. Установлено, что в XX в., преимущественно в его второй половине, происходила интенсивная экспансия ольховника кустарникового в горные тундры, редины и редколесья на склонах всех экспозиций массива Сухие горы. Выявлено влияние древостоев лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen) на распространение и морфологическую структуру ценопопуляций ольховника кустарникового. Заселение и распространение ольховника кустарникового происходит сопряженно с древостоями лиственницы Гмелина. Установлены зависимости между высотой снега и суммой проекций крон кустарников ($R^2 = 0.582$). Выявлено, что при отсутствии снежного покрова ольховник кустарниковый не может существовать. Установлены значительные различия в распространении ольховника кустарникового в зависимости от экспозиции, на южных и восточных склонах оно выше. Наибольшее количество кустов произрастает преимущественно в нижней части экотона, где снежные массы накапливаются в большем количестве. Наиболее вероятным объяснением увеличения плотности и продвижения выше в горы ольховника кустарникового может быть общее изменение климатических условий в районе исследования.

Ключевые слова: *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen, экотон верхней границы леса, изменение климата, плато Путорана, Субарктика.

DOI: 10.15372/SJFS20240404

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в связи с наблюдаемыми изменениями климата в научном сообществе значительный интерес представляют лесотундровые экотоны полярных и высокогорных областей (Charin et al., 2005; Pauli et al., 2012). Известно, что растительность в этих экстремальных климатических условиях является надежным индикатором их изменений (Горчаковский, Шиятов, 1985; Hagedorn et al., 2014).

В последние десятилетия они наблюдаются в структуре древесной растительности, а также в продвинувшейся верхней границе леса во многих высокогорных регионах мира (Harsch et al., 2009; Kullman et al., 2009) и практически на всех континентах планеты. В то же время оценка экспансии кустарниковой растительности изучена значительно в меньшей степени (Boulanger-Lapointe et al., 2016). В основном такие исследования проводились в равнинных экосистемах Арктики (Forbes et al., 2010), в горных

регионах – единично (Myers-Smith et al., 2018), преимущественно дистанционными методами (Van den Bergh et al., 2018; Terskaia et al., 2020).

В условиях субарктических горных регионов России, таких как Полярный Урал, плато Путорана, Чукотка, Камчатка одним из наиболее крупных и распространенных кустарниковых видов являются представители рода ольховник (*Duschekia* Opiz) (Куваев, 1980), в частности ольховник кустарниковый (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar). Эти крупные кустарники выполняют важную фитоценотическую роль в сложении высокогорных растительных сообществ, местами формируя сомкнутые заросли, достигающие высоты 4–6 м (Горчаковский, Шиятов, 1985). В настоящее время в специальной литературе имеется очень ограниченное количество материалов, посвящённых исследованию распространения, морфологической и возрастной структурам ольховника кустарникового в горных регионах, а также его значимости в сложении высокогорных растительных сообществ.

Наши исследования показали, что в западной части плато Путорана происходила интенсивная экспансия верхней границы древесной растительности вдоль высотного градиента (Grigoriev et al., 2022) (рис. 1). Были выявлены значительные различия в скорости смещения верхней границы древесной растительности в зависимости от экспозиционных особенностей

склонов. В ходе проведения этих исследований обнаружено, что помимо древесной растительности на плато Путорана в переходной полосе лес – горная тундра значительные площади занимают ценопопуляции ольховника кустарникового, местами выступающие в качестве доминирующего вида (рис. 2).

Целью работы стала оценка современного распространения, возрастной и морфологической структуры ценопопуляций ольховника кустарникового, произрастающих в экотоне лес – горная тундра в западной части плато Путорана.

Исследовательский подход был реализован в следующих задачах:

- проанализировать морфологическую и возрастную структуру ценопопуляций ольховника кустарникового на заложенных высотных профилях на склонах с различной экспозицией;
- оценить возможное влияние листовенных древостоев на структуру и распространение ольховника кустарникового в пределах лесотундрового экотона;
- изучить распределение снежного покрова и оценить его возможное влияние на структуру и динамику ольховника кустарникового.

Научная гипотеза состояла в том, что экспозиционные и микроклиматические особенности склона играют ключевую роль в характере изменения структуры древесно-кустарниковой растительности и ее распространении в таком



Рис. 1. Общий вид экотона верхней границы древесной растительности западной части плато Путорана.

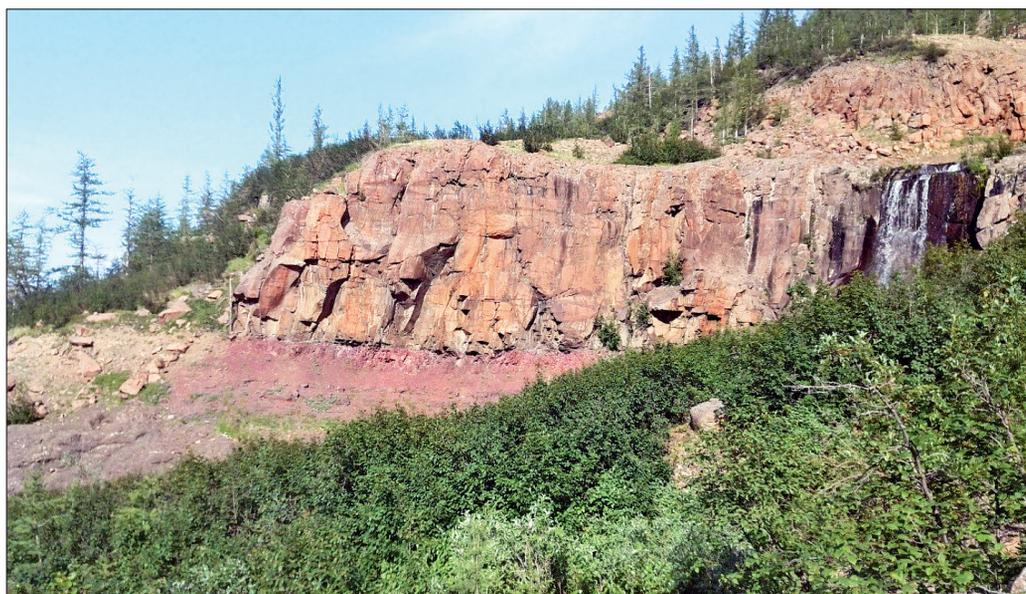


Рис. 2. Заросли ольховника кустарникового на массиве Сухие горы.

субарктическом регионе, как плато Пutorана. Сформулировано предположение, что помимо ранее выявленной динамики древесной растительности, активно продвигается в редколесья, редины и тундры кустарниковая растительность, в частности ольховник кустарниковый.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В период с 2017 по 2019 г. на массиве Сухие горы, в экотоне верхней границы древесной растительности (Горчаковский, Шиятов, 1985),

были заложены четыре высотных профиля на склонах с разными экспозициями – южной, восточной, северной и западной (рис. 3).

Каждый высотный профиль состоял из четырех уровней:

- 1 – на границе отдельных деревьев в тундре, где сомкнутость составляла менее 0.05;
- 2 – у верхней границы редколесий, сомкнутостью от 0.05 до 0.1;
- 3 – у верхней границы сомкнутых лесов, сомкнутостью от 0.2 до 0.3;
- 4 – на 50–70 м ниже границы сомкнутого леса, где сомкнутость составляла от 0.4 до 0.5.

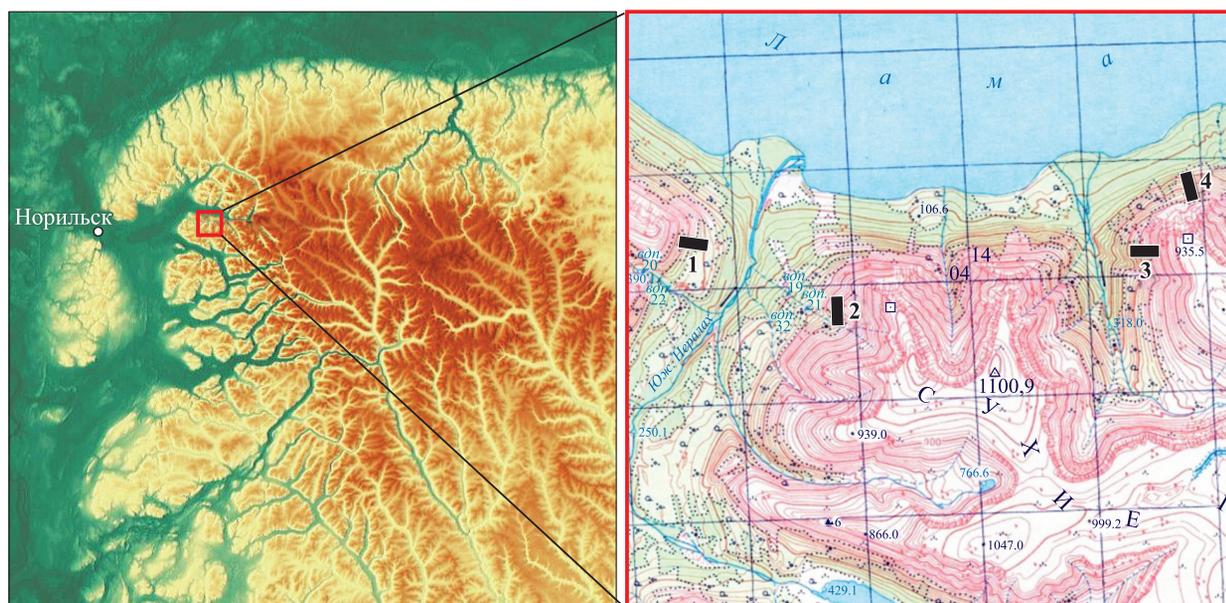


Рис. 3. Карта-схема района исследований.

Высотные профили: 1 – восточный; 2 – южный; 3 – западный; 4 – северный.

Таблица 1. Характеристика физико-географических и геоморфологических показателей исследованных участков склонов

Высотный уровень	Экспозиция	Крутизна склона, град.	Высота над уровнем моря, м	Географические координаты, град.	
				с. ш.	в. д.
1	В	35	620	69.400010	90.667011
2	В	21	458	69.400011	90.683001
3	В	35	413	69.400010	90.683003
4	В	31	358	69.400009	90.683004
1	Ю	21	604	69.383016	90.750002
2	Ю	33	586	69.383014	90.750003
3	Ю	32	563	69.383015	90.750001
4	Ю	26	515	69.383014	90.733.017
1	З	27	650	69.407017	90.889067
2	З	30	579	69.40805	90.885933
3	З	34	500	69.407633	90.882883
4	З	29	458	69.407467	90.87995
1	С	47	–	–	–
2	С	26	335	69.415617	90.898300
3	С	30	258	69.416833	90.896067
4	С	21	224	69.417067	90.895367

На каждом высотном уровне было заложено несколько пробных площадей (пп) размером 0.04 га (от 3 до 5 шт.), а также несколько полигонов площадью от 0.05 до 0.15 га (от 2 до 3 шт.). Поверхность склона на всех пп – ровная. Общая характеристика пп приведена в табл. 1.

Для подсчета и датировки годовых колец ольховника кустарникового использовались стандартные дендрохронологические методы (Шиятов и др., 2000; Ваганов и др., 2008). Полученные образцы древесины (радиальные спилы) в лабораторных условиях были измерены на полуавтоматической установке Lintab 5. Для исключения ложных и выявления выпадающих колец была построена обобщенная древесно-кольцевая хронология длительностью 100 лет.

В целом на общей площади 1.47 га были определены морфометрические параметры 1281 деревьев и 760 особей (кустов) ольховника кустарникового (в том числе: 176 – на восточном, 198 – южном, 213 – западном, 173 – северном склонах). Возраст установлен у 573 особей ольховника кустарникового.

На этих площадях определялись следующие характеристики ольховника кустарникового: точное местоположение, высота, диаметр кроны в двух взаимно перпендикулярных направлениях, диаметр основания у каждого стволика. Возраст определялся с помощью взятия поперечного спила у основания самого толстого стволика. На этих же пробных площадях были измерены

основные морфометрические и площадные показатели всех деревьев, а также определен их возраст. Данные результаты опубликованы в работе А. А. Grigoriev с соавт. (2022).

Измерение высоты снежного покрова на заложённых высотных профилях проводилось во второй половине апреля 2019 г.

На каждой пробной площади на четырех профилях при помощи лавинного зонда с насечками (цена деления 1 см, длина зонда 300 см) проводились измерения по двум линиям на пп через центр площадки (по горизонтали и по вертикали), на каждой линии – не менее 40 измерений.

Все пп были подобраны с учётом отсутствия значительного антропогенного воздействия (массив удалён от крупных промышленных центров – 100 км от Норильска). Обследование радиальных спилов древесины с живых и полуископаемых деревьев с пп в предыдущих исследованиях показало, что за последние как минимум 500 лет пожаров на данных участках не было.

Данные о средней крутизне склона на анализируемых участках были получены на основе цифровой модели рельефа в геоинформационной системе ArcGIS с использованием функции «Уклоны» в модуле пространственного анализа.

Ввиду труднодоступности района исследований отдельно по экспозиции почва изучена слабо. По данному району в литературе имеет-

ся общая характеристика почв. В подгольцовом поясе в зарослях ольховника кустарникового, а также в лиственничных редирах широко распространены неоподзоленные каменистые маломощные почвы – горные подбуры. Особенность их формирования связана с хорошим дренажем, который обусловлен крутизной склонов и сильной щебнистостью почвы. На более крутых склонах (18–35°) темные подбуры характеризуются небольшой мощностью горизонтов А0 и А1 (Норин и др., 1986). Т. В. Пономарева (2008) описывает общие свойства почвы: в регионе повсеместно развиты криомезоморфные почвы – подбуры, формирующиеся на хорошо дренированных участках (нагорные и надпойменные террасы) и каменисто-мелкоземистых породах. Гранулометрический состав почв варьирует от супеси до среднего суглинка с преобладанием фракций песка и крупной пыли.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты расчетов показали, что в исследованных ценопопуляциях ольховника кустарникового наблюдаются различия в морфологической структуре в зависимости от высоты произрастания ольховника кустарникового над уровнем моря (табл. 2).

Высота кустов имеет тенденцию к уменьшению средних показателей по мере продвижения в гору. Средний возраст ольховника кустарникового близок по значениям на всех склонах и уровнях. Наименьшие средние значения возраста наблюдаются на верхних уровнях. Несмотря на довольно однородные средние показатели диаметра кроны на всех пробных площадях, максимальные значения уменьшаются с повышением высоты над уровнем моря. Густота насаждения достигает максимума на нижних уровнях, за исключением восточного склона, где он зафиксирован на уровне 2, и южного – на уровне 3. Наибольшая площадь проективного покрытия наблюдается на нижних уровнях всех высотных профилей.

Результаты исследования возрастной структуры показали, что все ныне живущие особи ольховника кустарникового на исследованных участках склонов появились в XX в., причем наиболее массово процесс заселения происходил в его второй половине (рис. 4).

На северном профиле заселение происходило с 1940-х годов, наиболее массово – в 1960-х годах. На восточном склоне (600 м н. у. м.) на уровне 1 кусты малочисленны и заселялись только во второй половине XX в. На уровне 2 и 3 наиболее массово процесс зарастания происходил с 1960-х годов. Для нижнего уровня на

Таблица 2. Средние морфометрические показатели кустов ольховника кустарникового на различных склонах по сторонам света (среднее ± стандартное отклонение)

Высотный уровень	Экспозиция	Высота н. у. м., м	Диаметр ствола у основания, см		Высота, м		Возраст, лет		Диаметр кроны, м		Площадь проективного покрытия крон, м ² /га	Густота, шт./га
			средний	максимальный	средняя	максимальная	средний	максимальный	средний	максимальный		
1	В	620	4.5 ± 2.1	9	1.3 ± 0.8	2.8	35 ± 21	67	1.6 ± 0.8	2.7	141	56
2	В	458	2.7 ± 1.5	7.5	1.4 ± 0.5	3	36 ± 21	108	1.4 ± 0.6	3.3	1073	622
3	В	413	3.5 ± 2.1	8	1.8 ± 0.8	3.8	56 ± 25	88	1.4 ± 0.8	3.1	987	481
4	В	358	4.0 ± 1.8	7	2.3 ± 0.9	4.5	45 ± 23	93	1.9 ± 1.4	5.1	1494	325
1	Ю	604	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	Ю	586	4.8 ± 1.9	8.9	2.0 ± 0.7	4	39 ± 19	64	2.7 ± 1.0	4.5	1368	217
3	Ю	563	3.7 ± 1.4	7	2.0 ± 0.7	4	46 ± 23	116	1.8 ± 1.1	5	2513	767
4	Ю	515	3.4 ± 1.9	14	2.1 ± 0.8	5	36 ± 18	88	2.1 ± 1.1	4.3	2965	667
1	З	650	3.3 ± 1.9	8	1.6 ± 0.6	2.6	34 ± 19	78	2.7 ± 1.7	6	665	100
2	З	579	5.2 ± 2.9	14	2.5 ± 1.0	5	51 ± 26	106	2.6 ± 1.2	5.9	2336	375
3	З	500	5.8 ± 3.0	12	2.4 ± 0.8	4	52 ± 26	102	2.5 ± 0.8	4	1119	213
4	З	458	2.0 ± 0.9	7	1.9 ± 0.6	4	37 ± 15	86	1.6 ± 0.7	3.3	2738	1283
1	С	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
2	С	335	3.2 ± 1.7	7	1.6 ± 0.6	2.8	44 ± 19	88	2.0 ± 0.8	3.3	580	173
3	С	258	4.1 ± 1.8	11	2.8 ± 0.6	4.7	46 ± 18	91	2.5 ± 0.8	4.6	2137	380
4	С	224	5.6 ± 1.5	10	2.9 ± 0.7	4.4	49 ± 16	82	3.7 ± 1.1	5.5	2976	260

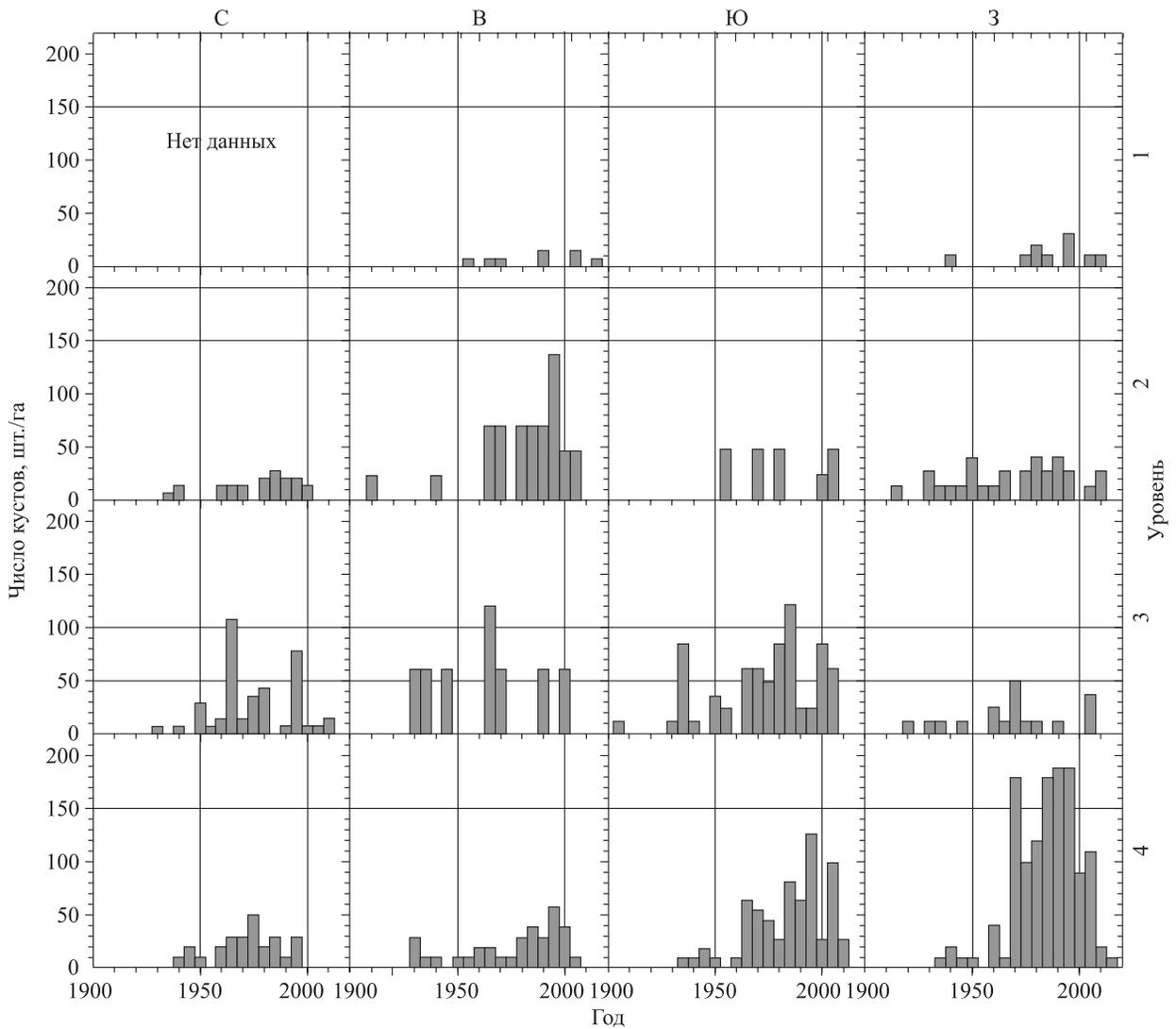


Рис. 4. Распределение числа кустов ольховника кустарникового по периодам их появления на заложенных высотных профилях.

восточном профиле характерно самое меньшее число особей по сравнению с другими профилями. В целом можно отметить, что чем ниже высота над уровнем моря, тем в большем количестве и раньше начал заселяться ольховник кустарниковый. Наибольшее количество кустов на нижнем уровне наблюдается на склонах южной и западной экспозиций. На верхнем уровне южного склона кусты ольховника кустарникового отсутствуют.

Исследование высоты снежного покрова показало, что этот показатель существенно различается в зависимости от экспозиции склона и высоты над уровнем моря. Наибольшее количество снега аккумулируется в средней части профиля (на верхней границе редколесий) южного склона, где она составляет в среднем около 166 см и в максимуме – до 255 см (табл. 3).

Таблица 3. Средняя высота снежного покрова (см) на заложенных высотных профилях

Высотный уровень	Значение	Высотный профиль			
		восточный	южный	западный	северный
1	Мин.	0	0	5	55
	Макс.	145	85	195	140
	Средн.	34 ± 2	20 ± 1	70 ± 3	88 ± 2
2	Мин.	0	50	25	105
	Макс.	190	255	207	215
	Средн.	75 ± 2	166 ± 3	128 ± 4	161 ± 2
3	Мин.	0	50	76	105
	Макс.	246	190	191	230
	Средн.	76 ± 4	106 ± 2	131 ± 2	140 ± 3
4	Мин.	55	90	80	105
	Макс.	205	170	195	190
	Средн.	132 ± 3	124 ± 2	130 ± 4	134 ± 3

Более многоснежен северный склон (от 88 до 140 см), а наименее – восточный (от 34 до 76 см). Тенденция к увеличению высоты снежного покрова на 20–60 см наблюдается на южном и северном склонах при переходе от нижнего к среднему уровню, а при переходе от среднего к верхнему уровню высота снежного покрова снижается на 70–140 см. На восточном и западном склонах такая тенденция не наблюдается, здесь происходит постепенное снижение высоты снежного покрова по мере снижения высоты над уровнем моря.

В предыдущих исследованиях было показано, что в данном районе происходила интенсивная экспансия древесной растительности выше в горы, особенно интенсивно этот процесс происходил во второй половине XX в. (Grigoriev et al., 2022). Наиболее значительные изменения в распределении покрытых лесной растительностью площадей произошли на склонах южной и юго-западной экспозиций. При маршрутном обследовании района исследований и закладки пробных площадей выявлено, что значительный вклад в формирование растительного покрова вносит ольховник кустарниковый, местами образуя труднопроходимые заросли.

Исследования возрастной и морфологической структуры ольховника кустарникового, произрастающего на заложенных ранее высотных профилях, показали, что наблюдаются незначительные различия в среднем возрасте ольховника кустарникового в пределах экотона лес – горная тундра в зависимости от высоты ее произрастания над уровнем моря, а также экспозиции склона. В целом наиболее массовый период заселения из ныне живущих особей происходил во второй половине XX в. Наибольшее количество ольховника кустарникового сосредоточено на нижних уровнях северной и западной экспозиций. Наименьшее количество ольховника кустарникового наблюдается на верхних уровнях.

Схожие тенденции выявлены на севере Аляски (Terskaia et al., 2020), где отмечается резкое увеличение числа деревьев и высоких кустарников при сравнении исторических ортофотопланов со спутниковыми изображениями. Была установлена связь между изменением климата и увеличением количества древесной растительности в горах Аляски (Terskaia et al., 2020).

Для объективной оценки структуры и заселения ольховника кустарникового важно знать ареал обитания в прежний период и количество погибших особей до настоящего времени. Для

большинства лесов это проблематично, так как валежник практически полностью разлагается за 60–80 лет, но в субарктической границе леса он может сохраняться без заметных изменений в течение сотен лет. Исходя из полученных данных, на верхнем уровне возраст кустов ольховника кустарникового значительно меньше, чем на нижних уровнях, из чего можно сделать вывод, что массовое заселение кустов на верхнем уровне произошло позднее и наблюдается определенная динамика данного древесно-кустарниковой вида вверх по склону. Возраст самой старой обнаруженной особи составил 116 лет. Вероятно, в прошлом (например, в средневековом потеплении климата) на исследуемых участках склонов ольховник кустарниковый появлялся и произрастал при прошлых сдвигах верхних границ леса. Однако объективно оценить этот тренд не представляется возможным, так как остатков древесины прошлого не осталось.

Наблюдаемые различия в распространении зарослей ольховника кустарникового, вероятно, могут быть обусловлены различиями в экспозиции склонов (в теплообеспеченности склонов), неравномерным распределением снежных масс по склону, в свою очередь, связанным с различиями в сомкнутости крон древостоев в зависимости от высоты над уровнем моря. Данные, представленные на рис. 5 свидетельствуют, что на заложенных пробных площадях наблюдается взаимосвязь между сомкнутостью крон ольховника кустарникового и высотой снежного покрова.

Ранее было показано, что существует тесная связь между высотой снежного покрова и распространением кустарников в арктических экосистемах Аляски (Sturm et al., 2001). Чем больше высота снежного покрова, тем выше температура поверхности почвы, что способствует более раннему высвобождению питательных веществ,

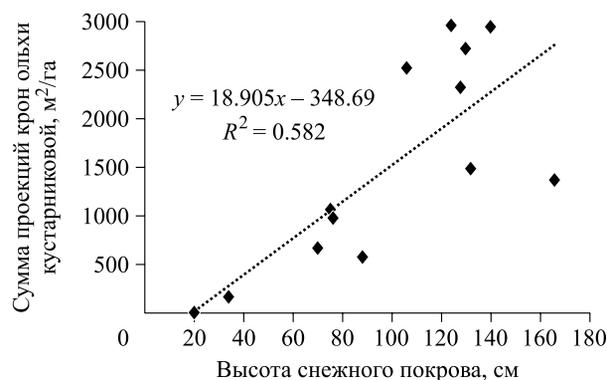


Рис. 5. Зависимость суммы проекций крон ольховника от высоты снежного покрова.

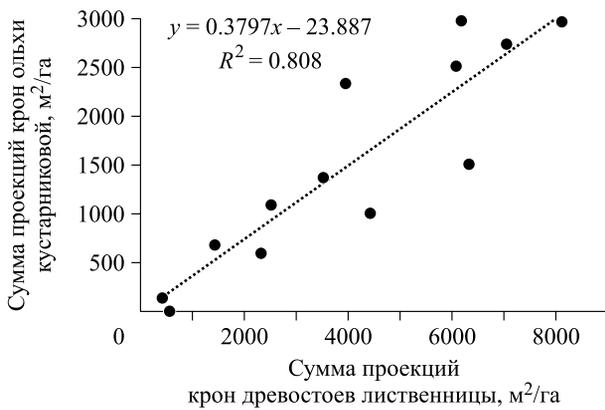


Рис. 6. Зависимость суммы проекций крон ольхи кустарниковой от суммы проекций крон древостоев лиственницы.

положительно сказывающихся на росте кустарников (Sturm et al., 2001).

На массиве Сухие горы на участках в пределах экотона верхней границы леса, где снежный покров отсутствует, по-видимому, ольховник кустарниковый не может существовать. Например, на верхнем уровне южного склона, где наблюдаются минимальные значения снежного покрова (средняя высота 20 см), ольховник кустарниковый полностью отсутствует.

Установлена довольно тесная связь между суммой проекций крон ольховника кустарникового и древостоев лиственницы (*Larix Mill.*) (рис. 6). В целом можно констатировать, что заселение и распространение ольховника кустарникового происходит под защитой древостоев лиственницы. По данным Н. Н. Лацинского (2015), в районе Кузнецкого Алатау ольховник кустарниковый располагается на верхних участках лесного пояса на переувлажненных местобитаниях. Результаты проведенного исследования свидетельствуют, что на массиве Сухие горы в условиях Субарктики на более прогреваемых и сухих склонах южной и западной экспозиций количество ольховника кустарникового значительно меньше, чем на склонах восточной и северной экспозиций.

Результаты исследования показали существенную неоднородность структуры ценопопуляций ольховника кустарникового на склонах различных экспозиций. На нижнем и верхнем уровнях северного и западного склонов наблюдается более массовое заселение ольховником кустарниковым, что мы связываем с более мощным снегонакоплением. Глубина снега напрямую определяет степень промерзания почвы зимой (Kammer et al., 2009) и наиболее выражено

наблюдается на восточном склоне. Исследование времени распространения снежного покрова показало, что позже всех это происходит на северном склоне и, по-видимому, отстает от южного и западного склона на неделю (Moiseev et al., 2022).

Для северного склона характерна заниженная верхняя граница леса (335 м н. у. м.), что в 2 раза ниже по сравнению с другими склонами (620–650 м н. у. м.). На склонах южной и смежных с ней экспозиций количество поступающей солнечной энергии больше, чем на северных склонах благодаря большему поступлению солнечной радиации.

Анализ данных метеостанции «Дудинка», ближайшей к району исследования, показал, что за период с 1906 г. по настоящее время наблюдается тенденция к изменению в температурном режиме летних (июнь – сентябрь) месяцев на 1.1 °С, зимних (с ноября по апрель) – на 0.9 °С, а также к увеличению на 4–7 дней вегетационного периода (Grigoriev et al., 2022).

ВЫВОДЫ

В настоящем исследовании приведены доказательства продвижения кустарниковой растительности под пологом редколесий, редин и отдельных деревьев в тундре в горах плато Путорана. Анализ данных метеостанции региона позволяет сделать предположение, что изменения климатических параметров, вероятно, играют роль в трансформации кустарникового покрова. Если возобновление и рост ольховника кустарникового продолжают увеличиваться такими же темпами, то в течение следующих десятилетий на отдельных участках может образоваться более густой и сомкнутый покров этого крупного кустарника. Это может существенно повлиять на растительность тундры, структуру ландшафта и экосистемные процессы в высокогорьях плато Путорана. Результаты данного исследования позволяют реконструировать скорость и темпы трансформации высокогорных растительных сообществ, а также могут быть использованы для получения надежных прогнозов будущих изменений окружающей среды в подобных биомах Субарктики.

Сбор данных выполнен за счет средств гранта РФФ № 17-14-01112, обработка и анализ данных, подготовка текста и рисунков – за счет средств гранта РФФ № 21-14-00137.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ваганов Е. А., Круглов В. Б., Васильев В. Г. Дендрохронология: учеб. пособ. Красноярск: Сиб. фед. ун-т, 2008. 120 с.
- Горчаковский П. Л., Шиятов С. Г. Фитоиндикация условий среды и природных процессов в высокогорьях. М.: Наука, 1985. 208 с.
- Кубаев В. Б. Высотное распределение растений в горах Путорана. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. 264 с.
- Лащинский Н. Н. Редкие кустарниковые сообщества лесного пояса заповедника «Кузнецкий Алатау» // Вестн. Том. гос. ун-та. Биол. 2015. № 1 (29). С. 56–67.
- Норин Б. Н., Белоусова Ж. М., Березовский В. А. Горные фитоценоотические системы Субарктики. Л.: Наука, 1986. 292 с.
- Пономарева Т. В. Содержание и распределение серы в мерзлотно-таежных почвах плато Путорана // Хвойные бореал. зоны. 2008. Т. 25. № 3–4. С. 290–294.
- Шиятов С. Г., Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Круглов В. Б., Мазена В. С., Наурызбаев М. М., Хантемиров Р. М. Методы дендрохронологии. Ч. I: Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации: Учеб.-метод. пособие. Красноярск: КГУ, 2000. 80 с.
- Boulanger-Lapointe N., Lévesque E., Baittinger C., Schmid N. M. Local variability in growth and reproduction of *Salix arctica* in the High Arctic // Polar Res. 2016. V. 35. Article number: 24126. 11 p.
- Chapin F. S., Sturm M., Serreze M. C., McFadden J. P., Key J. R., Lloyd A. H., McGuire A. D., Rupp T. S., Lynch A. H., Schimel J. P., Beringe J., Chapman W. L., Epstein H. E., Euskirchen E. S., Hinzman L. D., Jia G., Ping C.-L., Tape K. D., Thompson C. D. C., Walker D. A., Welker J. M. Role of land-surface changes in Arctic summer warming // Science. 2005. V. 310. Iss. 5748. P. 657–660.
- Forbes B. C., Fauria M. M., Zetterberg P. Russian Arctic warming and “greening” are closely tracked by tundra shrub willows // Glob. Change Biol. 2010. V. 16. Iss. 5. P. 1542–1554.
- Grigoriev A. A., Shalaumova Y. V., Vyukhin S. O., Balakin D. S., Kukarskikh V. V., Vyukhina A. A., Camarero J. J., Moiseev P. A. Upward treeline shifts in two regions of Subarctic Russia are governed by summer thermal and winter snow conditions // Forests. 2022. V. 13. Iss. 2. Article number: 174. 20 p.
- Hagedorn F., Shiyatov S. G., Mazepa V. S., Dev N. M., Grigoriev A. A., Bartysh A. A., Fomin V. V., Kapralov D. S., Terent'ev M., Bugman H., Rigling A., Moiseev P. A. Treeline advances along the Urals mountain range – driven by improved winter conditions? // Glob. Chang. Biol. 2014. V. 20. Iss. 11. P. 3530–3543.
- Harsch M. A., Hulme P. E., McGlone M. S., Dunca R. P. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming // Ecol. Lett. 2009. V. 12. Iss. 10. P. 1040–1049.
- Kammer A., Hagedorn F., Shevchenko I., Leifeld J., Guggenberger G., Goryacheva T., Rigling A., Moiseev P. A. Treeline shifts in the Ural mountains affect soil organic matter dynamics // Glob. Change Biol. 2009. V. 15. Iss. 6. P. 1570–1583.
- Kullman L., Öberg L. Post-little Ice Age tree line rise and climate warming in the Swedish Scandes: a landscape ecological perspective // J. Ecol. 2009. V. 97. Iss. 3. P. 415–429.
- Moiseev P. A., Hagedorn F., Balakin D. S., Bubnov M. O., Devi N. M., Kukarskikh V. V., Mazepa V. S., Vyukhin S. O., Vyukhina A. A., Grigoriev A. A. Stand biomass at treeline ecotone in Russian Subarctic mountains is primarily related to species composition but its dynamics driven by improvement of climatic conditions // Forests. 2022. V. 13. Iss. 2. Article number 254. 21 p.
- Myers-Smith I. H., Hik D. S. Climate warming as a driver of tundra shrubline advance // J. Ecol. 2018. V. 106. Iss. 2. P. 547–560.
- Pauli H., Gottfried M., Dullinger S., Abdaladze O., Akhmalatsi M., Alonso J. L. B., Coldea G., Dick J., Erschbamer B., Calzado R. F., Ghosn D., Holten J. I., Kanka R., Kazakis G., Kollár J., Larsson P., Moiseev P. A., Moiseev D. A., Molau U., Molero M. J., Nagy L., Pelino G., Puşcaş M., Rossi G., Stanisci A., Syverhuset A. O., Theurillat J. P., Tomaselli M., Unterluggauer P., Villar L., Vittoz P., Grabherr G. Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits // Science. 2012. V. 336. Iss. 6079. P. 353–355.
- Sturm M., Racine C., Tape K. Climate change: increasing shrub abundance in the Arctic // Nature. 2001. V. 411. N. 6837. P. 546–547.
- Terskaia A., Dial R. J., Sullivan P. F. Pathways of tundra encroachment by trees and tall shrubs in the Western Brooks Range of Alaska // Ecography. 2020. V. 43. Iss. 5. P. 769–778.
- Van den Bergh T., Körner C., Hiltbrunner E. *Alnus* shrub expansion increases evapotranspiration in the Swiss Alps // Reg. Environ. Change. 2018. V. 18. Iss. 5. P. 1375–1385.

STRUCTURE AND DYNAMICS OF CENOPOPULATIONS OF SHRUB ALDER IN FOREST – MOUNTAIN TUNDRA ECOTONE IN THE WESTERN PART OF THE PUTORANA PLATEAU

S. O. Vyukhin, A. A. Grigoriev, D. S. Balakin, A. S. Timofeev, P. A. Moiseev

*Institute of Plant and Animal Ecology, Russian Academy of Sciences, Ural Branch
8 Marta str., 202, Yekaterinburg, 620144 Russian Federation*

E-mail: Sergey.vyuhin@mail.ru, grigoriev.a.a@ipae.uran.ru, dmitrijbalakin047@gmail.com,
artyom-timofeev-98@mail.ru, moiseev@ipae.uran.ru

Monitoring the distribution of tree and shrub vegetation at the upper forest limit in mountainous regions is one of the simplest and most effective methods for obtaining evidence of the effects of climate change on vegetation. One of the largest and most widespread shrub species on the Putorana plateau is the shrub alder (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar). The study presents an analysis of the age and morphological structure of shrub alder thickets, which grow at different altitudes (200–600 m above sea level) within the forest – tundra ecotone in forest stands of different density on slopes with different exposures of the Putorana plateau. It has been established that the intensive expansion of shrub alder into mountain tundras, sparse and open forests on the slopes of all exposures of the Sukhie Gory massif occurred in the 20th century, mainly in its second half. The influence of Gmelin larch (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen) stands on the distribution and morphological structure of shrub alder cenopopulations was revealed. The colonization and spread of shrub alder occurs in conjunction with larch stands. We established relationships between snow depth and the sum of projections of shrub crowns ($R^2 = 0.582$). Shrub alder cannot survive in the absence of snow cover. There are significant differences in the distribution of shrub alder depending on the slope exposure. The distribution of shrub alder is higher on the slopes of southern and eastern exposures. The largest number of shrubs grow mainly in the lower part of the ecotone, where snow masses accumulate in greater quantities. The most likely explanation for the increase in density and advance to the mountains of alder shrub may be a general change in climatic conditions in the study area.

Keywords: *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen, ecotone of the upper forest limit, climate change, Putorana plateau, Subarctic.

How to cite: Vyukhin S. O., Grigoriev A. A., Balakin D. S., Timofeev A. S., Moiseev P. A. Structure and dynamics of cenopopulations of shrub alder in forest – mountain tundra ecotone in the western part of the Putorana plateau // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2024. N. 4. P. 38–47 (in Russian with English abstract and references).