

Оригинальная статья

DOI: <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2023.4/21>

УДК 630*+582.475(235.222)



Структура высокогорных лесов на Катунском хребте (Горный Алтай)

Светлана А. Николаева✉, sanikol1@rambler.ru  <https://orcid.org/0009-0008-9882-2278>

Дмитрий А. Савчук, savchuk@imces.ru  <https://orcid.org/0000-0002-1628-4883>

Александр С. Кузнецов, kas.sgs@mail.ru  <https://orcid.org/0000-0002-5478-7385>

Елена О. Филимонова, smelena82@mail.ru  <https://orcid.org/0000-0001-7916-913X>

Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, просп. Академический, 10/3, Томск, 634055, Российская Федерация

Высокогорные леса являются как прекрасным природным объектом для изучения динамики лесов, так и чувствительным индикатором воздействия на них различных внешних факторов. Эти леса на Катунском хребте Горного Алтая изучены крайне слабо. Цель работы – описать размерную и возрастную структуру древостоев лесных сообществ и выявить влияние на нее экологических факторов в верхней части лесного пояса Катунского хребта (Горный Алтай) на примере горно-ледникового бассейна Аккем. Заложено 6 пробных площадей размером 0.05-0.12 га на двух высотных уровнях (2065-2080 и 2220-2240 м над ур.м). Всего обследовано 232 взрослых дерева и 209 особей подроста, на возраст 86 и 180 соответственно. Установлена размерная и возрастная структура древостоя и подроста, в древостое выделено три основные генерации деревьев, появившихся на склонах долины: I – 530-580 лет, II – 270-410, III – 30-120 лет; одна дополнительная (130-170 лет). Они появились в конце средневекового потепления (XV-XVI вв.), в малый ледниковый период (XVII-середина XIX вв.), в современное потепление (началось с середины XIX вв.). Выявлены факторы, ограничивающие распространение лесных массивов, а также влияющие на структуру высокогорных лесов: экзогенные гравитационные процессы, пожары, рубки.

Ключевые слова: *возрастная структура, высокогорные леса, климат, экологические факторы, антропогенные факторы, кедр сибирский, лиственница сибирская, Горный Алтай, Аккем*

Финансирование: Исследование было поддержано Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (госзадание ИМКЭС СО РАН, регистрационный номер проекта № 121031300226-5, FWRG–2021–0003).

Благодарности: Авторы благодарят к.б.н. А.Ю. Бочарова и к.б.н. М.Н. Белову за помощь в сборе полевого материала и к.г.н. А.Н. Назарова за информацию по деревьям горно-ледникового бассейна Аккем.

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Структура высокогорных лесов на Катунском хребте (Горный Алтай) / С. А. Николаева, Д. А. Савчук, А. С. Кузнецов, Е. О. Филимонова // Лесотехнический журнал. – 2023. – Т. 13. – № 4 (52). – Ч. 2. – С. 137–155. – Библиогр.: с. 149–154 (39 назв.). – DOI: <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2023.4/21>.

Поступила 31.10.2023 Пересмотрена 07.12.2023 Принята 07.12.2023 Опубликовано онлайн 16.01.2024

Article

Structure of high elevation forests in Katunsky Range (the Altai Mountains)

Svetlana A. Nikolaeva✉, sanikol1@rambler.ru  <https://orcid.org/0009-0008-9882-2278>

Dmitry A. Savchuk, savchuk@imces.ru  <https://orcid.org/0000-0002-1628-4883>

Aleksandr S. Kuznetsov, kas.sgs@mail.ru  <https://orcid.org/0000-0002-5478-7385>

Elena O. Filimonova, smelena82@mail.ru  <https://orcid.org/0000-0001-7916-913X>

Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Academichesky pr., 10/3, Tomsk, 634055, Russian Federation

Abstract

High elevation forests are both a good natural object for studying the forest dynamics and a sensitive indicator of the impact of various external factors on them. These forests on the Katunsky Range of the Altai Mountains have been studied extremely poorly. The purpose of the work is to describe the size and age structure of tree stands of forest communities and to reveal the effect of environmental factors on them in the upper part of the forest belt of the Katunsky Range (the Altai Mountains) using the Akkem glacial basin as an example. Six sample areas of 0.05-0.12 ha were used at two altitude levels (2065-2080 and 2220-2240 m a.s.l.). A total of 232 adult trees and 209 saplings and seedlings were examined, aged 86 and 180, respectively. The size and age structure of the forest stand and saplings and seedlings has been established. Three main generations of trees that established on the valley slopes have been identified in the forest stand (the first generation is trees of 530-580 years old, the second is the trees of 270-410 years old, and the third is trees of 30-120 years old) and one additional generation (130-170 years old). They established at the end of the Medieval warming (XV-XVI centuries), during the Little Ice Age (XVII-mid-XIX centuries), and during the warming which began in the mid-XIX centuries. Factors have been identified that limit the spread and the structure of the high elevation forests: geomorphological, wildfires, logging.

Keywords: *age structure, high elevation forest, climate, environmental factors, Siberian stone pine, Siberian larch, the Altai Mountains, Akkem*

Funding: The study was supported by the Ministry of Education and Science of the Russian Federation (state theme of Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, identification No. 121031300226–5, FWRG–2021–0003).

Acknowledgments: We thank Dr. M.N. Belova and Dr. A.Yu. Bocharov for the help in the field expedition and Dr. A.N. Nazarov for information on Akkem's forests.

Conflict of interest: The authors declare no conflict of interest.

For citation: Nikolaeva S. A., Savchuk D. A., Kuznetsov A. S., Filimonova E. O. (2023). Structure of high elevation forests in Katunsky Range (the Altai Mountains). *Lesotekhnicheskii zhurnal* [Forestry Engineering journal], Vol. 13, No. 4 (52), part 2, pp. 137-155 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2023.4/21>.

Received 31.10.2023. *Revised* 07.12.2023. *Accepted* 07.12.2023. *Published online* 16.01.2024

Введение

Важнейшей особенностью горных экосистем и их элементов, наряду с высоким биоразнообразием, является их ранняя реакция на изменения климата [19, 27, 38 и др.]. Высокогорные леса, произрастающие в экстремальных или близких к ним условиях, – высокочувствительный ландшафтно-климатический индикатор воздействия абиотических, биотических и антропогенных факторов среды [7, 31, 37], в том числе изменений климата [35, 36].

Размерная и возрастная структура древостоев дает представление о процессах, происходящих с течением времени, т.е. о динамике горных лесов и понимании хода экологических процессов в них [4, 7, 17]. И соответственно, структура высокогорных лесов может выступать индикатором изменений окружающей среды. Кроме того, на их верхней границе некоторые экологические факторы могут как ограничивать [5, 20, 25], так и способствовать [3, 15, 19] их распространению.

Размерная и возрастная структура была изучена в Приенисейском Саяне [7], Кузнецком Алатау [10], Урале [2, 3, 26], Тянь-Шане [39] и других горных системах. Выявлена ее зависимость в основном от изменений климата в долговременной динамике, а также от условий произрастания. Изучение растительности Катунского хребта – самого высокого в Горном Алтае, где располагается обширный центр современного оледенения, в т.ч. вокруг г. Белуха (4506 м над ур.м.), началось в XIX в., при этом преобладал флористический подход [8 и др.]. Первым, кто еще в 1897 г. обратил серьезное внимание на леса этого хребта и пожары в них, был В.В. Сапожников [16]. Высокогорные леса Катунского хребта [9] по сравнению с Северо-Чуйским [1, 19 и др.] до сих пор изучены слабо.

Цель работы – описать размерную и возрастную структуру древостоев лесных сообществ и выявить влияние на нее экологических факторов в верхней части лесного пояса Катунского хребта (Горный Алтай) на примере горно-ледникового бассейна Аккем.

Материалы и методы

Район исследования – горно-ледниковый бассейн р. Аккем – входит в пятерку модельных полигонов изучения автотрофного блока наземных экосистем в крупнейших центрах оледенения Горного Алтая [19]. Бассейн расположен на северном макросклоне Катунского хребта (Горный Алтай). Река Аккем берет начало с ледника Родзевича (Аккемский), лежащего на склоне г. Белуха. На удалении около 5 км от конца ледника расположено подпрудное Аккемское озеро. Склоны долины реки крутые, с подвижными каменными осыпями, руслами временных водотоков. Правый склон (западной экспозиции) более влажный, чем левый (восточной экспозиции). По данным гидрометеостанции (ГМС) Аккем (1951-2023 гг.), расположенной на берегу озера (49°55' с.ш., 86°32' в.д., 2050 м над ур.м.), климат бассейна характеризуется низкими зимними (–15.1–17.0°C) и летними (+7.9–9.5°C) температурами. Среднегодовая сумма осадков составляет 547 мм, из которых 55% выпадает в июне-августе и только 4% – в декабре-феврале.

Верхняя граница леса в бассейне образована двумя видами хвойных – кедром сибирским (*Pinus sibirica* Du Tour) и лиственницей сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.). В растительном покрове лесного пояса распространены лиственнично-кедровые и кедровые злаково-разнотравно-зеленомошные и разнотравно-бруснично-зеленомошные леса ([21], табл. 1).

Материалы собраны на склонах долины р. Аккем в районе озера (рис. 1). Структуру древостоев лесных сообществ изучали на 6 пробных площадках (ПП) размером 0.05-0.12 га, подрост – на площадках 0.04-0.06 га (рис. 1, табл. 1), которые заложены на двух высотных уровнях (2065-2080 и 2220-2240 м над ур.м) в пределах лесного пояса (сомкнутый лес). На каждой ПП проводился сплошной пересчет древостоя и подроста, измерялись высота и диаметр на высоте груди (древостой и крупный подрост) и в основании (подрост) ствола; у молодых особей дополнительно отмечали форму кроны, жизненное состояние. У модельных экземпляров отбирались керны (взрослые деревья) или спилы (подрост) максимально близко к поверхности земли для определения возраста. Абсолютный возраст

Таблица 1

Характеристика лесных сообществ в горно-ледниковом бассейне Аккем (Катунский хребет, Горный Алтай)

Table 1

Short characteristics of forest communities in the Akkem glacier basin (Katunsky Range, the Altai Mountains)

№ ПП SA	Сообщество Community	Высота, м над ур.м. Elevation, m	Крутизна, ° Aspect, °	Древостой Tree stand			Подрост Sapling and seedling	
				состав composition	сомкнутость крон coverage	густота, экз./га density, ind./ha	состав composition	густота, экз./га density, ind./ha
Правый (западной экспозиции) склон Right (western-faced) slope								
14	Лиственничный кедровник злаково-разнотравно-зеленомошный herbaceous grassy green mossy larch-Siberian pine forest	2070	5–10	8К2Л	0.4	224	10К+Л	800
15	Кедровый лиственничник разнотравно-бруснично-зеленомошный herbaceous cowberry green mossy Siberian pine-larch forest	2080	10–25	5Л5К	0.3-0.4	275	9К1Л	868
Левый (восточной экспозиции) склон Left (eastern-faced) slope								
9	Кедровый лиственничник ивово-разнотравный willow herbaceous Siberian pine-larch forest	2062	3–5	8Л2К	0.4-0.5	434	10К	1300
8	Кедровник бруснично-разнотравно-зеленомошный cowberry herbaceous green mossy Siberian pine forest	2070	30–35	10К+Л	0.5-0.6	589	10К+Л	1275
7	Кедровник вейниково-баданово-брусничный small reed-bergenia cowberry Siberian pine forest	2220	20–30	10К	0.7	933	10К	500
4	Кедровник злаково-зеленомошный grassy green mossy Siberian pine forest	2240	30–35	10К	0.4-0.5	480	10К+Л	250

ПП – пробная площадь, К – кедр, Л – лиственница. Источник: собственные вычисления авторов.

SA – sample area, К – Siberian stone pine, Л – Siberian larch. Source: own data.

деревьев и крупных особей подроста восстанавливали по количеству годовичных колец. Для этого ширину колец измеряли на установке LINTAB с точностью 0.01 мм., полученные ряды перекрестно датировали [24], а затем вводили поправки на количество колец отсутствующей сердцевинины, высоты отбора керна/спилов. Возраст более мелкого подроста определяли по приростам стволика в высоту [12, 17]. К подросту относили молодые особи высотой до 1.5-2 м (обоснование см. ниже). Всего обследовано 232 взрослых дерева и 209 особей подроста, модельных деревьев на возраст – 86 и 180 соответственно.

Результаты и обсуждение

Сомкнутые леса располагаются на расстоянии около 5 км от конца ледника Родзевича – в районе Аккемского озера. Их более или менее сплошные массивы поднимаются от 2050 м над ур.м. (у берега озера) до 2200 м по правому и 2320-2340 м над ур.м. по левому склону, занимая участки склона крутизной от 3-5° до 30-35° ([14], табл. 1). Древоостои на нижнем высотном уровне правого склона имеют небольшие густоту и сомкнутость крон (224-275 экз./га и 0.3-0.4 соответственно). У древоостоев левого склона эти показатели выше (434-933 экз./га и 0.4-0.7). Подрост в основном представлен кедром, лиственница отсутствует или встречается единично. Густота подроста на нижнем высотном уровне выше (800-1300 экз./га) по сравнению с верхним (250-500 экз./га) (табл. 1).

В древоостое на начальных этапах роста деревьев соотношение диаметра и высоты увеличивается практически линейно (рис. 2). Достигнув определенной высоты, дифференциация деревьев в дальнейшем идет в основном по диаметру. Эти изменения начинаются при достижении деревьями диаметра 16-24 см в сообществах на нижнем высотном уровне (ПП-14, 15, 8, 9) и 8-16 см на верхнем (ПП-7, 4). При этом максимальная высота деревьев не превышает 12-16.5 и 9 м, а диаметр 68-96 и 38-40(64) см соответственно. Распределение деревьев по высоте сильно затрудняет разграничение древоостоев на ярусы. Если учитывать и диаметр, и высоту, они условно делятся на два яруса, границы между которыми проходят при достижении деревь-

ями высоты 8-9 м и диаметра 16-20 см на нижнем высотном уровне, 6-7 м и 12-16 см соответственно на верхнем.

Возраст деревьев колеблется в широких пределах (от 30 до 580 лет), самые старые из которых достигают 550-580 лет в сообществах на нижнем высотном уровне правого склона (рис. 3, ПП-14, 15) и 400 лет – левого (ПП-8). Эти древоостои по возрастной структуре – разновозрастные, а сообщества по целому ряду показателей относятся к старовозрастным лесам (см. ниже). Остальные древоостои более молодые. На верхнем высотном уровне они представлены одной генерацией деревьев с возрастом 75 (размах – 55-125) и 92 (50-100) года в кедровниках (ПП-7, 4), на нижнем – двумя генерациями с возрастом 54 (30-70) и 156 (140-170) лет в лиственничнике (ПП-9).

В возобновлении в количественном отношении преобладают особи до 50 лет. К этому времени основная масса особей не превышает 1.5-2 м высоты (рис. 4, левый нижний угол на графиках). Большая их часть имеет более или менее симметричную крону, хотя встречаются особи и с повреждениями. Во всех сообществах имеются особи более старшего возраста (51-85 лет), не достигшие высоты 1.5-2 м (рис. 4, правый нижний угол). Все они имеют те или иные повреждения надземных частей (неоднократные перевершинивания стволика, неправильная, ассиметричная форма кроны, изгиб стволика в основании и т.п.). Отдельные 32-50-летние особи достигают высоты 2.5-3.8 м (и даже 6 м – такие особи находятся за пределами графиков) и диаметра 3-5 (9-10) см (рис. 4, левый верхний угол), а 51-90-летние – более 2 м и более 4 см соответственно (правый верхний угол). Граница между подростом и подчиненной частью древоостоя так же, как и между ярусами древоостоя, трудноуловима (рис. 2-4).

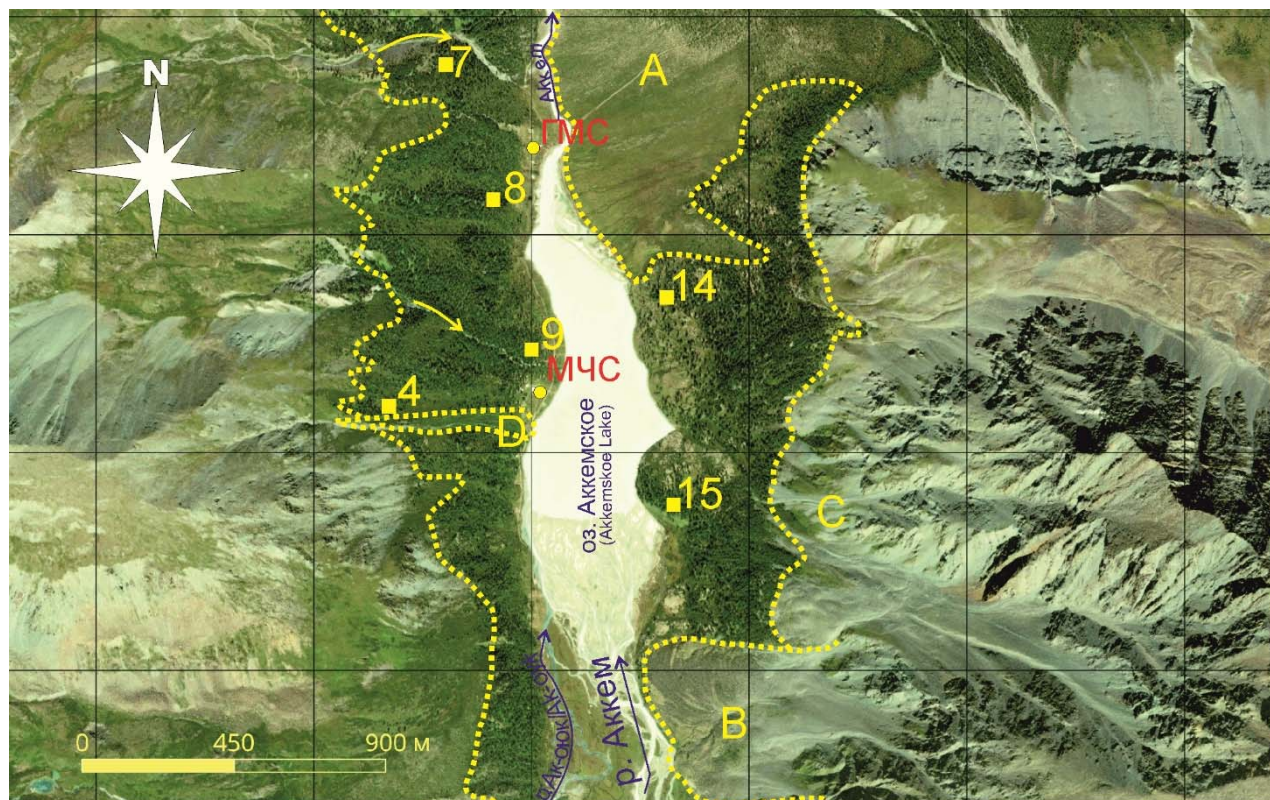


Рисунок 1. Спутниковое изображение района исследования (Катунский хребет, Горный Алтай). Квадратами показано расположение пробных площадей. Пунктирной линией отмечены верхняя граница сомкнутых лесов и границы: конуса выноса р. Ярлу (А), каменного глетчера с «высокими» скоростями движения субстрата (В), аккумулятивных образований (С), лавинного лотка с конусом выноса лавинного материала в основании (D). Желтые стрелки – направления схода селей. Расположение (кружки): метеостанция (ГМС), база МЧС (МЧС).
Источники: Google Earth, собственная композиция авторов.

Figure 1. Satellite image of study area (Katunsky Range, the Altai Mountains). Sample areas marked by the quadrates. Dotted lines mark the upper lines of closed forests and boundaries of alluvial fan of the Yarlu river (A), of rock glacier with “high” rates of substrate moving (B), and of scree slopes (C), of avalanche chute with alluvial fan (D). Yellow arrows are the direction of debris flows. Location: weather station and MCHS base. Sources: Google Earth and author’s composition.

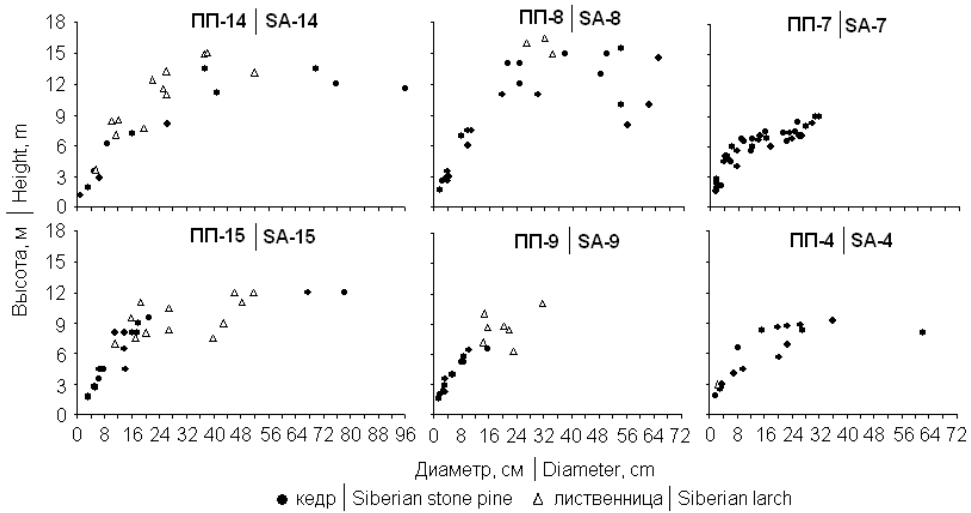


Рисунок 2. Распределение взрослых деревьев и крупного подроста по высоте и диаметру на нижних (2065–2080 м, ПП-14,15,8,9) и верхних (2220–2240 м, ПП-7,4) высотных уровнях правого (ПП-14,15) и левого (ПП-8,9,7,4) склонах долины р. Аккем (Катунский хребет, Горный Алтай). Источник: собственная композиция авторов.

Figure 2. Distribution of height and diameter of trees and saplings on lower (2065–2080 m, SA-14,15,8,9) and upper (2220–2240 m, SA-7,4) elevations on right (SA-14,15) and left (SA-8,9,7,4) slopes of the Akkem River valley (Katunsty Range, the Altai Mountains). Source: author’s composition

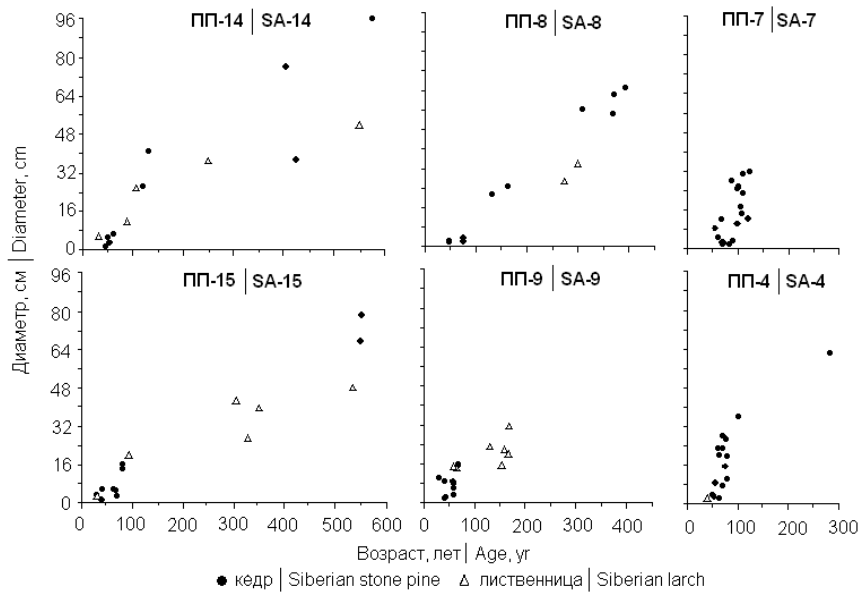


Рисунок 3. Распределение модельных взрослых деревьев и крупного подроста по возрасту и диаметру в долине р. Аккем (Катунский хребет, Горный Алтай). Остальные обозначения см. рис. 2. Источник: собственная композиция авторов.

Figure 3. Distribution of age and diameter of sample trees and saplings in the Akkem River valley (Katunsty Range, the Altai Mountains). See other marks on the figure 2. Source: author’s composition

Е.К. Козин [6] считает, что подрост – понятие, связанное не столько с возрастом или размерами особей, сколько с их состоянием. Он разграничивал подрост и нижние ярусы древостоя в разновозрастных елово-пихтовых лесах Сихоте-Алиня по изменению трендов распределений деревьев по высоте и диаметру, по возрасту и диаметру. В результате в состав подроста могли попасть особи до 100-летнего возраста, имеющие угнетенное состояние. А.И. Швиденко [23] считает, что неопределенность параметров подроста и нижних ярусов леса влечет за собой неправильную их таксацию и ошибочные рекомендации по лесохозяйственным мероприятиям. Он предлагает относить к подросту особи высотой до 1.5 м, к нижним ярусам – более 1.5 м при соответствующих прочих условиях.

Анализ графиков распределения молодых деревьев по высоте и возрасту (рис. 4) показал, что основная их масса приходится на особи до (30)-40 лет при высоте до 1.5-2 м в старовозрастных лесах и до 0.3-1.2 м в более молодых, и большая их часть имеет нормальное жизненное состояние. Большинство особей старше 50 лет и меньше 1.5-2 м угнетены и имеют те или иные повреждения. При этом во всех сообществах 40-50-летние особи до 1.5-2 м высоты отсутствуют или имеются в незначительном количестве, т.е. возраст в 50 лет является естественной границей между угнетенными и нормально развивающимися экземплярами. Практически все особи высотой более 1.5-2 м и возрастом 32-90 лет имеют нормальное жизненное состояние и хорошие приросты в высоту. Следовательно, в изученных сообществах естественной границей между подростом и нижним ярусом леса будет высота особей 1.5 или 2 м в зависимости от условий произрастания того или иного сообщества. Учитывая все вышесказанное, к подросту были отнесены особи высотой меньше 1.5 (ПП-9, 7, 4) и 2 м (ПП-14, 15, 8) в возрасте до 90 лет, а к подчиненной части древостоя – выше 1.5 или 2 м соответственно и старше 32 лет.

Поскольку между возрастом и диаметром ствола на уровне груди существует определенная связь, то одним из самых доступных, но не совсем точных способов оценки возрастной структуры в

разновозрастных древостоях является использование распределения по ступеням толщины [17].

В древостоях старовозрастных лесов в распределении по ступеням толщины четко выделилось по 2-3 группы (рис. 5, ПП-14, 15, 8), в более молодых – 1 (ПП-7, 4) и 2 (ПП-9) группы, которые в первом приближении можно считать возрастными генерациями. Границей между ними в старовозрастных лесах служит величина диаметра деревьев в 24-28 см (ПП-14, 15), 16-20 и 28-32 см (ПП-8), в более молодых древостоях – 16-20 и 28-32 см (ПП-9) и 36-40 см (ПП-7, 4).

Анализ возраста деревьев в этих группах (рис. 5) показал, что экземпляры большего диаметра имеют и больший возраст. Но внутри этих групп единично встречаются деревья большего или меньшего возраста, которые по высоте и диаметру не отличаются от основной массы соответствующих групп. Предварительно с учетом распределения деревьев по ступеням толщины выделено три основные генерации деревьев, появившихся на склонах долины: I – 530-580 лет, II – 270-430, III – 30-120 лет. В древостоях нижнего высотного уровня левого склона выделилась дополнительно еще одна генерация (130-170 лет), которая образует либо верхний ярус из лиственницы в 2-ярусном древостое (ПП-9), либо второй ярус в 3-ярусном (ПП-8). Кроме того, по наблюдениям к.г.н. А.Н. Назарова, на левом склоне одиночно встречаются деревья 200-400-летнего возраста, как, например, в кедровнике (ПП-4).

По совокупности признаков [7, 18] изученные сообщества представляют собой либо старовозрастные леса, т.е. находящиеся на позднесукцессионных этапах развития (П-14, 15, 8), либо молодые леса более ранних этапов развития (П-4, 7, 9). В первом случае (старовозрастные леса) это – (1) разновозрастные древостои со сложной вертикальной структурой, (2) возраст самых старых деревьев в сообществах правого склона достигает 550-580 лет (ПП-14, 15), левого – 400 лет (ПП-8), (3) валеж и старые пни разной степени разложения, (4) отсутствие следов существенных внешних воздействий. Исключение – сообщество (ПП-8), в котором имеются следы недавних рубок тонкомерных

деревьев. Во втором случае (молодые леса) это – (1) одновозрастный (П-4, 7) или условно разновозрастный (П-9) древостой, (2) максимальный возраст деревьев – 100-170 лет (исключение – единичное дерево 285-летнего возраста в кедровнике, ПП-4), (3) присутствие следов внешних воздействий (сели, лавины, пожары, рубки) – «свежие» следы обвалов (щебень и глыбы без растительности), повреждения на деревьях (травмы ствола, сломанные скелетные ветви, пожелтевшая хвоя со стороны склона), пни от сломанных или спиленных деревьев, обгоревшие пни, свежий и старый валеж, (4) расположение в непосредственной близости туристских троп или палаток, временных водотоков, прочесов в лесных массивах, конусов выноса свежего обломочного материала.

В динамике формирования высокогорных сомкнутых лесов горно-ледникового бассейна Аккем выделено 3 основных генерации деревьев (рис. 6): остатки первой охватывают конец средневекового оптимума (XV-XVI вв.), вторая приходится на «малый ледниковый период» (XVII-середина XIX вв.), третья – на современное потепление (началось с середины XIX вв.). Временные границы существования этих генераций в лесном поясе совпадают на двух хребтах Горного Алтая – Катунском и Северо-Чуйском (горно-ледниковые бассейны Аккем и Актру соответственно).

Начало формирования третьей генерации деревьев на обоих хребтах началось на фоне современного потепления климата. Начало регулярного появления деревьев, а затем резкого увеличения их численности в лесном поясе (сомкнутый лес) Северо-Чуйского хребта пришлось на начало и середину XIX в., в лесотундровом экотоне (плотные и разреженные группы деревьев, одиночные деревья) – на середину XIX в. и начало XX в. соответственно [19]. Активизация этих процессов в экотоне Катунского хребта пришлось на начало и середину XX в. [14], а в лесном поясе – предположительно на середину и конец XIX в. (рис. 6). Следовательно, эти процессы на Катунском хребте начались примерно на полвека позже, чем на Северо-Чуйском из-за, видимо, более мощного оледенения и позднего начала отступления ледника. На верхней и полярной границах леса других регионов (Тянь-Шаня [39],

Урала [2, 3, 26], Сибири [22, 27] и севера Европейской части России [27]) эти процессы активизировались в те же сроки, что и на Северо-Чуйском и Катунском хребтах.

Кроме того, на Катунском хребте в последние десятилетия пик в появлении деревьев в лесном поясе (рис. 6) и экотоне [14] пришелся на 2001-2010 гг. Это десятилетие, по данным метеостанции Аккем, отличалось повышенными значениями температуры и осадков лета по сравнению со среднепогодными.

Следует отметить еще одно обстоятельство. В лесном поясе (табл. 1) и лесотундровом экотоне [14] как Катунского, так и Северо-Чуйского [19] хребтов в возобновлении преимущественно или исключительно преобладает кедр, а лиственница отсутствует или встречается в незначительном количестве. Как следствие, на тех участках склона, на которых в течение длительного времени будут отсутствовать катастрофические воздействия (например, пожары, рубки), состав древостоев изменится за счет увеличения доли кедра, а лиственничные и кедрово-лиственничные сообщества в будущем превратятся в кедрово-лиственничные и кедровые соответственно.

В горно-ледниковом бассейне Аккем выявлено несколько экологических факторов, влияющих на структуру и распространение лесов. Так, установлено влияние температуры и осадков на появление деревьев выше границы сомкнутого леса [14]. Ниже мы рассмотрим другие факторы.

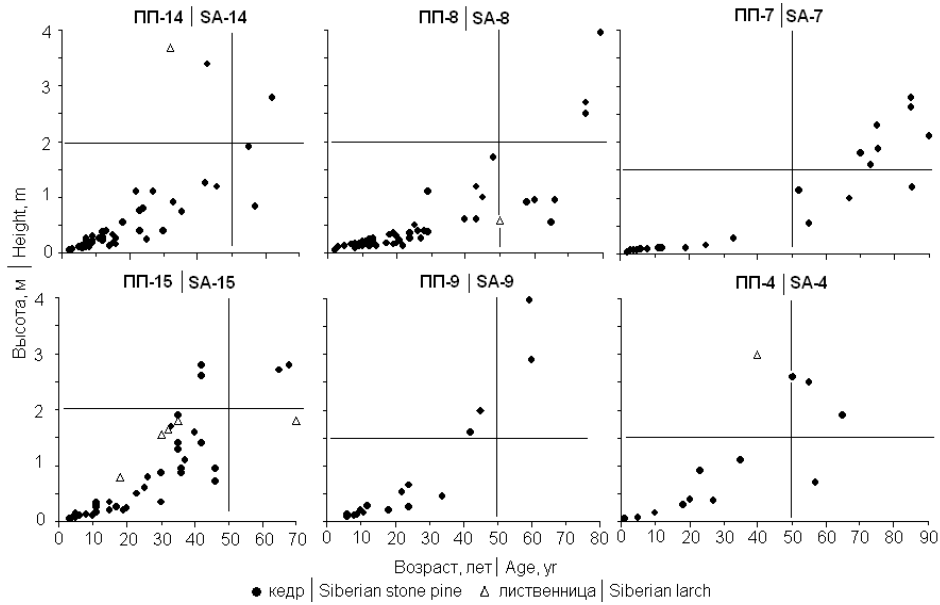


Рисунок 4. Распределение особей подроста и деревьев подчиненной части древостоя по возрасту и высоте в долине р. Аккем (Катунский хребет, Горный Алтай). Остальные обозначения см. рис. 2. Вертикальная (возраст 50 лет) и горизонтальная (высота 1.5 или 2 м) линии разделяют особи подроста от подчиненной части древостоя. Источник: собственная композиция авторов.

Figure 4. Distribution of age and height of young trees and saplings in the Akkem River valley (Katunsty Range, the Altai Mountains). See other marks on the figure 2. Vertical (50 years old age) and horizontal (1.5 or 2 m height) lines separate seedlings from young trees. Source: author's composition.

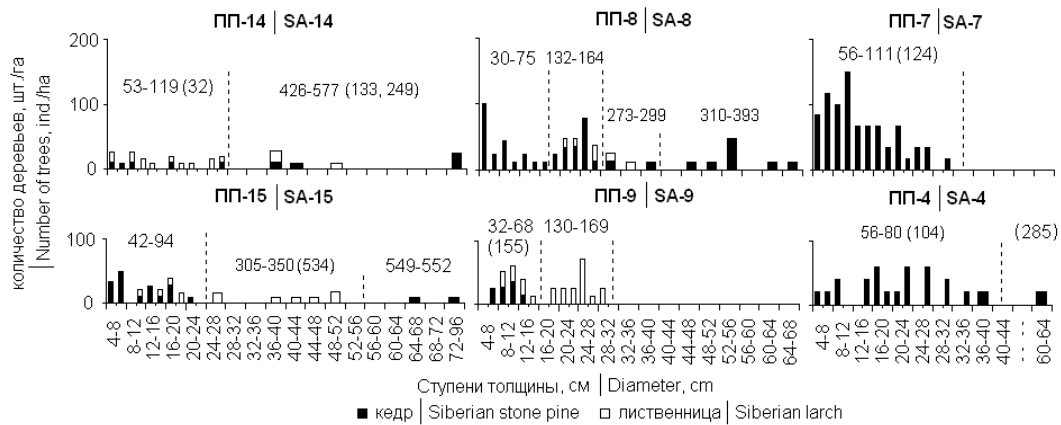


Рисунок 5. Распределение деревьев по ступеням толщины в верховьях р. Аккем (Катунский хребет, Горный Алтай). Вертикальные пунктирные линии разделяют поколения деревьев; над каждой указан возраст деревьев, установленный по модельным (в скобках – по единичным) экземплярам. Остальные обозначения см. рис. 2. Источник: собственная композиция авторов.

Figure 5. Distribution of diameter class of trees in the Akkem River valley (Katunsty Range, the Altai Mountains). Vertical dotted lines separate tree generations. Tree age indicate under every generations. See other marks on the figure 2. Source: author's composition.

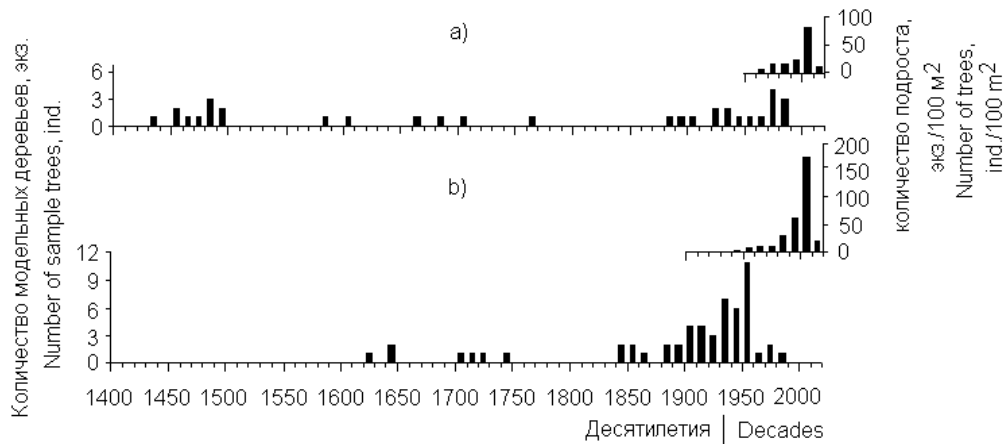


Рисунок 6. Время появления деревьев древостоя и подроста на правом (а) и левом (б) склонах долины р. Аккем (Катунский хребет, Горный Алтай). Источник: собственная композиция авторов.

Figure 6. Time of stand tree, sapling and seedling establishment on right (a) and left (b) slopes in the Akkem River valley (Katunsty Range, the Altai Mountains). Source: author's composition.

Геоморфологические факторы (мерзлотные, эрозионные и экзогенные гравитационные процессы), выявлены при дешифрировании и анализе спутниковых изображений (Google Earth). Вдоль всего правого берега озера протягивается шлейф обломочного материала. В нижней части осыпных шлейфов вдоль берега озера в течение уже 550-580 лет существуют старовозрастные кедровые и лиственничные леса (ПП-14, 15), что указывает на относительно малоподвижность субстрата на данном участке склона не менее шести столетий. Правый берег северной оконечности озера образован обширным конусом выноса (рис. 1А) р. Ярлу (приток р. Аккем), который в летнее время из-за вытаивания мерзлоты переувлажнен и представляет собой горную тундру. Этот барьер препятствует распространению леса на север – в сторону р. Ярлу. Южная часть правого берега озера сформирована каменным глетчером (рис. 1В). Его зарастание лесом ограничено «высокими» скоростями движения субстрата, т.е. этот каменный поток препятствует распространению леса по склону в сторону отступающего ледника. На верхнем высотном уровне (2150-2200 м над ур. м.) эти аккумулятивные образования имеют «гофрированную» поверхность, что указывает на движение слагающего их материала (рис. 1С). Об этом свидетельствуют трещины в грунте, следы свежих оползней, поступление круп-

ного глыбистого материала, которые ломают деревья. Наличие завала из крупных стволов деревьев в верхней части склона, в нижней части которого расположен сомкнутый кедровник (над ПП-14), подтверждает активность этих процессов в настоящее время. Следовательно, продвижение границ сомкнутого леса на данном участке правого склона как в вертикальном, так и горизонтальном направлении ограничено экзогенными гравитационными процессами.

На левом склоне в районе озера геоморфологические факторы в меньшей степени влияют на распространение лесов вверх и вниз по долине, т.е. в горизонтальном направлении. Массивы сомкнутого леса распространяются в сторону ледника еще на 900 м до долины руч. Ак-Оюк, а на север, т.е. вниз по долине, лес тянется за пределами горноледникового бассейна. На положение верхней границы леса здесь оказали влияние сходы селей и лавин, которые привели к разбиению лесного массива на вертикально вытянутые фрагменты.

Кедровник (ПП-4), находящийся на выступе склона, ограничен двумя лавинными лотками со сформированным у подножия конусом выноса лавинного материала (рис. 1D). Основными дешифровочным признаком является характерный «прочес» лесного массива. Периодические сходы лавин с крутого склона, доходящие до самого подножия,

препятствуют развитию леса на данном участке. Лиственничник (ПП-9) расположен ниже у подножия склона на конусе выноса. Он был сформирован водотоком из кара, который являлся постоянным во время деградации карового ледника в прошлом, а сейчас – временным, наполняющимся водой во время снеготаяния и дождей. Вытянутый вверх фрагмент леса, в нижней части которого расположен кедровник (ПП-8), находится в перегибе рельефа. За счет этого он защищен от постоянного воздействия лавин, но данный фактор оказывает воздействие на верхнюю часть этого лесного массива. Кедровник (ПП-7) расположен рядом с эрозионной ложбиной, по которой сходят сели, но основное влияние, скорее всего, оказывают лавины.

Таким образом, на склонах долины р. Аккем в пределах горно-ледникового бассейна воздействие геоморфологических факторов привело к установлению границ сомкнутого леса на разных абсолютных высотах (до 2320-2340 м на левом склоне и 2200 м на правом), а также к различной степени фрагментации лесных массивов (вертикально расчлененный на левом склоне и относительно сплошной на правом). При этом следует отметить, что хотя продвижение границ сомкнутого леса и дерева вверх по склонам в большинстве горных систем чаще всего связывают с современным потеплением климата (см. обзоры [28, 30]), необходимо учитывать и геоморфологические факторы, которые имеют обычно сдерживающий эффект по отношению к этим границам и «смазывают» отклик лесов и их границ на изменения климата [25, 29, 33].

Пожары – еще один выявленный в горно-ледниковом бассейне Аккем фактор, существенно повлиявший на леса. Они были в 1860-х и 1890-х гг., свежие отметины от которых и 35-летние гари зафиксированы В.В. Сапожниковым в 1897 г. [16]. На левом более сухом склоне в трех сообществах (рис. 3, ПП-4, 7, 9) основная генерация деревьев имеет относительно небольшой возраст (максимальный возраст деревьев – 104, 124 и 169 лет соответственно). Велика вероятность, что пожары 1890-е и 1850-60-е гг. способствовали появлению этих древостоев. В кедровнике (ПП-8), массив ко-

торого находится в перегибе рельефа, пожар, скорее всего, был «выборочный» в 1850-60-е гг., уничтоживший молодую, более чувствительную к воздействию огня, часть древостоя. Это предположение подтверждается активным заселением этого участка новой генерацией деревьев с середины XIX в. (в настоящее время эти деревья имеют возраст 132-164 года). Кроме того, наличие свежих обгоревших пней на разных участках левого склона свидетельствует о пожарах, прошедших здесь в недавнем прошлом. На правом склоне условия для распространения огня менее благоприятны: склон более влажный, а с севера, откуда возможно продвижение огня, имеется крупная естественная преграда – устье р. Ярлу.

Неоднократно показано, что пожары являются характерной чертой высокогорий. Они не только уничтожают деревья на значительных лесных площадях, но и улучшают экологические условия для их возобновления (например, [32, 34]). Пожары (конец XIX в. и относительно недавние) в изученных лесных сообществах в горно-ледниковом бассейне Аккем близки по срокам к многочисленным пожарам второй половины XIX в. и недавним пожарам конца XX – начала XXI вв. в горно-ледниковом бассейне Актру (Северо-Чуйский хребет) [13], и соответствуют массовым пожарам второй половины XIX в., прошедшим по всей территории Горного Алтая [16]. Эти пожары в бассейнах Аккем и Актру были в основном приурочены к более сухому левому склону (восточная и юго-восточная экспозиции соответственно), чем к более влажному правому.

Рубки – антропогенный фактор, отмеченный в изучаемом бассейне. Поскольку район труднодоступен в плане транспортировки грузов, то первый деревянный дом для открывшейся в 1932 г. метеостанции Аккем, скорее всего, был сделан из срубленных на месте деревьев. Рубки продолжались и в дальнейшем для поддержания функционирования метеостанции. Видимо, часть деревьев лиственницы для строительства была срублена в ближайшем лесу, в том числе и в изученном сообществе (ПП-8). На тот момент в этом лесу росли деревья необходимого диаметра (в основном до 40 см), а более

молодые деревья либо отсутствовали (в настоящее время имеют возраст 30-75 лет), либо были представлены подростом и тонкомером (132-164 года). Сохранившаяся не вырубленная часть деревьев в настоящий момент имеет диаметр 44-68 см и возраст 270-400 лет, а лиственнично-кедровый лес трансформировался в кедровый. Частично рубками задет и лиственничник (ПП-9) для обеспечения функционирования базы МЧС. Но следует отметить, что такие рубки узко локальны и не охватывают большие площади. Подобное влияние человека на высокогорные леса (землепользование, выпас, рубки) весьма распространено в горах Европы, например, в итальянских Альпах [33], где оно препятствует расширению площади лесов.

Следует также упомянуть еще один фактор, который в настоящий момент, вероятно, не имеет существенного значения для лесов горноледникового бассейна Аккем, но оказывает определенное отрицательное влияние на высокогорную растительность. Это – рекреационная нагрузка. Бассейн относится к природному парку «Белуха». Ежегодно его посещает множество туристов и альпинистов. Подобное явление зафиксировано в национальном природном парке «Таганай» [11], при этом высказано предположение о постепенном возрастании рекреационной нагрузки в связи с увеличением потока туристов.

Заключение

Высокогорные сомкнутые леса в горноледниковом бассейне Аккем (Катунский хребет, Горный Алтай) расположены на абсолютных высотах от 2050 до 2200 м по правому (западной экспозиции) склону и до 2340 м по левому (восточной экспозиции). Изучение размерной и возрастной структуры древостоев позволило выделить фрагменты старовозрастных лесов, т.е. находящихся на

позднесукцессионных этапах развития, и молодых лесов более ранних этапов. В древостоях этих лесов выделено три основных генерации деревьев: I – 530-580 лет, II – 270-410, III – 30-120 лет, т.е. их появление соответствует концу средневекового оптимума (XV-XVI вв.), «малому ледниковому периоду» (XVII-середина XIX вв.) и современному потеплению (с середины XIX вв.).

Геоморфологические факторы (мерзлотные, эрозионные и экзогенные гравитационные процессы) в районе Аккемского озера ограничивают в основном пространственное расширение лесных массивов по их периферии: на правом склоне как в горизонтальном, так и в вертикальном направлении, на левом – только в вертикальном. Пожары и рубки влияют на состав, размерную и возрастную структуру древостоев внутри лесных массивов: пожары – только на левом склоне, рубки – на небольшой территории в основном в нижней части левого склона.

Полученные результаты будут способствовать уточнению динамики лесов за 600-летний период, важны для понимания их функционирования в условиях геоморфологических, пирогенных и антропогенных воздействий, могут дополнить модели функционирования лесов и хода сукцессии под влиянием факторов среды. Деревья кедра сибирского и лиственницы сибирской из старовозрастных лесов нижней части правого склона долины р. Аккем, растущих на относительно стабильном субстрате и не подвергавшихся воздействию эрозионных, экзогенных гравитационных процессов, пожаров и рубок в течение длительного времени, могут служить хорошим объектом для дендроклиматического анализа, а деревья на верхней границе леса обоих склонов – для дендроиндикации природных событий прошлого.

Список литературы

1. Бочаров, А. Ю. Структура и динамика высокогорных лесов Северо-Чуйского хребта (Горный Алтай) в условиях изменений климата / А. Ю. Бочаров // Вестник Томского государственного университета. – 2011. – Т. 352. – С. 203-206.
2. Григорьев, А. А. Формирование древостоев в высокогорьях Приполярного Урала в условиях современного изменения климата / А. А. Григорьев, П. А. Моисеев, З. Я. Нагимов. – Екатеринбург, 2012. – 170 с.

3. Комплексная оценка климатогенной трансформации высокогорных лесных экосистем Южного Урала (на примере массива Ирмель) / А. А. Григорьев, Ю. В. Шалаумова, Е. В. Болотник [и др.] // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2022. – Т. 15. № 2. – С. 148–166. DOI 10.17516/1997-1389-0380
4. Данилина, Д. М. Пространственно-временная структура и динамика позднесукцессионного черного кедровника Западного Саяна / Д. М. Данилина, Д. И. Назимова, М. Е. Коновалова // Лесоведение. – 2020. – № 5. – С. 387–398. DOI 10.31857/S0024114820050034
5. Воздействие ветровала на структуру и фитомассу древостоев кедровников и березняков центрального Сихотэ-Алиня / А. В. Иванов, М. А. Сало, С. Н. Бондарчук [и др.] // Лесоведение. – 2022. – № 2. – С. 132–143. DOI: 10.31857/S0024114822020061
6. Козин, Е. К. Что называть подростом / Е. К. Козин // Лесоведение. – 2011. – № 1. – С. 69-72.
7. Размерная и возрастная структура горных кедровников Приенисейских Саян // М. Е. Коновалова, Е. Г. Коновалова, Е. Н. Цветков, Д. Д. Генов // Сибирский лесной журнал. – 2020. – № 3. – С. 51–62. DOI 10.15372/SJFS20200305
8. Куминова, А. В. Растительный покров Алтая / А. В. Куминова. – Новосибирск, 1960. – 450 с.
9. Леса Горного Алтая / отв. ред. Г. В. Крылов. – М., 1965. – 224 с.
10. Моисеев, П. А. Влияние изменений климата на радиальный прирост и формирование возрастной структуры высокогорных лиственничников Кузнецкого Алатау / П. А. Моисеев // Экология. – 2002. – № 1. – С. 10-17.
11. Моисеев, П. А. Климатогенная динамика древесной растительности на верхнем пределе ее распространения на хребте Большой Таганай за последнее столетие / П. А. Моисеев, С. Г. Шиятов, А. А. Григорьев. – Екатеринбург, 2016. – 136 с.
12. Николаева, С. А. Оценка методов дендроиндикации при датировании экзогенных гравитационных процессов прошлого в верховьях р. Актру (Горный Алтай) / С. А. Николаева, Д. А. Савчук // Известия РАН. Серия географическая. – 2021. – Т. 85. № 3. – С. 392–404. DOI 10.31857/S2587556621030110.
13. Дендроиндикация прошлых пожаров в верховьях р. Актру (Горный Алтай) / С. А. Николаева, Д. А. Савчук, А. С. Кузнецов, Е. Е. Тимошок // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2022. – Т. 15. № 2. – С. 221–243. DOI 10.17516/1997-1389-0384.
14. Динамика верхней границы леса на Катунском хребте (Горный Алтай) за последние 120 лет / Д. А. Савчук, Е. Е. Тимошок, Е. О. Филимонова, С. А. Николаева // Экология. – 2023. – № 6. – С. 416-421. DOI 10.31857/S0367059723060082.
15. Санников, С. Н. Инвазия популяций сосны сибирской в горную тундру Северного Урала / С. Н. Санников, Н. В. Танцырев, И. В. Петрова // Сибирский экологический журнал. – 2018. – № 4. – С. 449-461. DOI 10.15372/SEJ20180406.
16. Сапожников, В. В. Катунь и ее истоки. Путешествия 1897–1899 годовъ / В. В. Сапожников – Томскъ, 1901. – 289 с.
17. Семечкин, И. В. Структура и динамика кедровников Сибири / И. В. Семечкин. – Новосибирск, 2002. – 253 с.
18. Стороженко, В. Г. Формирование возрастных структур коренных таежных ельников Европейской России / В. Г. Стороженко // Лесоведение. – 2022. – № 1. – С. 3–12. DOI 10.31857/S0024114821060097.
19. Экологический мониторинг автотрофного блока наземных экосистем в Северо-Чуйском центре оледенения (Центральный Алтай) / Е. Е. Тимошок, С. А. Николаева, Е. Н. Тимошок [и др.] // Сибирский экологический журнал. – 2022. – Т. 29. № 3. – С. 249-262. DOI 10.15372/SEJ20220301.

20. Тундра и лес российской Арктики: вектор взаимодействия в условиях современного потепления климата / А. А. Тишков, Е. А. Белоновская, П. М. Глазов [и др.] // Арктика: экология и экономика. – 2020. – № 3(39). – С. 48-61. DOI 10.25283/2223-4594-2020-3-48-61
21. Современное состояние верхней границы леса в высокогорьях Катунского хребта (Горный Алтай) / Е. О. Филимонова, Е. Е. Тимошок, Д. А. Савчук, С. А. Николаева // Успехи современного естествознания. – 2023. – № 7. – С. 49–54. DOI 10.17513/use.38070
22. Хантемиров, Р. М. Изменения климата и формирование возрастных поколений лиственницы на полярной границе леса на Ямале / Р. М. Хантемиров, А. Ю. Сурков, Л. А. Горланова // Экология. – 2008. – № 5. – С. 323-328
23. Швиденко, А. И. Подрост и нижний ярус древостоя, их отличие и взаимосвязь / А. И. Швиденко // Лесной журнал. – 1993. – № 1. – С. 3-5.
24. Методы дендрохронологии. Ч.1. Основы дендрохронологии. Сбор и получение древесно-кольцевой информации / С. Г. Шиятов, Е. А. Ваганов, А. В. Кирдянов [и др.] – Красноярск, 2000. – 80 с.
25. Amoroso, M. M. Disturbance history and dynamics of an old-growth *Nothofagus* forest in southern Patagonia / M. M. Amoroso, A. P. Blazina // Forests. – 2020. – Vol. 11. № 1. Art. 101. – P. 1–14. DOI 10.3390/f11010101
26. Climate change evidence in tree growth and stand productivity at the upper treeline ecotone in the Polar Ural Mountains / N. M. Devi, V. V. Kukarskih, A. A. Galimova [et al.] // Forest ecosystems. – 2020. – Vol. 7. № 7. – P. 1–16. DOI 10.1186/s40663-020-0216-9
27. Upward treeline shifts in two regions of subarctic Russia are governed by summer thermal and winter snow conditions / A. A. Grigoriev, Y. V. Shalaumova, S. O. Vyukhin [et al.] // Forests. – 2022. – Vol. 13. № 2. Art. 174. – P. 1–20. DOI 10.3390/f13020174
28. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming / M. A. Harsch, P. E. Hulme, M. S. McGlone, R. P. Duncan // Ecology letters. – 2009. – Vol. 12. № 10. – P. 1040–1049. DOI 10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x.
29. Holtmeier, F.-K. Subalpine forest and treeline ecotone under the influence of disturbances: a review / F.-K. Holtmeier, G. Broll // Journal of environmental protection. – 2018. – Vol. 9. № 7. – P. 815–845. DOI 10.4236/jep.2018.97051.
30. Holtmeier, F.-K. Treeline research—from the roots of the past to present time. A review / F.-K. Holtmeier, G. Broll // Forests. – 2020. – Vol. 11. № 1. Art. 38. – P. 1–31. DOI 10.3390/f11010038.
31. Tree canopy accession strategy changes along the latitudinal gradient of temperate Northeast Asia / P. Janda, O. N. Ukhvatkina, A. S. Vozmishcheva [et al.] // Global ecology and biogeography. – 2021. – Vol. 30. № 3. – P. 738–748. DOI 10.1111/geb.13259.
32. Wildfires in the Siberian taiga / V. I. Kharuk, E. I. Ponomarev, G. A. Ivanova [et al.] // Ambio. – 2021. – Vol. 50. № 11. – P. 1953–1974. DOI 10.1007/s13280-020-01490-x.
33. Climate warming and the recent treeline shift in the European Alps: the role of geomorphological factors in high-altitude sites / G. Leonelli, M. Pelfini, U. Morra di Cella, V. Garavaglia // Ambio. – 2021. – Vol. 40. № 3. – P. 264–273. DOI 10.1007/s13280-010-0096-2.
34. Fire severity, size, and climate associations diverge from historical precedent along an ecological gradient in the Pinaleno Mountains, Arizona, USA / C. D. O'Connor, D. A. Falk, A. M. Lynch, T. W. Swetnam // Forest ecology and management. – 2014. – Vol. 329. – P. 264–278. DOI 10.1016/J.FORECO.2014.06.032.
35. Two-species forests at the treeline of Siberian mountains: an ecophysiological perspective under climate change / N. Pakharkova, A. Kazantseva, R. Sharafutdinov [et al.] // Plants. – 2021. – Vol. 10. № 4. Art. 763. – P. 1–12. DOI 10.3390/plants10040763.
36. The Siberian pine growth dynamics in Altai Mountains, China / S. Shah, J. Yu, Q. Liu [et al.] // Brazilian journal of biology. – 2023. – Vol. 83. Art. e244011. – P. 1–8. DOI 10.1590/1519-6984.244011.

37. Snow damages on trees of an uneven age in mixed broadleaf forests: effects of topographical conditions and tree characteristics / F. Tavankar, A. Lo Monaco, M. Nikooy [et al.] // Journal of forestry research. – 2019. – Vol. 30. № 4. – P. 1383–1394. DOI 10.1007/s11676-018-0710-x.

38. The dynamic land-cover of the Altai Mountains: perspectives based on past and current environmental and biodiversity changes / I. V. Volkov, V. A. Zemtsov, A. A. Erofeev [et al.] // Ambio. – 2021. – Vol. 50. № 11. – P. 1991–2008. DOI 10.1007/s13280-021-01605-y

39. Age structure of *Picea schrenkiana* forest along an altitudinal gradient in the central Tianshan Mountains, northwestern China / T. Wang, Y. Liang, H.-b. Ren [et al.] // Forest ecology and management. – 2004. – Vol. 196. № 2-3. – P. 267–274. DOI 10.1016/j.foreco.2004.02.063.

References

1. Bocharov A.Y. [Struktura i dinamika vysokogornyykh lesov Severo-Chuiskogo hrebta (Gornyy Altai) v usloviyakh izmeneniya klimata]. Structure and dynamics of high elevation forests on Severo-Chuisky Range (the Altai Mountains) under climate changes. Vestnik Tomskogo Goudarstvennogo Universiteta = Tomsk State University Journal. 2011;352:203-206. (in Russ.). URL: http://journals.tsu.ru/vestnik/&journal_page=archive&id=865&article_id=5738

2. Grigoriev A.A., Moiseev P.A., Nagimov Z.Y. [Formirovaniye drevostoev v vysokogor'nykh Pripolyarnogo Urala v usloviyakh sovremennogo izmeneniya klimata]. Formation of stands in the Subpolar Urals headwaters under present climate changes. Yekaterinburg, 2012. 170 pp. (in Russ.). URL: https://book.exje.ru/wp-content/uploads/2022/01/0855_2012_GrigoryevEtAl.pdf

3. Grigoriev A.A., Shalaumova Y.V., Bolotnik E.V., Balakin D.S., Moiseev P.A. [Kompleksnaya otsenka klimatogennoi transformatsii vysokogornyykh lesnykh ekosistem Yuzhnogo Urala (na primere massiva Eremel)]. Comprehensive assessment of climatogenic transformation of high elevation forest ecosystems in the Southern Urals (Eremel massiv as an example). Zhurnal Sibirskogo Federal'nogo Universiteta. Biologiya = Journal of Siberian Federal University. Biology. 2022;15(2):148–166. (in Russ.). DOI: 10.17516/1997-1389-0380

4. Danilina D.M., Nazimova D.I., Konovalova M.E. [Prostranstvenno-vremennaya struktura i dinamika pozdnesuktsessionnogo chernovogo kedrovnika Znanadnogo Sayana]. Spatial and temporal structure and dynamics of late succession Siberian stone pine forest in the Western Sayan. Lesovedenie = Forest Science. 2020;5:387–398. (in Russ.). DOI: 10.31857/S0024114820050034

5. Ivanov A.V., Salo M.A., Bondarchuk S.N., Zamolodchikov D.G., Mogilyeva A.V., Kochkarina N.A. [Vozdeystvie vetrovala na strukturu i fitomassu drevostoev kedrovnikov i bereznyakov tsentral'nogo Sikhote-Alina]. Impact of windfall on structure and phytomass of stone pine and birch forest stands in the central Sikhote-Alin. Lesovedenie = Forest Science. 2022;2:132–143. (in Russ.). DOI: 10.31857/S0024114822020061

6. Kozin E.K. [Chto nazyvat' podrostom]. What implies the term “undergrowth”. Lesovedenie = Forest Science. 2011;1:69-72. (in Russ.). URL: <http://csl.isc.irk.ru/BD/Журналы/Лесоведение%202011/№1/стр%2069-72.pdf>

7. Konovalova M.E., Konovalova E.G., Tsvetkov E.N., Genov D.D. [Razmernaya i bozrastnaya struktura gornyykh kedrovnikov Prieniseiskikh Sayan]. Size and age structure of mountain Siberian stone pine forests in the Pri-Yenisei Sayan. Sibirskii Lesnoi Zhurnal = Siberian Forest Journal. 2020;3:51–62. (in Russ.). DOI: 10.15372/SJFS20200305

8. Kuminova A.V. Rastitel'nyy pokrov Altaya. [Vegetation cover of the Altai]. Novosibirsk, 1960. 450 pp. (in Russ.). URL: <http://humangarden.ru/shipunov/biblbook.php?nbook=8215>

9. [Lesa Gornogo Altaya]. Forests of the Altai Mountains. Moscow, 1965. 224 pp. (in Russ.).

10. Moiseev P.A. Effect of climatic changes on radial increment and age structure formation in high-mountain larch forests of the Kuznetsk Ala Tau. Russian Journal of Ecology. 2002;33(1):7–13. URL: https://ipae.uran.ru/sites/default/files/publications/Moiseev_PA/2004_Moiseev%20et%20al_Rus%20J%20Ecology.pdf

11. Moiseev P.A., Shiyatov S.G., Grigoriev A.A. Klimatogennaya dinamika drevesnoi rastitel'nosti na verhnem predele eye rasprostraneniya na hrebte Bolshoi Taganai za poslednee stoletie [The climatogenic dynamics of wood vegetation at the upper limit on the Bolshoi Taganai Range for the last century]. Yekaterinburg, 2016. 136 pp. (in Russ.). URL: <https://book.exje.ru/wp-content/uploads/2019/03/Моисеев-Шиятов-Григорьев-2016.pdf>
12. Nikolaeva S.A., Savchuk D.A. [Otsenka metodov dendroindikatsii pri datirovanii ekzogennykh gravitatsionnykh protsessov proshlogo v verhob'yah r. Aktru (Gornyi Altai)]. Assessment of dendrogeomorphological dating methods of past geomorphic processes in the Aktru headwater (the Russian Altai mountains). Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya. 2021;85(3):392–404. (in Russ.). DOI: 10.31857/S2587556621030110.
13. Nikolaeva S.A., Savchuk D.A., Kuznetsov A.S., Timoshok E.E. [Dendroindikatsiya proshlykh pozharov v verhoviyah r. Aktru (Gornyi Altai)]. Dendroindication of past fires in the upper reaches of the Aktru River (the Altai Mountains). Zhurnal Sibirskogo Federal'nogo Universiteta. Biologiya = Journal of Siberian Federal University. Biology. 2022;15(2):221–243. (in Russ.). DOI: 10.17516/1997-1389-0384 URL: https://elib.sfu-kras.ru/bitstream/handle/2311/147498/06_Nikolaeva.pdf;jsessionid=D46985678FD3153DEFA44702DE0AF18E?sequence=1
14. Savchuk D.A., Timoshok E.E., Filimonova E.O., Nikolaeva S.A. The dynamics of the upper forest line on the Katunsky Range (the Altai Mountains) over the last 120 years. Russian Journal of Ecology. 2023;54(6):482–487. DOI: 10.1134/S1067413623060085
15. Sannikov S.N., Tantsyrev N.V., Petrova I.V. Invasion of Siberian pine populations in mountain tundra in the Northern Urals. Contemporary Problems of Ecology. 2018;11(4):396–405. DOI: 10.1134/S1995425518040078
16. Sapozhnikov V.V. Katun i eya istoki. Puteshestviya 1897–1899 godov. [The Katun river and its sources. Travels of 1897-1899]. Tomsk, 1901. 289 pp. (in Russ.). URL: <https://vital.lib.tsu.ru/vital/access/manager/Repository/vtls:000407629>
17. Semechkin I.V. Struktura i dinamika kedrovyykh lesov Sibiri. [Structure and dynamics of Siberian pine forests of Siberia]. Novosibirsk, 2002. 253 pp. (in Russ.).
18. Storozhenko V.G. Formirovanie vozrastnykh struktur korennykh tayezhnykh el'nikov Evropeiskoi Rossii. [Formation of age structures of primary taiga spruce forests in European Russia]. Lesovedenie = Forest Science. 2022;1:3–12. (in Russ.). DOI: 10.31857/S0024114821060097
19. Timoshok E.E., Nikolaeva S.A., Timoshok E.N., Savchuk D.A., Filimonova E.O., Rayskaya Y.G., Skorokhodov S.N., Belova M.N., Bocharov A.Y. Environmental monitoring of the autotrophic section of terrestrial ecosystems in the Severo-Chuisky glaciation center (Central Russian Altai mountains). Contemporary Problems of Ecology. 2022;15(3):201–211. DOI: 10.1134/S199542552203012X
20. Tishkov A.A., Belonovskaya E.A., Glazov P.M., Krenke A.N., Puzachenko A.Y., Tertitskii G.M., Titova S.V. [Tundra i les rossiiskoi Arktiki: vector vzaimodeistviya v usloviyah sovremenogo potepeniya klimata]. Tundra and forest of the Russian Arctic: interaction vector in the context of current warming. Arktika: ekologiya i ekonomika. 2020;3(39):48–61. (in Russ.). DOI: 10.25283/2223-4594-2020-3-48-61
21. Filimonova E.O., Timoshok E.E., Savchuk D.A., Nikolaeva S.A. Sobremennoe sostoyanie verhnei granitsy lesa v vysokogor'yah Katunskogo hrebta (Gornyi Altai). [Current state of upper forest line in high elevations of the Katunsky Range (the Altai Mountains)]. Uspehi sovremennogo estestvoznaniya = Advances in current natural sciences. 2023;7:49–54. (in Russ.). DOI: 10.17513/use.38070 URL: <https://s.natural-sciences.ru/pdf/2023/7/38070.pdf>
22. Hantemirov R.M., Surkov A. Yu., Gorlanova L.A. Climate changes and overstory recruitment of larch at the northern timberline in the Yamal Peninsula. Russian Journal of Ecology. 2008;39(5):305–309. DOI: 10.1134/S1067413608050019
23. Shvidenko A.I. Undergrowth and understory: their differences and relationships. Lesnoi Zhurnal = Forest Journal. 1993;1:3–5. (in Russ.). URL: <http://lesnoizhurnal.ru/upload/iblock/1e6/1-4.pdf>
24. Shiyatov S.G., Vaganov E.A., Kirdeyanov A.V. et al. [Metody dendrohronologii. Ch.1. Osnovy dendrohronologii. Sbor i poluchenie drevesno-kol'tsevoi informatsii] Methods of dendrochronology. Part 1. Basis of

dendrochronology. Collection and determination of tree ring information. Krasnoyarsk, Krasnoyarsk State Univ., 2000. 80 p. (in Russ.)

25. Amoroso M.M., Blazina A.P. Disturbance history and dynamics of an old-growth *Nothofagus* forest in southern Patagonia. *Forests*. 2020;11(1)(101):1-14. DOI: 10.3390/f11010101

26. Devi N.M., Kukarskih V.V., Galimova A.A., Mazepa V.S., Grigoriev A.A. Climate change evidence in tree growth and stand productivity at the upper treeline ecotone in the Polar Ural Mountains. *Forest Ecosystems*. 2020;7(7):1–16. DOI: 10.1186/s40663-020-0216-9

27. 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;13(2)(174):1-20. DOI: 10.3390/f13020174

28. Harsch M.A., Hulme P.E., McGlone M.S., Duncan R.P. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters*. 2009;12(10):1040–1049. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x

29. Holtmeier F.-K., Broll G. Subalpine forest and treeline ecotone under the influence of disturbances: a review. *Journal of Environmental Protection*. 2018;9(7):815-845. DOI: 10.4236/jep.2018.97051

30. Holtmeier F.-K., Broll G. Treeline research—from the roots of the past to present time. A review. *Forests*. 2020;11(1,38):1–31. DOI:10.3390/f11010038

31. Janda P., Ukhvatkina O.N., Vozmishcheva A.S., Omelko A.M., Doležal J., Krestov P.V., Zhmerenetsky A.A., Song J.-S., Altman J. Tree canopy accession strategy changes along the latitudinal gradient of temperate Northeast Asia. *Global Ecology and Biogeography*. 2021;30(3):738–748. DOI: 10.1111/geb.13259

32. Kharuk V.I., Ponomarev E.I., Ivanova G.A., Dvinskaya M.L., Coogan S.C.P., Flannigan M.D. Wildfires in the Siberian taiga. *Ambio*. 2021;50(11):1953–1974. DOI: 10.1007/s13280-020-01490-x

33. Leonelli G., Pelfini M., Morra di Cella U., Garavaglia V. Climate warming and the recent treeline shift in the European Alps: The role of geomorphological factors in high-altitude sites. *Ambio*. 2021;40(3):264–273. DOI:10.1007/s13280-010-0096-2

34. O'Connor C.D., Falk D.A., Lynch A.M., Swetnam T.W. Fire severity, size, and climate associations diverge from historical precedent along an ecological gradient in the Pinaleno Mountains, Arizona, USA. *Forest Ecology and Management*. 2014;329:264–278. DOI: 10.1016/J.FORECO.2014.06.032

35. Pakharkova N., Kazantseva A., Sharafutdinov R., Borisova I., Gavrikov V. Two-species forests at the treeline of Siberian mountains: an ecophysiological perspective under climate change. *Plants*. 2021;10(4)(763):1-12. DOI: 10.3390/plants10040763

36. Shah S., Yu J., Liu Q., Zhou G., Yan G., Zhou H., Hussain M., Hussain A., Habiba U., Khalid F., Ullah S., Rahim F., Adil M., Zeb U., Ambrin. The Siberian pine growth dynamics in Altai Mountains, China. *Brazilian Journal of Biology*. 2023;83(e244011):1-8. DOI: 10.1590/1519-6984.244011

37. Tavankar F., Lo Monaco A., Nikooy M., Venanzi R., Bonyad A., Picchio R. Snow damages on trees of an uneven age in mixed broadleaf forests: effects of topographical conditions and tree characteristics. *Journal of Forestry Research*. 2019;30(4):1383–1394. DOI: 10.1007/s11676-018-0710-x

38. Volkov I.V., Zemtsov V.A., Erofeev A.A., Babenko A.S., Volkova A.I., Callaghan T.V. The dynamic land-cover of the Altai Mountains: Perspectives based on past and current environmental and biodiversity changes. *Ambio*. 2021;50(11):1991–2008. DOI: 10.1007/s13280-021-01605-y

39. Wang Ting, Liang Yu, Ren Haibao, Yu Dan, Ni Jian, Ma Keping Age structure of *Picea schrenkiana* forest along an altitudinal gradient in the central Tianshan Mountains, northwestern China. *Forest Ecology and Management*. 2004;196(2-3):267–274. DOI: 10.1016/j.foreco.2004.02.063

Сведения об авторах

✉ *Николаева Светлана Александровна* – кандидат биол. наук, старший научный сотрудник, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, просп. Академический, 10/3, г. Томск, Российская Федерация, 634055, ORCID: <http://orcid.org/0009-0008-9882-2278>, e-mail: sanikol1@rambler.ru

Савчук Дмитрий Анатольевич – кандидат биол. наук, старший научный сотрудник, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, просп. Академический, 10/3, г. Томск, Российская Федерация, 634055, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-1628-4883>, e-mail: savchuk@imces.ru

Кузнецов Александр Сергеевич – кандидат геогр. наук, научный сотрудник, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, просп. Академический, 10/3, г. Томск, Российская Федерация, 634055, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-5478-7385>, e-mail: kas.sgs@mail.ru

Филимонова Елена Олеговна – кандидат биол. наук, младший научный сотрудник, Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, просп. Академический, 10/3, г. Томск, Российская Федерация, 634055, ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-7916-913X>, e-mail: smelena82@mail.ru

Information about the authors

✉ *Svetlana A. Nikolaeva* – Dr. Sci. (Biol.), Senior research scientist, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Academichesky pr., 10/3, Tomsk, Russian Federation, 634055, ORCID: <http://orcid.org/0009-0008-9882-2278>, e-mail: sanikol1@rambler.ru

Dmitry A. Savchuk – Dr. Sci. (Biol.), Senior research scientist, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Academichesky pr., 10/3, Tomsk, Russian Federation, 634055, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-1628-4883>, e-mail: savchuk@imces.ru

Aleksandr S. Kuznetsov – Dr. Sci. (Geogr.), Research scientist, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Academichesky pr., 10/3, Tomsk, Russian Federation, 634055, ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-5478-7385>, e-mail: kas.sgs@mail.ru

Elena O. Filimonova – Dr. Sci. (Biol.), Junior research scientist, Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems SB RAS, Academichesky pr., 10/3, Tomsk, Russian Federation, 634055, ORCID: <http://orcid.org/0000-0001-7916-913X>, e-mail: smelena82@mail.ru

✉ – Для контактов | Corresponding author