

УДК 630.5

## ЭКСПАНСИЯ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ЭКОТОНЕ ЛЕС–ГОРНАЯ СТЕПЬ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЯМИ КЛИМАТА И ВЛАЖНОСТИ МЕСТООБИТАНИЙ

© 2020 г. И. К. Гайсин<sup>а, \*</sup>, П. А. Моисеев<sup>б, \*\*</sup>, И. И. Махмутова<sup>б</sup>,  
Н. Ф. Низаметдинов<sup>б</sup>, О. О. Моисеева<sup>б</sup>

<sup>а</sup>Башкирский государственный заповедник,

Россия 453580 Республика Башкортостан, с. Старосубхангулово, ул. Карат, 2

<sup>б</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

\*e-mail: i.gaisin2012@yandex.ru

\*\*e-mail: moiseev@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 20.09.2019 г.

После доработки 10.01.2020 г.

Принята к публикации 31.01.2020 г.

Сравнение исторических топографических карт и современных космоснимков показало, что с 1986 г. по 2015 г. в южной части восточного макросклона Южного Урала площадь остепненных участков сократилась на 17.6% в результате зарастания их лесом. Анализ возрастной структуры древостоев в экотоне лес–горная степь выявил, что в 1915–1960-х годах здесь происходило интенсивное возобновление сосны и лиственницы, которое в конце XX в. привело к существенному увеличению сомкнутости древостоев и смещению границ лесных массивов вверх по склонам и логам. Интенсивное возобновление сосны отмечено в последние 35–40 лет на границе сомкнутых лесов и редколесий, а также в редианах. Выявленная повсеместная экспансия леса в горные степи происходила в этом районе на фоне увеличения температур и количества осадков в холодный период года. Интенсивность зарастания лесом отдельных участков определялась различиями в их влагообеспеченности, которые зависели от локальных микроклиматических и почвенно-грунтовых условий. Это подтверждают результаты наших исследований глубины и плотности снега, а также влажности и мощности почв, в ходе которых отмечено, что наиболее интенсивное облесение происходило на более многоснежных и увлажненных участках склонов.

*Ключевые слова:* экотон лес–горная степь, динамика древостоев, снежный покров, влажность почв, изменения климата, массив Крака, Южный Урал

DOI: 10.31857/S0367059720040071

В связи с потеплением климата и пространственно-временными перестройками распределения осадков в XX в. происходит трансформация структуры и свойств наземных экосистем, исчезновение из их состава многих редких и эндемичных видов и сокращение размеров местообитаний во многих районах нашей планеты [1, 2]. Если изменения в температурном режиме наиболее сильно проявляются в высокоширотных областях и высокогорьях, то в аридных и семиаридных районах основным фактором, влияющим на динамику растительности, является изменение режима увлажнения [3, 4].

В настоящее время на фоне потепления и перераспределения осадков происходят смещение в зону тундры северной границы распространения лесов и зарастание безлесных участков в лесостепных районах, а также продвижение вверх по

склонам верхней границы лесов [5–8]. В то же время некоторые исследователи отмечают [9–12], что в отдельных районах мира увеличение температуры и снижение количества осадков привело к уменьшению продуктивности, ослаблению или гибели лесов, изменению их структуры и видового состава, уменьшению площади, а также опустыниванию земель.

На Южном Урале, где в последние десятилетия наблюдается увеличение количества осадков [6, 13], в качестве индикатора изменений климата могут быть использованы древесные растения, произрастающие в зоне контакта с экстремальными горными степями. Их реакция на изменение климата будет наиболее выраженной как на индивидуальном (рост), так и на популяционном уровнях (возобновление и расселение) в связи с их повышенной чувствительностью к этим изме-

нениям в экстремальных условиях произрастания (недостаточного увлажнения). Петрофитные горные степи из-за каменистости, большой крутизны склонов и отдаленности от промышленных центров практически не подвержены антропогенному воздействию. В горных районах Республики Башкортостан и Челябинской области участки петрофитных горных степей занимают значительную часть (10–15%) южных склонов [14]. К северу (к Среднему Уралу), на восточном макросклоне Южного Урала, они “проникают” в бореальную зону, представляя собой небольшие участки в окружении лесов [15]. Жесткие микроклиматические и почвенно-грунтовые условия в горных степях [16] являются препятствием для произрастания на них древесных растений. Тем не менее сравнение современных и прошлых описаний растительности, исторических и современных аэро- и космоснимков, топографических карт, материалов лесоустройств показало, что в тех районах Байкальского региона и Урала, где в последние десятилетия наблюдается увеличение количества осадков, идет зарастание горных степей древесной растительностью [6, 7, 17–19].

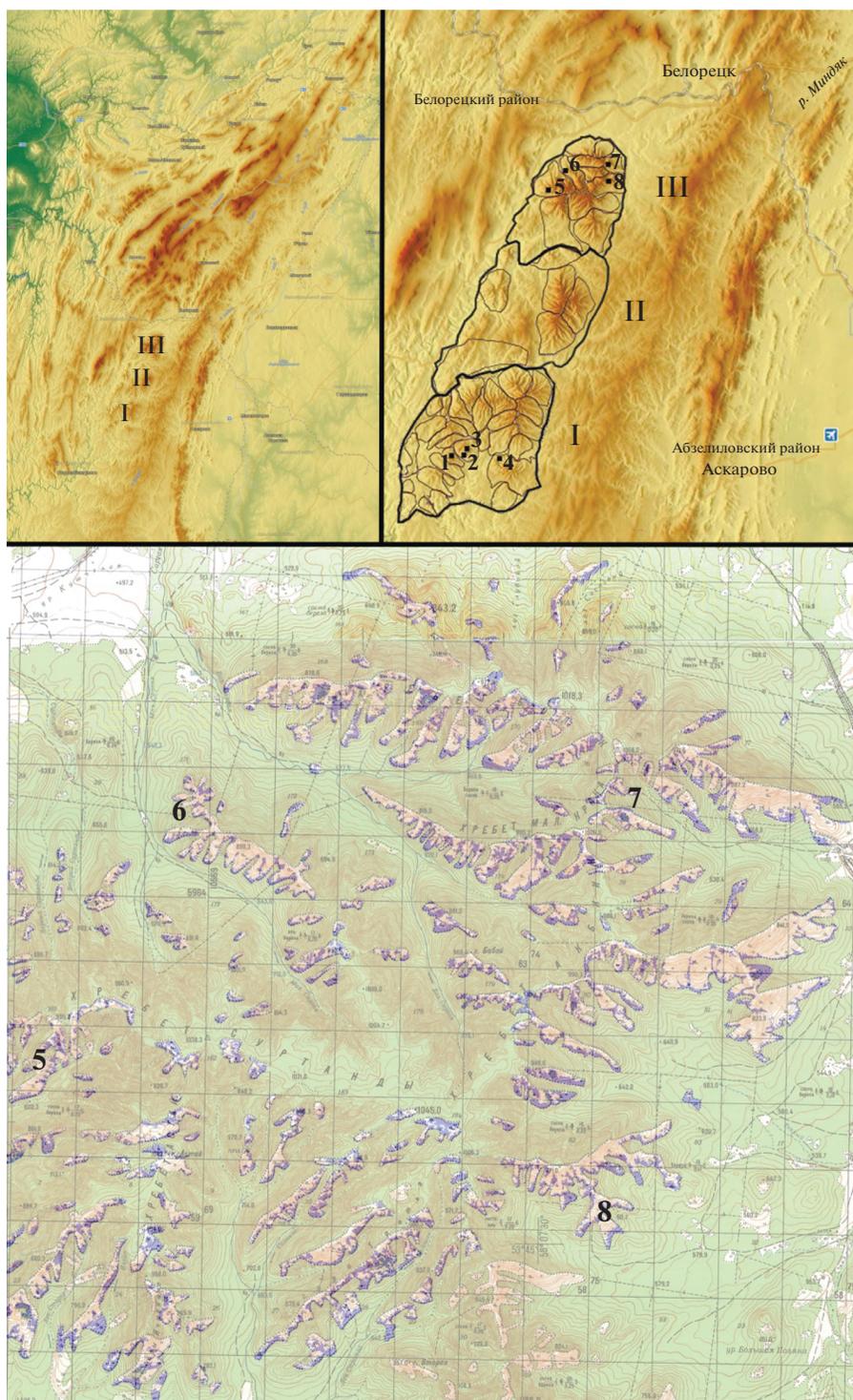
Наблюдения за пространственной динамикой растительности в одном из районов интенсивного распространения горных степей на Южном Урале, на массиве Южный Крака, начатые в 1970-х годах [20], не дали однозначных ответов на количественном уровне о направленности и выраженности изменений сообществ на границе лес–горная степь, а также определяющих их факторов по причине недостаточности разработанности на тот момент методов мониторинга. В связи с этим на современном этапе исследований нами были поставлены следующие задачи: 1) адаптировать хорошо зарекомендовавшие себя методы исследований климатогенной динамики древесной растительности на верхнем пределе ее произрастания в высокогорьях Южного Урала [5, 13] к условиям экотона лес–горная степь; 2) количественно оценить изменения положения границ сомкнутых лесов, а также масштабы сокращения площадей остепненных участков на склонах не только массива Южного Крака, но и в более северных районах Южного Урала; 3) изучить морфометрическую, пространственную и возрастную структуру и динамику древостоев, произрастающих в экотоне лес–горная степь на склонах гор массива Крака, и оценить влияние на них изменений климатических факторов и почвенно-грунтовых условий.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили в пределах габбро-гипербазитового массива Крака, который состоит из четырех самостоятельных крупных тел (с севера на юг): Северного, Центрального, Узянского и Южного Крака (53°15′–53°50′ с.ш., 57°36′–

58°12′ в.д.), представляющих собой частично обособленный горный узел к западу от основных центральных горных поднятий Южного Урала (рис. 1). Горный массив Крака уникален как по своему происхождению и орографии, так по растительности и почвам [21]. Орографической особенностью массива Крака являются сложные узловые системы хребтов, сложенных из ультраосновных изверженных пород. Хребты эрозионно расчленены и имеют крутые гривноложбинные склоны, которые нередко заканчиваются в верхней части острыми гребнями. Рельеф и климат Крака создали предпосылки для развития лесостепного ландшафта, в котором светлохвойные леса с господством сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) сочетаются с горными степями. Степные сообщества, характерные для склонов южных экспозиций, встречаются в зависимости от крутизны в интервале высот от 550 до 1045 м над ур. м. Нахождение во флоре горных степей Крака плейстоценового флористического комплекса Урала свидетельствует о возможном реликтовом происхождении ряда степных формаций и их связи с ксеротермическим периодом голоцена [22]. Климат континентальный, холодный. Средняя годовая температура +1.2°C, максимальная +31.0°C, минимальная –41.5°C, годовое количество осадков составляет в среднем 532 мм [23].

На Южном и Северном Крака, на склонах южной и юго-восточной экспозиций, в переходной зоне лес–горная степь летом 2015 и 2017 гг. было заложено 8 серий пробных площадей – высотных профилей (см. рис. 1). В пределах каждого профиля фиксировали три высотных уровня: верхний (первый) – у верхней границы редин (группы деревьев с сомкнутостью крон 5–10%), средний (второй) – у верхней границы редколесий (сомкнутость крон 20–30%) и нижний (третий) – у верхней границы сомкнутых лесов (сомкнутость крон 40–50%). На нижнем и среднем высотном уровнях закладывали по 3 площадки размером 20 × 20 м. Площадки располагали в типичных для склона условиях по увлажнению, крутизне, эдафическим особенностям, в более выровненных участках мезорельефа для оценки общих факторов, влияющих на древесную растительность на протяжении всего склона. На верхнем уровне закладывали полигоны в виде прямоугольника размером 1–3 га. На горе Башарт был заложен профиль-полигон в виде прямоугольника 360 × 220 м без деления на уровни из-за невозможности их выделения из-за отсутствия постепенного перехода от сомкнутых лесов к горным степям ввиду крайне неравномерного (группового) распределения деревьев по высотному профилю. Для каждого дерева на полигонах и площадках определяли следующие параметры: высота, диаметр ствола у основания и на высоте 1.3 м, диаметр проекции



**Рис. 1.** Южная часть восточного макросклона Южного Урала с выделенными подрайонами (вверху): I – Южный Крака; II – Центральный Крака; III – Северный Крака; 1–8 – высотные профили: 1 – Большой Башарт; 2 – Башарт; 3 – профиль-полигон Башарт; 4 – Авдекте; 5 – Суртанды; 6 – Малый Саргая; 7 – Шигаг; 8 – Центральный Акбиик. В нижней части рисунка приведена часть территории массива Северный Крака, где светло-серым оттенком показаны сомкнутые лесные массивы, отображенные на карте 1990 г., а темно-серым – остепненные участки, занятые сомкнутыми древостоями в период между 1990 и 2015 гг.

кроны по двум направлениям, жизненное состояние. Для определения возраста у деревьев диаметром более 3 см брали буровой образец древесины

(кern). Поскольку возрастным буром kern берется выше корневой шейки, то для выявления соотношения между возрастом и высотой у каждого

третьего молодого древесного растения высотой более 0.1 м, но диаметром у основания ствола менее 2 см на уровне корневой шейки брали поперечные диски. Используя возраст таких деревьев и высоту их стволов, мы построили уравнение регрессии ( $A = 25.3H^{0.5307}$ , где  $A$  – возраст,  $H$  – высота стволов деревьев), при помощи которого вычислили время достижения каждым обследованным и пробуренным деревом высоты отбора образцов. Датировку проводили стандартными дендрохронологическими методами [24].

Проанализировав морфометрические параметры деревьев, мы получили общее представление о древостое на исследуемых участках (табл. 1). Было подсчитано количество сухостоя, живых деревьев и подростов, а для всех живых деревьев рассчитаны средние значения таких параметров, как диаметр ствола у основания, высота, диаметр крон. К подросту относили деревца высотой до 1.5 м. Для оценки особенностей формирования древостоев в экотоне лес–горная степь были построены ряды распределения деревьев по календарным годам их появления для каждого высотного уровня. Известно [25], что светлохвойные деревья интенсивно плодоносят через каждые 3–5 лет, а в интервалах между урожайными годами появляется очень мало деревьев. Вследствие этого деревья в однолетних календарных группах были объединены в 5-летние возрастные группы.

В ходе исследований на г. Конжаковский Камень (Северный Урал) было выявлено [26], что верхняя граница мелколесий (сомкнутость крон около 20%), описанных С.Г. Шиятовым в 1956 г., была в среднем на 18 м выше границы лесов, которая была отображена на топографической карте 1957 г. (М 1 : 25000). Мы сравнили контуры лесных границ на исторических и современных топографических картах (М 1 : 25000) и картах древесной растительности, созданных нами для отдельных вершин Южного и Северного Урала на основе исторических аэроснимков (1960–1980-х гг.) и современных (2010–2013 гг.) аэрокосмоснимков высокого разрешения (менее 1 м<sup>2</sup>/пикс), взятых из слоев Спутник Google или Спутник Яндекс в программе “SAS.Planet 131111”. В результате было обнаружено, что контуры границ лесных сообществ, отображенных на топографических картах, в наибольшей степени совпадают с границами древостоев сомкнутостью крон 35–40%. Исходя из этого мы считаем возможным использовать контуры границ лесов, отображенных на исторических крупномасштабных топографических картах (1950–1960 и 1980–1990 гг. создания), для реконструкции границы древостоев, имеющих сомкнутость крон 35–40%.

Количественная оценка масштабов изменений площади безлесных участков на склонах горных массивов Южный, Центральный и Северный

Крака была проведена с помощью функционала программы “SAS.Planet 160707”. Используя “инструменты” из вкладки “Метки”, на основе изображений в слоях современных (2015 г.) космоснимков субметрового разрешения и карт (~1986 г.) ГосГис-Центра (М 1 : 25000) были выделены все не покрытые лесом участки, где сомкнутость древостоев ниже 35–40%. Для каждого участка была оценена его площадь в 1986 и 2016 гг. (данные взяты из вкладки “информация о метке”).

Для выяснения характера залегания снежного покрова и запасов влаги, содержащейся в нем, на заложенных нами высотных профилях в конце февраля–начале марта были проведены снегомерные работы. Глубину снега фиксировали с помощью снегомерной рейки с шагом 1 см. Для определения пространственного распределения снежного покрова по всему профилю снегосъемка состояла из 3–4 проходов поперек склона и 1 прохода вдоль. Измерение выполняли через каждые 2–4 м: вдоль склона, начиная с уровня ниже на 10–20 м границы сомкнутых лесов, и вверх до гребня склона, а поперек склона – на каждом высотном уровне по одному проходу по всей ширине профиля (около 100 проб). На верхнем уровне снегосъемка проходила посередине профиля, а на среднем и нижнем – по заложенным пробным площадкам. Плотность снега измеряли с помощью снегомера ВС–43 в трех точках на каждом высотном уровне: на верхних уровнях – в начале, середине и конце линии измерения глубины снега, на втором и третьем – в середине пробных площадок.

Влажность почвы определяли в начале вегетационного сезона, когда происходит наиболее активное развитие древесных растений, произрастающих в условиях дефицита влаги. Содержание влаги в почве измеряли с помощью электронного влагомера HH2 Moisture Meter фирмы Delta-T с датчиком влажности почвы ML3 ThetaProbe. Измерение влажности проводилось на каждом уровне на 3 учетных площадках размером 20 × 20 м. На втором и третьем высотных уровнях они совпадали с заложенными пробными площадками, а на верхнем учетные площадки равномерно распределяли вдоль склона по срединной линии полигона. На учетных площадках измеряли влажность почвы на поверхности и глубине 10 см по центральным линиям слева направо и снизу вверх (по 10 проб на линию). Для выявления влажности по всему профилю почвы на учетных площадках в 4 точках (центрах квадратов 10 на 10 м) закладывали почвенные разрезы до материнской породы. На почвенных разрезах проводили по 8 измерений в каждом из 3–4 слоев почвы: на поверхности почвы (слой 0–5 см), на глубине 10, 20 и 30 см (если присутствовали). Одновременно проводили описание почвенного профиля и определяли мощность почвенных горизонтов.

**Таблица 1.** Характеристика древостоев на различных высотных уровнях обследованных профилей на склонах горных массивов Крака (Южный Урал)

Профиль	Высотный уровень	Высота над ур. м., м	Крутизна склона, град	Количество деревьев, шт/га			Средние показатели живых деревьев			
				живых	подрост	мертвых	диаметр у основания, см	высота, м	возраст, лет	диаметр кроны, м
Массив Южный Крака										
I	1–2	730–810	30–35	29.0	8.6	5.2	32.1	9.5	152.2	5.2
I	3	690–700	25–30	933.0	950.0	283.0	16.4	8.7	73.7	2.8
II	1	715–750	25–30	20.0	2.4	–	24.8	8.0	138.2	4.3
II	2	705–715	20–25	537.5	137.5	50.0	20.8	7.9	99.1	3.2
II	3	680	20–25	1125.0	875.0	112.5	14.7	7.5	80.0	2.9
III	1	610–650	25–30	39.0	11.0	1.0	29.3	10.4	130.7	5.3
III	2	580–595	20–25	850.0	1533.3	58.3	11.2	5.2	45.6	2.4
III	3	575	20	616.7	433.3	91.7	24.7	13.8	92.8	4.4
IV	1–2	700–800	25–30	33.9	5.7	2.8	28.0	9.7	136.0	4.5
Массив Северный Крака										
I	1	730–760	20	9.9	33.8	0	7.2	2.8	29.5	1.7
I	2	720–680	20–30	708.3	1033.3	150.0	9.9	4.9	39.2	2.1
I	3	650–680	20–25	1025.0	708.3	216.7	12.1	6.9	51.0	2.3
I	4	620–650	20	891.7	66.7	41.7	17.9	12.6	70.1	3.0
II	1	650–700	25	13.8	11.0	2.6	17.8	6.5	45.6	3.6
II	2	630–650	25	358.3	250.0	8.3	15.3	8.7	48.4	3.1
II	3	620–630	20	933.3	366.7	83.3	16.5	10.1	58.4	3.0
III	1	780–900	30	43.5	38.2	1.2	12.8	3.4	47.2	1.9
III	2	750–770	30–25	308.3	600.0	275	13.9	3.8	40.5	1.8
III	3	700–730	20	1066.7	325.0	491.7	20.2	9.9	87.2	3.2
IV	1	710–750	10–15	17.1	27.6	4.0	12.1	3.7	28.7	2.1
IV	2	690–700	20	433.3	566.7	16.7	8.9	4.3	30.7	1.7
IV	3	650–690	20	958.3	133.3	25.0	16.2	9.6	60.1	3.3

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Изменение площади остепненных участков в последние 30–40 лет*

Выявленные нами остепненные участки (всего 943) были сгруппированы на Южном Крака в 31 подрайон, на Центральном Крака (326 участков) – в 7 подрайонов и на Северном Крака (202 участка) – в 9 подрайонов. Их общая площадь составила 6559.8, 1923.6 и 3176.6 га соответственно. Сравнение площади, занимаемой остепненными участками в 1986 и 2016 гг., показало, что она уменьшилась на 17.6% в целом по всему массиву Крака (см. пример на рис. 1). Во всех выделенных подрайонах отмечается уменьшение площади малооблесенных участков, и только в отдельных местах происходило незначительное увеличение их размеров в связи с прохождением там пожаров. Увеличение данных площадей также наблюдается в зонах антропогенного воздей-

ствия, приуроченных к населенным пунктам. Самые значимые изменения произошли на склонах гор Северный Крака, где общая площадь остепненных участков уменьшилась на 28.1%. Уменьшение площади подобных участков на Южном Крака составило в целом 14.1%, на Центральном Крака – 12.1%. Во многих частях массива Крака отмечены участки склонов, которые почти полностью заросли лесом в исследуемый период. Значительное или полное зарастание характерно для участков, имевших в начальный период небольшую площадь (несколько гектаров), или тех, которые приурочены к нижним частям склонов.

*Характеристика древостоев в экотоне лес–горная степь*

На Южном Крака средние показатели диаметра ствола, высоты и возраста деревьев увеличива-

ются от нижнего к верхнему уровню экотона лес–горная степь (см. табл. 1). На верхнем уровне чаще всего встречаются единичные старовозрастные сосны и лиственницы, которые имеют морфометрические показатели, характерные для деревьев, произрастающих в очень жестких условиях, — небольшую высоту при значительных диаметре ствола и возрасте. Количество подростка на верхнем уровне составляет всего 2.4–11.0 шт/га. Очевидно, что в жестких условиях здесь выживают только самые “удачливые” особи, которые попали в более мягкие микроклиматические условия произрастания (тень в дневное время, микропонижение участка произрастания и т.д.). По мере продвижения вниз по склону и при существенном улучшении микроклиматических условий количество молодых деревьев на среднем уровне увеличивается в 15 раз и в 56 раз — на нижнем уровне. Вместе с тем средний возраст и диаметр деревьев уменьшаются, а высота возрастает (см. табл. 1). Численность жизнеспособного подростка также возрастает по мере продвижения вниз по склону.

На Северном Крака средние показатели диаметра, высоты и возраста в отличие от подобных показателей на Южном Крака уменьшаются от нижнего к верхнему уровню экотона (см. табл. 1). На исследованных профилях Северного Крака количество и средний возраст деревьев существенно ниже, чем на Южном Крака и особенно на верхних уровнях. Это указывает на то, что экспансия леса на горные степи на Северном Крака началась немного позже, а условия для выживания подростка древесных растений были менее благоприятны.

В экотоне между лесом и горной степью на Северном Крака по сравнению с Южным количество деревьев изменяется достаточно резко, причем наиболее заметное уменьшение характерно для перехода от среднего к верхнему уровню (см. табл. 1). Количество подростка на исследуемых участках максимально на средних уровнях. Это свидетельствует о том, что на среднем уровне под разреженным материнским пологом создаются наиболее благоприятные условия для прорастания семян и последующего выживания подростка, а на нижних уровнях, в более густом древостое, смертность подростка заметно возрастает из-за существенного увеличения конкуренции его с материнским пологом.

*Особенности условий местопроизрастаний  
и распределения снежного покрова  
на обследованных профилях*

Профили расположены на южных склонах, на высотах между 575 и 900 м над ур. м. По мере продвижения от нижнего к верхнему уровню крутизна склона увеличивается незначительно и в основном колеблется в пределах 20°–30° (см. табл. 1). Но

встречаются отдельные участки, где крутизна намного превышает средний показатель по профилю и достигает 45°. Безлесные участки находятся в основном на высотах выше 700 м над ур. м. и в зависимости от крутизны и экспозиции опускаются вниз по склону до 600 м.

Особенности снегонакопления на массиве Крака характеризуются значительной пространственной неоднородностью и изменчивостью, свойственным горным условиям, и зависят от геоморфологической специфики гор. Из табл. 2 видно, что суммарные средние показатели мощности снежного покрова на Южном Крака не отличаются существенно от Северного Крака — разница составляет 2–10 см. Однако на отдельных профилях глубина снега была на 20–30 см выше по сравнению с остальными. Различия высоты снежного покрова связаны с экспозицией профилей, крутизной склона и направлением господствующих ветров.

На всех профилях высота снежного покрова закономерно уменьшается от нижнего к верхнему высотному уровню. Минимальные и максимальные значения глубины снега варьируют очень сильно даже в пределах одного высотного уровня. Наибольшее варьирование высоты снежного покрова отмечено на границе редколесий (средний высотный уровень), меньше — в редирах (верхний уровень), наиболее равномерное распределение отмечается на границе сомкнутых лесов (нижний уровень). Это может объясняться наиболее выраженным здесь явлением перераспределения снега ветром с расположенной выше части склона, а также повышений в мезорельефе (“ребра” склона) в понижения (лога, впадины), где его высота местами превышает средние значения в 2–3 раза, а на границе сомкнутых лесов и в лесу перенос снега гасится деревьями. Наибольшее варьирование высоты снежного покрова отмечено на профиле III (Шигай), на профиле II (Малый Саргая) на Северном Крака, а также на профиле III (Авдэктэ) на Южном Крака. С вершины хребта ветер сдувает снег на пониженные части склона, и на всех исследуемых профилях глубина снега на гребневой части составляет всего 5–7 см.

Запас влаги напрямую зависит от мощности снежного покрова, поэтому имеет аналогичную динамику (см. табл. 2). Плотность снега в среднем выше на верхнем и среднем высотных уровнях. На Южном Крака в целом наблюдается более плотный снежный покров по сравнению с Северным Крака.

*Характеристика почв и их влажности  
на обследованных профилях*

На всех обследуемых участках почва представляет небольшой по мощности гумусированный слой, обычно включающий в себя большое коли-

**Таблица 2.** Средняя глубина снежного покрова, запасы воды и плотность снега на разных высотных уровнях (1–3) в экотоне лес–горная степь в массиве гор Крака (Южный Урал)

Год	Массив	Профиль	Глубина снега, см			Запасы воды, л/м <sup>2</sup>			Плотность снега, кг/см		
			1	2	3	1	2	3	1	2	3
2017	Южный Крака	I	85.9	88.1	90.4	195.3	223.4	229.1	0.23	0.25	
		II	67.8	82.4	80.5	143.3	162.6	158.8	0.21	0.20	
		III	42.8	62.7	69.4	88.5	126.3	139.8	0.21	0.20	
		<b>В среднем</b>	<b>67.9</b>	<b>79.6</b>	<b>80.1</b>	<b>143.8</b>	<b>173.1</b>	<b>175.9</b>	<b>0.215</b>	<b>0.217</b>	
		Северный Крака	III	27.8	50.1	80.4	68.5	109.4	175.8	0.25	0.22
2018	Южный Крака	I	29.9	49.0	42.2	70.8	103.0	78.5	0.234	0.208	0.186
		II	25.6	28.8	36.4	55.5	57.7	67.6	0.217	0.207	0.186
		III	20.4	27.0	34.9	50.6	47.7	70.3	0.246	0.176	0.201
		VI	26.9	27.6	41.4	48.8	49.2	77.3			
		<b>В среднем</b>	<b>25.7</b>	<b>33.1</b>	<b>38.7</b>	<b>56.4</b>	<b>64.4</b>	<b>73.4</b>	<b>0.232</b>	<b>0.197</b>	<b>0.191</b>
	Северный Крака	I	37.1	43.9	45.0	70.9	81.3	88.2	0.194	0.185	0.196
		II	33.3	38.3	38.2	63.7	67.3	82.8	0.193	0.175	0.218
		III	31.3	38.2	39.9	66.0	92.0	74.8	0.209	0.239	0.188
		VI	61.4	58.2	58.0	110.6	99.9	122.3	0.182	0.174	0.210
		<b>В среднем</b>	<b>37.5</b>	<b>43.7</b>	<b>43.7</b>	<b>73.1</b>	<b>84.1</b>	<b>89.8</b>	<b>0.200</b>	<b>0.195</b>	<b>0.206</b>
2019	Южный Крака	I	33.6	72.7	62.7	64.4	127.4	115.3	0.192	0.175	0.184
		II	37.2	58.4	60.5	62.9	97.4	101.8	0.169	0.167	0.168
		III	42.3	48.7	51.7	113.4	111.8	110.3	0.268	0.239	0.213
		VI	40.0	47.4	63.7	72.6	84.4	119.1	0.182	0.178	0.187
		<b>В среднем</b>	<b>38.3</b>	<b>56.8</b>	<b>59.7</b>	<b>78.4</b>	<b>105.3</b>	<b>111.6</b>	<b>0.203</b>	<b>0.190</b>	<b>0.188</b>
	Северный Крака	I	50.2	52.7	51.5	101.2	95.3	94.2	0.202	0.181	0.183
		II	29.0	46.9	52.5	48.1	80.9	84.6	0.166	0.172	0.161
		III	34.5	63.3	61.1	75.0	123.1	94.9	0.217	0.194	0.155
		VI	32.2	48.7	54.2	64.3	85.2	91.6	0.200	0.175	0.169
		<b>В среднем</b>	<b>36.4</b>	<b>52.9</b>	<b>54.8</b>	<b>72.2</b>	<b>96.1</b>	<b>91.3</b>	<b>0.196</b>	<b>0.181</b>	<b>0.167</b>

чество обломков коренных горных пород. В большинстве случаев этот слой сильнозадерненный из-за переплетения в нем корней растений. На профилях массива Южный Крака на верхнем уровне мощность почв колеблется в среднем от 7.3 см (на г. Большой Башарт) до 14.3 см (на г. Авдэктэ) (табл. 3). На Северном Крака на верхнем уровне толщина слоя почвогрунта составляет всего 5–7 см. Здесь очень часто встречаются обнажения материнской породы, а на уступах и порогах (ступенях) склона отмечается накопление мелкозема. На среднем и нижнем высотных уровнях мощность почв постепенно увеличивается. Средняя глубина почв на среднем уровне варьирует от  $18.6 \pm 7.2$  см на г. Авдэктэ до  $29.8 \pm 9.1$  см на профиле Шигай. На нижнем уровне в целом наблюдается аналогичная картина, как и на среднем, но мощность почвенного профиля более значительная (в среднем 30 см) и более выраженная дифференциация почвенных горизонтов, а также мень-

шее содержание обломков материнской породы. Большие показатели стандартного отклонения указывают на сильное варьирование глубины почвы в пределах одного уровня исследуемого склона. Даже на границе сомкнутых лесов встречаются выходы подстилающей горной породы на дневную поверхность. В редких случаях (в ложбинах стока) глубина почвенного профиля превышает 40 см.

Пространственное распределение влаги в почве зависит напрямую от мощности почвенного профиля и положения в пределах экотона (увеличивается от верхнего к нижнему уровню). Также отмечено, что влажность почвы снижается при увеличении количества мелких камней (щебня) в грунте. Содержание влаги оказалось больше в тех местах, где исследования проводили в более ранние сроки вегетации (см. табл. 3), когда почвы еще в достаточно большой степени насыщены талыми водами (профили Шигай и Центральный

**Таблица 3.** Средняя глубина нижней границы горизонта почвы, влажность почвы и запасы воды в 2018 г. на разных высотных уровнях профилей на массиве Крака (Южный Урал)

Профиль	Уровень	Дата измерения	Глубина нижней границы горизонта почвы, см				Влажность почвы (%) на глубине, см				Запас воды, л/м <sup>2</sup>
			A0	A1	AB	B	5	10	20	30	
<b>Южный Крака</b>											
I	1	19.06	0.5	3.7	–	7.3	9.6				9.6
I	3	19.06	1.9	7.2	11.9	26.5	11.3	13.7	10.5	7.6	33.7
II	1	24.06	0.5	3.5	–	7.5	7.0				7.0
II	2	24.06	1.3	10.4	13.1	22.5	5.8	9.4	8.1		20.4
II	3	24.06	2.2	9.9	11.9	24.5	6.2	9.8	8.3	6.0	24.3
III	1	25.06	0.7	6.7	–	14.3	4.9	9.7			6.4
III	2	25.06	1.2	6.7	9.3	18.6	5.9	8.7	8.7		21.0
III	3	25.06	1.4	5.3	7.2	20.1	7.4	11.0	10.6	7.7	29.2
<b>Северный Крака</b>											
I	1	12.07	0.5	3.4	5.1		6.0				3.6
I	2	12.07	1.1	8.3	10.3	28.9	23.7	28.3	26.3	25.6	79.2
I	3	12.07	0.8	9.0	11.5	30.3	24.4	30.7	27.8	30.2	85.8
II	1	22.07	0.7	3.8	5.5	11.7	29.1				29.1
II	2	22.07	0.9	8.4	10.1	27.3	23.7	28.3	26.3	27.1	80.0
II	3	22.07	1.3	5.6	7.1	25.7	18.5	21.9	21.0	22.0	63.1
III	1	16.06	0.5	3.7	5.3		12.3				7.4
III	2	16.06	1.4	11.1	14.7	29.8	14.6	17.2	17.4	22.0	52.9
III	3	16.06	1.9	6.3	11.8	29.9	11.5	14.1	15.9	12.2	41.8
IV	1	15.06	0.5	3.5	5.0		23.7				14.2
IV	2	15.06	1.6	8.2	12.2	23.8	19.9	23.0	23.5	23.8	68.3
IV	3	15.06	2.7	8.6	11.3	27.5	19.0	24.1	24.5	22.5	69.4

Акбиик), или в течение 2–3 дней после выпадения осадков (Суртанды и Малый Саргая).

Распределение почвенной влаги по горизонтам почвы сходно для всех исследуемых участков. Минимальное количество влаги отмечается в интервале глубин 0–5 см (см. табл. 3). Более высокие показатели в этом горизонте наблюдаются на участках, где хорошо развит живой напочвенный покров и присутствует подстилка. Максимальное содержание влаги отмечается на глубине около 10 см, в наиболее влагоемком, гумусовом слое почвы, где отмечается самое меньшее содержание щебня. Глубже (на 20 и 30 см) содержание влаги постепенно снижается.

#### *Анализ изменений климата в районе исследований*

При сравнении средних многолетних данных (за периоды с 1935 по 1970 и с 1971 по 2004 гг.), собранных на гидрометеостанции (ГМС) “Башгосзаповедник” (расположенной в 3–4 км от мест закладки профилей на Южном Крака), было выявлено, что средние месячные температуры воздуха

в мае, июне и июле стали выше на 0.2–0.6°C, а в августе снизились на 0.1°C. В результате за вегетационный период (май–август) увеличение температур воздуха составило 0.3°C. В октябре–марте средние температуры воздуха отдельных месяцев увеличились на 0.4–1.2°C, что привело в целом к росту средней температуры холодного периода года на 1.0°C. Близкие закономерности отмечены в прилегающих районах. Например, на ГМС Верхнеуральск (в 111 км к северо-востоку) в мае–августе увеличение температуры составило 0.3°C, а в октябре–марте 0.9°C.

При сравнении средних годовых сумм осадков в 1935–1970 и 1971–2004 гг. было отмечено, что в мае и августе произошло увеличение на 4–7 мм, а в июне, июле и сентябре наоборот снижение на 1–6 мм, в целом для теплого периода года увеличение суммы осадков составило 3 мм (1%). В холодный период года (с октября по апрель) повышение суммы осадков (на 3–11 мм) отмечено во все месяцы, что составило в целом для этого периода 41 мм (16.5%).

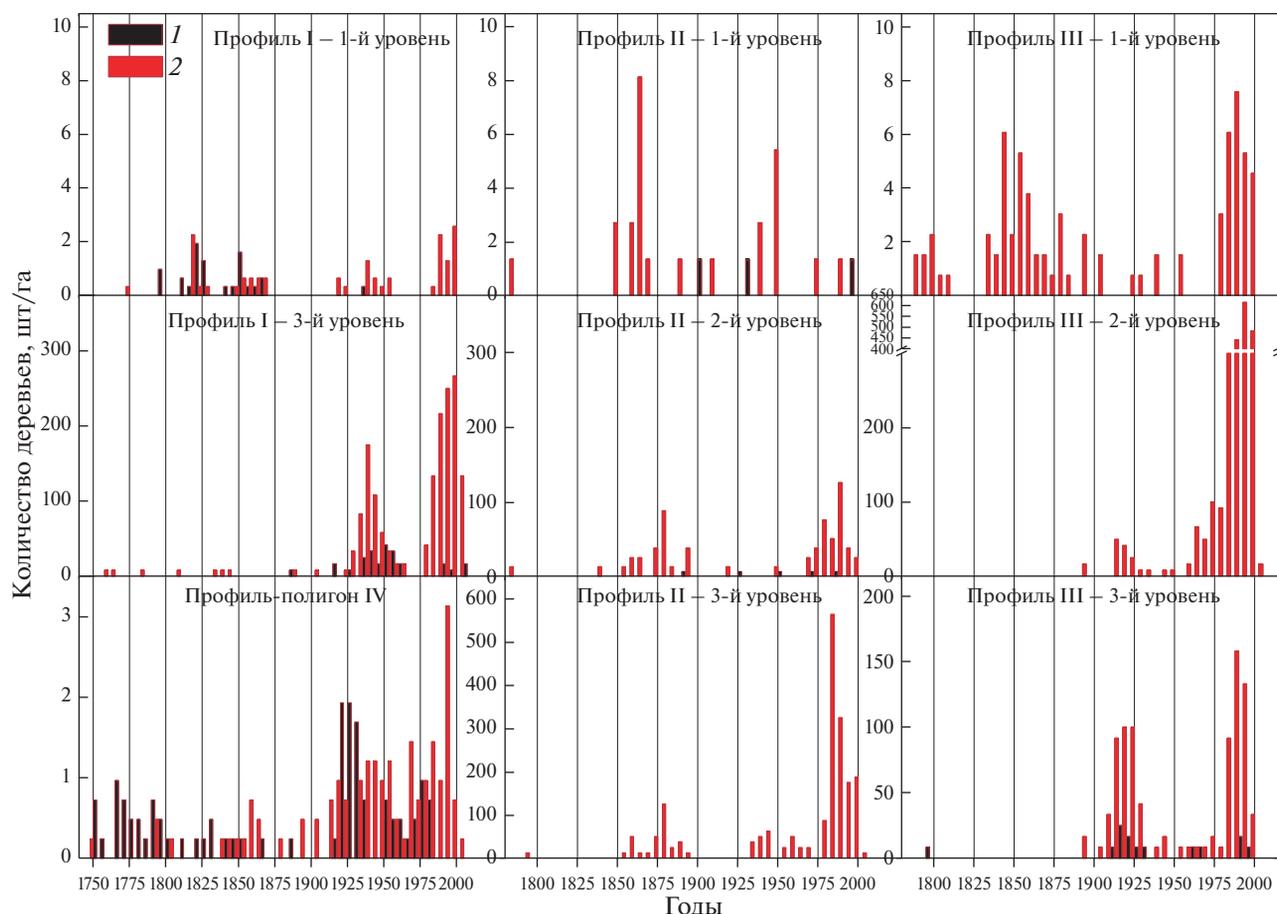


Рис. 2. Возрастная структура древостоев на разных уровнях высотных профилей в массиве гор Южный Крак (здесь и на рис. 3 количество стволов, появившихся в отдельные 5-летние интервалы, например периоду между 1901 и 1905 гг. соответствует обозначение 1905): 1 – лиственница, 2 – сосна.

### Динамика древостоев в экотоне лес–горная степь

В результате анализа возрастной структуры древостоев нами было выявлено, что на исследуемых участках в массиве Южный Крак первые деревья, которые сохранились и сегодня, появились в 1750-х годах на профиле-полигоне IV (рис. 2). На других профилях период появления первых единичных деревьев приходится на 1770–1805 гг., при этом их количество значительно не отличается на разных уровнях. До 1850–1870 гг. возобновление сосны и лиственницы на остепненных склонах Южного Крака происходило относительно равномерно на всех исследуемых профилях. В XX в. на склоне г. Большой Башарт (профиль I) период активного формирования поколения деревьев на всех высотных уровнях пришелся на 1930–1955 гг., другой – на 1980–2000 гг., а пик возобновления отмечен в 1990 г., когда на нижнем уровне появились и дожили до нашего времени 250 деревьев на 1 га.

На горе Башарт (профиль II) также наблюдался один период активного формирования поколения деревьев до начала XX в.: на верхнем уровне

он пришелся на 1850–1870 гг., а на среднем и нижнем – на 1860–1880 гг. Другая волна возобновления на среднем и нижнем уровнях была отмечена, как и на I профиле (см. рис. 2), в период между 1930 и 1955 гг.

В средней и нижней частях профиля III на г. Авдэктэ наиболее активное формирование древостоев сосны происходило в период с 1910 г. по 1930 г. и с 1980 г. по 2005 г., где появлялось и дожило до нашего времени максимум на 1 га по 100 и 160 деревьев за 5 лет соответственно (рис. 3). В верхней части профиля III в отличие от средней и нижней одно из поколений сформировалось в период с 1790 г. по 1810 г. Последующий пик возобновления деревьев был здесь между 1930 и 1950 гг.

На профиле-полигоне IV (см. рис. 2), который отличается мозаичным пространственным распределением деревьев по территории остепненного склона и более высокой долей лиственницы в составе, в возрастной структуре древостоев выделяется несколько поколений, сформировавшихся у лиственницы в периоды с 1750 по 1805 г., с 1820 по 1855 г., с 1915 по 1940 г. и с 1950 по 1985 г.,

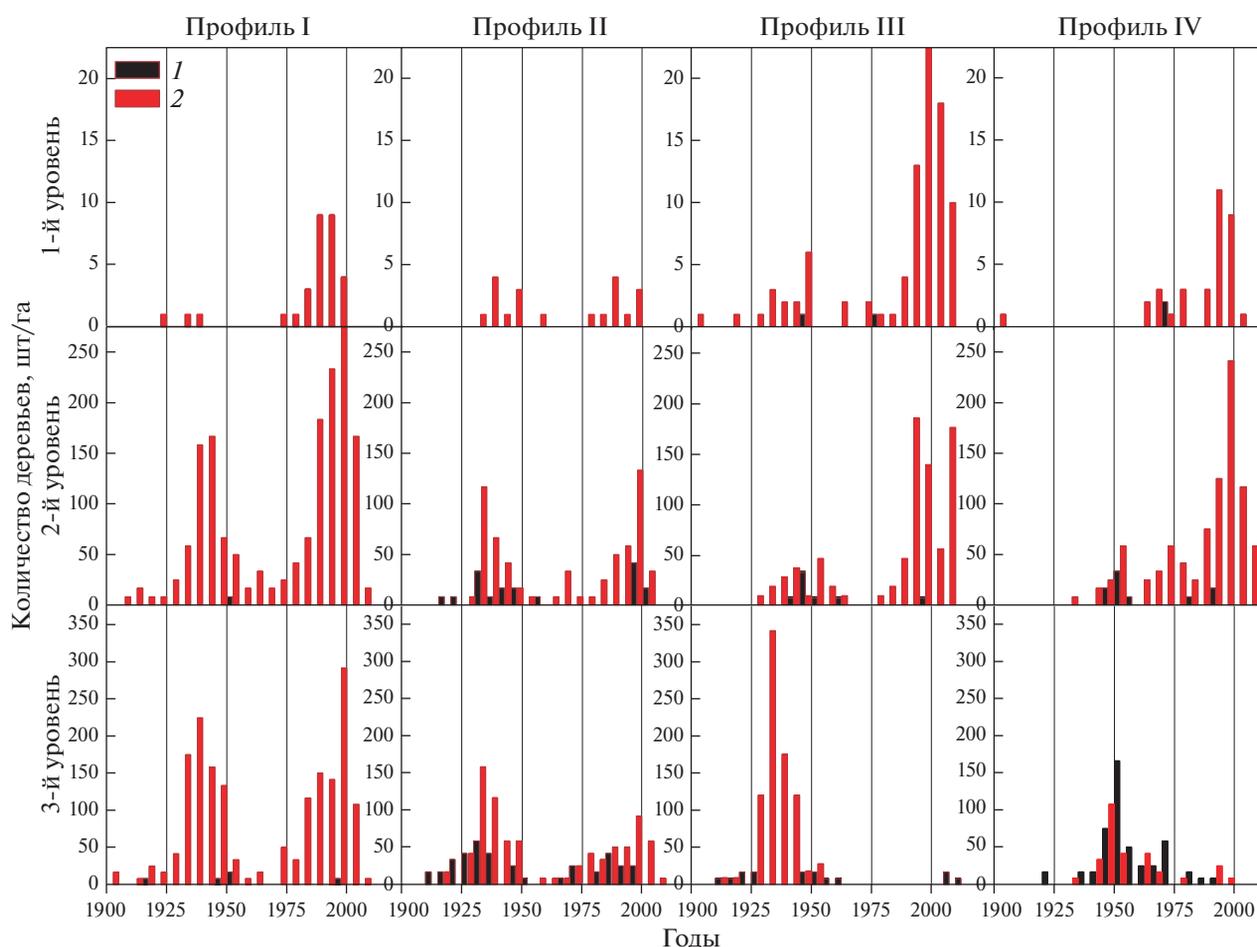


Рис. 3. Возрастная структура древостоев на разных уровнях высотных профилей в массиве гор Северный Крак (количество стволов, появившихся в отдельные 5-летние интервалы): 1 – лиственница, 2 – сосна.

а у сосны в периоды с 1840 по 1870 г., с 1915 по 1930 г., с 1935 по 1960 г. и с 1970 по 2005 г.

На Северном Крак основная масса первых деревьев появилась только после 1800 г., и лишь на профиле III (Шигай) несколько деревьев чуть раньше, а формирование большей части древостоев происходило в XX столетии, что значительно позднее, чем на Южном Крак (см. рис. 3). На исследуемых участках отмечаются два пика массового появления деревьев, которые имеют большую синхронность на всех профилях. Так, первое поколение деревьев на Северном Крак сформировалось с 1925 по 1950 г., второе – с 1975 по 2005 г., что совпадает со второй волной активности возобновления на Южном Крак. На третьем уровне профиля III (Шигай) после 1960 г. молодое поколение отсутствует, что, вероятно, связано с прохождением здесь низового пожара и гибелью подраста. На профиле IV (г. Центральный Акбий) общая картина возрастной структуры отличается от остальных. Здесь на верхнем и среднем уровнях основная часть деревьев появилась после 1960 г. с

пиком возобновления в 2000 г. На нижнем уровне наиболее активное возобновление происходило с 1935 г., равномерно увеличиваясь до 1950 г., а в дальнейшем уменьшаясь по 1990 г. (см. рис. 3).

#### *Влияние локальных условий и климатических факторов на структуру и динамику древостоев*

Как показано выше, наиболее активное формирование сомкнутых древостоев происходило в последние десятилетия в нижних частях остепненных склонов, которые отличаются более высоким запасом влаги в почве по сравнению с верхними частями (см. табл. 3) и на которых происходит более успешное лесовозобновление (см. табл. 1). Это подтверждают результаты анализа связей между количеством учтенного на площадках подроста (см. табл. 1) и запасами влаги в снеге (см. табл. 2) и почве (см. табл. 3), которые показали, что при их увеличении по мере продвижения вниз по профилю высоты на фоне возрастания (в 2–3 раза) густоты древостоев и их общей семен-

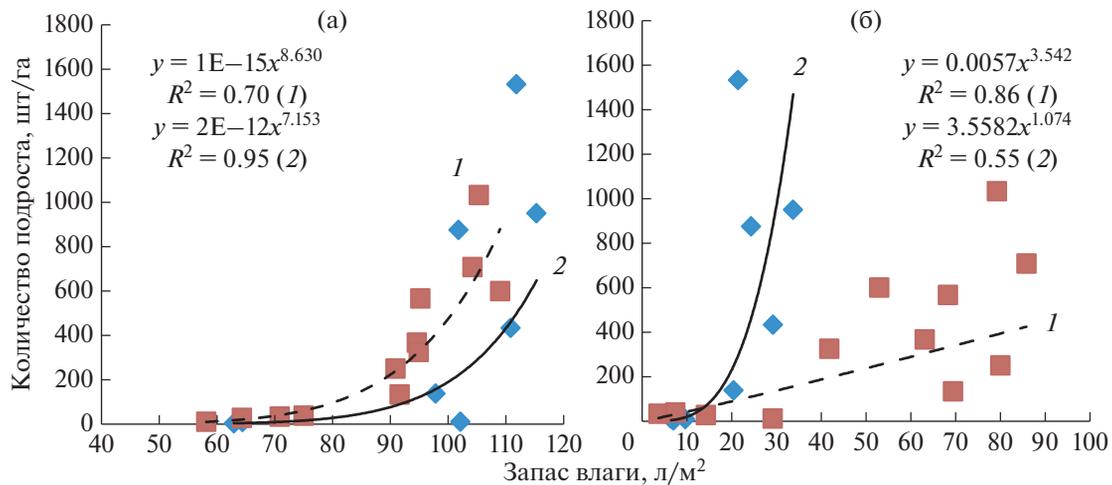


Рис 4. Зависимость между количеством подроста и запасом влаги в снегу в 2019 г. (а) и почве в 2018 г. (б) на обследованных площадках в экотоне лес–горная степь на Южном Крака (1) и Северном Крака (2).

ной продуктивности количество живого подроста возрастает в десятки раз (рис. 4).

Несмотря на то, что рост древесных растений в засушливых районах в значительной степени лимитируется условиями летних месяцев (отрицательные связи с температурами воздуха и положительные – с суммами осадков) [3, 28], тесные положительные связи между количеством деревьев в возрастных группах и суммой осадков в мае–августе ( $R^2 = 0.65$ ) обнаружены нами лишь для периода между 1930 и 1950 гг. и только для древостоев, произрастающих в нижних частях экотона лес–горная степь. Для других периодов и других частей экотона такие связи отсутствовали или были незначимыми.

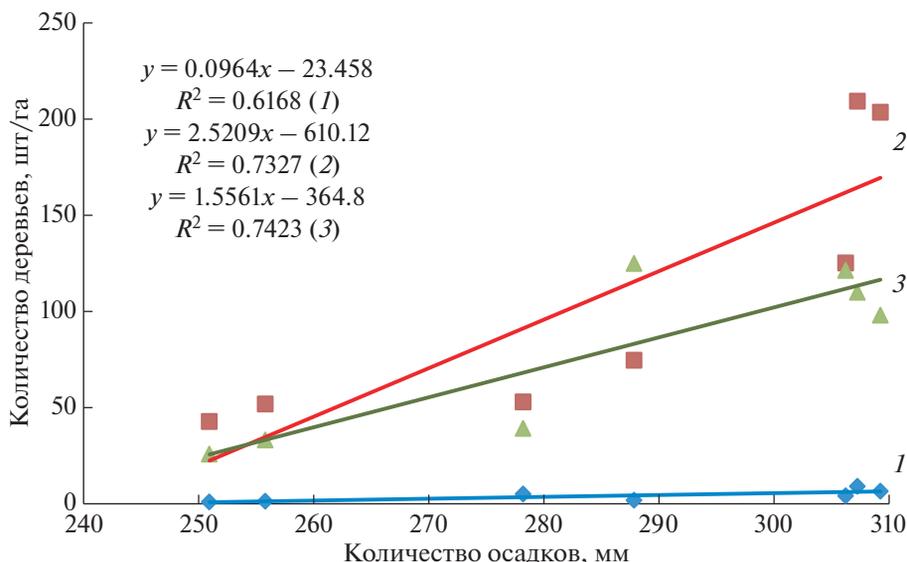
Как видно из рис. 2 и 3, всплеск возобновления в период после 1975 г. происходил активно на всех профилях – как на современной границе сомкнутых лесов и редколесий, так и на участках, прилегающих к горным степям. При этом наблюдается тенденция увеличения доли сосны в составе древостоев по отношению к лиственнице во всех частях склонов. Анализ зависимости осредненного (среднее по 8 профилям) количества деревьев в возрастных группах (по 5-летиям) от суммы осадков предшествующего холодного периода (с октября по апрель) показал, что до 1970 г. влияние зимних осадков на формирование древостоев (появление и последующее выживание деревьев) было не выражено (значимые связи отсутствовали), а в период с 1975 г. по 2005 г. на всех высотных уровнях в переходной зоне от сомкнутого леса до горных степей (рис. 5) наблюдалась явная зависимость ( $R^2 = 0.61–0.74$ ) количества деревьев в возрастных группах от суммы осадков зимних месяцев.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Как было показано выше, в последние десятилетия на склонах гор исследованного района Южного Урала по всему высотному градиенту в переходной полосе лес–горная степь происходило интенсивное возобновление древесных растений. Выявленная экспансия древесной растительности на склонах различной экспозиции (юго-западной, южной и юго-восточной), крутизны (от  $15^\circ–35^\circ$ ) и каменности при отсутствии признаков пожаров и интенсивного выпаса домашнего скота указывает на то, что повсеместное улучшение условий для появления и выживания подроста древесных растений обусловлено влиянием общих для изучаемой территории факторов, которыми могут быть только климатические. Приведенный выше анализ метеоданных свидетельствует о том, что в течение последних 80 лет в этой части Южного Урала, как и в других его районах [13], наблюдались потепление и увлажнение климата, особенно в зимние месяцы.

Следует отметить, что процессы облесения отдельных участков степей и лесостепей характерны для некоторых районов Байкальского региона, которые характеризуются очень схожими с нашим районом условиями [28], а также для некоторых районов Монголии [29]. При этом в условиях дефицита влаги (семиаридных и аридных районах) расширение лесных территорий и увеличение продуктивности лесов исследователи связывают с увеличением доступности влаги в почве, особенно в начале вегетационного сезона [30]. Там, где она уменьшается, отмечают снижение роста древесных растений по причине водного стресса и гибель лесов [4, 31].

Выявленные нами период активного синхронного возобновления и быстрый рост древесных



**Рис. 5.** Зависимость количества деревьев в 5-летних возрастных группах (среднее по всем профилям) от суммы осадков предшествующего холодного периода (с октябрь по апрель), осредненных по пятилетиям в 1975–2005 гг.: 1 – верхний уровень; 2 – средний уровень; 3 – нижний уровень.

растений с 1975 г. по 2005 г. были отмечены также и в других регионах мира [32]. Активное возобновление сосны на участках горных степей описано в последние 20 лет в предгорьях Ильменского хребта (Южный Урал) [33]. На Среднем Урале также отмечалась экспансия древесной растительности в последние 40–50 лет, что в свою очередь существенно сократило площади, занятые экстразональной степной растительностью. Обследование остепненных участков, ранее описанных в окрестностях г. Екатеринбурга, показало, что три из них практически исчезли в результате зарастания сосной [17]. В настоящий момент условия для развития древесной растительности благоприятны даже на участках, где степная растительность сохранялась тысячелетиями [15].

Уменьшение в последние десятилетия площадей, занятых степными сообществами, связывают с такими климатическими изменениями, как повышение температуры и количества осадков в зимний период и снижение влияния антропогенных факторов [7]. Именно в период увеличения количества осадков выявлено массовое появление сосны на степном склоне сопки Большой (район Красноуфимской лесостепи) в 1952–1954 гг., а на степном участке Елизаветинского лога в 1967–1988 гг. Т.И. Казанцева с соавт. [34] также считают, что активное развитие древесных растений в Каменной степи (Воронежская область) с 1972 г. совпадает с возрастанием среднегодовой температуры воздуха, количества осадков и подъемом грунтовых вод. Активное поселение сосны в степных сообществах, которые контактировали с лесными массивами на территории Юго-Западного

Забайкалья в 1988–1993 гг., тоже связывают с циклами увлажнения на фоне снижения антропогенных нагрузок [35].

Известно, что влажность почв в засушливых районах в начале вегетационного сезона в первую очередь зависит от количества осадков, выпавших в предшествующий период (октябрь–апрель). Если жидкие осадки осенью и весной сразу проникают в почву, то степень пополнения запасов почвенной влаги за счет таяния твердых осадков (снега) в значительной мере зависит от глубины промерзания почвы, ее мощности и влагоудерживающих свойств. В горных условиях “потери” влаги зимних осадков на поверхностный сток весной и испарение бывают довольно значительными [36]. На наш взгляд, выявленное нами резкое различие в чувствительности возобновления древостоев к количеству зимних осадков по периодам (до и после 1970 г.) обусловлено снижением степени промерзания поверхностного слоя почвы в связи с повышением температуры воздуха и количества осадков зимой и более быстрым оттаиванием ее весной. Это обстоятельство способствовало увеличению доли проникающей в почву влаги после таяния снега и снижению доли поверхностного стока.

Как видно из табл. 2, в верхних частях склонов высота снежного покрова и запасы влаги, накопленные в нем в течение зимы, в среднем в 2–3 раза меньше, чем в нижних частях склонов. По этой причине под действием высокой инсоляции здесь происходит более быстрое таяние снега весной, а также пересыхание маломощного почвенного слоя летом, что приводит к гибели в течение пер-

вых лет жизни регулярно появляющихся здесь проростков деревьев, так как ведущим фактором выживания в начальный период их роста является почвенная влага [37]. В то же время участки, приуроченные к понижениям в рельефе (ложбины, лога, террасы) и границе сомкнутых лесов, в период весеннего снеготаяния медленнее освобождаются от снежного покрова, кроме того, получают дополнительное увлажнение за счет внутрипочвенного стока талых вод с вышерасположенных территорий, в летний период оказываются более затененными кронами деревьев и поэтому менее прогреваемыми и более увлажненными. Аналогичные результаты получены исследователями при изучении влияния рельефа и экспозиции на увлажненность почв и высоту снежного покрова [31]. Это в целом объясняет более интенсивное лесовозобновление здесь в последние десятилетия на фоне общего увеличения количества зимних осадков. Согласно литературным данным [10], влажность почвы в горах прежде всего определяется высотным положением участка и крутизной склона, а также свойствами и мощностью почвогрунтов, а интенсивность возобновления и состояние древесных растений сильно зависят от экспозиции склона и свойств почв.

Н.В. Золотарева и М.П. Золотарев [7] считают, что скорость облесения степных участков определяется их площадью и близостью лесных массивов, а в случае экстраординарных степей (особенно представленных участками малой площади) любые климатические изменения в сочетании с локальным микроклиматом, создающие благоприятные условия для развития древесной растительности, приводят к полной утрате степной растительности. Вероятно, это определяется как более высоким уровнем потока семян, выпадающих на единицу площади на небольших участках из-за близости кромки леса, так и большим их увлажнением в результате большего накопления на них снежных масс в течение зимы.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На склонах массива гор Крака, в юго-восточной части Южного Урала, в период с 1986 г. по 2015 г. общая площадь остепненных участков сократилась на 17.6% в связи с зарастанием их сомкнутыми лесами. Это связано с тем, что в 1915–1960-х годах, в периоды повышения количества летних осадков, в нижних частях остепненных склонов происходило интенсивное лесовозобновление, которое привело в последующем к увеличению густоты древостоев и смещению границ сомкнутых лесов вверх по склонам. В последние 35–40 лет в связи с повышением количества зимних осадков также отмечено активное возобновление сосны и лиственницы как на границе сомкнутых лесов, так и выше по склонам. Это мо-

жет привести в будущем, при отсутствии пожаров и увеличении количества осадков, к еще большему сокращению площади остепненных участков в этом районе Урала.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта РФФИ № 15-05-05014 и госбюджетной тематике ИЭРиЖ УрО РАН. Коллектив авторов благодарит М.О. Бубнова и А.А. Петрову за помощь в сборе полевого материала.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Замолодчиков Д.Г.* Оценка климатогенных изменений разнообразия древесных пород по данным учетов лесного фонда // *Успехи совр. биол.* 2011. Т. 131. № 4. С. 382–392.
2. *Кокорин А.О., Смирнова Е.В., Замолодчиков Д.Г.* Изменение климата. М.: Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2013. 220 с.
3. *Кукарских В.В.* Влияние климатических факторов на радиальный прирост сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в лесостепных зонах Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2009. 22 с.
4. *Allen C.D., Macalady A.K., Chenchouni H.* et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests // *Forest Ecology and Management.* 2010. V. 259. № 4. P. 660–684.
5. *Моисеев П.А., Ван дер Меер, Риглинг А., Шевченко И.Г.* Влияние изменений климата на формирование поколений ели сибирской в подгольцовых древостоях Южного Урала // *Экология.* 2004. № 3. С. 1–9. [*Moiseev P.A., Meer Van der, Rigling A., Shevchenko I.G.* Effect of climatic changes on the formation of Siberian spruce generations in subglotsy tree stands of the Southern Urals // *Rus. J. of Ecology.* 2004. V. 35. № 3. P. 135–143.]
6. *Моисеев П.А., Гайсин И.К., Бубнов М.О., Моисеева О.О.* Динамика древесной растительности на участках остепненных склонов Южного Крака в последние 80 лет // *Экология.* 2018. № 2. С. 157–162. [*Moiseev P.A., Bubnov M.O., Moiseeva O.O., Gaisin I.K.* Dynamics of tree vegetation in steppified areas on the slopes of the Southern Kraka massif during the past 80 years // *Rus. J. of Ecology.* 2018. V. 49. № 2. P. 190–195.]
7. *Золотарева Н.В., Золотарев М.П.* Феномен облесения степных участков на Среднем Урале и его вероятные причины // *Экология.* 2016. № 6. С. 414–425. [*Zolotareva N.V., Zolotarev M.P.* The phenomenon of forest invasion to steppe areas in the Middle Urals and its probable causes // *Rus. J. Ecol.* 2017. V. 48. № 1. P. 21–31.]
8. *Harsch M., Hulme P., McGlone M., Duncan R.* Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming // *Ecology Letters.* 2009. V. 12. № 1. P. 1040–1049.
9. *Dulamsuren C., Hauck M., Leuschner C.* Recent drought stress leads to growth reductions in *Larix sibirica* in the western Khentey, Mongolia // *Global Change Biology.* 2010. № 16. P. 3024–3035.
10. *Anenkhonov O., Korolyuk A., Sandanov D.* et al. Soil-moisture conditions indicated by field-layer plants help

- identify vulnerable forests in the forest-steppe of semi-arid Southern Siberia // *Ecological Indicators*. 2015. V. 57. P. 196–207.
11. *Абакумова В.Ю., Малых О.Ф., Вахнина И.Л.* Усыхание березовых лесов в Российской части бассейна реки Онон в конце 20—начале 21 века // *География и природные ресурсы*. 2017. № 1. С. 163–170.
  12. *Liu H., Park Williams A., Allen C.D., et al.* Rapid warming accelerates tree growth decline in semi-arid forests of Inner Asia // *Global Change Biology*. 2013. V. 19. № 8. P. 2500–2510.
  13. *Моисеев П.А., Бубнов М.О., Дэви Н.М., Нагимов З.Я.* Изменение структуры и фитомассы древостоев на верхнем пределе их произрастания на Южном Урале // *Экология*. 2016. № 3. С. 163–172. [*Moiseev P.A., Bubnov M.O., Devi N.M., Z.Ya. Nagimov.* Changes in the structure and phytomass of tree stands at the upper limit of their growth in the Southern Urals // *Rus. J. Ecol.* 2016. V. 47. № 3. P. 219–227.]
  14. *Ямалов С.М., Баянов А.В.* Синтаксономия степной растительности Южного Урала // *Изв. Самар. науч. центра РАН*. 2012. Т. 14. № 1. С. 1420–1424.
  15. *Князев М.С., Золотарёва Н.В., Подгаевская Е.Н.* Реликтовые фрагменты лесостепи в Зауралье // *Ботан. журн.* 2012. Т. 97. № 10. С. 28–44.
  16. *Жирнова Т.В., Ямалов С.М., Миркин Б.М.* Степи Башкирского государственного природного заповедника: анализ вклада ведущих факторов и синтаксономия // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 2007. Т. 112. Вып. 5. С. 36–45.
  17. *Баландин С.В.* Динамика степной растительности Уктусских гор (Средний Урал) // *Ботан. журн.* 2001. Т. 86. № 5. С. 103–110.
  18. *Сизых А.П., Воронин В.И.* Структурно-динамическая организация растительных сообществ, формирующихся в зоне контакта леса и азональных (экстразональных) степей, а также внутризональных лесостепей в бассейне оз. Байкал // *Изв. Иркутского гос. ун-та. Серия “Биология. Экология”*. 2011. Т. 4. № 3. С. 36–40.
  19. *Волков Д.А.* Дистанционный мониторинг многолетней динамики границы леса и горной степи в Башкирском заповеднике: методика и результаты // *Уральский экологич. вестн.* 2017. № 1. С. 24–28.
  20. *Жирнова Т.В.* Растительность горных степей Башкирского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 24 с.
  21. *Ожиганов Д.Г.* Геология хребта Урал-Тау и района перидотитового массива Южный Крак // *Труды Баш. геол. упр. М.; Л.: Госгеолитиздат*, 1941. 103 с.
  22. *Крашенинников И.М.* Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена // *Географические работы*. М.: Изд-во геогр. литературы, 1954. С. 129–173.
  23. *Агроклиматические ресурсы Башкирской АССР*. Л.: Гидрометеоздат, 1976. 235 с.
  24. *Тишин Д.В.* Дендрэкология (методика древесно-кольцевого анализа). Казань: Казанский ун-т, 2011. 33 с.
  25. *Санников С.Н., Санникова Н.С.* Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М.: Наука, 1985. 149 с.
  26. *Капралов Д.С., Шиятов С.Г., Моисеев П.А., Фомин В.В.* Изменения в составе, структуре и высотном положении мелколесий на верхнем пределе их произрастания в горах Северного Урала // *Экология*. 2006. № 6. С. 403–409. [*Kapralov D.S., Shiyatov S.G., Moiseev P.A., Fomin V.V.* Changes in the composition, structure, and altitudinal distribution of low forests at the upper limit of their growth in the Northern Urals mountains // *Rus. J. Ecol.* 2006. V. 37. № 6. P. 367–372.]
  27. *Кучеров С.Е.* Реконструкция летних осадков на Южном Урале за последние 375 лет на основе анализа радиального прироста лиственницы Сукачева // *Экология*. 2010. № 4. С. 248–256. [*Kucherov S.E.* Reconstruction summer precipitation of in the Southern Urals over the last 375 years based on analysis of radial increment in the Siberian larch // *Rus. J. Ecol.* 2010. V. 41. № 4. P. 284–292.]
  28. *Sizykh A.P.* Afforestation of Extrazonal Steppes in the Baikal Region // *Open Access Library J.* 2016. № 3. P. 1–4.
  29. *Klinge M., Dulamsuren C., Erasmi S. et al.* Climate effects on vegetation vitality at the treeline of boreal forests of Mongolia // *Biogeosciences*. 2018. V.15. № 5. P. 1319–1333.
  30. *Zhang X., Manzanedo R.D., D’Orangeville L. et al.* Snowmelt and early to midgrowing season water availability augment tree growth during rapid warming in southern Asian boreal forests // *Global Change Biology*. 2019. V. 25. P. 3462–3471.
  31. *Guarin A., Taylor A.H.* Drought triggered tree mortality in mixed conifer forests in Yosemite National Park, California, USA // *Forest Ecology and Management*. 2005. № 218. P. 229–244.
  32. *Xu C., Liu H., Anenkhonov O.A. et al.* Long-term forest resilience to climate change indicated by mortality, regeneration, and growth in semiarid southern Siberia // *Global Change Biology*. 2017. № 23. P. 2370–2382.
  33. *Золотарева Н.В.* Некоторые аспекты динамики экстразональных степей Южного Урала // *Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Мат-лы всеросс. конф. СПб., 2011. Т. 2. С. 84–87.*
  34. *Казанцева Т.И., Бобровская Н.И., Пащенко А.И., Тищенко В.В.* Динамика растительности 100-летней степной залежи каменной степи (Воронежская область) // *Ботан. журн.* 2008. Т. 93. № 4. С. 620–634.
  35. *Сизых А.П., Воронин В.И.* Почвенно-геоботаническое профилирование в изучении сообществ контакта “лес–экстразональная степь” и зональной лесостепи (Байкальский регион) // *Экология*. 2013. № 2. С. 83–89. [*Sizykh A.P., Voronin V.I.* Soil-geobotanical profiling in studies on communities of the forest-extrazonal steppe junction and zonal forest-steppe (the Baikal region) // *Rus. J. of Ecology*. 2013. V. 44. № 2. P. 93–99.]
  36. *Sato H., Kobayashi H., Iwahana G., Ohta T.* Endurance of larch forest ecosystems in eastern Siberia under warming trends // *Ecology and Evolution*. 2016. V. 6(16). P. 5690–5704.
  37. *Санников С.Н.* Возрастная биология сосны обыкновенной в Зауралье // *Восстановительная и возрастная динамика лесов на Урале и в Зауралье* // *Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1976. Вып. 101. С.124–165.*