

УДК [581.55]:470.55/.58

ИЗМЕНЕНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ЮЖНОГО УРАЛА СО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЫ XX в.

© 2021 г. Н. И. Федоров^а, *, В. Б. Мартыненко^а, С. Н. Жигунова^а,
О. И. Михайленко^б, Г. В. Шендель^а, Л. Г. Наумова^с

^аУфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН,
Россия 450054 Уфа, просп. Октября, 69

^бУфимский государственный нефтяной технический университет,
Россия 450062 Уфа, ул. Космонавтов, 1, корп. 1

^сБашкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы,
Россия 450008 Уфа, ул. Октябрьской революции, 3-а

*e-mail: fedorov@anrb.ru

Поступила в редакцию 30.05.2020 г.

После доработки 10.07.2020 г.

Принята к публикации 10.08.2020 г.

С использованием тематических карт распространения широколиственных древесных видов *Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds. в центральной части Южного Урала, созданных с использованием картографических материалов лесоустройств, проведенных в 70-е годы XX в. и начале XXI в., проанализировано изменение их распространения после прекращения экстремально холодных зим в конце 70-х годов XX в. Аномальные зимние температуры наиболее сильно повлияли на распространение *A. platanoides* и *U. glabra*. В настоящее время наблюдается увеличение распространения всех широколиственных пород и сдвиг границ их распространения на восток на левобережье р. Белой.

Ключевые слова: изменение климата, широколиственные леса, фиторазнообразие, Южный Урал

DOI: 10.31857/S0367059721020050

Как известно, Уральский хребет стал естественной физико-географической границей для распространения многих видов неморального комплекса, что во многом связано с континентальностью климата. Хребет является преградой на пути влажных и теплых атлантических воздушных масс. По этой причине на западном макросклоне и в его предгорьях климат более влажный и теплый, он более благоприятен для формирования широколиственных лесов и сопутствующих им вторичных лугов. На восточном макросклоне климат более континентальный, что обусловило господство гемибореальных светлохвойно-мелколиственных лесов западно-сибирского типа и степных сообществ. В центрально-возвышенной части Южного Урала (ЮУ) широко представлены темнохвойные бореальные и смешанные широколиственно-темнохвойные леса. Стык разных лесных биомов породил экотонный эффект регионального масштаба, который проявляется во взаимопроникновении в растительные сообщества видов трех флоро-ценотических комплексов — неморального, бореального и гемибореального, и

повышении за счет этого видового богатства сообществ лесов [1–5].

В направлении с запада на восток в Южно-Уральском регионе из состава насаждений исчезают *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds. и *Tilia cordata* Mill. Далее на восток от Уральских гор на Кузнецком Алатау есть изолированный липовый остров [6]. Таким образом, на ЮУ проходит восточная граница основных видов лесообразователей неморальных широколиственных лесов европейской части России.

Одним из выдающихся специалистов в изучении широколиственных лесов ЮУ был П.Л. Горчаковский [1, 2, 7], труды которого актуальны и востребованы в настоящее время. Прошло 40 лет с опубликования его фундаментальной монографии “Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала” [7], в которой он обобщил результаты 20-летних исследований распространения *T. cordata*, *Q. robur*, *A. platanoides* и *U. glabra* на Урале. В дальнейшем эти данные для ЮУ были детализированы Г.В. Поповым [3], который создал тематические карты распро-

странения древесных видов на основе материалов лесоустройств лесхозов Башкирии, проведенных в начале 70-х годов XX в.

Границы широколиственных лесов на ЮУ с 70-х годов XX в. не изучали, но на примере хвойных и мелколиственных пород было показано, что на распространение древесных видов на Урале оказывают сильное влияние не только лесохозяйственная деятельность, но и изменение климата [8], которое проявляется прежде всего в увеличении сомкнутости ранее разреженных лесных сообществ и “подъеме” березовых и хвойных лесов по склонам, что приводит к смещению границы лес–тундра [9–15].

Известно, что на распространение *A. platanoides*, *Q. robur* и *U. glabra*, обладающих пониженной зимостойкостью, существенно влияли повторяющиеся до конца 70-х годов XX в. аномальные зимние температуры. Среди холодных зим во второй половине XX в. выделялась зима 1968/69 г., когда в январе–феврале температура ниже -30°C держалась в течение 26 дней, а в течение 9 дней – ниже -40°C , а также зима 1978/79 г., когда температура доходила до $-47...-48^{\circ}\text{C}$. На состояние деревьев также влияли весенние заморозки. Так, в мае 1969 г. в период начала распускания листьев температура дважды опускалась ниже -10°C . Отсутствии сильных морозов, начиная с 80-х годов XX в., создало более благоприятные условия для произрастания широколиственных видов.

Цель данной работы – анализ изменения распространения широколиственных древесных пород на восточной границе их ареала в центральной части ЮУ, в том числе на территории геопарка “Торатау”, с 60–70-х годов XX в.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – широколиственные древесные породы (*Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L., *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds.), произрастающие в предгорных и низкогорных широколиственных лесах западного макросклона ЮУ (территория геопарка “Торатау”) и заходящие в зону распространения сосново-березово-лиственничных лесов в среднегорной части ЮУ. Для анализа распространения этих пород в начале 70-х годов XX в. нами были оцифрованы тематические карты их распространения по Республике Башкортостан, созданные Г.В. Поповым [3] на основе таксационных описаний о присутствии и доминировании древесных видов в составе лесной растительности, а также данных лесников об изолированных находках широколиственных видов.

Для характеристики современного распространения использовали оцифрованные материалы лесоустройств Авзянского, Макаровского, большей части Гафурийского и, частично, Бур-

зянского лесхозов, проведенных в 2003–2005 гг. Эта территория расположена между $53^{\circ}15'$ и $54^{\circ}03'$ с.ш. и $56^{\circ}40'$ и $58^{\circ}00'$ в.д. и занимает площадь около 9.5 тыс. км² (рис. 1). Созданная ГИС-карта включает 59540 полигонов, соответствующих выделам кварталов лесоустройств, для которых в атрибутивную таблицу была добавлена информация таксационных описаний о долевом участии древесных видов в древостое, их бонитете, возрасте и др. На основе ГИС-карты были созданы тематические карты современного распространения анализируемых видов. Информация на этих картах была дополнена данными о не отмеченных ранее местообитаниях широколиственных видов, выявленных в ходе экспедиционных работ в 2018–2019 гг. Оцифровку растровых картографических материалов и создание тематических ГИС-карт проводили в программе QGIS 2.18.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Тематические ГИС-карты распространения широколиственных древесных видов (*T. cordata*, *A. platanoides*, *U. glabra*, *Q. robur*) на западном макросклоне и в центральной части ЮУ в начале 70-х годов XX в. и начале XXI в. приведены на рис. 2–5. На основе их анализа установлено, что восточная граница массового распространения широколиственных лесов проходит по системе хребтов Зильмердак – Баштин – Большой Калу и в целом совпадает с областью массового распространения наиболее холодоустойчивого вида *T. cordata*.

T. cordata – наиболее распространенный древесный вид на западном макросклоне ЮУ, образующий как монодоминантные, так и смешанные с другими видами древостои. В центральной части ЮУ липа также наиболее распространена по сравнению с другими широколиственными видами. В целом восточная граница распространения *T. cordata* на тематической карте Г.В. Попова совпадает с данными П.Л. Горчаковского, однако последний указывал на наличие нескольких изолированных местообитаний (куртин) липы на левобережье р. Белой, которых нет на карте Г.В. Попова. Их отсутствие в начале 70-х годов XX в. может быть связано с проведением в этот период сплошных рубок. Сравнение современного распространения *T. cordata* с картографическими данными по распространению этого вида в начале 70-х годов XX в. показало, что в целом доминирование липы в древесном ярусе сохранилось на тех же территориях, но при этом произошел сдвиг границы распространения лесов с участием вида на восток, в том числе на левобережье р. Белой на 10–12 км (рис. 2). Продвижению липы способствуют ее успешное семенное размножение под пологом сосново-березовых лесов и выборочные рубки сосны и березы [16].

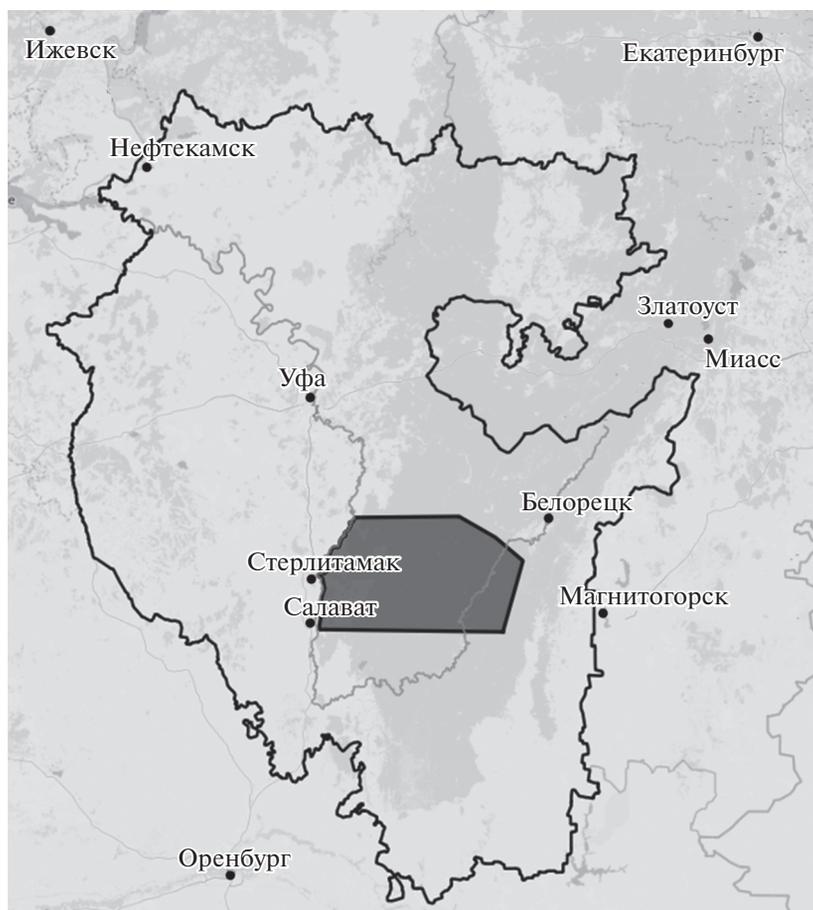


Рис. 1. Территория исследования изменения распространения широколиственных древесных пород в центральной части Южного Урала с 70-х годов XX в.

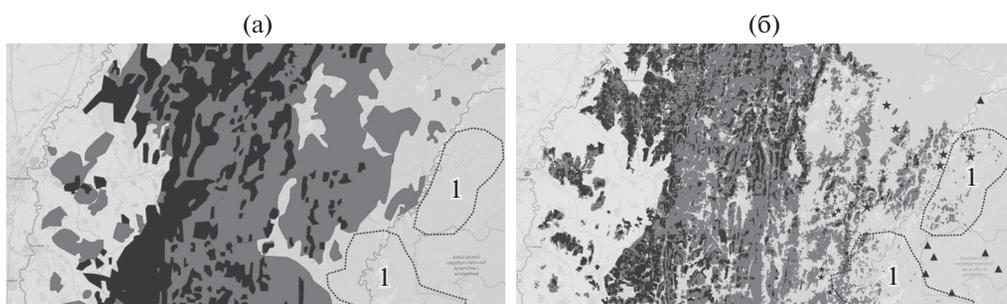


Рис. 2. Изменение распространения *Tilia cordata* Mill. с начала 70-х годов XX в.: а – распространение в начале 70-х годов XX в., б – в начале XXI в., дополненное данными 2014–2019 гг. (новые местообитания отмечены звездочками); черный цвет – доминирование, серый – присутствие в древесостое, изолированные местообитания отмечены треугольниками; 1 – зоны появления вида в древесном ярусе.

Другие широколиственные древесные породы менее распространены, чем *T. cordata*, и реже образуют чистые древостои. До начала интенсивной эксплуатации лесов вторым по значимости лесообразующим видом был *Q. robur*. В настоящее время в увалисто-холмистой полосе западного макросклона ЮУ леса с доминированием низко-

бонитетного дуба встречаются преимущественно на крутых инсолируемых склонах и вершинах увалов. Более высокобонитетные дубняки на относительно пологих склонах были вырублены и заместились преимущественно на липово-кленово-ильмовые леса, в которых дуб представлен в основном единичными крупными деревьями и

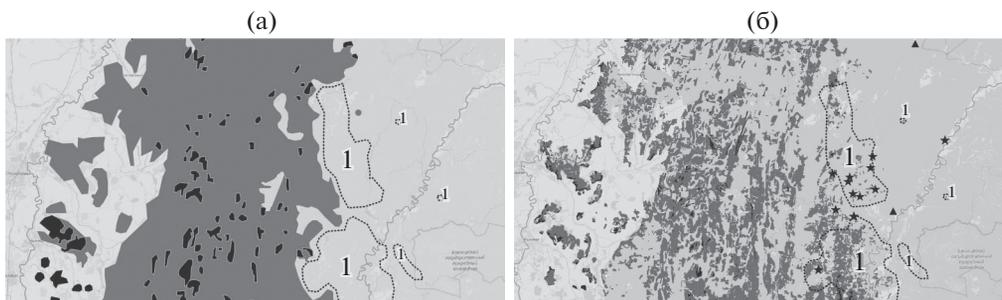


Рис. 3. Изменение распространения *Quercus robur* L. с начала 70-х годов XX в.: а – распространение в начале 70-х годов XX в., б – в начале XXI в., дополненное данными 2014–2019 гг. (новые местообитания отмечены звездочками); черный цвет – доминирование, серый – присутствие в древостое, изолированные местообитания отмечены треугольниками; 1 – зоны появления вида в древесном ярусе.

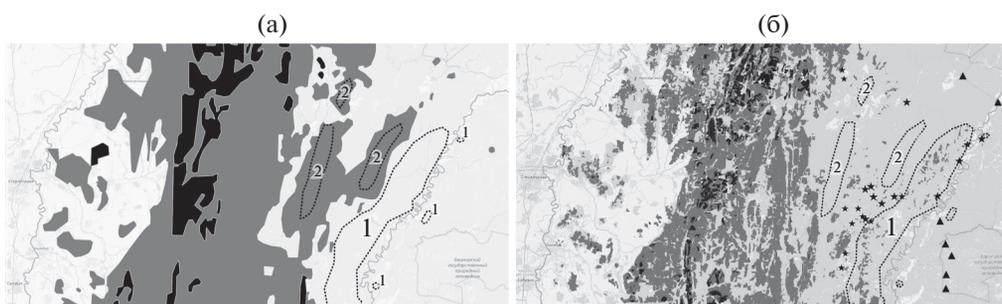


Рис. 4. Изменение распространения *Acer platanoides* L. с начала 70-х годов XX в.: а – распространение в начале 70-х годов XX в., б – в начале XXI в., дополненное данными 2014–2019 гг. (новые местообитания отмечены звездочками); черный цвет – доминирование, серый – присутствие в древостое, изолированные местообитания отмечены треугольниками; 1 – зоны появления вида в древесном ярусе, 2 – зоны выпадения вида из древесного яруса.



Рис. 5. Изменение распространения *Ulmus glabra* Huds. с начала 70-х годов XX в.: а – распространение в начале 70-х годов XX в., б – в начале XXI в., дополненное данными 2014–2019 гг. (новые местообитания отмечены звездочками); черный цвет – доминирование, серый – присутствие в древостое, изолированные местообитания отмечены треугольниками; 1 – зоны появления вида в древесном ярусе, 2 – зоны выпадения вида из древесного яруса.

подростом. В центральной части ЮУ он встречается на прогреваемых верхних частях склонов хребтов в составе сложных сосняков, в древостой которых могут входить также липа и осина. На распространение дуба существенное влияние оказали аномально низкие зимние температуры, продолжавшиеся до конца 70-х годов XX в. Ослабление крупных деревьев дуба в первом ярусе привело к их постепенному усыханию, и, согласно данным ле-

соустройств, в среднегорной части района исследования (Авзянский лесхоз) с 1989 г. по 2003 г. площади лесов с доминированием дуба снизились на 23%. В целом по Республике Башкортостан с 1966 г. по 2016 г. площади лесов с доминированием дуба и клена уменьшились почти в 3 раза [17].

Из рис. 3 видно, что усыхание дуба на западном макросклоне ЮУ и в его среднегорной части

привело не только к уменьшению площади лесов с доминированием этого вида, но и его отсутствию в древостое в ряде мест, где в начале 70-х годов XX в. его участие было небольшим. Отсутствие с начала 1980-х годов сильных морозов привело к частичному восстановлению позиций вида и расширению его границ в южной части района исследований на восток на 10–15 км, в том числе за счет выхода в основной ярус сохранившегося крупного подроста. Причем при лесоустройстве в 2003 г. дуб был уже отмечен в составе древостоя на левобережье, а во время наших экспедиций в 2018–2019 гг. — на правобережье р. Белой, где этот вид не был обнаружен П.Л. Горчаковским и не отмечен на тематической карте Г.В. Попова.

Вид *A. platanoides* доминирует в смешанных широколиственных лесах чаще, чем дуб, особенно в восточной части горных широколиственных лесов западного макросклона ЮУ. При этом клен менее распространен в среднегорной части ЮУ по сравнению с дубом, что связано с его более ранним сезонным развитием и большим повреждением поздними весенними заморозками. Восточная граница распространения *A. platanoides* на тематической карте Г.В. Попова совпадает с данными П.Л. Горчаковского.

Из рис. 4 видно, что площади лесов с доминированием клена на западном макросклоне ЮУ, как и площади дубняков, сильно уменьшились. В отличие от дуба сокращение площадей лесов с доминированием клена после морозных зим в конце 70-х годов XX в. произошло преимущественно на восточной границе распространения вида. После прекращения экстремально холодных зим наблюдается увеличение участия клена в смешанных древостоях (что особенно выражено в перестойных сосново-березовых лесах), наиболее заметное на восточной границе распространения вида, где она сместилась на восток на 8–10 км. Кроме того, уже при лесоустройстве 2003 г. отмечались небольшие участки лесов с участием клена на левобережье р. Белой. Их наличие было подтверждено нами во время экспедиций 2018–2019 гг. Появление таких участков связано с увеличением плодоношения клена и его внедрением под полог разреженных перестойных сосново-березовых лесов, а также формированием подроста на вырубках с последующим выходом части подроста в древесный ярус, особенно при выборочной рубке хвойных пород [18].

На западном макросклоне и в центральной части ЮУ наименьшее распространение среди широколиственных древесных видов имеет *U. glabra*. Этот вид практически не образует чистые древостои и обычно встречается во втором и реже в первом ярусах смешанных широколиственных лесов. Граница распространения *U. glabra* на тематической карте Г.В. Попова совпадает с данны-

ми П.Л. Горчаковского. Из рис. 5 видно, что площади лесов с участием ильма на западном макросклоне ЮУ уменьшились, а восточная граница массового распространения этого вида в средней и северной частях анализируемой территории на момент лесоустройства 2003 г. сдвинулась на запад на 30–40 км, что стало следствием не только ослабления деревьев под влиянием морозных зим, но и всплеск численности насекомых-вредителей. Так, после холодной зимы в 1976 г. наблюдались вспышки насекомых-вредителей (заболонника большого ильмового *Scolytus scolytus* F. и заболонника струйчатого *Scolytus multistriatus* Marsch.), обусловивших массовое распространение у ильма “голландской болезни” (графиоза), возбудителем которой является гриб *Graphium ulmi* Schwarz. В целом по сравнению с 60-ми годами XX в. площадь ильмовых лесов в Республике Башкортостан сократилась в 2 раза [19]. Тем не менее ильм встречается достаточно часто в подросе и даже выходит во второй ярус древостоя в ряде мест, где он отсутствовал в середине XX в., в том числе и на левобережье р. Белой.

Широколиственные виды присутствуют в сообществах смешанных сосново-березовых лесов, травяной ярус которых наряду с гемибореальными видами класса *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* Ermakov, Koroljuk et Latchinsky 1991 содержит типичные виды неморального комплекса класса *Carpino-Fagetea* Jakucs ex Passarge 1968. При этом по флористическому составу нижних ярусов участки леса, на которых в древесном ярусе выявлены ранее не встречавшиеся широколиственные виды, не отличаются от участков экотонных смешанных лесов, в которых широколиственные виды присутствовали в основном древесном ярусе в 60–70-х годах XX в. Это свидетельствует о том, что расширение распространения широколиственных древесных видов в настоящее время происходит преимущественно на местах их прежнего произрастания.

ОБСУЖДЕНИЕ

Современная граница распространения широколиственных видов на ЮУ формировалась после окончания среднего суббореального теплого максимума [20], когда средняя годовая температура упала на 1–2.5°C [21]. При ксерофитизации и похолодании климата в центральной части ЮУ происходили постепенное выпадение дуба и сужение распространения ильма и клена до границ наиболее прогреваемых участков. Почти сплошной массив широколиственных и хвойно-широколиственных южно-уральских лесов распался на широколиственные леса западного макросклона и низкогорий ЮУ и единичные изолированные местообитания широколиственных пород восточнее границы основного распространения,

которые находятся в окружении экотонных смешанных сообществ с доминированием в древесном ярусе светлохвойных и мелколиственных видов деревьев [22]. В зависимости от комплекса условий произрастания, и прежде всего температурного режима, в составе экотонных сообществ присутствуют липа, клен и ильм в подросте или в виде единичных деревьев во втором ярусе. В сохранении данных видов в этих местообитаниях при изменении климата ведущую роль играли вегетативное размножение и способность к произрастанию под пологом сосново-березовых лесов. Наиболее морозоустойчивая липа за счет способности к интенсивному возобновлению порослью от пня распространена более широко и сохраняет свое присутствие в подросте значительно восточнее других видов, в том числе на территории Башкирского государственного заповедника (см. рис. 2).

Рассматриваемый нами интервал времени, за который произошли описанные изменения распространения широколиственных древесных видов, условно делится на два периода. В первый из них, длившийся до конца 80-х годов XX в., были часты экстремально холодные зимы и весенние заморозки, что в сочетании со вспышками численности насекомых-вредителей и заболеваний деревьев ослабляло широколиственные древесные виды. Из-за экстремальных климатических явлений и вспышек численности непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* (L.)) происходило усыхание значительной части деревьев дуба в широколиственных и смешанных лесах ЮУ [23, 24]. При этом снижение площадей дубовых лесов наблюдалось не только на ЮУ, но и в целом по Европе [25] и в Северной Америке [26]. Во второй половине XX в. было несколько вспышек распространения “голландской болезни” вязовых, в результате которых на ЮУ, как и во всем мире [27–29], произошла массовая гибель деревьев видов рода *Ulmus*, в том числе *U. glabra*.

Весенние заморозки во время распускания почек или формирования молодых неокрепших листьев и побегов также оказывают существенное влияние на состояние широколиственных деревьев, причем не только на дуб и ильм, но и на деревья ранне-вегетирующего клена остролистного [30–34]. От зимних морозов и весенних заморозков из рассматриваемых видов в наименьшей степени пострадала липа. Перечисленные факторы играли решающую роль в динамике лесов и взаимодействовали с более постепенными аутогенными изменениями их структуры и состава [35]. Как и в широколиственных лесах Европы [36, 37], при усыхании дуб и ильм постепенно замещались произрастающими с ними теневыносливыми видами — липой и кленом, а в смешанных лесах — осиною и березой [18].

Во второй период, продолжающийся в настоящее время, в связи с потеплением климата прекратились аномальные зимние морозы и снизилась частота весенних заморозков [8], что существенно улучшило условия произрастания широколиственных деревьев. Это оказало влияние не только на структуру древесного яруса широколиственных лесов, но и на их распространение на восточной границе ареала, где в настоящее время наблюдается увеличение плодоношения у липы, клена и ильма, а также их выход из подроста в древесный ярус. Данные изменения совпадают с мировыми тенденциями расширения ареалов широколиственных видов [38, 39].

Одним из факторов, определяющих скорость продвижения древесных видов, является интенсивность семенного размножения и эффективность распространения семян. На открытых местообитаниях основная масса семян *T. cordata* может переноситься на расстояние до 80 м, а видов *A. platanoides* и *U. glabra* — до 200 м [40]. Семена ильма могут также переноситься водой [41]. Основной перенос семян этих видов происходит из наиболее прогреваемых участков в верхних частях склонов в их нижние части, где они образуют мелкий подрост, выходящий при благоприятных условиях в крупный подрост и второй древесный ярус. Желуди дуба распространяются птицами и млекопитающими и в Европе легко внедряются под полог монокультур сосны [42], однако в центральной части ЮУ для массовой инвазии этого вида недостаточно плодоносящих деревьев. В целом наиболее эффективно семенное размножение реализуется у клена остролистного.

Наблюдаемое увеличение площадей лесов с участием липы — одного из основных лесообразователей среднеголоценовых лесов Европы [43] и ЮУ, в настоящее время происходит за счет выхода крупного подроста в основной древесный ярус в экотонных сообществах. Этому значительно способствуют и выборочные рубки сосны.

Вследствие интенсивного семенного размножения клена его теневыносливый подрост легко внедряется под полог лесов с доминированием других пород. Мы наблюдали обильный подрост этого вида в Белорецком районе (в березняках в окрестностях дер. Тукан и на вырубках сосняков северо-восточнее пос. Авзян), а также южнее Башкирского госзаповедника под пологом нарушенных выпасом перестойных липняков. Пополнение древесного яруса этим видом происходит так же, как и у *Acer rubrum* L. в лесах Европы, за счет появления одиночных деревьев в окнах полога древостоя и выхода в древесный ярус пережившего период подавления подроста при рубках леса [44].

Ильм, наиболее пострадавший не только от морозов, но и насекомых-вредителей, на ЮУ вос-

становивается медленнее липы и клена, хотя и достаточно распространен в крупном подросте, который часто выходит во второй ярус. Дуб восстанавливается еще медленнее, что в значительной степени связано с ослабленным плодоношением этого вида. Можно ожидать постепенное восстановление его позиций на наиболее прогреваемых ксерофитных участках. В мезофитных сообществах его восстановление будет происходить гораздо медленнее и только в комплексе с сопутствующими видами (липы, ильма).

При сохранении современных тенденций изменения климата в центральной части ЮУ будет увеличиваться распространение широколиственных видов на восточной границе их ареалов, что соответствует данным о расширении подходящей среды обитания для широколиственных видов [45, 46]. Однако влияние потепления климата на широколиственные породы деревьев неоднозначно — оно может проявляться в изменении сроков сезонного развития от начала периода вегетации до полного развития [47]. Сдвиг на более ранние сроки начала вегетации увеличивает риск повреждения распускающихся листьев заморозками, что в наибольшей степени будет оказывать влияние на клен. Потепление климата также ускоряет темпы роста, плодовитость, зимовочную выживаемость и увеличение численности насекомых-вредителей [48, 49], что может провоцировать новые вспышки “голландской болезни” у ильма. Распространению широколиственных древесных видов могут способствовать также выборочная вырубка хвойных пород и бактериальная водянка березы (*Erwinia multivora* Sch.-Parf.), которая при потеплении климата может продвинуться в среднегорную часть ЮУ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, можно констатировать, что восточные границы распространения широколиственных древесных видов в центральной части горно-лесной зоны ЮУ в течение XX в. сдвигались на запад после серии экстремально холодных зим, а в настоящее время в связи с потеплением климата постепенно смещаются на восток. На западном макросклоне ЮУ липа получила определенные преимущества по сравнению с дубом, кленом и ильмом из-за большей морозостойкости и способности к вегетативному размножению.

Изменение ареала древесных пород происходит более медленными темпами, чем изменение климата [50]. На ЮУ это в значительной степени связано с конкуренцией с березой повислой и достаточно долго растущей до возраста рубки сосной. О потенциале изменения границ распространения широколиственных древесных видов в значительной степени можно судить по удален-

ности от основного ареала изолированных местообитаний [51–53], среди которых есть обнаруженное М.И. Пряхиным местонахождение липы и ильма на восточном склоне хребта Крыкты (отроги Южно-Уральских гор в Зауралье) [7]. До момента смыкания границ массового распространения широколиственных древесных видов с их восточными изолированными местообитаниями можно говорить об изменениях растительности в пределах ее флюктуации в голоцене. Тем не менее происходящие изменения растительности обуславливают необходимость их мониторинга и коррекции в подходах к ведению лесного хозяйства.

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России № 075-00326-19-00 по теме № АААА-А18-118022190060-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных Урал. фил. АН СССР. Свердловск, 1969. Вып. 66. 286 с.
2. Горчаковский П.Л. Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. М.: Наука, 1972. 146 с.
3. Попов Г.В. Леса Башкирии. Уфа: Башкир. кн. изд-во, 1980. 114 с.
4. Martynenko V.B., Mirkin B.M., Muldashev A.A. Syntaxonomy of Southern Urals forests as a basis for the system of their protection // Rus. J. of Ecology. 2008. V. 39. № 7. P. 459–465.
5. Миркин Б.М., Мартыненко В.Б., Широких П.С., Намумова Л.Г. Анализ факторов, определяющих видовое богатство сообществ лесов Южного Урала // Журн. общ. биол., 2010. Т. 71. № 2. С. 131–143.
6. Особо охраняемые природные территории России: современное состояние и перспективы развития / Авт.-состав.: В.Г. Кревер, М.С. Стишов, И.А. Онуфреня. М.: WWF России, 2009. 459 с.
7. Горчаковский П.Л. Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. Свердловск, 1968. 207 с.
8. Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации [Электронный ресурс] - 2008. Режим доступа: <http://climate2008.igce.ru/v2008/htm/index00.htm>
9. Шиятов С.Г., Терентьев М.М., Фомин В.В. Пространственно-временная динамика лесотундровых сообществ на Полярном Урале // Экология. 2005. № 2. С. 83–90.
10. Шиятов С.Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УРО РАН, 2009. 216 с.
11. Елсаков В.В., Марущак И.О. Спектрональные спутниковые изображения в выявлении трендов климатических изменений лесных фитоценозов западных склонов Приполярного Урала // Компьютерная оптика. 2011. Т. 35. № 2. С. 281–286.

12. *Им С.Т., Харук В.И.* Климатически индуцированные изменения в экотоне альпийской лесотундры плато Путорана // Исследование Земли из космоса. 2013. № 5. С. 32.
13. *Елсаков В.В., Щанов В.М., Бирюкова В.С.* и др. Изменения предгорных лесов бассейна р. Шугор по материалам спутниковой съемки периода 1986–2016 гг. // Лесные экосистемы в условиях изменения климата: биологическая продуктивность и дистанционный мониторинг. Йошкар-Ола, 2016. С. 51–57.
14. *Моисеев П.А., Шиятов С.Г., Григорьев А.А.* Климатогенная динамика древесной растительности на верхнем пределе ее распространения на хребте Большой Таганай за последнее столетие. Екатеринбург: УрО РАН, 2016. 136 с.
15. *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. <https://doi.org/10.7868/S0367059718020105>
16. *Давыдычев А.Н., Горичев Ю.П., Кулагин А.Ю., Сулейманов Р.Р.* Возобновительные процессы под пологом широколиственно-темнохвойных лесов Южного Урала // Лесоведение. 2011. № 2. С. 51–61.
17. Лесной план Республики Башкортостан [Электронный ресурс] – 2012. Режим доступа: <http://docs.cntd.ru/document/935110326>. (дата обращения: 30.06.2020).
18. *Жигунова С.Н., Федоров Н.И., Михайленко О.И.* Восстановительные сукцессии на сплошных вырубках сосново-березовых лесов центральной части Южного Урала // Научные ведомости Белгородского гос. ун-та. Серия: Естественные науки. 2013. № 3 (146). С. 30–35.
19. *Гайнанов С.Г.* Сохранение и воспроизводство ильмовых на Южном Урале // Вестник Башкирского гос. аграрного ун-та. 2013. № 4. С. 114–117.
20. *Хотинский Н.А.* Радиоуглеродная хронология и корреляция природных и антропогенных рубежей голоцена // Новые данные по геохронологии четвертичного периода / Ред. Пуннинг Я.-М.К., Иванова И.К., Кинд Н.В., Чичагова О.А.. М.: Наука, 1987. С. 39–45.
21. *Novenko E., Tsyganov A., Volkova E.* et al. The Holocene palaeoenvironmental history of Central European Russia reconstructed from pollen, plant macrofossil and testate amoeba analyses of the Klukva peatland // Tula region. Quat. Res. 2015. V. 83. P. 459–468.
22. *Мартыненко В.Б., Широких П.С., Миркин Б.М.* Синтаксономия коренных лесов Южно-Уральского региона и их горных аналогов // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. В 2-х кн. М., 2013. С. 67–129.
23. *Сергеев Л.И.* Зимостойкость лесообразующих пород и лесовозобновление в Башкирии // Охрана, рациональное использование и воспроизводство лесных ресурсов Башкирии: Тез. докл. науч.-практ. конф. Уфа, 1974. С. 30–34.
24. *Кучеров С.Е., Кучерова С.В.* Усыхание дуба на юго-восточной границе ареала в связи с воздействием повреждающих факторов // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15. № 3-4. С. 1341–1343.
25. *Gagen M., Matthews N., Denman S.* et al. The tree ring growth histories of UK native oaks as a tool for investigating Chronic Oak Decline: An example from the Forest of Dean // Dendrochronologia. 2019. V. 55. P. 50–59.
26. *Ma W., Liang J., Cumming J.R.* et al. Fundamental shifts of central hardwood forests under climate change // Ecol. Model. 2016. V. 332. P. 28–41.
27. *Tomlinson I., Potter C.* “Too little, too late”? Science, policy and Dutch Elm Disease in the UK // J. of Historical Geography. 2010. V. 36. P. 121–131. <https://doi.org/10.1016/j.jhg.2009.07.003>
28. *Fisher M.C., Henk D.A., Briggs C.J.* et al. Emerging fungal threats to animal, plant and ecosystem health // Nature. 2012. V. 48. P. 186–194.
29. *Nitschke C.R., Nichols S., Allen K.* et al. The influence of climate and drought on urban tree growth in Southeast Australia and the implications for future growth under climate change // Landsc. Urban Plan. 2017. V. 167. P. 275–287. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2017.06.012>
30. *Cannell M.G.R.* Spring frost damage on young *Picea sitchensis*. I. Occurrence of damaging frosts in Scotland compared with western North America // Forestry. 1984. V. 57. № 2. P. 159–175.
31. *Rammig A., Jönsson A.M., Hickler T.* et al. Impacts of changing frost regimes on Swedish forests: Incorporating cold hardiness in a regional ecosystem model // Ecological Modelling, 2010. V. 221. P. 303–313. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.05.014>
32. *Augspurger C.K.* Reconstructing patterns of temperature, phenology, and frost damage over 124 years: spring damage risk is increasing // Ecology. 2013. V. 94. P. 41–50. <https://doi.org/10.1890/12-0200.1>
33. *Muffler L., Beierkuhnlein C., Aas G.* et al. Distribution ranges and spring phenology explain late frost sensitivity in 170 woody plants from the Northern Hemisphere // Global Ecol. Biogeogr. 2016. V. 25. P. 1061–1071. <https://doi.org/10.1111/geb.12466>
34. *Bascietto M., Bajocco S., Mazzenga F., Matteucci G.* Assessing spring frost effects on beech forests in Central Apennines from remotely-sensed data // Agricultural and Forest Meteorology. 2018. V. 248. P. 240–250.
35. *Von Oheimb G., Brunet J.* Dalby Söderskog revisited: long-term vegetation changes in a south Swedish deciduous forest // Acta Oecol. 2007. V. 31. P. 229–242. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.12.001>
36. *Abrams M.K., Orwig D.A., Dockry M.K.* Dendroecology and successional status of two contrasting old-growth oak forests in the Blue Ridge Mountains, U.S.A. // Can. J. Forest Res. 1997. V. 27. P. 994–1002.
37. *Reif A., Gärtner S.M.* Die natürliche Verjüngung der laubabwerfenden Eichen – arten Stieleiche (*Quercus robur* L.) und Traubeneiche (*Quercus petraea* Liebl.) – eine Literaturstudie mit besonderer Berücksichtigung der Waldweide // Waldökologie Online. 2007. Bd 5. S. 79–116.
38. *Putnam R.C., Reich P.B.* Climate and competition affect growth and survival of transplanted sugar maple

- seedlings along a 1700 km gradient // *Ecol. Monogr.* 2017. V. 87. P. 130–157.
39. Gao W.-Q., Liu J.-F., Xue Z.-M. et al. Geographical patterns and drivers of growth dynamics of *Quercus variabilis* // *Forest Ecology and Management*. 2018. V. 429. P. 256–266.
40. Евстигнеев О.И., Мурашев И.А., Коротков В.Н. Анемохория и дальность рассеивания семян деревьев Восточно-Европейских лесов // *Лесоведение*. 2017. №1. С. 45–52.
41. Venturas M., Nanos N., Gil L. The reproductive ecology of *Ulmus laevis* Pallas in a transformed habitat // *Forest Ecology and Management*. 2014. V. 312. P. 170–178.
42. Wozniwoda B., Krzyżanowska A., Dyderski M.K. et al. Propagule pressure, presence of roads, and microsite variability influence dispersal of introduced *Quercus rubra* in temperate *Pinus sylvestris* forest // *Forest Ecology and Management*. 2018. V. 428. P. 35–45. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.06.033>
43. Grant M.J., Waller M.P., Groves J.A. The Tiliadecline: vegetation change in lowland Britain during the mid and late Holocene // *Quat. Sci. Rev.* 2011. V. 30. P. 394–408.
44. Hart J.L., Buchanan M.L., Clark S.L., Torreano S.J. Canopy accession strategies and climate-growth relationships in *Acer rubrum* // *Forest Ecology and Management*. 2012. V. 282. P. 124–132. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.06.033>
45. Корзунин М.Д., Цельникер Ю.Л. Модельный анализ современных ареалов лесных древесных пород на территории России и их вариаций при возможных изменениях климата // *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*. 2010. Т. 23. С. 249–268.
46. Rustad L., Campbell J., Dukes J.S. et al. Changing Climate, Changing Forests: The Impacts of Climate Change on Forests of the Northeastern United States and Eastern Canada. Newtown Square, PA: U.S. Department of Agriculture // Forest Service, Northern Research Station, 2012. 48 p.
47. Park H., Jeong Su-J., Ho Ch.-H. et al. Nonlinear response of vegetation green-up to local temperature variations in temperate and boreal forests in the Northern Hemisphere // *Remote Sens. Environ.* 2015. V. 165. P. 100–108.
48. Wang X.-Y., Zhao C.-Y., Jia Q.-Y. Impacts of climate change on forest ecosystems in Northeast China // *Advances in Climate Change Research*. 2013. V. 4. P. 230–241. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1248.2013.230>
49. Butenschoen O., Scheu S. Climate change triggers effects of fungal pathogens and insect herbivores on litter decomposition // *Acta Oecologica*. 2014. V. 60. P. 49–56.
50. Brecka Aaron F.J., Shahi C., Chen Han Y.H. Climate change impacts on boreal forest timber supply // *Forest Policy and Economics*. 2018. V. 92. P. 11–21. <https://doi.org/10.1016/j.forpol.2018.03.010>
51. Keppel G., Van Niel K.P., Wardell-Johnson G.W. et al. Refugia: identifying and understanding safe havens for biodiversity under climate change // *Global Ecol. Biogeogr.* 2012. V. 21. P. 393–404.
52. Шевченко Н.Е., Смирнова О.В. Рефугиумы флористического разнообразия темнохвойных лесов Северного Урала как маркеры природной растительности восточно-европейской тайги // *Экология*. 2017. № 3. С. 171–177.
53. Kołaczek P., Gałka M., Apolinarska K. et al. A multiproxy view of exceptionally early postglacial development of riparian woodlands with *Ulmus* in the Dniester River valley, western Ukraine // *Rev. of Palaeobotany and Palynology*. 2018. V. 250. P. 27–43.