

КЛАСТЕРИЗАЦИЯ МЕСТООБИТАНИЙ СОСНЫ СИБИРСКОЙ КЕДРОВОЙ НА СКЛОНАХ ХРЕБТА БОРУС ЗАПАДНОГО САЯНА*

Н. В. Пахарькова¹, М. А. Субботин¹, Е. А. Шикалова², И. Г. Гетте¹,
А. А. Калабина¹, И. И. Куппер¹, К. М. Максимова¹, И. В. Масенцова¹

¹Сибирский федеральный университет
Российская Федерация, г. Красноярск, просп. Свободный, 79/10
E-mail: nina.pakharkova@yandex.ru

²Объединённая дирекция заповедника «Саяно-Шушенский» и национального парка «Шушенский бор»
Российская Федерация, 662710, Красноярский край, пгт. Шушенское, ул. Заповедная, 7

Аннотация. Формирование верхней границы леса в горах – сложный процесс, который зависит от многих одновременно действующих факторов. В качестве приоритетных обычно рассматривают климатические факторы, например, низкая температура воздуха и почвы и связанный с этим укороченный вегетационный период. Однако в горных районах со сложным расчленённым рельефом часто образуются не климатогенные, а ландшафтогенные границы леса, либо смешанные. На территории Горного лесничества Национального парка «Шушенский бор» была заложена трансекта, включающая три пробные площади, расположенные на высоте от 1347 до 1411 м над уровнем моря, как в типичных лесных фитоценозах с преобладанием сосны сибирской кедровой (*Pinus sibirica* Du Tour), так и на верхнем пределе ее распространения. В ходе исследования выявлено, что при формировании верхней границы продвижения *Pinus sibirica* кедровой на склонах хребта Борус значительное влияние оказывают климатические факторы и особенности рельефа. Среди лимитирующих факторов можно отметить не только снижение температуры по мере увеличения высоты над уровнем моря, но и водный дефицит, связанный со значительной крутизной склонов, что приводит к увеличению поверхностного стока, а маломощные почвы не способны задержать достаточное количество влаги. У деревьев сосны сибирской, произрастающих в таких условиях, отмечено уменьшение длины и массы хвои, а в качестве компенсаторного механизма наблюдается уменьшение размеров устьиц. Устьица большого размера могут увеличивать потерю воды, в то время как маленькие устьица помогают уменьшить её потери, что является важным приспособлением растений для выживания.

Ключевые слова: сосна сибирская кедровая (*Pinus sibirica* Du Tour), верхняя граница леса, хвоя, устьица.

Conifers of the boreal area. 2025, Vol. XLIII, No. 2, P. 63–69

CLUSTERING OF SIBERIAN CEDAR PINE HABITATS ON THE SLOPES OF THE BORUS RIDGE OF THE WESTERN SAYAN

N. V. Pakharkova¹, M. A. Subbotin¹, E. A. Shikalova², I. G. Gette¹,
A. A. Kalabina¹, I. I. Cupper¹, K. M. Maksimova¹, I. V. Masentsova¹

¹Siberian Federal University
79/10, Svobodny Av., Krasnoyarsk, Russian Federation
E-mail: nina.pakharkova@yandex.ru

²Joint Directorate of the Sayano-Shushensky Nature Reserve and the Shushensky Bor National Park
7, Zapovednaya str., Shushenskoye village, Krasnoyarsk Territory, 662710, Russian Federation

Annotation. The formation of the timberline in the mountains is a complex process that depends on many simultaneously acting factors. Climatic factors are usually considered as priorities, for example, low air and soil temperatures and the associated shortened growing season. However, in mountainous areas with complex dissected relief, often not climatogenic, but landscape-like forest boundaries are formed, or mixed. A transect was laid on the territory of the Mountain Forestry of the Shushensky Bor National Park, including three test areas located at an altitude of 1347 to 1411 m above sea level, both in typical forest phytocenoses with a predominance of Siberian cedar pine (*Pinus sibirica* Du Tour) and at the upper limit of its distribution. The study revealed that during the formation of the timberline of the *Pinus sibirica* cedar advance on the slopes of the Borus Ridge, climatic factors and terrain features have a significant impact. Among the limiting factors, one can note not only a decrease in temperature as the altitude increases above sea level, but also a water shortage associated with a significant steepness of the slopes, which

* Исследование выполнено при поддержке гранта РНФ 23-24-00251 «Внутрипопуляционная изменчивость экофизиологических признаков деревьев сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в условиях изменения климата».

leads to an increase in surface runoff, and low-power soils are not able to retain enough moisture. Siberian pine trees growing in such conditions have a decrease in the length and weight of needles, and a decrease in the size of stomata is observed as a compensatory mechanism. Large stomata can increase water loss, while small stomata help reduce water loss, which is an important adaptation of plants for survival.

Keywords: Siberian cedar pine (*Pinus sibirica* Du Tour), timberline, needles, stomata.

ВВЕДЕНИЕ

В связи с тенденцией изменения климата на более тёплый и сухой [16], актуальной задачей является изучение изменений биологических процессов различных экосистем. Верхняя граница древесной растительности особенно чувствительна к климатическим изменениям, поэтому изучение процессов, происходящих в горных лесах, является весьма актуальным [13; 14; 20].

Формирование верхней границы леса в горах – сложный процесс, который зависит от многих одновременно действующих факторов. В качестве приоритетных обычно рассматривают климатические факторы, например, низкая температура воздуха и почвы и связанный с этим укороченный вегетационный период. Однако в горных районах со сложным расчленённым рельефом часто образуются не климатогенные, а ландшафтогенные границы леса, либо смешанные [17]. В литературе при характеристике верхнего предела распространения выделяют границу лесных фитоценозов с сомкнутым древостоем (timberline), границу редколесий и криволесий (krummholz line), границу отдельно стоящих передовых деревьев с типичной стволовой формой (treeline) и предел распространения стланиковых форм древесных видов (scrub line) [2; 10; 11; 19].

Климатические условия в горных экосистемах на относительно небольшом расстоянии меняются достаточно быстро, повышение температуры воздуха на несколько градусов может вызвать сдвиг фитоценологических границ на десятки метров по высоте, что соотносимо с шириной некоторых растительных поясов в горах [5]. С другой стороны, особенности рельефа и почв, несомненно, накладывают свой отпечаток на формирование и структуру растительных сообществ и их отдельных представителей. Древесные растения, произрастающие на верхнем пределе распространения, подвержены действию различных стресс-факторов. В первую очередь, это низкие температуры, сильный ветер и невысокий снеговой покров зимой, высокая интенсивность солнечного излучения и недостаток почвенной влаги (связанный как с маломощностью почв, так и со значительным поверхностным стоком на крутых участках склонов) в летний период. Не только температура, но и осадки могут в разные периоды года являться лимитирующим фактором и приводить к снижению продуктивности хвойных лесов, в частности, сосны сибирской [8].

Труднодоступность горных лесов и, как следствие, отсутствие значительных антропогенных нарушений позволяют использовать их как полигон для изучения адаптационных механизмов экосистем в ответ на изменения климата.

Целью данной работы является изучение морфологических изменений в хвое деревьев *Pinus sibirica* при пересечении верхней границы леса на склонах хребта Борус.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили на территории Национального парка «Шушенский бор», который расположен в Алтае-Саянском экорегионе на юге Красноярского края в пределах Шушенского административного района [7].

На территории Горного лесничества на северном склоне хребта Борус (рис. 1) были заложены три пробные площади для изучения распространения сосны сибирской на верхней границе леса, их координаты представлены в табл. 1.

Таблица 1
Расположение пробных площадей

Номер пробной площади	Координаты	Высота над уровнем моря, м
ПП1	N 52°48'21.4" E 091°31'04,6"	1411
ПП2	N 52°48'23.7" E 091°31'06,3"	1369
ПП3	N 52°48'26.2" E 091°31'01,1"	1347

Для среднегорного рельефа (от 1000 до 2000 м н.у.м.) характерны крутые склоны (25–40°), расчленённые водно-эрозионными процессами и покрытые обширными участками курумника [7].

Климатические показатели на территории Горного лесничества меняются с высотой местности, подчиняясь закономерностям высотно-поясной зональности. Средняя температура января у подножия гор –19 °С, в верхнем поясе до –22 °С, средняя температура июля соответственно +17 °С и +14 °С, таким образом, средняя температура с высотой понижается примерно на 3 °С [7].

Территория Горного лесничества по данным геоботанического районирования А. В. Куминовой [4], относится к Ойско-Енисейскому горно-таежному округу с преобладанием темнохвойной полидоминантной и кедровой моховой тайги. Растительный покров образуют темнохвойная полидоминантная и кедровая моховая тайга. Выше расположен подгольцово-субальпийский пояс, который в горах Западного Саяна [3], простирается от верхней границы леса до границы одиночных и куртинных деревьев. Растительный покров сформирован кедровыми, кедрово-еловыми, кедрово-лиственничными редколесьями и субальпийскими высокотравными и мелкотравными лугами; кустарниковыми зарослями.

Пробные площади (см. табл. 1) ПП2 и ПП3 находятся в таежном высотном поясе, а ПП1 – в подгольцово-субальпийском. Объектами исследования являются деревья сосны сибирской кедровой – *Pinus sibirica* Du Tour.

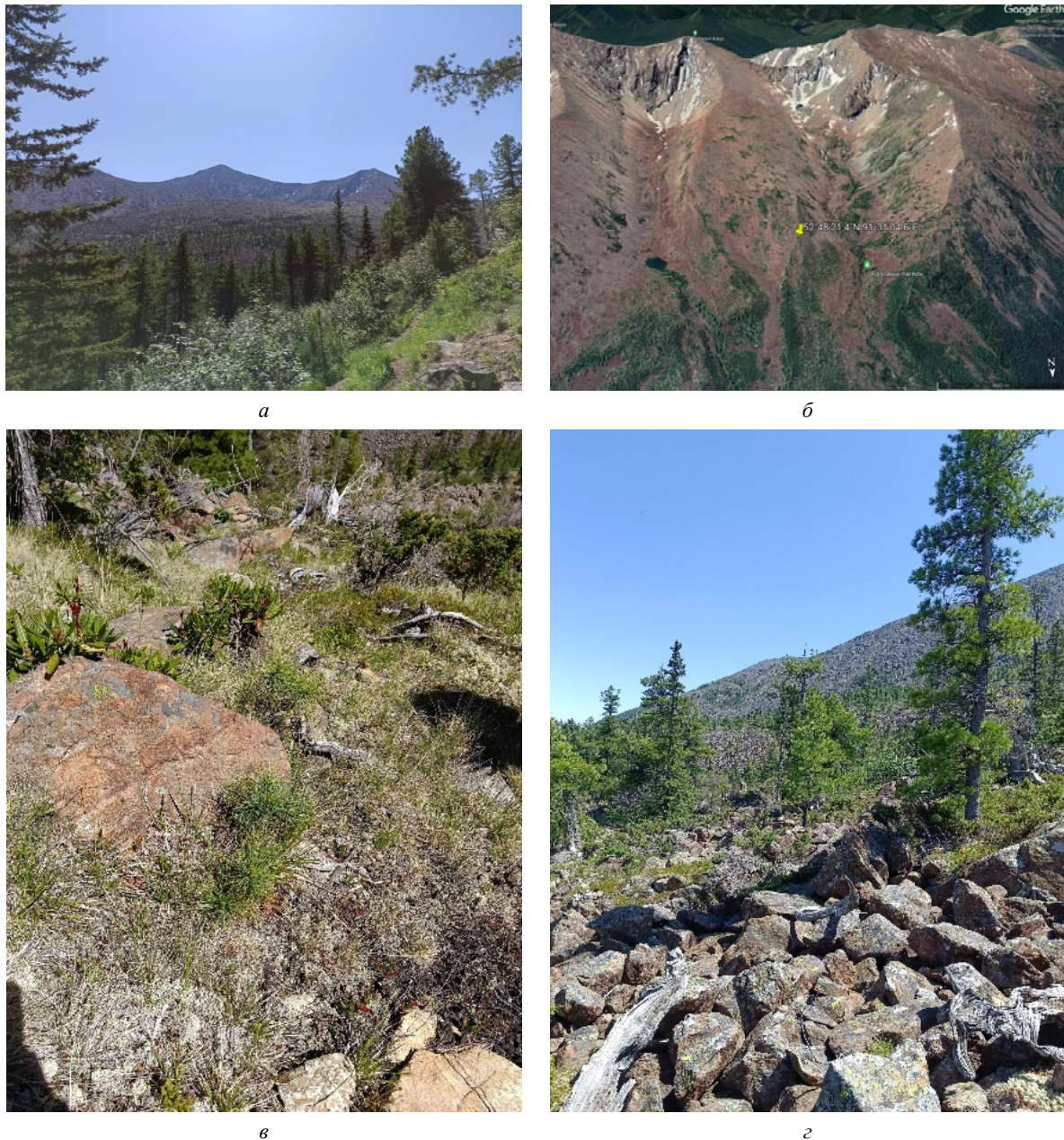


Рис. 1. Хребет Борис:

а – фотография; б – 3d-карта-схема района исследования; в – подрост; з – взрослые деревья на верхнем пределе распространения

На верхней пробной площади (ПП1), расположенной на пологой части склона, преобладало редколесье и искривленные экземпляры сосны сибирской с кроной неправильной формы, часто изреженной. На средней пробной площади (ПП2) деревья с узкими, вытянутыми вверх кронами, произрастали на склоне крутизной около 25°, а подстилающая поверхность по большей мере была представлена курумником и маломощными почвами, подверженными эрозии. Территория нижней пробной площади (ПП3) представляет собой низину склона с деревьями, растущими равномерно и относительно сомкнуто. Нужно отметить, что стланцевые формы *Pinus sibirica*, в отличие от склонов хребта Ергаки [6] на склоне Боруса практически отсутствует из-за большей крутизны верхней части склонов, покрытых курумником (сплошным нагро-

мождением крупных камней), что не позволяет подросу сосны сибирской занимать территории, становящиеся потенциально пригодными в связи с изменением климата.

Для определения возраста особей сосны сибирской и годичного радиального прироста с помощью бурава Пресслера были отобраны керны с 5 деревьев на каждой пробной площади. Определение длины хвои проводили при помощи штангенциркуля «ЭНКОР» с цифровым отсчетным устройством (0–150 мм/ 0,01 мм). С каждого бокового побега второго порядка была измерена длина 50 хвоинок. Определение сырой и абсолютной сухой массы хвои сосны сибирской проводили в лабораторных условиях. Было отобрано по 10 хвоинок с каждого побега, измерение массы проводили на аналитических весах ГОСМЕТР ВЛ-124В-С

с погрешностью $\pm 0,5$ мг. Для определения абсолютно сухой массы хвою сушили в сушильном шкафу при температуре 95°C .

Для приготовления образцов для подсчета количества устьиц в хвое с побегов сосны сибирской кедровой, взятых с разных пробных площадей, центральные части хвои длиной 1 см были помещены на предметные стекла и зафиксированы. Фотографии поверхности хвои получены с помощью микроскопа Nikon Eclipse LV100 с широкопольными объективами в отраженном свете при увеличении в 300 раз. Количество устьиц было определено на линейных отрезках 500 мкм и рассчитаны средние значения их количества и размеров для каждой пробной площади.

Снимок для расчета NDVI был взят со спутника Landsat – 8 на сайте: <https://earthexplorer.usgs.gov/>. Данные космоснимка: путь 141, строка 023, дата 03.08.2024, облачность 0–10 %. Расчет и составление карты проводились в программе ArcGIS.

Статистическую обработку полученных данных проводили при помощи программы STATISTICA 12. Для определения характера распределения использован критерий Колмогорова–Смирнова. Оценку различий между группами выполняли при помощи однофакторного дисперсионного анализа с последующим проведением апостериорного теста (тест Тьюки). Результаты представляли в виде $M \pm Sd$ (где M – среднее значение, Sd – стандартное отклонение). Статистически значимыми считали различия при $p < 0,05$. Для некоторых параметров проведен иерархический кластерный анализ по методу Варда с Евклидовым расстоянием для определения меры сходства.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Верхняя граница леса в горных экосистемах хребта Борус образуется в результате действия не только климатических факторов, но и рельефа, и подстилающей поверхности. Средний возраст деревьев на пробных площадях уменьшается по мере продвиже-

ния вверх по склону: на ПП3 он составляет 205 лет, на ПП2 – 140 лет и на ПП1 – 103 года.

Для обобщенной оценки растительности наиболее известным примером является использование нормализованного разностного вегетационного индекса (NDVI), полученного на основе измерений коэффициента оптического отражения солнечного света в красном и ближнем инфракрасном диапазонах длин волн [12]. Как следует из данных, представленных на рис. 2, наибольшие значения NDVI (0,29–0,32) характерны для территории нижней пробной площади (ПП3), заложенной в нижней части склона в типичном фитоценозе горных темнохвойных лесов. На среднюю и верхнюю пробную площадь приходятся значения NDVI 0,23–0,28.

По данным наземных наблюдений на верхней пробной площади значительную долю в эту величину вносит кустарниковый и травяно-кустарниковый ярусы, представленные *Rhododendron aureum*, *Juniperus communis*, *Bergenia crassifolia*, *Cladonia rangiferina* и др. Можно предположить, что лучшие условия для роста и развития сосны сибирской среди исследуемых пробных площадей представлены на нижней пробной площади (ПП3), тогда как на верхней (ПП1) и средней (ПП2) проявляется действие стрессующих факторов.

В целом успешность роста и развития древесных растений можно оценить по приросту вегетативной биомассы. На рис. 3 представлены данные массы и длины хвои деревьев сосны сибирской кедровой, произрастающих на исследуемых пробных площадях.

Значения сырой и абсолютно сухой массы хвои на ПП2, расположенной в средней части трансекты, имеют статистически значимое различие с таковыми на верхней (ПП1) и нижней (ПП3) пробными площадями ($p < 0,05$). Вероятно, это связано с недостатком влаги в летний период из-за большой крутизны склона и, соответственно, значительной долей поверхностного стока.

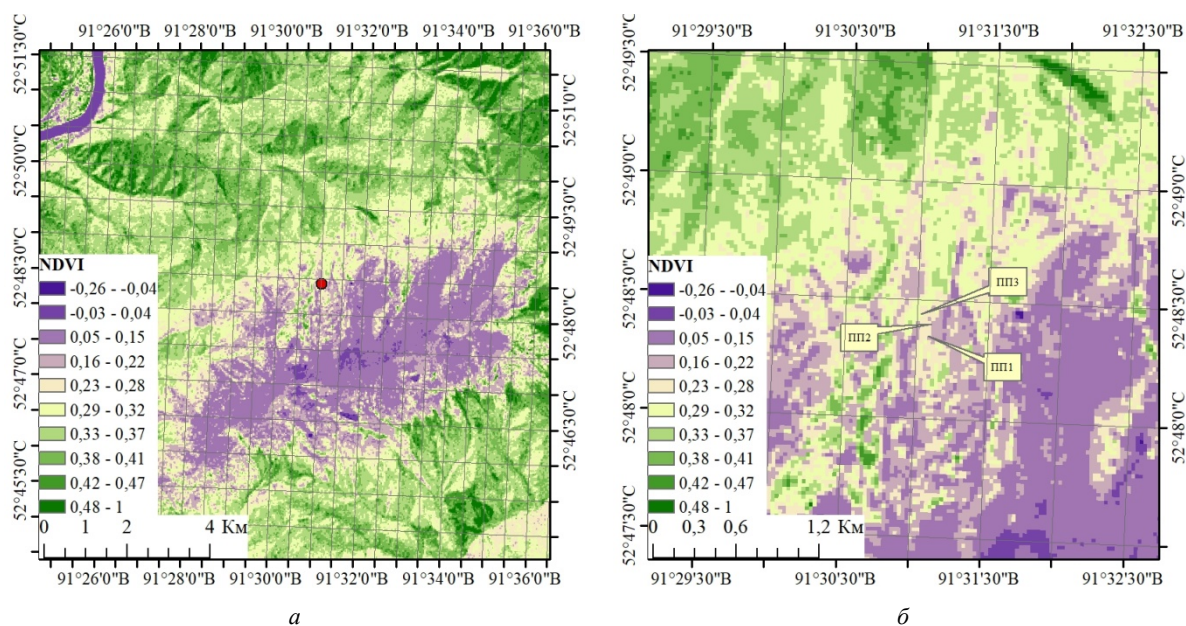


Рис. 2. Значение нормализованного вегетационного индекса (NDVI):

а – Хребет Борус; б – расположение пробных площадей

Соответственно, между деревьями, произрастающими на ПП1 и ПП3 достоверных различий по данному параметру не выявлено. По длине хвои отмечаются статистически значимые различия между всеми пробными площадями. При этом наименьшая длина хвои отмечена также у деревьев со второй пробной площади со значительной крутизной склона. Однако по результатам кластерного анализа данные по длине хвои ПП1 и ПП3 были объединены в одну группу и выделены в отдельный кластер деревья с ПП2 (см. рис. 3, в).

Водный баланс – один из основных параметров, характеризующих жизнедеятельность растений. Обязательное условие для протекания всех физиологических процессов в них – достаточное водообеспечение [1]. Для подтверждения гипотезы о выделении в качестве лимитирующего фактора для произрастания сосны сибирской кедровой на склонах хребта Борус недостаточного количества влаги в почве (на примере ПП2, расположенной в средней части склона с максимальной крутизной 25°), было проведено микроскопирование хвои для подсчета количества и размера устьиц. Данные представлены на рис. 4.

По количеству устьиц статистически достоверных различий между хвоей деревьев, произрастающих на

различной высоте над уровнем моря, не выявлено ввиду значительной вариабельности между деревьями. В целом можно отметить относительно меньшее количество устьиц в хвое с верхней и нижней пробных площадей (ПП1 и ПП3) по сравнению с хвоей со средней пробной площади (ПП2). Длина устьиц, напротив, меньше в хвое деревьев, произрастающих на крутом участке склона на второй пробной площади. Значения длины устьиц хвои на ПП2, расположенной в средней части трансекты, имеют статистически значимое различие с таковыми на верхней (ПП1) и нижней (ПП3) пробными площадями ($p < 0,05$).

Существующие данные о влиянии высоты произрастания хвойных на плотность их устьиц довольно противоречивы. Например, у ели обыкновенной наблюдается как рост, так и снижение плотности устьиц при увеличении высоты произрастания [9; 15]. У сосны обыкновенной и ели Шренка нет четкой связи между количеством устьиц на их листьях и высотой произрастания [21]. У сосны гибкой же с возрастанием высоты произрастания деревьев происходит статистически достоверное снижение количества устьиц на единицу объема хвои [18].

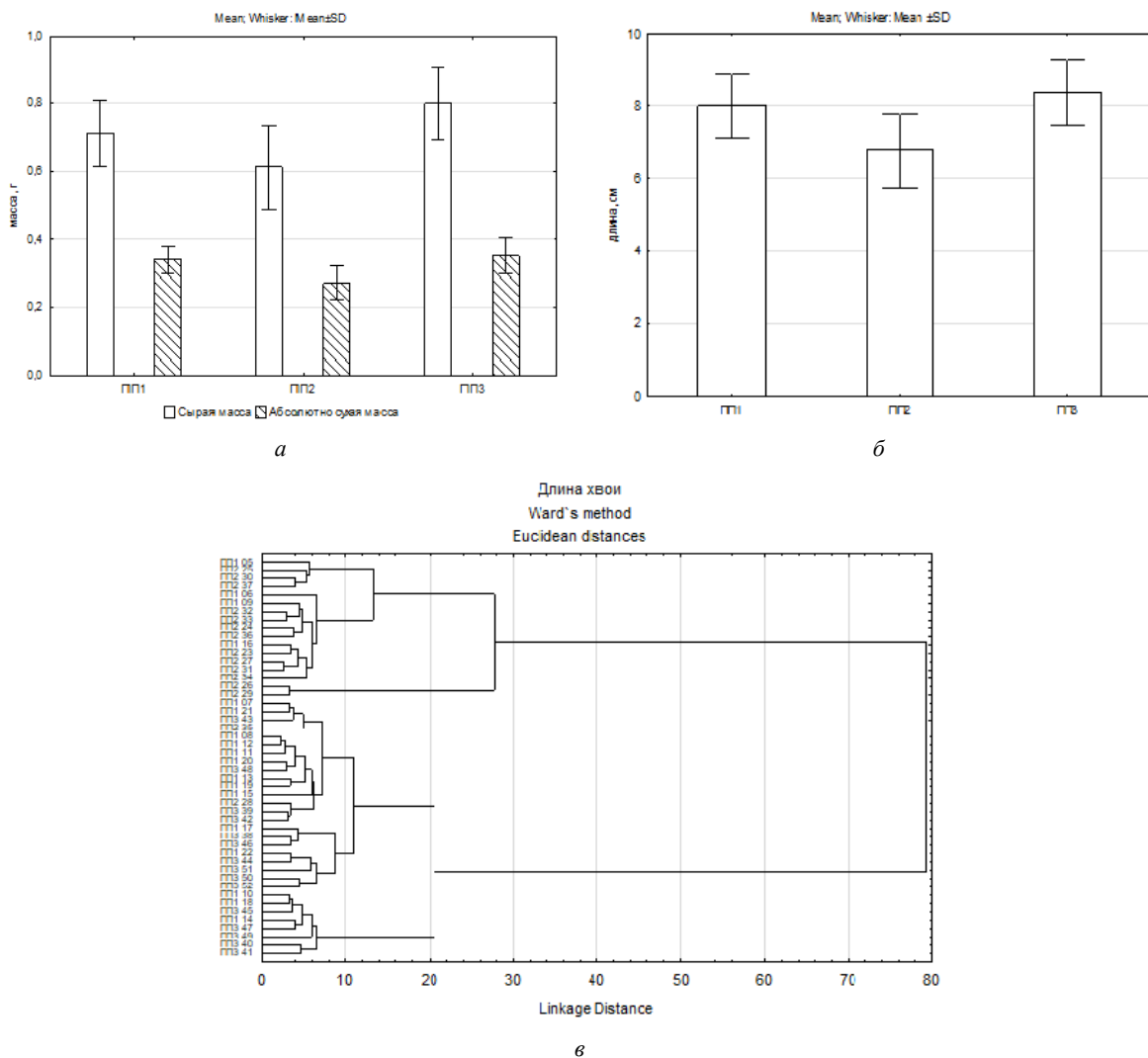


Рис. 3. Масса (а) и длина (б) хвои *Pinus sibirica* на исследуемых пробных площадях и данные кластерного анализа по параметру «длина хвои» (в). ПП1, ПП2, ПП3 – пробные площади

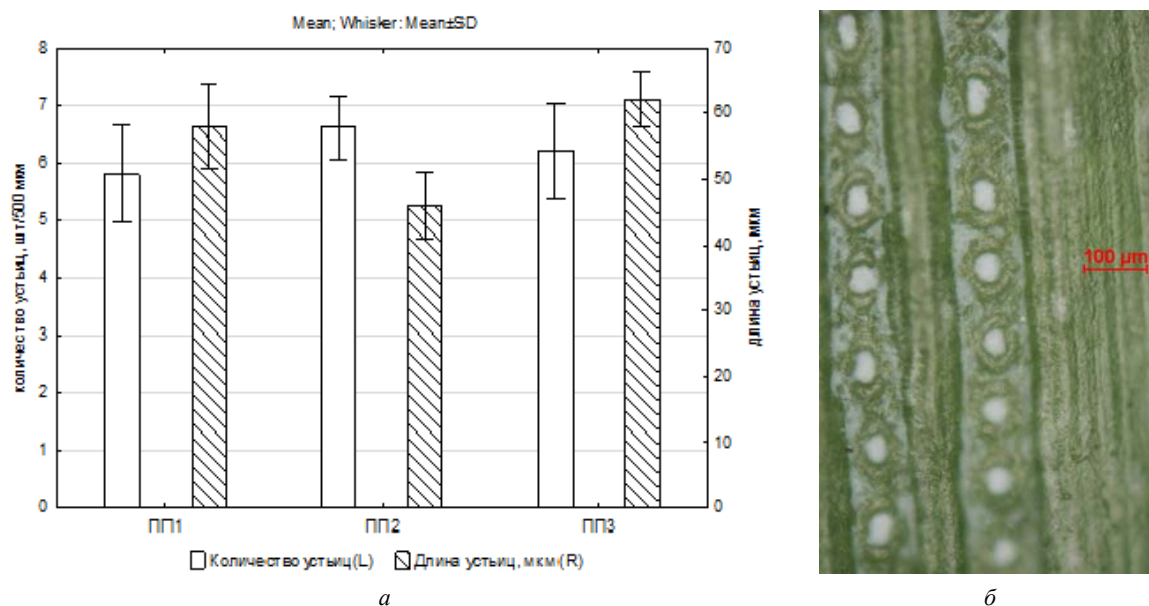


Рис. 4. Количество и длина устьиц в хвое *Pinus sibirica* на исследуемых пробных площадях (а). Пример микрофотографии для подсчёта устьиц (б). ПП1, ПП2, ПП3 – пробные площади

По мере подъема над уровнем моря, где концентрация углекислого газа уменьшается, устьичная плотность у растений, не страдающих от дефицита влаги, либо сохраняется, либо увеличивается для усиления диффузии CO_2 . Однако в условиях постоянного водного дефицита, для растений первостепенной задачей является минимизация потери влаги через транспирацию, а не поглощение углекислого газа, что достигается путем сокращения числа устьиц на единицу поверхности листа либо уменьшение их размеров, что более эффективно. Большие по размеру устьица могут увеличивать потерю воды, в то время как маленькие устьица помогают уменьшить её потери, что является важным приспособлением растений для выживания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На склонах хребта Борус при формировании верхней границы распространения сосны сибирской кедровой (*Pinus sibirica* Du Tour) значительное влияние оказывают не только климатические факторы, но и особенности рельефа. Среди лимитирующих факторов можно отметить как снижение температуры по мере увеличения высоты над уровнем моря, так и водный дефицит, связанный со значительной крутизной склонов, что приводит к увеличению поверхностного стока, а маломощные почвы не способны задержать достаточное количество влаги. У деревьев сосны сибирской, произрастающих в таких условиях, отмечено уменьшение длины и массы хвои, а в качестве компенсаторного механизма наблюдается уменьшение размеров устьиц, что позволяет выделить такие участки произрастания *Pinus sibirica* в отдельный кластер.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

1. Галашева А. М., Павел А. Р. Содержание свободной и связанной воды в листьях сортов яблони на карликовых подвоях // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2016. № 40(4). С. 92–102.

2. Зибзеев Е. Г., Седельников В. П. Структура экотона между лесным и высокогорным поясами гор Южной Сибири // Растит. мир Азиатской России. 2010. № 2. С. 46–49.

3. Красноборов И. М. Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1976. 377 с.

4. Куминова А. В. Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск, 1987. 160 с.

5. Парфенова Е. И., Чебакова Н. М. Потенциальное распределение лесов в горах Южной Сибири и Серверной Монголии в связи с прогнозируемыми изменениями климата к середине века // Известия РАН. Сер. Географическая. 2023. Т. 87, № 7. С. 1019–1031.

6. Сезонные изменения пигментного комплекса хвои сосны сибирской в условиях высотной поясности Западного Саяна / Н. В. Пахарькова, И. В. Масенцова, Г. А. Сорокина [и др.] // Хвойные бореальной зоны. 2024. Т. 42, № 2. С. 22–29.

7. Справочно-информационный портал «Объединённая дирекция заповедника «Саяно-Шушенский» и национального парка «Шушенский бор» [Электронный ресурс]. URL: <http://sayanzapoved.ru/fiziko-geograficheskaja-harakteristika-2>.

8. Усольцев В. А., Цепордей И. С., Данилин И. М. Прогнозирование биомассы кедровых сосен Северной Азии при изменении климата // Хвойные бореальной зоны. 2022. Т. 40, № 5. С. 410–423.

9. Чернышев В. Д., Коляда А. С. Интенсивность транспирации и содержание воды в листьях растений в горах Сихоте-Алиня // Ботанический журнал. 1982. Т. 67, № 9. С. 1276–1280.

10. Arno S. F., Hammerly R. P. Timberline: Mountain and Arctic forest frontiers. Seattle, WA, USA : The Mountaineers, 1984. 304 p.

11. Smith W. K., Johnson D. M., Reinhardt K. Alpine Forest // Ecosystem Ecology. 2009 P. 156–165.

12. Global trends in seasonality of Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), 1982–2011 / J. R. East-

man, F. Sangermano, J. Rogan [et al.] // Remote Sensing. 2013. Vol. 5, No. 10. P. 4799–4818.

13. Holtmeier F.-K. Mountain Timberlines: Ecology, Patchiness, and Dynamics. Advances in Global Change Research. Springer Netherlands, 2009. 438 pp.

14. Holtmeier F. K., Broll G. Altitudinal and polar treelines in the northern hemisphere causes and response to climate change // Polarforschung. 2009. Vol. 79. P. 139–153.

15. Holzer K. Das Wachstum der Baumes in Seiner Anpassung an Zunehmende Seehöhe // Mit/Forstl. Bundes Versuchsanst. Wien. 1967. Vol. 75, № 5. P. 427–456.

16. IPCC. 2021: Summary for Policymakers. In Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani [et al.]. Eds.; Cambridge University Press : Cambridge, UK, 2021.

17. Körner C. Alpine Treelines: Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits; Springer : Basel, Switzerland, 2012.

18. Schoettle A.W., Rochelle S. G. Morphological variation of *Pinus flexilis* (Pinaceae), a berddispersed pine, across a range of elevations // American Journal of Botany. 2000. Vol. 87, No. 12. P. 1797–1806.

19. Tranquillini W. Physiological ecology of the Alpine timberline: Tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps (Ecological Studies, 31). Berlin ; N. Y. : Springer-Verlag, 1979. 137 p.

20. Wieser G. Alpine and Polar Treelines in A Changing Environment // Forest 2020, 11, 254).

21. Zelawski W., Góral I. Seasonal changers in the photosynthesis rate of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedling grown from seed of various provenance // Acta Soc. Bot. Pol. 1966. Vol. 35. P. 587–598.

REFERENCES

1. Galasheva A. M., Pavel A. R. Soderzhanie svobodnoj i svyazannoj vody v list'yah sortov yabloni na karlikovyh podvoyah // Plodovodstvo i vinogradarstvo Yuga Rossii. 2016. № 40(4). S. 92–102.

2. Zibzeev E. G. Ctruktura ekotona mezhdru lesnym i vysokogornym poyasami gor Yuzhnoj Sibiri / E. G. Zibzeev, V. P. Sedel'nikov // Rastit. mir Aziatskoj Rossii. 2010. № 2. S. 46–49.

3. Krasnoborov I. M. Vysokogornaya flora Zapadnogo Sayana. Novosibirsk : Nauka, Sibirskoe otdelenie, 1976. 377 s.

4. Kuminova A. V. Geobotanicheskie issledovaniya v Zapadnoj i Srednej Sibiri. Novosibirsk, 1987. 160 s.

5. Parfenova E. I., Chebakova N. M. Potencial'noe raspredelenie lesov v gorah Yuzhnoj Sibiri i Severnoj Mongolii v svyazi s prognoziruemyimi izmeneniyami klimata k seredine veka // Izvestiya Rossijskoj akademii nauk. Seriya geograficheskaya. 2023. T. 87, № 7. S. 1019–1031.

6. Sezonnye izmeneniya pigmentnogo kompleksa hvoi sosny sibirskoj v usloviyah vysotnoj poyasnosti Zapadnogo Sayana / Pahar'kova N. V., Masencova I. V., Sorokina G. A. [i dr.] // Hvojnye boreal'noj zony. 2024. T. 42, № 2. S. 22–29.

7. Spravochno-informacionnyj portal "Ob"edinyonnaya direkciya zapovednika "Sayano-Shushenskij" i nacional'nogo parka "Shushenskij bor" [Elektronnyj resurs]. URL: <http://sayanzapoved.ru/fiziko-geograficheskaja-harakteristika-2>.

8. Usol'cev V. A., Cepordej I. S., Danilin I. M. Prognozirovanie biomassy kedrovych sosen Severnoj chasti Azii pri izmenenii klimata // Hvojnye boreal'noj zony. 2022. T. 40, № 5. S. 410–423.

9. Chernyshev V. D., Kolyada A. S. Intensivnost' transpiracii i sodержanie vody v list'yah rastenij v gorah Sihote-Alinya // Botanicheskij zhurnal. 1982. T. 67, № 9. S. 1276–1280.

10. Arno S. F., Hammerly R. P. Timberline: Mountain and Arctic forest frontiers. Seattle, WA, USA : The Mountaineers, 1984. 304 p.

11. Alpine Forest / W. K. Smith, D. M. Johnson, K. Reinhardt // Ecosystem Ecology. 2009 P. 156–165.

12. Global trends in seasonality of Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), 1982–2011 / J. R. Eastman, F. Sangermano, J. Rogan [et al.] // Remote Sensing. 2013. Vol. 5, No. 10. P. 4799–4818.

13. Holtmeier F.-K. Mountain Timberlines: Ecology, Patchiness, and Dynamics. Advances in Global Change Research. Springer Netherlands, 2009. 438 pp.

14. Holtmeier F. K., Broll G. Altitudinal and polar treelines in the northern hemisphere causes and response to climate change // Polarforschung. 2009. Vol. 79. P. 139–153.

15. Holzer K. Das Wachstum der Baumes in Seiner Anpassung an Zunehmende Seehöhe // Mit/Forstl. Bundes Versuchsanst. Wien. 1967. Vol. 75, № 5. P. 427–456.

16. IPCC. 2021: Summary for Policymakers. In Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani [et al.]. Eds. Cambridge University Press : Cambridge, UK, 2021.

17. Körner C. Alpine Treelines: Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits; Springer: Basel, Switzerland, 2012.

18. Schoettle A. W., Rochelle S. G. Morphological variation of *Pinus flexilis* (Pinaceae), a berddispersed pine, across a range of elevations // American Journal of Botany. 2000. Vol. 87, No. 12. P. 1797–1806.

19. Tranquillini W. Physiological ecology of the Alpine timberline: Tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps (Ecological Studies, 31). Berlin ; N. Y. : Springer-Verlag, 1979. 137 p.

20. Wieser G. Alpine and Polar Treelines in A Changing Environment // Forest 2020, 11, 254.

21. Zelawski W., Góral I. Seasonal changers in the photosynthesis rate of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedling grown from seed of various provenance // Acta Soc. Bot. Pol. 1966. Vol. 35. P. 587–598.

© Пахарькова Н. В., Субботин М. А.,
Шикалова Е. А., Гетте И. Г., Калабина А. А.,
Куппер И. И., Максимова К. М.,
Масенцова И. В., 2025