

## ФОРМИРОВАНИЕ КОРНЕСОМКНУТОЙ ЛЕСНОЙ ЭКОСИСТЕМЫ ВЫШЕ ГРАНИЦЫ ЛЕСА В ГОРАХ СЕВЕРНОГО УРАЛА

Н.В. Танцырев, Н.С. Иванова✉, И.В. Петрова

ФГБУН «Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук», Россия, 620144, г. Екатеринбург,  
ул. 8 Марта, 202а

i.n.s@bk.ru

Представлены материалы исследований, проведенных в зоне горной каменистой кустарничково-мохово-лишайниковой тундры на высоте 1010–1040 м н. у. м. на плато горного массива «Три Бугра» (59°30' с. ш. 59°15' в. д., высота 1060 м н. у. м.). Выявлено, что в условиях горной тундры длина корневых систем всех исследуемых возрастных групп подроста сосны (кедра) сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) превышает его высоту в 1,2–1,5 раза, а площадь почвенного питания (поле корневой конкуренции) больше площади проективного покрытия крон более чем в 10 раз. Установлена статистически значимая связь длины корней с возрастом подроста ( $R^2 = 0,78$ ) и его высотой ( $R^2 = 0,92$ ). Получены уравнения регрессии. При текущих темпах потепления климата и роста деревьев сибирского кедра (*P. sibirica*) выявленные зависимости позволяют прогнозировать для горной тундры Северного Урала мозаичное формирование первичных подземно-сомкнутых лесных ассоциаций (редколесий) с характерными лесными взаимоотношениями через 20...25 лет, а куртин с многократным переплетением корневых систем — через 40...50 лет.

**Ключевые слова:** *Pinus sibirica*, Северный Урал, горная тундра, корневая система, верхняя граница леса, конкуренция за почвенное питание

**Ссылка для цитирования:** Танцырев Н.В., Иванова Н.С., Петрова И.В. Формирование корнесомкнутой лесной экосистемы выше границы леса в горах Северного Урала // Лесной вестник / Forestry Bulletin, 2023. Т. 27. № 1. С. 26–34. DOI: 10.18698/2542-1468-2023-1-26-34

В связи с глобальными изменениями климата для всех континентов прогнозируются снижение экосистемных функций и устойчивости биоекоценозов, серьезные изменения их биоразнообразия [1–3], поэтому проблема их динамики признана актуальной в экологии и биогеографии [2–5]. Наиболее ярко климатогенная динамика биоекоценозов прослеживается в экстремальных условиях экотонов — как южных [2, 3, 6] и северных [7–9], так и горных [5, 10–13]. Несмотря на многочисленные исследования, некоторые фундаментальные теоретические и терминологические вопросы пока не решены. В частности, нет четкого определения термина «верхняя граница леса». В настоящее время под ней понимается максимальная высота над уровнем моря распространения и произрастания в той или иной горной системе основных лесообразующих древесных растений в зависимости от климатических, фитоценологических, орографических условий, стадий почвообразовательного процесса и т. д. Причем в довольно широкой полосе своего экотона с увеличением высоты над уровнем моря происходит сильное изменение, как морфологии самих древесных растений, так и структуры, размеров и густоты, образуемых ими ассоциаций [9, 10, 13, 14]. Само понятие верхней границы леса оторвано от существующего определения термина «лес»

как сомкнутого древостоя, под пологом которого формируется специфичная фитоценологическая и почвенно-гидрологическая среда, все компоненты которой взаимосвязаны [15, 16]. Критерием существования леса на той или иной территории считается некоторая минимальная степень (10 %) сомкнутости полога крон деревьев при их высоте не менее 5 м [17]. Определяющим рост и развитие растений и их структурно-функциональные взаимоотношения считается перехват древесным пологом фотосинтетически активной радиации (ФАР) или конкуренция деревьев за свет [18–21]. Между тем, в некоторых случаях установлен приоритет корневой конкуренции деревьев за почвенное питание (или ее относительно равное влияние со световой конкуренцией) на рост и развитие других растительных элементов леса, в первую очередь — подроста [22–24].

В большинстве исследований о верхней границе леса и ее экспансии в горы судили главным образом по параметрам размещения, размерам и интенсивности роста деревьев, куртин или их биогрупп [9, 10, 13, 14]. Однако начальные стадии формирования и прогноз дальнейшего распространения леса определяются прежде всего не размещением взрослых деревьев, а дальностью расселения и степенью выживания их ювенильного поколения, т. е. подроста. Наиболее информативными могут быть такие его показатели, как численность, рост, жизнеспособность, возрастная

структура, приуроченность к субстрату и проективное покрытие («сомкнутость») крон и корневых систем.

Если рассматривать «лес» не только, как сомкнутый в кроновой части древостой, но и как биогеоценоз с достаточно корнесомкнутым древостоем-эдификатором [23], соответственно, и верхняя граница леса в горах должна определяться как верхний высотный предел произрастания деревьев и подроста лесообразующего вида с минимально достаточной сомкнутостью корневых систем и с учетом орографических характеристик (крутизны склона, каменистых выходов и т. д.), которые препятствуют этой сомкнутости.

## Цель работы

Цель работы — определение длины корневых систем подроста *Pinus sibirica* Du Tour, произрастающего в зоне горной тундры Северного Урала, и установление регрессионных связей с его надземными параметрами и возрастом, на основании полученных связей — прогноз смыкания корневых систем подроста.

## Материалы и методы

Исследования проводились в зоне горной каменистой кустарничково-мохово-лишайниковой тундры [25] на высоте 1010–1040 м н. у. м. на плато горного массива «Три Бугра» (высота 1060 м н. у. м., координаты 59°30' с. ш., 59°15' в. д.) в южной части основного водораздела Северного Урала (Наволяинское, Карпинское лесничества Свердловская область), расположенного в 20 км к юго-востоку от горного массива Конжаковский Камень (1560 м н. у. м) (рис. 1). Учет условий среды, численности, жизненности, возраста и параметров подроста древесных растений, видовой состав и проективное покрытие другой растительности выполнен на 30-ти учетных площадках размером 5×5 м, систематически относительно равномерно размещенных по пробной площади. Возраст подроста определен с точностью до одного года по числу вертикальных приростов терминального побега или по числу годовых колец на поперечном срезе основания ствола, измеренных с помощью аппаратуры LinTab-6.

На изучаемой площади *P. sibirica* в значительной мере доминирует в видовом составе и выступает пионерным видом заселения горной тундры древесными растениями. Общеизвестно, что его возобновление обусловлено тесной трофической связью с тонкоклювой кедровкой (*Nucifraga caryocatactes macrorhynchos* Brehm C. L.), которая разносит его семена, создавая небольшими порциями кормовые запасы в верхнем слое почвы. Неиспользованные запасы семян прорастают, образуя характерные плотные группы (так назы-



Рис. 1. Объект исследования: возобновление *Pinus sibirica* в горной каменистой кустарничково-мохово-лишайниковой тундре на плато горного массива «Три Бугра» (1010–1040 м н. у. м.). На заднем плане Тылайско-Конжаковский горный массив (1560 м н. у. м.)

Fig. 1. Object of study: the renewal of *Pinus sibirica* in the mountainous stony shrub-moss-lichen tundra on the «Tri Bugra» plateau (1010–1040 m a.s.l.). In the background there is the Tylaysko-Konzhakovsky mountain range (1560 m a.s.l.)

ваемые «гнезда») всходов, поэтому количественный учет возобновления *P. sibirica* проводился по двум параметрам: количеству «гнезд» подроста и количеству особей в них.

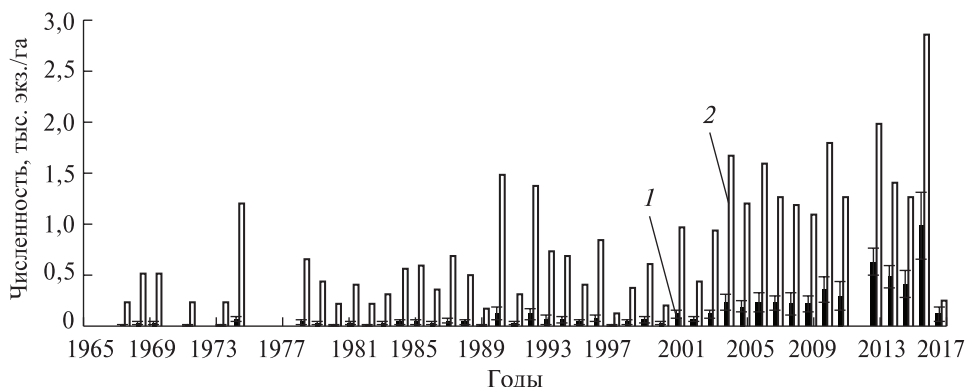
Реконструкция первоначальной численности однолетних всходов *P. sibirica* выполнена по методу построения кривых выживания подроста в его «гнездах» на преобладающих типах субстрата [11, 26].

На пробной площади в качестве модельных отобрано 54 экземпляра подроста *P. sibirica* разных высоты (до 130 см) и возраста (до 56 лет). Кроме определения возраста и надземных параметров у каждого образца на всю длину препарированы все корни, измерена их длина и диаметр через каждые 5 см длины, определена средняя длина корневых систем.

Зависимости длины корней от надземных параметров и возраста исследованы методом регрессионного анализа. Использованы степенные функции, поскольку предполагается, что с возрастом, по мере роста деревьев в высоту происходит определенное снижение энергии роста латеральных корней в длину по гиперболе.

## Результаты и обсуждение

В видовом составе лесообразующих древесных растений на изучаемом плато горной тундры выше существующей верхней границы леса преобладает *P. sibirica* в возрасте до 56 лет ( $6,0 \pm 0,4$  тыс. экз./га в  $3,5 \pm 0,25$  тыс. «гнезд»/га). Встречающиеся экземпляры *Picea obovata* Ledeb и *Pinus sylvestris* L. не старше 10–15-летнего возраста единичны.



**Рис. 2.** Погодичная динамика возобновления *Pinus sibirica* на плато горной тундры: 1 — численность сохранившегося подроста с ошибками средних величин ( $\pm m$ ), тыс. экз./га; 2 — реконструированная численность однолетних всходов, тыс. экз./га  
**Fig. 2.** Yearly dynamics of *Pinus sibirica* regeneration on the mountain tundra plateau: 1 — number of preserved undergrowth with errors of mean values ( $\pm m$ ), thous. ind./ha; 2 — reconstructed number of annual seedlings, thousand ind./ha

Подрост и всходы *P. sibirica* сосредоточены на лишайниково-моховом субстрате с преобладанием *Pleurozium Schreberi* (проективное покрытие 10%), на мохово-лишайниковом с преобладанием *Cladonia sp.* (проективное покрытие 46,6%) и на субстрате, образованном плотным покровом *Arctostaphylos urva-ursi* (21,4%). Редкие кустарники *Betula nana*, *Rosa cinnamomea*, *Salix sp.* высотой не более 20 см с общим проективным покрытием 12,6% и низкорослые стелящиеся кустарнички *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis idaea*, *Empetrum nigrum*, *Dryas octopetala* с проективным покрытием 45% не препятствуют созданию кедровкой запасов семян.

Мощность почвенного горизонта на плато составляет 5...15 см (местами — до 20 см), под которым располагается подстилаящая каменистая горная порода в виде больших единых монолитов. Выходящие местами каменистые образования занимают в целом 17,1% общей поверхности пробной площади.

Согласно возрастной структуре подроста (рис. 2) относительно непрерывное ежегодное возобновление *P. sibirica* началось в конце 1960-х гг. и его интенсивность значительно возросла в начале 2000-х годов.

Большая часть подроста имеет две или три вершины, кроме того, около 20% подроста старше 20 лет с сухими вершинами. Кроны состоят из редких единичных боковых побегов и характеризуются как ажурные. В горной тундре единичные боковые побеги у подроста *P. sibirica* появляются к 7-летнему возрасту. И с этого возраста по высоте он начинает выделяться над кустарничковым ярусом.

По результатам определения возраста, модельные экземпляры *P. sibirica* объединены в четыре возрастные группы с отнесенными соответствующими

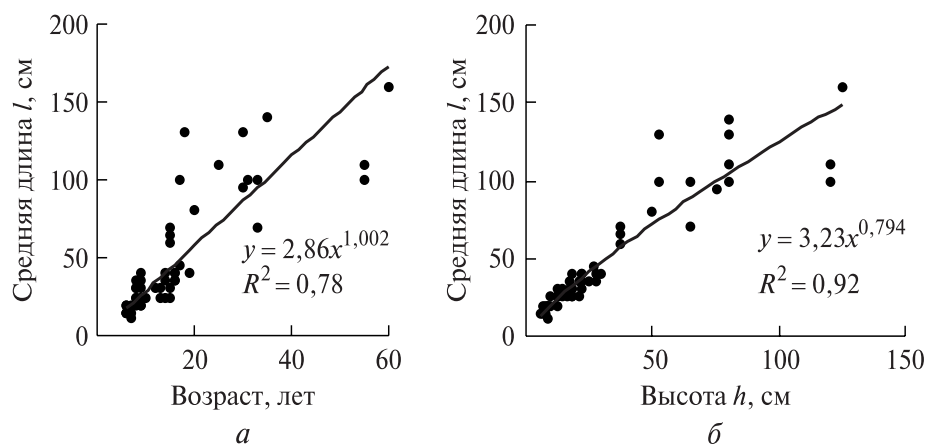
**Средние параметры подроста *Pinus sibirica* по возрастным группам**  
 Average parameters of *Pinus sibirica* undergrowth by age groups

Параметр подроста	Возраст подроста, лет			
	7...10	12...20	25...35	45...56
Высота подроста, см	15 ± 0,5	32 ± 1,9	56 ± 5,1	114 ± 8,8
Диаметр кроны, см	12	24	38	65
Длина корней*, см	25 ± 2	50 ± 5	95 ± 9	125 ± 15
Площадь питания, м <sup>2</sup>	0,2	0,78	2,83	4,91

\*Параметры модельных экземпляров.

ими средними значениями надземных параметров всего подроста (таблица). В соответствующих возрастных группах модельных экземпляров подроста установлены следующие максимальные значения длины корней: 40 см в возрасте 9 лет при его высоте 18 см; 130 см в возрасте 18 лет при его высоте 80 см; 140 см в возрасте 35 лет при его высоте 80 см; 180 см в возрасте 56 лет при его высоте 125 см.

Таким образом, почти одинаковый по высоте подрост может принадлежать разным возрастным группам. В условиях горной тундры с возрастом корневая система подроста *P. sibirica* разрастается более интенсивно, чем ее надземная часть. Длина боковых корней превышает его высоту в 1,2...1,5 раза, а длину его боковых побегов в 4...5 раз. Начиная с раннего возраста у подроста корневая система выходит за пределы проекции кроны, в то время как под пологом и на вырубках это происходит к 40-летнему возрасту [27]. Сильно развитые боковые корни в количестве от 3 до 7 распространяются в верхнем горизонте почвы на



**Рис. 3.** Зависимость средней длины корневой системы (см) подроста *P. sibirica* в поясе горной тундры Северного Урала от его возраста (а) и высоты (б)

**Fig. 3.** Dependence of the average length of the root system (cm) of *P. sibirica* undergrowth in the mountain tundra belt of the Northern Urals on its age (a) and height (b)

глубине 5–10 см от поверхности. Причем у подроста старших возрастных групп высотой более 40 см они тянутся, не изменяя своего диаметра (от 1–2 до 4–6 мм) на протяжении нескольких десятков сантиметров, проникая в трещины подстилающей горной породы.

Регрессионный анализ выявил тесную ( $R^2=0,78$ ) положительную и практически прямолинейную связь средней длины корней подростка с его возрастом (рис. 3, а), и еще более тесную ( $R^2=0,92$ ) с его высотой (рис. 3, б).

К настоящему времени общая численность подростка *P. sibirica* всех возрастов (начиная с первой генерации 1967 г.) — около 3,5 тыс. «гнезд»/га, большая часть которых в возрасте старше 10 лет состоит из одного экземпляра. При этом средняя высота составляет  $27 \pm 2$  см (максимальная — не превышает 180 см), а средний диаметр кроны —  $25 \pm 2$  см (площадь проективного покрытия кроны  $0,05$  м<sup>2</sup>). Согласно установленной тесной регрессионной связи, при такой высоте средняя длина корней достигает 44 см. В этом случае площадь занимаемая корневой системой одного деревца — площадь почвенного питания или поле корневой конкуренции [22] — в среднем составляет  $0,6$  м<sup>2</sup>. Следовательно, расчетная общая площадь почвенного питания *P. sibirica* достигает примерно 2,1 тыс. м<sup>2</sup>/га. Таким образом, корневые системы *P. sibirica* охватывают в настоящее время около 21 % проекции поверхности почвы при проективном покрытии кроны около 2 %.

Абсолютное доминирование *P. sibirica* в численности подростка древесных растений на плато горной тундры обусловлено созданием здесь кормовых запасов семян кедровкой, которые она способна распространять на значительные расстояния от их источников [28]. Можно предположить, что большая часть всхожих семян анемохорных

древесных видов из расположенных ниже на расстоянии до 1 км древостоев, по всей вероятности, не долетает. Безусловно, в горную тундру кедровка всегда заносила семена *P. sibirica* в предпочитаемые ею открытые типы субстрата [11] для создания запасов. Однако появившиеся ранее всходы, по всей вероятности, не выжили в суровых условиях горной тундры. А появившиеся позднее выжили, что обусловлено начавшимися во второй половине XX в., прогрессирующими климатическими изменениями, в частности повышением средней температуры воздуха (летом) в Субарктическом поясе [8, 11].

Полученные результаты подтверждают, что для подростка *P. sibirica* в горных условиях характерна развитая поверхностно-якорная корневая система при отсутствии стержневого корня [27]. Установленное превышение площади корневых систем над площадью кроны подтверждает предположение С.Н. Санникова [22, 23], что критерием-детерминантом образования леса как стабильного лесного биогеоценоза (в отличие от нелесных экосистем) является не только сомкнутость крон деревьев, а многократное перекрытие их корневых систем и адекватная корневая конкуренция древостоя-эдификатора. Путем несложных расчетов можно предположить, что при прогрессирующем возобновлении *P. sibirica*, росте и развитии существующего подростка (в первую очередь за счет кроны и латеральных корней), через 20...25 лет, когда его средняя высота достигнет 60...70 см, могут сформироваться первые достаточно корнесомкнутые редколесья (с общим проективным покрытием корневых систем не менее 10 тыс. м<sup>2</sup>/га). При этом смыкание в его кроновой части еще не наметится. Возможно, еще через столько же лет мозаично сформируются и авангардные первичные «подземносомкнутые»



куртины *P. sibirica* (с тройным и большим перекрытием корневых систем деревьев). Вероятно, с их формированием между составляющими компонентами будут развиваться и определенные структурно-функциональные, в том числе конкурентные взаимоотношения, характерные для сомкнутого в корневой части древостоя как лесного биогеоценоза [29–33]. Полное смыкание корневых систем также отрицательно повлияет на рост вновь появляющихся всходов даже при 100%-й солнечной инсоляции, поскольку угнетенное состояние подростка под пологом древостоев во многом объясняется их конкуренцией за почвенное питание [22, 24, 27]. Тогда появятся достаточные основания для вывода о реальном повышении верхней границы леса до этого высотного уровня.

Для изучения и прогнозирования продвижения границы леса в горах широко используются и дают хорошие результаты дендрохронологический анализ ретроспективы динамики и состояния древесной растительности в сочетании с температурными данными региональных метеостанций [13, 14, 34] и оригинальный метод повторной пейзажной съемки [35, 36]. Более того, последний позволяет наглядно продемонстрировать как рост отдельных деревьев, так и их распространение в горах. Однако они основаны на учете и анализе состояния взрослых древесных растений в их надземной части. Предлагаемый нами метод прогнозирования формирования лесных сообществ по состоянию и интенсивности роста подземной части подростка древесных растений резко отличается от них. Он дополняет и существенно расширяет информационные возможности ГИС-технологий, которые обеспечивают огромный поток данных как по отдельным ландшафтам, так и по странам и континентам в целом. ГИС-технологии предоставляют информацию о покрытии крон деревьев, а предлагаемый нами метод — о взаимосвязи между покрытием крон деревьев и корневыми системами. Это чрезвычайно полезно для моделирования динамики верхней границы леса. Поскольку ГИС-технологии и методы распознавания древесных растений и их биомассы активно развиваются, а для исследований используются новые подходы и методы [9, 37–40], то полученные нами результаты будут востребованы.

## Выводы

В условиях горной тундры Северного Урала площадь, занимаемая корневыми системами подростка *Pinus sibirica* (площадь почвенного питания или поле корневой конкуренции) превышает площадь проективного покрытия его крон более чем в 10 раз.

Установленные в результате исследований тесные связи длины корней подростка *P. sibirica* с его возрастом и высотой позволяют по надземным параметрам рассчитывать площадь, занимаемую его корневыми системами и степень их сомкнутости в условиях горной тундры.

При текущих темпах изменения климата, возобновления и роста деревьев *P. sibirica* выявленные зависимости позволяют прогнозировать для горной тундры исследуемого плато Северного Урала мозаичное формирование первичных подземно-сомкнутых лесных ассоциаций (редколесий) с характерными лесными взаимоотношениями через 20–25 лет, а куртин с многократным переплетением корневых систем через 40–50 лет.

Результаты исследования имеют теоретическое значение для уточнения понятия «верхняя граница леса» и развития концепции границы леса как корнесомкнутого лесного биогеоценоза. Полученные результаты позволяют прогнозировать темпы формирования лесных экосистем в горной тундре и смещение верхней границы леса в горах Северного Урала.

*Работа выполнена в рамках государственного задания Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук».*

## Список литературы

- [1] Maiti R., Rodriguez H., Ivanova N. Autoecology and ecophysiology of woody shrubs and trees: concepts and applications. John Wiley & Sons, Ltd, 2016. 355 p. <https://doi.org/10.1002/9781119104452>
- [2] Frelich L.E., Montgomery R.A., Reich P.B. Seven ways a warming climate can kill the Southern boreal forest // *Forests*, 2021, v. 12, no. 5. p. 560. <https://doi.org/10.3390/f12050560>
- [3] Du E., Tang Y. Distinct climate effects on Dahurian larch growth at an Asian temperate-boreal forest ecotone and nearby boreal sites // *Forests*, 2022, v. 13, no. 1, p. 27. <https://doi.org/10.3390/f13010027>
- [4] Иванова Н.С. Лесотипологические особенности биоразнообразия и восстановительно-возрастной динамики растительности горных лесов Южного и Среднего Урала: дис. ... д-ра биол. наук: 06.03.02. Екатеринбург, 2019. 304 с.
- [5] Ivanova N.S. Impact of climate changes, timber harvesting, and fires on boreal forests (Example of the Ural mountains, Russia) // *Sustainable Bioresource Management*, New York, Apple Academic Press, 2020, pp. 29–52. <https://doi.org/10.1201/9780429284229-4>
- [6] Evans P., Brown C. The boreal–temperate forest ecotone response to climate change // *Environ. Rev.*, 2017, v. 25, pp. 423–431. <https://doi.org/10.1139/er-2017-0009>
- [7] Григорьев А.А., Дэви Н.М., Кукарских В.В., Вьюхин С.О., Галимова А.А., Моисеев П.А., Фомин В.В. Структура и динамика древостоев верхней границы леса в западной части Плато Путорана // *Экология*, 2019. № 4. С. 311–322. <https://doi.org/10.1134/S1067413619040076>
- [8] Fomin, V., Mikhailovich A., Golikov D., Agapitov E. Reconstruction of the expansion of Siberian larch into the

- mountain tundra in the Polar Urals in the 20th–early 21st centuries // *Forests*, 2022, v. 13, 419 p.  
<https://doi.org/10.3390/f13030419>
- [9] Zhou W., Mazepa V., Shiyatov S.V., Shalaumova Yu., Zhang T., Liu D., Sheshukov A., Wang J., Sharif H.E., Ivanov V. Spatiotemporal dynamics of encroaching tall vegetation in timberline ecotone of the Polar Urals Region, Russia // *Environmental Research Letters*, 2022, v. 17, no. 1, p. 014017.  
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac3694>
- [10] Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Современная экспансия лиственницы сибирской в горную тундру Полярного Урала // *Экология*, 2015. № 6. С. 403–410.  
<https://doi.org/10.1134/s1067413615060168>
- [11] Санников С.Н., Танцырев Н.В., Петрова И.В. Инвазия популяций сосны сибирской в горную тундру Северного Урала // *Сибирский экологический журнал*, 2018. № 4. С. 449–461.  
<https://doi.org/10.1134/S1995425518040078>
- [12] Shirk A.J., Cushman S.A., Waring K.M., Wehenkel C.A., Leal-Sáenz A., Toney C., Lopez-Sanchez C.A. Southwestern white pine (*Pinus strobiformis*) species distribution models project a large range shift and contraction due to regional climatic changes // *Forest Ecology and Management*, 2018, v. 411, pp. 176–186.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.025>
- [13] Hagedorn F., Dawes M.A., Bubnov M.O., Devi N.M., Grigoriev A.A., Mazepa V.S., Shiyatov S.G., Moiseev P.A., Nagimov Z.Y. Latitudinal decline in stand biomass and productivity at the elevational treeline in the Ural mountains despite a common thermal growth limit // *J. of Biogeography*, 2022, v. 47, no. 8, pp. 1827–1842.  
<https://doi.org/10.1111/jbi.13867>
- [14] Шиятов С.Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М.: Наука, 1986. 136 с.
- [15] Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. М.; Л.: Гослесбухиздат, 1955. 599 с.
- [16] Сукачев В.Н. Основные понятия лесной биогеоценологии // *Основы лесной биогеоценологии*. М.: Наука, 1964. С. 5–49.
- [17] Lorenz M., Fisher R., Mues V. Forest resources in Europe and their condition. Conservation and management of forest genetic resources in Europe / Eds. T. Geburek, J. Turok. Zvolen: Arbora, 2005, pp. 111–126.
- [18] Корзунин М.Д., Тер-Микаэлян М.Г. Конкуренция за свет и динамика модельных особей, независимо распределенных на плоскости // *Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем*. Л.: Гидрометеоздат, 1982. Т. 5. С. 242–248.
- [19] Pukkala T. Methods describe the competition process in a tree stand // *Scandinavian J. of Forest Research*, 1989, v. 4, no. 2, pp. 187–202. <https://doi.org/10.1080/02827588909382557>
- [20] Колобов А.Н. Моделирование пространственно-временной динамики древесных сообществ: индивидуально-ориентированный подход // *Лесоведение*, 2014. № 5. С. 72–82.
- [21] Fraver S., D'Amato A., Bradford J.B., Jonsson B.G., Jonsson M., Esseen P.A. Tree growth and competition in an old-growth *Picea abies* forest of boreal Sweden: influence of tree spatial patterning // *J. of Vegetation Science*, 2014, v. 25, pp. 374–385. <https://doi.org/10.1111/jvs.12096>
- [22] Санникова Н.С., Санников С.Н., Петрова И.В., Мищенко Ю.Д., Черепанова О.Е. Факторы древостоя-эдификатора: количественный анализ и синтез // *Экология*, 2012. № 6. С. 1–7.
- [23] Санников С.Н., Санникова Н.С. Лес как подземно-сомкнутая дендроценоэкосистема // *Сибирский лесной журнал*, 2014. № 1. С. 25–34.
- [24] Танцырев Н.В., Андреев Г.В. Влияние конкуренции материнского древостоя на рост подростка кедра сибирского на основных типах субстрата // *Вестник Бурятской государственной сельскохозяйственной академии им. В.П. Филиппова*, 2020. № 2. Т. 59. С. 145–153.  
<https://doi.org/10.34655/bgsha.2020.59.2.020>
- [25] Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 281 с.
- [26] Санников С.Н., Танцырев Н.В. Кривые выживания подростка сосны сибирской как основа реконструкции динамики его численности // *Лесоведение*, 2015. № 4. С. 275–281.
- [27] Судачкова Н.Е., Расторгуева Е.Я., Коловский Р.А. Физиология подростка кедра. М.: Наука, 1967. 123 с.
- [28] Schaming T.D., Sutherland C.S. Landscape- and local-scale habitat influences on occurrence and detection probability of Clark's nutcrackers: Implications for conservation // *PLoS ONE*, 2020, v. 15(5), e0233726.
- [29] Aubin I., Messier C., Kneeshaw D. Population structure and growth acclimation of mountain maple along a successional gradient in the southern boreal forest // *Ecoscience*, 2005, v. 12, pp. 540–548.
- [30] Kallioikoski T. Root system traits of Norway spruce, Scots pine, and silver birch in mixed boreal forests: an analysis of root architecture, morphology, and anatomy. Diss. Forestales. Vantaa: Finnish For. Res. Inst., 2011, v. 121, 65 p.
- [31] Hansson K., Helmisari H.S., Sah S.P., Lange H. Fine root production and turnover of tree and understorey vegetation in Scots pine, silver birch and Norway spruce stands in SW Sweden // *For. Ecol. Manage*, 2013, v. 309, pp. 58–65.
- [32] Возмищева А.С. Пространственная структура подростка ключевых видов северных кедрово-широколиственных лесов Дальнего Востока // *Научные труды государственного природного заповедника «Присурский»*, 2015. Т. 30, Вып. 1. С. 79–84.
- [33] Шанин В.Н., Рочева Л.К., Шашков М.П., Иванова Н.В., Москаленко С.В., Бурнашева Э.Р. Особенности пространственного распределения биомассы корней некоторых древесных видов (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Betula sp.*) // *Известия РАН. Сер. биологическая*, 2015. № 3. С. 316–325.
- [34] Cerrato R., Salvatore M.C., Gunnarson B.E., Linderholm H.W., Carturan L., Brunetti M., De Blasi F., Baronia C. A *Pinus cembra* L. tree-ring record for late spring to late summer temperature in the Rhaetian Alps, Italy // *Dendrochronologia*, 2019, v. 53, pp. 22–31.
- [35] Михайлович А.П., Фомин В.В., Шиятов С.Г. Фотографический атлас ландшафтов Полярного Урала в нижнем течении рек Енгаю и Кердоманшор во второй половине XX — начале XXI веков. Екатеринбург: Изд-во УГЛТУ, 2016. 97 с.
- [36] Fomin V., Ivanova N., Mikhailovich A., Zolotova E. Problem of climate-driven dynamics in the genetic forest typology // *Modern synthetic methodologies for creating drugs and functional materials (mosm2020): AIP Conference Proceedings*, 2021, v. 2388, p. 030007.  
<https://doi.org/10.1063/5.0068806>
- [37] Bayer U., Puschmann O. Automatic detection of woody vegetation in repeat landscape photographs using a convolutional neural network // *Ecological Informatics*, 2019, v. 50, pp. 220–223. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2019.01.012>
- [38] Dourado-Filho L.A., Columby R.T. An experimental assessment of deep convolutional features for plant species recognition // *Ecological Informatics*, 2021, v. 65, p. 101411. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2021.101411>
- [39] Усольцев В.А., Цепордей И.С., Норицин Д.В. Аллометрические модели для оценки биомассы корней лесообразующих родов Евразии дистанционными методами с учетом глобального потепления // *Хвойные boreальной зоны*, 2022. Т. 40. № 1. С. 65–75.
- [40] Ivanova N., Fomin V., Kusbach A. Experience of Forest Ecological Classification in Assessment of Vegetation Dynamics // *Sustainability*, 2022, v. 14, no. 6, p. 3384.  
<https://doi.org/10.3390/su14063384>

## Сведения об авторах

**Танцырев Николай Владимирович** — канд. биол. наук, науч. сотр. ФГБУН «Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук», 89502076608@mail.ru

**Иванова Наталья Сергеевна** — д-р биол. наук, вед. науч. сотр. ФГБУН «Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук», i.n.s@bk.ru

**Петрова Ирина Владимировна** — д-р биол. наук, директор ФГБУН «Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук», irina.petrova@botgard.uran.ru

Поступила в редакцию 27.05.2022.

Одобрено после рецензирования 20.09.2022.

Принята к публикации 16.11.2022.

## ROOT-CLOSED FOREST ECOSYSTEM FORMATION ABOVE FOREST BOUNDARY IN NORTHERN URALS MOUNTAINS

N.V. Tantsyrev, N.S. Ivanova✉, I.V. Petrova

Botanical Garden of the Ural Branch of the RAS, 202a, 8 Marta st., 620144, Yekaterinburg, Russia

i.n.s@bk.ru

The purpose of this work is to determine the length of the root systems of Siberian stone pine undergrowth (*Pinus sibirica* Du Tour) growing in the mountain tundra of the Northern Urals and to establish regression relationships with its aboveground parameters and age. The studies were carried out in the belt of mountain stony shrub-moss-lichen tundra at an altitude of 1010–1040 m above sea level on the plateau of the «Tri Bugra» mountain massif (59°30' N, 59°15' E). Consideration of environmental conditions and undergrowth of woody plants was carried out on 30 registered plots with a size of 5×5 m. *P. sibirica* is absolutely dominant (6,0 thousand specimens per ha) in the undergrowth. Its constant almost annual renewal began in the end 60s XX century. It was revealed that under the conditions of mountain tundra, the length of the root systems of all studied age groups of *P. sibirica* undergrowth exceeds its height by 1,2...1,5 times, and the area of soil nutrition (field of root competition) exceeds the area of projective crown cover by more than 10 times. A statistically significant relationship between the length of roots and the age ( $R^2 = 0,78$ ) of the undergrowth and its height ( $R^2 = 0,92$ ) are established. Regression equations are obtained. At the current rates of climate warming and the growth of *P. sibirica* trees, the revealed dependences make it possible to predict for the mountain tundra of the Northern Urals mosaic formation of primary underground-closed forest associations (woodlands) with characteristic forest relationships in 20–25 years, and communities with multiple interweaving of root systems in 40–50 years.

**Keywords:** *Pinus sibirica*, Northern Urals, mountain tundra, treeline ecotone, root system, competition for soil nutrition

**Suggested citation:** Tantsyrev N.V., Ivanova N.S., Petrova I.V. *Formirovanie kornesomknutoy lesnoy ekosistemy vyshе granitsy lesa v gorakh Severnogo Urala* [Root-closed forest ecosystem formation above forest boundary in Northern Urals mountains]. *Lesnoy vestnik / Forestry Bulletin*, 2023, vol. 27, no. 1, pp. 26–34. DOI: 10.18698/2542-1468-2023-1-26-34

## References

- [1] Maiti R., Rodriguez H., Ivanova N. Autoecology and ecophysiology of woody shrubs and trees: concepts and applications. John Wiley & Sons, Ltd. 2016. 355 p. <https://doi.org/10.1002/9781119104452>
- [2] Frelich L.E., Montgomery R.A., Reich P.B. Seven ways a warming climate can kill the Southern boreal forest. *Forests*, 2021, v. 12, no. 5. p. 560. <https://doi.org/10.3390/f12050560>
- [3] Du E., Tang Y. Distinct climate effects on Dahurian larch growth at an Asian temperate-boreal forest ecotone and nearby boreal sites. *Forests*, 2022, v. 13, no. 1, p. 27. <https://doi.org/10.3390/f13010027>
- [4] Ivanova N.S. *Lesotipologicheskie osobennosti bioraznoobraziya i vosstanovitel'no-vozrastnoy dinamiki rastitel'nosti gornykh lesov Yuzhnogo i Srednego Urala* [Forest typological features of biodiversity and restoration-age dynamics of vegetation of mountain forests of the Southern and Middle Urals]. Dis. ... Dr. Sci. (Biol.), 06.03.02. Yekaterinburg, 2019, 304 p.
- [5] Ivanova N.S. Impact of climate changes, timber harvesting, and fires on boreal forests (Example of the Ural mountains, Russia). Sustainable Bioresource Management, New York, Apple Academic Press, 2020, pp. 29–52. <https://doi.org/10.1201/9780429284229-4>
- [6] Evans P., Brown C. The boreal-temperate forest ecotone response to climate change. *Environ. Rev.*, 2017, v. 25, pp. 423–431. <https://doi.org/10.1139/er-2017-0009>
- [7] Grigor'ev A.A., Devi N.M., Kukarskikh V.V., V'yukhin S.O., Galimova A.A., Moiseev P.A., Fomin V.V. *Struktura i dinamika drevostoev verkhney granitsy lesa v zapadnoy chasti Plato Putorana* [Structure and dynamics of forest stands at the upper forest boundary in the western part of the Putorana Plateau]. *Ekologiya [Ecology]*, 2019, no. 4, pp. 311–322. <https://doi.org/10.1134/S1067413619040076>



- [8] Fomin, V., Mikhailovich A., Golikov D., Agapitov E. Reconstruction of the expansion of Siberian larch into the mountain tundra in the Polar Urals in the 20th—early 21st centuries. *Forests*, 2022, v. 13, 419 p. <https://doi.org/10.3390/f13030419>
- [9] Zhou W., Mazepa V., Shiyatov S.V., Shalaumova Yu., Zhang T., Liu D., Sheshukov A., Wang J., Sharif H.E., Ivanov V. Spatiotemporal dynamics of encroaching tall vegetation in timberline ecotone of the Polar Urals Region, Russia. *Environmental Research Letters*, 2022, v. 17, no. 1, p. 014017. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac3694>
- [10] Shiyatov S.G., Mazepa V.S. *Sovremennaya ekspansiya listvennitsy sibirskoy v gornuyu tundru Polyarnogo Urala* [Modern expansion of Siberian larch into the mountain tundra of the Polar Urals]. *Ekologiya [Ecology]*, 2015, no. 6, pp. 403–410. <https://doi.org/10.1134/s1067413615060168>
- [11] Sannikov S.N., Tantsyrev N.V., Petrova I.V. *Invaziya populyatsiy sosny sibirskoy v gornuyu tundru Severnogo Urala* [Invasion of Siberian pine populations into the mountain tundra of the Northern Urals]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal [Siberian Ecological J.]*, 2018, no. 4, pp. 449–461. <https://doi.org/10.1134/S1995425518040078>
- [12] Shirk A.J., Cushman S.A., Waring K.M., Wehenkel C.A., Leal-Sáenz A., Toney C., Lopez-Sanchez C.A. Southwestern white pine (*Pinus strobiformis*) species distribution models project a large range shift and contraction due to regional climatic changes. *Forest Ecology and Management*, 2018, v. 411, pp. 176–186. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.025>
- [13] Hagedorn F., Dawes M.A., Bubnov M.O., Devi N.M., Grigoriev A.A., Mazepa V.S., Shiyatov S.G., Moiseev P.A., Nagimov Z.Y. Latitudinal decline in stand biomass and productivity at the elevational treeline in the Ural mountains despite a common thermal growth limit. *J. of Biogeography*, 2022, v. 47, no. 8, pp. 1827–1842. <https://doi.org/10.1111/jbi.13867>
- [14] Shiyatov S.G. *Dendrokronologiya verkhney granitsy lesa na Urale* [Dendrochronology of the upper forest boundary in the Urals]. Moscow: Nauka, 1986, 136 p.
- [15] Tkachenko M.E. *Obshchee lesovodstvo* [General forestry]. Moscow-Leningrad: Goslesbumizdat, 1955, 599p.
- [16] Sukachev V.N. *Osnovnye ponyatiya lesnoy biogeotsenologii* [Basic concepts of forest biogeocenology]. *Osnovy lesnoy biogeotsenologii [Fundamentals of forest biogeocenology]*. Moscow: Nauka, 1964, pp. 5–49.
- [17] Lorenz M., Fisher R., Mues V. Forest resources in Europe and their condition. Conservation and management of forest genetic resources in Europe. Eds. T. Geburek, J. Turok. Zvolen: Arbora, 2005, pp. 111–126.
- [18] Korzukhin M.D., Ter-Mikaelyan M.G. *Konkurentsia za svet i dinamika model'nykh osobey, nezavisimo raspredelennykh na ploskosti* [Competition for light and dynamics of model individuals independently distributed on a plane]. *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem [Problems of ecological monitoring and modeling of ecosystems]*. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1982, v. 5, pp. 242–248.
- [19] Pukkala T. Methods describe the competition process in a tree stand. *Scandinavian J. of Forest Research*, 1989, v. 4, no. 2, pp. 187–202. <https://doi.org/10.1080/02827588909382557>
- [20] Kolobov A.N. *Modelirovanie prostranstvenno-vremennoy dinamiki drevesnykh soobshchestv: individual'no-orientirovannyi podkhod* [Modeling the spatio-temporal dynamics of tree communities: an individually-oriented approach]. *Lesovedenie*, 2014, no. 5, pp. 72–82.
- [21] Fraver S., D'Amato A., Bradford J.B., Jonsson B.G., Jonsson M., Esseen P.A. Tree growth and competition in an old-growth *Picea abies* forest of boreal Sweden: influence of tree spatial patterning. *J. of Vegetation Science*, 2014, v. 25, pp. 374–385. <https://doi.org/10.1111/jvs.12096>
- [22] Sannikova N.S., Sannikov S.N., Petrova I.V., Mishchikhina Yu.D., Cherepanova O.E. *Faktory drevostoya-edifikatora: kolichestvennyy analiz i sintez* [Tree stand-edificator factors: quantitative analysis and synthesis]. *Ekologiya [Ecology]*, 2012, no. 6, pp. 1–7.
- [23] Sannikov S.N., Sannikova N.S. *Les kak podzemno-somknutaya dendrotsenoekosistema* [Forest as an underground-closed dendrocenoecosystem]. *Sibirskiy lesnoy zhurnal [Siberian Forest J.]*, 2014, no. 1, pp. 25–34.
- [24] Tantsyrev N.V., Andreev G.V. *Vliyaniye konkurentsii materinskogo drevostoya na rost podrosta kedra sibirskogo na osnovnykh tipakh substrata* [Influence of maternal stand competition on the growth of Siberian stone pine undergrowth on the main types of substrate]. *Vestnik Buryatskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii im. V.R. Filippova [Bulletin of the Buryat State Agricultural Academy V.R. Filippova]*, 2020, no. 2, v. 59, pp. 145–153. <https://doi.org/10.34655/bgsha.2020.59.2.020>
- [25] Gorchakovskiy P.L. *Rastitel'nyy mir vysokogornogo Urala* [Flora of the high-mountain Urals]. Moscow: Nauka, 1975, 281 p.
- [26] Sannikov S.N., Tantsyrev N.V. *Krivyye vyzhivaniya podrosta sosny sibirskoy kak osnova rekonstruktsii dinamiki ego chislennosti* [Survival curves of Siberian pine undergrowth as a basis for reconstructing its population dynamics]. *Lesovedenie*, 2015, no. 4, pp. 275–281.
- [27] Sudachkova N.E., Rastorgueva E.Ya., Kolovskiy R.A. *Fiziologiya podrosta kedra* [Physiology of cedar undergrowth]. Moscow: Nauka, 1967, 123 p.
- [28] Schaming T.D., Sutherland C.S. Landscape- and local-scale habitat influences on occurrence and detection probability of Clark's nutcrackers: Implications for conservation. *PLoS ONE*, 2020, v. 15(5), e0233726.
- [29] Aubin I., Messier C., Kneeshaw D. Population structure and growth acclimation of mountain maple along a successional gradient in the southern boreal forest. *Ecoscience*, 2005, v. 12, pp. 540–548.
- [30] Kalliokoski T. Root system traits of Norway spruce, Scots pine, and silver birch in mixed boreal forests: an analysis of root architecture, morphology, and anatomy. Diss. *Forestales. Vantaa: Finnish For. Res. Inst.*, 2011, v. 121, 65 p.
- [31] Hansson K., Helmisaari H.S., Sah S.P., Lange H. Fine root production and turnover of tree and understory vegetation in Scots pine, silver birch and Norway spruce stands in SW Sweden. *For. Ecol. Manage.*, 2013, v. 309, pp. 58–65.
- [32] Vozmishcheva A.S. *Prostranstvennaya struktura podrosta klyuchevykh vidov severnykh kedrovo-shirokolistvennykh lesov Dal'nego Vostoka* [Spatial structure of undergrowth of key species of northern cedar-broad-leaved forests of the Far East]. *Nauchnye trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Prisurskiy» [Scientific works of the state natural reserve «Prisurskiy»]*, 2015, v. 30, iss. 1, pp. 79–84.
- [33] Shanin V.N., Rocheva L.K., Shashkov M.P., Ivanova N.V., Moskalenko S.V., Burnasheva E.R. *Osobennosti prostranstvennogo raspredeleniya biomassy korney nekotorykh drevesnykh vidov (Picea abies, Pinus sylvestris, Betula sp.)* [Features of the spatial distribution of the biomass of the roots of some tree species (*Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Betula sp.*)]. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya [Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Biological series]*, 2015, no. 3, pp. 316–325.



- [34] Cerrato R., Salvatore M.C., Gunnarson B.E., Linderholm H.W., Carturan L., Brunetti M., De Blasi F., Baronia C. A Pinus cembra L. tree-ring record for late spring to late summer temperature in the Rhaetian Alps, Italy. *Dendrochronologia*, 2019, v. 53, pp. 22–31.
- [35] Mikhaylovich A.P., Fomin V.V., Shiyatov S.G. *Fotograficheskiy atlas landshaftov Polyarnogo Urala v nizhnem techenii rek Engayu i Kerdomanshor vo vtoroy polovine XX — nachale XXI vekov* [Photographic atlas of landscapes of the Polar Urals in the lower reaches of the Engayu and Kerdomanshor rivers in the second half of the 20th — early 21st centuries]. Ekaterinburg: UGLTU, 2016, 97 p.
- [36] Fomin V., Ivanova N., Mikhailovich A., Zolotova E. Problem of climate-driven dynamics in the genetic forest typology. Modern synthetic methodologies for creating drugs and functional materials (mosm2020): AIP Conference Proceedings, 2021, v. 2388, p. 030007. <https://doi.org/10.1063/5.0068806>
- [37] Bayer U., Puschmann O. Automatic detection of woody vegetation in repeat landscape photographs using a convolutional neural network. *Ecological Informatics*, 2019, v. 50, pp. 220–223. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2019.01.012>
- [38] Dourado-Filho L.A., Columby R.T. An experimental assessment of deep convolutional features for plant species recognition. *Ecological Informatics*. 2021, v. 65, p. 101411. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2021.101411>
- [39] Usol'tsev V.A., Tsepordey I.S., Noritsin D.V. *Allometricheskie modeli dlya otsenki biomassy korney lesoobrazuyushchikh rodov Evrazii distantsionnymi metodami s uchetom global'nogo potepleniya* [Allometric models for assessing the biomass of the roots of forest-forming genera in Eurasia by remote methods, taking into account global warming]. *Khvoynye boreal'noy zony* [Coniferous boreal zone], 2022, v. 40, no. 1, pp. 65–75.
- [40] Ivanova N., Fomin V., Kusbach A. Experience of Forest Ecological Classification in Assessment of Vegetation Dynamics. *Sustainability*, 2022, v. 14, no. 6, p. 3384. <https://doi.org/10.3390/su14063384>

*The work was carried out within the state task of the Federal State Budgetary Institution of Science «Botanical Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences».*

## Authors' information

**Tantsyrev Nikolay Vladimirovich** — Cand. Sci. (Biology), Scientific Researcher, Institute Botanic Garden Ural Branch of Russian Academy of Sciences, 89502076608@mail.ru

**Ivanova Natal'ya Sergeevna** — Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, Institute Botanic Garden Ural Branch of Russian Academy of Sciences, i.n.s@bk.ru

**Petrova Irina Vladimirovna** — Dr. Sci. (Biology), Director of the Institute Botanic Garden Ural Branch of Russian Academy of Sciences, irina.petrova@botgard.uran.ru

Received 27.05.2022.

Approved after review 20.09.2022.

Accepted for publication 16.11.2022.

Вклад авторов: все авторы в равной доле участвовали в написании статьи  
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов  
Authors' Contribution: All authors contributed equally to the writing of the article  
The authors declare that there is no conflict of interest