



## ВЗАИМОСВЯЗЬ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИХ ГРИБОВ С ПАРАМЕТРАМИ ДРЕВОСТОЕВ ПЛАТО ПУТОРАНА

✉ Ширяев А.Г., Григорьев А.А.

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

✉ [anton.g.shiryaev@gmail.com](mailto:anton.g.shiryaev@gmail.com)

На высотной трансекте на плато Путорана изучена корреляция между параметрами древостоев и дереворазрушающей микобиоты. Как и на Полярном Урале, ведущими факторами определяющими активность ксилотрофных грибов является не число видов растений, а показатели параметров древостоя. Связь между числом видов грибов и древесных растений не выявлена. При этом видовое богатство патогенной микобиоты сильно положительно связано с объемом живой древесины, средней высотой и возрастом древостоев, тогда как сапротрофная – с объемом мертвой древесины и максимальной высотой древостоев. Богатство трутовых (пороидных) грибов объясняется объемом мертвой древесины, сомкнутостью крон, максимальной высотой и средним возрастом древостоев. Дальнейшее изучение этого вопроса позволит обосновано обсуждать возможную реакцию микобиоты на происходящее климатическое изменения в Арктике.

Ключевые слова: Арктика, грибы, потепление климата, деревья, продуктивность

**Введение.** Средняя глобальная температура поверхности планеты увеличилась на 0,85 °C с 1880 года по настоящее время и, как ожидается, продолжит расти (возможно, на 1–3,5 °C), при этом наиболее значительные изменения произойдут в высокоширотных [IPCC, 2021] и высокогорных регионах [Pepin et al., 2015]. Ожидается, что реакция растительности на глобальное потепление будет наиболее быстрой и выраженной в пограничных экосистемах, где климатические и почвенные условия быстро меняются на относительно небольшом расстоянии, превышая критические пороговые значения в высокоширотных и высокогорных системах [Hudson, Henry, 2009; Körner, 2012]. В горах Субарктики, повышение температуры воздуха на несколько градусов может вызвать смещение климатических границ на сотни метров по высоте, что превышает среднюю ширину некоторых растительных поясов и спровоцирует значительные изменения в биоте. С одной стороны, это может привести к вымиранию многих альпийских видов [Pauli et al., 2012; Greenwood, Jump, 2014], но с другой стороны, к увеличению секвестирования углерода в биомассе и изменению круговорота углерода на локальном [Moiseev et al., 2016; Devi et al., 2020] и региональном уровне [Shevtsova et al., 2021]. Исходя из этого, изучение процессов, происходящих в высокогорных системах, крайне актуально.

Верхняя граница древесной растительности особенно чувствительна, поскольку считается важнейшей биогеографической и индикаторной границей в горах [Holtmeier, 2009]. Протяженность верхней границы лесов в горных регионах мира составляет десятки тысяч километров, и во многих регионах границы редколесий и сомкнутых лесов сместились (рис. 1) вдоль склонов на сотни метров [Körner, 2012; Holtmeier, Broll, 2009; Hagedorn et al., 2014], что увеличило площадь лесов на тысячи квадратных километров. Тем не менее, количественные исследования накопления биомассы, динамики насаждений на верхних границах их произрастания, а также различных групп живых организмов, которые эволюционно связаны с ними, крайне редки. Это относится и грибам – являющиеся в высоких широтах основными деструкторами и патогенами древесных растений. Ранее поиск связи между биомассой и возрастом насаждений экотона верхней границы леса и микобиотой за 60-летний период в мире изучался лишь на одном склоне – горе Сланцевой, расположенной на Полярном Урале, Ямало-Ненецкий автономный Округ [Moiseev et al., 2016; Shiryaev et al., 2019, 2020; Hagedorn et al., 2020].

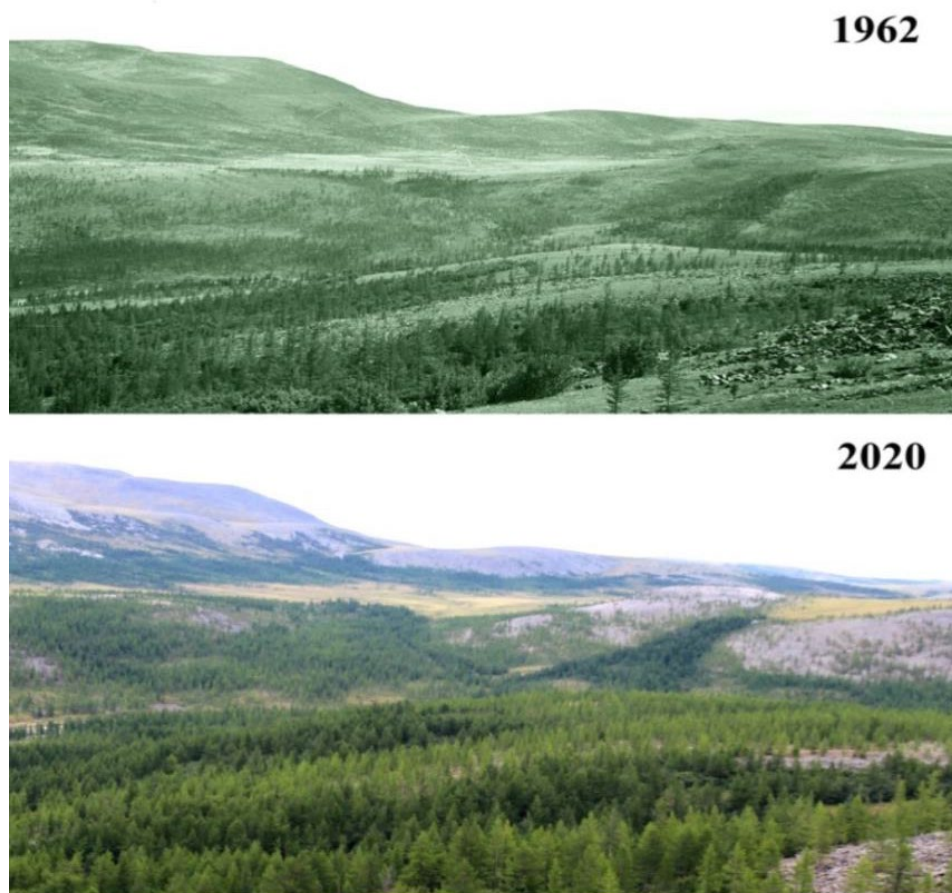


Рис. 1. Изменения верхней границы леса на Полярном Урале (гора Сланцевая) с 1962 по 2020 гг.

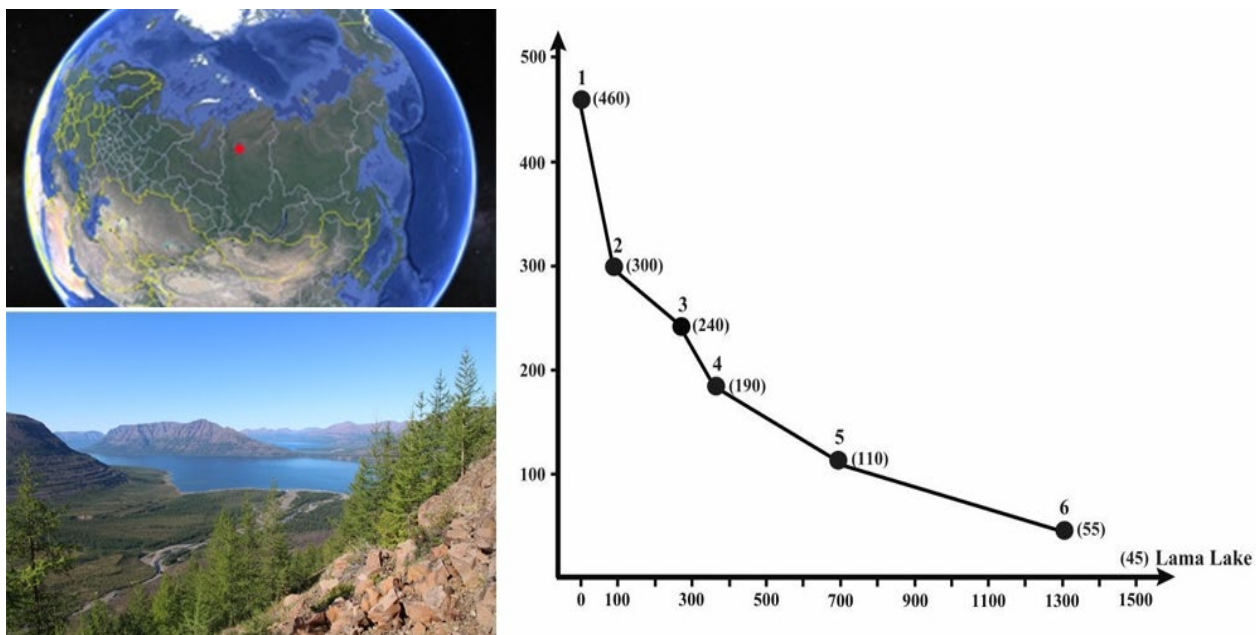


Рис. 2. Карта района исследований на плато паторана. (А) Расположение района исследований на глобусе, (Б) вид вдоль высотной трансекты в Ламских горах, (В) схема расположения высотной трансекты, с номерами высотных уровней.

С целью продолжения исследований по поиску взаимосвязи параметров древостоев на верхней границе леса и микобиоты в евразийской Субарктике за прошедшие 40 лет проведены исследования на северо-западном макросклоне плато Путорана, на склонах Ламских (Сухих) гор.

**Район исследования и методика.** Плато Путорана расположено в северо-западной части Среднесибирского плоскогорья, на границе с полуостровом Таймыр. Плато характеризуется субарктическим континентальным климатом, расположено севернее полярного круга в диапазоне широт 67-71° N. Исследование проводилось в северо-западной части плато Путорана (69°24'47" N, 91°06' 24" E) на южном берегу озера Лама, на склоне Ламских (Сухих) гор, в низовьях реки Омон-Юрях (рис. 2).

По данным ближайшей метеостанции, расположенной в городе Дудинка (69.40°N, 86.17°E), с 1970 по 2020-е годы средняя температура за десятилетия изменилась с -10.5° до -6.6° C, т.е. росла со скоростью 0.8° C / 10 лет. Однако если оценивать период с 2000-х до 2020-х годов то скорость растет быстрее: 1.1° C/10 лет.

На изучаемой высотной трансекте в 1990-е годы в районе исследований, в среднем выпадало 495 мм осадков в год, а в 2020-е годы – 579 мм/год. Следовательно, данный параметр вырос на 84 мм. Для развития грибов важно количество осадков в летний период (июнь-август). Так, в 1990-е годы в среднем выпадало 133 мм осадков, тогда как в 2020-е годы – 162 мм. Метеорологические наблюдения количества выпавших осадков показывают рост количества твёрдых осадков с 1986 г. к 2021 г. в среднем на 19.2 мм / 10 лет. Благодаря повышению среднегодовой температуры и количества осадков продолжительность вегетационного периода выросла за прошедшие 40 лет на 7 дней.

В августе 2024 года изучена высотная трансекта (рис. 2) расположенная вдоль юго-западного склон Сухих гор (центр трансекты: 69°24'48" N, 91°06'39" E). Данная точка выбрана в связи с тем, что здесь никогда не велась хозяйственная деятельность, ни рубили лес, не строили дороги и поселения. Обследование радиальных спилов древесины с живых и полуископаемых деревьев показало, что за последние, как минимум 500 лет, пожаров на изученном участке не было. Диапазон высота трансекты простирается от 460 м н.у.м. (уровень 1: верхняя граница леса) до 55 м н.у.м. (уровень 6: пойма реки Омон-Юрях при впадении ее в оз. Лама).

На самом верхнем уровне 1 (460 m a.s.l., open forest) развиты заросли ольховника с ивами, лиственницами и единичными елями. Здесь 50% территории занимают камни и открытая почва и тундра с преобладанием дриаса. Средний уклон склона составляет 45°. Выше уровня 1 находится почти отвесная каменная стена (~80°) и курумник. От уровня 1 до уровня 5 расстояние по горизонтали составляет 670 метров, а высота уменьшается на 350 м. Ниже, в 500 м от уровня 5, в пойме реки Омон-Юрях, находится уровень 6. Он находится в 200 м от берега озера Лама. На шести уровнях трансекты выявлено 40 видов древесных и кустарниковых растений. Основные из них: *Larix gmelinii*, *Picea obovata*, *Alnus fruticosa*, *Betula tortuosa*, *Salix* spp., *Sorbus sibirica*, *Betula nana* s.l., *Juniperus sibirica*, *Ledum palustre*, *Rosa acicularis*, *Rubus sachalinensis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*.

Изучение параметров структуры древостоев проводилось внутри шести высотных уровней, заложенных с целью для микологических исследований. Внутри каждого высотного уровня заложено от 2-х до 4-х круговых пробных площадей по 0,0227 га. На каждой пробной площади фиксировалось точное местоположение каждого дерева, видовая принадлежность, высота, диаметр ствола на основании, диаметр ствола на высоте 1.3 м, диаметр кроны в двух взаимно перпендикулярных направлениях, жизненное состояние и возраст. У каждого живого дерева с помощью возрастного бурава Haglof как можно ближе к основанию ствола брался радиальный керн древесины. В последующем в лабораторных условиях каждый керн древесины был наклеен на деревянную основу, заполирован на шлифовальной машине, зачищен опасным лезвием и для лучшей визуализации годичных колец забелен зубным порошком. Каждый керн древесины был измерен на полуавтоматической установке Lintab 6.0. Предыдущие исследования

показали, что на плато Путорана у деревьев в отдельные годы не происходит формирования годичного кольца [Grigoriev *et al.*, 2019]. Поэтому особое внимание было уделено датировке кернов древесины по обобщенной древесно-кольцевой хронологии. Для нежизнеспособных прямостоячих деревьев и лежачих определялись их положение, видовая принадлежность, высота (длина), диаметр ствола на высоте (длине от основания) 1.3 м. У каждого нежизнеспособного дерева с помощью бензопилы брались радиальные спилы древесины как можно ближе к основанию ствола. Все радиальные спилы древесины измерены на полуавтоматической установке Lintab 6.0. Датировка нежизнеспособной древесины проводилась с помощью программы Cofecha. Объем всех деревьев определялся по формуле Н.Н. Дементьева ( $V = (d_{1.3} * d_{1.3} * h) / 3$ , где  $d_{1.3}$  - диаметр (см) на высоте 1.3 м,  $h$  - высота дерева (м)). В целом на общей площади 0,4 га были определены морфометрические параметры 392 листовенниц и 184 елей, для большинства живых деревьев и неживых установлен возраст или годы жизни, соответственно. В общей сложности измерено 12653 годичных колец.

В качестве модельной группы дереворазрушающих макромицетов использовались Афиллофоровые грибы (Basidiomycota). Исследования на данном участке Сухих гор начались в 1985 г., поэтому имеем здесь достоверные многолетние наблюдения. Каждый из шести высотных уровней имеет одинаковую площадь 0.36 га; на исследование затрачено одинаковое выборочное усилие по сбору грибов для каждого высотного уровня. Исследование проводилось в пик сезона развития грибов с 8 по 20 августа 2024 г. Изучается видовой состав трех крупнейших трофических групп афиллофоровых грибов: патогены, сапротрофы и симбионты, а также три крупнейшие морфологические группы: кортициоидные, пороидные (трутовые) и клавариоидные. При определении географического положения изучаемой микобиоты важным параметром является соотношение кортициоидных и пороидных грибов.

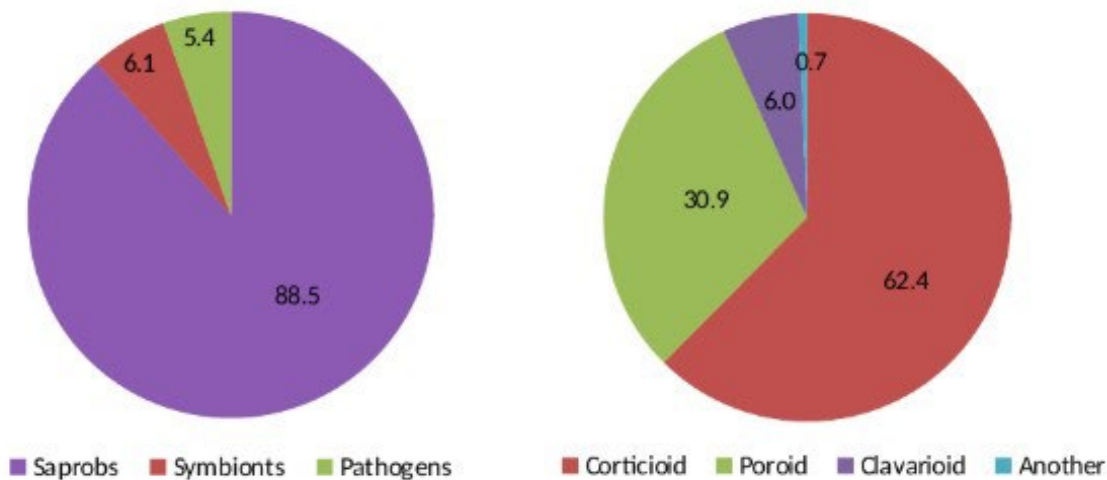


Рис. 3. Доля (%) трофических групп (А) и морфологических групп (В) дереворазрушающих афиллофоровых грибов на высотной трансекте в Ламских горах.

**Результаты и обсуждение.** На высотной трансекте выявлено 152 вида дереворазрушающих афиллофоровых грибов. Сапротрофы – самая крупная группа, включающая 133 вида, что составляет 88.5% от общего числа видов. Симбионтов 9 видов (6.1%), а патогенов деревьев – 8 видов (5.4%). Самая большая морфологическая группа – кортициоидные грибы, включает 93 вида, что составляет 62.8% от общего числа видов, далее следуют пороидные – 47 (30.4%), клавариоидные – 9 (6.1%) (рис. 3). Такое распределение схоже с выявленным для северной границы леса на Урале [Shiryaev *et al.*, 2019].



Число и доля видов кортициодных и пороидных грибов схожа с аналогичными параметрами выявленными для Полярного Урала, тогда число видов клавариоидных грибов на плато Путорана в 2.6 раза [Shiryaev *et al.*, 2019]. Остальные морфологические группы представлены одним видом из рода *Thelephora*.

С высотой над уровнем моря закономерно снижается число видов дереворазрушающих грибов (рис. 4). При этом меняется спектр видов морфологических групп, что также схоже с результатами, полученными на Полярном Урале [Shiryaev *et al.*, 2019].

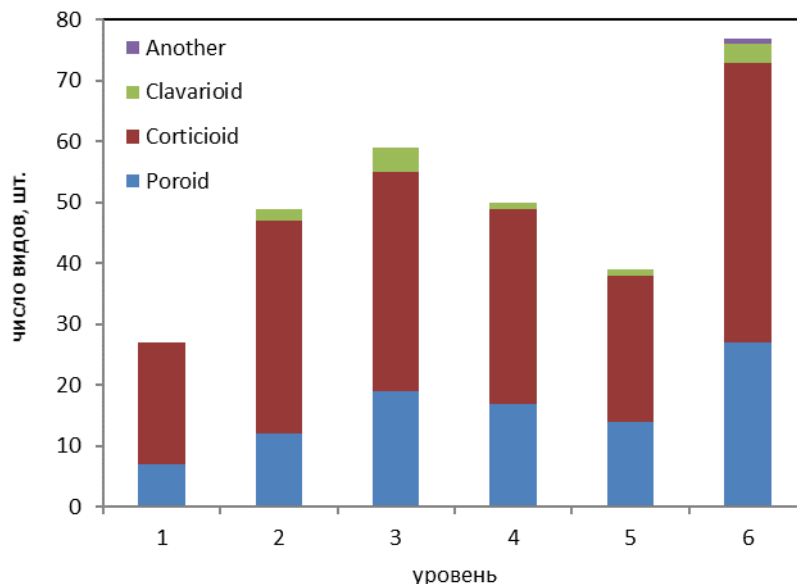


Рис. 4. Распределение числа видов основных морфологических групп дереворазрушающих афиллофоровых грибов вдоль высотной трансекты в Ламских горах.

Не выявлена корреляция между числом видов древесно-кустарниковых растений и высотой над уровнем моря ( $r = -0,20$ ,  $p = 0.47$ ). Более того, отсутствует корреляция между числом видов растений с всеми восемью параметрами микобиоты, а также числом видов грибов и высотой над уровнем моря (табл. 1), что также выявлено для Полярного Урала [Shiryaev *et al.*, 2020].

В целом, видовое богатство микобиоты сильно положительно коррелирует с максимальной высотой древостоев и объемом отмершей древесины ( $r = 0.95$  и  $0.90$ ,  $p = 0.01$ , соответственно). Традиционно, для патогенной группы ведущими факторами являются объем живой древесины, сомкнутость крон и средняя высота деревьев ( $r = 0.96$ ,  $0.93$  и  $0.90$ ,  $p = 0.01$ , соответственно). Логично, что для сапротрофной группы важнейшими факторами оказались объем мертвой древесины и максимальная высота древостоев. Для трутовых (пороидных) грибов важнейшим фактором оказался максимальная высота деревьев ( $r = 0.98$ ,  $p = 0.002$ ), средний возраст деревьев и объем мертвой древесины вместе с сомкнутостью крон. Интересно, что для дереворазрушающих клавариоидных грибов лишь возраст деревьев имеет значение ( $r = 0.98-0.86$ ,  $p = 0.01$ ).

Соотношение кортициодных и пороидных грибов сильно положительно коррелирует с высотой н.у.м. ( $r = 0.89$ ,  $p = 0.01$ ), и сильно отрицательно с сомкнутостью крон и средним возрастом древостоев.

Табл. 1. Корреляция параметров древостоев и микобиоты вдоль высотной трансекты в Ламских горах.

Параметры древостоев	Параметры микобиоты							
	число видов	сапротрофы	патогены	симбионты	кортициевые	пороидные	клавариоидные	соотношение кортиц./пороидных
Число видов деревьев	-0,21	-0,18	-0,32	-0,17	-0,11	-0,31	-0,36	0,63
Средняя высота деревьев, м	<b>0,74**</b>	0,66*	<b>0,93***</b>	0,66*	0,71*	<b>0,84**</b>	0,26	-0,70*
Максимальная высота деревьев, м.	<b>0,95***</b>	<b>0,90***</b>	<b>0,84**</b>	<b>0,87***</b>	<b>0,90***</b>	<b>0,98***</b>	0,65*	-0,71*
Средний возраст деревьев, лет	<b>0,86**</b>	<b>0,81**</b>	0,71*	<b>0,91***</b>	<b>0,75**</b>	<b>0,92***</b>	<b>0,76**</b>	<b>-0,88**</b>
Максимальный возраст деревьев, лет	0,72*	<b>0,76**</b>	0,16	0,71*	0,67*	0,63	<b>0,98***</b>	-0,68*
Сомкнутость крон, %	<b>0,77**</b>	0,68	<b>0,96***</b>	<b>0,78**</b>	0,67*	<b>0,91***</b>	0,42	<b>-0,91***</b>
Объем живой древесины, м <sup>3</sup>	0,58	0,52	<b>0,90***</b>	0,45	0,56	0,70*	0,13	-0,62
Объем стоячей мертвой древесины, м <sup>3</sup>	0,70*	0,63	<b>0,80**</b>	<b>0,79**</b>	0,61	<b>0,79**</b>	0,46	<b>-0,76**</b>
Объем валежной мертвой древесины, м <sup>3</sup>	<b>0,81**</b>	<b>0,82**</b>	0,53	0,57	<b>0,88**</b>	<b>0,75**</b>	0,40	-0,25
Объем мертвой древесины, м <sup>3</sup>	<b>0,90***</b>	<b>0,92***</b>	0,70*	<b>0,78**</b>	<b>0,88**</b>	<b>0,91***</b>	0,49	-0,60
Общий объем древесины, м <sup>3</sup>	0,66	0,59	<b>0,92***</b>	0,52	0,64	<b>0,76**</b>	0,19	-0,64
Высота н.у.м.	-0,68	-0,61	<b>-0,80**</b>	-0,68*	-0,60	<b>-0,80**</b>	-0,43	<b>0,89**</b>

Примечание: \* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$ ; \*\*\* –  $p < 0,001$ . Параметры выше  $p < 0,01$  отмечены **жирным шрифтом**.

Полученные результаты свидетельствуют, что в локальном масштабе на арктическом пределе древесной растительности, на плато Путорана, как и на Полярном Урале, ведущими факторами определяющими активность дереворазрушающей микобиоты является не число видов растений, а показатели параметров древостоя. При этом видовое богатство патогенной микобиоты сильно положительно связано с объемом живой древесины, средней высотой и возрастом древостоев, тогда как сапротрофная – с объемом мертвой древесины и максимальной высотой древостоев. Богатство трутовых (пороидных) грибов объясняется объемом мертвой древесины, сомкнутостью крон, максимальной высотой и средним возрастом древостоев. В южнотаежных и смешанных хвойно-широколиственных лесах гораздо сложнее выделить ведущие параметры в локальном масштабе, тогда как в региональном масштабе важность приобретают показатели, которые оказались не достоверными для арктической границы леса, например, такие как число видов деревьев.

**Финансирование.** Исследование выполнено при поддержке РНФ (проект № 24-24-00271).

## ЛИТЕРАТУРА

Devi N.M., Kukarskih V.V., Galimova A.A., Mazepa V.S., Grigoriev A.A. Climate change evidence in tree growth and stand productivity at the upper treeline ecotone in the Polar Ural Mountains // Forest Ecosystems. 2020. Vol. 7. Is. 1. P. 2–16. doi: 10.1186/s40663-020-0216-9

Greenwood S., Jump A.S. Consequences of Treeline Shifts for the Diversity and Function of High Altitude Ecosystems // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2014. Vol. 46. P. 829–840. doi: 10.1657/1938-4246-46.4.829

Grigoriev A.A., Devi N.M., Kukarskikh V.V. et al. Structure and dynamics of tree stands at the upper timberline in the western part of the Putorana Plateau // Russian Journal of Ecology. 2019. Vol. 50. Is. 4. P. 311–322. doi: 10.1134/S1067413619040076

Hagedorn F., Shiyatov S.G., Mazepa V.S. et al. Treeline advances along the Ural mountain range – driven by improved winter conditions? // *Global Change Biology*. 2014. Vol. 20. Is. 11. P. 3530–3543. doi: 10.1111/gcb.12613

Hagedorn F., Dawes M.A., Bubnov M.O. et al. Latitudinal decline in stand biomass and productivity at the elevational treeline in the Ural mountains despite a common thermal growth limit // *Journal of Biogeography*. 2020. Vol. 47. Is. 8. P. 1827–1842. doi: 10.1111/jbi.13867

Holtmeier F.-K. *Mountain Timberlines: Ecology, Patchiness, and Dynamics*. Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 2009. 438 p. doi: 10.1007/978-1-4020-9705-8

Holtmeier F.K., Broll G. Altitudinal and polar treelines in the northern hemisphere causes and response to climate change // *Polarforschung*. 2009. Vol. 79. Is. 3. P. 139–153.

Hudson J.M.G., Henry G.H.R. Increased plant biomass in a high arctic heath community from 1981 to 2008 // *Ecology*. 2009. Vol. 90. Is. 10. P. 2657–2663. doi: 10.1890/09-0102.1

IPCC. 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* / Eds.: Masson-Delmotte, et al. Cambridge University Press: Cambridge, 2021.

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

Moiseev P.A., Bubnov M.O., Devi N.M., Nagimov Z.Y. Changes in the structure and phytomass of tree stands at the upper limit of their growth in the Southern Urals // *Russian Journal of Ecology*. 2016. Vol. 47. P. 219–227. doi: 10.1134/S1067413616030085

Pauli H., Gottfried M., Dullinger S. et al. Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits // *Science* 2012. Vol. 336. P. 353–355. doi: 10.1126/science.1219033

Pepin N., Bradley R.S., Diaz H.F. et al. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world // *Nature climate change*. 2015. Vol. 5. P. 424–430. doi: 10.1038/nclimate2563

Shevtsova I., Herzsuh U., Heim B. et al. Recent above-ground biomass changes in central Chukotka (Russian Far East) using field sampling and Landsat satellite data // *Biogeosciences*. 2021. Vol. 18. Is. 11. P. 3343–3366. doi: 10.5194/bg-18-3343-2021

Shiryaev A.G., Moiseev P.A., Peintner U. et al. Arctic Greening Caused by Warming Contributes to Compositional Changes of Mycobiota at the Polar Urals // *Forests*. 2019. Vol. 10. Is. 12, 1112. doi: 10.3390/f10121112

Shiryaev A.G., Peintner U., Elsakov V.V. et al. Relationship between species richness, biomass and structure of vegetation and mycobiota along an altitudinal transect in the Polar Urals // *Journal of Fungi*. 2020. Vol. 6. Is.4, 353. Doi: 10.3390/jof6040353

## RELATIONSHIP BETWEEN THE ECOLOGICAL STRUCTURE OF WOOD-INHABITING FUNGI AND THE PARAMETERS OF FOREST STANDS AT THE PUTORANA PLATEAU

*Shiryaev A.G., Grigoriev A.A.*

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

The correlation between forest stand parameters and wood-destroying mycobiota was studied on an altitudinal transect on the Putorana Plateau. As in the Polar Urals, the leading factors determining xylotrophic fungal activity are not the number of plant species, but rather the forest stand parameters. No relationship was found between the number of fungal species and woody plant species. The species richness of pathogenic mycobiota is strongly positively correlated with the volume of living wood, average height, and age of forest stands, while saprotrophic mycobiota is strongly correlated with the volume of dead wood and maximum stand height. The richness of polypore fungi is explained by the volume of dead wood, canopy density, maximum height, and

average stand age. Further study of this issue will allow for a substantiated discussion of the possible response of mycobiota to ongoing climate change in the Arctic.

Keywords: *Arctic, fungi, climate warming, trees, productivity*

#### REFERENCES:

- Devi N.M., Kukarskih V.V., Galimova A.A., Mazepa V.S., Grigoriev A.A.* Climate change evidence in tree growth and stand productivity at the upper treeline ecotone in the Polar Ural Mountains // *Forest Ecosystems*. 2020. Vol. 7. Is. 1. P. 2–16. doi: 10.1186/s40663-020-0216-9
- Greenwood S., Jump A.S.* Consequences of Treeline Shifts for the Diversity and Function of High Altitude Ecosystems // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2014. Vol. 46. P. 829–840. doi: 10.1657/1938-4246-46.4.829
- Grigoriev A.A., Devi N.M., Kukarskikh V.V. et al.* Structure and dynamics of tree stands at the upper timberline in the western part of the Putorana Plateau // *Russian Journal of Ecology*. 2019. Vol. 50. Is. 4. P. 311–322. doi: 10.1134/S1067413619040076
- Hagedorn F., Shiyatov S.G., Mazepa V.S. et al.* Treeline advances along the Ural mountain range – driven by improved winter conditions? // *Global Change Biology*. 2014. Vol. 20. Is. 11. P. 3530–3543. doi: 10.1111/gcb.12613
- Hagedorn F., Dawes M.A., Bubnov M.O. et al.* Latitudinal decline in stand biomass and productivity at the elevational treeline in the Ural mountains despite a common thermal growth limit // *Journal of Biogeography*. 2020. Vol. 47. Is. 8. P. 1827–1842. doi: 10.1111/jbi.13867
- Holtmeier F.-K.* Mountain Timberlines: Ecology, Patchiness, and Dynamics. Springer: Berlin/Heidelberg, Germany, 2009. 438 p. doi: 10.1007/978-1-4020-9705-8
- Holtmeier F.K., Broll G.* Altitudinal and polar treelines in the northern hemisphere causes and response to climate change // *Polarforschung*. 2009. Vol. 79. Is. 3. P. 139–153.
- Hudson J.M.G., Henry G.H.R.* Increased plant biomass in a high arctic heath community from 1981 to 2008 // *Ecology*. 2009. Vol. 90. Is. 10. P. 2657–2663. doi: 10.1890/09-0102.1
- IPCC.* 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* / Eds.: Masson-Delmotte, et al. Cambridge University Press: Cambridge, 2021.
- Körner C.* Alpine Treelines: Functional Ecology of the Global High Elevation Tree Limits. Springer: Basel, Switzerland, 2012.
- Moiseev P.A., Bubnov M.O., Devi N.M., Nagimov Z.Y.* Changes in the structure and phytomass of tree stands at the upper limit of their growth in the Southern Urals // *Russian Journal of Ecology*. 2016. Vol. 47. P. 219–227. doi: 10.1134/S1067413616030085
- Pauli H., Gottfried M., Dullinger S. et al.* Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits // *Science* 2012. Vol. 336. P. 353–355. doi: 10.1126/science.1219033
- Pepin N., Bradley R.S., Diaz H.F. et al.* Elevation-dependent warming in mountain regions of the world // *Nature climate change*. 2015. Vol. 5. P. 424–430. doi: 10.1038/nclimate2563
- Shevtsova I., Herzsuh U., Heim B. et al.* Recent above-ground biomass changes in central Chukotka (Russian Far East) using field sampling and Landsat satellite data // *Biogeosciences*. 2021. Vol. 18. Is. 11. P. 3343–3366. doi: 10.5194/bg-18-3343-2021
- Shiryaev A.G., Moiseev P.A., Peintner U. et al.* Arctic Greening Caused by Warming Contributes to Compositional Changes of Mycobiota at the Polar Urals // *Forests*. 2019. Vol. 10. Is. 12, 1112. doi: 10.3390/f10121112
- Shiryaev A.G., Peintner U., Elsakov V.V. et al.* Relationship between species richness, biomass and structure of vegetation and mycobiota along an altitudinal transect in the Polar Urals // *Journal of Fungi*. 2020. Vol. 6. Is. 4, 353. Doi: 10.3390/jof6040353