

УДК 630.181.22.+630.181.65

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА НА РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ И ФОРМИРОВАНИЕ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ВЫСОКОГОРНЫХ ЛИСТВЕННИЧКОВ КУЗНЕЦКОГО АЛАТАУ

© 2002 г. П. А. Моисеев

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 11.05.2000 г.

Произведено сопоставление индексов прироста и интенсивности лесовозобновления лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), произрастающей на верхней границе леса в горах Кузнецкого Алатау, за последние 350 лет. Возрастные поколения лиственницы были сформированы в 1640, 1660, 1680, 1700, 1720, 1740, 1760–1770, 1800–1810, 1850, 1870–1880, 1900, 1920, 1930–1940-х годах. Показано, что формирование этих возрастных поколений было приурочено к периодам повышения прироста лиственницы и улучшению термических условий летних месяцев длительностью 10–30 лет.

Ключевые слова: *Larix sibirica*, Кузнецкий Алатау, лесовозобновление, индексы прироста, изменения климата.

В последнее время резко увеличился интерес мировой научной общественности к изучению динамики подгольцовых и лесотундровых экосистем в связи с происходящим и ожидаемым региональным и глобальным потеплением климата (IGBP Report № 21, 1992). Однако основное внимание при этом уделялось использованию таких косвенных источников информации, как анализ годичных колец деревьев, ленточных глин, ледников, озерных, морских и торфяных отложений, на основе которых производилась реконструкция климатических условий прошлого и прогнозировались будущие изменения (IGBP Report № 19, 1992). В настоящее время наиболее изучен вопрос о реакции годичного прироста древесных растений на климатические факторы, в частности на температуру воздуха и осадки. Однако сама по себе дендроклиматическая информация не позволяет выявлять изменения в структуре самих экосистем и популяций. Для решения такой задачи необходимо параллельно изучать реакцию других компонентов экосистем, в частности изменения видовой и пространственной структуры растительного покрова.

В 1970–1990-х появился ряд работ по изучению процессов лесовозобновления на верхней границе леса в XX столетии, в результате чего существенно лесовозобновление и увеличение сомкнутости редколесий в субальпийском поясе, чуть ниже верхней границы леса, было отмечено в Канаде (Kearney, 1982), в различных районах США (Taylor, 1995; Jakubos, Romme, 1993; Woodward et al., 1995), Северной Европе (Kullman, 1986), России (Шиятов, 1983), Новой Зеландии (Wardle,

Coleman, 1992). Лишь отдельные работы были посвящены изучению временной динамики количественных и пространственных характеристик и высотной позиции субальпийских редколесий в ответ на колебания климата масштабом от десятков лет до столетий (Шиятов, 1967; Denton, Karlen, 1977; Shiyatov, 1993; Lloyd, Graumlich, 1997), хотя подобные знания более важны для понимания возможных экологических последствий резкого потепления на нашей планете.

Наша работа посвящена изучению интенсивности лесовозобновления в высокогорных лиственничках (*Larix sibirica* Ledeb.) Кузнецкого Алатау в связи с изменением климата в течение последних 350 лет, отраженных в изменениях индексов прироста.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Район исследований располагается в пределах юго-западной части Кузнецкого Алатау (от 53°38'30" до 54°03'30" с.ш. и от 88°19'30" в.д.), входящего в состав Салаиро-Кузнецкой области Алтае-Саянской горной страны и приурочен к склонам самого высокого горного хребта Тигертыш с отметками около 2000 м над ур. м. и сильно расчлененным гольцовым рельефом. На склонах хребта выделяется несколько вертикальных поясов растительности: черневой тайги (до 700–800 м над ур. м.), горнотаежный (до 1300–1400 м), подгольцовый (субальпийский) (до 1500–1600 м) и горнотундровый (до 2100–2200 м).

В высокогорной части хребта средняя месячная температура июня составляет 8–11°C, июля –

11–15°, августа – 8–12°C, сумма положительных температур – от 600–800 до 1000–1200°C, осадков выпадает до 3000–3500 мм в год (Шпинь, 1980). Число дней с осадками составляет 50–60%, увеличиваясь в некоторые месяцы до 70–80%. В годовом ходе осадков отмечается два максимума – весной (или в начале лета) и осенью. В теплые периоды года наблюдаются большая облачность, частые туманы и длительные периоды ненастья, обуславливающие заметное снижение средних месячных температур воздуха. Наибольшая средняя месячная скорость ветра наблюдается в холодный период и особенно в переходные сезоны, когда на вершинах гор весьма часты ветры со скоростью больше 25–20 м/с.

В июле–августе 1994–1997 гг. в верховьях четырех рек, берущих начало со склонов хребта Тигертыш, были описаны шесть микропопуляций лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) (Моисеев и др., 1999). Ранее в литературе для Кузнецкого Алатау указывалось лишь одно место произрастания лиственницы, при этом отмечается, что “ввиду большой влажности климата высокогорий верхний предел распространения находится ниже верхней границы лесного пояса” (Седельников, 1979). Напротив, все выявленные нами микропопуляции находятся выше верхней границы сомкнутых лесов (1270–1580 м над ур. м.) или частично сохранились в наступающих снизу кедрово-пихтовых насаждениях.

В напочвенном покрове высокогорных лиственничков Кузнецкого Алатау (Моисеев и др., 1999) в зависимости от условий местопроизрастания чередуются лишайниково-водяниковые, мохово-черничные, мохово-ерниковые и разнотравно-вейниковые сообщества, причем первые приурочены к относительно сухим щебнисто-каменистым участкам, а последние характерны для мест с хорошо развитым почвенным слоем и близкими к средним условиями увлажнения. Доля участия в напочвенном покрове этих сообществ относительно плавно изменяется от первых к последним с высотой над уровнем моря.

Из шести микропопуляций лиственницы четыре были исследованы вдоль высотного градиента от нижнего до верхнего предела распространения. Было заложено 60 пробных площадок общей площадью 8 га на четырех основных и двух вспомогательных профилях. Их размер зависел от сомкнутости древостоев и в среднем составлял 20 × 40 м, а площадь – от 400 до 1400 м². На каждой площадке у деревьев, диаметром более 8–10 см, описывали высоту и диаметр ствола, ширину, протяженность и форму кроны. Для характеристики условий местопроизрастания производили описание напочвенного покрова (проективное покрытие основных доминантов и их высота) и измеряли металлическим щупом среднюю глубину почвы, а

при необходимости делали общее геоботаническое описание растительности на площадке. Деревья диаметром меньше 8–10 см относили к подросту и учитывали по полуметровым классам высоты. Для построения древесно-кольцевых хронологий и анализа возрастной структуры лиственничных редколесий у каждого второго дерева были взяты керны древесины на высоте от 20 до 40 см – настолько близко к точке начала роста деревьев в высоту, насколько это было возможно при перпендикулярном методе бурения ствола и близком расположении корневых лап.

Путем перекрестной датировки годовичных колец всех кернов был определен год образования самого старого годовичного кольца у каждого из 557 кернов. Если кер достигал центра ствола, то возраст дерева у основания ствола на высоте от 20 до 40 см считался равным разности между календарным годом взятия образца и годом образования самого старого годовичного кольца. Если керн не достигал центра по причине эксцентричности нарастания ствола или присутствия небольшого участка гнили, то сначала рассчитывали расстояние до центра по радиусу графарега окружности, совпадающей с формой дуги, образуемой самыми старыми годовичными кольцами керна. В этом случае количество лет на последнем участке керна, равном полученному радиусу, читалось количеством лет, которое нужно добавить, чтобы получить возраст на высоте 20–40 см.

Для построения наибольшей по длине древесно-кольцевой хронологии из общей совокупности образцов на каждом профиле были отобраны те, у которых возраст превышал 180–200 лет. Все образцы были разделены на группы по высотной принадлежности – нижний (1270–1390 м) участки. Для каждого образца измеряли ширину годовичных колец с точностью 0.01 мм на измерительном комплексе LINTAB-III с программной поддержкой TSAP (версия 3.5). Индивидуальные хронологии были перекрестно датированы друг с другом с помощью графического пакета TSAP. Стандартизация индивидуальных серий ширины годовичных колец производилась при помощи экспоненциальной функции или сплайн-функции в программном пакете Trend (Riemer, 1991). Осреднением 91 индивидуальной серии индексов прироста была получена обобщенная древесно-кольцевая хронология. Изменения индексов прироста по отдельным годам были сглажены методом 5-летней средней скользящей и построены сглаженные кривые изменения индексов прироста за период с 1640 по 1997 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате анализа отношения высоты, диаметра и возраста отдельных деревьев были выявлены две группы по темпам роста. В свою очередь

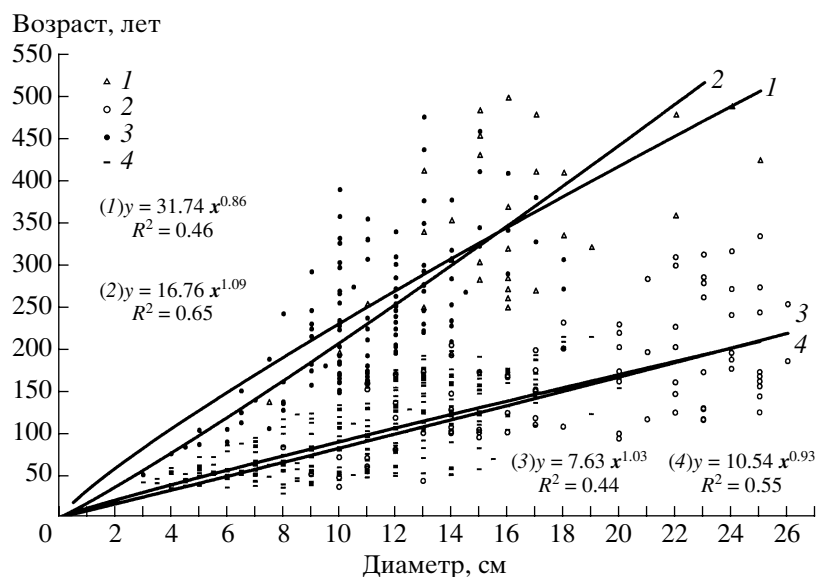


Рис. 1. Отношение возраста на высоте 20–40 см к высоте деревьев лиственницы сибирской в разных группах по скорости роста в высоту в высокогорьях Кузнецкого Алатау:

1, 2 – медленно и быстро растущие деревья в нижних частях склонов; 3, 4 – медленно и быстро растущие деревья в верхних частях склонов.

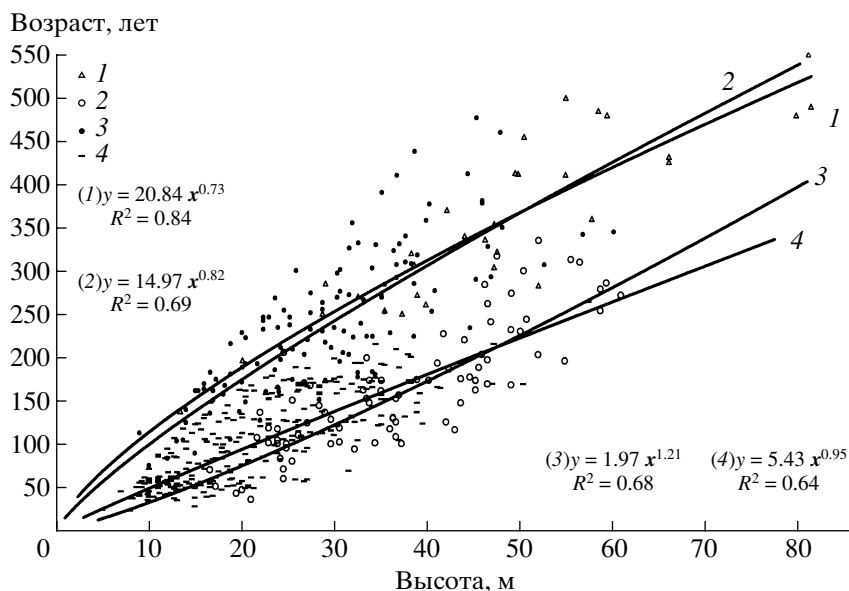


Рис. 2. Отношение возраста на высоте 20–40 см к диаметру ствола деревьев лиственницы сибирской в разных группах по скорости роста в высоту в высокогорьях Кузнецкого Алатау:

1, 2 – медленно и быстро растущие деревья в нижних частях склонов; 3, 4 – медленно и быстро растущие деревья в верхних частях склонов.

группы были разделены на подгруппы растущих в нижних частях высотного распространения лиственницы (1270–1390 м) и в верхних частях (1400–1580 м). У быстро растущих деревьев, количество которых в целом составило 388 (69.7%), темпы роста в высоту были выше 6.8 см в год (до 30.2 см), а у медленно растущих, количество которых составило 169 (30.3%), были ниже 6.8 см в год (до 3 см)

(рис. 1). При сравнительном анализе отношений диаметра ствола к возрасту дерева в разных группах по скорости роста в высоту (рис. 2) отмечено, что медленно растущие в высоту медленно растут и в толщину и объем их ствола увеличивается медленнее.

Для выяснения причин дифференциации был проведен сравнительный анализ структуры напоч-

Характеристика основных показателей групп по темпам роста и особенностей их местопроизрастаний в высокогорьях Кузнецкого Алатау

Средние показатели	Нижних участках		На верхних участках	
	медленно растущие	быстро растущие	медленно растущие	быстро растущие
Количество моделей	32	90	137	298
Диаметр ствола, см	47 ± 3	36 ± 1	28 ± 1	21 ± 1
Высота ствола, м	15.8 ± 0.7	18.5 ± 0.5	10.8 ± 0.2	10.5 ± 0.2
Возраст у основания ствола, лет	348 ± 17	160 ± 7	232 ± 7	99 ± 3
Прирост ствола в высоту, см/год	4.7 ± 0.2	13.1 ± 0.5	4.9 ± 0.1	11.9 ± 0.3
Прирост ствола в толщину, мм/год	1.36 ± 0.05	2.54 ± 0.01	1.22 ± 0.03	2.19 ± 0.05
Ширина кроны, м	7.6 ± 0.6	8.0 ± 0.4	5.5 ± 0.2	4.6 ± 0.1
Расстояние от земли до кроны, м	3.1 ± 0.3	2.9 ± 0.2	1.4 ± 0.1	1.4 ± 0.1
Высота над ур. м., м	1344 ± 8	1352 ± 6	1445 ± 11	1463 ± 6
Глубина почвы, см	29 ± 2	28 ± 2	19 ± 1	20 ± 1
Проективное покрытие, %:				
камни	1.6 ± 1.1	0.7 ± 0.4	13.0 ± 1.5	8.4 ± 0.9
ольховник (<i>Alnus fruticosa</i> Rupr.)	8.4 ± 3.1	6.8 ± 1.8	2.0 ± 0.8	1.1 ± 0.4
шихта (<i>Abies sibirica</i> Ledeb.)	5.5 ± 2.0	8.9 ± 4.6	5.2 ± 1.1	2.9 ± 0.5
береза круглолистная (<i>Betula rotundifolia</i> Shach)	0.2 ± 0.1	1.5 ± 0.5	21.7 ± 2.0	24.9 ± 1.4
черника (<i>Vaccinium myrtillus</i> L.)	22.6 ± 4.1	25.5 ± 2.4	19.5 ± 1.8	16.1 ± 1.3
водяника черная (<i>Empetrum nigrum</i> L.)	0.0	0.0	4.0 ± 1.1	4.9 ± 0.8
брусника (<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.)	0.4 ± 0.3	0.2 ± 0.1	5.5 ± 0.9	3.5 ± 0.5
бадан (<i>Bergenia crassifolia</i> (L.) Fritsch.)	4.6 ± 1.8	4.7 ± 1.2	7.6 ± 1.0	6.8 ± 0.8
вейник Лангсдорфа (<i>Calamagrostis langsdorffii</i> (Link) Trin.)	13.7 ± 3.4	17.5 ± 1.9	5.5 ± 1.0	4.8 ± 0.7
кочедыжник расставленолистный (<i>Athyrium distentifolium</i> Tausch exx Orix)	3.7 ± 1.9	4.3 ± 1.1	0.0	0.0

венного покрова (средние значения проективного покрытия растений и глубины почвы, процента покрытия поверхности камнями) под кронами деревьев каждой подгруппы (см. таблицу). В результате чего мы заключили, что условия местопроизрастаний не оказывают заметного влияния на распределение на группы медленно и быстро растущих деревьев, так как данные показатели, являющиеся индикаторами условий, более схожи под медленно и быстро растущими деревьями, произрастающими на одном высотном уровне, чем под аналогичными группами на разных высотных уровнях. Вероятно, другие более общие факторы, которыми могут быть особенности климатических условий, имевшие место в период появления всходов данных деревьев, или генетические особенности, являются решающими в процессе дифференциации на группы. Это также подтверждает близкое процентное соотношение медленно и быстро растущих в верхних (31.5/68.5%) и нижних (26.2/73/8%) частях.

Мы предлагаем два варианта объяснения подобной дифференциации деревьев в популяциях

лиственницы, которые, безусловно, требуют дополнительных специальных исследований для выяснения реальных причин и сами по себе не отрицают возможность других объяснений. По первому варианту – те всходы, которые смогли выжить в крайне неблагоприятный начальный период (например, очень холодный) и поэтому в первые годы жизни росли крайне медленно, всю оставшуюся жизнь растут относительно медленно как в высоту, как и в толщину, способны переживать последующие неблагоприятные климатические периоды и достигать возраста до 500–700 лет. Другая группа всходов, появившихся в относительно благоприятный период в большом количестве и в первые годы жизни росших относительно быстро, оставшуюся жизнь растут относительно быстро, отмирая в последующие неблагоприятные периоды на определенную долю, что приводит к их полному исчезновению через 300–350 лет. Данное соображение об устойчивости и, особенно, долговечности медленно растущих деревьев подтверждается нашими данными – в выборке деревьев возрастом старше 300 лет медленно растущие составляют

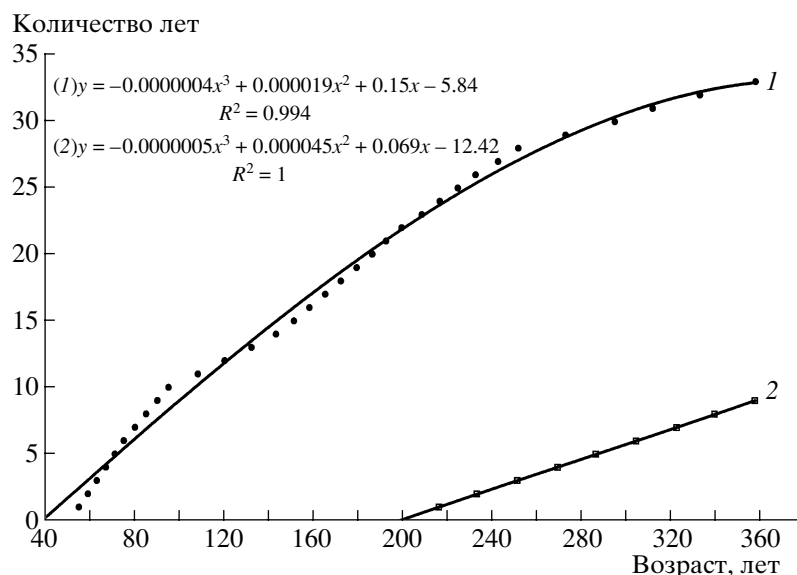


Рис. 3. Отношение возраста на высоте 20–40 см к количеству лет, которые нужно добавить к нему, чтобы вычислить реальный возраст деревьев лиственницы в разных группах по скорости роста в высоту (1 – быстро растущие деревья, 2 – медленно растущие деревья).

более 90%, при этом их доля в общей выборке не превышает 30% (см. рис. 1, 2).

Второй вариант объяснения основывается на предположении, что данная дифференциация связана с генетической предрасположенностью деревьев к быстрому или медленному росту. Это определяет различное содержание фитогармонов, влияющих на митотическую активность клеточного меристема и тем самым на темпы роста (Лебедева, 1969; Федорова, 1977). Этому соответствует тот факт, что соотношение групп в нижних (73.8 : 26.2%) и верхних (68.5 : 31.5%) частях высотного интервала распространения близко, а при объяснении, основанном на влиянии климата на их дифференциацию, оно должно значительно различаться (чем ниже, тем климатические условия мягче и количество медленно растущих должно быть значительно меньше). Возможно, признак быстрого и медленного роста определяется группами альтернативных генов, причем первые – доминантные, а вторые – рецессивные, так как распределение быстро и медленно растущих деревьев в популяции близко к соотношению 3 : 1. Большое присутствие медленно растущих деревьев в верхних частях может быть объяснено явлением направленного отбора, когда медленно растущих деревьев выживает больше из-за их повышенной устойчивости к неблагоприятным климатическим условиям, проявляющимся в верхних частях склонов достаточно сильно.

В результате анализа распределения по одноступенчатой возрастной группам для каждого года временной шкалы от 1640 до 1960 г. стало известно количество медленно и быстро растущих деревь-

ев, достигших высоты отбора образцов (20–40 см) в тот или иной год. Изменения количества деревьев в каждой группе были сглажены при помощи 5-летней средней скользящей и построены сглаженные кривые изменения количества медленно и быстро растущих деревьев лиственницы сибирской по годам. При сопоставлении сглаженных кривых изменения индексов прироста и количества деревьев каждой группы отмечено постепенное смещение максимумов и минимумов количества деревьев от максимумов и минимумов индексов прироста. Еще С.Г. Шиятов (1967), изучая зависимость возрастной структуры древостоев лиственничных редколесий от колебаний климата в горах Полярного Урала, выявил глубокую связь процессов лесовозобновления и климатических условий и отметил, что формирование возрастных поколений в лиственничных редколесьях, произрастающих на верхней границе леса, наиболее тесно зависит от благоприятности термических условий того или иного периода, причем их улучшение или ухудшение отражается в возрастном спектре в изменении доли деревьев соответствующего возраста. На основе знаний о подобных закономерностях мы провели корректировку сглаженной кривой изменения количества деревьев путем внесения поправок и “растяжения” кривой, так что большинство максимумов и минимумов кривых совпали.

По порядковым номерам и точным календарным датам мест дополнительных вставок, растягивающих сглаженные кривые изменения количества медленно и быстро растущих деревьев, были построены кривые и вычислены их формулы, отображенные на рис. 3. После суммирования

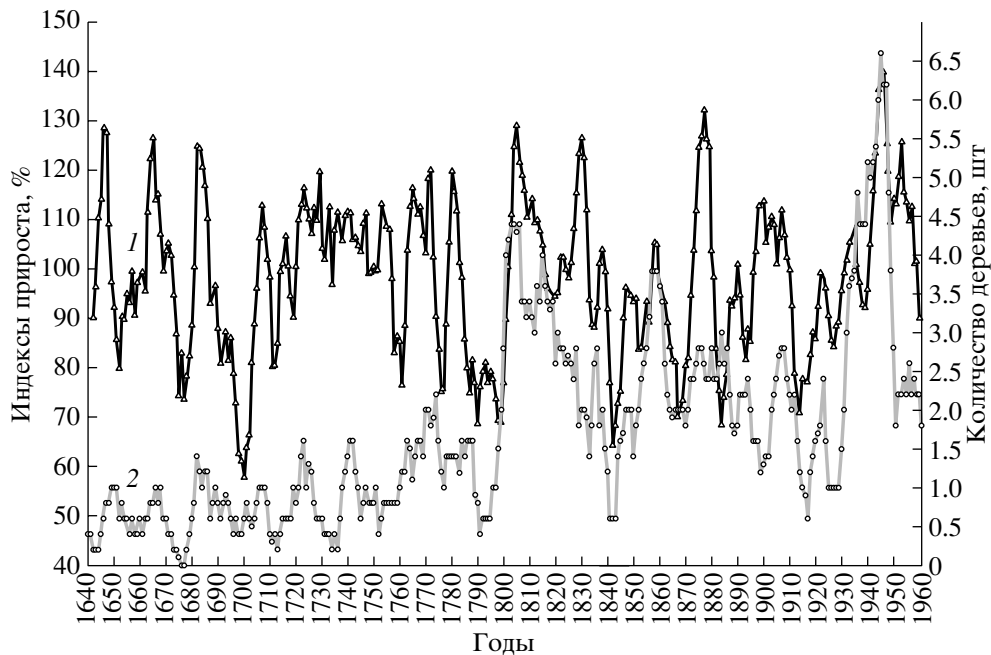


Рис. 4. Временная динамика сглаженных 5-летней средней скользящей индексов прироста (1) и количества деревьев (2) лиственницы сибирской, появившихся в высокогорьях Кузнецкого Алатау в период с 1640 по 1960 г.

количества лет, определенного по кернам и вычисленного по формулам, мы определили календарный год появления каждого дерева нашей выборки.

Видимое уменьшение количества лет, которое нужно добавлять к возрасту, определенному на высоте отбора образцов (20–40 см), чтобы вычислить реальный возраст деревьев, может быть объяснено различием климатической обстановки в регионе в XIV–VXIII вв. (холодный период) и XIX–XX вв. (более теплый период) (Адаменко, 1978), в течение которых подрост по-разному достигал этой высоты. Также надо принимать во внимание, что при перпендикулярном методе бурения ствола корневые лапы старых деревьев, увеличивающиеся в размере с возрастом, мешали низкому бурению и еще более отдаляли точку отбора образца от точки начала роста стволов в высоту. Кроме того, быстро растущие деревья имеют почти в два раза больший диаметр в одном и том же возрасте с медленно растущими, поэтому и точка отбора образцов у первых была значительно выше, чем у вторых. Это, возможно, в наибольшей степени повлияло на разительное расхождение количества лет, которое нужно добавлять к возрасту, определенному на высоте отбора образцов у быстро и медленно растущих деревьев, чтобы вычислить реальный возраст.

В результате суммирования количества деревьев обеих групп в каждом однолетнем классе возраста была получена обобщенная кривая количества деревьев – для каждого года временной

шкалы от 1640 до 1960 г. стало известно общее количество деревьев, появившихся в тот или иной год. Изменения количества деревьев по отдельным годам были сглажены при помощи 5-летней средней скользящей и построена сглаженная кривая изменения количества деревьев лиственницы сибирской по годам.

При анализе сглаженной кривой изменения индексов прироста деревьев лиственницы сибирской (рис. 4) прослеживаются циклы разной длительности (от 21–24 лет до 100–110 лет), отражающие благоприятные и неблагоприятные периоды климатических условий в течение последних 350–360 лет. Так, хорошо выраженные максимумы приростов наблюдались в середине 1640, 1660, 1680, 1700, 1720, в конце 1760 и начале 1770-х, в начале 1780-х, в 1800-х, в конце 1820-х, в 1850-х, в середине 1870-х, в конце 1890-х и в 1900-х, в начале 1920-х и 1930-х, в середине 1940, 1950, 1970 и начале 1990-х. С этими периодами относительно хорошо стали совпадать периоды увеличения количества деревьев после проведенной нами корректировки, особенно это заметно на отрезке временной шкалы после 1800 г., где в отдельных случаях имели место небольшие несоответствия в изменениях индексов прироста и количества появившихся деревьев. Так, в конце 1820-х и начале 1830-х был хорошо выраженный максимум приростов, в то время как на интенсивности лесовозобновления это почти не отразилось. На отрезке временной шкалы до 1800 г. подобных несоответствий было больше, что, вероятно, связа-

но с недостаточным количеством модельных деревьев, так как их доля в выборке составляет всего 26.6%.

В целом же благоприятные периоды для формирования новых поколений были отмечены в 1640, 1660, 1680, 1700, 1720, 1740, 1760–1770, 1800–1810, 1850, 1870–1880, 1900, 1920, 1930–1940-х годах. Из перечисленных периодов наиболее выраженные волны увеличения численности деревьев отмечены для первых двух десятилетий XIX столетия (1800–1810-е года) и середины XX столетия (1940-е). На основе анализа полученных нами данных по подросту подобное увеличение наблюдается также для последних 30 лет и выражается в интенсивном лесовозобновлении в верхних частях высотного распространения лиственничков.

При сравнении наших значений индексов прироста и данных, приведенных в работах М.Ф. Адаменко (1978), И.П. Панюшкиной и Д.В. Овчинникова (1999), заметна синхронность в проявлении периодов увеличения и уменьшения индексов прироста у деревьев лиственницы, произрастающих на границе распространения подгольцовых лиственничков в высокогорьях Алтая и Кузнецкого Алатау, хотя иногда заметны некоторые небольшие сдвиги на 1–3 года. М.Ф. Адаменко и Ю.П. Иванов (1983) выявили тесную зависимость этих периодов с увеличением температуры летних месяцев (июня–июля) посредством сравнения собственных данных за последние 150 лет по индексам прироста деревьев лиственницы, произрастающих на Кузнецком Алатау, и ранее полученной эталонной дендрощкалой Горного Алтая (Адаменко, 1978), которая хорошо коррелирует, как указывается автором, с изменениями термического режима летних месяцев. Более того, некоторые несоответствия сглаженных кривых изменения индексов прироста и количества деревьев могут быть объяснены на основе данных М.Ф. Адаменко (1978) и И.П. Панюшкиной и Д.В. Овчинникова (1999) по Горному Алтаю, где, например, с 1813 г. по 1855 г. более четко проявляется период похолодания климата, что, возможно, отразилось на понижении общей приживаемости подроста, который более чувствителен к похолоданию, чем ростовые процессы у взрослых деревьев.

Приведенные выше результаты указывают на возможную приуроченность периодов возобновления лиственницы сибирской к периодам улучшения термического режима на верхней границе леса в высокогорьях Кузнецкого Алатау, что отражается на возрастной структуре лиственничков в виде повышения доли деревьев, появившихся и выживших в тот или иной благоприятный период. Этот факт может быть полезен для дальнейшего более интенсивного поиска и глубокого

изучения зависимостей между изменениями климатических показателей и интенсивностью лесовозобновления, что особенно важно для оценки возможных экологических последствий резкого потепления климата на нашей планете.

Автор благодарен профессору С.Г. Шиятову и другим сотрудникам лаборатории дендрохронологии Института экологии растений и животных УрО РАН за помощь и советы, высказанные при обработке и анализе полевых материалов, а также при подготовке данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адаменко М.Ф. Динамика прироста лиственницы как индикатор термического режима летних сезонов в Горном Алтае // Региональные географические исследования Западной Сибири. Новосибирск: Новосибирский госуд. педагог. ин-т, 1978. С. 20–23.
- Адаменко М.Ф., Иванов Ю.П. Динамика термического режима летних сезонов на территории Кузнецкого Алатау в течение XIX–XX вв. // Природа и экономика Кузбасса. Новокузнецк, 1988. С. 52–53.
- Лебеденко Л.А. Некоторые цитологические особенности камбия лиственницы Сукачева (*Larix sukaczevi* Dylis) как показатель энергии роста // Проблемы ботаники. 1969. Т. 11. С. 269–283.
- Моисеев П.А., Сычугов С.Э., Зюсько А.Я. Реликтовые подгольцовые лиственничные редколесья Кузнецкого Алатау // Леса Урала и хозяйство в них. Вып. 19 / Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. акад., 1999. С. 146–150.
- Панюшкина И.П., Овчинников Д.В. Климатически обусловленная динамика радиального прироста лиственницы в Горном Алтае // Лесоведение. 1999. № 6. С. 22–32.
- Седельников В.П. Флора и растительность высокогорий Кузнецкого Алатау. Новосибирск: Наука, 1979. 168 с.
- Федорова А.И. Фитогормоны в прикамбиальных тканях деревьев лиственницы разной интенсивности роста // Лесоведение. 1977. № 3. С. 26–33.
- Шиятов С.Г. Колебания климата и возрастная структура древостоев лиственничных редколесий в горах Полярного Урала // Растительность тундр и пути ее освоения. Л.: Наука, 1967. С. 271–278.
- Шиятов С.Г. Опыт использования старых фотоснимков для изучения смен лесной растительности на верхнем пределе ее произрастания // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск, 1983. С. 76–109.
- Шпинь П.С. Оледенение Кузнецкого Алатау. М.: Наука, 1980. 84 с.
- Denton G.H., Karlen W. Holocene glacial and tree-line variation in the White River valley and Skolai Pass, Alaska and Yukon Territory // Quant. Res. 1977. № 7. P. 63–111.
- IGBP Report № 19. The PASGES Project: Proposed Implementation Plans for Research Activities. Ed. J.A. Eddy. 1992.
- IGBP Report № 21. Global Change and Terrestrial Ecosystems: The Operational Plan. Ed. W.L. Steffen, B.H. Walker, J.S.L. Ingram and G.W. Koch. 1992.

- Jakubos B., Romme W.H.* Invasion of subalpine meadows by lodgepole pine in Yellowstone National Park, Wyoming, U.S.A. // *Arctic and Alpine Research*. 1993. № 25. P. 382–390.
- Kearney M.S.* Recent seedling establishment at timberline in Jasper National Park, Alberta // *Canad. J. Bot.* 1982. № 60. P. 2282–2287.
- Kullman L.* Recent tree-limit history of *Picea abies* in the southern Swedish Scandes // *Ca. J. For. Res.* 1986. № 16. P. 761–771.
- Lloyd A.H., Graumlich L.J.* Holocene dynamic of treeline forests in the Sierra Nevada // *Ecology*. 1997. № 78 (4). P. 1199–1210.
- Riemer T.* TREND // *User's Guide for Personal Computers*. Germany, University of Gottingen, 1991. 35 p.
- Shiyatov S.C.* The upper timberline dynamics during the last 1100 years in the Polar Ural Mountains // *Oscillation of the alpine and polar tree limits in the Holocene*. Stuttgart, Jena, New York: Gustav Fischer Verlag. 1993. P. 195–203.
- Taylor A.H.* Forest expansion and climate change in the mountain hemlock (*Tsuga mertensiana*) zone, Lassen Volcanic National Park, California, U.S.A. // *Arctic and Alpine Research*. 1995. № 27(3). P. 207–216.
- Wardle P., Coleman M.C.* Evidence for rising upper limits of four native New Zealand forest trees // *New Zealand J. Bot.* 1992. № 30. P. 303–314.
- Woodward A., Schreiner E.G., Silsbee D.G.* Climate, geography, and tree establishment in subalpine meadows of the Olympic Mountains, Washington, U.S.A. // *Arctic and Alpine Research*. 1995. № 27(3). P. 217–225.