

УДК 630:582.475.2(235.222)

**ЛИСТВЕННИЧНИКИ НА ВОДНО-ЛЕДНИКОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ  
В СЕВЕРО-ЧУЙСКОМ ЦЕНТРЕ ОЛЕДЕНЕНИЯ (РУССКИЙ АЛТАЙ)****Тимошок Е.Е., Николаева С.А., Савчук Д.А., Райская Ю.Г., Тимошок Е.Н.***Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН (ИМКЭС СО РАН),**Томск, e-mail: timoshokee@mail.ru, sanikoll@rambler.ru, savchuk@imces.ru,**ten80@mail.ru, raiskaya.julia@mail.ru*

Авторы оценили современное состояние лиственничников на водно-ледниковых отложениях долины р. Актру (Северо-Чуйский хребет, Центральный Алтай) на примере зрелого леса на развитых и молодого леса на формирующихся юных террасах р. Актру. Наблюдение за молодыми лесами, сформировавшимися в современный период потепления (для Алтая отмечено с 1850-х гг.), даёт возможность понять, какими были подобные леса в периоды таяния крупных ледников прошлого. Возрастная структура изучалась на шести пробных площадях, расположенных на формирующихся террасах высотой около 1 м и на развитых юных террасах высотой более 2 м. Для изучения возрастной структуры использовались керны, для изучения живого напочвенного покрова использовался метод стандартных геоботанических описаний. Было установлено, что в древесном ярусе зрелых лесов присутствуют три генерации лиственницы, с возрастом 100–120, 120–150 и 190–220 лет (основная генерация), при этом в основной преобладает кедр возрастом до 110 лет. Видовой состав сосудистых растений включает 34 вида. Древесный ярус молодых лесов включают две генерации лиственницы возрастом 30–60 и 70–104 года. Эти леса отличаются более высоким разнообразием сосудистых растений (59 видов). При этом только 21 вид является общим для обоих типов лесов. В условиях водно-ледниковых отложений долины р. Актру лиственничные леса существуют исключительно на речных террасах, при этом условия на них благоприятны для роста лиственницы, однако наличие в них исключительно кедрового подроста указывает на возможность будущей замены лиственницы кедром.

**Ключевые слова:** флювиогляциальные отложения, лиственница, возрастная структура, сосудистые растения, Горный Алтай

**LARCH FORESTS ON FLUVIOGLACIAL DEPOSITS IN THE SEVERO-CHUISKY  
GLACIATION CENTER (THE RUSSIAN ALTAI MOUNTAINS)****Timoshok E.E., Nikolaeva S.A., Savchuk D.A., Raikaya Yu.G., Timoshok E.N.***Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems, Siberian Branch of the Russian**Academy of Sciences (IMCES SB RAS), Tomsk, e-mail: timoshokee@mail.ru,**sanikoll@rambler.ru, savchuk@imces.ru, ten80@mail.ru, raikaya.julia@mail.ru*

The authors assessed the current state of larch forests on glaciofluvial deposits of Aktru river valley (Severo-Chuisky ridge, Central Altai) on example of a more mature forest on fully-formed young terraces and young forest on forming young terraces of river Aktru. Observing young forests that formed during modern period of warming (for Altai it was noted since the 1850s), makes it possible to understand what such forests were in the past. The age structure was studied on six test plots located on forming terraces about 1 m high and on developed juvenile terraces more than 2 m high. Core samples were used to study the age structure, and the method of standard geobotanic descriptions was used to study the living ground cover. It was found that tree layer of mature forests includes three generations of larch, with age of 100–120, 120–150, 190–220 (main generation) years, while the main one is dominated by Siberian stone pine up to 110 years old. Species composition of vascular plants includes 34 species. tree storey of younger forests includes two generations of larch aged 30–60 and 70–104. These forests have higher diversity of vascular plants (59 species), while only 21 species are common to both types of forests. Aktru River larch forests exist exclusively on river terraces, and the conditions on them are favorable for the growth of larch, but the presence of exclusively cedar undergrowth in them indicates the possibility of future replacement of larch with Siberian stone pine.

**Keywords:** glaciofluvial deposits, larch, age structure, vascular plants, the Altai Mountains

Молодые леса, сформировавшиеся на водно-ледниковых отложениях, нанесенных водными потоками с тающих ледников, после максимального за последние 1000 лет похолодания первой половины XIX в., которое проявило себя во всех горных системах мира, в том числе в Горном Алтае [1, 2], являются важным источником информации, необходимой для понимания ландшафтных изменений в высокогорьях Алтая. Эти изменения происходят

в обширных высокогорных областях в наши дни. Комплексное изучение этих лесов необходимо также и для понимания процессов формирования молодых лесов в периоды отступления ледников. Особенности формирования лесов в таких ландшафтах в прошлые геологические эпохи невозможно описать палеоботаническими методами, поэтому изучение этих процессов приобретает особое значение в условиях современных глобальных климатических изменений.

Появление и ход развития молодых лесов в современный период может рассматриваться как модель особенностей лесообразования на обширных водно-ледниковых поверхностях, образовавшихся при таянии крупных горных ледников после наиболее значительных четвертичных оледенений Русского Алтая. Периодическое проведение подобных исследований также полезно для мониторинга влияния климатических изменений на горные леса.

В современный период водно-ледниковые ландшафты представлены только в центрах современного оледенения, включая центры оледенения Русского Алтая. Наши многолетние исследования в горно-ледниковых бассейнах Алтая [3, 4] показали, что наибольшая площадь молодых водно-ледниковых отложений отмечена в Северо-Чуйском центре оледенения, в горно-ледниковом бассейне Актру. Эти отложения протянулись от конечно-моренных валов ледников Малый Актру и Большой Актру середины XIX в. до конечной морены ледника Актру аккемской стадии, занимавшего около 4000 лет назад всю верхнюю часть долины р. Актру [5, 6].

Цель работы – анализ современного состояния лиственничников на молодых водно-ледниковых отложениях р. Актру в орочиматических условиях Северо-Чуйского центра оледенения в период современного потепления климата.

#### Материалы и методы исследования

Материалы для исследования были собраны в лиственничниках, сформировавшихся на водно-ледниковых отложениях на дне долины р. Актру (горно-ледниковый бассейн Актру, горный узел Биш-Иирду, северный макросклон Северо-Чуйского хребта, Русский Алтай). Здесь преобладает альпийский тип рельефа с острыми расчлененными гребнями, глубокими трогами и карами. Окружающие долину центральные части узла Биш-Иирду имеют острую зубчатую линию с высотами более 3500 м над ур. м. Территория бассейна сложена однообразными и сильно дислоцированными серицито-хлоритовыми сланцами и другими породами девонского возраста, подверженными процессам выветривания и легко разрушающимися [5, 6]. Верхняя часть долины занята долинными ледниками Малый Актру и Большой Актру, в 1960-е гг. разделившегося на два отдельных ледника Левый и Правый Актру. Дно долины р. Актру выполнено водно-ледниковыми отложениями

большой мощности, сформировавшимися в ходе таяния ледников в плейстоцене-голоцене [7]. Оно представляет собой относительно ровную задровую поверхность, по которой протекает река, разделяясь в ее нижней части на несколько ежегодно мигрирующих рукавов. Юные и формирующиеся террасы р. Актру, на которых сформировались лиственничники, расположены на водно-ледниковых отложениях (высота 2100–2150 м над ур. м.), находящихся на разных уровнях относительно уреза воды за пределами зоны, подверженной значительным нарушениям, связанным с образованием поверхностных и грунтовых наледей и ежегодными миграциями русла реки [4, 5, 8].

Для бассейна характерен резко континентальный климат западносибирского циклонического типа [7]. Климат суровый высокогорный с длинной зимой (ноябрь – апрель), летними заморозками и снегопадами, особенно частыми в июне и августе, среднегодовой температурой  $-5,2^{\circ}\text{C}$ , средней температурой июня  $+8,4^{\circ}\text{C}$ , июля  $+9,6^{\circ}\text{C}$ , августа  $+7,7^{\circ}\text{C}$ . Устойчивый переход температуры воздуха через  $0^{\circ}\text{C}$  к отрицательным значениям происходит во второй-третьей декаде октября, когда и формируется устойчивый снеговой покров. В течение года выпадает около 520 мм осадков, большая их часть (около 75%) – в теплое время года. Относительная влажность воздуха в среднем 67% [7, 9]. В период современного потепления климата, инструментально зафиксированного на Алтае с 1980-х гг., среднегодовая температура увеличилась с  $-5,2^{\circ}\text{C}$  до  $-4^{\circ}\text{C}$ , среднее количество годовых осадков уменьшилось с 520 мм до 470 мм [7, 10].

Возрастную структуру древесного яруса молодых лиственничников изучали на шести постоянных пробных площадях, где проводился сплошной пересчет деревьев лиственницы и кедра, измерялись их высоты и диаметры ствола. Для определения возраста деревьев были отобраны керны, взятые по двум радиусам в основании ствола на 134 модельных деревьях. В возрастной структуре древостоев выделялись возрастные категории – генерации. Подчиненные наземные ярусы – кустарниковый, травяно-кустарничковый, мохово-лишайниковый – обследовали методом стандартных геоботанических описаний, выполнявшихся на трансектах, пересекающих массивы молодых лиственничников в продольном и поперечном направлениях. Было выполнено 32 стандартных геоботанических

описания. Проективное покрытие видов растений, кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов указывалось в процентах.

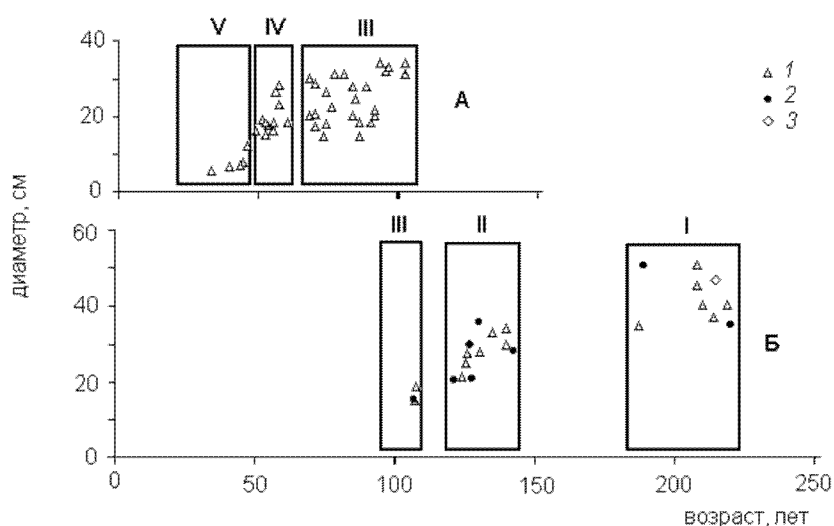
### Результаты исследования и их обсуждение

Как показали проведенные исследования, формирование лиственничников на водно-ледниковых отложениях р. Актру началось более 200 лет назад. Так, на наиболее развитых юных террасах к настоящему времени сформировались зрелые лиственничники. В хорошо развитом древесном ярусе (сомкнутость крон 0,2–0,4) преобладает лиственница сибирская (*Larix sibirica*) при участии кедр сибирского (*Pinus sibirica*). В древесном ярусе выделено три возрастных генерации лиственницы и кедра. В I генерации – материнском ярусе, возвышающемся над основным, (общая численность деревьев 192 экз/га) – преобладает 189–222-летняя лиственница высотой 15–22 м, диаметром ствола 15–46 см; отмечена примесь кедра и ели (*Picea obovata*). В основной – II генерации (329 экз/га) – лиственница и кедр представлены в близких пропорциях: 45 и 55% соответственно. Деревья этой генерации имеют возраст 120–144 (150) года, высоту – 10–14 м и диаметр ствола – 14–31 см. В подчиненной части древостоя (III генерация, общая численность деревьев 261 экз/га) преобладает лиственница (61%), значительно участие

кедра (39%). В этой генерации лиственница имеет возраст 105–120 лет, кедр – около 110 лет; высота (5–9,5 м) и диаметр ствола (6–15 см) обоих видов имеют близкие значения. Наиболее выражена граница между I и II генерациями, четко выделяемая как по морфологическим признакам (высота деревьев, диаметр ствола), так и по возрасту (разница между генерациями около 40 лет); границы между II и III генерациями по изученным параметрам нечеткие (рисунок). Подрост представлен двумя (IV–V) генерациями, в которых абсолютно доминирует кедр с возрастом менее 70 лет, лиственница встречается единично. Крупный подрост кедра (IV генерация) имеет численность 307 экз/га, высоту 2–4 м, средний и мелкий (высотой менее 2 м) – более 4700 экз/га.

В этих лесах зарегистрировано 35 видов сосудистых растений, в том числе 3 вида деревьев, 7 видов кустарников, 1 вид кустарничков и 24 вида трав. Ведущими семействами являются Salicaceae (5 видов), Rosaceae (5 видов), Cyperaceae (4 вида) и Ariceae (3 вида).

Проективное покрытие кустарникового яруса неравномерное и варьирует в зависимости от сомкнутости крон древесного яруса от 5 до 40%. Наиболее важным видом кустарникового яруса является *Betula rotundifolia*, проективное покрытие которой в окнах древостоя достигает 20%; значительна роль *Dasyphora fruticosa* и *Salix sapozhnikovii*. Проективное покрытие травяно-кустар-



Возрастные генерации (I–V) в молодых (А) и зрелых (Б) лиственничниках, произрастающих на водно-ледниковых отложениях р. Актру. Виды деревьев: 1 – лиственница сибирская, 2 – кедр сибирский, 3 – ель сибирская. Возраст и диаметр модельных деревьев даны на 2020 г.

ничкового яруса изменяется от 10 до 50%. В этом ярусе преобладает злак *Poa altaica* (до 15%) и виды семейства бобовых (Fabaceae): *Astragalus frigidus* и *Hedysarum neglectum* (около 10%); с невысоким участием отмечены *Carex media*, *C. sabyensis* и *Festuca rubra* и др. Моховой ярус неравномерный; проективное покрытие варьирует от 2–5 до 60–70%. В сложении яруса участвуют 9 видов листостебельных мхов и 2 вида напочвенных лишайников (примесь). Среди мхов преобладают два вида: *Sanionia uncinata* и *Dicranum spadicum*.

Фрагменты лиственничников на формирующихся террасах значительно моложе: их формирование началось немногим более 100 лет назад. В древесном ярусе отмечена только лиственница. Сомкнутость крон древесного яруса неравномерная, изменяется от 0,1–0,3 до 0,6. В древесном ярусе этих лиственничников общая численность деревьев варьирует от 983 до 1700 экз/га; на момент обследования особи лиственницы имели высоту 6–13 м, диаметр 6–22 см, возраст 30–104 года, а подрост представлен единичными экземплярами кедра. Здесь выделяются две возрастные генерации деревьев. Деревья I генерации имели возраст 69–104 года, высоту 5,5–13 м, диаметр ствола 8–22 см, II генерации – 30–58 лет, 4–10 м и 3–16,5 см соответственно. По морфологическим признакам (высоте и диаметру) деревья лиственницы имеют близкие значения, что, возможно, связано со спецификой условий местообитаний на формирующихся террасах р. Актру. Подрост слабо развит: в нем отмечены только немногочисленные особи кедра высотой менее 2 м; подрост лиственницы отсутствует.

В этих молодых лесах отмечено 59 видов сосудистых растений из 22 семейств и 45 родов, 16 видов листостебельных мхов и 2 вида лишайников. Ведущими семействами являются Asteraceae (10 видов), Poaceae (8) и Salicaceae (8), Fabaceae (4), Apiaceae (3), Ruicolaceae (3) и Rosaceae (3 вида).

Кустарниковый ярус (13 видов, в составе которого преобладают виды ив – *Salix*) на участках с разреженным древесным ярусом хорошо развит, его проективное покрытие может достигать 50–60%. В отличие от зрелых лиственничников, в этих лесах основное проективное покрытие создается тремя видами кустарников, прежде всего ивами: *Salix coesia*, *S. sapozhnikovii* (5–25%), в меньшей степени *Betula rotundifolia* (6–10%); с незначительным участием отмечены *Juniperus sibirica*, *Dasyphora fru-*

*ticosa*, *Salix divaricata*, *S. hastata*. В травяно-кустарничковом ярусе представлены 41 вид трав и 2 вида кустарничков (*Dryas oxyodonta*, *Salix rectijulis*). Проективное покрытие этого яруса изменяется от 10 до 50%. Значительное разнообразие имеют злаки *Festuca rubra*, *F. sphagnicola*, *Poa alpina*, *P. altaica* и *P. sibirica*, *Elymus transbaikalensis*, совместное проективное покрытие которых составляет 3–5%; с более низким обилием отмечены *Astragalus frigidus* и *Hedysarum neglectum*, *Aster sibiricus*, *Scorzonera radiata*, *Chamaenerion latifolium*, *Bistorta vivipara*, *Orthilla obtusata* и др. Моховой ярус развит неравномерно, его проективное покрытие изменяется от 2–3 до 60%. В сложении этого яруса в целом участвуют 16 видов листостебельных мхов и 2 вида напочвенных лишайников. Важнейшую роль в его формировании играет мох *Sanionia uncinata* (проективное покрытие 30–60%), на отдельных участках отмечено значительное участие (до 10%) *Stereodon revolutus* и *Hypnum revolutum*.

В целом в обследованных лиственничниках выделяется несколько генераций деревьев лиственницы по времени их появления на водно-ледниковых отложениях: 180–220, 120–140, 70–110 и менее лет назад (рисунок). Юные террасы р. Актру начали заселяться лиственницей 180–220 лет назад, формирующиеся – 70–110. При этом только I генерация деревьев лиственницы в зрелых лиственничниках четко выделяется как по морфологическим признакам, так и по возрасту, тогда как между остальными генерациями деревьев этого вида границы нечеткие. Полученные данные, скорее всего, свидетельствуют о достаточно благоприятных условиях для появления и существования деревьев лиственницы, в меньшей степени кедра и об отсутствии длительного действующих неблагоприятных факторов, таких как миграция русла реки, образование мощных ручейных и грунтовых наледей, размыв террас и т.п. за последние 100–150 лет.

Время появления (180–220 лет назад) первой генерации деревьев лиственницы в зрелом лиственничнике (рисунок, б, I) соответствует времени формирования второго поколения деревьев в некоторых старовозрастных лесах [11], а время появления (70–110 лет назад) первой генерации деревьев в молодых лиственничниках (рисунок, а, III) – времени массового заселения лесотундрового экотона деревьями [3] и формированию третьего поколения деревьев

в некоторых старовозрастных лесах [11]. Следовательно, в эти периоды существовали достаточно благоприятные условия для появления новых генераций деревьев и формирования лесов в целом в верховьях р. Актру.

Видовое разнообразие сосудистых растений в обследованных лиственничниках составляет 70 видов, в том числе 3 вида деревьев, 14 видов кустарников, 2 вида кустарничков и 51 вид трав, а также – 16 видов листостебельных мхов и 2 вида напочвенных лишайников. Несмотря на то, что состав обладающих наибольшим проективным покрытием трав и кустарников имеет некоторое сходство, видовой состав сосудистых растений в целом значительно различается. Общими для обследованных лиственничников на водно-ледниковых отложениях долины р. Актру являются только 36,2% от числа видов (21 вид) сосудистых растений. Среди них наиболее важными общими видами, играющими значимую роль в формировании древесного, кустарникового и травяно-кустарничкового ярусов, являются деревья *Larix sibirica* и *Pinus sibirica*; кустарники *Betula rotundifolia*, *Salix sapozhnikovii*, *S. coesia*, *Betula rotundifolia*, *Dasyphora fruticosa*, травы *Astragalus frigidus*, *Hedysarum neglectum*, *Festuca rubra*, *Poa alpina* и *P. altaica* и др. Среди листостебельных мхов различия более значительны – только 3 вида мхов являются общими для зрелых и молодых лиственничников, среди них наиболее значимую роль имеет мох *Sanionia uncinata*, преобладающий в моховом ярусе. Для зрелых лесов, формирование которых началось более 200 лет назад, характерно более низкое видовое разнообразие сосудистых растений и листостебельных мхов, чем для более молодых. Напочвенные лишайники в обследованных лиственничниках не имеют сколько-нибудь значимой ценологической роли.

### Заключение

Таким образом, на молодых водно-ледниковых отложениях долины р. Актру в период современного потепления климата отмечены два варианта лиственничников: зрелые (старше 200 лет), приуроченные к наиболее развитым юным террасам р. Актру, и молодые (около 100 лет), приуроченные к формирующимся террасам. В древесном ярусе зрелых лесов сформировалось три генерации деревьев лиственницы и кедра. В составе древостоя преобладает лиственница сибирская, значительно

участие кедра сибирского. Подрост густой, с доминированием кедра. В этих лесах видовой состав сосудистых растений обеднен (34 вида), ведущую роль в сложении подчиненных наземных ярусов играют кустарники и многолетние травы. В древесном ярусе молодых лиственничников выделяется две генерации деревьев лиственницы. Подрост единичен, представлен в основном кедром. Видовое разнообразие сосудистых растений (59 видов) в 1,5 раза выше, чем в зрелых лиственничниках. Только 21 вид сосудистых растений и 3 вида мхов являются общими для обоих вариантов обследованных лиственничников. Ведущую роль в сложении подчиненных наземных ярусов этих лесов играют кустарники, многолетние травы и листостебельные мхи.

Современная возрастная структура молодых лиственничников на юных и формирующихся террасах водно-ледниковых отложений в долине р. Актру свидетельствует о достаточно благоприятных условиях для появления и существования деревьев лиственницы сибирской, в меньшей степени кедра сибирского, и формирования древостоев молодых лиственничников и отсутствии длительно действующих неблагоприятных факторов на протяжении последних 100–150 лет. Наличие в подросте более зрелых лиственничников большого количества кедра указывает на потенциальную возможность смены этих лиственничных лесов кедровыми.

Дальнейшие исследования лесов на водно-ледниковых отложениях связаны с сопоставлением их возрастной структуры и видового состава с лесами на склонах долины р. Актру, других долин Северо-Чуйского центра оледенения, а также – Южно-Чуйского и Катунского центров оледенения в Русском Алтае. Это поможет корректно и надежно восстановить историю формирования таких лесов в циклах похолодания и потепления климата.

*Исследование выполнялось в рамках госбюджетной темы ИМКЭС СО РАН № 121031300226-5, при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ.*

### Список литературы / References

1. IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Geneva: IPCC. 2014. 151 P.
2. Ilyashuk E.A., Heiri O., Ilyashuk B.P., Konig K.A., Psenner R. The Little Ice Age signature in a 700-year high-resolution chironomid record of summer temperatures in the Central Eastern Alps. *Climate Dynamics*. 2019. № 52. P. 6953–6967. DOI: 10.1007/s00382-018-4555-y.
3. Timoshok E.E., Timoshok E.N., Nikolaeva S.A., Savchuk D.A., Filimonova E.O., Skorokhodov S.N., Bocharov A.Yu.

Monitoring of high altitudinal terrestrial ecosystems in the Altai Mountains. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2016. Vol. 48. P. 1–9. DOI: 10.1088/1755-1315/48/1/012008.

4. Timoshok E.E., Timoshok E.N. Rayskaya Yu.G. Colonization of the young glaciofluvial deposits at the period of the modern climate warming in the North-Chuya glaciation center. IOP conference series: Earth and Environment Science. 2020. Vol. 548. № 062045. P. 1–6. DOI: 10.1088/1755-1315/548/6/062045.

5. Душкин М.А. Геоморфологический очерк ледникового бассейна Актру // Гляциология Алтая. Томск, 1967. Вып. 5. С. 42–65.

Duskin M.A. Geomorphological description of the Aktru glacier basin // Glatziologiya Altaya. Tomsk, 1967. Iss. 5. P. 42–65 (in Russian).

6. Окишев П.А. Рельеф и оледенение Русского Алтая. Томск: Изд-во ТГУ, 2011. 382 с.

Okishev P.A. Relief and glaciation of the Russian Altai. Tomsk: Izd-vo TGU, 2011. 382 p. (in Russian).

7. Тронов М.В., Тронова Л.Б., Белова Н.И. Основные черты климата горно-ледникового бассейна Актру // Гляциология Алтая. Томск, 1965. Вып. 4. С. 3–48.

Tronov M.V., Tronova L.B., Belova N.I. Main features of climate of the Aktru mountain glacier basin // Glatziologiya Altaya. Tomsk, 1965. Iss. 4. P. 3–48 (in Russian).

8. Hedding D.W., Erofeev A.A., Hansen C.D., Khon A.V., Abbasov Z.R. Geomorphological processes and landforms of glacier forelands in the upper Aktru River basin (Gornyi Altai), Russia: evidence for rapid recent retreat and paraglacial adjustment. Journal of Mountain Science. 2020. Vol. 17. № 4. P. 824–837. DOI: 10.1007/s11629-019-5845-5.

9. Ледники Актру (Алтай). Л.: Гидрометеиздат, 1987. 120 с.

The Aktru Glaciers (the Altai). L.: Gidrometeoizdat, 1987. 120 p. (in Russian).

10. Kharlamova N., Sukhova M. and Chalchula J. Present climate development in Southern Siberia: a 55-year weather observation record. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2019. Vol. 48. P. 12–27. DOI: 10.1088/1755-1315/395/1/012027.

11. Николаева С.А., Савчук Д.А., Бочаров А.Ю. Влияние различных факторов на прирост деревьев *Pinus sibirica* в высокогорных лесах Центрального Алтая // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2015. Т. 8. № 3. С. 299–318. DOI: 10.17516/1997-1389-2015-8-3-299-318.

Nikolaeva S.A., Savchuk D.A., Bocharov A.Yu. Influence of different factors on tree growth of *Pinus sibirica* in the highlands of the Central Altai Mountains // Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya. 2015. Vol. 8. № 3. P. 299–318. DOI: 10.17516/1997-1389-2015-8-3-299-318 (in Russian).