

М.В. БОЧАРНИКОВМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
119991, Москва, Ленинские горы, 1, Россия, maxim-msu-bg@mail.ru**БИОКЛИМАТЫ ВЫСОТНЫХ ПОЯСОВ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГОР РОССИИ**

Проведено биоклиматическое обоснование разнообразия и структуры растительного покрова гор России. На основе выявления климатопов высотно-поясных подразделений, составляющих основу спектров горных систем, и анализа сопряженного развития растительного покрова оробиомов с климатическими условиями определены возможности его формирования в рамках высотных спектров. Для получения опорных биоклиматических показателей использована глобальная модель CHELSA. В число показателей вошли средние многолетние температуры года, июля и января, количество осадков года и июля, значения радиационного баланса; на основе показателей тепла и влаги получены индекс континентальности и июльский омбротермический индекс. Разнообразие высотно-поясных подразделений выявлено на основе типологии высотной поясности растительности и иерархической структуры ботанического разнообразия гор, представленной фоновыми сообществами высотных поясов и подпоясов и образуемых ими типов поясности. На основе расчета средних значений и стандартных отклонений показателей тепло- и влагообеспеченности в пределах всего климатического ареала, занимаемого фоновыми сообществами в рамках оробиомов, определены их климатопы и проведена кластеризация. В результате сравнения климатопов на высших иерархических уровнях выделены термоклиматы (экстремально холодный, очень холодный, холодный, умеренно-холодный, умеренно-теплый) и омброклиматы (умеренно-континентальный влажный, умеренно-континентальный очень влажный, континентальный влажный, резко континентальный умеренно влажный). Картографическое отображение разнообразия климатопов позволило определить сопряженность формирования типологической структуры высотно-поясных спектров растительности с современным климатом на единой экосистемной основе.

Ключевые слова: экосистема, высотная поясность, оробиом, климат, кластерный анализ, карты.

M.V. BOCHARNIKOVLomonosov Moscow State University,
119991, Moscow, Leninskie gory, 1, Russia, maxim-msu-bg@mail.ru**BIOCLIMATES OF ALTITUDINAL VEGETATION BELTS OF THE RUSSIAN MOUNTAINS**

A bioclimatic justification is made for the diversity and structure of vegetation cover of the Russian mountains. On the basis of identifying the climatopes of the altitudinal-belt subdivisions underlying the spectra of mountain systems and analyzing a related development of vegetation cover of orobiomes with climatic conditions, the possibilities for its formation within the framework of altitudinal spectra have been determined. A global CHELSA model has been used to obtain reference bioclimatic parameters. The average annual temperature, the temperature of July and January, annual precipitation and precipitation of July, radiation balance, continentality index and ombrothermic index of July have been used as key bioclimatic parameters. A diversity of altitudinal-belt subdivisions (belts and sub-belts) has been determined on the basis of the altitudinal zonation of vegetation and the hierarchical structure of the botanical diversity of mountains and the types of zonation formed by them. On the basis of calculating the mean values and standard deviations of heat and moisture availability within the entire climatic area occupied by background communities in terms of orobiomes, their climatopes have been determined and a clustering has been carried out. As a result of comparing the climatopes at higher hierarchical levels, thermoclimates (extremely cold, very cold, cold, moderately cold, and moderately warm), and ombroclimates (moderately continental humid, moderately continental very humid, continental humid, and extracontinental semi-humid) have been determined. Mapping of climatope diversity made it possible to determine the relationship between the typological structure of altitudinal-belt spectra of vegetation with modern climate on a unified ecosystem basis.

Keywords: ecosystem, altitudinal zonation, orobiome, climate, cluster analysis, maps.

ВВЕДЕНИЕ

Горные территории в силу трехмерной структуры и высокой степени дифференциации экотопов, которая представляет собой результат процессов, связанных с горообразованием, занимают особое

положение в системе ботанического разнообразия. Сложившиеся представления о высотных поясах растительности, типах высотной поясности и иерархии их подразделений определяют принципы формирования типологического разнообразия и структуры растительного покрова гор, находящие связи с высотным градиентом условий и их зонально-секторной дифференциацией [1]. Концепция экосистемного (биомного) разнообразия позволяет раскрывать закономерности пространственной организации биоразнообразия гор согласно структуре высотно-поясных спектров и их типологическому составу [2]. Формирование растительного покрова гор и отдельных компонентов биоты происходит при их тесном сопряжении с высотным градиентом условий, осложняемым действием ряда факторов, которые, не находя прямой корреляции с изменением абсолютной высоты, вносят при этом вклад в региональную специфику горных систем. Основой высотного градиента выступает климат как ведущий системообразующий фактор высотно-поясной структуры растительного покрова гор.

Унифицирующая роль климата в отношении влияния на растительный покров гор проявляется в изменении ключевых биоклиматических показателей, которые определяют функционирование экосистем [3]. Спектр показателей, используемых при выявлении функциональных зависимостей, определен характеристиками условий тепло- и влагообеспеченности и достаточно широк [4]. Большинство из них основаны на средних многолетних показателях, рассчитываемых за год, отдельные сезоны и месяцы. При объяснении пространственной организации растительного покрова на региональном уровне также получают применение комплексные индексы, учитывающие термические и влажностные характеристики совместно [5]. Обусловленность климатом находят как интегральные характеристики растительного покрова, так и отдельные его компоненты, которые могут быть определены на основе данных дистанционного зондирования [6].

Структура крупных зональных подразделений растительного покрова тесно связана с климатом как одним из ключевых факторов, определяющих функционирование различных биотических и абиотических компонентов и экосистем в целом [7, 8]. В отношении формирования пространственной структуры ботанического разнообразия горных территорий это находит отражение в выделении климатических фаций [9], специфических для гор оробиоклиматов [5], которые подчинены положению горных систем в пределах определенных климатических зон. Каждый оробиоклимат характеризует ключевые биоклиматические показатели, определяющие своеобразие экосистем в условиях, которые свойственны различным высотным уровням горных территорий. Их основу составляют показатели тепло- и влагообеспеченности и индексы, базирующиеся на соотношении тепла и влаги, характеризующие степень континентальности климата. В системах координат по осям данных переменных находят положение крупные зональные и высотно-поясные подразделения растительного покрова, а также типологические единицы растительности разного ранга.

Цель данного исследования — это климатическое обоснование географии типологического разнообразия растительного покрова гор России на уровне высотных поясов, слагающих высотно-поясные спектры оробиомов. В число задач вошло определение климатополюсов высотных поясов и подпоясов растительности оробиомов, сравнительная оценка климатополюсов и картографическая интерпретация их разнообразия на высших уровнях объединений, а также анализ связей растительности с пространственной дифференциацией биоклиматических показателей по широтным, долготным и высотным градиентам.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Современные климатические условия способствуют сохранению исторически сложившихся горных экосистем при определенной амплитуде биоклиматических показателей, характеризующих важнейшие особенности обеспеченности их теплом и влагой. Выбор данных показателей для объяснения разнообразия и структуры растительности определяется как спецификой самих сообществ, для которых ведущую роль могут играть разные факторы, так и особенностями территории, в пределах которой степень их влияния на растительный покров неодинакова. При этом существуют унифицированные показатели, доступные для анализа, например, в виде набора пространственных слоев BioClim [10], опыт использования которых показал возможность объяснения ключевых закономерностей распространения экосистем и отдельных компонентов биоты, отмечаемых на региональном и глобальном уровнях. В их число входят средние многолетние показатели тепло- и влагообеспеченности (за год, отдельные сезоны года и месяцы), а также некоторые индексные показатели, основанные на их соотношении. При анализе типологических единиц растительности высокого ранга, зональных подразделений и высотных поясов применяются классические показатели, используемые для определения климатополюсов сообществ (средние многолетние годовые температуры, температуры самого теплого и холодного месяцев, годовое количество осадков) [3]. Они дают возможность рассчитывать

дополнительные коэффициенты, которые информативны при объяснении пространственной структуры растительного покрова в системе климатических координат [11, 12].

В настоящей работе основной единицей анализа выступают климатопы, которые рассматриваются как совокупности климатических условий, обеспечивающие развитие высотных поясов растительности в рамках соответствующих типов поясности. Климатическое обоснование высотно-поясной структуры растительного покрова России в соответствии с разработанной системой оробиомов, характеризующей разнообразие типов высотной поясности, проведено на основе картографического метода. В качестве опорных материалов использованы картографические произведения, отражающие пространственную структуру растительного покрова и климатических условий. Карта растительности СССР [13], выполненная в мелком масштабе (1:4 000 000), использована как основа при выявлении типологического разнообразия растительности гор и фоновых для поясов сообществ. Карта, составленная на базе эколого-ценотических принципов классификации, позволила определить формационное разнообразие растительности высотных поясов. Анализ разнообразия растительного покрова гор проведен в связи с классификационной системой типов поясности [1], положенной в основу выявления экосистемного разнообразия [2].

Глобальная климатическая модель CHELSA [14] использована в качестве исходных данных о климатических условиях и их пространственной дифференциации. Они определены на основе биоклиматических показателей, важнейших для функционирования растительных сообществ и экосистем в целом [15]. Разнообразие климатопов высотных поясов растительности оробиомов выявлено по отношению к двум интегральным осям, которые отражают важнейшие для функционирования растительных сообществ условия — тепло- и влагообеспеченность. Первая ось характеризует термические условия климатопов растительности по показателям средних многолетних температур года, самого теплого и самого холодного месяцев и суммарной солнечной радиации. Вторая ось определяет различия климатопов в условиях увлажнения, для характеристики которых использованы показатели, связанные с обеспеченностью влагой и соотношением тепла и влаги: среднее многолетнее количество осадков года и июля, индекс континентальности (разность средних многолетних температур самого теплого и самого холодного месяцев) и омбротермический индекс самого теплого месяца (отношение среднего многолетних количества июльских осадков к температурам). Для всех климатопов за наиболее теплый и холодный месяцы приняты июль и январь соответственно, что характерно для климата всех гор на территории России. Использованные показатели приняты за ключевые, определяющие общую характеристику условий, с которыми связана региональная структура высотно-поясных спектров растительности горных систем России.

Проекции растительности на территорию с определенными значениями биоклиматических показателей для ее типологических подразделений послужили основой для выделения климатопов. Количественная оценка климатических условий проведена на основе сопряженного анализа растровых слоев карты растительности и климатической модели и определения для каждого высотно-поясного подразделения среднего значения биоклиматических показателей и стандартного отклонения от среднего. Данные значения интерпретированы как оптимальные условия для растительности в рамках высотно-поясных спектров, которые позволяют различать их как в пределах одного спектра, так и между спектрами, относящимися к разным типам поясности. Средние значения использованных биоклиматических показателей преобразованы по методу главных компонент, который позволил представить разнообразие климатических условий развития высотных поясов растительности, характеризуемых сопряженностью биоклиматических показателей, по векторам независимых переменных. Для анализа климатопов тепло- и влагообеспеченности выбраны первые две главные компоненты, на которые приходится 90,9 и 80,0 % варьирования признаков соответственно. Значения компонент использованы для проведения кластерного анализа (метод Уорда, Евклидово расстояние), который позволил на основе составленных дендрограмм выделить группы климатопов разного иерархического уровня в соответствии со степенью различий, определенной совокупностью использованных показателей (на уровне значений расстояния 50 и 20).

Кластерный анализ применен для обоснования объединений климатопов растительности на высшем иерархическом уровне, которые легли в основу их классификации. Температурные характеристики климата использованы при обосновании системы термоклиматов растительности оробиомов, показатели увлажнения — омброклиматов. Сопряженный анализ позволил представить разнообразие климатических условий формирования высотных поясов растительности оробиомов в виде матрицы «теплообеспеченность—влагообеспеченность», которая взята в качестве основы для выделения групп климатопов и климатического обоснования высотно-поясной структуры растительного покрова гор и его типологического разнообразия.

Климат через используемые показатели рассматривается в качестве ключевого современного фактора, обуславливающего поддержание растительности и экосистем в целом, которые сложились в ходе длительного исторического развития. Для иерархической структуры высотно-поясных спектров дана климатическая характеристика классов, групп и отдельных типов поясности растительности, положенных в основу выделения горных биомов.

Латинские названия сосудистых растений приведены в соответствии со сводкой С.К. Черепанова [16].

Работа с пространственными данными проведена с помощью программного обеспечения ArcGIS Pro Advanced 10.8.1. Статистические операции выполнены с использованием программы Statistica 12.5.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Разнообразие растительного покрова оробиомов России, формирование которого обусловлено высотными градиентами и зонально-секторными закономерностями, представлено несколькими высотно-поясными системами, являющимися основой выделения 31 оробиома и их географических вариантов [17]. Их выделение определено ботанико-географическими особенностями горных территорий, чье формирование происходит в арктической, гипоарктической, бореальной, неморальной и степной областях. Единство систем высотных поясов определяется развитием фоновых типов растительности, выделяемых в соответствии с преобладающими экобиоморфами. Их формирование возможно в некоторой амплитуде абсолютных высот, характеризующих варьирование климатических условий. Региональная специфика высотных поясов оробиомов выражается в их типологическом составе, особенностях положения на высотном спектре и характере пространственной структуры, которые маркируются ключевыми биоклиматическими показателями.

Классификация климатопов высотно-поясных подразделений растительности оробиомов. Высотно-поясная структура растительного покрова оробиомов формируется при выраженных климатических градиентах, что обуславливает различия в термических и влажностных режимах развития как спектров в целом, так и фоновых для отдельных высотных поясов и подпоясов сообществ. Это позволяет определять в пределах каждого оробиома разные климатопы. Под ними понимается совокупность климатических условий, способствующих развитию современного уровня разнообразия экосистем и их пространственной структуры в рамках высотно-поясных подразделений растительности (высотные пояса и подпояса). Они раскрывают природный потенциал экосистем, функционирующих в рамках высотно-поясной структуры оробиомов при определенном оптимуме биоклиматических показателей, который характеризуется средними значениями, и амплитуде их возможного варьирования.

Иерархия климатопов, выявляемая на основе сравнения биоклиматических показателей, раскрывает разнообразие их типов, находящих связь с типологией высотной поясности и разнообразием оробиомов, формирование которых непосредственно обусловлено климатическими условиями [2]. Сопреженный анализ растительности высотных поясов и их климатопов рассматривается в качестве способа выявления закономерностей современной пространственной структуры растительного покрова гор.

Характеристика условий, достоверно отличающих пояса, выполнена на основе иерархической структуры экосистем оробиомов с учетом биоклиматических показателей, которые информативны в определении отношений типологических подразделений растительности разных иерархических уровней к тепло- и влагообеспеченности. Объединение климатопов высотных поясов растительности по термическим показателям позволило соотнести оробиомы с термическими и влажностными характеристиками климатопов.

Кластеризация климатопов по температурным показателям позволила выделить пять групп термоклиматов (рис. 1). Экстремально холодный термоклимат объединяет климатопы растительности полных высотно-поясных спектров арктических и гипоарктических оробиомов, а также высокогорий (нивальный, субнивальный, гольцовый пояса) таежных оробиомов Южной Сибири, Забайкалья и Камчатки. Условия характеризуются коротким вегетационным сезоном, очень низкими значениями средних многолетних температур года (ниже -5°C) и температурами июля, не превышающими $10-12^{\circ}\text{C}$. Сходство условий арктических и гипоарктических областей с высокогорными регионами является фактором, поддерживающим на современном этапе длительные исторические связи и сопряженное развитие этих территорий, что находит выражение в растительном покрове [18]. В условиях очень холодного термоклимата формируется растительный покров таежной группы оробиомов. Для него характерно повышение средних годовых температур до 0°C и температур июля до $14-18^{\circ}\text{C}$. Холодный термоклимат объединяет более теплообеспеченные климатопы (средняя годовая температура достигает 0°C и выше). Близкие средние годовые температуры, но более теплая зима (средняя температура января $-8...-10^{\circ}\text{C}$) определяют климатопы умеренно холодного термоклимата. Умерен-

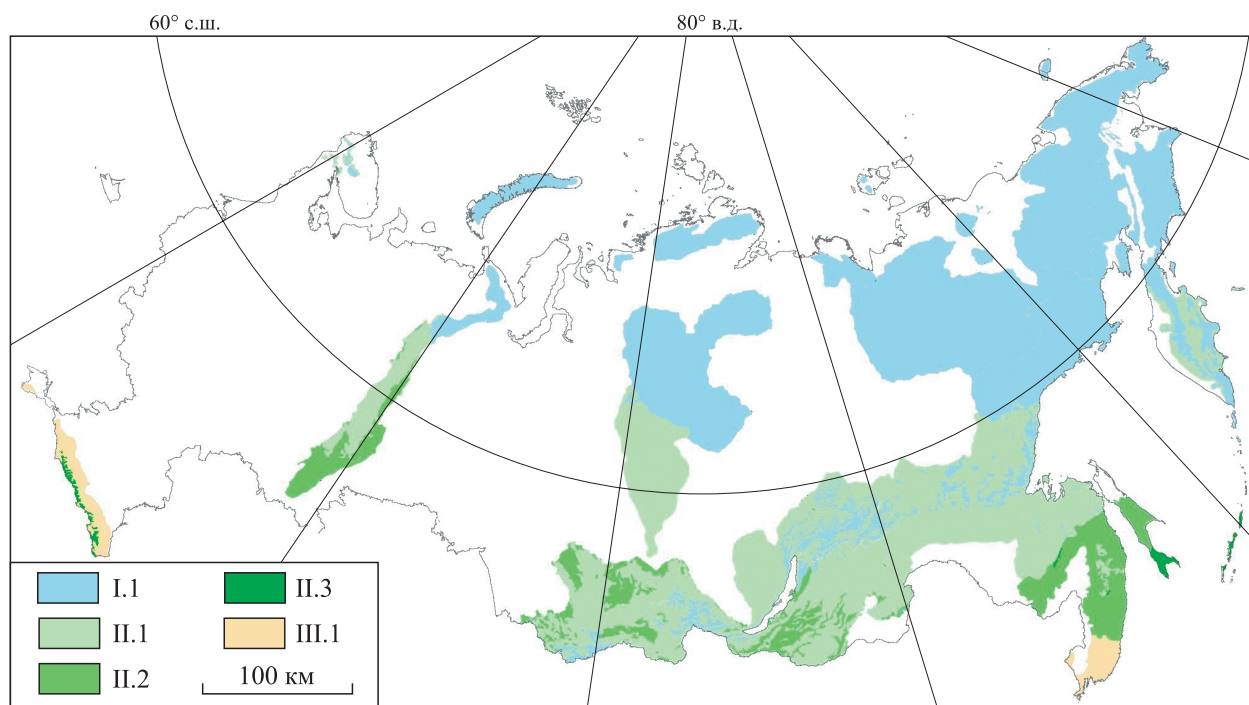


Рис. 1. Кластеризация климатопов по температурным показателям.

Термоклиматы: I. 1 — экстремально холодные; II. 1 — очень холодные; II. 2 — холодные; II. 3 — умеренно холодные; III. 1 — умеренно теплые.

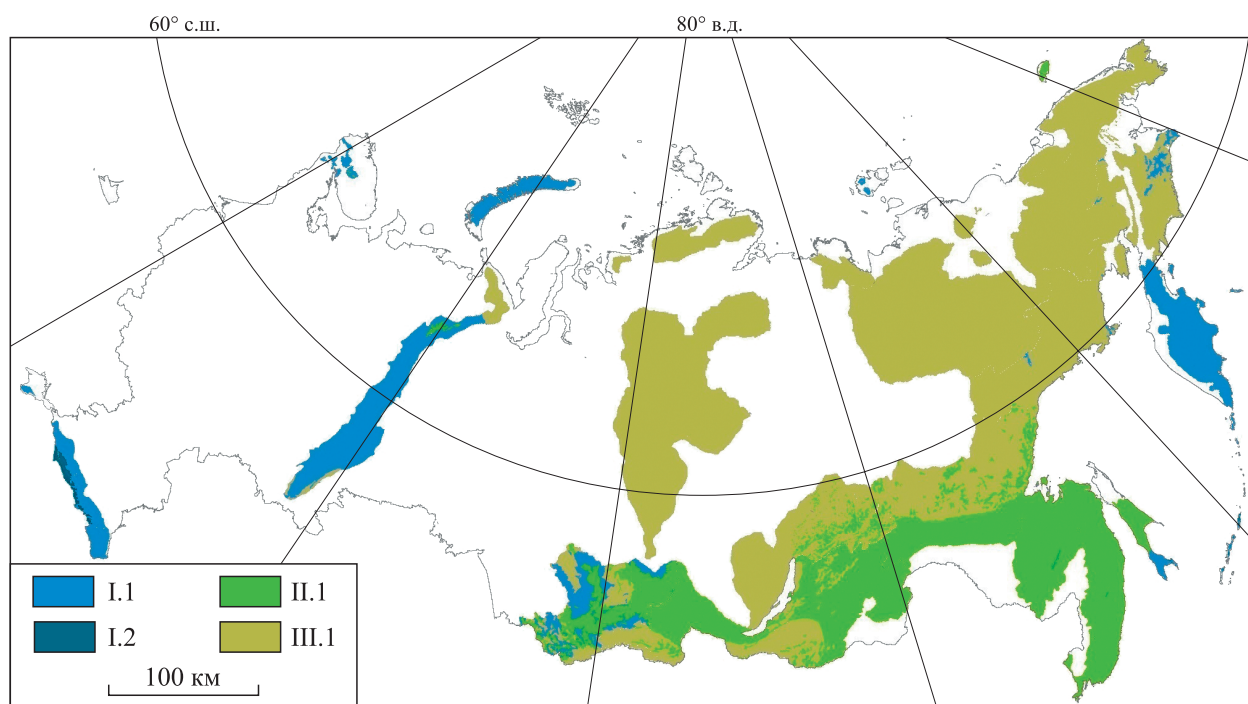


Рис. 2. Кластеризация климатопов по показателям увлажнения и континентальности климата.

Омброклиматы: I. 1 — умеренно континентальные влажные; I. 2 — умеренно континентальные очень влажные; II. 1 — континентальные влажные; III. 1 — резко континентальные умеренно влажные.

но теплый термоклимат объединяет оробиомы Кавказа и юга Дальнего Востока с развитием поясов широколиственных лесов. Они формируются при положительной средней годовой температуре и температуре июля до 20–22 °С.

Аналогичные уровни объединения климатопов по показателям увлажнения определили комплекс географических закономерностей в дифференциации омброклиматов (зональные, секторные и высотные градиенты). Кластеризация климатопов по показателям увлажнения и континентальности позволила выделить четыре группы омброклиматов (рис. 2). Умеренно континентальная влажная и очень влажная группы объединяют климатопы оробиомов, развивающихся в широком спектре условий теплообеспеченности. Они находятся под влиянием атлантической (западный перенос) и тихоокеанской (муссон) циркуляции воздушных масс, обеспечивающих относительно небольшие сезонные контрасты температур (индекс континентальности <35) и высокую влагообеспеченность. Такие условия при высокой теплообеспеченности и низких значениях потенциальной эвапотранспирации способствуют формированию реликтовых комплексов гемибореальных таежно-черневых лесов и субнеморальных хвойно-широколиственных лесов [19]. Континентальная влажная группа характеризует условия развития горно-таежных лесов Южной и Восточной Сибири и хвойно-широколиственных лесов юга Дальнего Востока (индекс континентальности >35, годовое количество осадков достигает 500–700 мм и более). Резко континентальная умеренно влажная группа объединяет климатопы высокогорной растительности гольцового типа и горно-таежного пояса Средней и Восточной Сибири. Она характеризуется условиями повышенной континентальности (индекс континентальности >35) и небольшим количеством осадков (в среднем <500 мм в год).

Сопряженное рассмотрение условий обеспеченности теплом и влагой, а также континентальности климата позволяет давать интегральную оценку климатопов высотно-поясных спектров растительности и составляющих их поясов. Комплекс показателей характеризует сложную структуру климатопов оробиомов, складывающуюся в результате зональных, секторных и высотных градиентов условий (табл. 1). Это находит отражение в разнообразии высотных поясов растительности и их структуре в составе спектров.

Таблица 1

Биоклиматические показатели групп климатопов (термо- и омброклиматы)

Термо-климат	Биоклиматический показатель			Омброклимат				Биоклиматический показатель
	T_год	T_июль	T_январь	I. 1	I. 2	II. 1	III. 1	
I. 1	–10,1...–2,5	+1,2...+14,5	–26,1...–16,3	289–1152				P_год
II. 1	–3,7...–0,3	+12,7...+16,5	–22,4...–12,9	32–99				P_июль
II. 2	+0,9...+3,3	+16,4...+19,3	–16,3...–13,3	20–38				Ic
II. 3	–1,0...+3,7	+10,9...+14,1	–16,5...–8,5	2,0–10,0				Io_июль
III. 1	+2,4...+12,5	+14,0...+24,5	–8,9...+2,2					
II. 3	–0,7...+3,5	+8,4...+13,7	–11,5...–5,1		910–1734			P_год
III. 1	+3,6...+11,9	+14,2...+22,0	–6,7...+2,6		99–119			P_июль
I. 1	–11,5...–5,7	+1,0...+14,1	–32,2...–23,3		13–22			Ic
II. 1	–6,8...–0,9	+11,5...+18,2	–30,9...–18,5		4,6–12,8			Io_июль
II. 2	–1,5...+2,2	+16,2...+21,0	–24,0...–15,8			185–867		P_год
III. 1	+2,2...+4,8	+17,4...+19,7	–16,3...–13,5			24–160		P_июль
I. 1	–14,8...–6,4	+6,0...+18,0	–39,7...–23,0			25–48		Ic
II. 1	–7,0...–1,9	+17,8...+12,9	–31,1...–22,4			5,6–20,3		Io_июль
II. 2	–0,4...+3,4	+17,4...+19,7	–21,7...–14,0				168–605	P_год
							36–97	P_июль
							32–58	Ic
							3,0–7,1	Io_июль

Примечание. Приведены интервалы средних значений показателей. Термоклиматы: I. 1 – экстремально холодный; II. 1 – очень холодный; II. 2 – холодный; II. 3 – умеренно холодный; III. 1 – умеренно теплый. Омброклиматы: I. 1 – умеренно континентальный влажный; I. 2 – умеренно континентальный очень влажный; II. 1 – континентальный влажный; III. 1 – резкоконтинентальный умеренно влажный. Биоклиматические показатели – T_год, °С – средняя годовая температура, T_июль, °С – средняя температура июля, T_январь, °С – средняя температура января; P_год, мм – среднее годовое количество осадков, P_июль, мм – среднее количество осадков июля, Ic – индекс континентальности, Io_июль – омбротермический индекс июля.

Климатическая характеристика высотно-поясных подразделений растительности. Для климатической характеристики регионального разнообразия растительного покрова оробиомов России в его структуре выделено 11 высотно-поясных подразделений в рамках 7 групп (табл. 2). К высокогорной группе относится шесть поясов, характеризующих разнообразие арктической, альпийской, гольцовой и тундрово-степной систем высокогорий [20]. Нивальный и субнивальный пояса формируются выше снеговой линии в арктических горах (выше 500 м над ур. моря), на Алтае (выше 3000 м над ур. моря), Камчатке (выше 1500 м над ур. моря) и Кавказе (выше 3200 м над ур. моря). Их развитие связано с малой теплообеспеченностью, прежде всего, короткого вегетационного сезона, которая в среднем ниже, чем у других высокогорных поясов. Средняя годовая температура наиболее низкая в арктических горах (около -10°C) и повышается до близких к нулю значений в горах неморальной группы. Развитие пояса здесь возможно при высоком увлажнении (до 1500 мм и более осадков в год). Климатические условия способствуют современному оледенению и распространению многолетнемерзлых грунтов. Растительный покров характеризуется крайней разреженностью с преобладанием группировок нивальных луговин, сообществ криофитов.

Разнообразие альпийской системы высокогорий, включающей альпийско-тундровый и субальпийский пояса Кавказа, Алтая и Саян, развивается в условиях более высокой теплообеспеченности и наибольшего увлажнения среди высокогорных комплексов. Средняя годовая температура слабо отрицательная, средняя температура июля превышает $+7^{\circ}\text{C}$. Для развития экосистем альпийских и субальпийских лугов требуется большое количество осадков (от 500 мм в бореальных оробиомах до 1500 мм и более — в неморальных), в том числе в зимний период, за счет чего формируется мощный снежный покров, сохраняющий верхние горизонты почв от промерзания и способствующий при данных климатических условиях функционированию полидоминантных сообществ с высокотравными элементами [21].

Пояса гольцовой системы высокогорий (гольцовый, горно-тундровый, подгольцовый) формируются в условиях резко континентального климата с очень холодной зимой (средние температуры января достигают -40°C) и относительно небольшого количества осадков. Только в условиях муссонного климата в высокогорьях Камчатки и юга Дальнего Востока за счет высокой влагообеспеченности вегетационного сезона годовая сумма осадков достигает 1400 мм, при этом низкое увлажнение зимой обуславливает развитие маломощного снежного покрова и выраженность мерзлотных процессов. Пояса гольцовой системы имеют очень широкое развитие и характерны для всех горных систем Восточной Сибири и Дальнего Востока. Фоновое участие в их сложении принимают берингийские комплексы формаций кедрового стланика (*Pinus pumila*) и ольховника (*Duschekia*), лиственничных редколесий (лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr)), восточносибирские комплексы горных тундр, а в гольцовом поясе на фоне преобладающих курумов и каменистых россыпей развиты разреженные тундровые группировки.

Таблица 2

Интервалы биоклиматических показателей высотных поясов растительности оробиомов России

Высотный пояс растительности	Биоклиматический показатель				
	Средняя температура, $^{\circ}\text{C}$			Среднее годовое количество осадков, мм	Средний годовой радиационный баланс, $\text{кДж}/\text{м}^2$
	годовая	июля	января		
Нивальный и субнивальный	$-13,2...+3,4$	$-0,9...+13,6$	$-25,2...-6,2$	145–1843	0–7400
Альпийско-тундровый и субальпийский	$-7,9...+7,2$	$+7,3...+18,8$	$-25,2...-4,2$	111–1572	2200–8950
Гольцовый	$-16,6...-1,3$	$+3,9...+16,6$	$-40,3...-19,7$	279–856	0–5600
Горнотундровый	$-15,6...+3,4$	$-0,2...+17,6$	$-38,8...-3,5$	169–1488	0–6700
Подгольцовый	$-15,1...+0,6$	$+9,6...+17,8$	$-39,5...-3,7$	185–1334	0–4500
Горно-таежный	$-13,2...+4,6$	$+11,4...+18,7$	$-41,0...-6,3$	510–1080	0–8500
Хвойных лесов	$+0,8...+9,9$	$+10,6...+20,7$	$-15,5...+0,9$	454–1974	3550–10 500
Хвойно-широколиственных лесов	$-0,1...+4,5$	$+10,0...+21,1$	$-23,4...-12,3$	614–887	5150–8700
Широколиственных лесов	$+0,1...+13,6$	$+14,0...+23,5$	$-24,1...+1,3$	386–1975	4500–8700
Подтаежно-лесостепной	$-4,3...+12,7$	$+14,5...+24,5$	$-26,1...+3,0$	330–831	2050–660
Горно-степной	$-4,0...+4,2$	$+12,4...+20,7$	$-23,1...-12,9$	145–729	1150–4800
Интервал биоклиматических показателей во всех поясах	$-16,6...+13,6$	$-0,9...+24,5$	$-41,0...+3,0$	111–1975	0–10 500

Горно-таежные пояса, являющиеся фоновыми для высотных спектров растительности бореального класса типов поясности, характеризуются высоким типологическим разнообразием и развитием в составе нескольких географо-генетических комплексов [22]. К Ангаридскому комплексу формаций относятся лиственничные (лиственница Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.)) леса. К Урало-Сибирскому комплексу формаций принадлежат темнохвойные (пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), сосна сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour)), сосновые (сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.)) и лиственничные (лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.)) леса. Спектр занимаемых горно-таежными сообществами климатопов обширен. Такой размах обусловлен широкой географией горно-таежного пояса и его высотной амплитудой, а также типологическим разнообразием сообществ, характеризующих региональную специфику в разных типах поясности. Лиственничные леса произрастают в условиях наиболее низких температур при небольшом увлажнении (средняя годовая температура опускается до -13°C в горах Северо-Восточной Сибири). Развитие пояса сосновых лесов связано с увеличением теплообеспеченности. Темнохвойные леса более требовательны к теплу и влаге и произрастают в условиях меньшей континентальности климата. Таежно-черневые леса развиты при положительных средних годовых температурах и высоком увлажнении.

Пояса хвойных лесов формируются в средних частях спектров типов поясности Северокавказской группы, относящихся к неморальному классу. Основу их разнообразия составляют леса Крымско-Северокавказского комплекса формаций: пихтовые (пихта Нордмана (*Abies nordmanniana* (Steven) Spach)), еловые (ель восточная (*Picea orientalis* (L.) Link)) и сосновые (сосна обыкновенная) леса, которые развиваются в условиях положительной средней годовой температуры, умеренно холодной зимы. Климатопы сосновых лесов, произрастающих в условиях более континентального климата, отличаются небольшим увлажнением (500–700 мм). Темнохвойные леса развиты при годовом количестве осадков до 2000 мм.

Пояса хвойно-широколиственных и широколиственных лесов развиты в типах поясности неморального класса, формирующихся на Кавказе (формации буковых (бук восточный (*Fagus orientalis*)), дубовых (дуб скальный (*Quercus petraea*), пушистый (*Q. pubescens*)) и полидоминантных лесов Крымско-Северокавказского комплекса), Южном Урале (формация дубовых (дуб черешчатый (*Quercus robur*)) лесов Урало-Сибирского комплекса) и юге Дальнего Востока (Сихотэ-Алинь, Сахалин, Курильские острова) (формации дубовых (дуб монгольский (*Quercus mongholica*)) и полидоминантных лесов Маньчжурского комплекса). Региональное разнообразие определяет значительную амплитуду климатических условий поясов. Они развиваются при сочетании достаточно высокой обеспеченности теплом и влагой вегетационного сезона (средние температуры июля достигают $+20^{\circ}\text{C}$ и выше, годовое количество осадков варьирует в широких пределах, достигая 2000 мм). Широколиственные леса, образующие пояса в типах поясности гор Северного Кавказа и Крыма, отличаются наибольшей теплообеспеченностью при небольшом количестве осадков. Широколиственные леса гор юга Дальнего Востока и Закавказья произрастают в условиях повышенной влажности. Различия климатических условий маркируют дифференциацию типологического разнообразия поясов, обусловленную развитием разных генетических комплексов растительности.

Развитие подтаежно-лесостепного и горностепного поясов связано с различными типами поясности бореального, неморального и степного классов, которые с климатических позиций объединены небольшим увлажнением (среднее годовое количество осадков составляет около 500–700 мм) и значительным варьированием теплообеспеченности, в том числе вегетационного сезона [23]. Фоновое положение в высотно-поясном спектре данные пояса занимают в горах Юго-Восточноалтайско-Тувинского оробиома, где степи и лесостепи находятся в условиях континентального климата с низкой влагообеспеченностью. В составе высотных спектров бореального и неморального классов типов поясности формируется различный по типологическому разнообразию подтаежно-лесостепной пояс, для которого характерны условия более высокого увлажнения (до 800 мм осадков в год).

Климатическая характеристика оробиомов. Значительная амплитуда климатических условий, в пределах которой формируются высотно-поясные подразделения растительности оробиомов, маркирует высокий уровень типологического разнообразия, свойственный высотным спектрам разных типов поясности. Региональную специфику биоразнообразия, находящую интегральное выражение в оробиомах, характеризует пространственная дифференциация климатических условий, которая связана, прежде всего, с широтными, секторными и высотными градиентами. Они выражены как в общих чертах в структуре высотной поясности оробиомов, определяющих развитие типов поясности, так и в специфических особенностях разнообразия растительного покрова, которые могут быть определены свойственными ему климатопами (табл. 2).

Группа арктических и гипоарктических тундровых и таежных оробиомов характеризуется достаточно схожими климатическими условиями в разных типах поясности. Они определяются низкими температурами вегетационного сезона и всего года в целом (от -3°C и ниже), что обуславливает развитие высокогорных комплексов гольцового типа и горно-таежных и подгольцовых комплексов лиственничных лесов и редколесий. Более континентальный климат (индекс континентальности 44–46, июльский омбротермический индекс 3–7) и небольшое количество осадков (до 400 мм в год) определяет господство лиственничных (лиственница Гмелина, Каяндера, сибирская) лесов в горно-таежном поясе, лиственничных редколесий и стланиковых комплексов (кедровый стланик, ольха кустарниковая (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar)) в высокогорьях оробиомов. При понижении континентальности климата и достаточно большом количестве осадков (до 600–700 мм в год) возможно произрастание темнохвойно-таежных (ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), пихта сибирская) лесов в Хибино-Североуральском оробиоме. В схожих условиях формируются равнинные северотаежные темнохвойные леса Европейской части России [24].

Южносибирская группа оробиомов отличается высокой контрастностью климатических условий, наличием большого числа климатопов, что отражается в разнообразии типов поясности и фитоцено-тическом богатстве высотных поясов. Разные омброклиматы характеризуют полные высотно-поясные спектры растительности, а изменение термоклиматов по высотному градиенту определяет смену высотных поясов в рамках спектров, что подтверждает выявленные климатические закономерности в структуре растительного покрова [23, 25]. Значительное варьирование характерно для всех биоклиматических показателей. В отношении показателей увлажнения оно выражено между климатопами растительности, характеризующими высотные пояса на разных макросклонах хребтов, в межгорных котловинах (пояс опустыненных степей Юго-Восточноалтайско-Тувинского оробиома формируется в резко континентальном климате ($I_c > 38$) и среднем годовом количестве осадков около 200 мм, а горно-таежный пояс темнохвойных лесов развивается при индексах континентальности 32–34 и 700–800 мм осадков в год и более). Температурные контрасты наиболее выражены для Алтае-Саянского оробиома. В нем высокогорные пояса формируются при средней годовой температуре около -5°C , лесостепной и горностепной пояса — до $+2^{\circ}\text{C}$, а разница средних температур июля между ними достигает 10°C .

Группа Забайкальских и Алдано-Амурских оробиомов характеризуется формированием в условиях очень холодного (гольцовый, горно-тундровый, подгольцовый пояса) и холодного (горно-таежные пояса) термоклиматов. Теплообеспеченность изменяется по высотному градиенту, при этом климатопы всех поясов отличаются отрицательными средними годовыми температурами, а средняя температура июля варьирует от $+11^{\circ}\text{C}$ в высокогорных поясах до $+18^{\circ}\text{C}$ в поясе лиственничной лесостепи (Южнозабайкальский оробиом). Несмотря на постоянство высотных спектров и относительно небольшое формационное разнообразие растительности, выражены существенные региональные различия в тепло- и влагообеспеченности, отражающиеся на структуре разнообразия оробиомов [26]. В связи с барьерной ролью Станового хребта и горных хребтов Станового нагорья по отношению к насыщенным влагой воздушным массам, поступающим с запада и востока (атлантическая и муссонная циркуляция), выражены различия климатопов одинаковых по формационному составу поясов. Например, горно-таежный пояс лиственничных лесов Янкано-Джагдинского оробиома формируется при среднем количестве осадков июля около 120 мм, а Северовосточно-Забайкальского — около 80 мм, что отражается на различиях омбротермического индекса и обуславливает отнесение климатопов к разным группам увлажнения (холодная умеренно континентальная и резко континентальная соответственно).

Разнообразие **Камчатского оробиома** формируется в условиях очень холодной (гольцовый и подгольцовый пояса) и холодной (горно-таежный пояс) умеренно континентальных групп климатопов ($I_c < 30$). В распределении средних годовых температур выражен высотный градиент (при этом все пояса развиваются при отрицательных средних годовых температурах). Контрастны омбротермические условия формирования поясов. Горно-таежный пояс лиственничных лесов развит при июльском омбротермическом индексе 4–6, а подгольцовый и горнотундровый пояса — при индексе 7–9. Для климатопов всех поясов растительности характерно достаточно большое количество осадков (600 мм).

Группа южных дальневосточных оробиомов объединяет высотные пояса растительности, развивающиеся в условиях холодного и умеренно холодного влажного и очень влажного климата Сихотэ-Алиня, горных систем юга Сахалина и островов Курильской гряды. Растительный покров формируется при положительных средних годовых температурах (за исключением высокогорных комплексов),

большом количестве осадков (до 800–1000 мм в год и выше), большая часть которых в условиях муссонной циркуляции выпадает в вегетационный период. Существенные различия в пределах группы выражены в степени континентальности и омбротермических условиях. Климатопы поясов темнохвойных и хвойно-широколиственных лесов Курильских островов имеют наименьшие значения индекса континентальности (22–24, океанический биоклимат по [5]), тогда как горно-таежный и хвойно-широколиственный пояса Сихотэ-Алиня формируются в континентальном климате (40–42), что характеризует климатопы типологических подразделений растительности региона [27].

Разнообразие климатопов **Среднеуральского и Южноуральского оробиомов** определяется высотной структурой растительного покрова (разнообразие типов поясности и поясов). Гольцовый пояс формируется в условиях низкой теплообеспеченности и повышенного увлажнения континентальной влажной группы климатопов (средняя годовая температура около -6°C , годовая сумма осадков — более 800 мм). Горно-таежные пояса темнохвойных и сосновых лесов развиты в условиях холодной умеренно континентальной влажной группы климатопов, а лесостепной и горно-степной пояса формируются в холодной резко континентальной умеренно-влажной группе. Смена елово-пихтовых лесов сосновыми и лиственнично-сосновой лесостепью происходит по комплексному климатическому градиенту, вдоль которого выражено уменьшение температур (средняя температура июля — от $+16$ до $+18^{\circ}\text{C}$) и осадков (количество осадков июля — от 90 до 60 мм). Наибольшее разнообразие климатопов приходится на Южноуральский оробиом [28]. На западном макросклоне Южного Урала климатические условия способствуют формированию широколиственно-лесного пояса дубовых лесов (средние температуры в июле превышают $+19^{\circ}\text{C}$, а количество осадков достигает 600 мм).

Северокавказская группа оробиомов характеризуется обширными ареалами, которые занимают растительные формации в составе высотных спектров разных типов поясности в климатическом пространстве [29]. Высотные пояса развиваются в холодном (альпийско-тундровый и субальпийский пояса) и умеренно холодном (пояса хвойных и широколиственных лесов и лесостепной пояс) термоклимате. Средняя годовая температура колеблется в них от слабо отрицательной до $+10^{\circ}\text{C}$. В отношении увлажнения климатопы оробиомов отнесены к влажному и очень влажному омброклиматам. Существенные различия выражены в степени увлажнения по показателю июльского омбротермического индекса. Шибляково-редколесные пояса Крымско-Новороссийского и Дагестанского оробиомов развиваются при годовом количестве осадков до 600 мм и осадках июля до 40–50 мм. В условиях высокой теплообеспеченности июльский омбротермический индекс имеет значения 2–3, что представляет собой минимальные показатели для климатопов горных систем России. Противоположное положение на оси увлажнения занимают пояса буковых и полидоминантных широколиственных лесов Сочинского субтропического оробиома (годовое количество осадков — более 1700 мм, июльский омбротермический индекс 5–6).

Климат как фактор географии разнообразия оробиомов. Разнообразие климатопов растительности оробиомов характеризует трехмерную природу горных территорий, которая выражена в высотных закономерностях дифференциации растительного покрова гор и его положения в зонально-секторной структуре. Проявляясь в формировании определенного высотного спектра со специфичным типологическим составом фоновых для поясов растительных сообществ с преобладающими жизненными формами доминирующих видов, она отражается также в уровне биоразнообразия, соотношении собственных поясов растительных комплексов, а также характеризуется другими чертами, определяющими специфику растительности и экосистем в целом.

Выявление климатопов высотных поясов и их сравнительный анализ позволяют отметить ряд положений, на которых основываются как общие принципы формирования растительного покрова гор под влиянием климата, так и конкретные выражения в структуре разнообразия горных биомов.

1. География оробиомов маркируется биоклиматическими показателями и характером их сезонной изменчивости, а также определяется спецификой исторического развития растительного покрова, что подчеркивает региональные различия в формировании сложной современной структуры растительного покрова гор.

2. Устойчивость горных экосистем и способность к поддержанию эволюционно сложившегося уровня экосистемного разнообразия связаны с современным климатом, обуславливающим его развитие при определенной амплитуде биоклиматических показателей. Климат является ключевым фактором, определяющим типологический состав, пространственную структуру, функциональные связи между компонентами природных экосистем регионального уровня, на фоне которого находит выражение комплекс других экологических факторов.

3. Характер градиентов климатических условий в горах сопряжен с абсолютной высотой, находя общность в разных типах поясности. Ключевые для растительности градиенты выражены в уменьшении теплообеспеченности, осложняемой в некоторых горных системах развитием температурных инверсий (межгорные котловины), а также в возрастании до определенного уровня количества осадков. При этом выражена региональная специфика оробиомов, связанная с различиями абсолютных значений биоклиматических показателей для высотных поясов, формирующихся в разных типах поясности, и их градиентов. Она определяет сложную структуру климатических ареалов поясов в координатах выбранных показателей и специфику климатических условий формирования типов поясности.

4. Различия в климатических условиях находят отражение в развитии типов высотной поясности, типологическом составе высотных поясов, уровне фитоценотического разнообразия и характеристиках отдельных компонентов экосистем. Преимущественно условия увлажнения и континентальности климата характеризуют общую структуру высотных спектров в рамках типов поясности, представленную взаимосвязанной по выраженному высотному градиенту системой поясов. Показатели теплообеспеченности отвечают за смену поясов, развитых на горном профиле. Региональная специфика ботанического разнообразия, которая проявляется в типологическом составе растительности поясов, а также комплекс фитоценотических особенностей сообществ, маркируется совокупностью биоклиматических показателей, характеризующих тепло- и влагообеспеченность.

5. Ключевые биоклиматические показатели на высших уровнях сходства климатопов позволили выделить группы термоклиматов (экстремально холодный, очень холодный, холодный, умеренно холодный, умеренно теплый) и омброклиматов (умеренно континентальный влажный, умеренно континентальный очень влажный, континентальный влажный, резко континентальный умеренно влажный). Выполненная на единой основе картографическая интерпретация структуры разнообразия климатопов высотных поясов характеризует географические закономерности их формирования.

6. Выявление и характеристика климатопов высотных поясов растительности позволили установить важные черты региональной специфики климатических условий и их отражения в структуре экосистемного разнообразия гор. Оробиомы характеризуются разной степенью неоднородности климатопов, обуславливающих формирование высотных поясов растительности в составе типов поясности. Среди наиболее контрастных выделяется группа Южносибирских оробиомов, в основе разнообразия которых лежит развитие на территории массивных морфоструктур, являющихся причиной существенной дифференциации климатических условий и развития как избыточно влажных комплексов темнохвойной тайги и альпийских высокогорий (годовое количество осадков — до 800–1000 мм и более), так и недостаточно влажных лесостепных и горностепных комплексов (годовое количество осадков — менее 500 мм). Наименее контрастны арктические и гипоарктические оробиомы, в пределах которых в структуре растительного покрова прослеживается дифференциация теплообеспеченности по высотному градиенту, а различия в увлажнении невелики.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оробиомы как совокупность горных экосистем регионального уровня представлены спектрами высотных поясов растительности — сложными эколого-динамическими системами, которые состоят из гетерогенных комплексов с развитием фоновых и сопутствующих растительных формаций. Высотно-поясная структура растительного покрова оробиомов формируется в результате влияния климата как ключевого современного фактора пространственной дифференциации разнообразия растительности, оцениваемого через широтные, долготные и высотные градиенты важнейших биоклиматических показателей.

Для горных территорий характерна широкая амплитуда климатических условий, сопряженно с дифференциацией которых формируются высотные спектры растительности, относящиеся к арктическим, гипоарктическим, бореальным, неморальным и степным классам типов поясности. Климатические условия, в которых формируются высотно-поясные подразделения растительности, образуют их климатопы. Анализ их сходства, позволивший объединить климатопы в термоклиматы (на основе показателей теплообеспеченности) и омброклиматы (на основе показателей влагообеспеченности), отразил региональную специфику условий формирования поясов растительности, ее разнообразие и характер пространственной структуры. Нашедшие отражение на картах климатопы высотных поясов характеризуют возможности формирования растительного покрова оробиомов в рамках типологического разнообразия высотно-поясных спектров (см. рис. 1, 2).

В результате анализа получено наглядное подтверждение, что биоразнообразие и структуру высотных поясов гор определяет специфика расположения центров флороценогенеза и ход исторического формирования флоры и растительности, а климат способствует сохранению сложившихся биотических комплексов и их характеристик. Кроме того, за счет относительно небольших различий в климатопых растительности разных высотно-поясных подразделений они также объединяются в составе кластеров разного ранга. При этом необходимо учитывать ограниченный спектр показателей, использованных в анализе, и возможность выявления более выраженных закономерностей дифференциации ботанического разнообразия гор при использовании дополнительных климатических характеристик, в том числе производных индексов. Использование большего числа показателей, которые могут быть информативны при разделении высотных поясов растительности с учетом их развития в разных оробиомах, позволит уточнить предлагаемые биоклиматические схемы растительного покрова гор, характеризующего ключевые фитоценоотические показатели и историю их формирования.

Выявленная структура климатопов высотно-поясных подразделений растительности на экосистемной основе по ключевым градиентам, которые определяют пространственную дифференциацию условий тепло- и влагообеспеченности и связанную с ней структуру растительного покрова горных территорий, создает предпосылки для построения ординационной системы разнообразия биоклиматов оробиомов. Она послужит базисом для выявления закономерностей организации биоразнообразия, для оценки экологических функций и планирования оптимального использования природных ресурсов горных территорий.

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды» и на базе ЦКП «Гербарий MWG» (создан при поддержке Программы развития Московского университета).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Огуреева Г.Н. Ботанико-географическое районирование СССР. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. — 78 с.
2. Огуреева Г.Н., Бочарников М.В. Оробиомы как базовые единицы региональной оценки биоразнообразия горных территорий // Экосистемы: экология и динамика. — 2017. — Т. 1, № 2. — С. 52–81.
3. Гребенщиков О.С. Опыт климатической характеристики основных растительных формаций Кавказа // Ботанический журнал. — 1974. — Т. 59, № 2. — С. 161–173.
4. Pesaresi S., Galdenzi D., Biondi E., Casavecchia S. Bioclimate of Italy: application of the worldwide bioclimatic classification system // Journ. of Maps. — 2004. — Vol. 10, N 4. — P. 538–553.
5. Rivas-Martinez S., Penas A., Diaz T.E. Bioclimatic map of Europe, thermoclimatic belts. Cartographic Service. — Leon: University of Leon, 2004. — 1 s.
6. Шевырногов А.П., Ларько А.А., Высоцкая Г.С., Сомова Л.А. Определение границ биомов на территории Евразии по динамике дисперсии NDVI на основе спутникового мониторинга // Успехи современного естествознания. — 2019. — № 1. — С. 123–128.
7. Tuhkanen S. A circumboreal system of climatic-phytogeographical regions // Acta Botanica Fennica. — 1984. — Vol. 127. — P. 1–50.
8. Голубятников Л.Л., Денисенко Е.А. Влияние климатических изменений на продуктивность растительного покрова Европейской России // Использование и охрана природных ресурсов в России. — 2004. — № 1. — С. 78–85.
9. Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. — Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. — 225 с.
10. Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journ. of Climatology. — 2017. — Vol. 37. — P. 4302–4315.
11. Назимова Д.И., Ермаков Н.Б., Андреева Н.М., Степанов Н.В. Концептуальная модель структурного биоразнообразия зональных классов лесных экосистем Северной Евразии // Сибирский экологич. журнал. — 2004. — Т. 11, № 5. — С. 745–756.
12. Nakamura Y., Krestov P.V., Omelko A.M. Bioclimate and vegetation complexes in Northeast Asia: a first approximation to integrated study // Phytocoenologia. — 2007. — Vol. 37, N 3–4. — P. 443–470.
13. Растительность СССР: для высших учебных заведений. Карта. М-б 1:4 000 000 / Отв. ред. А.В. Белов, С.А. Грибова, З.В. Карамышева, Т.В. Котова. — М.: ГУГК, 1990. — 4 л.
14. Karger D.N., Conrad O., Böhrer J., Kawohl T., Kreft H., Soria-Auza R.W., Zimmermann N.E., Linder H.P., Kessler M. Climatologies at high resolution for the Earth's land surface areas // Scientific Data. — 2017. — N 4. — P. 170122.
15. Rivas-Martinez S., Rivas Saenz S., Penas A. World-wide bioclimatic classification system // Global Geobotany. — 2011. — Vol. 1 (1). — P. 1–634.

16. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). — СПб.: Мир и семья, 1995. — 992 с.
17. Биомы России. Карта в серии карт природы для высшей школы. М-б 1:7 500 000. Издание 2-е, переработанное и дополненное. — М.: WWF, 2018.
18. Малышев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). — Новосибирск: Наука, 1984. — 264 с.
19. Nazimova D.I., Danilina D.M., Stepanov N.V. Rain-barrier forest ecosystems of the Sayan Mountains // Botanica Pacifica. A Journal of Plant Science and Conservation. — 2014. — Vol. 3 (1). — P. 39–47.
20. Толмачев А.И. Основные пути формирования растительности высокогорных ландшафтов северного полушария // Ботанич. журнал. — 1948. — Т. 33, № 2. — С. 161–180.
21. Камелин Р.В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). — Барнаул: Изд-во Алтай. ун-та, 1998. — 240 с.
22. Сочава В.Б. Географические аспекты сибирской тайги. — Новосибирск: Наука, 1980. — 256 с.
23. Дробушевская О.В., Назимова Д.И. Климатические варианты светлехвойной низкогорной подтайги Южной Сибири // География и природ. ресурсы. — 2006. — № 2. — С. 21–27.
24. Гребенщиков О.С. Климатическая характеристика ареалов зональных природных экосистем // Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. — М.: Наука, 1986. — С. 31–50.
25. Назимова Д.И. Горные темнохвойные леса Западного Саяна (опыт эколого-фитоценотической классификации). — Л.: Наука, 1975. — 118 с.
26. Бочарников М.В. Роль климата в пространственной организации растительного покрова Кодаро-Каларского оробиома // Сибирский экологич. журнал. — 2019. — № 3. — С. 239–252.
27. Krestov P.V., Nakamura Y. Climatic controls of forest vegetation distribution in Northeast Asia // Berichte der Reinhold-Tuxen-Gesellschaft. — 2007. — Vol. 19. — P. 131–145.
28. Горичев Ю.П., Давыдычев А.Н. Зональные лесные формации Южного Урала: географическое распространение и положение в пространстве климатических факторов // Изв. Самар. науч. центра РАН. — 2010. — Т. 12, № 1 (3). — С. 867–869.
29. Гребенщиков О.С. Опыт климатической характеристики основных растительных формаций Кавказа // Ботанич. журнал. — 1974. — № 3. — С. 161–173.

Поступила в редакцию 23.05.2021

После доработки 24.10.2022

Принята к публикации 28.12.2022