
СООБЩЕНИЯ

БИОКЛИМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ВЫСОТНО-ПОЯСНОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА АЛТАЕ-САЯНСКОГО ОРОБИОМА

© 2024 г. М. В. Бочарников¹, *

¹Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
Ленинские горы, 1, Москва, 119991, Россия

*e-mail: maxim-msu-bg@mail.ru

Поступила в редакцию 17.04.2023 г.
Получена после доработки 15.03.2024 г.
Принята к публикации 19.03.2024 г.

Исследование посвящено оценке влияния климата на современную пространственную структуру горных экосистем и растительного покрова как их базового компонента, а также прогнозу трансформации растительности в условиях изменения климата. С использованием оригинальных полевых данных (геоботанические описания сообществ) и биоклиматических показателей (глобальная климатическая модель CHELSA) для ключевых участков, охватывающих полные высотно-поясные спектры растительности Западно-Саянского, Восточно-Саянского, Западно-Алтайского и Салаиро-Кузнецкого типов поясности, созданы биоклиматические модели высотных поясов и фоновых типологических подразделений растительности оробииома. Применен дискриминантный анализ в качестве метода определения вероятности развития фоновых для поясов типологических единиц растительности (растительные формации, группы и классы формаций, типы растительности) и самих высотных поясов на основе их факторно-индикационных зависимостей с ключевыми биоклиматическими переменными (средняя многолетняя годовая температура, среднее многолетнее годовое количество осадков, индекс континентальности). Выявленные потенциальные климатические условия позволили построить модель опорного климатического каркаса для характеристики и анализа ключевых региональных черт современной структуры разнообразия растительного покрова Алтае-Саянского оробииома (он ограничен показателями средней годовой температуры от -6 до $+3^{\circ}\text{C}$, среднего годового количества осадков от 500 до 1800 мм, индекса континентальности от 33 до 38). Определены различия климатопов высотно-поясных подразделений растительности лесостепных, подтаежных, таежно-черневых, горнотаежных, субальпийских и альпийско-тундровых комплексов в соответствии с высотным градиентом, а также между высотными спектрами разных типов поясности. Обнаружены различия в устойчивости растительности по отношению к изменению климата в соответствии с высотным градиентом. Усиление степени трансформации состава и структуры сообществ происходит от низкогорных поясов к высокогорным. В пределах поясов более подверженными процессам преобразования растительности оказываются сообщества краевых частей их климатопов на контакте высотно-поясных подразделений.

Ключевые слова: биом, влагообеспеченность, высотный пояс, горные территории, горы Южной Сибири, дискриминантный анализ, климатоп, теплообеспеченность, экосистема, растительный покров

DOI: 10.31857/S0006813624110046, EDN: OJYXGA

Растительный покров является базовой единицей природных наземных экосистем на разных пространственных уровнях, поэтому ботанико-географические исследования, связанные с выявлением его разнообразия и распространения, актуальны для биогеографии. Несмотря на обилие формулировок значения термина “экосистема” и акценте на разные компоненты и характеристики, экосистемы рассматриваются через взаимосвязи биоты с абиотическими компонентами, выраженные функционально в географическом пространстве разной размерности (Odum, 1971). Исследования экосистем требуют учета масштаба явлений и процессов для интерпретации взаимодействий компонентов биогеоценотического покрова с факторами среды.

Климат как ключевой фактор глобального и регионального распределения растительного покрова определяет дифференциацию типологического состава подразделений высокого иерархического уровня, которая маркируется комплексом показателей тепло- и влагообеспеченности, что находит отражение на ординационных схемах и картах (Köppen, 1936; Holdridge, 1967; Rivas-Martinez et al., 2004). Возможность использования биоклиматических показателей в исследованиях географии разнообразия наземных экосистем объясняется их универсальностью при выявлении современных географических закономерностей в структурной и функциональной организации экосистем с учетом наблюдающихся в них динамических явлений.

Упорядочивание компонентов экосистем в соответствии с воздействием экологических и географических факторов выступает ключевым способом познания закономерностей их распространения. Растительность наиболее часто выступает в качестве объекта ординационных построений, характеризующих градиенты варьирования базовых компонентов экосистем по факторам, выбор которых обусловлен масштабом выявляемых зависимостей. Климатическая ординация служит основой для определения пространственной дифференциации растительного покрова на глобальном и региональном уровнях (Box, 1995; Nazimova et al., 2004; Gavilan, 2005; Rio, Penas, 2006; Nakamura et al., 2007; Chytrý et al., 2008).

Экосистемный подход к инвентаризации биоты и оценке ее пространственной структуры позволяет рассматривать комплекс биотических компонентов интегрировано с абиотическими условиями в рамках экосистем, развитие которых происходит в течение длительного исторического периода и поддерживается современными условиями. Данный подход реализован в классификации наземных экосистем (Walter, Breckle, 1991) и находит картографическое отображение (Biomes..., 2018). Для объяснения пространственной организации экосистем используются биоклиматические показатели, определяющие возможность развития биоты и устойчивость экосистем при определенной амплитуде их многолетних значений. Растительный покров в отношении связей с климатом характеризует отклик экосистем на климатические условия, что делает его, а также отдельные его компоненты объектом исследований, связанных с выявлением взаимодействий биоты с климатическими условиями. Климат объясняет организацию растительных сообществ в целом на разных уровнях их типологического разнообразия (Rivas-Martinez et al., 2004), находя широкое применение в ботанико-географических исследованиях, посвященных объяснению современной структуры растительного покрова (Grebenshchikov, 1974; Nazimova et al., 2004; Nakamura, Krestov, 2007), реконструкции его прошлого и прогнозу его развития в связи с глобальным изменением климата (Tchebakova et al., 2009; Gopar-Merino et al., 2015; Davydova, 2022).

ОСОБЕННОСТИ ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ

Обширные горные системы юга Сибири отличаются сложной организацией абиотических условий в силу их длительного исторического развития как горных территорий и современного орогенеза, с которым связано разнообразие морфоструктур, орографических, ландшафтных и климатических условий. Горным территориям присуще повышенное экосистемное разнообразие как на уровне высотных поясов, так и в пределах каждого пояса (Ogureeva, 2016; Ogureeva, Bocharnikov, 2017; Rocchini et al., 2018). В горах Южной Сибири это разнообразие достигает высокой степени контрастности, что

отражается на формировании растительного покрова в составе нескольких типов поясности бореального и аридного классов (Ogureeva, 1991). Бореальный класс представлен высотно-поясными спектрами экосистем, в которых фоновое участие принимают горнотаежные темнохвойные и светлохвойные леса урало-южносибирского географо-генетического комплекса формаций (Sochava, 1980), образующие самостоятельный высотный пояс. Аридный класс объединяет типы поясности с развитием горностепного пояса с разнообразием степей монголо-китайского комплекса. Пространственная структура растительности, выраженная в соответствии со сложным сочетанием широтных, секторных и высотных градиентов, представлена разнообразием высотно-поясных спектров. Они маркируют типичные для регионального уровня изменения климатических условий через биоклиматические показатели, характеризующие тепло- и влагообеспеченность.

Экосистемное разнообразие гор находит интегральное выражение в горных биомах (оробиомах), которые объединяют его в рамках высотно-поясных спектров через эколого-динамические категории растительного покрова и абиотические условия его формирования. Самостоятельность и единство оробиомов определяется высотно-поясными закономерностями разнообразия, функционирования и пространственно-временной организации биоты горных экосистем (Ogureeva, 2016; Bocharnikov, 2019). Географические закономерности в организации горных биомов согласуются с типологией высотной поясности (Ogureeva, Bocharnikov, 2017). Определенная общность структуры биоразнообразия в рамках группы типов поясности характеризует единство оробиомов. При этом различия в спектре поясов, их типологического состава между типами поясности одной группы приводят к высокому уровню разнообразия оробиомов, среди которых особое положение занимает Алтае-Саянский оробиом.

Целью настоящего исследования являлось климатическое обоснование пространственной структуры растительного покрова Алтае-Саянского оробиома. На основе биоклиматических показателей выявлены ключевые ботанико-географические особенности оробиома в отношении типологических (типы растительности,

формации) и структурных (высотные пояса и подпояса) единиц высокого иерархического уровня и их свойств.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе проанализирован растительный покров, формирующий разные типы поясности бореального класса, преобладающего в высотном спектре горнотаежного пояса. В анализ включены растительные сообщества разных высотных поясов, описанные в горных системах Западного Алтая, Кузнецкого Алатау, Западного Саяна и Восточного Саяна (рис. 1). Описания и территории для анализа выбраны в связи с его проведением в сравнительно-географическом ключе, позволяющим представить полные высотные спектры растительности, образованные низкогорными (лесостепной, подтаежный, таежно-черневой), среднегорными (горнотаежный) и высокогорными (альпийско-тундровый, субальпийский) поясами, с учетом регионального разнообразия типов поясности, свойственного, прежде всего, северной части исследуемой территории.

Для анализа выбраны 4 ключевые участка, характеризующие разнообразие типов поясности растительности оробиома. Ключевой участок в Западном Алтае расположен на северном макросклоне Тигирецкого хребта, на крутосклонных поверхностях которого выражена смена высотно-поясных подразделений при амплитуде высот от 500 до 1800 м над ур. м. Участок на восточном макросклоне Кузнецкого Алатау расположен в центральной части хребта на профиле от предгорного Черного озера до высокогорных Ивановских озер в пределах высот 400–1600 м над ур. м. Участок в Западном Саяне, занимающий наибольшую площадь, охватывает хребты Кулумыс, Кедранный, Ойский и Ергаки. Территория ключевого участка, большая часть которого приходится на бассейн реки Большой Кебезь, расположена на высотах 300–2000 м над ур. м. В Восточном Саяне ключевой участок приурочен к северному макросклону Саянского хребта в бассейне р. Кан (400–1600 м над ур. м.). Значительная высотная амплитуда, выраженная структура высотной поясности растительности с ее дифференциацией на разные типы позволяют на примере

ключевых участков проследить региональную структуру формирования фитоценотического разнообразия оробиома в связи с климатическими условиями.

В нижней части высотных спектров развиты сообщества лесостепного и подтаежного поясов. На Западном Алтае и Кузнецком Алатау формируются комплексы оробореальной лесостепи. Для Западно-Алтайского типа поясности характерны луговые степи и остепненные луга (*Stipa pennata*, *Helictotrichon altaicum*), кустарниковые сообщества (*Caragana arborescens*, *Spiraea trilobata*, *Rosa acicularis*) (Ogureeva, 1980). На восточном макросклоне Кузнецкого Алатау преобладают разнотравно-дерновиннозлаковые горные степи, где доминантами также выступают *Stipa pennata*, *Helictotrichon*

altaicum, и высокого обилия достигают ксерофитные виды (*Iris ruthenica*, *Filipendula stepposa*, *Schizonepeta multifida*). Леса представлены, преимущественно, сообществами лиственничной (*Larix sibirica*) формации. Основу разнообразия подтаежных лесов Западного Саяна составляют кустарниковые (*Caragana arborescens*, *Spiraea chamaedrifolia*) орляковые (*Pteridium pinetorum* ssp. *sibiricum*), разнотравно (*Lathyrus humilis*, *L. frolovii*, *Vicia sepium*)-злаковые (*Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum*) березово-сосновые леса. В подтайге Восточного Саяна преобладают разнотравно-осочково (*Carex macroura*)-вейниковые (*Calamagrostis arundinacea*) березово-сосновые леса. Их отличает относительно небольшое типологическое разнообразие и меньшее флористическое богатство по сравнению с их

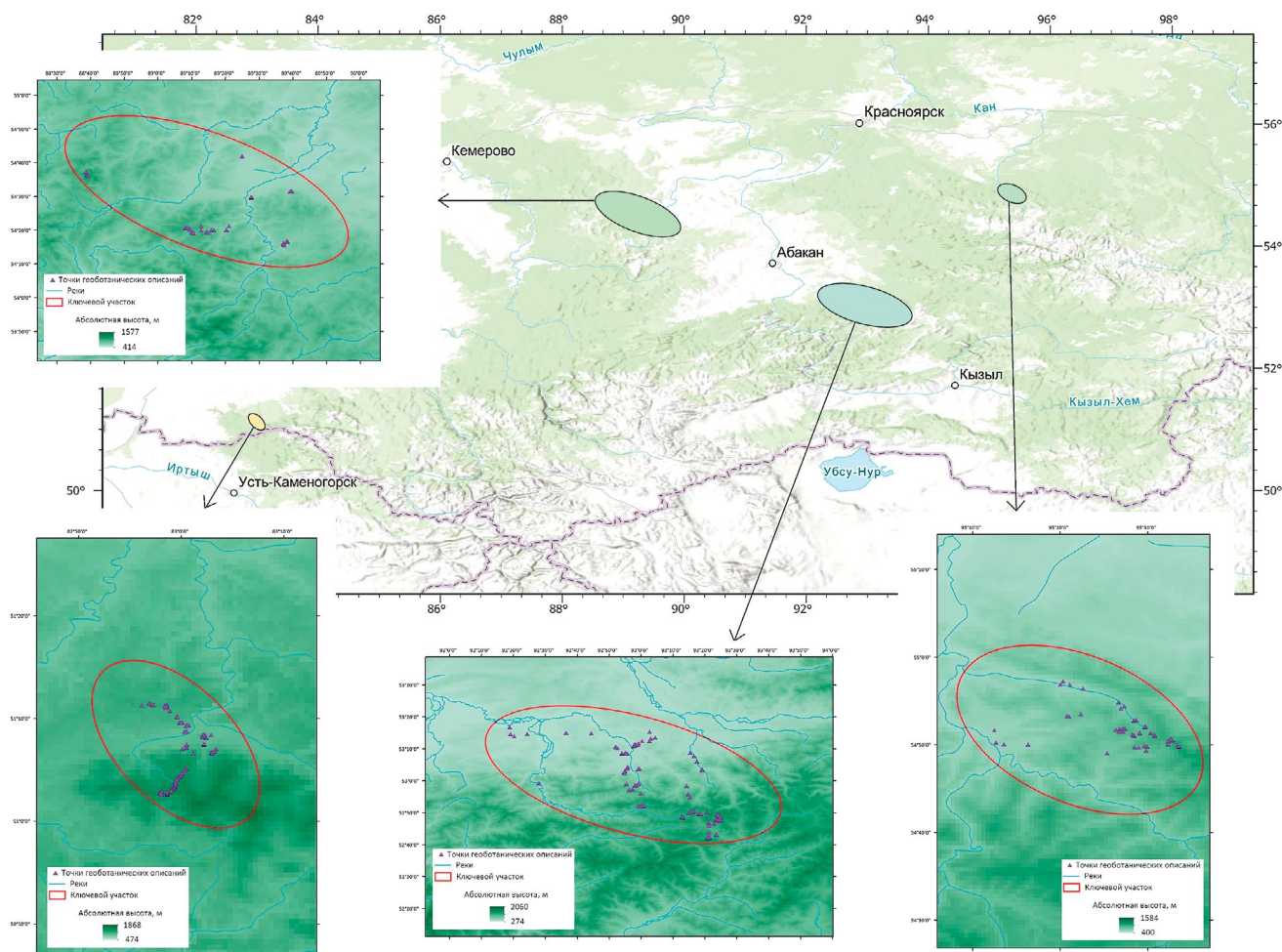


Рис. 1. Ключевые участки для биоклиматического моделирования растительности с точками геоботанических описаний сообществ.

Fig. 1. Key areas for bioclimatic modeling of vegetation with points of geobotanical relevés of communities.

аналогами в других типах поясности Алтае-Саянской группы (Nazimova et al., 1987).

Выше повсеместно формируется горнотаежный пояс с выраженными различиями растительных сообществ в разных типах поясности. Дифференциация пояса на два подпояса, из которых нижний сложен таежно-черневыми лесами, характерна для Западно-Алтайского и Западно-Саянского типов поясности. Основу разнообразия составляют березово-осиново-кедрово-пихтовые (*Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, *Populus tremula*, *Betula pendula*) крупнотравно (*Cacalia hastata*, *Veratrum lobelianum*, *Senecio nemorensis*)-крупнопоротниковые (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas*, *Matteucia struthiopteris*) с участием широколиственного (*Brunnera sibirica*, *Pulmonaria mollis*, *Anemone baicalensis*) сообщества. Таежно-черневые сообщества характеризуются развитием неморальных реликтов неогенового возраста и общим высоким уровнем разнообразия биоты (Kuminova, 1960; Nazimova, 1967; Ermakov, 2003). Собственно горнотаежный пояс в гумидном климате среднего-горных Алтае-Саянской группы типов поясности представлен темнохвойными кедрово-пихтовыми щитовниковыми (*Dryopteris expansa*), крупнотравными, травяно-зеленомошными лесами. В Западном Алтае и Кузнецком Алатау на достаточно узкой высотной амплитуде (около 500 м) развиты лиственные леса с участием темнохвойных видов.

Высокогорные пояса всех ключевых участков характеризуются высоким разнообразием на формационном уровне в связи со значительной неоднородностью экотопических условий высокогорий (Molozhnikov, 1986; Sedelnikov, 1988). Во всех типах поясности субальпийский пояс представлен полидоминантными крупнотравными (*Veratrum lobelianum*, *Cirsium heterophyllum*, *Vupleurum longifolium* ssp. *aureum*) субальпийскими лугами и кедровыми и пихтовыми редколесьями. Альпийско-тундровый пояс сложен альпийскими лугами (*Schulzia crinita*, *Bistorta officinalis*, *Myosotis krylovii*) и горными тундрами (*Rhododendron aureum*, *Festuca sphagnicola*, *Empetrum nigrum*).

Методологическим базисом исследования послужила концепция экосистемного разнообразия, в основу которой положены представления об иерархической организации природ-

ных экосистем, формирующихся на разных пространственных уровнях, и растительного покрова как их базового компонента (Sochava, 1979). В соответствии с данной концепцией, горам отводится особое место в структуре разнообразия, что определяет специфику классификации их экосистем (Walter, Breckle, 1991). Концепция нашла реализацию в системе горных биомов (оробиомов) разного иерархического уровня (Ogureeva, Bocharnikov, 2017; Biomes..., 2018). Региональный уровень определяет за оробиомом опорную единицу инвентаризации и оценки биоразнообразия в горах, формирующегося при сопряженном развитии экосистем в рамках полного высотного спектра растительности (Ogureeva, 2016). Определенное типологическое разнообразие сообществ свойственно каждому высотному поясу, что отражает историю развития растительного покрова и комплекс современных условий, под влиянием которых поддерживается его развитие в настоящее время.

В основу проведения сопряженного анализа структуры растительного покрова Алтае-Саянского оробиома с климатом положены оригинальные геоботанические материалы, полученные в ходе полевых исследований в различных регионах гор Южной Сибири в период с 2008 по 2021 г. Все геоботанические описания сообществ выполнены на единой основе согласно традиционным методикам и рекомендациям по изучению фитоценозов (Sukachev, Zonn, 1961). Для каждого описанного сообщества приведен полный видовой состав сосудистых растений, эпигейных мохообразных и лишайников с оценкой проективного покрытия, средней высоты и фазы видов на пробных площадях в 100 м² (нелесные сообщества) и 400 м² (лесные сообщества). Для древесного яруса отмечена сомкнутость (в долях от единицы), для кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов — общее проективное покрытие (%). Приведены точные географические координаты и абсолютные высоты пробных площадей, определенные по приборам GPS Garmin.

В анализ включены полные геоботанические описания растительных сообществ, выполненные на эколого-топологических профилях в верхних, средних и нижних частях склонов

хребтов разных экспозиций. Выбор сообществ для описаний, приуроченных к различным позициям фитокатен, склонам разной экспозиции и крутизны, определен задачами исследования. Известно существенное влияние комплекса экологических условий, находящих отражение в катенарных закономерностях дифференциации растительных сообществ (Katenin, 1988; Namzalov, 1994; Ogureeva, 1994, 1997). Для минимизации влияния сопутствующих экологических факторов, действующих на растительность, выбраны те описания сообществ, которые в наибольшей степени соответствуют фоновым условиям для высотно-поясных спектров, и смена которых определяется, преимущественно, климатическим градиентом. Как правило, они приурочены в разных высотных поясах к верхним, средним и нижним частям коренных дренированных склонов хребтов, соответствующих трансэлювиальным и трансаккумулятивным позициям фитокатен. В анализе не использованы описания сообществ, которые участвуют в сложении растительного покрова водораздельных поверхностей хребтов и долинных комплексов, на состав и структуру

которых существенное влияние оказывают экотопические факторы, связанные с процессами на элювиальных и супераккумулятивных позициях фитокатен.

Оценка роли климатического фактора в пространственной структуре растительных сообществ дана на основе анализа 400 геоботанических описаний на 4 обобщенных профилях, образуемых ими в виде последовательной смены по высотному градиенту (табл. 1). Описания объединены в группы (обобщенные профили), которые включают полные высотные спектры растительности в рамках 4 типов поясности, являющихся основными для рассматриваемого оробиома. Для анализа биоклиматического обоснования фитоценотического разнообразия сообщества отнесены к разным типологическим подразделениям высотных поясов: лесостепного, подтаежного, таежно-черневого, горнотаежного, субальпийского и альпийско-тундрового (табл. 2). Роль климата как фактора пространственной структуры растительного покрова определена на высших уровнях разнообразия растительности: типологического (типы растительности, фратрии классов

Таблица 1. Ключевые участки полевых исследований

Table 1. Key areas of field works

Ключевые участки Key areas	Географическое положение Geographical position	Количество описаний Numbers of descriptions	Годы проведения исследований Years of field works	Тип поясности растительности Type of altitudinal zonality
Западный Саян West Sayan	Хребты Кулумыс, Кедранский, Ойский, Ергаки Kulumys, Kedransky, Oysky, Ergaki ranges	151	2008, 2009, 2010, 2021	Альпийско-субальпийско-таежно-черневой (Западно-Саянский) Alpine – subalpine – mountain taiga – chern taiga (West Sayan)
Восточный Саян East Sayan	Саянский хребет, бассейн реки Кан Sayan range, Kan river basin	52	2012	Альпийско-субальпийско-таежный (Восточно-Саянский) Alpine – subalpine – mountain taiga (East Sayan)
Западный Алтай West Altai	Тигирекский хребет Tigirek range	143	2015	Альпийско-субальпийско-таежно-кустарниково-лесостепно-степной (Западно-Алтайский) Alpine – subalpine – mountain taiga – shrubs – forest steppe – steppe (West Altai)
Кузнецкий Алатау Kuznetsk Alatau	Профиль Ивановские озера – Черное озеро Profile Ivanovskie lakes – Chernoe lake	54	2008	Альпийско-субальпийско-таежно-лесостепно-степной (Салаиро-Кузнецкий) Alpine – subalpine – mountain taiga – forest steppe – steppe (Salair-Kuznetsk)

Таблица 2. Типологическое и структурное разнообразие растительных сообществ типов поясности Алтае-Саянского оробиома

Table 2. Typological and structural diversity of plant communities in types of altitudinal zonality of Altai-Sayan orobiome

	Типологическое разнообразие растительности (фратрии классов формаций) Typological diversity of vegetation (phratries of formation's classes)				
Высотные пояса Altitudinal belts	I. Алтае-Саянская высокогорная I. Altai-Sayan high mountains		II. Урало-Южносибирская горнотаежная II. Ural-South Siberian mountain taiga		III. Заволжско-Казахстанская степная III. Transvolga-Kazakhstan steppe
I. Альпийско-тундровый I. Alpine-tundra	I.1. Альпийские луга I.1. Alpine meadows	I.2. Высокогорные тундры I.2. High mountain tundra			
II. Субальпийский II. Subalpine	II.1. Субальпийские луга II.1. Subalpine meadows	II.2. Субальпийские редколесья II.2. Subalpine sparse forests			
III. Горнотаежный III. Mountain taiga					
IIIa. Таежно-черневой IIIa. Chern taiga					
IV. Подтаежный IV. Sub-taiga	IIIa.1. Березово- и осиново-кедрово-пихтовые леса IIIa.1. Birch- and aspen – Siberian pine – fir forests		III.1. Кедрово-пихтовые леса III.1. Siberian pine – fir forests		
	IV.1. Березово-сосновые леса IV.1. Birch-pine forests		IV.2. Березово-лиственничные леса IV.2. Birch-larch forests		
V. Лесостепной V. Forest steppe	V.1. Березово-лиственничные леса V.1. Birch-larch forests		V.2. Разнотравно-дерновинно-злаковые степи, заросли кустарников, остепненные луга V.2. Herb-grass steppes, shrubs, steppe meadows		

формаций, классы формаций и формации) и структурного (высотные пояса, рассматриваемые как макрокомбинации сообществ, развивающихся на определенном высотном отрезке) (Sochava, 1979). Экосистемное единство оробиома определяется развитием широкого спектра типологического разнообразия в составе степной, бореальной и высокогорной растительности (в понимании географо-генетической классификации). Все типы поясности растительности оробиома схожи в составе фоновых сообществ и их закономерной смене по высотному градиенту. Основу степного типа составляют сообщества Заволжско-Казахстанского географо-генетического комплекса горных степей, горнотаежный пояс образован лесами

Урало-Южносибирского комплекса горнотаежных формаций, в высокогорьях господствует растительность Алтае-Саянского комплекса альпийских формаций (табл. 3). Структурные подразделения, раскрывающие гетерогенный характер формирования пространственной организации растительного покрова в горах, представлены отдельными высотными поясами растительности, полными высотно-поясными спектрами растительности в рамках типов поясности, объединенных одной группой типов поясности, которая характеризует специфику всего оробиома.

В качестве климатических данных, характеризующих условия произрастания сообществ, использована глобальная модель CHELSA

Таблица 3. Типологическое разнообразие растительности типов поясности Алтае-Саянского оробиома

Table 3. Typological diversity of plant communities in types of altitudinal zonality of Altai-Sayan orobiome

Типологические подразделения растительности Typological subdivisions of vegetation	Типы высотной поясности Types of altitudinal zonality			
	Западно-Саянский West Sayan	Восточно-Саянский East Sayan	Западно-Алтайский West Altai	Салаиро-Кузнецкий Salair-Kuznetsk
I.1. Альпийские луга I.1. Alpine meadows	1		2	
I.2. Высокогорные тундры I.2. High mountain tundra	3	4	5	6
II.1. Субальпийские луга II.1. Subalpine meadows	7	8	9	10
II.2. Субальпийские редколесья II.2. Subalpine sparse forests	11	12	13	14
III.1. Кедрово-пихтовые леса III.1. Siberian pine – fir forests	15	16	17	18
IIIa.1. Березово- и осиново-кедрово-пихтовые леса IIIa.1. Birch- and aspen – Siberian pine – fir forests	19		20	
IV.1. Березово-сосновые леса IV.1. Birch-pine forests	21	22		23
IV.2. Березово-лиственничные леса IV.2. Birch-larch forests		24		
V.1. Березово-лиственничные леса V.1. Birch-larch forests			25	26
V.2. Разнотравно-дерновиннозлаковые степи, заросли кустарников, остепненные луга V.2. Herb-grass steppes, shrubs, steppe meadows			27	28

Примечание. I.1–V.2 – высотно-поясные подразделения растительности (см. табл. 2); 1–28 – номера типологических подразделений растительности высотно-поясных спектров.

Note. I.1–V.2 – altitudinal subdivisions of vegetation (see table 2); 1–28 – vegetation of altitudinal spectra.

(Karger et al., 2017). В ней содержится информация о пространственном распределении биоклиматических переменных, представленных в виде количественных значений гидротермических показателей, осредненных за период 1979–2013 гг., на растровой основе с пространственным разрешением 30". К переменным, характеризующим современные климатические условия, в которых развиты растительный покров и экосистемы, относятся средние многолетние за год, отдельные сезоны и месяцы температуры и осадки, а также показатели, основанные на их соотношении. Исходные

показатели используются для получения биоклиматических коэффициентов и индексов, традиционно применяемых в сопряженном пространственном анализе растительности и климата (Rio, Penas, 2006; Rivas-Martinez et al., 2004; Vocharnikov, 2022). Значения биоклиматических переменных для каждого сообщества определены путем их извлечения в точках описаний на основе исходных растровых климатических слоев. Дополнительно использована абсолютная высота как интегральный показатель, характеризующий градиенты климатических условий в горах. Всего использовано 23

биоклиматических показателя, в том числе 7 индексов:

- средние многолетние температурные показатели (°C): годовая температура, температура лета, температура зимы, температура апреля, температура января, температура июля, температура октября, максимальная температура января, максимальная температура июля, минимальная температура января, минимальная температура июля;
- средние многолетние показатели увлажнения (мм): годовое количество осадков, количество осадков лета, количество осадков зимы, количество осадков января, количество осадков июля;
- индексы: индекс континентальности, термический индекс, индекс аридности июля, омбротермический индекс лета, омбротермический индекс июля, индекс океаничности, показатель потенциальной эвапотранспирации июля.

Выявление характера варьирования растительных сообществ выполнено с помощью неметрического многомерного шкалирования (Clarke, 1993). Построение ординационных схем обусловила необходимость определения конкретных биоклиматических показателей, находящихся наибольшую сопряженность с фитоценотическим разнообразием. Метод неметрического шкалирования является одним из наиболее часто используемых в исследованиях, связанных с проведением непрямой ординации видов и растительных сообществ в целях проведения классификации и эколого-географической интерпретации пространственной дифференциации растительности и экосистем, в том числе, горных экосистем, на состав и структуру которых влияет комплексный высотный градиент (Aunekulu et al., 2012; Rahman et al., 2020). Интерпретация пространственной структуры растительного покрова, выраженная через типологическое разнообразие растительности, проводится по градиентам важнейших эколого-географических факторов. При построении ординационных схем в качестве меры сходства между сообществами использовано Евклидово расстояние. Оценка сопряженности растительности и климата проведена на основе корреляционных отношений между значениями сообществ на осях координат в ординационном

пространстве многомерного шкалирования, которые отражают варьирование основных фитоценотических признаков (видовой состав и проективное покрытие видов), и значениями биоклиматических показателей. В качестве критерия сопряженности между ними использован ранговый коэффициент линейной корреляции Спирмена с оценкой статистической значимости его значений. Дальнейший анализ сопряженности типологических подразделений растительности с климатом проводился для наиболее тесно скоррелированных показателей.

Биоклиматическое моделирование высотно-поясной организации растительного покрова проведено на основе выявления факторно-индикационных зависимостей между сообществами, относящимися к определенным высотным поясам, и биоклиматическими характеристиками. Дискриминантный анализ использован для определения таких сочетаний факторов, которые наилучшим образом обуславливают развитие сообществ той или иной типологической группы и высотно-поясного подразделения растительности (для каждого типа поясности и всего оробиома) в соответствии с качеством их определения по известным точкам описаний. Требования к проведению дискриминантного анализа определили необходимость использования переменных, которые не имеют тесной корреляции друг с другом. Все биоклиматические переменные отнесены к трем группам, объединяющим показатели теплообеспеченности, увлажнения и континентальности климата. В каждой из групп выбраны те характеристики, которые имеют наименьшую взаимную степень связи друг с другом, подтвержденную значениями корреляции: средняя годовая температура, среднее годовое количество осадков и индекс континентальности. Отсутствие тесной связи между ними (коэффициенты корреляции Спирмена: 0.06 — между средней годовой температурой и средним годовым количеством осадков; 0.33 — между средней годовой температурой и индексом континентальности; -0.08 — между средним годовым количеством осадков и индексом континентальности) и близкое к нормальному распределение значений данных показателей определило проведение анализа, основной задачей которого послужило предсказание потенциальных климатических условий для

развития типологических подразделений и высотных поясов в неизвестных точках на основе максимальных значений апостериорных вероятностей с оценкой качества этого предсказания. Показатели F-критерия, точности выделения классов объектов (%) и уровня значимости (p-value) использованы для статистического обоснования выделяемых подразделений.

Более выровненный характер значений модельной вероятности характеризует большую степень неопределенности отнесения к классу, что может быть соотнесено с положением вне климатического оптимума, способствующим меньшей устойчивости к изменениям климата растительных сообществ и экосистем в целом. Наоборот, явно выраженный максимум для определенного типологического или высотно-поясного подразделения свидетельствует о развитии экосистем в оптимальных и близких к ним климатических условиях и потенциально большей устойчивости экосистем к их изменениям. Такой дифференцированный подход к оценке возможного отклика растительного покрова на изменения климатопов высотных поясов позволил определить высотно-поясные особенности потенциала развития экосистем с учетом региональной специфики оробиома. Для ранжирования потенциала современного состояния экосистем и их возможных трансформаций предложен показатель $1 - p_{\max}$, где $p_{\max}$ является максимальным значением апостериорной вероятности соответствующего класса. С использованием способа выделения классов на основе квантилей выделены три ступени устойчивости: высокий, средний и низкий. Модельные показатели возможно использовать в качестве ориентиров, которые следует учитывать при прогнозе развития растительности, требующего обязательного анализа трансформации горных экосистем на основе специфики биотического компонента, его связей с абиотическими условиями и характера сукцессионного развития, инициированного климатогенными факторами.

Полученные пространственные биоклиматические модели высотно-поясной организации растительного покрова для типов поясности послужили основой для определения ключевых показателей, характеризующих климатопы высотных поясов. Рассчитаны значения медиан,

максимумов, минимумов и стандартных отклонений средних годовых температур, количества осадков и индексов континентальности климата. Для наглядной сравнительной характеристики они представлены в графическом виде (диаграммы размаха).

Работа с пространственными данными проведена с помощью программного обеспечения Saga 2.1.4 и ArcGIS Pro Advanced 10.8.1. Статистические операции выполнены в программах RStudio-2022.07.2-576 и Statistica 12.5.192.5.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Обширной и неоднородной горной территории Южной Сибири свойственна сложная пространственная организация экосистем, которой способствует их длительное историческое развитие при высокой интенсивности флороценогенетических процессов, обуславливающих сопряженное развитие высотных поясов и спектров различных типов поясности (Namzalov, 2021). Это находит выражение в развитии вертикальных и горизонтальных миграций флористических и ценологических элементов, формировании схожих высотно-поясных подразделений, в которых представлены однотипные гетерогенные структуры растительности. Вместе с тем высокая контрастность условий, проявляющаяся в структуре экотопического разнообразия в современный период, обуславливает существенные различия высотно-поясных спектров растительности, объединяемых разными типами поясности в пределах Алтае-Саянской группы.

Биоклиматическое моделирование типологического разнообразия растительности совместно для всех типов поясности

При определении климатопов типологических подразделений растительности на основе дискриминантного анализа совместно для всех типов поясности выявлены существенные различия в качестве идентификации климатопов (табл. 4). Наименьшее качество характерно для высокогорной растительности в разных типах поясности. В пространственной структуре высокогорий, наряду с климатом, важную роль играет дифференциация экотопических условий, выраженная в изменении почвенного

Таблица 4. Качество выделения типологических подразделений растительности при дискриминантном анализе совокупно для всех типов поясности (Wilks’ Lambda: 0.00018, approx. F (81.1107) = 228.39, $p < 0.0000$)

Table 4. Quality of selection of typological subdivisions of vegetation by discriminant analysis cumulatively to all types of altitudinal zonation (Wilks’ Lambda: 0.00018, approx. F (81.1107) = 228.39, $p < 0.0000$)

Типы высотной поясности Types of altitudinal zonation	Типологические подразделения растительности Typological subdivisions of vegetation	Верно классифицированные точки (%) Correctly classified points (%)
Зап.-Саян.	1. Альпийские луга /Alpine meadows	0.0
Зап.-Алтай	2. Альпийские луга /Alpine meadows	0.0
Зап.-Саян.	3. Высокогорные тундры / High mountain tundra	62.5
Вост.-Саян.	4. Высокогорные тундры / High mountain tundra	100.0
Зап.-Алтай	5. Высокогорные тундры / High mountain tundra	0.0
Сал.-Куз.	6. Высокогорные тундры / High mountain tundra	71.4
Зап.-Саян.	7. Субальпийские луга Subalpine meadows	12.5
Вост.-Саян.	8. Субальпийские луга Subalpine meadows	0.0
Зап.-Алтай	9. Субальпийские луга Subalpine meadows	100.0
Сал.-Куз.	10. Субальпийские луга Subalpine meadows	50.0
Зап.-Саян.	11. Субальпийские редколесья / Subalpine sparse forests	76.9
Вост.-Саян.	12. Субальпийские редколесья / Subalpine sparse forests	40.0
Зап.-Алтай	13. Субальпийские редколесья / Subalpine sparse forests	45.4
Сал.-Куз.	14. Субальпийские редколесья / Subalpine sparse forests	33.3
Зап.-Саян.	15. Кедрово-пихтовые леса / Siberian pine – fir forests	41.6
Вост.-Саян.	16. Кедрово-пихтовые леса / Siberian pine – fir forests	93.3
Зап.-Алтай	17. Кедрово-пихтовые леса / Siberian pine – fir forests	100.0
Сал.-Куз.	18. Кедрово-пихтовые леса / Siberian pine – fir forests	45.4
Зап.-Саян.	19. Березово- и осиново-кедрово-пихтовые леса / Birch- and aspen – Siberian pine – fir forests	86.0
Зап.-Алтай	20. Березово- и осиново-кедрово-пихтовые леса / Birch- and aspen – Siberian pine – fir forests	100.0
Зап.-Саян.	21. Березово-сосновые леса / Birch-pine forests	87.5
Вост.-Саян.	22. Березово-сосновые леса / Birch-pine forests	70.0
Сал.-Куз.	23. Березово-сосновые леса / Birch-pine forests	93.3
Вост.-Саян.	24. Березово-лиственничные леса / Birch-larch forests	50.0
Зап.-Алтай	25. Березово-лиственничные леса / Birch-larch forests	0.0
Сал.-Куз.	26. Березово-лиственничные леса / Birch-larch forests	0.0
Зап.-Алтай	27. Разнотравно-дерновиннозлаковые степи, заросли кустарников, остепненные луга / Herb-grass steppes, shrubs, steppe meadows	90.6
Сал.-Куз.	28. Разнотравно-дерновиннозлаковые степи, заросли кустарников, остепненные луга / Herb-grass steppes, shrubs, steppe meadows	90.9
	Всего / Total	71.5

Примечание. Типы высотной поясности: Зап.-Саян. – Западно-Саянский; Вост.-Саян. – Восточно-Саянский; Зап.-Алтай – Западно-Алтайский; Сал.-Куз. – Салаиро-Кузнецкий.

Note. Types of altitudinal zonation: Зап.-Саян. – West Sayan; Вост.-Саян. – East Sayan; Зап.-Алтай – West Altai; Сал.-Куз. – Salair-Kuznetsk.

увлажнения, каменистости, влияния мерзлотных процессов. В связи с этим климатопы сообществ альпийско-тундрового и субальпийского поясов в значительной степени перекрываются. Также не определены достоверные различия между фоновыми сообществами подтаежного и лесостепного поясов в Западно-Алтайском и Салаиро-Кузнецком типах поясности, пространственная организация которых может отчетливо проявляться на микроуровне в связи с изменением экотопических условий, прежде всего, почвенного увлажнения. Высокое качество предсказания по биоклиматическим показателям отмечено для таежно-черневого подпояса Западного Алтая (точность предсказания — 100%) и Западного Саяна (86%), климатическая специфика которого хорошо обоснована (Nazimova et al., 2014). Общее качество предсказания типологических подразделений растительности составило 71.5%.

При биоклиматическом моделировании высотно-поясных спектров выявлены общие черты и показатели климатопов поясов растительности Алтае-Саянского оробиома, которые характеризуют климатические условия ее формирования в соответствии с высотными и секторными закономерностями пространственной дифференциации климата и которые могут быть определены количественно. Наиболее выраженная общность в климатически обусловленных закономерностях пространственной структуры растительности Алтае-Саянского оробиома характерна для высокогорных поясов (альпийско-тундровый и субальпийский), которые развиваются при схожих климатических условиях, особенно на контакте поясов. Активное взаимопроникновение их сообществ, сложная пространственная структура растительности на микро- и мезоуровне обусловлены дифференциацией экотопов, разнообразием режимов грунтового увлажнения, различиями в каменистости субстрата и характере горных пород. Интегральное влияние данных факторов может превосходить роль климата, особенно при переходе от одного пояса к другому, что отражается на разнообразии высокогорных сообществ разных эколого-исторических рядов (Sedel'nikov, 1988). При оценке пространственной структуры лесостепного пояса оробиома определена главенствующая роль климата в формировании экспозиционных сочетаний

лесных и степных сообществ (Ogureeva, 1980; Nais et al., 2016). Наряду с климатом оказывает влияние экотопическая неоднородность, выраженная, в том числе, в физических свойствах субстрата и морфометрических характеристиках рельефа, находящих отражение в разнообразии экосистем оробиома (Smirnova, Bocharnikov, 2021). Как и для растительности высокогорных поясов, это вносит дополнительную сложность в пространственную структуру оробореальной лесостепи, представленную сочетаниями березово-лиственничных лесов и разнотравно-дерновиннозлаковых степей (Namzalov, 1994).

*Биоклиматическое моделирование
типологического разнообразия растительности
отдельно для разных типов поясности*

Для выявления типологического разнообразия фоновых растительных сообществ для поясов и их климатопов использован региональный подход, в основу которого положена типология высотной поясности. Каждый тип поясности, имея общие для оробиома черты высотно-поясной структуры растительности, характеризуется спецификой в составе поясов, их биоразнообразием, положением фоновых сообществ на высотном спектре, что маркируется климатическими условиями. Пересечения в пространстве биоклиматических показателей хорошо проявляются для температурных характеристик, которые вносят наибольший вклад в высотный градиент и смену поясов по горным профилям. Показатели увлажнения и континентальности климата, имеющие более выраженную степень региональной дифференциации по сравнению с высотным градиентом, могут быть использованы при объяснении разнообразия спектров.

Для Западного Саяна с помощью дискриминантного анализа определено значимое влияние средней годовой температуры и годового количества осадков на дифференциацию фоновых для поясов растительных формаций. При этом индекс континентальности в силу своей незначительной дифференциации между поясами не влияет достоверно на разделение типологических единиц растительности. По биоклиматическим показателям не выявлены различия между альпийскими лугами и

Таблица 5. Качество выделения типологических подразделений растительности при дискриминантном анализе (для каждого ключевого участка)

Table 5. Quality of selection of typological subdivisions of vegetation by discriminant analysis (for each key area)

		Верно классифицированные точки (%) Correctly classified points (%)			
Типы поясности Types of altitudinal zonality		Западно-Саянский West-Sayan	Восточно-Саянский East-Sayan	Западно-Алтайский West-Altai	Салаиро-Кузнецкий Salair-Kuznetsk
Количество описаний Numbers of discriptions		151	52	143	54
Статистические показатели Statistical parameters		Wilks' Lambda: 0.07470 approx. F (12.360) = = 49.993 $p < 0.0000$	Wilks' Lambda: 0.18426 approx. F (9.104) = = 11.687 $p < 0.0000$	Wilks' Lambda: 0.00703 approx. F (15.373) = = 124.98 $p < 0.0000$	Wilks' Lambda: 0.04225 approx. F (15.127) = = 18.227 $p < 0.0000$
Типологические подразделения растительности Typological subdivisions of vegetation	I.1	27.3		60.0	
	I.2		60.0		71.4
	II.1	87.9	40.0	60.9	50.0
	II.2			81.8	83.3
	III.1	39.1	93.3	100.0	63.6
	IIIa.1	84.8		100.0	
	IV.1	50.0	100.0		60.0
	IV.2				
	V.1			92.0	100.0
	V.2				
Всего / Total		66.4	85.7	82.5	74.1

Примечание. Типологические подразделения растительности – см. табл. 3.

Note. Typological subdivisions of vegetation – see table 3.

высокогорными тундрами в альпийско-тундровом поясе (табл. 5). Наибольшее качество определения имеют субальпийские редколесья и таежно-черневые леса. Западно-Саянский тип поясности развит в условиях высокого увлажнения, свойственного всему спектру, и выраженного градиента теплообеспеченности, превалирующего среди показателей, характеризующих смену высотных поясов и подпоясов. Температурные контрасты в рамках высотного спектра наиболее существенны. Они характеризуют амплитуду значений показателей, присущих рассматриваемым типам поясности в целом. Увлажнение хорошо маркирует различия наиболее контрастных климатопо верхней (альпийско-тундровый пояс) и нижней

(подтаежный пояс) частей спектра, но не позволяет четко различать контактирующие пояса.

На ключевом участке в Восточном Саяне высотные пояса отличаются климатопами, которые определены показателями индекса континентальности. Не выявлены различия между субальпийскими луговыми и редколесными комплексами, формирующими субальпийский пояс (см. табл. 5). Высокое качество определения имеют альпийско-тундровый и горнотаежный пояса. Восточно-Саянский тип поясности характеризуется небольшими изменениями увлажнения при его относительно низких значениях. Смена фоновых для поясов формаций происходит по градиенту теплообеспеченности и континентальности климата.

В Западном Алтае определена статистическая значимость средней годовой температуры, осадков и индекса континентальности климата при выделении ключевых подразделений растительности. При этом не обнаружены различия между климатопами растительных формаций альпийско-тундрового и лесостепного поясов (см. табл. 5). Их пространственная дифференциация выражена в пределах поясов на мезоуровне, а также связана с экотопическим разнообразием, проявляющимся в изменении условий увлажнения, преобладающих горных пород, характера каменистости. Для Западно-Алтайского типа поясности определены относительно небольшие контрасты между климатопами высотных поясов, сменяющих друг друга по спектру. Этому способствует, в том числе, небольшая амплитуда абсолютных высот хребтов. При этом ботанико-географические контрасты в пределах спектра велики, что выражено в сочетании лесостепного, таежно-чернового и альпийско-тундрового поясов, сложенных отличающимися комплексами формаций со специфическими чертами в биоразнообразии и структуре.

В Кузнецком Алатау средняя годовая температура и годовое количество осадков определяют дифференциацию фоновых для поясов растительных формаций. Для типа поясности не выражены различия между климатопами березово-лиственничных лесов подтаежного и лесостепного поясов (см. табл. 5). Наилучшее качество детерминации определено для развивающихся в нижней части спектра разнотравно-дерновиннозлаковых горных степей, зарослей кустарников и остепненных лугов. Высокий контраст климатопов выражен по различным показателям, которые маркируют фоновые для поясов сообщества.

Климатопическое разнообразие растительности рассматриваемых типов поясности Алтае-Саянского оробиома формируется в пределах от -6 до $+3^{\circ}\text{C}$ (средняя годовая температура), от 500 до 1800 мм (среднее годовое количество осадков) и от 31 до 37.5 (индекс континентальности). Такая широкая амплитуда значений ключевых показателей способствует развитию высотных спектров и их разнообразию в соответствии с региональной дифференциацией, выраженной в типах поясности (табл. 6).

В рамках одной группы типов поясности растительности прослеживаются закономерные смены высотных поясов в соответствии с высотным градиентом и секторной дифференциацией, выраженной в типах поясности. Специфика спектра поясов хорошо маркируется количественными показателями биоклиматических характеристик, соотношение которых определяет типологический состав растительности поясов и уровень их фитоценотического разнообразия. Пересечения климатических ареалов поясов выражены как вдоль высотного градиента в пределах одного типа поясности, так и между спектрами разных типов. В обоих случаях переход от одних сообществ к другим достаточно четкий; он может быть определен с помощью средних значений биоклиматических показателей, среди которых ключевыми выступают средняя годовая температура, годовое количество осадков и индекс континентальности, а также на основе их амплитуд.

Интегральная биоклиматическая характеристика растительности

Учет региональной специфики отношений растительности и климата позволил провести моделирование пространственной организации растительного покрова. В основу построения серии картографических моделей положены климатические условия с учетом их роли в определении фоновой для поясов растительности (рис. 2–5 (а)). Ключевые тренды в пространственной организации растительного покрова оробиома, обусловленные климатическими условиями, связаны с дифференциацией показателей, характеризующих тепло- и влагообеспеченность (табл. 7). В пределах типов поясности высотный температурный градиент отвечает за смену высотных поясов. Климатопы, которые занимают пояса, различны по значениям биоклиматических показателей, их амплитудам. При этом климатические ареалы поясов в разных типах поясности имеют разную степень наложения друг с другом. Различия в типологическом составе поясов, ключевых фитоценотических особенностях характеризуют региональную специфику и связаны, преимущественно, с влагообеспеченностью. Определяемые климатом различия в высотно-поясной структуре растительности

Таблица 6. Интегральная биоклиматическая характеристика климатопов растительности высотных поясов типов поясности Алтае-Саянского оробиома (по модельным данным)

Table 6. Integral bioclimatic characteristic of vegetation climatypes of altitudinal belts in types of altitudinal zonality of Altai-Sayan orobiome (according to model data)

Высотные пояса Altitudinal belts	Типологические подразделения Typological subdivisions	Типы высотной поясности Types of altitudinal zonality															
		Западно-Саянский West-Sayan				Восточно-Саянский East-Sayan				Западно-Алтайский West-Altai				Салаиро-Кузнецкий Salair-Kuznetsk			
		№	T	P	Ic	№	T	P	Ic	№	T	P	Ic	№	T	P	Ic
I	I.1	1	6...-5	1200-1300	36	4	-4...-3	700-800	33	2	-3...-2	900-1000	31	6	-4...-3	1600-1800	33
	I.2	3															
II	II.1	7	-4...-3	900-1100	37	8	-4...-3	600-700	33	9	-3...-2	800-900	31	10	-4...v3	1200-1600	33
	II.2	11				12				13				14			
III	III.1	15	-2...-1	800-900	37	16	-2...-1	600-700	34	17	0...+1	600-700	32	18	-2...v1	1000-1100	34
	IIIa.1	19								20							
IV	IV.1	21	+2...+3	600-800	37	22	0...+1	500-600	35					23	-1...0	700-800	34
	IV.2					24											
V	V.1		27			25		+1...+2 28	700-800	33	26		0...+1	700-900	34		
	V.2																

Примечание. Высотные пояса: I. Альпийско-тундровый; II. Субальпийский; III. Горнотаежный; IV. Подтаежный; V. Лесостепной. Типологические подразделения растительности – см. табл. 3. Биоклиматические показатели: T – средняя годовая температура, °C; P – среднее годовое количество осадков, мм; Ic – индекс континентальности.

Note. Altitudinal belts: I. Alpine-tundra; II. Subalpine; III. Mountain-taiga; IV. Sub-taiga; V. Forest steppe. Typological subdivisions of vegetation – see table 3. Bioclimatic parameters: T – average annual temperature, °C; P – average annual precipitation, mm; Ic – continentality index.

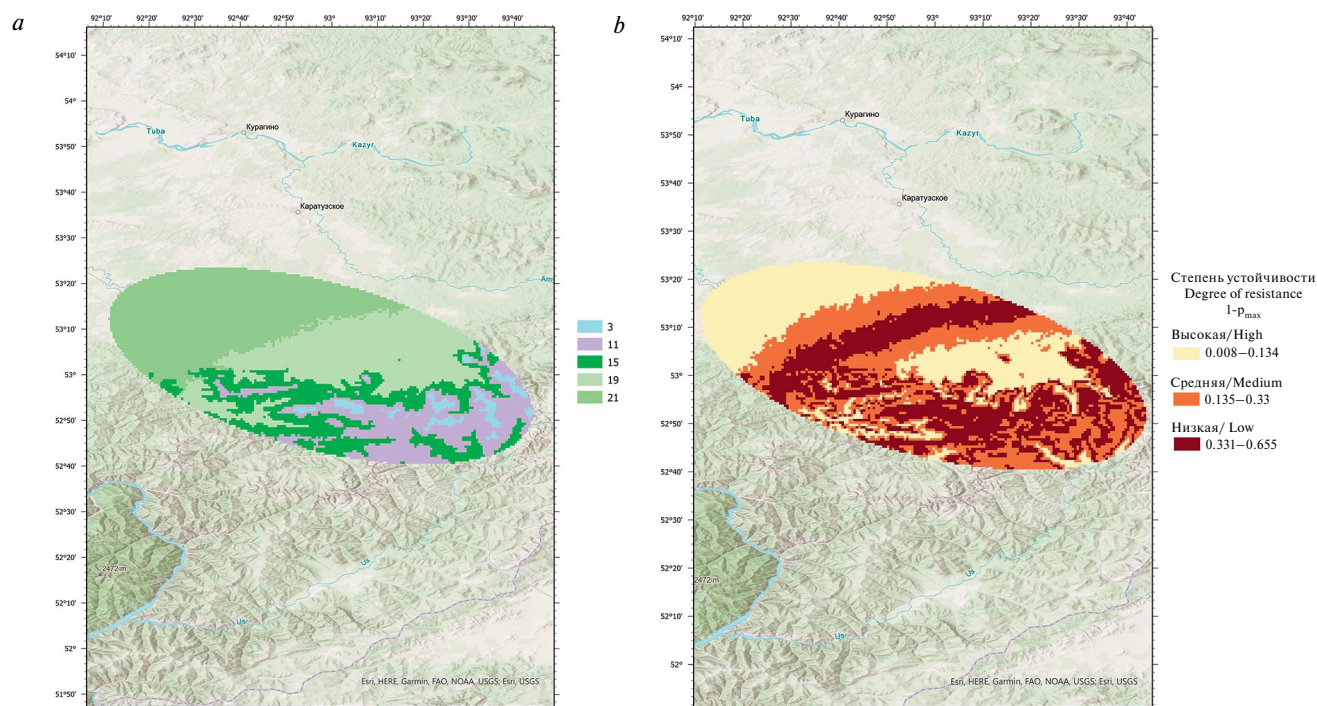


Рис. 2. Биоклиматические модели растительности ключевого участка в Западном Саяне: *a* — типологические подразделения растительности (наименования — см. табл. 3); *b* — устойчивость растительности к изменению климата.

Fig. 2. Bioclimatic models of vegetation in the West Sayan key area: *a* — typological subdivisions of vegetation — see Table 3; *b* — resistance of vegetation to the climate change.

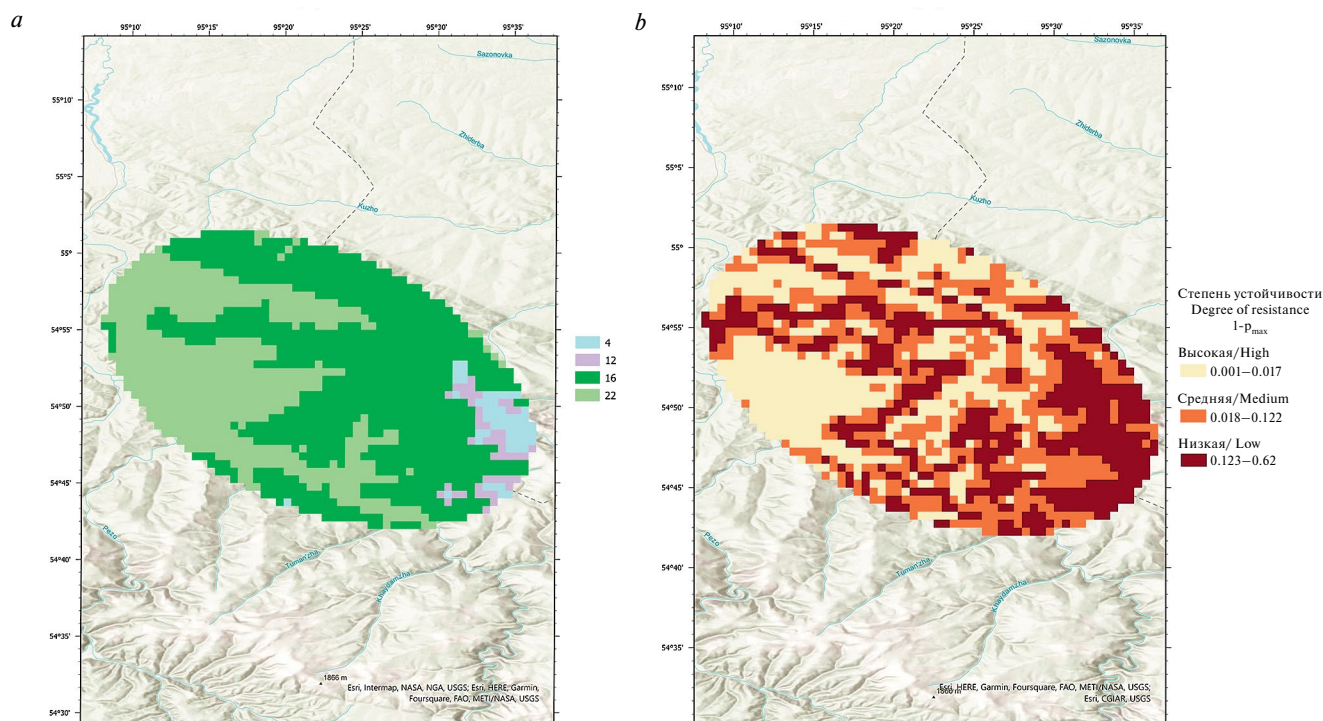


Рис. 3. Биоклиматические модели растительности ключевого участка в Восточном Саяне: *a* — типологические подразделения растительности (наименования — см. табл. 3); *b* — устойчивость растительности к изменению климата.

Fig. 3. Bioclimatic models of vegetation in the East Sayan key area: *a* — typological subdivisions of vegetation — see Table 3; *b* — resistance of vegetation to the climate change.

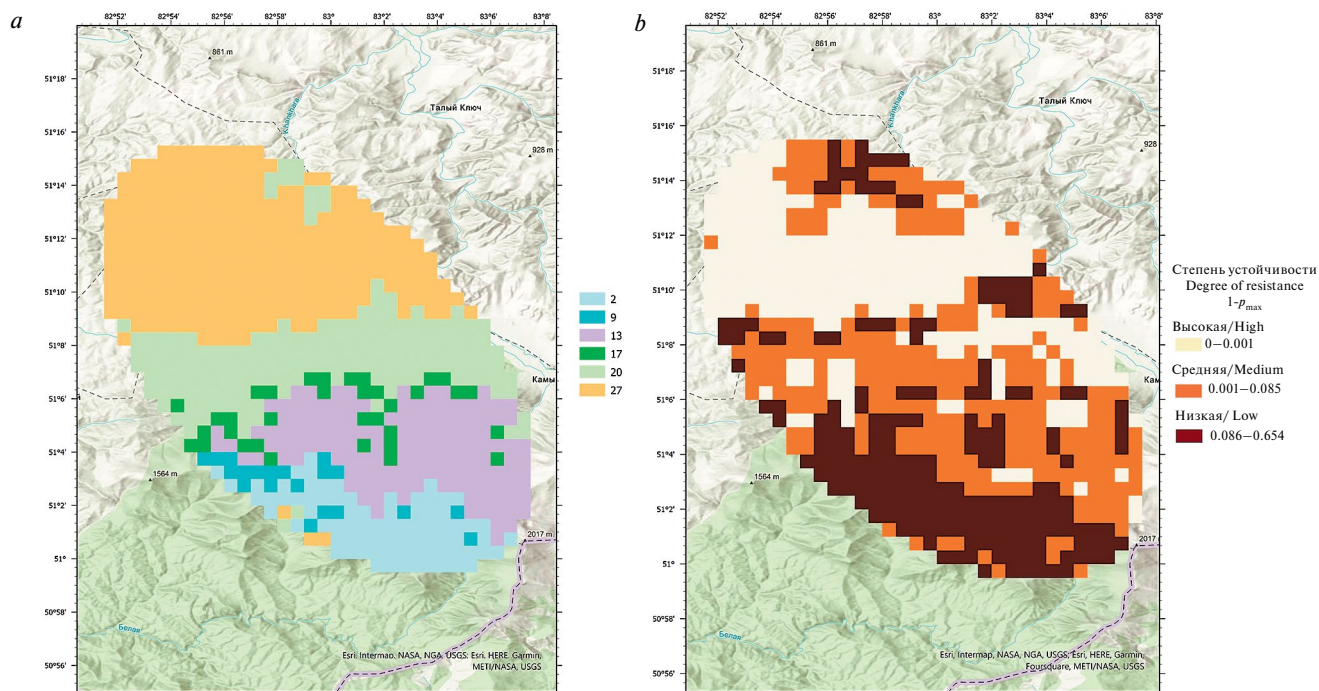


Рис. 4. Биоклиматические модели растительности ключевого участка в Западном Алтае: *a* — типологические подразделения растительности (наименования — см. табл. 3); *b* — устойчивость растительности к изменению климата.

Fig. 4. Bioclimatic models of vegetation in the West Altai key area: *a* — typological subdivisions of vegetation — see Table 3; *b* — resistance of vegetation to the climate change.

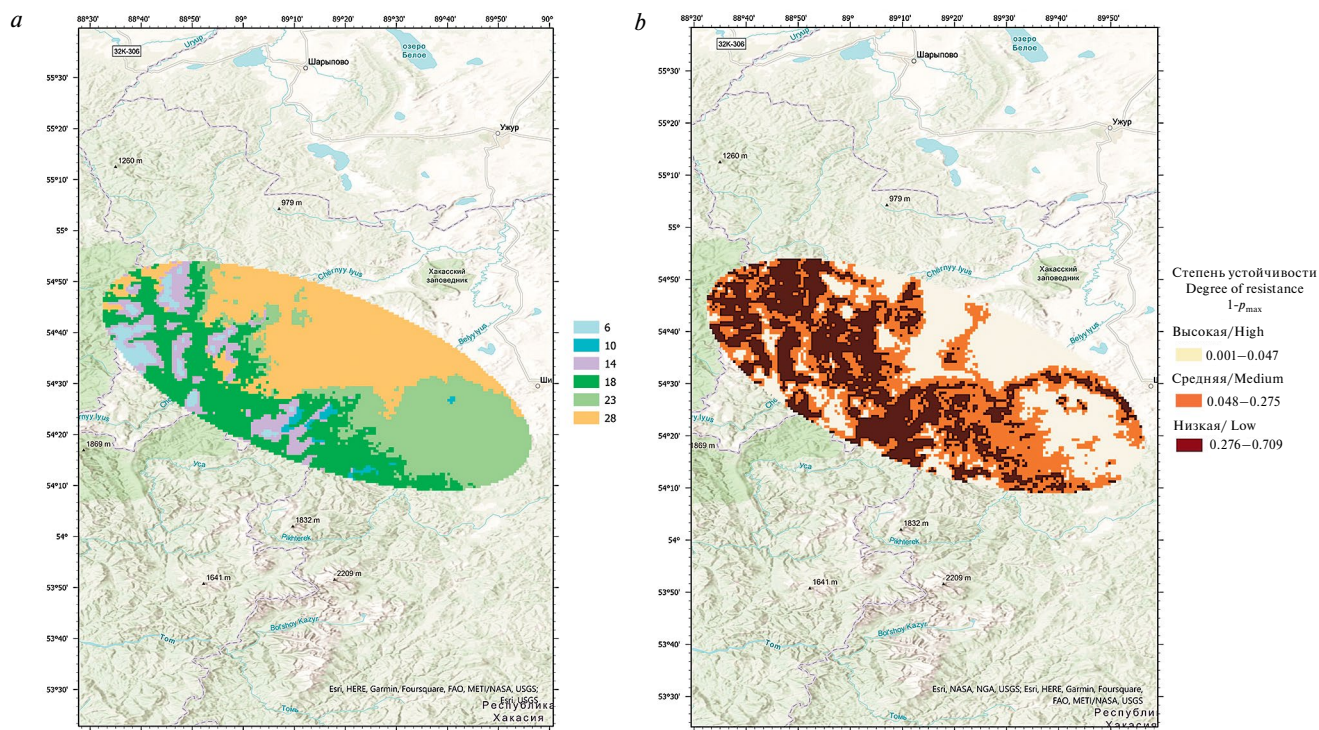


Рис. 5. Биоклиматические модели растительности ключевого участка в Кузнецком Алатау: *a* — типологические подразделения растительности (наименования — см. табл. 3); *b* — устойчивость растительности к изменению климата.

Fig. 5. Bioclimatic models of vegetation in the Kuznetsk Alatau key area: *a* — typological subdivisions of vegetation — see Table 3; *b* — resistance of vegetation to the climate change.

находят отражение в региональных особенностях оробиома и формирующихся типах поясности.

Модельные климатопы высокогорных поясов расположены на значительной амплитуде значений биоклиматических характеристик. Высокогорные экосистемы получают развитие на осевых частях хребтов на абсолютных высотах более 1300–1500 м над ур. м., но могут проникать и ниже по спектру в условиях повышенного увлажнения, формируя сочетания с горнотаежными экосистемами. Альпийско-тундровый пояс занимает наименее теплообеспеченные условия, которые существенно варьируют в разных типах поясности. В Западном Алтае средние годовые температуры максимальны (около -2°C), а в Западном Саяне достигают минимальных значений (около -5°C). Наибольшим годовым количеством осадков характеризуются климатопы альпийско-тундрового пояса в Кузнецком Алатау и Западном Саяне (1200–1800 мм); в Западном Алтае и Восточном Саяне в данных климатопях годовое количество осадков не превышает 700–900 мм. Значительным варьированием отличается также индекс континентальности климата. Климатопы субальпийского пояса имеют более высокие показатели теплообеспеченности. Они максимальны в Западном Алтае (средняя годовая температура достигает -1°C). Увлажнение существенно варьирует в разных типах поясности (более 1000 мм осадков в год в Кузнецком Алатау и Западном Саяне и около 700–800 мм в Западном Алтае и Восточном Саяне).

Горнотаежный пояс темнохвойных лесов характеризуется близкими значениями температур (около -1 – -2°C) во всех типах поясности. Различия их климатопов наиболее выражены в увлажнении (средняя годовая сумма осадков – от 600 мм в Восточном Саяне до 1000 мм в Западном Саяне). Особо стоит отметить дифференциацию горнотаежного пояса в Западном Саяне и выделение подпоясов кедрово-пихтовых горнотаежных лесов и осиново-кедрово-пихтовых таежно-черневых лесов. Климатические условия маркируют их разделение. Климатопы подпоясов близки по показателям увлажнения, существенно различаясь своими температурными характеристиками (средняя годовая температура составляет около -2 и

$+1^{\circ}\text{C}$ соответственно). Таким образом, смена подпоясов по высотному спектру определяется, прежде всего, градиентом температурных показателей климатопов, что подтверждается ранее проведенными исследованиями (Nazimova et al., 2014).

Подтаежный пояс в структуре высотной поясности гор Южной Сибири является важным компонентом высотных спектров, ботанико-географическое и биоклиматическое обоснование которых дано в ряде исследований (Nazimova et al., 1987; Drobushhevskaya, Nazimova, 2006). В рассматриваемых типах поясности преобладает развитие пояса березово-сосновых лесов, климатопы которых характеризуются условиями достаточно высокой теплообеспеченности. Их средние годовые температуры имеют слабоотрицательные (около -0.5°C в Кузнецком Алатау) и положительные (около $+2^{\circ}\text{C}$ в Западном Саяне) значения. Повышенная теплообеспеченность подтайги в условиях высокого увлажнения в Западном Саяне связана с ее развитием на высотах около 300–400 м над ур. м., тогда как на Кузнецком Алатау и в Восточном Саяне подтаежные леса произрастают на высотах около 600–800 м над ур. м.

Климатопы лесостепного пояса, представленного в нижней части высотного спектра растительности в Кузнецком Алатау, располагаются в наиболее теплообеспеченной области в ряду климатопов спектра (средняя годовая температура около 0 ... $+1^{\circ}\text{C}$). Они характеризуются относительно небольшим годовым количеством осадков (800 мм). При данном сочетании условий тепло- и влагообеспеченности развиты сочетания березово-лиственничных лесов и разнотравно-дерновиннозлаковых горных степей.

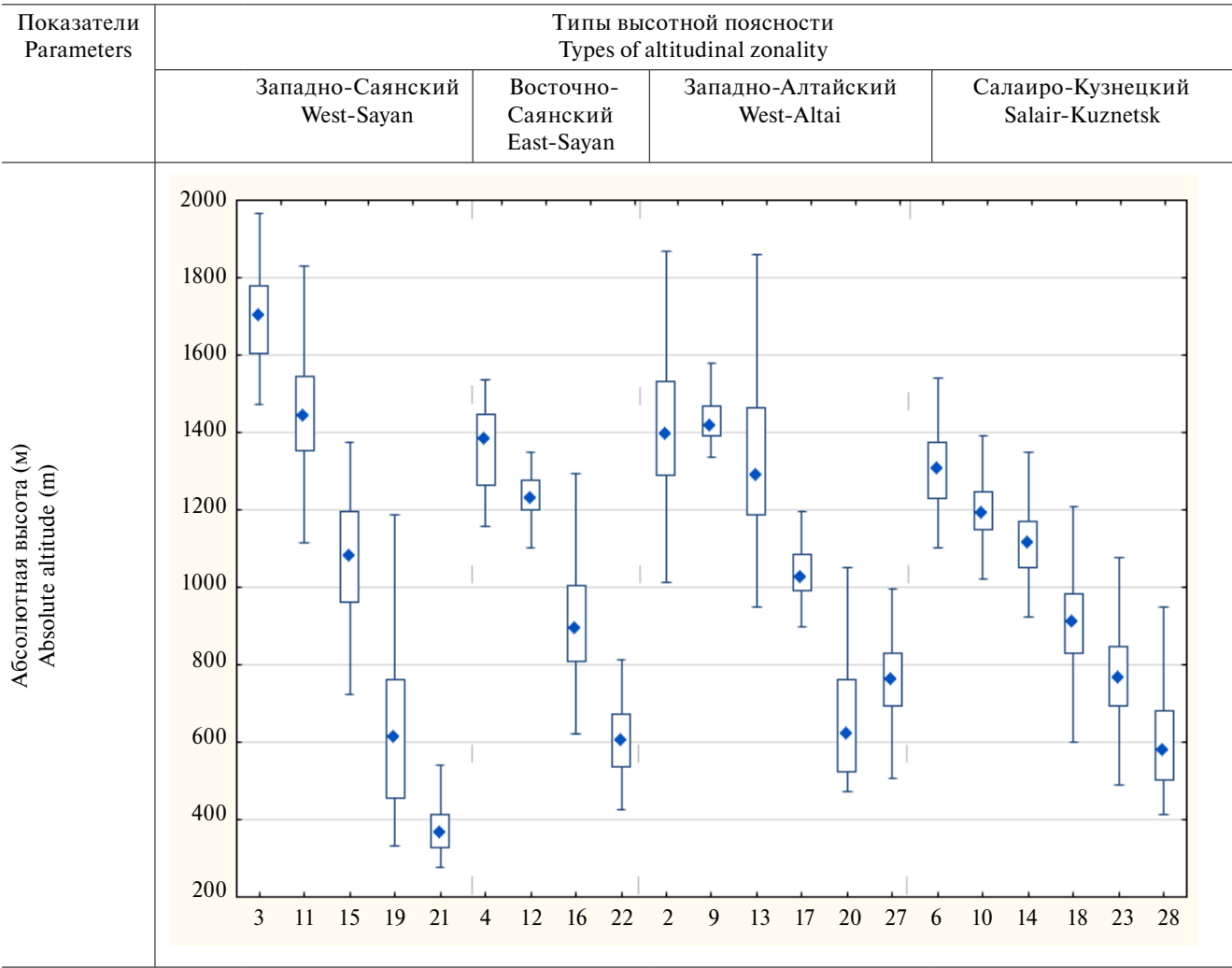
На примере Алтае-Саянского оробиома выявлены климатически обусловленные высотно-поясные и секторные закономерности дифференциации растительного покрова гор, которые могут быть определены на основе биоклиматических показателей, что подтверждается многими исследованиями отношений растительности и климата в горах (Polikarpov et al., 1986; Chytrý et al., 2008; Diao et al., 2021). Смена поясов по спектру маркируется, прежде всего, показателями теплообеспеченности. На примере рассматриваемых типов поясности

обнаруживается переход между таежно-черневым и горнотаежным подпоясами в интервале значений средней годовой температуры около $-1...+1^{\circ}\text{C}$. При этом значения количества осадков и степени континентальности климата для их климатопов существенно пересекаются и не могут служить детерминирующими. Схожие закономерности прослеживаются при смене подтаежных комплексов лесостепными, что выражено при средней годовой температуре около 0°C . Более сложная картина наблюдается в высокогорьях. Проследить переход от альпийско-тундрового к субальпийскому поясу возможно с учетом

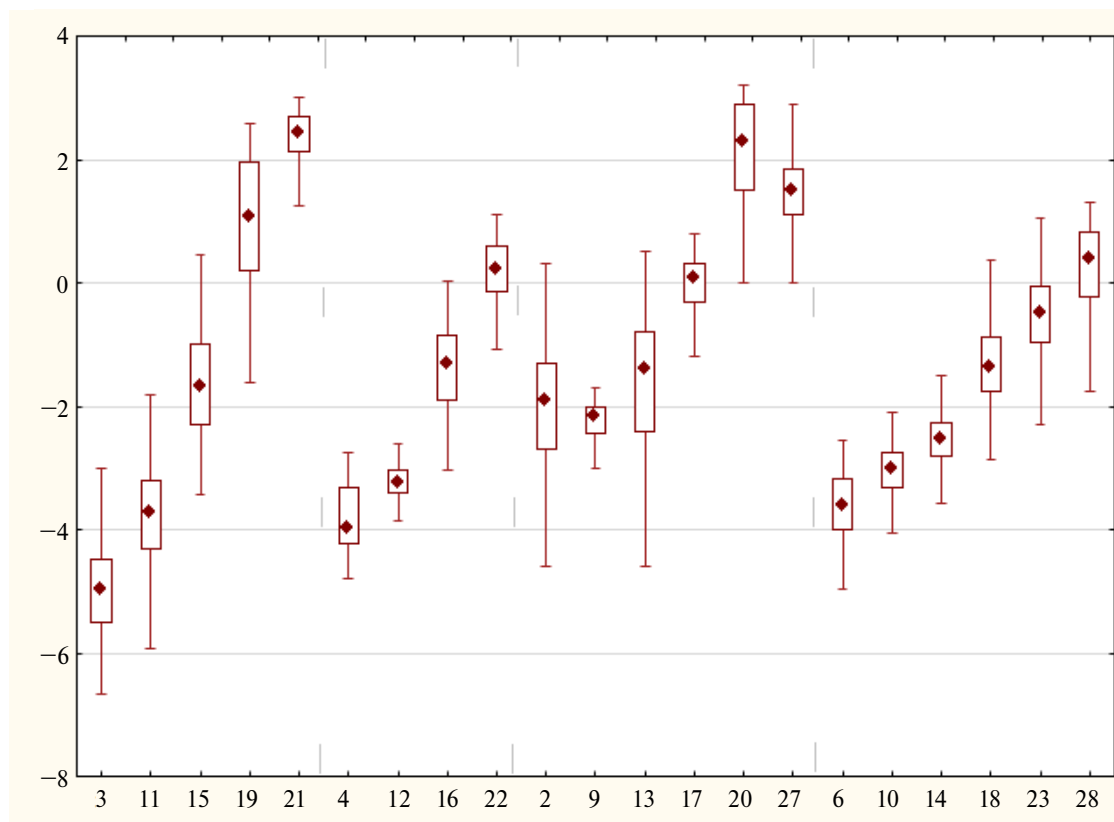
показателей как тепло-, так и влагообеспеченности, причем для каждого типа поясности будут характерны свои интервалы показателей. При этом в пространственной структуре растительного покрова высокогорий существенную роль играют дополнительные факторы, связанные с перераспределением экологических условий на мезо- и микроуровнях (условия грунтового увлажнения, снегонакопления, глубины промерзания, выраженности мерзлотных процессов). Это приводит к взаимопроникновению поясов, формированию гетерогенной растительности, сложенной сообществами разных поясов, что

Таблица 7. Диаграммы размаха биоклиматических показателей и абсолютной высоты для климатопов фоновых для высотных поясов типологических подразделений растительности типов поясности Алтае-Саянского оробиома (по модельным данным)

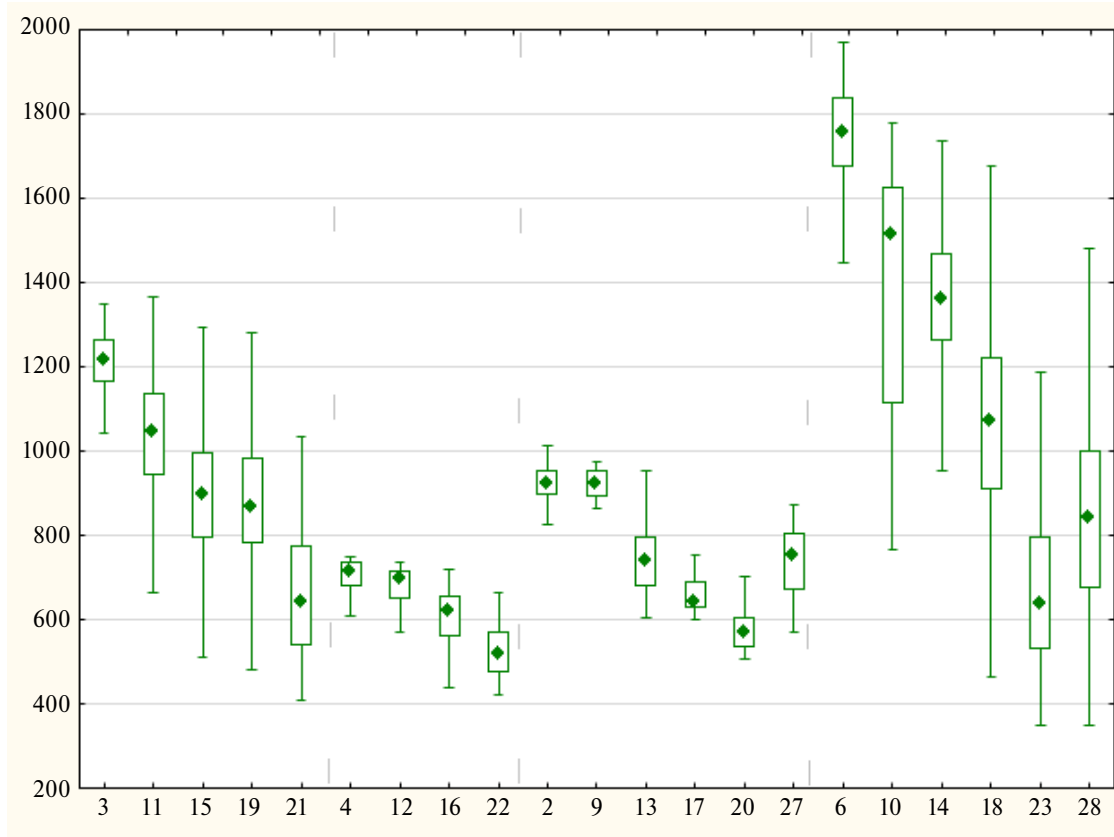
Table 7. Boxplots of bioclimatic parameters and altitude for climatopes of basic typological subdivisions of vegetation for altitudinal belts of altitudinal zonality types for Altai-Sayan orobiome (according to model data)

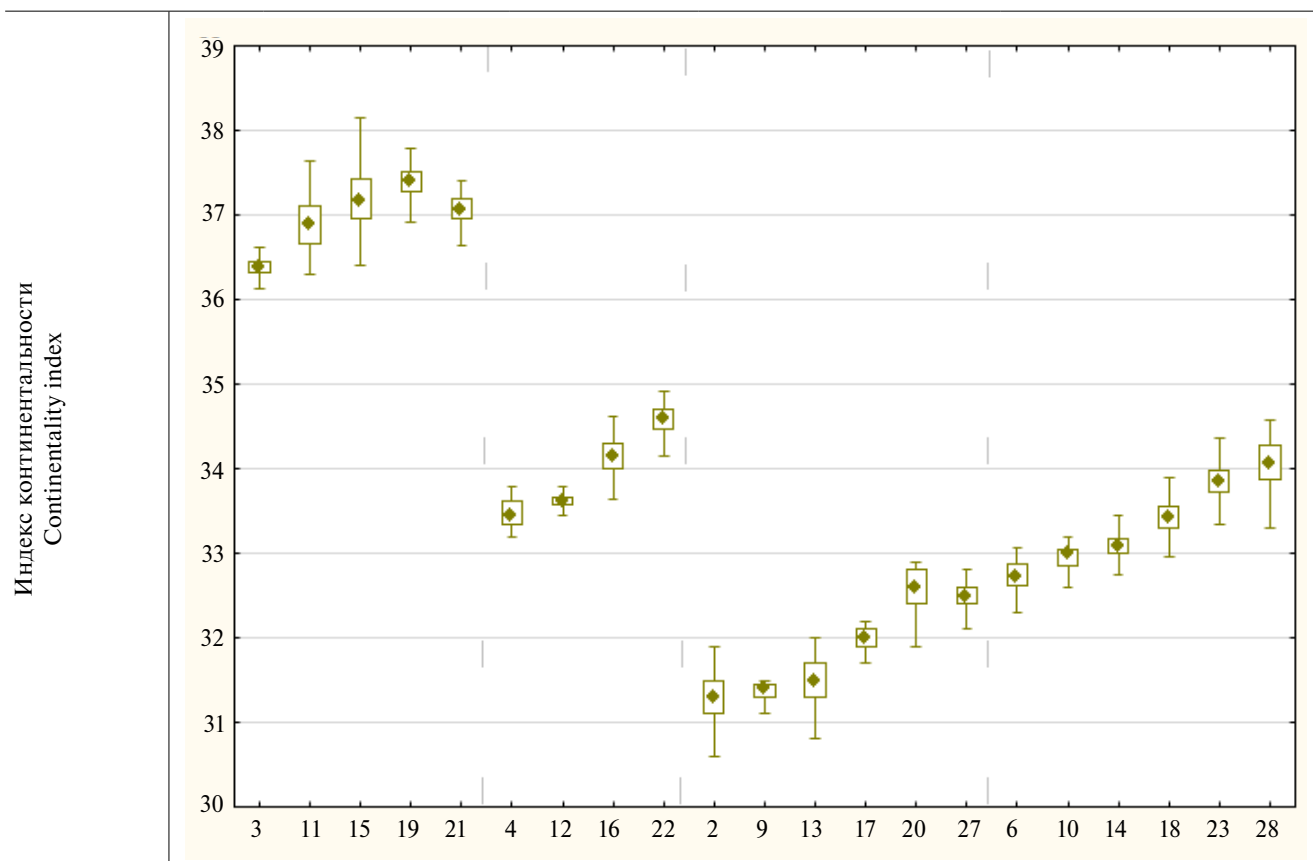


Средняя многолетняя годовая температура (°C)
Average annual temperature (°C)



Среднее многолетнее годовое количество осадков (мм)
Average annual precipitation (mm)





Примечание. Ось x на диаграммах — типологические подразделения растительности (см. табл. 3); ось y на диаграммах — биоклиматические показатели и абсолютная высота.

Note. Axis x on diagrams — typological subdivisions of vegetation (see table 3); axis y on diagrams — bioclimatic parameters and absolute altitude.

вносит дополнительную сложность в климатически обусловленную схему организации высотной поясности.

Прогноз развития высотно-поясной структуры растительности при изменении климата

Наблюдаемое в последние десятилетия изменение климата в горах Южной Сибири характеризуется, прежде всего, трендами, выраженными в увеличении теплообеспеченности (Valentini et al., 2020) и уменьшении континентальности (Nazimova et al., 2010). Прогнозы изменения климата, при наличии общего вектора, в связи с условиями неоднородной горной территории позволяют предполагать формирование региональных отличий в динамике климатических показателей, что будет способствовать специфической реакции растительности, ее состава, разнообразия и функционирования.

Среди возможных тенденций в растительном покрове отмечается повышение верхней границы леса, смена в субальпийском поясе светлохвойных видов деревьев на темнохвойные, сокращение площадей, занимаемых высокогорными экосистемами за счет распространения горнотаежных (Kharuk et al., 2009).

Региональный характер отклика растительности следует ожидать в рамках разнообразия типов высотной поясности, каждый из которых отличается разнообразием современных климатопов и их потенциальными изменениями (рис. 2–5 (b)). При этом ожидаемые тенденции развития растительности во всех рассматриваемых типах поясности специфичны на уровне фоновых сообществ высотно-поясных подразделений. Выражен общий тренд в изменении устойчивости в соответствии с высотным градиентом (табл. 8). Растительность высокогорий характеризуется наименьшей устойчивостью

Таблица 8. Потенциальная устойчивость растительности к изменению климата

Table 8. Potential resistance of vegetation to climate change

Типы поясности Types of altitudinal zonality	Типологические подразделения растительности Typological subdivisions of vegetation	Степень устойчивости (% от общей площади, занимаемой сообществами) Degree of resistance (% of total area by communities)		
		Высокая High	Средняя Medium	Слабая Weak
Западно-Саянский West-Sayan	3	0	21	79
	11	0	35	65
	15	19	45	36
	19	42	34	24
	21	54	28	18
Восточно-Саянский East-Sayan	4	0	17	83
	12	0	0	100
	16	27	42	31
	22	47	27	26
	2	0	10	90
Западно-Алтайский West-Altai	9	0	0	100
	13	3	71	26
	17	3	44	53
	20	25	58	17
	27	64	27	9
Салаиро-Кузнецкий Salair-Kuznetsk	6	6	38	66
	10	0	8	92
	14	0	1	99
	18	19	44	37
	23	37	38	25
	28	52	31	17

Примечание. Типологические подразделения растительности — см. табл. 3.

Оттенками серого (от темного к светлому) показаны максимальный, средний и минимальный уровни устойчивости для каждого приведенного типа растительных сообществ.

Note. Typological subdivisions of vegetation — see table 3.

The levels of resistance for each vegetation type (maximum, medium, minimum) are shown in shades of grey (from dark to light).

к климатическим изменениям. Во всех типах поясности практически отсутствуют альпийские луга и высокогорные тундры, относящиеся к высокой степени устойчивости, а большая их часть (по занимаемой площади) имеет слабую степень устойчивости. Высокогорные экосистемы являются наиболее уязвимыми в условиях изменения климата в силу активного взаимопроникновения сообществ разных поясов, контрастных климатических условий и значительных градиентов в изменении климата

в высокогорьях. Максимальное развитие растительности с высокой степенью устойчивости связано с подтаежным и лесостепным поясами. Это позволяет предполагать сохранение возможностей фонового развития характерных для поясов подтаежных лесов и лесостепных комплексов лесных, кустарниковых и степных сообществ и сохранение потенциала низкогорных поясов на фоне климатических изменений.

Понимание современной климатической обстановки и связей между растительностью

и климатом является базисом для формирования представлений об изменении растительного покрова на фоне трендов климатических условий, что имеет региональную специфику, в горах проявляющуюся на уровне высотных поясов и типов поясности. Изменение климата не приводит к смене одних высотно-поясных подразделений другими, а инициирует крайне сложные процессы трансформации биоты и среды, приводя к постепенной смене видового состава сообществ, их вертикальной и горизонтальной структуры, изменению динамического статуса. Такие изменения находят выражение в зональной и высотно-поясной структуре растительного покрова, которая только в масштабе сотен лет, при сохранении состава основных подразделений, характеризуется изменением своего географического положения (Nazimova et al., 2010). При этом необходимо учитывать большую консервативность других компонентов геосистем (литологическая основа, геоморфологические условия), сохраняющих свои свойства на фоне климатических изменений и препятствующих трансформации биоты, а также роль других экологических факторов, определяющих пределы устойчивости сообществ при климатических изменениях (Klinge et al., 2018).

В целом для оробиома при изменении климата отмечается снижение устойчивости растительности от низкогорных поясов к высокогорным. Высокогорья подвержены наибольшему риску трансформации биоты в силу наибольшей интенсивности процессов, выраженных в снижении континентальности климата, увеличении продолжительности вегетационного сезона и теплообеспеченности, что будет способствовать смене сообществ альпийских лугов и высокогорных тундр на сообщества субальпийских лугов и редколесий, а также повышению верхней границы леса. На фоне изменения структуры поясов, наибольшую интенсивность которого следует ожидать именно в высокогорьях, вероятно изменение видового состава в сторону внедрения более теплолюбивых видов и усиления роли бореальных видов при

сокращении роли альпийских и тундровых элементов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биоклиматическое моделирование растительного покрова гор является основой для оценки современной структуры экосистемного разнообразия исходя из базовой фитоценотической составляющей в рамках высотно-поясных спектров растительности. Наряду с оценкой актуального состояния, оно может быть использовано для понимания исторического хода развития горных экосистем, а также прогноза его трансформации в связи с изменением климата. Основным результатом биоклиматического моделирования растительности бореальных типов поясности Алтае-Саянского оробиома послужило обоснование развития высотно-поясных спектров рассматриваемых типов поясности на основе анализа дифференциации климатических условий. Для каждого пояса определены значения ключевых показателей, амплитуды которых характеризуют потенциал, обуславливающий возможности функционирования экосистем в рамках, которые могут быть описаны значениями абсолютных высот. Выявленные климатопы высотно-поясных подразделений в количественном отношении имеют специфику, выраженную как в пределах одного спектра, так и между ними. Это позволяет рассматривать единство высотных поясов растительности не только с флористических и фитоценотических позиций, а также исходя из общности истории формирования экосистем, но и на основе климата, который может служить обоснованием современного развития флороценотических комплексов с учетом ключевых биоклиматических показателей. Они выступают маркерами типологического состава фоновых для поясов сообществ, их видового и фитоценотического разнообразия, а также могут использоваться для количественного обоснования специфики пространственной структуры растительности.

В горах Южной Сибири в условиях гумидного климата нижней термической границей распространения высокогорной растительности выступает средняя годовая температура -3°C . При такой температуре развиваются комплексы вблизи верхней границы леса — субальпийские

луга и редколесья. Увлажнение высокогорий существенно варьирует от одного типа поясности к другому, но не опускается ниже значений среднего годового количества осадков в 600 мм, на наветренных склонах достигая 1800 мм в год. Горнотаежный пояс развит в интервале средней годовой температуры $-3...0^{\circ}\text{C}$; увлажнение также сильно варьируется (600–1200 мм). Положительная средняя годовая температура определяет возможность развития таежно-черневых, подтаежных и лесостепных комплексов. Типологический состав и уровень биоразнообразия каждого типа поясности определяется специфическим соотношением тепла, влаги и степени континентальности климата.

Высотные пояса растительности гор Южной Сибири, характеризующиеся активным взаимопроникновением и постепенной сменой в географическом пространстве, формируются под влиянием комплекса факторов, среди которых климатический традиционно рассматривается в качестве базового. Его обоснование, как теоретическое, так и эмпирическое, подтверждает тесные связи между высотными поясами растительности и климатом, которые, однако, могут не быть строго детерминированными в условиях воздействия разных факторов. Наиболее ярко это проявляется в структуре высокогорий, для альпийско-тундрового и субальпийского поясов которых типичны сочетания альпийских лугов, тундр, субальпийских лугов и редколесий в условиях сложной экотопической структуры. В лесостепном поясе, экспозиционные сочетания лесных и степных сообществ в котором выражены на разных элементах горного рельефа в соответствии с перераспределением тепла и влаги, дополнительную сложность придает разнообразие эдафотопов, мозаичная структура условий каменистости, состава горных пород, обуславливающих отклонения от строго климатически обусловленной дифференциации. При этом такая дифференциация может быть прослежена между подпоясами (например, таежно-черневой подпояс в пределах горнотаежного пояса надежно определяется условиями теплообеспеченности, прежде всего, показателями средней годовой температуры, а также температуры вегетационного сезона). Спецификой высотных поясов растительности и их климатопов объясняются различия в трансформации биоты при

изменении климата, в соответствии с которыми определено уменьшение устойчивости растительности от низкогорных поясов к высокогорным, а в пределах поясов — от центральных частей к краевым.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме “Пространственно-временная организация экосистем в условиях изменений окружающей среды” и на базе ЦКП “Гербарий MWG”, созданного при поддержке Программы развития Московского университета (№ 1220). Выражаю благодарность коллегам из Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (Географический факультет, кафедра биогеографии), Института леса имени В.Н. Сукачева СО РАН (лаборатория фитоценологии и лесного ресурсоведения), Государственного заповедника “Тигирекский” за всестороннюю поддержку и содействие в исследованиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Aynekulu E., Aerts R., Moonen P., Denich M., Gebrehiwot K., Vagen T-G., Mekuria W., Boehmer H.J. 2012. Altitudinal variation and conservation priorities of vegetation along the Great Rift Valley escarpment, northern Ethiopia. — *Biodiversity and Conservation*. 21: 2691–2707.
<https://doi.org/10.1007/s10531-012-0328-9>
- Biomes of Russia. Map (s. 1:7500000). 2018. Second revised edition. Moscow.
- Bocharnikov M.V. 2019. Role of climate in the spatial structure of vegetation of the Kodar-Kalar orobiome. — *Contemporary Problems of Ecology*. 12(3): 193–203.
<https://doi.org/10.1134/S1995425519030028>
- Bocharnikov M.V. 2022. Relationship between Phytocenotic Diversity of the Northeastern Transbaikalian Orobionome and Bioclimatic Parameters. — *Doklady Biological Sciences*. 507: 281–295.
<https://doi.org/10.1134/S0012496622060011>
- Box E.O. 1995. Factors determining distributions of tree species and plant functional types. — *Vegetatio*. 121: 101–116.
https://doi.org/10.1007/978-94-011-0343-5_10
- Chytrý M., Danihelka J., Kubešová S., Lustyk P., Ermakov N., Hájek M., Hájková P., Kočí M., Otýpková Z., Roleček J., Řezníčková M., Šmarda P., Valachovič M., Popov D., Pišút I. 2008. Diversity of forest vegetation across a strong gradient of climatic continentality: Western Sayan Mountains, southern Siberia. — *Plant Ecology*. 196: 61–83.
<https://doi.org/10.1007/s11258-007-9335-4>

- Clarke K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. — *Australian Journal of Ecology*. 18: 117–143.
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Davydova N.D. 2022. Change in the Components of Steppe Geosystems in the Southwestern Transbaikal Region with Climate Warming. — *Arid Ecosystems*. 12: 1–7.
<https://doi.org/10.1134/S2079096122010036>
- Diao C., Liu Y., Zhao L., Zhuo G., Zhang Y. 2021. Regional-scale vegetation-climate interactions on the Qinghai-Tibet Plateau. — *Ecological Informatics*. 65: 101413.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2021.101413>
- [Drobushhevskaya, Nazimova] Дробушевская О.В., Назимова Д.И. 2006. Климатические варианты светлостойкой низкогорной подтайги Южной Сибири. — *География и природные ресурсы*. 2: 21–27.
- [Ermakov] Ермаков Н.Б. 2003. Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск. 232 с.
- Gavilan R.G. 2005. The use of climatic parameters and indices in vegetation distribution. A case study in the Spanish Sistema Central. — *International Journal of Biometeorology*. 50: 111–120.
<https://doi.org/10.1007/s00484-005-0271-5>
- Gopar-Merino L.F., Velazquez A., Gimenez de Azcarate J. 2015. Bioclimatic mapping as a new method to assess effects of climatic change. — *Ecosphere*. 6(1): 1–12.
<https://doi.org/10.1890/ES14-00138.1>
- [Grebenshchikov] Гребенщиков О.С. 1974. Опыт климатической характеристики основных растительных формаций Кавказа. — *Бот. журн.* 59(2): 161–173.
- Hais M., Chytrý M., Horsák M. 2016. Exposure-related forest-steppe: A diverse landscape type determined by topography and climate. — *Journal of Arid Environments*. 135: 75–84.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.08.011>
- Holdridge L.R. 1967. Life zone ecology. San Jose. 206 p.
- Karger D.N., Conrad O., Böhrer J., Kawohl T., Kreft H., Soria-Auza R.W., Zimmermann N.E., Linder P.H., Kessler M. 2017. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. — *Scientific Data*. 4: 170122.
<https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- [Katenin] Катенин А.Е. 1988. Классификация неоднородных территориальных единиц растительного покрова на примере растительности тундровой зоны. — *Бот. журн.* 73(2): 186–197.
- Kharuk V.I., Ranson K.J., Im S.T., Dvinskaya M.L. 2009. Response of *Pinus sibirica* and *Larix sibirica* to climate change in southern Siberian alpine forest-tundra ecotone. — *Scandinavian Journal of Forest Research*. 24(2): 130–139.
<https://doi.org/10.1080/02827580902845823>
- Klinge M., Dulamsuren C., Erasmi S., Karger D.N., Hauck M. 2018. Climate effects on vegetation vitality at the treeline of boreal forests of Mongolia. — *Biogeosciences*. 15: 1319–1333.
<https://doi.org/10.5194/bg-15-1319-2018>
- Köppen W. 1936. Das geographische System der Klimate. — In: Köppen W., Geiger R. (Hrsg.): *Handbuch der Klimatologie*, Bd. 1, Teil C. Borntraeger, Berlin. 44 p.
- [Kuminova] Куминова А.В. 1960. Растительный покров Алтая. Новосибирск. 450 с.
- [Molozhnikov] Моложников В.Н. 1986. Растительные сообщества Прибайкалья. Новосибирск. 272 с.
- Nakamura Y., Krestov P.V. 2007. Biogeographical diversity of alpine vegetation in the oceanic regions of Northeast Asia. — In: *Berichte der REINHOLD-TUXEN-GESELLSCHAFT*. Vol. 19. P. 117–129.
- Nakamura Y., Krestov P.V., Omelko A.M. 2007. Bioclimate and vegetation complexes in Northeast Asia: a first approximation to integrated study. — *Phytocoenologia*. 37(3–4): 443–470.
<https://doi.org/10.1127/0340-269X/2007/0037-0443>
- [Namzalov] Намзалов Б.Б. 1994. Степи Южной Сибири. Новосибирск — Улан-Удэ. 309 с.
- Namzalov B.B. 2021. The Most Important Biodiversity Nodes and Phytogeographic Phenomena of the Mountain Steppes of Southern Siberia. — *Arid Ecosystems*. 11: 238–248.
<https://doi.org/10.1134/S2079096121030100>
- [Nazimova] Назимова Д.И. 1967. Реликты неморальной флоры в лесах Западного Саяна. — *Лесоведение*. 4: 76–87.
- Nazimova D.I., Danilina D.M., Stepanov N.V. 2014. Biodiversity of Rain-Barrier Forest Ecosystems of the Sayan Mountains. — *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*. 3(1): 39–47.
<https://doi.org/10.17581/bp.2014.03104>
- [Nazimova et al.] Назимова Д.И., Ермаков Н.Б., Андреева Н.М., Степанов Н.В. 2004. Концептуальная модель структурного биоразнообразия зональных классов лесных экосистем Северной Евразии. — *Сибирский экологический журнал*. 11(5): 745–756.
- [Nazimova et al.] Назимова Д.И., Коротков И.А., Черединова Ю.С. 1987. Основные высотно-поясные подразделения лесного покрова в горах Южной Сибири и их диагностические признаки. — *Чтения памяти В.Н. Сукачева*. С. 30–64.
- [Nazimova et al.] Назимова Д.И., Царегородцев В.Г., Андреева Н.М. 2010. Лесорастительные зоны юга Сибири и современное изменение климата. — *География и природные ресурсы*. 2: 55–63.
- Odum E.P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. Third Edition. Philadelphia. 574 p.
- [Ogureeva] Огуреева Г.Н. 1980. Ботаническая география Алтая. М. 192 с.

- [Ogureeva] Огуреева Г.Н. 1991. Ботанико-географическое районирование СССР. М. 78 с.
- [Ogureeva] Огуреева Г.Н. 1994. Структурно-динамические категории в растительном покрове горных территорий. — Бюлл. МОИП. Отд. биол. 99(1): 76–85.
- [Ogureeva] Огуреева Г.Н. 1997. Структура и динамика растительности высокогорных экосистем Монгольского Алтая. — Аридные экосистемы. 3(6–7): 119–131.
- [Ogureeva] Огуреева Г.Н. 2016. Биоразнообразие оробиомов Северного Кавказа на карте Биомы России. — Юг России: экология, развитие. 11(1): 21–34.
<https://doi.org/10.18470/1992-1098-2016-1-21-36>
- [Ogureeva, Bocharnikov] Огуреева Г.Н., Бочарников М.В. 2017. Оробиомы как базовые единицы региональной оценки биоразнообразия горных территорий. — Эко-системы: экология и динамика. 1(2): 52–81.
- [Polikarpov et al.] Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. 1986. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск. 225 с.
- Rahman I.U., Afzal A., Iqbal Z., Bussmann R.W., Alsamadany H., Calixto E.S., Shah G.M., Kausar R., Shah M., Ali N., Ijaz F. 2020. Ecological gradients hosting plant communities in Himalayan subalpine pastures: Application of multivariate approaches to identify indicator species. — Ecological Informatics. 60: 101–162.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2020.101162>
- Río S.d., Penas Á. 2006. Potential distribution of semi-deciduous forests in Castile and Leon (Spain) in relation to climatic variations. — Plant Ecology. 185: 269–282.
<https://doi.org/10.1007/s11258-006-9103-x>
- Rivas-Martinez, Penas A., Diaz T.E. 2004. Bioclimatic map of Europe, thermoclimatic belts. Cartographic Service. University of Leon, Spain.
- Rocchini D., Luque S., Pettoirelli N., Bastin L., Doktor D., Faedi N., Feilhauer H., Féret J.-B., Foody G.M., Gavish Y., Godinho S., Kunin W.E., Lausch A., Leitão P.J., Marcantonio M., Neteler M., Ricotta C., Schmidtlein S., Vihervaara P., Wegmann M., Nandrea H. 2018. Measuring β -diversity by remote sensing: A challenge for biodiversity monitoring. — Methods in Ecology and Evolution. 9: 1787–1798.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12941>
- [Sedel'nikov] Седельников В.П. 1988. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск. 222 с.
- Smirnova M.A., Bocharnikov M.V. 2021. Ecosystem, vegetation and soil diversity of the mountain forest-steppe of West Altai (a case study of the Tigirek State Natural Reserve). — IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 908(1): 012028.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/908/1/012028>
- [Sochava] Сочава В.Б. 1979. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск. 189 с.
- [Sochava] Сочава В.Б. 1980. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск. 256 с.
- [Sukachev, Zonn] Сукачев В.Н., Зонн С.В. 1961. Методические указания к изучению типов леса. М. 144 с.
- Tchebakova N.M., Blyakharchuk T.A., Parfenova E.I. 2009. Reconstruction and prediction of climate and vegetation change in the Holocene in the Altai–Sayan mountains, Central Asia. — Environmental Research Letters. 4: 045025.
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/4/4/045025>
- Valentini R., Zamolodchikov D., Reyer C., Noce S., Santini M., Lindner M. 2020. Climate change in Russia – past, present and future. — In: Russian forests and climate change. What Science Can Tell Us 11. European Forest Institute. P. 45–52.
<https://doi.org/10.36333/wscutl1>
- Walter H., Breckle S.-W. 1991. Ökologische Grundlagen in globaler Sicht. Stuttgart: G. Fischer. 586 p.

BIOCLIMATIC MODELING OF ALTITUDINAL STRUCTURE OF VEGETATION COVER IN ALTAI-SAYAN OROBIOME

M. V. Bocharnikov^{1, *}

¹*M.V. Lomonosov Moscow State University
Leninskie gory, 1, Moscow, 119991, Russia*

**e-mail: maxim-msu-bg@mail.ru*

Identification of the altitudinal-belt organization of vegetation cover in mountains based on the climatypes of major communities which form the belts makes it possible to construct a strong frame, the elements of which are formed by the most important ecological and geographical factors that support modern botanical diversity and its spatial structure. Climate, considered as a key factor of vegetation organization at the level of altitudinal spectra, belts and their communities, characterizes the potential conditions under which sustainable support of established level of biodiversity and structure of mountain ecosystems is

possible in the long term within the framework of orobiomes as integral phenomena of ecosystem diversity. The content of orobiomes, along with a certain integrity in the altitudinal spectrum, shows differences in diversity, which are best marked by the types of altitudinal zonality with a specific composition of altitudinal spectra, the altitudinal limits of distribution of the belts and their internal content (level of botanical diversity, ratio of basic and associated communities, prevailing ecological-phytocoenotic series of communities, development of heterogeneous structures and dynamic categories).

This study is devoted to evaluation of the influence of climate on modern spatial structure of mountain ecosystems of the Altai-Sayan orobiome and vegetation cover as their basic component, as well as forecasting the transformation of vegetation under climate change. Using original field data (geobotanical relevés of communities) and bioclimatic indicators (global climate model CHELSA) for key areas covering full altitudinal-belt spectra of vegetation of the West Sayan, East Sayan, West Altai and Salair-Kuznetsk types, bioclimatic models of altitudinal zones and background typological divisions of orobiome vegetation have been created. Discriminant analysis has been used as a method for determining the probability of development of typological units of basic vegetation (vegetation formations, groups and classes of formations, types of vegetation) and the altitudinal belts based on their factor-indicative dependencies with key bioclimatic variables (average long-term annual temperature, average long-term annual precipitation, continentality index). The identified potential climatic conditions made it possible to construct a reference climatic framework model to characterize and analyze the key regional features of the modern structure of vegetation diversity of the Altai-Sayan orobiome (it is limited by the average annual temperature from -6 to $+3^{\circ}\text{C}$, average annual precipitation from 500 to 1800 mm, continentality index from 33 to 38). Differences in climatopes of altitudinal-belt divisions of vegetation of forest-steppe, subtaiga, chern taiga, mountain taiga, subalpine and alpine-tundra complexes have been determined according to the altitudinal gradient, as well as between the altitudinal spectra of different types of zonation. Differences in the resistance of vegetation to climate change have been found in accordance with the altitudinal gradient. An increasing degree of transformation in the composition and structure of communities occurs from low-mountain belts to high-mountain ones. Within the belts, the communities of the edge parts of their climatopes at the contact of altitudinal-belt units are more susceptible to processes of vegetation transformation.

Keywords: biome, moisture supply, altitudinal belt, mountain territories, South Siberian mountains, discriminant analysis, climatope, temperature supply, ecosystem, vegetation cover

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was supported by the State Assignment “Spatial and temporal organization of ecosystems under conditions of environmental changes” and on the basis of the Center for collective use “Herbarium of MWG” supported by the Program of development of the Moscow State University (No. 1220). I am grateful to colleagues from Lomonosov Moscow State University (Faculty of Geography, Department of Biogeography), Sukachev Institute of Forest (Laboratory of Phytocenology and Forest Resources Science), State Reserve “Tigirek” for comprehensive support and assistance in research.

REFERENCES

- Aynekulu E., Aerts R., Moonen P., Denich M., Gebrehiwot K., Vagen T-G., Mekuria W., Boehmer H.J. 2012. Altitudinal variation and conservation priorities of vegetation along the Great Rift Valley escarpment, northern Ethiopia. — *Biodiversity and Conservation*. 21: 2691–2707. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0328-9>
- Biomes of Russia. Map (s. 1:7500000). 2018. Second revised edition. Moscow.
- Bocharnikov M.V. 2019. Role of climate in the spatial structure of vegetation of the Kodar-Kalar orobiome. — *Contemporary Problems of Ecology*. 12(3): 193–203. <https://doi.org/10.1134/S1995425519030028>
- Bocharnikov M.V. 2022. Relationship between Phytocoenotic Diversity of the Northeastern Transbaikalian Orobiome and Bioclimatic Parameters. — *Doklady Biological Sciences*. 507: 281–295. <https://doi.org/10.1134/S0012496622060011>
- Box E.O. 1995. Factors determining distributions of tree species and plant functional types. — *Vegetatio*. 121: 101–116. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0343-5_10
- Chytrý M., Danihelka J., Kubešová S., Lustyk P., Ermakov N., Hájek M., Hájková P., Kočí M., Otýpková Z., Roleček J., Řezníčková M., Šmarda P., Valachovič M., Popov D., Pišút I. 2008. Diversity of forest vegetation across a strong gradient of climatic continentality: Western Sayan Mountains, southern Siberia. — *Plant Ecology*. 196: 61–83. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9335-4>

- Clarke K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. — *Australian Journal of Ecology*. 18: 117–143.
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Davydova N.D. 2022. Change in the Components of Steppe Geosystems in the Southwestern Transbaikal Region with Climate Warming. — *Arid Ecosystems*. 12: 1–7.
<https://doi.org/10.1134/S2079096122010036>
- Diao C., Liu Y., Zhao L., Zhuo Ga, Zhang Y. 2021. Regional-scale vegetation-climate interactions on the Qinghai-Tibet Plateau. — *Ecological Informatics*. 65: 101413.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2021.101413>
- Drobushchinskaya O.V., Nazimova D.I. 2006. Klimaticheskie varianty svetlokhvoynoy nizkogornoy podtaygi Yuzhnoy Sibiri [Climatic variants of the light-coniferous low-mountain subtaiga of Southern Siberia]. — *Geography and natural resources*. 2: 21–27 (In Russ.).
- Ermakov N.B. 2003. Raznoobrazie boreal'noy rastitel'nosti Severnoy Azii. Gemiboreal'nye lesa. Klassifikatsiya i ordinatsiya [Diversity of boreal vegetation of Northern Asia. Hemiboreal forests. Classification and ordination]. Novosibirsk. 232 p. (In Russ.).
- Gavilan R.G. 2005. The use of climatic parameters and indices in vegetation distribution. A case study in the Spanish Sistema Central. — *International Journal of Biometeorology*. 50: 111–120.
<https://doi.org/10.1007/s00484-005-0271-5>
- Gopar-Merino L.F., Velazquez A., Gimenez de Azcarate J. 2015. Bioclimatic mapping as a new method to assess effects of climatic change. — *Ecosphere*. 6(1): 1–12.
<https://doi.org/10.1890/ES14-00138.1>
- Grebenshchikov O.S. 1974. Experience of climatic characteristics of the main plant formations of the Caucasus. — *Bot. Zhurn.* 59(2): 161–173 (In Russ.).
- Hais M., Chytrý M., Horsák M. 2016. Exposure-related forest-steppe: A diverse landscape type determined by topography and climate. — *Journal of Arid Environments*. 135: 75–84.
<https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.08.011>
- Holdridge L.R. 1967. Life zone ecology. San Jose. 206 p.
- Karger D.N., Conrad O., Böhner J., Kawohl T., Kreft H., Soria-Auza R.W., Zimmermann N.E., Linder P.H., Kessler M. 2017. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. — *Scientific Data*. 4: 170122.
<https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- Katenin A.E. 1988. Classification of heterogeneous territorial units of vegetation cover using the example of vegetation of the tundra zone. — *Bot. Zhurn.* 73(2): 186–197 (In Russ.).
- Kharuk V.I., Ranson K.J., Im S.T., Dvinskaya M.L. 2009. Response of *Pinus sibirica* and *Larix sibirica* to climate change in southern Siberian alpine forest-tundra ecotone. — *Scandinavian Journal of Forest Research*. 24(2): 130–139.
<https://doi.org/10.1080/02827580902845823>
- Klinge M., Dulamsuren C., Erasmi S., Karger D.N., Hauck M. 2018. Climate effects on vegetation vitality at the treeline of boreal forests of Mongolia. — *Biogeosciences*. 15: 1319–1333.
<https://doi.org/10.5194/bg-15-1319-2018>
- Köppen W. 1936. Das geographische System der Klimate. — In: Köppen W., Geiger R. (Hrsg.): *Handbuch der Klimatologie*, Bd. 1, Teil C. Borntraeger, Berlin. 44 p.
- Kuminova A.V. 1960. Rastitel'nyy pokrov Altaya [Vegetation cover of Altai]. Novosibirsk. 450 p. (In Russ.).
- Molozhnikov V.N. 1986. Rastitel'nye soobshchestva Priбайкаль'ya [Plant communities of the Baikal region]. Novosibirsk. 272 p. (In Russ.).
- Nakamura Y., Krestov P.V. 2007. Biogeographical diversity of alpine vegetation in the oceanic regions of Northeast Asia. — In: *Berichte der REINHOLD-TUXEN-GESELLSCHAFT*. Vol. 19. P. 117–129.
- Nakamura Y., Krestov P.V., Omelko A.M. 2007. Bioclimate and vegetation complexes in Northeast Asia: a first approximation to integrated study. — *Phytocoenologia*. 37(3–4): 443–470.
<https://doi.org/10.1127/0340-269X/2007/0037-0443>
- Namzalov B.B. 1994. Stepi Yuzhnoy Sibiri [Steppes of Southern Siberia]. Novosibirsk — Ulan-Ude. 309 p. (In Russ.).
- Namzalov B.B. 2021. The Most Important Biodiversity Nodes and Phytogeographic Phenomena of the Mountain Steppes of Southern Siberia. — *Arid Ecosystems*. 11: 238–248.
<https://doi.org/10.1134/S2079096121030100>
- Nazimova D.I. 1967. Relikty nemoral'noy flory v lesakh Zapadnogo Sayana [Relics of nemoral flora in the forests of Western Sayan]. — *Lesovedenie*. 4: 76–87 (In Russ.).
- Nazimova D.I., Danilina D.M., Stepanov N.V. 2014. Biodiversity of Rain-Barrier Forest Ecosystems of the Sayan Mountains. — *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation*. 3(1): 39–47.
<https://doi.org/10.17581/bp.2014.03104>
- Nazimova D.I., Ermakov N.B., Andreeva N.M., Stepanov N.V. 2004. Kontseptual'naya model' strukturnogo bioraznoobraziya zonal'nykh klassov lesnykh ekosistem Severnoy Evrazii [Conceptual Model of Structural Biodiversity of the Zonal Classes of Forest Ecosystems of Northern Eurasia]. — *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 11(5): 745–756 (In Russ.).
- Nazimova D.I., Korotkov I.A., Cherednikova Yu.S. 1987. Osnovnye vysochno-poyasnye podrazdeleniya lesnogo pokrova v gorakh Yuzhnoy Sibiri i ikh diagnosticheskie priznaki [The main altitudinal divisions of forest cover in the mountains of Southern Siberia and their diagnostic characteristics]. — *Chteniya pamyati V.N. Sukacheva*. P. 30–64 (In Russ.).
- Nazimova D.I., Tsaregorodtsev V.G., Andreeva N.M. 2010. Lesorastitel'nye zony yuga Sibiri i sovremennoe izmenenie klimata [Forest zones of southern Siberia and modern climate change]. — *Geography and natural resources*. 2: 55–63 (In Russ.).

- Odum E.P. 1971. *Fundamentals of Ecology*. Third Edition. Philadelphia. 574 p.
- Ogureeva G.N. 1980. *Botanicheskaya geografiya Altaya* [Botanical geography of Altai]. Moscow. 192 p. (In Russ.).
- Ogureeva G.N. 1991. *Botaniko-geograficheskoe rayonirovanie SSSR* [Botanical-geographical zoning of the USSR]. Moscow. 78 p. (In Russ.).
- Ogureeva G.N. 1994. *Strukturno-dinamicheskie kategorii v rastitel'nom pokrove gornyx territoriy* [Structural-dynamic categories in the vegetation cover of mountain areas]. — *Byull. MOIP. Otd. biol.* 99(1): 76–85 (In Russ.).
- Ogureeva G.N. 1997. *Struktura i dinamika rastitel'nosti vysokogornyx ekosistem Mongol'skogo Altaya* [Structure and dynamics of vegetation of high-mountain ecosystems of the Mongolian Altai]. — *Arid ecosystems*. 3(6–7): 119–131 (In Russ.).
- Ogureeva G.N. 2016. *Bioraznoobrazie orobiomov Severnogo Kavkaza na karte Biomy Rossii* [Biodiversity of orobiomes of the North Caucasus on the map of Biomes of Russia]. — *South of Russia: ecology, development*. 11(1): 21–34 (In Russ.). <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2016-1-21-36>
- Ogureeva G.N., Bocharnikov M.V. 2017. *Orobiomy kak bazovye edinitsy regional'noy otsenki bioraznoobraziya gornyx territoriy* [Orobiomes as basic units of regional assessment of mountain biodiversity]. — *Ecosystems: ecology and dynamic*. 1(2): 52–81 (In Russ.).
- Polikarpov N.P., Chebakova N.M., Nazimova D.I. 1986. *Klimat i gornye lesa Yuzhnoj Sibiri* [Climate and mountain forests of Southern Siberia]. Novosibirsk. 225 p. (In Russ.).
- Rahman I.U., Afzal A., Iqbal Z., Bussmann R.W., Alsamadany H., Calixto E.S., Shah G.M., Kausar R., Shah M., Ali N., Ijaz F. 2020. *Ecological gradients hosting plant communities in Himalayan subalpine pastures: Application of multivariate approaches to identify indicator species*. — *Ecological Informatics*. 60: 101–162. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2020.101162>
- Río S.D., Penas Á. 2006. *Potential distribution of semi-deciduous forests in Castile and Leon (Spain) in relation to climatic variations*. — *Plant Ecology*. 185: 269–282. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9103-x>
- Rivas-Martinez, Penas A., Diaz T.E. 2004. *Bioclimatic map of Europe, thermoclimatic belts*. Cartographic Service. University of Leon, Spain.
- Rocchini D., Luque S., Pettorelli N., Bastin L., Doktor D., Faedi N., Feilhauer H., Féret J.-B., Foody G.M., Gavish Y., Godinho S., Kunin W.E., Lausch A., Leitão P.J., Marcantonio M., Neteler M., Ricotta C., Schmidtlein S., Vihervaara P., Wegmann M., Nagerdra H. 2018. *Measuring β -diversity by remote sensing: A challenge for biodiversity monitoring*. — *Methods in Ecology and Evolution*. 9: 1787–1798. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12941>
- Sedel'nikov V.P. 1988. *Vysokogornaya rastitel'nost' Altai-Sayanskoy gornoy oblasti* [High mountain vegetation of the Altai-Sayan mountain region]. Novosibirsk. 222 p. (In Russ.).
- Smirnova M.A., Bocharnikov M.V. 2021. *Ecosystem, vegetation and soil diversity of the mountain forest-steppe of West Altai (a case study of the Tigirek State Natural Reserve)*. — *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 908(1): 012028. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/908/1/012028>
- Sochava V.B. 1979. *Rastitel'nyy pokrov na tematicheskikh kartakh* [Vegetation cover on thematic maps]. Novosibirsk. 189 p. (In Russ.).
- Sochava V.B. 1980. *Geograficheskie aspekty sibirskoy tajgi* [Geographical aspects of the Siberian taiga]. Novosibirsk. 256 p. (In Russ.).
- Sukachev V.N., Zonn S.V. 1961. *Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa* [Guidelines for studying forest types]. Moscow. 144 p. (In Russ.).
- Tchebakova N.M., Blyakharchuk T.A., Parfenova E.I. 2009. *Reconstruction and prediction of climate and vegetation change in the Holocene in the Altai-Sayan mountains, Central Asia*. — *Environmental Research Letters*. 4: 045025. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/4/4/045025>
- Valentini R., Zamolodchikov D., Reyer C., Noce S., Santini M., Lindner M. 2020. *Climate change in Russia – past, present and future*. — In: *Russian forests and climate change. What Science Can Tell Us 11*. European Forest Institute. P. 45–52. <https://doi.org/10.36333/wsctu11>
- Walter H., Breckle S.-W. 1991. *Ökologische Grundlagen in globaler Sicht*. Stuttgart: G. Fischer. 586 p.