Г. Н. ОГУРЕЕВА, Т. В. КОТОВА

КЛАССИФИКАЦИЯ И КАРТОГРАФИРОВАНИЕ БИОМОВ СИБИРИ[1]

Биоценотический подход в тематическом картографировании обсуждается давно (Вернандер и др., 1959), но карт, реально отражающих биоценотическое разнообразие территории, практически нет. В связи с выполнением работ по программе «Оценка биоразнообразия гор Сибири» появилась необходимость определения биопотенциала этой территории. Мы обратились к понятию биома, которое было введено Ф. Клементсом (Clements, 1916) и развито в работах В. Шелфорда (Schelford, 1935) и Д. Карпентера (Cargpenter, 1938).

В основу представлений о «биомном покрове» как объекте разномасштабного (многоуровневого) картографирования положены идеи В. Б. Сочавы (1978, 1979, 1980). Это прежде всего концепция географической размерности геосистем, согласно которой геосистемам каждого ранга размерности свойственны свои особенности географической организации и соответствующие масштабы картографического отображения. Был принят также динамический подход (концепция эпитаксонов) при классификации геосистем на региональном и локальном уровнях с отражением их естественного состояния и тенденций развития под влиянием различных, в том числе антропогенных, факторов. В ходе исследований были привлечены и разработки по региональной природной дифференциации территории Сибири. В. Б. Сочава (1978) понимал биом как зональный тип растительности со свойственным ему животным населением, при этом он отмечал, что региональный уровень биома пока не обсуждался с достаточной детальностью.

Представление о биомах как основных экологических подразделениях биосферы начало разрабатываться в отечественной и зарубежной биогеографии более 20 лет назад и первоначально ограничивалось выделением, в основном на планетарном уровне, крупных подразделений типа зональных биомов – от 6–8 биомов у Ю. Одума (1986) и Б. Небела (1993) до 10–17 у Г. Вальтера (1968) и А. Кюхлера (цит. по Рейвн и др., 1990) и др. Вместе с тем во многих работах (Второв, Дроздов, 1978; Уиттекер, 1981; Воронов и др., 1985; Бигон и др., 1989; Рейвн и др., 1990; Небел, 1993) развивается представление о биомах как крупных региональных экосистемах, включающих целый ряд взаимосвязанных, меньших по размеру экосистем, отражающих взаимодействие климата с региональной биотой и субстратом. Биом как совокупность растительности и животного населения представляет собой сочетание конкретных экосистем разного уровня, которые наиболее эффективно используют абиотические компоненты среды (фотосинтетически активную радиацию – ФАР, поступающую на участок территории, запас влаги, плодородие почв и т. д.) вследствие определенной, исторически обусловленной адаптации к этим условиям.

Итак, биом: 1) связан с зональными и высотно-поясными климатическими условиями, т. е. существует при определенном соотношении тепла и влаги; 2) включает растительные сообщества и животное население, неразрывно связанные друг с другом; 3) как экологическая единица подразделения биосферы он, в свою очередь, может быть подразделен на более мелкие подсистемы до уровня

[1] Работа выполняется в рамках подпрограммы РАН «Биологическое разнообразие».

региональных биомов и далее – элементарных экосистем, или биогеоценозов, на топологическом уровне.

Биомы являются главными составляющими биосферы. Они рассматриваются как совокупности естественных экосистем со сходной структурой и физиономией сообществ, сформировавшиеся в процессе исторического развития различных в природном отношении регионов и отражающие гидротермический потенциал территории в пределах зон на равнинах и высотно-поясных спектров биокомплексов в горах. Под структурой биомов понимается закономерное сочетание и взаимное расположение экосистем, обусловленное климатическими и ландшафтными условиями. Границами биомов являются рубежи, за пределами которых экосистемы конкретных биомов не могут существовать из-за несоответствия условиям среды, или структура биомов, т. е. соотношение их экосистем, существенно меняется.

В целях пространственного анализа биопотенциала территории можно использовать классификацию естественных наземных экосистем (Walter, Box, 1976) с выделением единиц планетарного, зонального, регионального и локального уровня. При этом наряду с зонобиомами для характеристики высотно-поясной дифференциации биопотенциала горных территорий вводится понятие оробиома. Зональные биомы и крупные оробиомы включают субзональные биомы и оробиомы второго порядка, которые в свою очередь представлены региональными биомами. Имеются отдельные разработки по классификации биомов на региональном уровне.

Региональные биомы отражают биоклиматический потенциал территории на провинциальном уровне лучше, чем его биотические компоненты каждый в отдельности (растительность и животное население, флора и фауна). В пределах биомов биота составляющих их экосистем достигает наивысшей степени адаптации к условиям внешней среды. Каждый региональный биом характеризуется специфическим составом экологических групп организмов, разнообразием, структурой составляющих растительных сообществ и животного населения. Специфика регионального биома определяется пространственным расположением экосистем, обусловленным ландшафтными особенностями территории, включая гидрологический режим и геохимические факторы. По сути своей биом отражает биохорологическую специфику территории и соответствует в биогеографии хорологической единице типа макрокомбинации или макроценохоры.

По мнению Ю. Одума (1986), для каждого биома характерна определенная жизненная форма доминирующих видов климаксовой растительности. Однако биомы включают не только климаксовую растительность, но и стадии сукцессий с присущими им различными видами организмов, в силу чего во многих случаях доминируют иные жизненные формы, а также эдафические климаксы. Все сообщества в данной, климатически обусловленной, совокупности биома представляют собой его естественные части. Это положение перекликается с динамической концепцией В. Б. Со́чавы (1978) об эпиформациях и, в более общей форме, об эпигеомах и может быть использовано при оценке естественного состояния региональных биомов. При этом одним из основных критериев может служить степень трансформации фитоценозов, так как растительный покров является наиболее чувствительным компонентом региональных биомов.

Как отмечалось выше, опыт картографирования биомов пока еще очень незначителен, а региональных биомов – практически отсутствует. Он ограничивается мелкомасштабными картами планетарного уровня, отражающими 6–17 крупных типов зональных биомов. Наиболее подробна карта «Глобальные и субглобальные типы биомов», разработанная Ю. А. Исаковым и Д. В. Панфиловым для подготовленного к изданию атласа «Природа и ресурсы мира». На ней показано распространение 13 континентально-островных, 3 литорально-шельфовых и 4 океанических биомов. Для каждого из них приводится характеристика по следующим показателям: приспособленность организмов к климатическим условиям и к температуре воды; биомасса преобладающих экосистем (в т/га сухого вещества); интенсивность продуцирования биомассы; годовая продукция (в т/га сухого вещества и в % от биомассы); выраженность сезонных изменений растительности и животного населения; характерное видовое разнообразие организмов, т. е. число видов на 100 км^2.

Предпринята также попытка отображения антропогенной трансформации биомов европейской части территории бывшего Советского Союза посредством трех разновременных карт: на конец XVII в., конец XIX и конец XX в. На последней из них выделены современные биомы: тундрово-болотно-пастбищный, таежно-болотный лесоэксплуатационный, засушливо-полевой с преимущественно орошаемым земледелием (Злотин, Тишков, 1989).

В лаборатории биогеографического картографирования кафедры биогеографии географического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова начаты работы по составлению научно-справочной среднемасштабной карты региональных биомов России. В настоящее время отработан фрагмент карты для бореальной области Сибири (м. 1 : 8 000 000). Карта представляет собой первый опыт совместного отображения закономерностей пространственной дифференциации биотического покрова территории на уровне региональных биомов. Биоэкологический потенциал территории раскрывается через отражение климаксовых биоценозов в составе биомов, характеристика которых ведется по комплексным показателям – растительности и животному населению. При составлении карты использованы картографические материалы, опубликованные работы по растительному покрову и животному населению, а также оригинальные материалы авторов карты.

Биомы как крупные подразделения биосферы рассматриваются на региональном уровне в пределах зон на равнинах и в соответствии с типами высотной поясности в горах. Их дифференциация определяется тремя основными факторами: 1) глобальной циркуляцией воздуха, особенно направлением несущих влагу потоков; 2) распределением солнечного тепла и относительной сезонностью климата; 3) размещением по территории в зависимости от широты и высоты местности, ориентации горных систем и ландшафтных особенностей регионов. Иерархия «биомного покрова» представляется соподчинением категорий класс–подкласс–группа биомов и региональный биом.

В равнинной части территории классификация биомов проведена в соответствии с зонально-региональным принципом. Классы биомов (зонобиомы) соответствуют зональному подразделению биосферы, подклассы – подзональному, группы биомов характерны для крупных регионов подзональных подразделений, в пределах которых выделяются региональные биомы, отражающие конкретные абиотические условия через структуру и состав биоты. Разнообразие сибирских биомов может быть представлено зональными классами тундровых, гипоарктических, таежных, степных биомов (А–Г). Класс таежных биомов включает среднетаежные, южнотаежные и подтаежные субзональные биомы, в пределах которых выделены группы региональных биомов.

Классификация оробиомов основана на типологических подразделениях высотно-поясных спектров (Огуреева, 1991). Для классов оробиомов характерны свои, господствующие в высотно-поясных спектрах, типы биоценотического покрова (типы растительности с соответствующим животным населением) с присущими им эколого-географическими связями и структурно-динамическими свойствами, сложившимися в процессе исторического развития горных территорий и становления горной биоты. В Сибири различается 5 классов оробиомов: арктический, гипоарктический, бореальный, неморальный и субаридный (I–V).

Подклассы выделяются в соответствии со сложившимися ценогенетическими комплексами; группы оробиомов, отражая географо-генетические особенности биоценотического покрова, объединяют региональные оробиомы, сходные по составу высотно-поясных спектров фаунистических и флороценотических комплексов; региональные оробиомы отражают конкретные абиотические условия через структуру и состав биоты. В отдельных случаях для отражения биоценотических особенностей конкретных территорий проводится дифференциация региональных биомов на географические варианты.

Фрагмент легенды карты «Биомы Сибири» (м. 1 : 8 000 000) состоит из двух крупных разделов: «Равнинные биомы» и «Горные биомы». В первом разделе рубрикацию высшего уровня образуют зональные биомы (А–Г), которые подразделяются на субзональные биомы второго порядка (например, В.1–В.3), объединяющие группы (В.1.1–В.1.2) региональных биомов (В.1.1.1–В.1.1.5). Во втором разделе в качестве рубрик первого и второго уровней выступают классы (I–V) и группы оробиомов (III.1–III.6), объединяющие региональные оробиомы с порядковыми индексами, указанными в скобках (5–6). Общая структура легенды карты высших подразделений биомного покрова территории Сибири может быть представлена в следующем виде:

РАВНИННЫЕ БИОМЫ

А. ТУНДРОВЫЕ

1. Арктические

А.2. Тундровые (типичные)

Б. ГИПОАРКТИЧЕСКИЕ

Б.1. Южнотундровые

Б.2. Лесотундровые редколесные

Б.3. Северотаежные

В. БОРЕАЛЬНЫЕ (ТАЕЖНЫЕ)

В.1. Среднетаежные

В.2. Южнотаежные

В.3. Подтаежные

Г. СТЕПНЫЕ

ГОРНЫЕ БИОМЫ

I. АРКТИЧЕСКИЕ (ТУНДРОВЫЕ) (1–4)

II. ГИПОАРКТИЧЕСКИЕ

II.2. Среднесибирские (5–6)

II.3. Верхояно-Колымские (7–10)

II.4. Северохотские (11–12)

III. БОРЕАЛЬНЫЕ

III.1. Уральские (13–17)

III.2. Южносибирские (Алтайско-Саянские) (18–20), (Саяно-Забайкальские) (21–23)

III.3 Прибайкальские (24–26)

III.4. Байкало-Джугджурские (27–29)

III.5. Алданские (30–32)

III.6. Южноохотские (33–37)

IV. НЕМОРАЛЬНЫЕ

IV.1. Южноуральские (42–42)

IV.2. Сихотэ-Алинские (43–44)

V. СУБАРИДНЫЕ

V.1. Алтайско-Тувинские (45)

Характеристика региональных биомов идет по нескольким параметрам: климатическая интерпретация биома; структура его биотического покрова, или совокупность экосистем, отражающая особенности ландшафтной структуры территории; ценотическое разнообразие (растительная компонента рассматривается как комбинация основных формаций или классов ассоциаций с определением доли их участия в составе биома, т. е. спектры ценотического разнообразия формаций; для животного населения приводятся фоновые – доминирующие или характерные – специфические виды групп позвоночных животных (млекопитающие, птицы) в составе территориальных группировок животных биома. Для характеристики животного населения на первом этапе в качестве индикаторной выбрана группа мелких млекопитающих (материалы по этой группе предоставлены Л. Г. Емельяновой), наиболее точно дифференцирующих экосистемы биома. В дальнейшем предполагается привлечь данные по другим группам животных. Оценка биоразнообразия региональных биомов может проводиться по видовому богатству или на ценотическом уровне.

В качестве примера приводим характеристику аласно-таежного регионального биома Восточносибирской группы зональных биомов (см. рисунок, В. 1. 2. 5).

Лиственничные (*Larix gmelinii*) и лиственнично-сосновые, часто с подлеском из ольхи (*Alnus fruticosa*) и ерника (*Betula exilis*), преимущественно зеленомошные (кустарничковые, лишайниковые), реже бруснично-разнотравные леса в сочетании с аласными лугами (*Carex juncella*, *Calamagrostis langsdorffii*), ерниками и пушицевыми, моховыми и кустарничково-сфагновыми болотами. Для лесного населения животных характерны таежные виды: красная полевка (Clethrionomys rutilus) и средняя бурозубка (Sorox caecutiens); для аласных лугов индикаторными видами являются узкочерепная полевка (Stenocranius gregalis) и полевка-экономка (Microtus oeconomus).,

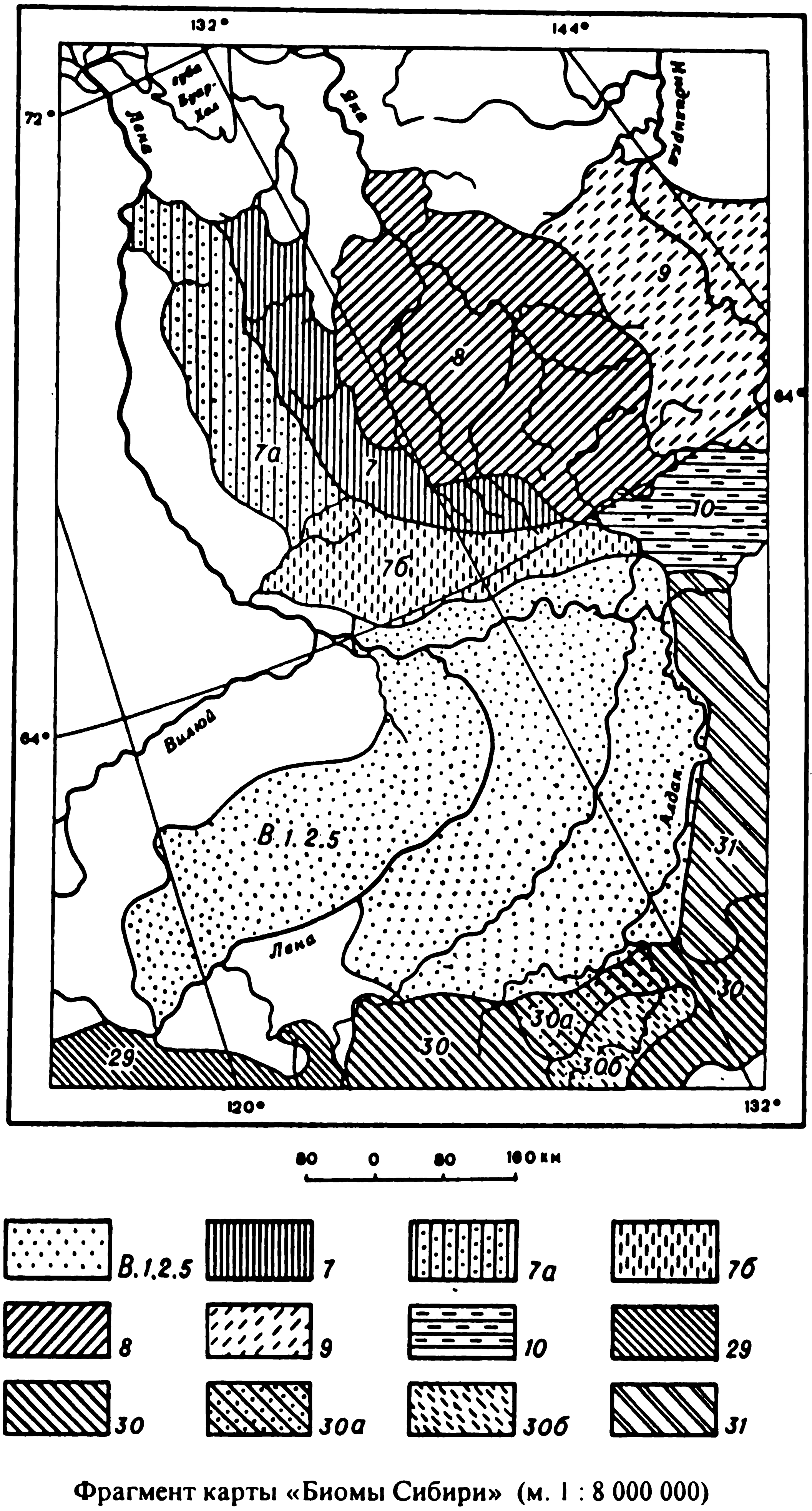
В качестве примера оробиомов раскрывается характеристика Верхояно-Колымской группы (7–10), более подробная информация о них будет приведена в текстовой части легенды.

7. Гольцово-горнотундрово[тундры кустарничково(*Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*)-лишайниковые, кустарничково-моховые; в животном населении с индикаторным видом – большеухая полевка (Alticola macrotis)]-ерниково(*Betula exilis*)-редколесно-таежный [леса из *Larix cajanderi* – брусничные, лишайниковые, ерниковые, моховые; в животном населении с характерными видами – красная полевка (Clethrionomys rutilus), красно-серая полевка (C. rufocanus) и фоновым видом – лесной лемминг (Myopus schisticolor), местами с участием северной пищухи (Ochotona hyperborea)] (Верхоянский биом).

7а. Западноверхоянский гольцово-горнотундрово-ольховниково[сообщества *Alnus fruticosa*-моховые, кустарничковые; в животном населении с характерным видом – красно-серая полевка (Clethrionomys rufocanus)]-редколесно-таежный [леса из *Larix cajanderi* голубично-багульниковые, кустарничково-лишайниковые, лишайниково-зеленомошные; в животном населении с фоновым видом – лесной лемминг (Myopus schisticolor) и характерным видом – красно-серая полевка (Clethrionomys rufocanus)].

7б. Южноверхоянский горнотундрово[лишайниковые, кустарничковые тундры; в животном населении с характерным видом – большеухая полевка (Alticola macrotis)]-ерниково(*Betula exilis*)-редколесно-таежный [леса из *Larix cajanderi*, *L. gmelinii* голубично-багульниковые, зеленомошные; в животном населении с фоновым видом – лесной лемминг (Myopus schisticolor)]; степные фрагменты [степи типчаковые (*Festuca jacutica*); в животном населении с характерным видом – американский длиннохвостый суслик (Citellus parryi)].

8. Горнотундрово-стланиково(*Pinus pumila*)-редколесно-таежно[леса из *Larix cajanderi*; в животном населении с фоновым и характерным видами – лесной лемминг (Myopus schisticolor) и северосибирская полевка (Microtus hyperboreus)]-лесостепной [криофитные степи тонконоговые (*Koeleria gracilis*), овсецовые (*Helictotrichon krylovii*), типчаковые (*Festuca lenensis*), мятликовые (*Poa dahurica*), мелкоосоковые (*Carex supina, C. duriuscula*); в животном населении с характерным видом – американский длиннохвостый суслик (Citellus parryi)] (Янский биом).



Фрагмент карты «Биомы Сибири» (м. 1 : 8 000 000)

Равнинные биомы: В.1 – Среднетаежные; В.1.2 – Восточносибирские: В.1.2.5 – аласно-таежный **Горные биомы**: II – Гипоарктические: II. 2 – Верхояно-колымские: 7 – гольцово-горнотундрово-ерниково(*Betula exilis*)-редколеснотаежный (*Larix cajanderi*) (Верхоянский): а – западноверхоянский, б – южноверхоянский; 8 – горнотундрово-стланиково(*Pinus pumila*)-редколеснотаежно(*Larix cajanderi*)-лесостепной (Янский); 9 – гольцово-горнотундрово-стланиково-редколеснотаежно(*Larix cajanderi*)-лесостепной (Индигирский); 10 – нивально-гольцово-горнотундрово-стланиково(*Pinus pumila*)-редколеснотаежный (*Larix cajanderi*) (Оймяконский); III – Бореальные. III. 4 – Ангаридские: 29 – гольцово-горнотундрово-стланиково(*Pinus pumila*)-редколеснотаежный (*Larix gmelinii, Betula cajanderi*) (Патомский); 30 – гольцово-горнотундрово-стланиково(*Pinus pumila*)-редколесно(*Betula lanata*)-таежный (*Larix gmelinii, L.sibirica, Pinus sylvestris*) (Верхнеалданский): а – Суннангинский; б – Гынам-учурский (на известняках); 31 – гольцово-горнотундрово-стланиково(*Pinus pumila*)-редколеснотаежный (*Larix gmelinii, Pinus sylvestris*) (Юдомский).

9. Горнотундрово-таежно[леса из *Larix cajanderi* лишайниковые, моховые, кедровостланиковые, ерниковые, рододендроновые; в животном населении с характерными видами – красная (Clethrionomys rutilus) и красно-серая (C. rufocanus) полевка]-лесостепной [криофитные степи: типчаковые, тонконоговые, мятликовые, осочковые; в животном населении с фоновым видом – американский длиннохвостый суслик (Citellus parryi)] (Индигирский биом).

10. Нивально-гольцово-горнотундрово[лишайниковые, кустарничковые (*Cassiope ericoides, Dryas punctata, Salix tschuktschorum*), моховые тундры, осоково-пушицевые болота)]-стланиково[сообщества *Pinus pumila* – рододендроновые, ольховниковые, лишайниковые, сфагновые; в животном населении с характерными видами – красная полевка (Clethrionomys rutilus), местами – северная пищуха (Ochotona hyperborea) и большеухая полевка (Alticola macrotis)]-редколесный [редколесья из *Larix cajanderi* – лишайниковые, бруснично-лишайниковые, кустарничково-сфагновые; в животном населении с характерным видом – красная полевка (Clethrionomys rutilus)] (Оймяконский биом).

Карта региональных биомов Сибири является базовой основой для оценки видового богатства и ценотического разнообразия различных регионов. Сравнительная характеристика биотического разнообразия и видового богатства региональных биомов позволит выявить наиболее ценные территории для сохранения биопотенциала Сибири.

ЛИТЕРАТУРА

Бигон М., Харнер Д., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М., 1989. 478 с. – Вальтер Г. Растительность земного шара. М., 1968. Т. 1. 551 с. – Вальтер Г. Общая геоботаника. М., 1982. 261с. – Вернандер Т.Б., Викторов С.В., Воронов А.Г., Дыбская Т.И., Осадчая Н.П., Чельцов-Бебутов А.М. Опыт среднемасштабного биогеографического картографирования // География населения наземных животных и методы ее изучения. М., 1959. С. 33–44. – Воронов Г.А., Дроздов Н.Н., Мяло Е.Г. Биогеография мира. М., 1985. 270 с. – Второв П.П., Дроздов Н.Н. Биогеография. М., 1978. 270 с. – Злотин Р.И., Тишков А.А. Биотические компоненты // Природная среда Европейской части СССР. М., 1989. С. 154–210. – Небел Б. Наука об окружающей среде. М., 1993. Т. 1. 420 с. – Огуреева Г.Н. Ботанико-географическое районирование СССР. М., 1991. 78 с. – Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 1. 328 с. ; Т. 2. 376 с. – Рейвн П., Эверт Р., Айкхор С. Современная ботаника. М., 1990. Т. 2. 345 с. – Сочава В.Б. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск, 1978. 320 с. – Сочава В.Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск, 1979. 188 с. – Сочава В.Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск, 1980. 275 с. – Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1981. 328 с. – Carpenter J.R. An ecological glossary. N.Y., 1938. 306 p. – Clements F.E. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Washington, 1916. 242 p. – Shelford V.E. Sere, climax and influent animals with special reference to the transcontinental coniferous forest of North America // Ecology. 1935. N 16. P. 375–402. – Walter H., Box E. Global classification of natural terrestrial ecosystems // Vegetatio. 1976. V. 32, N 2. P. 75–82.

SUMMARY

G. N. O G U R E E V A, T. V. K O T O V A

CLASSIFICATION AND MAPPING OF BIOMS IN SIBERIA

The biocoenotic approach to the thematic mapping was discussing for a long time (Vernander and others, 1959), but up to now there are no maps reflecting the biocoenotic diversity of territories.

The idea of bioms as fundamental ecological units of the Biosphere has been worked out in biogeography first for major divisions on planetary level – the zonal bioms. 6 to 17 zonal bioms are listed in the publications by H. Walter (1968), Yu. Odùm (1986), A. Kuchler (in Raven et al., 1990), B. Nebel (1993). Along with that in many publications there is notion of bioms as the large regional ecosystems including the range of smaller ecosystems connected with each other, reflecting the interaction between climate and regional biota and soils. So, biom is conditioned by latitudinal and vertical climatic zonation and exists at the definite ratio of warmth and moisture.

Biom as a unity of the vegetation and animal communities is the complex of natural ecosystems of different levels which utilizes abiotic components of the environment most effectively because of historical adaptation to them. Biom as an ecological unit of the differentiation of the Biosphere in its turn may be subdivided into smaller subsystems – from regional bioms down to elementary ecosystems or biogeocoenoses. The regional bioms reflect the biocoenotical potential of the territory on provincial level better than its biotic components (vegetation and animal communities) alone. The mountain territories have complicated structure of biotic cover. Mountain regional biom, or orobiom, according to H. Walter and E. Box (1976) is the spectrum of vertical zonation of climax communities.

The biotic diversity of Siberia is determined by a wide range of the zonal and altitudinal (belt) systems in plain and mountains respectively. The diversity of Siberian bioms can be classified into four classes of zonal bioms (A–Г) and five classes of orobioms (I–V). Regional groups of zonal types and of orobioms can be distinguished within each class.

For the first time bioms of Siberia are depicted on the map s. 1 : 8 000 000 (Fig.) reflecting the present state of their ecosystems.

ЛИТЕРАТУРА

Бигон М., Харнер Д., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М., 1989. 478 с.

Вальтер Г. Растительность земного шара. М., 1968. Т. 1. 551 с.

Вальтер Г. Общая геоботаника. М., 1982. 261с.

Вернандер Т. Б., Викторов С. В., Воронов А. Г., Дыбская Т. И., Осадчая Н. П., Чельцов–Бебутов А. М. Опыт среднемасштабного биогеографического картографирования // География населения наземных животных и методы ее изучения. М., 1959. С. 33–44.

Воронов Г. А., *Дроздов* Н. Н., *Мяло* Е. Г. Биогеография мира. М., 1985. 270 с.

Второв П. П., *Дроздов* Н. Н. Биогеография. М., 1978. 270 с.

Злотин Р. И., *Тишков А. А.* Биотические компоненты // Природная среда Европейской части СССР. М., 1989. С. 154–210.

Небел Б. Наука об окружающей среде. М., 1993. Т. 1. 420 с.

Огуреева Г. Н. Ботанико-географическое районирование СССР. М., 1991. 78 с.

Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.

Рейвн П., Эверт Р., Айкхор С. Современная ботаника. М., 1990. Т. 2. 345 с.

Сочава В. Б. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск, 1978. 320 с.

Сочава В. Б. Растительный покров на тематических картах. Новосибирск, 1979. 188 с.

Сочава В. Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск, 1980. 275 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1981. 328 с.

Carpenter J. R. An ecological glossary. N. Y., 1938. 306 p.

Clements F. E. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Washington, 1916. 242 p.

Shelford V. E. Sere, climax and influent animals with special reference to the transcontinental coniferous forest of North America // Ecology. 1935. N 16. P. 375–402.

Walter H., Box E. Global classification of natural terrestrial ecosystems // Vegetatio. 1976. V. 32, N 2. P. 75–82.