

УДК 581.9 (1-925.116)
doi: 10.17223/19988591/49/3

А.Ю. Королук, М.П. Тищенко

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

Флористическое разнообразие луговой и степной растительности правобережной части Верхнего Приобья

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (№ гос. регистрации АААА-А17-117012610052-2)

Проведен анализ флористического разнообразия степей и лугов Верхнего Приобья с помощью формализованных методов обработки массива в объеме 505 геоботанических описаний. С применением кластерного анализа (Modified TWINSpan Classification в программе JUICE 7.0) выделено 4 обобщенных типа растительных сообществ: степи, остепненные луга, пастбищные и залежные луга, лесные луга. С использованием формальных критериев охарактеризовано 8 эколого-ценотических групп видов растений, индицирующих или дифференцирующих типы растительных сообществ. Проанализировано соотношение данных групп и синтаксонов флористической классификации растительности ранга класса и порядка. С помощью фитоиндикационных шкал по факторам увлажнения и богатства-засоления почв, пастбищной дигрессии и гемероботолерантности проведена экологическая оценка выделенных типов сообществ. Показана ведущая роль факторов увлажнения почвы и антропогенной нагрузки на дифференциацию степной и луговой растительности. Методом опосредованной ординации установлены статистически значимые различия ($p \leq 0,05$) по положению сообществ на данных экологических градиентах.

Ключевые слова: растительность; биоразнообразие; ординация; экологические шкалы растений; Западная Сибирь.

Введение

Лесостепь в планетарном масштабе является одним из наиболее гетерогенных биомов [1, 2]. Горные и равнинные лесостепные ландшафты Сибири выделяются высоким флористическим и фитоценотическим разнообразием. Обширная и преимущественно лесостепная территория располагается в правобережье Оби между ее долиной и Салаирским кряжем. Луговые и степные сообщества в сочетании с мелколиственными лесами формируют здесь зональные комплексы растительности, а также вносят значительный вклад во флористическое разнообразие региона в целом. Травяная растительность характеризуется большим разнообразием сообществ [3], чему способствует широкий спектр занимаемых ими местообитаний. Луговые

степи и остепненные луга являются естественным зональным элементом в лесостепной зоне, в то время как в подтаежных ландшафтах луговые ценозы имеют преимущественно вторичный характер, сформировавшись на месте сведенных лесов. В сложении интересующих нас сообществ в различных соотношениях принимают участие виды растений, относящиеся к различным эколого-ценотическим группам (ЭЦГ), которые индицируют как условия местообитаний, так и характер антропогенного воздействия. Корректно выделенные группы видов, имеющих индикационное или дифференцирующее значение, могут служить основой для построения системы классификации растительности, для оценки экологических особенностей местообитаний и происхождения конкретных ценозов.

Цель работы – на основе формализованного анализа геоботанических данных выделить эколого-ценотические группы видов степной и луговой растительности правобережной части Верхнего Приобья и охарактеризовать с их использованием типы сообществ высокого синтаксономического ранга.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены в правобережье Оби в пределах Новосибирской области (53°30'N – 55°N, 81°30'E – 84°E) (рис. 1). Территория представляет собой слабонаклонную предгорную равнину, примыкающую к западному макросклону Салаирского кряжа. Равнина перекрыта мощным покровом лёссовидных отложений и отличается сильной расчлененностью рельефа, основу которого составляет широко развитая овражно-балочная сеть. Согласно геоботаническому районированию, район исследования полностью лежит в лесостепной зоне. Н.И. Макунина [4] относит его к северной предгорной лесостепи. Зональная растительность представлена остепненными травяными осиново-березовыми лесами, а также остепненными лугами и луговыми степями на выщелоченных среднемощных черноземах.

В основу работы положены 352 геоботанических описания с территории правобережной части Верхнего Приобья, выполненных в 2019 г. М.П. Тищенко (193 описания) и А.Ю. Королюком (159). Также в анализ включены 153 описания из опубликованных работ других авторов [3, 5, 6], ценность которых, в том числе, в том, что каждое геоботаническое описание привязано к синтаксонам флористической классификации на уровнях от ассоциации до класса. Это позволяет интерпретировать выделяемые в ходе анализа типы растительных сообществ с различных позиций.

С использованием программы IBIS 7.2 [7] подготовлена валовая таблица, для последующего анализа из нее удалены виды, встреченные в 1–3 описаниях, а также растения, для которых указана лишь родовая принадлежность. Данная таблица обработана в JUICE 7.0 [8] с применением Modified TWINSpan Classification [9], в качестве меры сходства использовался коэффициент Сёренсена (минимальный порог 0,3).

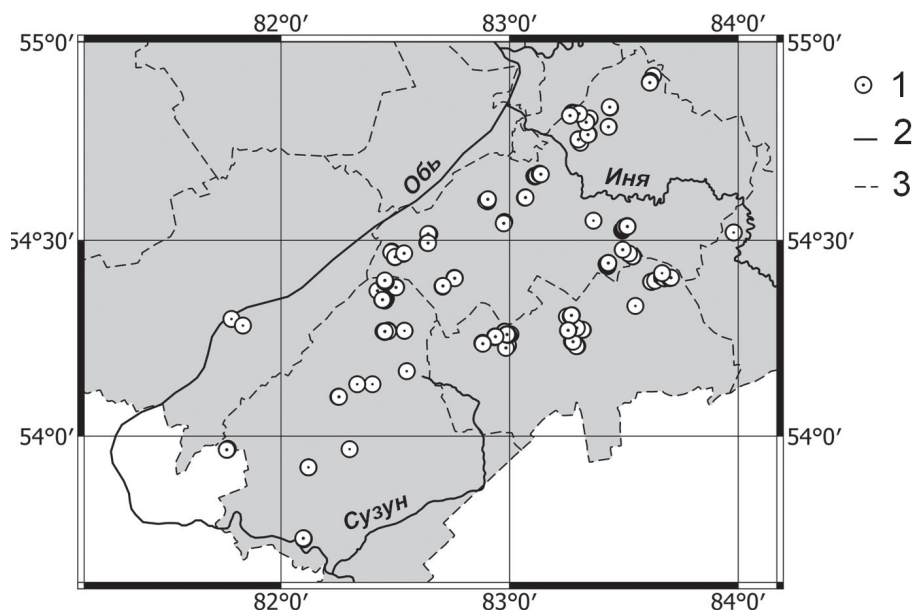


Рис. 1. Картограмма района исследований: 1 – местонахождения геоботанических описаний; 2 – реки; 3 – границы административных районов.

[Fig. 1. Map of the study area. 1 - Locations of the relevés; 2 - Rivers; 3 - Borders of administrative regions]

Уровень деления в 25 кластеров примерно в два раза превышает число ассоциаций, которые отмечены на данной территории или могут быть встречены с высокой степенью вероятности. Результаты обработки представлены в виде дерева (дендрограммы), построенного в JUICE и отражающего пошаговое разделение массива описаний, а также серии синоптических таблиц с различным числом кластеров, представляющих отличающиеся типы сообществ. Для последних созданы сводные описания – списки видов с показателями встречаемости и активности. Вторым показателем высчитывался как корень квадратный из произведения встречаемости вида на его среднее проективное покрытие. Он отражает степень доминирования вида в типе сообществ.

На следующем этапе определены дифференцирующие виды. Для этого использованы два формальных критерия, предложенные и апробированные в работах европейских ботаников [10, 11], с небольшой модификацией: 1) дифференцирующий вид синтаксона должен иметь встречаемость более чем в два раза выше, чем в других синтаксонах этого ранга; 2) он должен иметь встречаемость более чем на 20% выше, чем в других синтаксонах этого ранга. Состав диагностических комбинаций классов и порядков флористической классификации определен в соответствии с опубликованными работами по району исследования [3, 6, 12], а также с обобщающей европейской сводкой [13].

Для оценки экологических особенностей местообитаний использованы фитоиндикационные шкалы: пастбищной дигрессии [14], богатства-засоления и увлажнения почвы [15], гемероботолерантности [16]. Экологические статусы описаний высчитаны по следующей формуле:

$$Stat = \frac{\sum_{i=1}^N mid(i)}{N},$$

где $Stat$ – статус описания; $mid(i)$ – медиана i -го вида [14]; N – количество видов в описании.

Результаты исследования и обсуждение

Формализованный анализ больших массивов геоботанических описаний позволяет корректно выделять эколого-ценотические группы видов. В своем исследовании мы использовали кластерный анализ для разграничения типов растительных сообществ с последующим установлением дифференцирующих видов на основании количественных критериев.

На первом шаге кластеризации все описания разделились на два типа – степной и луговой (рис. 2). На следующем шаге в степном типе отделилась небольшая группа описаний (крайняя левая ветвь дендрограммы), представляющих флористически бедные экстразональные степные ценозы, описанные Г.Д. Дыминой [5] с единственного локалитета в окрестностях с. Шарчино Искитимского района. В последующем анализе мы включили их в первый кластер. Луговые сообщества разделились на три группы, сопоставимые по числу описаний. Таким образом, выделено 4 обобщенных типа растительных сообществ, для которых построена синоптическая таблица с учетом показателей встречаемости и активности видов (таблица). Применение к ней приведенных выше критериев дифференцирующих видов позволило определить растения, индицирующие тот или иной тип, а также их различные сочетания. В соответствии с этим выделено 8 ЭЦГ, имеющих индикационное (дифференцирующее) значение для исследованного региона. Пожалуй, наибольший интерес представляют первые четыре группы, четко связанные с выделенными типами сообществ, группы такого типа могут рассматриваться как индикационные. Группы, которые охватывают несколько типов, мы считаем дифференцирующими.

Первая ЭЦГ в составе 14 видов может быть охарактеризована как степная. Она включает в себя широко распространенные ксерофитные растения. В степной зоне они выступают характерными элементами зональной растительности. В лесостепных ландшафтах Приобья эти виды встречаются в наиболее сухих местообитаниях, преимущественно по выпуклым склонам балок световых экспозиций. Многие из представителей данной группы используются для диагноза степного класса *Festuco-Brometea* и входящих в его состав порядков.

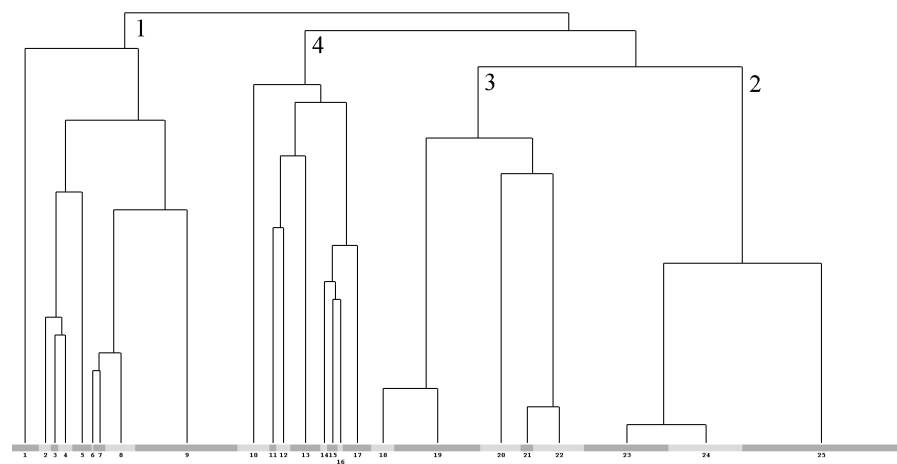


Рис. 2. Кластерный анализ массива геоботанических описаний.
Типы растительных сообществ: 1 – степи; 2 – остепненные луга;
3 – пастбищные и залежные луга; 4 – лесные луга
[Fig. 2. Cluster analysis of the relevés. 1 - Steppes; 2 - Xeric meadows;
3 - Pasture and long fallow meadows; 4 - Forest meadows]

Синоптическая таблица (приведены виды с встречаемостью выше 20%, хотя бы в одном типе сообществ)
[Synoptic table (species with constancy more than 20%)]

Показатель [Feature]	Встречаемость [Constancy], %				Активность [Importance value]			
	1	4	3	2	1	4	3	2
Номер кластера [Cluster number]	1	4	3	2	1	4	3	2
Число описаний [Number of relevés]	129	179	121	76	129	179	121	76
1-я группа [First Group]								
<i>Artemisia glauca</i> Pall. ex Willd.	83	20	13		23	2	2	
<i>Stipa capillata</i> L.	85	6	3		31	1	1	
<i>Nonea rossica</i> Steven	54	13	26		5	1	2	
<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	48	12	7		4	1	1	
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	48	4	3		13	1		
<i>Dianthus versicolor</i> Fisch. ex Link	48	9	2		3	1		
<i>Seseli ledebourii</i> G. Don	40	1			7			
<i>Potentilla humifusa</i> Willd. ex Schltld.	42	1	1		4			
<i>Festuca pseudovina</i> Hack. ex Wiesb.	33	4	3		5	1	1	
<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin	31	2	1		8			
<i>Galatella angustissima</i> (Tausch) Novopokr.	30	3			2			
<i>Veronica incana</i> L.	24	2	1		4			
<i>Heteropappus altaicus</i> (Willd.) Novopokr.	24				4			
<i>Goniolimon speciosum</i> (L.) Boiss.	24				2			
2-я группа [Second Group]								
<i>Seseli libanotis</i> (L.) W.D.J. Koch	20	76	36	12	3	11	7	1
<i>Iris ruthenica</i> Ker Gawl.	34	70	11	12	5	12	2	2
<i>Lupinaster pentaphyllus</i> Moench	10	68	20	23	1	5	2	2
<i>Galium ruthenicum</i> Willd.	23	48	23	13	2	5	2	1
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	12	46	11	17	1	5	1	2
<i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg.	5	47	14	11		8	3	2
<i>Trommsdorffia maculata</i> (L.) Bernh.	17	42	18	3	1	3	2	

Продолжение таблицы [Table (cont.)]

Показатель [Feature]	Встречаемость [Constancy], %				Активность [Importance value]			
<i>Artemisia latifolia</i> Ledeb.	17	42	2	4	2	10		1
<i>Dracocephalum ruyschiana</i> L.	3	38	4	11		3		1
<i>Galatella biflora</i> (L.) Nees	6	39	1	6	1	4		1
<i>Filipendula stepposa</i> Juz.		30	2	4		4		1
3-я группа [Third Group]								
<i>Trifolium pratense</i> L.	8	28	79	19	1	3	12	3
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	2	20	63	12	1	2	9	1
<i>Plantago media</i> L.	13	11	47	3	2	1	8	
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	14	15	37	7	1	1	4	1
<i>Amaria repens</i> (L.) C. Presl	6	9	46	2	2	1	13	
<i>Geum aleppicum</i> Jacq.	5	15	38	13		1	3	1
<i>Plantago major</i> L.		3	28	3			6	
<i>Rumex acetosella</i> L.	6	1	28		1		2	
<i>Prunella vulgaris</i> L.		2	31				4	
4-я группа [Fourth Group]								
<i>Cirsium setosum</i> (Willd.) Besser	6	46	37	92	1	5	4	13
<i>Vicia sepium</i> L.		33	25	75		2	2	6
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.	1	13	6	87		2	1	30
<i>Heracleum dissectum</i> Ledeb.		24	9	75		3	2	18
<i>Crepis sibirica</i> L.		27	4	62		5	1	10
<i>Aegopodium podagraria</i> L.		2	4	50		1		23
<i>Geranium sylvaticum</i> L.		12	8	48		1	1	4
<i>Urtica dioica</i> L.		1	2	50				13
<i>Bupleurum longifolium</i> L.		8	2	44		1		10
<i>Pteridium aquilinum</i> (L.) Kuhn	1	9		33		4		17
<i>Angelica sylvestris</i> L.		6	6	37		1	1	5
<i>Aconitum septentrionale</i> Koelle		4		40				8
<i>Chamaenerion angustifolium</i> (L.) Scop.		11	1	36		1		3
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.		1	4	34				12
<i>Galeopsis bifida</i> Boenn.	1	2	6	38			1	2
<i>Equisetum sylvaticum</i> L.		2	4	36			1	5
<i>Vicia sylvatica</i> L.		4		38				3
<i>Lathyrus gmelinii</i> Fritsch		6	1	29		1		2
<i>Trollius asiaticus</i> L.		2	2	27		1		5
<i>Polemonium caeruleum</i> L.				32				4
<i>Delphinium elatum</i> L.		3		28				4
<i>Rubus idaeus</i> L.				24				6
<i>Veratrum lobelianum</i> Bernh.		2		25				3
<i>Pleurospermum uralense</i> Hoffm.		2		24				3
5-я группа [Fifth Group]								
<i>Peucedanum morisonii</i> Besser ex Spreng.	45	73	4	13	10	18	1	2
<i>Stipa pennata</i> L.	68	48	15		21	10	3	
<i>Adonis vernalis</i> L.	49	52	17	8	7	6	2	1
<i>Poa urssulensis</i> Trin.	41	41	10	2	7	7	1	
6-я группа [Sixth Group]								
<i>Fragaria viridis</i> (Duchesne) Weston	72	96	71	32	19	33	23	5
<i>Medicago falcata</i> L.	86	71	61	2	22	13	14	
<i>Achillea asiatica</i> Serg.	36	69	71	11	4	6	8	1
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	41	63	66	20	3	4	5	1
<i>Plantago urvillei</i> Opiz	55	61	45	4	7	5	4	
<i>Phleum phleoides</i> (L.) H. Karst.	58	42	36	2	9	6	6	
<i>Astragalus danicus</i> Retz.	25	55	54	4	3	4	6	
<i>Dracocephalum nutans</i> L.	26	34	53	3	3	2	4	

Окончание таблицы [Table (end)]

Показатель [Feature]	Встречаемость [Constancy], %				Активность [Importance value]			
<i>Potentilla argentea</i> L. + <i>P. canescens</i> Besser	66	55	100	5	4	2	5	
7-я группа [Seventh Group]								
<i>Galium boreale</i> L.	3	71	11	83		7	1	9
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	3	63	13	70		8	1	9
<i>Inula salicina</i> L.	6	51	9	42	1	6	1	4
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.		36	1	48		14		14
<i>Lathyrus pisiformis</i> L.	3	49	14	34		4	1	2
<i>Viola hirta</i> L.	4	43	15	33		3	1	2
<i>Vicia unijuga</i> A. Braun	1	49	9	31		6	1	3
<i>Rubus saxatilis</i> L.	1	33	2	42		7		12
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	3	41	4	34	1	4	1	2
<i>Serratula coronata</i> L.	1	25	4	49		3		5
<i>Geranium bifolium</i> Patrín		39	5	31		3		2
<i>Pulmonaria mollis</i> Wulfen ex Hornem.	2	58	19	73		4	1	5
8-я группа [Ninth Group]								
<i>Dactylis glomerata</i> L.	14	85	85	92	2	24	29	27
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	8	48	76	38	1	7	20	7
<i>Vicia cracca</i> L.	10	59	56	61	1	5	5	5
<i>Ranunculus polyanthemos</i> L.	11	58	74	45	1	4	5	3
<i>Stellaria graminea</i> L.	13	51	77	40	1	3	5	2
<i>Agrimonia pilosa</i> Ledeb.	12	52	47	46	1	4	4	3
<i>Phleum pratense</i> L.	3	41	58	33	1	8	13	8
<i>Origanum vulgare</i> L.	9	63	37	38	1	7	4	4
<i>Thalictrum simplex</i> L.	4	52	32	50		8	3	8
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	4	43	28	67	1	3	3	5
Общие виды [Common species]								
<i>Poa angustifolia</i> L.	76	93	88	52	20	24	27	10
<i>Phlomis tuberosa</i> (L.) Moench	77	91	56	65	13	15	8	5
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	51	96	67	29	9	24	18	3
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	64	58	72	62	9	9	13	7
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	41	76	17	56	11	31	4	13
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	25	46	35	65	3	9	10	19
<i>Thalictrum minus</i> L.	53	56	23	50	7	5	2	5
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	30	46	78	21	2	4	10	2
<i>Galium verum</i> L.	78	43	31	12	11	5	3	1
<i>Vicia amoena</i> Fisch.	30	50	38	27	7	10	7	3
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	30	64	36	15	4	10	8	2
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	13	43	51	13	3	4	8	1
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garcke	13	32	25	38	1	2	2	2
<i>Lithospermum officinale</i> L.	30	32	23	8	2	2	1	1
<i>Veronica spicata</i> L.	51	12	27		4	1	2	
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	30	10	41		2	1	3	

Примечание. Серым выделены дифференцирующие виды.

[Note. Differential species are highlighted in gray].

Вторая ЭЦГ включает 11 видов, характерных для остепненных лугов и сухих мелколиственных лесов, индицирующий ей кластер объединяет широко распространенные в лесостепных ландшафтах луговые сообщества. Данные растения не демонстрируют высокой активности, чаще выступая как содоминанты в богатых и полидоминантных луговых ценозах. В синтаксономии представители данной группы включены в диагностические ком-

бинации лугового класса *Molinio-Arrhenatheretea* и входящего в него порядка остепненных лугов *Galietaalia veri*, а также класса мезофильных травяных лесов *Brachypodio-Betuletea*.

Малочисленная третья ЭЦГ объединяет растения, индицирующие высокую антропогенную нагрузку. Ее представители проявляют высокую активность на пастбищных и сенокосных лугах, частыми содоминантами в таких сообществах выступают два клевера из состава группы – *Amoria repens* и *Trifolium pratense*. Представители данной группы используются для диагноза классов *Molinio-Arrhenatheretea*, *Plantaginetea majoris* и *Chenopodietea*.

Четвертая ЭЦГ включает 24 вида, среди которых преобладают лугово-лесные мезофиты. Многие из этих растений выступают доминантами и содоминантами в травяных мелколиственных лесах лесостепных и подтаежных ландшафтов, а также в луговых ценозах, возникших на месте лесов как в ходе естественной динамики, так и в результате антропогенных нарушений. Из них 9 видов имеют активность выше 10, все они являются представителями разнотравья. Многие из видов четвертой группы используются в качестве диагностических для синтаксонов флористической классификации высокого ранга: порядка лесных лугов *Carici-Crepidetalia* класса *Molinio-Arrhenatheretea* и порядка *Carici-Pinetalia* класса *Brachypodio-Betuletea*.

Пятая ЭЦГ включает 4 лугостепных растения, дифференцирующих 1-й и 2-й кластеры. Два растения – *Stipa pennata* и *Peucedanum morisonii* – часто выступают доминантами в сообществах луговых степей и остепненных лугов.

Шестая ЭЦГ состоит из 9 широко распространенных мезоксерофитных видов, ценотическая амплитуда которых охватывает луговые степи и остепненные луга и в меньшей степени сухие луга и леса. Из состава группы своей высокой активностью выделяются *Fragaria viridis* и *Medicago falcata*. Многие виды использованы в диагнозе класса *Festuco-Brometea*.

Седьмая ЭЦГ включает 12 луговых и лугово-лесных растений, все они являются мезофитами. *Brachypodium pinnatum* и *Rubus saxatilis* часто доминируют в травостое мелколиственных лесов и опушечных лугов. 5 видов задействованы в диагностических комбинациях класса *Brachypodio-Betuletea* и входящих в него порядков.

Восьмая ЭЦГ объединяет 10 широко распространенных луговых растений, из которых своей активностью выделяется *Dactylis glomerata* – один из основных доминантов луговых сообществ Приобья. Большая часть группы задействована в диагнозе класса *Molinio-Arrhenatheretea*.

Таким образом, формализованный анализ большого массива геоботанических описаний позволил выделить 8 групп видов, имеющих индикационное или дифференцирующее значения. Данные группы включают 93 вида, что составляет большую часть активного ядра объединенной ценофлоры степной и луговой растительности Приобья. По нашим материалам в ней насчитывается 491 вид. Очевидным является тот факт, что объем совокупной ценофлоры лугов и степей Приобья должен быть значительно больше. Мы

основывались на видовом составе ценозов, представленных в обработанной базе данных геоботанических описаний. Можно с уверенностью утверждать, что при добавлении в нее новых сообществ число видов будет расти в первую очередь за счет случайных растений. В результате этого в состав ценофлоры может войти большая часть флоры региона в целом, за исключением растений, резко отличных по занимаемым ими местообитаниям – в первую очередь прибрежно-водных и болотных. В этом плане для оценки флористического разнообразия возможно исключение малоактивных видов с низкой встречаемостью. Мы использовали порог в один процент, что позволило отбраковать виды, которые условно можно рассматривать как случайные. Без них объем ценофлоры составил 347 видов, а доля индикаторных (дифференцирующих) видов – 27%. Столь высокий показатель говорит об эффективности предложенного формализованного подхода при выделении эколого-фитоценологических групп. При этом необходимо учитывать еще два обстоятельства. Значительное число видов ценофлоры не имеют дифференцирующего значения на уровне обобщенных типов растительных сообществ, мы условно можем назвать их индифферентными. Кроме того, использованные нами критерии могут быть изменены в сторону уменьшения различий во встречаемости, что увеличит число растений, имеющих индикаторное значение. В частности, перспективным видится использование формального определения верности (*fidelity*) вида – широко используемого показателя в работах по классификации растительности [17–19]. Мы полагаем, что при последовательном использовании формальных критериев возможно разделение всей анализируемой ценофлоры на индикаторные, дифференцирующие и индифферентные виды. К последней категории мы можем отнести и случайные виды, имеющие ценологический оптимум в других типах растительности и единично встречающиеся в составе анализируемой ценофлоры.

Анализ представленности описанных ЭЦГ в составе типов растительных сообществ позволяет охарактеризовать экологические и фитоценологические особенности последних. Для определения ведущих экологических факторов в дифференциации исследованной растительности мы использовали фитоиндикационные шкалы (опосредованная ординация) растений и DCA-ординацию (непрямая ординация). Для каждого описания определялись 4 статуса: богатства-засоления, увлажнения почвы, гемероботолерантности и пастбищной дигрессии. Подсчитывалась корреляция Пирсона между статусами описаний и их положением на первых трех осях ординации. С первой осью сильные связи проявляют факторы увлажнения (корреляция $-0,96$) и богатства-увлажнения ($+0,92$). Со второй осью наибольшую корреляцию проявляет фактор нарушенности местообитания, отражающийся в степени гемероботолерантности ($+0,7$). С третьей осью корреляции заметно слабее, наибольшая из них с гемероботолерантностью ($+0,58$). Таким образом, мы можем говорить о ведущем вкладе трех факторов в формирование разноо-

бразия изученной травяной растительности. При этом наблюдается сильная зависимость богатства почвы от ее увлажнения (отрицательная корреляция $-0,89$). Это позволяет нам исключить из ординационного анализа с использованием фитоиндикационных шкал фактор богатства-засоления почвы как сильно коррелированный с фактором увлажнения.

По результатам кластерного анализа все описания разделены на 4 обобщенных типа растительных сообществ (рис. 2). Первый из них представляет степной тип растительности. Активное ядро его ценофлоры с активностью 10 и более составляют 11 видов. Из них по своему значению выделяются тырса (*Stipa capillata*) и полынь (*Artemisia glauca*), чаще других растений доминирующие в степных ценозах. Еще 4 растения выступают доминантами и содоминантами. В целом состав активных растений позволяет обобщенно назвать описываемые сообщества полынно-дерновиннозлаковыми степями. Присутствие среди обильных и высококонстантных видов лугостепных растений, таких как *Poa angustifolia*, *Phlomis tuberosa*, *Galium verum*, *Fragaria viridis*, *Stipa pennata* и др., говорит о том, что описываемые степи относятся преимущественно к подтипу луговых степей. Большинство из обильных степных видов, особенно тырса и полынь, устойчивы к выпасу, что приводит к их активному разрастанию на деградированных пастбищах в лесостепных ландшафтах. Флористический состав сообществ определяется преобладанием видов из 1, 5 и 6 ЭЦГ. Ожидаемо анализируемые сообщества заняли крайнее положение на градиенте увлажнения (рис. 3). Средний уровень составляет 52–53 ступени, что соответствует переходу между лугостепным и сухолуговым увлажнением [14].

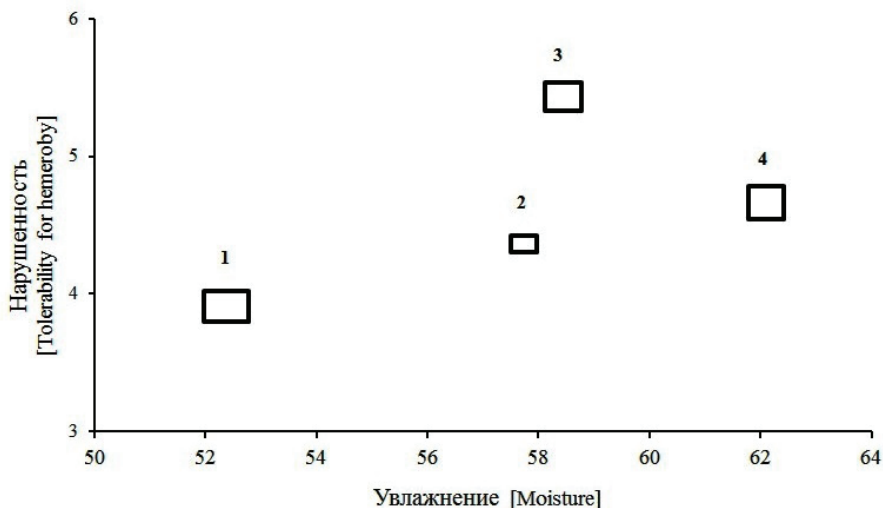


Рис. 3. Ординация типов растительных сообществ: 1 – степи; 2 – остепненные луга; 3 – пастбищные луга; 4 – лесные луга.

Прямоугольниками показан 95% доверительный интервал для среднего
[Fig. 3. Ordination of the relevés. 1 - Steppes; 2 - Xeric meadows; 3 - Pasture and long fallow meadows; 4 - Forest meadows. The rectangles show the 95% confidence limits for the means]

Второй кластер представляет остепненные луга, в меньшей степени луговые степи, доминирующие в растительном покрове лесостепной зоны. Это богатые и преимущественно полидоминантные сообщества, что подтверждается многочисленной группой высокоактивных растений, основу которой составляют лугоостепненные и луговые растения (ранжированы по активности от 33 до 10): *Fragaria viridis*, *Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia*, *Filipendula vulgaris*, *Dactylis glomerata*, *Peucedanum morisonii*, *Phlomis tuberosa*, *Brachypodium pinnatum*, *Medicago falcata*, *Iris ruthenica*, *Seseli libanotis*, *Stipa pennata*, *Vicia amoena*, *Centaurea scabiosa*, *Artemisia latifolia*. В сложении ценофлоры данного типа активное участие принимают представители 2, 5–8 ЭЦГ. По этому показателю остепненные луга являются наиболее гетерогенными, что соответствует их различному генезису: часть сообществ являются естественными, а другие возникли на месте сухих мелколиственных лесов. Сообщества остепненных лугов значительно удалены на градиенте увлажнения как от степей, так и от лесных лугов. Средний уровень в 57–58 ступеней соответствует сухолуговому увлажнению.

Третий обобщенный тип сообществ объединяет антропогенно трансформированные варианты луговой растительности – пастбищные луга и в меньшей степени залежные сообщества. Фитоценозы характеризуются полидоминантным характером и примерно равным соотношением корневищных злаков (*Dactylis glomerata*, *Poa angustifolia*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*) и представителей разнотравья (*Fragaria viridis*, *Filipendula vulgaris*, *Medicago falcata*, *Amorpha repens*, *Trifolium pratense*, *Taraxacum officinale*). В видовом составе нарушенных лугов активное участие принимают представители 3, 6 и 8 ЭЦГ. Нарушенные сообщества обычны в лесостепных и подтаежных ландшафтах, преобладая вблизи населенных пунктов и стоянок скота. В зависимости от зонального положения в их составе меняется роль лугоостепненных мезоксерофитов. Данный тип сообществ хорошо отделяется от остальных кластеров на градиенте нарушенности, при этом по условиям увлажнения он соответствует остепненным лугам.

Четвертый тип представляет лесные луга, которые широко распространены в подтаежных ландшафтах, а также встречаются в лесостепной зоне. 15 видов проявляют высокую активность, что отражает полидоминантный характер ценозов. В целом преобладают представители разнотравья: *Filipendula ulmaria*, *Aegopodium podagraria*, *Heracleum dissectum*, *Pteridium aquilinum*, *Cirsium setosum*, *Urtica dioica*, *Rubus saxatilis*, *Anthriscus sylvestris*, *Crepis sibirica*, *Bupleurum longifolium*, многие из которых относятся к высокотравным видам, что определяет облик лугов. Мезофитные и мезоксерофитные корневищные злаки (*Bromopsis inermis*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia*) обычно выступают содоминантами. В целом данный тип можно назвать злаково-разнотравными лесными лугами. По участию различных дифференцирующих групп данный тип является

относительно гомогенным, помимо собственно видов лесных лугов, в его сложении принимают участие растения из 7 и 8 ЭЦГ. На градиенте увлажнения лесные луга занимают крайнее положение – в среднем 62-я ступень, что соответствует свежелуговому увлажнению. На оси гемероботолерантности данный тип располагается между остепненными лугами и нарушенными сообществами (см. рис. 3). Это объясняется тем, что лесные луга в лесостепных ландшафтах сохранились в виде небольших контуров между лесами и сельскохозяйственными землями. Контакт с пашнями и залежами приводит к увеличению доли сорных растений в видовом составе лесных лугов и определяет высокие показатели их нарушенности.

Таким образом, проведенный формализованный анализ большого массива геоботанических данных по травяной растительности правобережья Верхнего Приобья позволил нам выделить эколого-ценотические группы видов, имеющих индикационное или дифференцирующее значение. Данные группы могут использоваться в различных исследованиях, в том числе при классификации растительных сообществ.

Заключение

На изученной нами территории выделено 4 обобщенных типа растительных сообществ, которые охарактеризованы по соотношению ЭЦГ, а оценка экологических особенностей местообитаний по фитоиндикационным шкалам показала значимые различия между ними. Ведущую роль в дифференциации растительности правобережного Приобья играют фактор увлажнения почвы, на градиенте которого совокупность проанализированных описаний разделилась на степи, остепненные и лесные луга, и фактор нарушенности, отвечающий за выделение пастбищных и залежных вариантов в степной и луговой растительности. Выделенные типы сообществ могут быть использованы как в традиционной эколого-фитоценотической классификации, так и в синтаксономических построениях. Учет выделенных индикаторных и дифференцирующих групп видов важен и при выделении подразделений растительности более низкого ранга, таких как, например, ассоциации флористической классификации. Их использование позволит детализировать фитоценотическое разнообразие растительности и обобщенные эколого-фитоценотические ряды, отражающие пространственную структуру растительного покрова.

Литература

1. Wesche K., Ambarlı D., Kamp J., Török P., Treiber J., Dengler J. The Palaearctic steppe biome: A new synthesis // *Biodiversity and Conservation*. 2016. № 25. PP. 2197–2231. doi: 10.1007/s10531-016-1214-7
2. Erdős L., Ambarlı D., Anenkhonov O.A., Bátori Z., Cserhalmi D., Kiss M. and Naqinezhad A. The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes // *Applied Vegetation Science*. 2018. № 21(3). PP. 345–362. doi: 10.1111/avsc.12382

3. Макунина Н.И., Мальцева Т.В. Растительность лесостепных и подтаежных предгорий Алтае-Саянской горной области // Сибирский ботанический вестник: электронный журнал. 2008. Т. 3, вып. 1–2. С. 45–156.
4. Макунина Н.И. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области. Новосибирск : Гео, 2016. 183 с.
5. Дымина Г.Д. Материалы к флористической классификации растительности Западной Сибири (Правобережье Оби Новосибирской области). М. : ВИНТИ, 1989. 68 с. Деп. в ВИНТИ 28.03.1989, № 2002–В89.
6. Макунина Н.И., Королюк А.Ю., Мальцева Т.В. Растительность Бийско-Чумышской возвышенности // Растительность России. 2010. № 16. С. 40–55. doi: 10.31111/vegrus/2010.16.40
7. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 303 с.
8. Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // Journal of Vegetation Science. 2002. Vol. 13. PP. 451–453. doi: 10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x
9. Roleček J., Tichý L., Zelený D., Chytrý M. Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity // Journal of Vegetation Science. 2009. Vol. 20, № 4. PP. 596–602. doi: 10.1111/j.1654-1103.2009.01062.x
10. Dengler J., Berg C., Jansen F. New ideas for modern phytosociological monographs // Annali di botanica nuova serie. 2005. Vol. 5. PP. 49–66.
11. Michl T., Dengler J., Huck S. Montane-subalpine tall-herb vegetation (Mulgedio-Aconitetea) in central Europe: large-scale synthesis and comparison with northern Europe // Phytocoenologia. 2010. Vol. 40. PP. 117–154.
12. Королюк А.Ю., Тищенко М.П., Ямалов С.М. Лесные луга Западно-Сибирской равнины и новый взгляд на систему порядка *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* // Растительность России. 2016. № 29. С. 67–88. doi: <https://doi.org/10.31111/vegrus/2016.29.67>
13. Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Ya.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Applied Vegetation Science. 2016. Vol. 19. (Suppl. 1). PP. 3–264. doi: 10.1111/avsc.12257
14. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М. : ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса, 1974. 246 с.
15. Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана. 2006. Вып. 12. С. 3–38.
16. Зверев А.А., Шереметова С.А., Шереметов Р.Т. Шкала гемероботолерантности растений как инструмент для анализа флористических данных в рамках бассейнового подхода // Проблемы промышленной ботаники индустриально развитых регионов : сб. материалов докладов V Междунар. конф. (г. Кемерово, 2–3 октября 2018 г.). Кемерово : ФИЦ УУХ СО РАН, 2018. С. 20–26.
17. Lötter M.C., Mucina L., Witkowski E.T.F. The classification conundrum: species fidelity as leading criterion in search of a rigorous method to classify a complex forest data set // Community Ecology. 2013. № 14(1). PP. 121–132. doi: 10.1556/ComEc.14.2013.1.13
18. Willner W., Kuzemko A., Dengler J., Chytrý M., Bauer N., Becker T., Biřa-Nicolae C., Botta-Dukát Z., Čarni A., Csiky J., Igić R., Kačík Z., Korotchenko I., Kropf M., Krstivojević-Ćuk M., Krstonošić D., Rédei T., Ruprecht E., Schratt-Ehrendorfer L.,

- Semenishchenkov Yu., Stančić Z., Vashenyak Yu., Vynokurov D., Janišová M. A higher-level classification of the Pannonian and western Pontic steppe grasslands (Central and Eastern Europe) // *Applied Vegetation Science*. 2017. Vol. 20. PP. 143–158. doi: 10.1111/avsc.12265
19. Marcenò C., Guarino R., Loidi J., Herrera M., Isermann M., Knollová I., Tichý L., Tzonev R.T., Acosta A.T.R., FitzPatrick Ú., Iakushenko D., Janssen J.A.M., Jiménez-Alfaro B., Kački Z., Keizer-Sedláková I., Kolomiychuk V.P., Rodwell J.S., Schaminée J.H.J., Šilc U., Chytrý M. Classification of European and Mediterranean coastal dune vegetation // *Applied Vegetation Science*. 2018. № 21. PP. 533–559. doi: 10.1111/avsc.12379

Поступила в редакцию 14.01.2020 г.; повторно 08.03.2020 г.;
принята 09.03.2020 г.; опубликована 27.03.2020 г.

Авторский коллектив:

Королюк Андрей Юрьевич – д-р биол. наук, г.н.с. лаборатории экологии и геоботаники, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4646-4698>

E-mail: akorolyuk@rambler.ru

Тищенко Марина Павловна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории экологии и геоботаники, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Россия, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101).
E-mail: tishchenko-1957@mail.ru

Для цитирования: Королюк А.Ю., Тищенко М.П. Флористическое разнообразие луговой и степной растительности правобережной части Верхнего Приобья // *Вестн. Том. гос. ун-та. Биология*. 2020. № 49. С. 50–66. doi: 10.17223/19988591/49/3

For citation: Korolyuk AYu., Tishchenko MP. Floristic diversity of meadow and steppe vegetation to the east of the Ob River. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2020;49:50-66. doi: 10.17223/19988591/49/3 In Russian, English Summary

Andrey Yu. Korolyuk, Marina P. Tishchenko

Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation

Floristic diversity of meadow and steppe vegetation to the east of the Ob River

Forest-steppe landscapes of Siberia are characterized by a high diversity of flora and plant communities. The zonal vegetation of piedmont forest-steppe to the east of the Ob River is represented by meadow steppes, xeric meadows and small-leaved forests. Various ecological-coenotic groups of species form these communities and indicate different ecological conditions as well as an anthropogenic impact. Correctly identified ecological-coenotic groups can be used in vegetation classification, assessment of ecological characteristics of habitats, and communities genesis. The aims of our study were: (1) a formalized analysis of geobotanical relevés of steppe and meadow vegetation and the identification of ecological-coenotic groups of species for piedmont forest-steppe landscapes to the east of the Ob River; (2) characterization of plant communities with high syntaxonomical rank using distinguished ecological-coenotic groups.

Our research was carried out in Novosibirsk region to the east of the Ob River between its valley and the Salair Ridge (53°30'N – 55°N, 81°30'E – 84°E) (*See Fig. 1*). 505 relevés were selected for further analysis, 352 were sampled by the authors of the paper, and 153 were taken from literature [Makunina and Mal'tseva 2008; Dymina 1989; Makunina et al. 2010]. Each relevé was assigned to the high rank syntaxa (class,

order, alliance). Using IBIS 7.2, a table was prepared, which was processed in JUICE 7.0 using Modified TWINSpan Classification. For all types of communities, lists of indicator species with occurrence and importance values were compiled. To distinguish differential species, the formal criteria were used [Dengler et al., 2005; Michl et al., 2010]. To assess the environmental characteristics of habitats, indicator values for species on ecological gradients (pasture digression, soil richness-salinity and moisture, tolerability for hemeroby) were used.

Four types of plant communities were identified using cluster analysis (See Fig. 2). A synoptic table was built taking into account the constancy and importance value of species (See Table). On the basis of formal analysis of the relevés, 8 ecological-coenotic groups were identified, including 93 species in total (27% of the total flora of the steppe and meadow vegetation of the studied region). All of them have an indicator or differential significance. To determine the leading environmental factors in the differentiation of vegetation, indicator values of plants and DCA-ordination were used. For each relevé its position on four gradients was calculated: soil moisture, tolerability for hemeroby, soil richness-salinity and pasture digression. An analysis of Pearson's correlation between the position of the relevés on ecological gradients and on the first three axes of DCA-ordination showed that the first two factors play a leading role in the differentiation of vegetation. On the gradient of soil moisture, all relevés were divided into steppes, steppe meadows and forest meadows. The second factor is responsible for the difference between communities of pastures and fallows on one side and natural or slightly transformed steppes and meadows on the other. Four generalized types of plant communities were identified using cluster analysis. The first cluster represents steppe vegetation. Members of 1, 5 and 6 ecological-coenotic groups take part in the steppe coenoflora (See Table). This coenoflora includes 11 species with a high importance value, among which are the common steppe dominants *Stipa capillata* and *Artemisia glauca*. Another four plants are dominants and co-dominants: *Medicago falcata*, *Stipa pennata*, *Poa angustifolia*, *Fragaria viridis*. The analyzed communities occupy the driest position on the moisture gradient: 52-53 gradations on average (See Fig. 3). The second cluster represents xeric meadows and meadow steppes that dominate in forest-steppe landscapes. These are rich multi-dominant communities that are characterized by a large group of plants with a high importance value. The basis coenoses are formed by common mesoxeric meadow-steppe and meadow plants: *Fragaria viridis*, *Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia*, *Filipendula vulgaris*, *Dactylis glomerata*, *Peucedanum morisonii*, *Phlomis tuberosa*, *Brachypodium pinnatum*, *Medicago falcata*, *Iris ruthenica*, *Seseli libanotis*, *Stipa pennata*, *Vicia amoena*, *Centaurea scabiosa* and *Artemisia latifolia*. Representatives of 2, 5-8 ecological-coenotic groups actively participate in the formation of coenoflora (See Table). Steppe meadows and meadow steppes are the most heterogeneous type of communities. On the moisture gradient they are located between steppes and forest meadows (average moisture gradations are 57-58). The third community type combines transformed variants of meadow vegetation: pastures and fallows. Phytocoenoses are characterized by multi-dominance and an approximately equal ratio of rhizome grasses (*Dactylis glomerata*, *Poa angustifolia*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*) and perennial herbs (*Fragaria viridis*, *Filipendula vulgaris*, *Medicago falcata*, *Amorpha repens*, *Trifolium pratense*, *Taraxacum officinale*). 3, 6, and 8 ecological-coenotic groups actively participate in the species composition of transformed meadows (See Table). This type of communities is well separated on the gradient of tolerability for hemeroby, while according to moistening conditions it corresponds to xeric meadows (See Fig. 3). The fourth type represents forest meadows. Coenoses are multi-dominant with many abundant and constant species. Among them prevail

perennial herbs: *Filipendula ulmaria*, *Aegopodium podagraria*, *Heracleum dissectum*, *Pteridium aquilinum*, *Cirsium setosum*, *Urtica dioica*, *Rubus saxatilis*, *Anthriscus sylvestris*, *Crepis sibirica* and *Bupleurum longifolium*. Usually, rhizome grasses are the main codominants: *Bromopsis inermis*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis epigeios* and *Poa angustifolia*. Species from 4, 7, and 8 ecological-coenotic groups form this type of communities (See Table). On the moisture gradient, forest meadows occupy wet parts: 62 gradations on average.

The described types of communities can be used both in the dominant classification and in syntaxonomy. The indicator and differential species allow to detail the phytocoenotic diversity of vegetation, its spatial patterns and dynamics.

The paper contains 3 Figures, 1 Table and 19 References.

Key words: vegetation; biodiversity; ordination; ecological indicator values of plants; Western Siberia.

Funding: This research was carried out in the frame of the Government Project AAAA-A17-117012610052-2.

The Authors declare no conflict of interest.

References

1. Wesche K, Ambarlı D, Kamp J, Török P, Treiber J, Dengler J. The Palaearctic steppe biome: A new synthesis. *Biodiversity and Conservation*. 2016;25:2197-2231. doi: [10.1007/s10531-016-1214-7](https://doi.org/10.1007/s10531-016-1214-7)
2. Erdős L, Ambarlı D, Anenkhonov O.A, Bátori Z, Cserhalmi D, Kiss M, Naqinezhad A. The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes. *Applied Vegetation Science*. 2018;21(3):345-362. doi: [10.1111/avsc.12382](https://doi.org/10.1111/avsc.12382)
3. Makunina NI, Mal'tseva TV. Rastitel'nost' lesostepnykh i podtayezhnykh predgoriy Altaye-Sayanskoy gornoy oblasti [Vegetation of forest-steppe and subtaiga foothills of the Altai-Sayan mountain region]. *Sibirskiy botanicheskiy vestnik: elektronnyy zhurnal = Siberian Botanical Bulletin: Electronic Journal*. 2008;3(1-2):45-156. In Russian
4. Makunina NI. Rastitel'nost' lesostepi Zapadno-Sibirskoy ravniny i Altae-Sayanskoy gornoy oblasti [Forest-steppe vegetation of the West Siberian plain and the Altay-Sayan mountain system]. Novosibirsk: Geo Publ.; 2016. 184 p. In Russian
5. Dymina GD. Materialy k floristicheskoy klassifikatsii rastitel'nosti Zapadnoy Sibiri (Pravoberezh'ye Obi Novosibirskoy oblasti) [Materials for the floristic classification of vegetation in Western Siberia (the right bank of the Ob River of Novosibirsk Region)]. Moscow: VINITI Publ.; 1989. 68 p. In Russian
6. Makunina NI, Korolyuk AY, Mal'tseva TV. The vegetation of Bya-Chumysh upland. *Vegetation of Russia*. 2010;16:40-55. doi: [10.31111/vegus/2010.16.40](https://doi.org/10.31111/vegus/2010.16.40). In Russian
7. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova: Uchebnoe posobie [Information technologies in studies of vegetation: Text-book]. Tomsk: TML-Press Publ.; 2007. 304 p. In Russian
8. Tichý L. JUICE, software for vegetation classification. *J Vegetation Science*. 2002;13:451-453. doi: [10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x)
9. Roleček J, Tichý L, Zelený D, Chytrý M. Modified TWINSpan classification in which the hierarchy respects cluster heterogeneity. *J Vegetation Science*. 2009;20(4):596-602. doi: [10.1111/j.1654-1103.2009.01062.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01062.x)
10. Dengler J, Berg C, Jansen F. New ideas for modern phytosociological monographs. *Annali di botanica nuova serie*. 2005;5:49-66.
11. Michl T, Dengler J, Huck S. Montane-subalpine tall-herb vegetation (Mulgedio-Aconitetea) in central Europe: Large-scale synthesis and comparison with northern Europe. *Phytocoenologia*. 2010;40:117-154.

12. Korolyuk AY, Tishchenko MP, Yamalov SM. Forest meadows of the West Siberian Plain and revision of the order *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae*. *Vegetation of Russia*. 2016;29: 67-88. doi: [10.31111/vegus/2016.29.67](https://doi.org/10.31111/vegus/2016.29.67) In Russian
13. Mucina L, Bültmann H, Dierßen K, Theurillat J-P, Raus T, Čarni A, Šumberová K, Willner W, Dengler J, Gavilán García R, Chytrý M, Hájek M, Di Pietro R, Iakushenko D, Pallas J, Daniëls FJA, Bergmeier E, Santos Guerra A, Ermakov N, Valachovič M, Schaminée JHJ, Lysenko T, Didukh YaP, Pignatti S, Rodwell JS, Capelo J, Weber HE, Solomeshch A, Dimopoulos P, Aguiar C, Hennekens SM, Tichý L. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*. 2016;19(1):3-264. doi: [10.1111/avsc.12257](https://doi.org/10.1111/avsc.12257)
14. *Metodicheskiye ukazaniya po ekologicheskoy otsenke kormovykh ugodiy lesostepnoy i stepnoy zon Sibiri po rastitel'nomu pokrovu* [Guidelines for the environmental assessment of forage lands in the forest-steppe and steppe zones of Siberia by vegetation]. Moscow: VNII kormov im. VR Vil'yamsa Publ.; 1974. 246 p. In Russian
15. Korolyuk AY. Ekologicheskiye optimumy rasteniy yuga Sibiri [Ecological optimum of south Siberian plants]. In: *Botanicheskiye issledovaniya Sibiri i Kazakhstana* [Botanical Investigations of Siberia and Kazakhstan]. Vol. 12. Barnaul; Kemerovo: Irbis Publ.; 2006. pp. 3-38. In Russian
16. Zverev AA, Sheremetova SA, Sheremetov RT. Plant indicator values of tolerability for hemeroby as an analytical tool for floristic data using the basin approach. In: *Problems of industrial botany in advanced industrial regions*. Proc. of V Int. Conf. (Kemerovo, Russia, 2-3 October, 2018). Kupriyanov AN, editor. Kemerovo: FITS UUKH SO RAN Publ.; 2018. pp. 20-26. In Russian
17. Lötter MC, Mucina L, Witkowski ETF. The classification conundrum: Species fidelity as leading criterion in search of a rigorous method to classify a complex forest data set. *Community Ecology*. 2013;14(1):121-132. doi: [10.1556/ComEc.14.2013.1.13](https://doi.org/10.1556/ComEc.14.2013.1.13)
18. Willner W, Kuzemko A, Dengler J, Chytrý M, Bauer N, Becker T, Biță-Nicolae C, Botta-Dukát Z, Čarni A, Csiky J, Igić R, Kački Z, Korotchenko I, Kropf M, Krstivojević-Čuk M, Krstonošić D, Rédei T, Ruprecht E, Schratt-Ehrendorfer L, Semenishchenkov Yu, Stančić Z, Vashenyak Yu, Vynokurov D, Janišová M. A higher-level classification of the Pannonian and western Pontic steppe grasslands (Central and Eastern Europe). *Applied Vegetation Science*. 2017;20:143-158. doi: [10.1111/avsc.12265](https://doi.org/10.1111/avsc.12265)
19. Marcenò C, Guarino R, Loidi J, Herrera M, Isermann M, Knollová I, Tichý L, Tzonev RT, Acosta ATR, FitzPatrick Ú, Iakushenko D, Janssen JAM, Jiménez-Alfaro B, Kački Z, Keizer-Sedláková I, Kolomiychuk VP, Rodwell JS, Schaminée JHJ, Šilc U, Chytrý M. Classification of European and Mediterranean coastal dune vegetation. *Applied Vegetation Science*. 2018;21:533-559. doi: [10.1111/avsc.12379](https://doi.org/10.1111/avsc.12379)

Received 14 January 2020; Revised 08 March 2020;

Accepted 09 March 2020; Published 27 March 2020.

Author info:

Korolyuk Andrey Yu, Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, Laboratory of Ecology and Geobotany, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-4646-4698>

E-mail: akorolyuk@rambler.ru

Tishchenko Marina P, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Ecology and Geobotany, Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: tishchenko-1957@mail.ru