

УДК 574.472

doi: 10.17223/19988591/45/4

Н.Н. Лашинский, М.П. Тищенко, А.Ю. Королук

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

Количественный анализ локальных ценофлор степной зоны Северного Казахстана

Исследование выполнено в рамках государственного задания
Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (№ гос. регистрации
AAAA-A17-117012610052-2), а также при частичной финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-05-00908).

Проведен количественный анализ локальных ценофлор трех основных типов растительности дренированных местообитаний на трансекте в широтном направлении через степную зону Северного Казахстана. Для оценки степени сходства / различия локальных ценофлор использовались показатели встречаемости и активности видов. Применены методики расчета коэффициента Серенсена–Чекановского, кластерного анализа и непрямого ДСА-ординации. Полученные данные свидетельствуют о значительной обособленности степных локальных ценофлор от лесных и луговых. Последние две хорошо различаются с учетом активности видов, т.е. более не качественным видовым составом, а фитоценотической ролью конкретных видов. На долготном градиенте степные ценофлоры показывают наибольшие различия между собой. Вероятно, для лесных и луговых ценофлор разница макроклимата нивелируется локальными экологическими условиями.

Ключевые слова: биоразнообразие; ценофлора; ординация растительности; активность видов.

Введение

Поддержание биоразнообразия естественных экосистем – одна из актуальных задач современности как на региональном, так и на планетарном уровне [1]. Наиболее эффективным методом решения этой задачи является ландшафтный подход, когда на определенной территории предметом охраны является вся совокупность экосистем, объединенных макроклиматическими условиями и общностью литогенной основы и закономерно сменяющих друг друга в соответствии с разностями рельефа и напряженностью локальных экологических факторов [2, 3]. Для оптимизации региональной охраны необходима информация не только об общем видовом и экосистемном разнообразии определенной территории, но и о вкладе конкретных экосистем в совокупное биоразнообразие.

Другим аспектом оптимизации территориальной системы особо охраняемых природных территорий в случае широко распространенных биомов является оценка их гомогенности / гетерогенности на долготных и широтных градиентах. При значительной протяженности биома вдоль одного из этих градиентов, особенно в случае отсутствия явных барьеров (крупные водные артерии, горные сооружения и т.п.), возможны два основных сценария. Либо основные характеристики биома остаются неизменными на всем протяжении градиента и любая территория внутри этого ареала будет репрезентативной для всего биома, либо характеристики биома или отдельных его компонентов будут существенно меняться вдоль градиента, так что для сохранения разнообразия экосистем биома потребуется несколько ключевых участков, различных по географическому положению.

Степной биом Северной Евразии претерпел наиболее значительную антропогенную трансформацию на протяжении последних двух столетий [4–6]. Вследствие освоения целинных и залежных земель в середине прошлого века некогда сплошной ареал равнинных степей, особенно в северной части зоны, разбит на множество небольших фрагментов, разделенных обширными пашнями. Трансформации, а то и полному уничтожению, подверглись не только зональные типы растительности, но и весь ландшафтный комплекс, включая растительность интразональных местообитаний. Сохранение последних участков малонарушенных степных ландшафтов и реставрация степей – первостепенные задачи природоохранной деятельности – должны быть основаны на всестороннем исследовании структуры степного ландшафта, его пространственной организации и географической изменчивости [4].

Цель исследования – сравнительная оценка ценофлор различных типов растительности дренированных местообитаний степной зоны Северного Казахстана с помощью количественных методов.

Материалы и методики исследования

Сравнительный анализ ценофлор является одним из методов исследования растительных сообществ, который позволяет установить степень изменения их флористического состава в зависимости от эколого-ценотической обстановки и показать сходство и своеобразие разных ценофлор, развивающихся в сходных климатических условиях [7–10]. Под ценофлорой понимается объединение полных территориальных совокупностей видов растений флористически и экологически однотипных растительных сообществ [11]. По определению В.П. Седельникова [12], ценофлора представляет собой комплекс видов, сформировавшихся и длительное время совместно развивающихся в определенных эколого-ценотических условиях.

Наши исследования проводились в степной зоне Северного Казахстана, в равнинных условиях крайнего юга Западно-Сибирской равнины. Естественный растительный покров исследованной территории характеризуется

довольно частыми «островками» лесов, вкрапленными в фоновую степную растительность богаторазнотравно-дерновиннозлаковых степей [13]. В настоящее время основу ландшафта составляют пахотные земли и залежи различного возраста. Естественная растительность сохранилась в виде небольших изолированных «островков». Нами обследовано четыре ключевых участка, относительно равномерно распределенных в широтном направлении по территории Северного Казахстана: 1 – окрестности (окр.) с. Карабалык Костанайской обл.; 2 – окр. с. Афанасьевка Северо-Казахстанской обл.; 3 – окр. с. Жалтыр Акмолинской обл. и 4 – окр. с. Воскресенка Павлодарской обл. Общая протяженность трансекта составила около 1000 км (рис. 1).



Рис. 1. Расположение ключевых участков на территории Северного Казахстана. Цифрами в кругах обозначены ключевые участки; жирной линией – северная граница степной зоны; пунктирной линией – государственная граница России
[Fig. 1. Geographical position of key sites in Northern Kazakhstan. Key sites are marked by numbers in circles; bold and gray dotted lines reflect the northern ranges of the steppe zone and the state border of Russia, respectively]

Все участки расположены примерно на одной широте, за исключением третьего, расположенного южнее. Отклонение от общей направленности трансекта в данном случае вызвано двумя основными причинами. Во-первых, на широте остальных участков в данном долготном интервале располагается Кокчетавская возвышенность, в растительности которой уже проявляются элементы высотной поясности. Во-вторых, к северу от возвышенности вся территория представлена антропогенно трансформированной растительностью. Небольшие фрагменты естественного растительного покрова в равнинном рельефе представлены только к югу от возвышенности, где и выбран ключевой участок. Растительность ключевых участков на дре-

нированных местообитаниях представлена сочетанием степей на плакорных позициях и лесов в западинах рельефа. Остепненные луга, довольно разнообразны в синтаксономическом отношении [14], расположены по периферии лесов, либо обособленными массивами в небольших и неглубоких западинах. Основу этих сообществ формируют корневищные лугово-степные, луговые и лугово-лесные ксеромезофиты и мезофиты, степные дерновинные злаки обычно занимают подчиненное положение. Обилие лесных «островков» придает ландшафту в целом лесостепной облик, однако, в отличие от лесостепной зоны, где леса представляют зональную растительность [9, 15], здесь они встречаются только в интразональных условиях (в ложбинах, западинах и других понижениях рельефа). Основными лесообразователями выступают *Betula pendula* и *Populus tremula*. Характерной особенностью лесов степной зоны является преобладание в травяном ярусе лугово-степных и степных растений при практически полном отсутствии лесных мезофитов. В литературе подобный ландшафт получил название колючей степи [16] или ложной лесостепи [17].

Сравнение ценофлор проводилось трансектным методом, широко используемым в подобных работах [10, 18–21]. Сравнивались локальные ценофлоры степных, лесных и луговых сообществ на четырех ключевых участках – всего 12 ценофлор. Состав ценофлор определялся по спискам видов, отмеченных в геоботанических описаниях сообществ. В основу работы положено 224 описания (60 описаний степей, 84 – лесов и 80 – лугов), выполненных авторами статьи в 2016 г., и 37 описаний степей, выполненных Н.А. Дулеповой в те же сроки. Описания выполнялись на площадках размером 100 м². Обработка материала проводилась с использованием программы IBIS 7.2 [22]. Для сравнения ценофлор применялся коэффициент Серенсена–Чекановского [23]. Для каждого вида из 12 исследованных ценофлор подсчитывались встречаемость в процентах и активность, которая рассчитывалась как корень из произведения встречаемости на среднее проективное покрытие [24]. В сравнительном анализе использовались виды, имеющие встречаемость 20% и выше и активность выше 10 хотя бы в одной ценофлоре. При выделении характерных видов ценофлор применялись критерии, предложенные немецкими геоботаниками [25, 26] для дифференцирующих видов: дифференцирующий вид должен иметь встречаемость более чем в 2 раза и одновременно более чем на 20% выше, чем в других синтаксонах этого ранга. Непрямая DCA-ординация и кластерный анализ проводились с использованием пакета PAST 2.14 [27]. При проведении кластерного анализа и непрямой экологической ординации в расчет не принимались виды лесного древостоя, так как их учет привел бы к резкому обособлению лесов на графиках и дендрограммах. Учет только подпологовых видов в лесах позволил более детально проанализировать взаимоотношения ценофлор.

Латинские названия растений приведены по сводке С.К. Черепанова [28].

Результаты исследования

Видовое разнообразие зональной ценофлоры степей (245 видов), полученной путем объединения четырех локальных ценофлор, существенно превышает соответствующие показатели луговой (208 видов) и лесной (198 видов) ценофлор. Лесная и луговая ценофлоры близки по богатству видов при небольшом превосходстве ценофлоры лугов. Сходные соотношения наблюдаются и при сравнении локальных ценофлор (табл. 1). Наивысшие показатели отличают степную ценофлору самого южного участка. Для лесной и луговой ценофлор самые высокие показатели отмечены для второго участка.

Таблица 1 [Table 1]

Видовое богатство локальных ценофлор
[Species diversity of local coenofloras]

Ключевые участки [Key sites]	1	2	3	4
Ценофлоры [Coenofloras]				
Степи [Steppes]	129	142	153	126
Луга [Meadows]	113	135	123	125
Леса [Forests]	109	139	103	102

Своеобразие сравниваемых ценофлор подчеркивается числом видов, встреченных только в одной из них. Только в степных ценофлорах отмечено 109 видов, что составляет 44,5% от общего видового разнообразия степной ценофлоры. Доля видов, отмеченных только для луговых или лесных ценофлор, гораздо ниже (14,6 и 13,1% соответственно). Своеобразие степной ценофлоры обусловлено преимущественно ксерофитами (*Eremogone koriniana*, *Erysimum hieracifolium*, *Senecio ferganensis*, *Seseli ledebourii* и др.), не встречающимися в интразональных более влажных местообитаниях, где локализуется лесная и луговая растительность. Особенность луговой ценофлоры связана преимущественно с сорными видами, характерными для пастбищ (*Cynoglossum officinale*, *Dracocephalum nutans*, *Echium vulgare*, *Picris hieracioides*, *Rumex confertus*), а также с растениями сырых засоленных лугов (*Alopecurus arundinaceus*, *Artemisia laciniata*, *Cenolophium denudatum*, *Hordeum brevisubulatum*, *Juncus atratus*, *Plantago cornuti*, *Ptarmica impatiens*, *Sonchus arvensis*, *Stachys palustris*, *Veronica longifolia*). Лесная ценофлора отличается участием деревьев и кустарников (*Betula pendula*, *Lonicera tatarica*, *Malus baccata*, *Rhamnus cathartica*, *Salix bebbiana*, *S. caprea*) и видов переувлажненных местообитаний (*Filipendula ulmaria*, *Carex omskiana*, *C. riparia*). Большинство из отмеченных видов встречаются только в одной-двух локальных ценофлорах или же имеют невысокую встречаемость во всех локальных ценофлорах одного типа растительности.

Более информативным представляется анализ ценофлор по встречаемости видов, когда в качестве характерных рассматриваются те виды, встреча-

емость которых в одном из типов ценофлор достоверно выше (более чем в 2 раза и одновременно более чем на 20%), чем в остальных. В этом случае рассматривались только виды, встречаемость которых хотя бы в одной из локальных ценофлор равна или более 20%.

Прежде всего обращает на себя внимание большая группа видов, имеющих высокую встречаемость во всех исследованных локальных ценофлорах (20 видов). Группа образована совокупностью луговых (*Astragalus danicus*, *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Stellaria graminea*) и лугово-степных (*Artemisia pontica*, *Carex praecox*, *C. supina*, *Festuca rupicola*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galatella biflora*, *Galium ruthenicum* и др.) видов, а также видов с широкой амплитудой по фактору увлажнения (*Calamagrostis epigeios*, *Phlomis tuberosa*, *Poa angustifolia*). Следующая по объему (17 видов) группа объединяет виды, распространенные по всему трансекту в лесных и луговых ценофлорах. В нее вошли диагностические виды лугового класса *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 (*Galium boreale*, *Sanguisorba officinalis*, *Vicia cracca*), порядка лесных лугов *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* Ermakov et al. 1999 (*Hieracium umbellatum*, *Lupinaster pentaphyllus*) и другие виды, обычные в лесах и имеющие оптимальные условия обитания на опушках (*Filipendula stepposa*, *Inula salicina*, *Kadenia dubia*, *Serratula coronata*, *Seseli libanotis*), а также кустарник *Rosa majalis* и подрост осины – обычные компоненты лесов и опушечных лугов. Для степных ценофлор высокую встречаемость, достоверно превышающую встречаемость этих же видов в ценофлорах других типов растительности, показали основные доминанты степных сообществ (*Stipa capillata* и *S. zaleskii*) и типичные ксерофиты, такие как *Artemisia nitrosa*, *Helictotrichon desertorum*, *Seseli ledebourii*, *Sisymbrium polymorphum*, *Verbascum phoeniceum* и др. Всего высококонстантных видов степей оказалось 10. Пять видов характерны для луговых и степных ценофлор. Это преимущественно виды степного класса *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947, обычные на остепненных лугах (*Euphorbia microcarpa*, *Galatella angustissima*, *Potentilla canescens*, *P. humifusa*, *Stipa pennata*). Для лугов также отмечено пять характерных видов. Три из них (*Rumex thyrsoiflorus*, *Taraxacum officinale* и *Thalictrum simplex*) встречаются во всех луговых ценофлорах, а *Silaum silaus* и *Stipa tirsia* отсутствуют в восточной части Северного Казахстана. Лесным ценофлорам свойственны только четыре характерных вида, из которых два (*Betula pendula* и *Populus tremula*) – доминанты древесного яруса и два – травянистые мезофиты (*Rubus saxatilis* и *Solidago virgaurea*).

Сравнение ценофлор по встречаемости видов показало наличие большой группы видов, высококонстантных во всех ценофлорах. Хорошо прослеживается также высокое своеобразие степных ценофлор и совокупности лесных и луговых. Луговые и лесные ценофлоры по отдельности обладают небольшим числом характерных видов. Помимо различия по типам растительности, прослеживаются некоторые изменения во встречаемости видов

на долготном градиенте. Такие виды, как *Cerasus fruticosa*, *Lathyrus tuberosus*, *Silaum silaus*, *Stipa tirsia*, *Veronica prostrata*, *Xanthoselinum alsaticum* и др., отсутствуют в восточной части трансекта, тогда как *Artemisia abrotanum*, *A. glauca*, *Glycyrrhiza uralensis* и *Veronica spicata* появляются только здесь. Для многих видов отмечается смещение их в более влажные местообитания по мере продвижения с запада на восток. Так, *Artemisia austriaca*, *A. dracunculus*, *Achillea nobilis* и *Festuca valesiaca* в западной части трансекта характеризуют степные ценофлоры, а на востоке часто встречаются во всех типах ценофлор. *Adonis wolgensis* и *Scorzonera purpurea* на западе присутствуют только в степных ценофлорах, а на востоке – преимущественно в луговых. *Achillea asiatica*, *Lathyrus pratensis*, *Ranunculus polyanthemus*, *Trommsdorffia maculata* и *Vicia cracca* на западе характерны для всех типов ценофлор, а на востоке – преимущественно или исключительно для лесных и луговых. Аналогичный тренд снижения встречаемости в степных ценофлорах с запада на восток наблюдается и для наиболее распространенных корневищных злаков *Calamagrostis epigeios* и *Poa angustifolia*.

Небольшое число видов показало высокую встречаемость только на одном или двух ключевых участках. Так, для лесных ценофлор двух крайних западных участков с высокой встречаемостью отмечены *Betula pubescens* и *Carex disticha*, для второго ключевого участка высокой встречаемостью в составе лесной и луговой ценофлор отличаются *Brachypodium pinnatum*, *Campanula bononiensis*, *Melampyrum cristatum* и *Vicia sepium*. Также для каждой из локальных степных ценофлор характерны группы из 5–10 видов, имеющих высокую встречаемость только в составе данной ценофлоры. Интересно распределение видов *Falcaria vulgaris* и *Peucedanum morisonii*. Если первый встречается в составе всех ценофлор первого и третьего ключевых участков, то второй вид имеет аналогичную встречаемость на втором и четвертом ключевых участках.

Помимо простого сравнения 12 исследованных ценофлор по присутствию и встречаемости видов, нами использованы расчетные показатели – коэффициент Серенсена–Чекановского, показывающий степень сходства/различия сравниваемых флор и активность вида, отражающая, по выражению Б.А. Юрцева, степень преуспевания вида в сообществе [29]. В табл. 2 в виде полуматрицы представлены расчетные значения коэффициента Серенсена–Чекановского для всех исследованных ценофлор.

На долготном градиенте наибольшее сходство обнаруживают лесные ценофлоры. Коэффициент попарного сходства между ними изменяется от 0,90 до 0,76. Самые высокие значения коэффициента получены между двумя западными ценофлорами, а также между двумя восточными, что подчеркивает различия лесов на долготном градиенте. Однако минимальное значение коэффициента для лесных ценофлор (0,76) отмечено между крайним западным и крайним южным участками. Луговые ценофлоры показывают промежуточные значения коэффициента сходства (0,83–0,71). Как и в случае

лесов, наибольшее значение отмечается между двумя западными участками (0,83), однако восточные участки показывают лишь средние значения (0,74). Минимальное значение коэффициента (0,71) получено для крайнего южного участка и участка 2. Самые низкие значения коэффициента (0,74–0,53) характеризуют степные ценофлоры. Как и для остальных типов растительности, наибольшие значения коэффициента рассчитаны для двух западных ценофлор. Минимальное сходство для степных ценофлор отмечено между западными и крайним южным, а также между крайним западным и крайним восточным участками.

Таблица 2 [Table 2]

Сравнение ценофлор по коэффициенту Серенсена–Чекановского
[Comparison of coenofloras using Sørensen-Chekanovskiy Index]

Ценофлоры [Coenofloras]	лес 1 [forest 1]	лес 2 [forest 2]	лес 3 [forest 3]	лес 4 [forest 4]	луг 1 [meadow 1]	луг 2 [meadow 2]	луг 3 [meadow 3]	луг 4 [meadow 4]	степь 1 [steppe 1]	степь 2 [steppe 2]	степь 3 [steppe 3]	степь 4 [steppe 4]
лес 1 [forest 1]	1,00											
лес 2 [forest 2]	0,90	1,00										
лес 3 [forest 3]	0,76	0,79	1,00									
лес 4 [forest 4]	0,79	0,80	0,82	1,00								
луг 1 [meadow 1]	0,79	0,71	0,66	0,65	1,00							
луг 2 [meadow 2]	0,78	0,81	0,65	0,66	0,83	1,00						
луг 3 [meadow 3]	0,70	0,61	0,68	0,62	0,78	0,71	1,00					
луг 4 [meadow 4]	0,69	0,66	0,65	0,79	0,74	0,71	0,74	1,00				
степь 1 [steppe 1]	0,44	0,37	0,44	0,44	0,56	0,45	0,60	0,54	1,00			
степь 2 [steppe 2]	0,49	0,45	0,53	0,52	0,64	0,57	0,64	0,64	0,74	1,00		
степь 3 [steppe 3]	0,30	0,25	0,41	0,35	0,41	0,29	0,46	0,41	0,53	0,61	1,00	
степь 4 [steppe 4]	0,39	0,36	0,46	0,51	0,49	0,40	0,53	0,63	0,63	0,74	0,73	1,00

При сравнении коэффициентов сходства между ценофлорами различных типов растительности наибольшие величины получены для лесных и луговых ценофлор (0,81–0,61). Ценофлора лесов крайнего западного участка обнаруживает больше сходства с ценофлорой лугов этого же участка, чем с лесными ценофлорами на востоке. Такая же закономерность наблюдается и для участка 2. Самая южная ценофлора лесов во всех случаях имеет коэффициенты сходства с лесными ценофлорами выше, чем с луговыми, а крайняя восточная лесная ценофлора ближе по коэффициенту сходства к лугам того

же ключевого участка, чем к лесам крайнего западного участка. Луговые ценофлоры во всех случаях обнаруживали большее сходство с ценофлорами лесов, чем с ценофлорами степей. Самые низкие значения коэффициента отмечены для степных ценофлор в сравнении с лесными (0,25–0,53).

В целом коэффициент Серенсена–Чекановского показывает высокое сходство лесных ценофлор между собой и разнообразие степных зональных ценофлор. Луговые ценофлоры показывают большее сходство с лесными, нежели со степными ценофлорами. По ключевым участкам наиболее контрастны ценофлоры различных типов растительности на южном участке. Для крайнего восточного участка отмечается наибольшее сходство лесных, степных и луговых ценофлор. Прослеживается разница между ценофлорами всех типов растительности на долготном градиенте, где наибольшие значения коэффициента отмечены для двух западных участков. Не менее отчетливая разница наблюдается и между западными и крайним южным участками для ценофлор всех типов растительности.

Активность вида позволяет учитывать не только факт его присутствия в составе определенной ценофлоры, но и степень его «преуспеяния», косвенно отражающую как оптимальность условий существования для данного вида, так и его фитоценотическую значимость. Показатель активности вида зависит от встречаемости и среднего обилия вида в определенном типе сообщества или ландшафта. Поскольку для оценки встречаемости и обилия используются различные шкалы и подходы, показатель активности не имеет размерности и изменяется в различных пределах, в зависимости от выбранных шкал. В нашем случае встречаемость рассчитывалась в процентах, а обилие оценивалось по величине проективного покрытия вида в фитоценозе, также выраженной в процентах. Соответственно пределы изменчивости показателя активности в нашем случае составили от 0 до 100. За пороговое значение нами принят показатель активности 10. Виды с меньшей активностью рассматривались как малоактивные и не включены в анализ. Сравнение видов по показателю их активности в составе ценофлор различных типов растительности показало, что среднюю активность больше 10 хотя бы в одном типе ценофлор имеют 20 видов. Из них нет ни одного, который проявлял бы высокую активность во всех типах ценофлор (табл. 3).

В степях высокую активность имеют 3 вида ковылей (*Stipa capillata*, *S. pennata* и *S. zalesskii*). Встречаемость *Stipa pennata* на лугах даже выше, чем в степях, но на лугах он никогда не доминирует и активность его более низкая. Наибольшей активностью на лугах отличаются 5 видов: *Bromopsis inermis*, *Filipendula stepposa*, *Galatella biflora*, *Glycyrrhiza uralensis*, *Peucedanum morisonii*, причем высокую активность они проявляют не во всех луговых ценофлорах, а, как правило, на 1–2 участках. Ни один из этих видов не относится к видам луговых ценофлор, выделенным по показателю высокой встречаемости. Они обычны и в других типах ценофлор в широком или узком географическом диапазоне, но именно на лугах выступают доминирующими.

нантами, а в лесных и степных фитоценозах снижают свое обилие. Наибольшую активность в лесах имеют 6 видов: доминирующие виды древостоя (*Betula pendula* и *Populus tremula*), осоки *Carex praecox* и *C. supina*, которые часто являются доминантами травяного яруса остепненных лесов, лугово-лесной вид *Rubus saxatilis*, обильный в нижнем ярусе лесных сообществ, и кустарник *Rosa majalis*. Высокой активностью в степных и луговых сообществах отличаются *Festuca rupicola*, *Filipendula vulgaris* и *Fragaria viridis*, а в лесных и луговых – *Artemisia pontica*, *Calamagrostis epigeios* и *Poa angustifolia*.

Таблица 3 [Table 3]

**Распределение значений активности по локальным ценофлорам
для высокоактивных видов
[Distribution of activeness values for highly active species among local coenofloras]**

Ключевые участки [Key sites]	Степи [Steppes]					Луга [Meadows]					Леса [Forests]				
	1	2	3	4	Средняя [Average]	1	2	3	4	Средняя [Average]	1	2	3	4	Средняя [Average]
<i>Stipa zalesskii</i>	49	31	12	35	31,75	0	0	0	1	0,25	0	0	0	0	0
<i>Stipa capillata</i>	21	28	24	13	21,5	0	0	9	1	2,5	0	0	0	0	0
<i>Stipa pennata</i>	20	18	0,2	4	14	10	9	11	6	9	2	0	0	0	0,5
<i>Glycyrrhiza uralensis</i>	0,2	0	6	18	8	0	2	16	42	15	0	0	3	4	1,75
<i>Bromopsis inermis</i>	2	9	3	8	5,5	17	11	26	1	13,75	1	3	13	1	4,5
<i>Peucedanum morisonii</i>	0	21	0	11	8	0	30	0	22	13	0	9	0	9	4,5
<i>Filipendula stepposa</i>	0,2	1	0	0	0,33	7	21	8	10	11,5	9	9	1	4	5,75
<i>Galatella biflora</i>	3	5	5	5	4,5	11	10	15	7	10,75	9	9	5	9	8
<i>Betula pendula</i>	0	0	0	0	0	2	2	2	1	1,75	70	76	77	71	73,5
<i>Populus tremula</i>	0	0	0	0	0	1	3	5	5	3,5	22	13	31	15	20,25
<i>Carex praecox</i>	16	8	5	10	9,75	2	1	3	14	5	18	8	21	23	17,5
<i>Rubus saxatilis</i>	0	0	0	0	0	0	11	0	0,2	3,67	20	27	8	8	15,75
<i>Rosa majalis</i>	0,2	0,2	0	1	0,5	5	5	12	9	7,75	17	13	9	11	12,5
<i>Carex supina</i>	5	6	4	8	5,75	2	0	4	3	2,25	8	4	20	15	11,75
<i>Fragaria viridis</i>	18	19	1	11	12,25	32	30	26	26	28,5	8	5	1	5	4,75
<i>Filipendula vulgaris</i>	20	14	11	10	13,75	17	29	20	11	19,25	10	7	4	6	6,75
<i>Festuca rupicola</i>	1	24	29	28	20,5	21	15	31	1	17	9	8	11	2	7,5
<i>Calamagrostis epigeios</i>	6	12	5	5	7	40	37	39	55	42,75	23	33	29	49	33,5
<i>Poa angustifolia</i>	0,2	5	1	3	3	36	18	13	24	22,75	14	11	12	20	14,25
<i>Artemisia pontica</i>	15	14	6	5	10	19	6	26	12	15,75	11	10	11	11	10,75

Примечание. Рамками выделены группы высокоактивных видов для соответствующих ценофлор.

[Note. Groups of highly active species for the corresponding coenofloras are in frames].

Таким образом, анализ распределения высокоактивных видов позволил выделить группы видов, характерные для каждого из трех типов растительности, а также группы видов, объединяющие степные ценофлоры с луговыми и луговые с лесными.

Методом кластерного анализа с использованием метода Уорда построена дендрограмма для локальных ценофлор с учетом встречаемости видов (рис. 2).

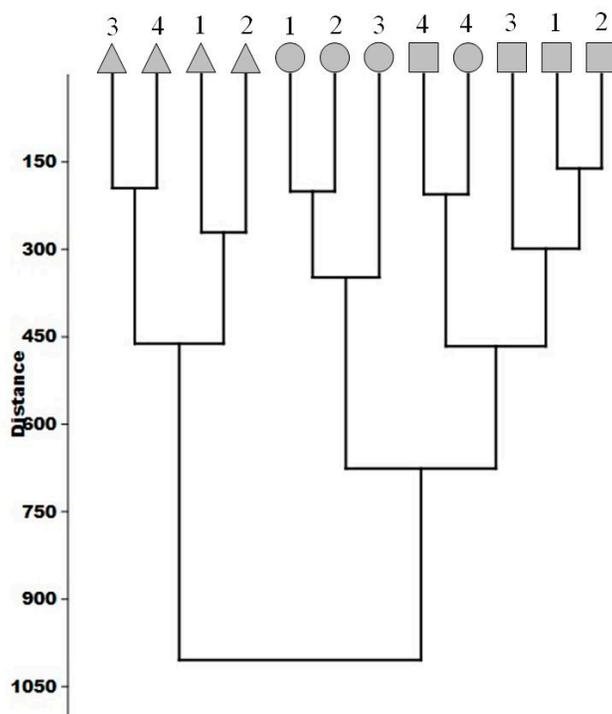


Рис. 2. Дендрограмма сходства / различия локальных ценофлор с учетом встречаемости видов (метод Уорда). Здесь и далее треугольниками отмечены степи, кружками – луга, а квадратами леса. Цифрами обозначены номера ключевых участков [Fig. 2. Similarity dendrogram of local coenofloras based on species occurrence (Ward's method). Hereafter, steppes are marked by triangles, meadows by circles, and forests by squares. Key sites are numbered]

На самом низком уровне в ней выделяются два кластера – степных ценофлор и объединенный кластер лугов и лесов. На следующем уровне объединенный лугово-лесной кластер разделяется на 2 кластера луговых и преимущественно лесных ценофлор. Далее каждый из кластеров делится по географическому принципу с выделением кластеров западных лесных и луговых ценофлор. На этом же уровне обособленный кластер степей разделяется на два кластера восточных и западных участков. Дендрограмма иллюстрирует большую обособленность степных ценофлор и относительную

близость луговых и лесных. Все исследованные ценофлоры показывают различия в связи с их географическим положением, более отчетливые в случае степных ценофлор.

DCA-ординация локальных ценофлор по встречаемости также показала, что степные ценофлоры хорошо обособлены в пространстве двух первых осей, в то время как луговые и лесные образуют общий массив (рис. 3).

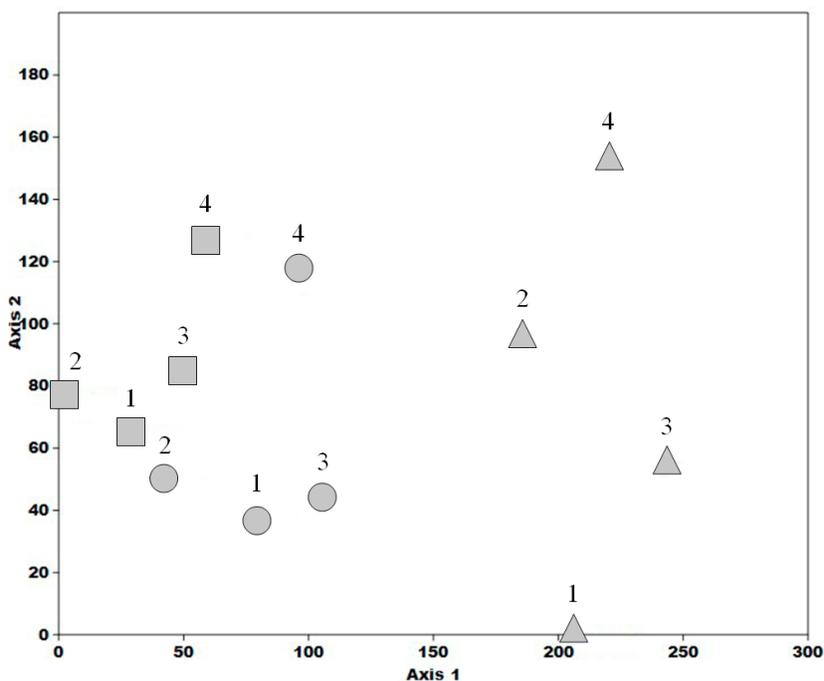


Рис. 3. DCA-ординация локальных ценофлор по встречаемости видов
[Fig. 3. DCA-ordination of local coenofloras by species occurrence]

Если провести кластерный анализ и непрямую ординацию локальных ценофлор с учетом активности видов, то картина получается несколько иная. Дендрограмма и в этом случае показывает более тесную связь между собой лесных и луговых ценофлор, но на более высоком уровне сходства разделение лесных и луговых ценофлор происходит более отчетливо. На самом высоком уровне обособляются кластеры по географическому положению (рис. 4).

На схеме ординации ценофлоры различных типов растительности тоже хорошо отделяются друг от друга, при этом луговые ценофлоры занимают промежуточное положение между степными и лесными (рис. 5).

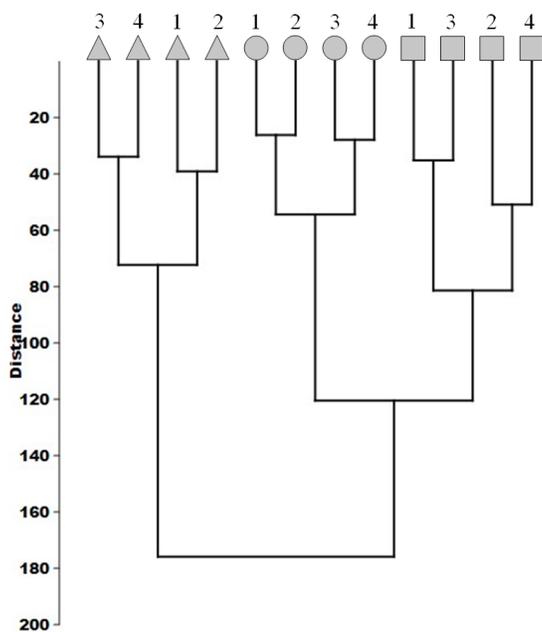


Рис. 4. Дендрограмма сходства / различия локальных ценофлор с учетом активности видов (метод Уорда)
 [Fig. 4. Similarity dendrogram of local coenofloras based on species activeness (Ward's method)]

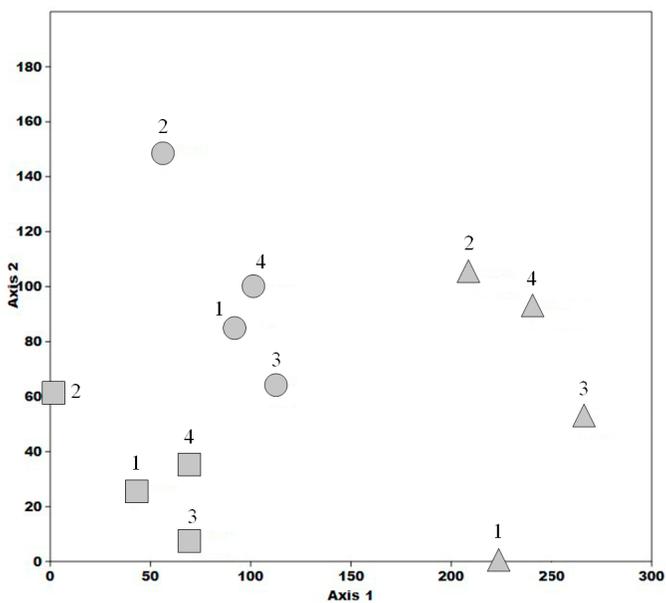


Рис. 5. DCA-ординация локальных ценофлор по активности видов
 [Fig. 5. DCA-ordination of local coenofloras by species activeness]

Таким образом, кластерный анализ и непрямая экологическая ординация показали, что степные ценофлоры существенно отличаются от луговых и лесных, сходных между собой по видовому составу. Две последние ценофлоры достаточно четко дифференцируются, если использовать показатель активности видов, т.е. лесные и луговые ценофлоры при известной общности видового состава различаются по доминантам и активным видам.

Обсуждение результатов исследования

В рамках настоящего исследования мы не ставили целью максимально полно выявить состав локальных ценофлор. Однако одновременный сбор материалов по единой методике и одним коллективом исследователей обеспечил хорошую сравнимость полученных данных. Несколько большее количество включенных в анализ степных описаний (97 по сравнению с 84 для лесов и 80 для лугов) не приводит к существенному искажению результатов исследования, хотя, возможно, является одной из причин относительно высокого видового разнообразия степной ценофлоры. Наряду с этим есть и ряд естественных факторов, объясняющих видовое богатство зональных степей. В естественном, не преобразованном человеком ландшафте, степи занимали главенствующее положение в плакорных условиях, встречаясь в широкой амплитуде локальных экологических факторов. Это разнообразие местных условий, равно как и площадь, занимаемая степными фитоценозами в ландшафте, способствовали поддержанию высокого видового разнообразия степей. Зональные климатические условия благоприятны как для видов лугово-степных, так и для настоящих степных ксерофитов. Высокое видовое богатство зональных степей севера степной зоны нашло свое отражение даже в их наименовании – богаторазнотравно-дерновиннозлаковые степи [15]. Лесные сообщества в зоне степей находятся на северном пределе распространения лесов в равнинных внутриконтинентальных районах. Они приурочены к строго определенным местообитаниям и имеют естественно фрагментированный ареал, состоящий из мелких изолированных участков («колков»). Ограниченная площадь, изоляция небольших участков и узкая экологическая амплитуда пригодных условий существования ограничивают разнообразие видов в составе лесных сообществ. Луговая ценофлора по показателю видового разнообразия занимает промежуточное положение, приближаясь более к лесам, нежели к степям. В этом находит свое отражение топологическая и экологическая близость лесов и лугов севера степной зоны, где лесной и луговой типы растительности являются интразональными, приуроченными к западинам рельефа с более благоприятными условиями увлажнения по сравнению с плоскими водоразделами, занятыми степями. Довольно часто луговые и лесные сообщества связаны также единством сукцессионного процесса, когда под воздействием палов и выпаса происходит сокращение лесных массивов и замена их вторичными длительно производными лугами.

Своеобразие степной ценофлоры подчеркивается совокупностью видов, встречающихся исключительно или преимущественно в ее составе. Эта совокупность в степях представлена настоящими ксерофитами и галотолерантными видами (*Artemisia nitrosa*). Лесная ценофлора отличается высоким постоянством или исключительным участием видов древесных и кустарниковых жизненных форм. Кроме того, только в составе этой ценофлоры отмечен ряд видов переувлажненных местообитаний (*Filipendula ulmaria*, *Carex omskiana*, *C. riparia*), присутствие которых связано с исключительным распространением лесов в западинах рельефа. В случае глубоких западин при близком к поверхности залегании грунтовых вод центральную часть западины занимает низинное болото, элементы флористического состава которого проникают под полог леса, непосредственно контактирующего с болотным сообществом. Специфику луговой ценофлоры составляют виды лугов пастбищного использования и галотолерантные растения сырых лугов. При этом гораздо большая совокупность видов является общей для лесной и луговой ценофлор в отличие от ценофлоры степей. Этот блок образован видами настоящих и лесных лугов, а также видами лесных опушек. В определенной мере можно говорить о едином лесо-луговом флористическом комплексе, характерном для интразональных местообитаний равнинной части севера степной зоны. Основные различия между луговой и лесной ценофлорами выявились при анализе активности видов, т.е. связаны со структурой и доминантами сообществ.

Большой блок видов является общим для всех исследованных ценофлор, отражая их зональную специфику. Давление зонального окружения на интразональные комплексы, особенно при небольшой размерности участков последних, приводит к проникновению лугово-степных видов с широкой экологической амплитудой под полог леса, где они нередко являются доминантами и субдоминантами сообществ (*Calamagrostis epigeios*, *Carex supina*, *Poa angustifolia* и др.).

Все исследованные ценофлоры показали существенные изменения на долготном градиенте. В наибольшей степени различия локальных ценофлор проявились для степей. Ранее аналогичный результат получен при сравнении локальных ценофлор лесостепной зоны Северной Азии [10]. Учитывая, что большинство ключевых участков расположено на одной широте и в сходных почвенно-грунтовых условиях, основным фактором, определяющим различие участков на долготном градиенте, выступает степень континентальности климата, выражающаяся в возрастании контраста сезонных температур и уменьшении влагообеспеченности местообитаний. Для некоторых видов, имеющих западные либо восточные границы ареалов на трансекте, эти границы могут быть обусловлены историческими причинами. Однако в большинстве случаев наблюдается реакция растений на изменение климатических условий. Это подтверждается и фактом того, что многие виды в направлении с запада на восток переходят из состава степных ценофлор в

луговые или даже лесные либо увеличивают встречаемость в более мезофитных ценофлорах, снижая ее в степных. Другими словами, здесь наблюдается известное правило зональной смены стадий [30] – только в направлении с запада на восток в связи с продвижением внутрь континента. Роль влагообеспеченности местообитаний в дифференциации локальных ценофлор подчеркивается и минимальными значениями коэффициентов сходства для всех локальных ценофлор третьего ключевого участка, расположенного южнее остальных в более засушливых условиях. Зональные степные сообщества этого участка представлены более ксерофитными вариантами степей, которые характеризуются низкой встречаемостью или отсутствием ряда лугово-степных мезоксерофитов и видов, приуроченных преимущественно к богаторазнотравно-дерновиннозлаковым настоящим степям (*Artemisia latifolia*, *A. pontica*, *Carex praecox*, *Fragaria viridis*, *Phleum phleoides*, *Stipa pennata* и др.). Меньшая, по сравнению с зональными степными ценофлорами, чувствительность лесных и луговых ценофлор к изменениям на долготном градиенте объясняется компенсирующим влиянием местных экологических условий в интразональных местообитаниях. В связи с накоплением снега и аккумуляцией талых вод в период снеготаяния западины поддерживают более благоприятный режим увлажнения, который снижает эффект усиления континентальности на широтном трансекте.

Помимо общих климатических трендов, на показатели локальных ценофлор влияют местные условия конкретных ключевых участков. Так, для второго ключевого участка все локальные ценофлоры характеризуются более мезофитным составом. Только для этого участка отмечена высокая встречаемость в составе лесной и луговой ценофлор настоящих мезофитов: *Brachypodium pinnatum*, *Melampyrum cristatum* и *Vicia sepium*. Эти данные хорошо согласуются с географическим положением участка в долине р. Ишим по правому берегу. На востоке участок граничит с Кокчетавской возвышенностью. Учитывая преобладающее западное направление ветров, р. Ишим можно рассматривать как дополнительный источник атмосферного увлажнения. Наличие низкогорного поднятия на востоке приводит к подъему и охлаждению воздушных масс над территорией участка, что обеспечивает увеличение количества атмосферных осадков. Совокупность этих воздействий создает местные условия повышенной влагообеспеченности, даже по сравнению с более западно расположенным участком, что и отражается в составе локальных ценофлор. Распределение некоторых видов в локальных ценофлорах, как, например, *Falcaria vulgaris* и *Peucedanum morisonii*, не имеет явной экологической интерпретации и может быть вызвано воздействием случайных либо не учтенных в настоящем исследовании факторов.

Различия локальных ценофлор показывают, что, несмотря на высокие коэффициенты сходства, каждая из них характеризуется качественными и количественными отличиями и вносит уникальный вклад в общее разнообразие степного биома Северного Казахстана.

Выводы

1. Зональная ценофлора степей равнинной части Северного Казахстана отличается высоким видовым разнообразием по сравнению с ценофлорами интразональных типов растительности.

2. Ценофлоры лесных и луговых сообществ, развивающихся в интразональных, близких по экологии условиях в северной части степной зоны, имеют сходный видовой состав, но хорошо дифференцируются по активным видам.

3. На долготном градиенте наблюдаются существенные изменения состава и структуры локальных ценофлор, особенно отчетливые для зонального степного типа растительности.

4. Выявлена тенденция к сокращению с запада на восток постоянства и обилия ряда видов, преимущественно ксеромезофитов, в открытых травяных сообществах и перехода их под полог леса, что может быть связано с нарастанием сухости и континентальности климата во внутриконтинентальных районах.

5. Для сохранения и восстановления степного биома равнинной части Северного Казахстана необходимо создание сети охраняемых территорий ландшафтного уровня, распределенных на долготном градиенте.

Литература

1. Национальная стратегия сохранения биоразнообразия в России. М. : Министерство природных ресурсов РФ, 2002. 129 с.
2. Гродзинский М.Д. Основы ландшафтной экологии. Киев : Вища школа, 1993. 222 с.
3. Hector A., Joshi J., Lawler S.P., Spehn E.M., Wilby A. Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning // *Oecologia*. 2001. Vol. 129, № 4. PP. 624–628. doi: [10.1007/s004420100759](https://doi.org/10.1007/s004420100759)
4. Werger M.J.A., Staalduinen M. van Eurasian Steppes. Ecological problems and livelihoods in a changing world. Heidelberg : Springer, 2012. 565 p.
5. Dengler J., Janisova M., Török P., Wellstein C. Biodiversity of Palaearctic grasslands: a synthesis // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2014. Vol. 182. PP. 1–14. doi: [10.1016/j.agee.2013.12.015](https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.12.015)
6. Wesche K., Ambarlı D., Kamp J., Török P., Treiber J., Dengler J. The Palaearctic steppe biome: a new synthesis. *Biodiversity and Conservation*. 2016. Vol. 25, Iss. 12. PP. 2197–2231. doi: [10.1007/s10531-016-1214-7](https://doi.org/10.1007/s10531-016-1214-7)
7. Roleček J., Čornej I.I., Tokarjuk A.I. Understanding the extreme species richness of semi-dry grasslands in east-central Europe: a comparative approach // *Preslia*. 2014. Vol. 86. PP. 13–34.
8. Тищенко М.П., Королюк А.Ю. Особенности лугов подтаежной подзоны Западно-Сибирской равнины в связи с их предыдущим хозяйственным использованием // *Сибирский экологический журнал*. 2015. № 3. С. 345–354. doi: [10.15372/SEJ20150302](https://doi.org/10.15372/SEJ20150302)
9. Макунина Н.И. Растительность лесостепи Западно-Сибирской равнины и Алтае-Саянской горной области. Новосибирск : Гео, 2016. 184 с.
10. Lashchinskiy N.N., Korolyuk A. Yu., Makunina N.I., Anenkhonov O.A. Longitudinal changes in species composition of forests and grasslands across the North Asian forest steppe zone // *Folia Geobotanica*. 2017. Vol. 52, № 2. PP. 175–197. doi: [10.1007/s12224-016-9268-6](https://doi.org/10.1007/s12224-016-9268-6)

11. Юрцев Б.А., Камелин Р.В. Очерк системы основных понятий флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики : материалы II раб. совещ. по сравнительной флористике (Неринга, 1983 г.). Л. : Наука, 1987. С. 242–266.
12. Седелников В.П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск : Наука, 1988. 223 с.
13. Исаченко Т.И., Рачковская Е.И. Основные зональные типы степей Северного Казахстана // Растительность степей Северного Казахстана : тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. М. ; Л., 1961. Вып. 13. С. 133–397.
14. Тищенко М.П. Синтаксономия остепненных лугов Северного Казахстана // Растительный мир Азиатской России. 2018. № 2 (30). С. 43–65. doi: [10.21782/RMAR1995-2449-2018-2\(43-65\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-2(43-65))
15. Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. Степи Евразии. Л. : Наука, 1991. 146 с.
16. Борисова И.В., Исаченко Т.И., Рачковская Е.И. О лесостепи в Северном Казахстане // Ботанический журнал. 1957. Т. 42, № 5. С. 677–690.
17. Горшенин К.П. Почвы южной части Сибири. М. : Изд-во АН СССР, 1955. 592 с.
18. Qian H., Klinka K., Kayahara G.J. Longitudinal patterns of plant diversity in the North American boreal forest // Plant Ecology. 1998. Vol. 138, № 2. PP. 161–178.
19. Chytrý M., Danihelka J., Ermakov N., Hájek M., Hájková P., Kočí M., Kubešová S., Lustyk P., Otýpková Z., Popov D., Roleček J., Řezníčková M., Šmarda P., Valachovič M. Plant species richness in continental southern Siberia: effects of pH and climate in the context of the species pool hypothesis // Global Ecology and Biogeography. 2007. Vol. 16, № 5. PP. 668–678. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00320.x>
20. Coop J.D., Givnish T.J. Gradient analysis of reversed treelines and grasslands of the Valles Caldera, New Mexico // Journal of Vegetation Science. 2007. Vol. 18. PP. 43–54.
21. Illyes E., Chytrý M., Botta-Dukát Z., Jandt U., Škodová I., Janišová M., Willner W., Hájek O. Semi-dry grasslands along a climatic gradient across Central Europe: vegetation classification with validation // Journal of Vegetation Science. 2007. Vol. 18. PP. 835–846.
22. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск : ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
23. Sørensen T. A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons // Biologiske Skrifter. 1948. Vol. 5. PP. 1–34.
24. Малышев Л.И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Ботанический журнал. 1973. Т. 58, № 11. С. 1581–1602.
25. Dengler J. Zwischen Estland und Portugal-Gemeinsamkeiten und Unterschiede der Phytodiversitätsmuster europäischer Trockenrasen // Tuexenia. 2005. Vol. 25. PP. 387–405.
26. 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, № 2–3. PP. 117–154. doi: [10.1127/0340-269X/2010/0040-0377](https://doi.org/10.1127/0340-269X/2010/0040-0377)
27. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // Palaeontol. Electron. 2001. Vol. 4, № 1. PP. 1–9.
28. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. : Мир и семья-95, 1995. 991 с.
29. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л. : Наука, 1968. 235 с.
30. Бей-Биенко Г.Я. Смена местообитания наземными организмами как биологический принцип // Журнал общей биологии. 1966. Т. 27, № 1. С. 3–11.

Поступила в редакцию 05.12.2018 г.; повторно 07.02.2019 г.;
принята 15.02.2019 г.; опубликована 21.03.2019 г.

Авторский коллектив:

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

E-mail: nml630090@gmail.com

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: tishenko-1957@mail.ru

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).

E-mail: akorolyuk@rambler.ru

For citation: Lashchinskiy NN, Tishchenko MP, Korolyuk AYU. Quantitative analysis of local coenofloras in the steppe zone of Northern Kazakhstan. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:69-90. doi: 10.17223/19988591/44/4 In Russian, English Summary

Nikolay N. Lashchinskiy, Marina P. Tishchenko, Andrey Yu. Korolyuk

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

Quantitative analysis of local coenofloras in the steppe zone of Northern Kazakhstan

The steppe biome became one of the most anthropogenically transformed biomes during the last two centuries. Nowadays, it is a landscape of small “islands” covered by natural vegetation and surrounded by vast areas of ploughed land. Conservation and restoration of natural steppe vegetation is one of the main tasks for conservation activity. It should be based on a good scientific understanding of steppe landscape structure and geographical variability. The main aim of this research was to compare floristic composition of different vegetation types on well-drained habitats in the steppe zone of Northern Kazakhstan with quantitative methods. Our research was carried out in the steppe zone of Northern Kazakhstan. The four key sites were established along an almost 1000 km-long transect between 53°27' and 51°33' N and 61°51' and 76°41' E (See Fig. 1). At least 60 relevés were made for three main vegetation types, namely steppes, meadows, and forests at each site. Based upon these data, we compiled 12 species lists for three vegetation types in each of the key sites. These lists were compared using Sørensen-Chekanovsky similarity index (Sørensen, 1948) and species activeness measure, calculated as a square root of the product of species occurrence and abundance values (Malyshev, 1973). In addition, cluster analysis and DCA-ordination were accomplished using the PAST 2.14 program (Hammer, Harper, Ryan, 2001).

In this research, we found out that zonal steppe flora is more diverse in terms of species composition in comparison to intrazonal forest and meadow floras (See Table 1). The characteristic species of the steppe flora which occur mainly or exclusively in steppes are true xerophytes. A small group of characteristic species of the forest flora consists of trees and shrubs. For the meadow flora, such species are widespread meadow plants together with few species tolerant to salinity. The largest proportion of similar species is typical of forest and meadow floras. In a certain sense, it is possible to speak about two floristic complexes, one of the zonal steppe flora and the other of the intrazonal forest and meadow flora. Our results show that the most pronounced differentiation between forest and meadow floras is demonstrated by a species activeness comparison. In other words, these floras mainly differ in community structure and dominant species

(See Table 3). In course of our research, we revealed well-pronounced differentiation between steppe, forest and meadow coenofloras by cluster analysis and DCA-ordination (See Fig. 2-5). Differentiation was more pronounced if we took species activeness into account. We discovered that there are changes in species composition of all the local floras along a longitudinal gradient from the periphery to the center of the continent. These changes are more obvious for the local steppe floras than for the others. The main reason for these changes is that of diminishing habitat humidity. In case of intrazonal habitats, local humidity buffers regional climate changes and leads to a higher similarity between local forest and meadow floras. Many species are shifted to moister habitats in eastward direction. These shifts are also connected with higher climate aridity and continentality in the continent inner part. It is vitally important to create a net of landscape-level protected areas, more or less equally distributed along a longitudinal gradient for the effective steppe biome conservation and restoration.

The paper contains 5 Figures, 3 Tables and 30 References.

Key words: biodiversity; coenoflora; vegetation ordination; species activeness.

Funding: This research was done in the frame of the governmental project (No AAAA-A17-117012610052-2) and partially financially supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No 16-05-00908).

References

1. *Natsional'naya strategiya sokhraneniya bioraznoobraziya v Rossii* [National strategy of biodiversity conservation in Russia]. Moscow: Ministry of Natural Resources and Environment of the Russian Federation; 2002. 129 p. In Russian [Electronic resource]. Available at: <http://www.caresd.net/img/docs/530.pdf> (assess 15.11.2018)
2. Grodzinskiy MD. *Osnovy landshaftnoy ekologii* [Fundamentals of landscape ecology]. Kiev: Vishcha shkola Publ.; 1993. 222 p. In Russian
3. Hector A, Joshi J, Lawler SP, Spehn EM, Wilby A. Conservation implications of the link between biodiversity and ecosystem functioning. *Oecologia*. 2001;129(4):624-628. doi: [10.1007/s004420100759](https://doi.org/10.1007/s004420100759)
4. Werger MJA, van Staalduinen M. Eurasian Steppes. Ecological problems and livelihoods in a changing world. Heidelberg: Springer Publ.; 2012. 565 p. doi: [10.1186/2041-7136-3-2](https://doi.org/10.1186/2041-7136-3-2)
5. Dengler J, Janisova M, Török P, Wellstein C. Biodiversity of Palaeartic grasslands: A synthesis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2014;182:1-14. doi: [10.1016/j.agee.2013.12.015](https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.12.015)
6. Wesche K, Ambarlı D, Kamp J, Török P, Treiber J, Dengler J. The Palaeartic steppe biome: A new synthesis. *Biodiversity and Conservation*. 2016;25(12):2197-2231. doi: [10.1007/s10531-016-1214-7](https://doi.org/10.1007/s10531-016-1214-7)
7. Roleček J, Čornej II, Tokarjuk AI. Understanding the extreme species richness of semi-dry grasslands in east-central Europe: A comparative approach. *Preslia*. 2014;86:13-34.
8. Tishchenko MP, Korolyuk AYu. Peculiarities of meadows in the subtaiga subzone of the West Siberian plain resulting from their previous agricultural use. *Contemporary Problems of Ecology*. 2015;8(3):278-287. doi: [10.1134/S1995425515030154](https://doi.org/10.1134/S1995425515030154)
9. 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
10. Lashchinskiy NN, Korolyuk AYu, Makunina NI, Anenkhonov OA. Longitudinal changes in species composition of forests and grasslands across the North Asian forest steppe zone. *Folia Geobotanica*. 2017;52(2):175-197. doi: [10.1007/s12224-016-9268-6](https://doi.org/10.1007/s12224-016-9268-6)

11. Yurtsev BA, Kamelin RV. Oчерk sistemy osnovnykh ponyatiy floristiki [Outline of the system of the main floristic concepts]. In: *Teoreticheskie i metodicheskie problemy sravnitel'noy floristiki*. Materialy II rab. soveshch. po sravnitel'noy floristike. Neringa, 1983). [Theoretical and methodological problems of comparative floristics. Proceedings (Neringa, Russia, 1983)]. Leningrad: Nauka Publ.; 1987. pp. 242-266. In Russian
12. Sedel'nikov VP. Vysokogornaya rastitel'nost' Altae-Sayanskoy gornoy oblasti [High-mountain vegetation of the Altay-Sayan mountain system]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1988. 223 p. In Russian
13. Isachenko TI, Rachkovskaya EI. Osnovnye zonal'nye tipy stepey Severnogo Kazakhstana [The main zonal types of steppes in Northern Kazakhstan]. In: *Rastitel'nost' stepey Severnogo Kazakhstana* [Steppe vegetation of Northern Kazakhstan]. Lavrenko EM, editor. *Trudy BIN AN SSSR. Seriya 3. Geobotanika = Proceedings of Komarov Botanical Institute. Ser. 3. Geobotany*. 1961;13:133-397. In Russian
14. Tishchenko MP. The syntaxonomy of steppe meadows from North Kazakhstan. *Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii*. 2018;2(30):43-65. doi: [10.21782/RMAR1995-2449-2018-2\(43-65\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2018-2(43-65)) In Russian
15. Lavrenko EM, Karamysheva ZV, Nikulina RI. Stepi Evrazii [Eurasian steppes]. Leningrad: Nauka Publ.; 1991. 146 p. In Russian
16. Borisova IV, Isachenko TI, Rachkovskaya EI. O lesostepi v Severnom Kazakhstane [On the forest-steppe in Northern Kazakhstan]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1957;42(5):677-690. In Russian
17. Gorshenin KP. Pochvy yuzhnoy chasti Sibiri [Soils of the southern part of Siberia]. Moscow: AN SSSR Publ.; 1955. 592 p. In Russian
18. Qian H, Klinka K, Kayahara GJ. Longitudinal patterns of plant diversity in the North American boreal forest. *Plant Ecology*. 1998;138(2):161-178. doi: [10.1023/A:1009756318848](https://doi.org/10.1023/A:1009756318848)
19. Chytrý M., Danihelka J, Ermakov N, Hájek M, Hájková P, Kočí M, Kubešová S, Lustyk P, Otýpková Z, Popov D, Roleček J, Řezníčková M, Šmarda P, Valachovič M. Plant species richness in continental southern Siberia: effects of pH and climate in the context of the species pool hypothesis. *Global Ecology and Biogeography*. 2007;16(5):668-678. doi: [10.1111/j.1466-8238.2007.00320.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00320.x)
20. Coop JD, Givnish TJ. Gradient analysis of reversed treelines and grasslands of the Valles Caldera, New Mexico. *Journal of Vegetation Science*. 2007;18:43-54. doi: [10.1111/j.1654-1103.2007.tb02514.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02514.x)
21. Illyes E, Chytrý M, Botta-Dukát Z, Jandt U, Škodová I, Janišová M, Willner W, Hájek O. Semi-dry grasslands along a climatic gradient across Central Europe: vegetation classification with validation. *Journal of Vegetation Science*. 2007;18:835-846. doi: [10.1111/j.1654-1103.2007.tb02600.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02600.x)
22. Zverev AA. Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitel'nogo pokrova [Information technologies in studies of vegetation]. Tomsk: TML-Press Publ., 2007. 304 p. In Russian
23. Sørensen T. A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Biologiske Skrifter*. 1948;(5):1-34.
24. Malyshev LI. Floristicheskoe rayonirovanie na osnove kolichestvennykh priznakov [Floristic zoning based on quantitative traits]. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical Journal*. 1973;58(11):1581-1602. In Russian
25. Dengler J. Zwischen Estland und Portugal-Gemeinsamkeiten und Unterschiede der Phytodiversitätsmuster europäischer Trockenrasen. *Tuexenia*. 2005;(25):387-405. In German
26. 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(2-3):117-154. doi: [10.1127/0340-269X/2010/0040-0377](https://doi.org/10.1127/0340-269X/2010/0040-0377)

27. Hammer Ø, Harper DAT, Ryan PD. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontol. Electron.* 2001;4(1):1-9.
28. Cherepanov SK. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv [Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)]. St. Petersburg: Mir & Sem'ya-95 Publ.; 1995. 991 p. In Russian
29. Yurtsev BA. Flora Suntar-Khayata. Problemy istorii vysokogornyykh landshaftov Severo-Vostoka Sibiri [Flora of Suntar-Hayat: Problems of the history of high-mountain landscapes in the North-East of Siberia]. Leningrad: Nauka Publ.; 1968. 235 p. In Russian
30. Bey-Bienko GYa. Smena mestoobitaniya nazemnymi organizmami kak biologicheskiy printsip [Habitat change by terrestrial organisms as a biological rule]. *Zhurnal Obshchey Biologii.* 1966;27(1):3-11. In Russian

*Received 05 December 2018; Revised 07 February 2019;
Accepted 15 February 2019; Published 21 March 2019*

Author info:

Lashchinskiy Nikolay N, 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.

E-mail: nnl630090@gmail.com

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

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.

E-mail: akorolyuk@rambler.ru