Трансформация экосистем
Ecosystem Transformation

ISSN 2619-0931 Online
www.ecosysttrans.com

DOI 10.23859/estr-231118
EDN SMJKIL
УДК 574.4

Научная статья

Отклик фитоценозов урочища Сорокаозёрки (Койбальская степь, Минусинская котловина) на межгодовые изменения осадков на фоне постпастбищной демутации

Т.В. Злотникова*, Т.В. Леонова, Е.Ю. Жукова

Хакасский государственный университет им. Н.Ф. Катанова, 655017, Россия, г. Абакан, пр. Ленина, д. 90

**tamara.zlotnikova@mail.ru*

Аннотация. С 2018 по 2023 гг. на режимной территории угледобывающего предприятия наблюдали три модельных фитоценоза, проходящих постпастбищную демутацию (в порядке снижения увлажненности): разнотравно-лапчатково-мятликовую луговую степь (ФЦ-1), карагановую разнотравно-луково-лапчатково-злаковую луговую степь (ФЦ-2), карагановую разнотравно-ковыльную луговую степь (ФЦ-3). В 2019 г. количество осадков было выше среднего многолетнего значения, 2022 г. оказался экстремально засушливым. В ходе восстановительной сукцессии поступательно менялись доля участия видов в фитоценозах, общее проективное покрытие кустарникового и травяного ярусов. На этом фоне наблюдали отклик фитоценозов на ярко выраженные межгодовые колебания количества осадков – флуктуации высоты травостоя (в 1.5–2 раза) и надземной фитомассы (в 2.7–3.9 раза). В экстремально засушливый 2022 год наблюдали падение или стагнацию общего проективного покрытия травяного яруса. Графическая модель полиномиальной регрессии продемонстрировала, что высота травостоя ФЦ-1 имела прямую зависимость от количества осадков, близкую к линейной. Высота травостоя ФЦ-2 и ФЦ-3, а также надземная фитомасса всех трех модельных фитоценозов при повышении количества осадков менялись криволинейно. Интерполяция показала, что фитомасса достигает максимальных значений при сумме осадков за апрель–август 350–370 мм (для ФЦ-1), 300–350 мм (для ФЦ-2 и ФЦ-3). При большем количестве осадков фитомасса ФЦ-2 и ФЦ-3 демонстрировала тенденцию к снижению.

Ключевые слова: изменения климата, климатогенные флуктуации фитоценозов, общее проективное покрытие фитоценоза, высота травяного яруса, фитомасса

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Министерства образования и науки Республики Хакасия (Соглашение № 94 от 13.12.2022 г.) в рамках программы деятельности научно-образовательного центра мирового уровня «Енисейская Сибирь».

ORCID:
Т.В. Злотникова, https://orcid.org/0000-0003-0540-0399

Т.В. Леонова, https://orcid.org/0000-0001-9554-9562
Е.Ю. Жукова, https://orcid.org/0000-0003-0577-2969

Для цитирования: Злотникова, Т.В. и др., 2025. Отклик фитоценозов урочища Сорокаозёрки (Койбальская степь, Минусинская котловина) на межгодовые изменения осадков на фоне постпастбищной демутации. *Трансформация экосистем* **8** (2), 137–155. https://doi.org/10.23859/estr-231118

Поступила в редакцию: 18.11.2023
Принята к печати: 19.02.2024
Опубликована онлайн: 16.05.2025

DOI 10.23859/estr-231118
EDN SMJKIL
UDC 574.4

Article

Response of phytocenoses of the Sorokaozerki Area (Koibalskaya Steppe, Minusinsk Basin) to interannual changes in precipitation against the background of post-pasture demutation

T.V. Zlotnikova*, T.V. Leonova, E.Yu. Zhukova

Khakassian State University named after N.F. Katanov, prospekt Lenina 90, Abakan, 655017 Russia

**tamara.zlotnikova@mail.ru*

Abstract. Three model phytocenoses undergoing post-pasture demutation (ecological restoration) were observed from 2018 to 2023 on the restricted area of a coal mining enterprise (in order of decreasing soil moisture content): forb-cinquefoil-bluegrass meadow steppe (FC-1), caragana forb-onion-cinquefoil-cereal meadow steppe (FC-2), and caragana forb-feather-grass meadow steppe (FC-3). In 2019, the amount of precipitation was higher than the long-term average, while year 2022 was extremely dry. During the restoration succession, the proportion of species in phytocenoses and the total projective cover of the shrub and grass layers changed gradually. With this, the response of phytocenoses to pronounced interannual variations in the amount of precipitation was observed – fluctuations in the height of the grass (by 1.5–2 times) and aboveground phytomass (by 2.7–3.9 times). In the extremely dry year of 2022, a decrease or stagnation of the total projective cover of the grass layer was observed. The graphical model of polynomial regression showed that the grass stand height of FC-1 was directly associated with the amount of precipitation, with the relationship being close to linear. The grass stand height of FC-2 and FC-3, as well as the aboveground phytomass of all three model phytocenoses, changed curvilinearly with an increase in the amount of precipitation. Interpolation showed that the phytomass reaches its maximum values with a precipitation amount for April-August of 350–370 mm (for FC-1), 300-350 mm (for FC-2 and FC-3). With a greater amount of precipitation, the phytomass of FC-2 and FC-3 showed a tendency to decrease.

Keywords: climate change, climatogenic fluctuations of phytocenoses, total projective cover of phytocenosis, height of grass layer, phytomass

Funding. The study was supported by a grant from the Ministry of Education and Science of the Republic of Khakassia (Agreement no. 94 of December 13, 2022) within the framework of the program of activities of the "Yenisei Siberia" educational research center.

ORCID:
T.V. Zlotnikova, https://orcid.org/0000-0003-0540-0399
T.V. Leonova, https://orcid.org/0000-0001-9554-9562
E.Yu. Zhukova, https://orcid.org/0000-0003-0577-2969

To cite this article: Zlotnikova, T.V. et al., 2025. Response of phytocenoses of the Sorokaozerki Area (Koibalskaya Steppe, Minusinsk Basin) to interannual changes in precipitation against the background of post-pasture demutation. *Ecosystem Transformation* **8** (2), 137–155. https://doi.org/10.23859/estr-231118

Received: 18.11.2023
Accepted: 19.02.2024
Published online: 16.05.2025

Введение

В последние годы экологи большое внимание уделяют глобальным и региональным климатическим трендам и прогнозированию их влияния на экосистемы (Им, 2023; Минин, 2011; Харламова и Останин, 2012; Чебакова и Парфёнова, 2006; Häder and Barnes, 2019; Kharuk et al., 2021; Myers-Smith et al., 2020; Shi et al., 2021; Vincent, 2009). Для создания сценариев развития природных систем в условиях поступательных изменений климатических показателей требуется информация о состоянии этих систем в диапазонах циклических колебаний климатических параметров, а также о пределах устойчивости систем. Это важно, в частности, для различения сукцессионных процессов и климатогенных флуктуаций фитоценозов (Аненхонов, 2010).

Флуктуации, вызванные различиями по годам в метеорологических и гидрологических условиях экотопа, по классификации Т.А. Работнова (1992) относятся к группе экотопических. По мнению этого автора, такие флуктуации более характерны для регионов с резко континентальным климатом и для травяных фитоценозов выражены ярче, чем для лесных. Известно также, что в травяных фитоценозах от влагообеспеченности сильно зависят урожайность и структура доминирования (Миркин и Наумова, 2017). Прямая зависимость фитомассы от осадков установлена для пустынных степей Северной Гоби (Казанцева, 2004). В косимой и некосимой степи Центрально-Черноземного заповедника наибольшие величины коэффициентов корреляции с урожаями продемонстрировали суммы осадков мая–июня текущего года (Минин, 2011). Гидротермическими показателями определялась продуктивность фитоценозов луговой степи в бассейне Оки (Зеленская и др., 2012) и в степях Украины (Полевой и др., 2019).

Для климата Минусинской котловины за последние 80 лет отмечены следующие тенденции: рост среднегодовых температур (Николаева, 2005; Панкова и Черноусенко, 2020), рост среднегодового количества осадков (Николаева, 2005; Черноусенко и Хитров, 2019) и снижение аридизации (Панкова и Черноусенко, 2020). Исходя из этих данных, следует ожидать трансформацию растительных сообществ, расположенных в наиболее аридных местообитаниях. В Минусинской котловине к таковым относится центр ее южной части, междуречье р. Абакан и р. Енисей – Койбальская степь, в пределах которой и расположено урочище Сорокаозёрки.

Растительный покров урочища много лет служит предметом изучения флористов, геоботаников и биологов иного профиля. Луговые и степные фитоценозы в связи с особенностями среды и антропогенных воздействий рассматриваются в ряде работ (Жукова, 2015; Жукова и др., 2011; Зоркина, 2016; Зоркина и Жукова, 2006, 2009; Зоркина и др., 2013; Ларионов, 2013; Ларионов и др., 2015; Растительный покров..., 1976; Субботин и Зоркина, 2004;Черепнин, 1956, 1961, 1963).

Урочище в настоящее время известно в регионе по причине того, что местные экологи-активисты активно противодействуют угледобыче, а также как ключевая орнитологическая территория международного значения[1], входящая в Теневой список Рамсарской Конвенции о сохранении водно-болотных угодий[2]. Здесь организован государственный природный заказник регионального значения «Озера Койбальской степи»[3].

В 2016–2017 гг. с участием авторов был проведен подробный гидрогеологический анализ территории, изучены почвы, составлены каталоги флоры и авифауны (Оценка воздействия..., 2017). С 2017 г. проводятся мониторинговые наблюдения за состоянием биологического разнообразия на территории заказника «Озера Койбальской степи» и лицензионного участка ООО «Разрез “Кирбинский”», расположенных в урочище.

Девственных экосистем в Койбальской степи практически не осталось. Однако сохранение элементов естественных экосистем и устойчивое существование естественно-антропогенных систем позволяют территории выполнять функции экологического каркаса Минусинской котловины. Ценность в плане биоразнообразия представляют зональные и интразональные фитоценозы, широко представленные в урочище Сорокаозёрки – различные варианты степей и лугов. Практически все они подвержены воздействию выпаса. На режимной территории угледобывающего предприятия «Разрез Кирбинский» с 2017 г. (введение закрытого режима) пастбищная нагрузка снята, и вне промышленных зон наблюдаются демутационные процессы.

Цель данной работы – выявление реакций степных фитоценозов, проходящих постпастбищную демутацию, на межгодовые колебания количества осадков.

Материал и методы исследования

Исследования проводились в урочище Сорокаозёрки Койбальской степи Минусинской котловины (Рис. 1). Территория является древней долиной р. Енисей. В результате перемещения русла Енисея возникли галечниковые валы, а перенос песков сформировал дюны, вследствие чего рельеф приобрел слабоволнистый облик (Воскресенский, 1962). В настоящее время Сорокаозёрки представляют собой равнину с пологими возвышенностями (280–300 м) и небольшими замкнутыми котловинами с озерами старичного типа. Озера преимущественно мелководные, пресные и солоноватые, связанные между собой протоками и каналами Койбальской оросительной системы. Оросительная система была возведена в 1960-х гг. (Яворский, 1968) и в настоящее время по прямому назначению не используется.

Климат континентальный. По данным за 1981–2000 гг. (Николаева, 2005) в Койбальской степи средняя годовая температура составила +2.2 °С, средняя температура июля – +18.5 °С, сумма активных температур – 1900 °С, количество осадков – 431 мм, 82% из которых выпадает в вегетационный период. Индекс аридности климата Минусинской котловины по данным за 1955–2015 гг. составил 0.5, что соответствует группе «субаридные территории» (Панкова и Черноусенко, 2000).

На развитии почв территории сказались галечниковая толща древней долины, засушливый климат и специфические гидрогеологические условия. Урочище характеризуется малыми уклонами в рельефе, высоким уровнем грунтовых вод (1.25–1.40 м), относительно большим водосборным бассейном. Комплекс этих факторов предопределил проявление таких процессов, как заболачивание и засоление. Почвенный покров представлен сложным комплексом песчаных и супесчаных почв каштанового типа, в той или иной степени засоленных. В приозерных депрессиях широкое распространение имеют солончаки, сильно солончаковые и болотно-солончаковые почвы. Представлены антропогенно преобразованные почвы – абразем структурно-метаморфический. Почвы имеют маломощный органогенный горизонт, характеризуются как низко- и малогумусные, с невысоким уровнем плодородия (Оценка воздействия..., 2017).

В результате мелиоративных работ в середине XX в. в Койбальской степи появилась возможность заниматься земледелием, и практически все равнинные пространства были распаханы (Яворский, 1968). В настоящее время большая часть сельскохозяйственных земель находится

[1] Ключевые орнитологические территории России. Интернет-ресурс. URL: https://котр.рф (дата обращения: 10.02.2024).

[2] Водно-болотные угодия России. Интернет-ресурс. URL: https://fesk.ru/wetlands/195.html (дата обращения: 10.02.2024).

[3] Постановление Правительства Республики Хакасия от 23.10.2020 № 570 «Об образовании особо охраняемой природной территории регионального значения – государственный природный заказник“Озёра Койбальской степи”».

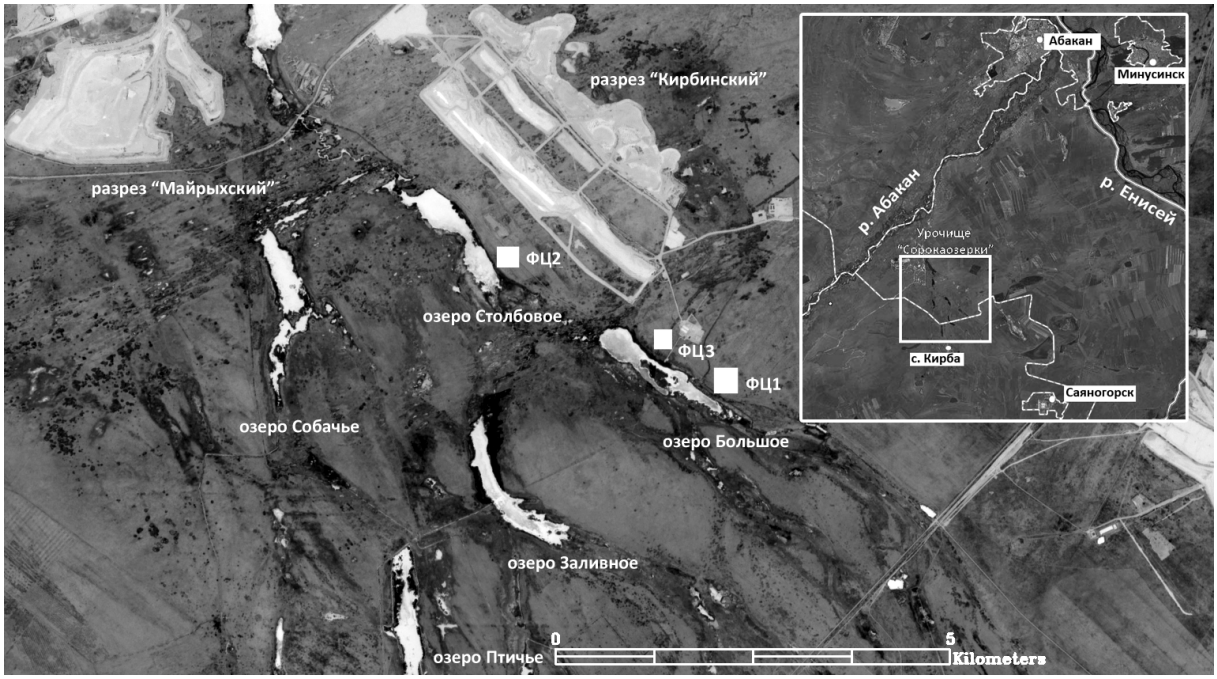

Рис. 1. Карта территории исследования. ФЦ-1–3 – модельные фитоценозы.

в залежи, сельскохозяйственное производство в целом сократилось и получило животноводческий уклон[4].

Территория урочища испытывает мощное антропогенное воздействие: здесь расположены три угольных разреза, местное население выпасает скот, занимается сбором ягод облепихи, озера популярны среди местных рыбаков. Почвы загрязнены фтором с превышением ПДК на некоторых участках (вероятнее всего, из-за близости Саянского алюминиевого завода) (Оценка воздействия..., 2017).

Полевые работы проводились в течение пяти лет: 2018, 2019, 2021–2023 гг. Фитоценотическое разнообразие изучали методом маршрутных геоботанических исследований. Маршрутами охвачены все типы местообитаний урочища.

Площадки для геоботанического мониторинга были заложены на режимной территории угледобывающего предприятия, чтобы исключить воздействие пасквальной и рекреационной нагрузки. С 2017 г. здесь пребывают только сотрудники предприятия, которые вне промышленных зон перемещаются по дорогам. В границах лицензионного участка избирали площадки, максимально удаленные от объектов горной добычи (карьеры, отвалы) и, соответственно, аэротехногенных воздействий.

Описания фитоценозов осуществляли на 15 площадках три раза в течение вегетационного сезона на протяжении пяти лет. Получено 256 полных геоботанических описаний, выполненных по стандартным методикам (Полевая геоботаника..., 1964, 1972). Названия растений приведены в соответствии с работой С.К. Черепанова (1995). Классификация растительности принята по А.В. Куминовой (Растительный покров..., 1976).

Для достижения поставленной цели избирали фитоценозы с широкой представленностью в урочище и низким вкладом грунтовых вод во влагообеспеченность растений. Наиболее полно этим критериям соответствовали (в порядке снижения увлажненности): разнотравно-лапчатково-мятликовая луговая степь (ФЦ-1), карагановая разнотравно-луково-лапчатково-злаковая луговая степь (ФЦ-2), карагановая разнотравно-ковыльная луговая степь (ФЦ-3). Они расположены на уплощенных возвышенных участках в небольшом удалении от приозерных депрессий (Рис. 1).

[4] Постановление Правительства Республики Хакасия от 14.11.2011 № 763 «Об утверждении схемы территориального планирования Республики Хакасия».

В пределах модельных фитоценозов на стационарных площадках по 100 м^2 проводили геоботанические описания и определяли надземную фитомассу на 20–25 августа. Фитомассу определяли методом укосов в трехкратной повторности на площадках по 1 м^2. Каждая площадка, в свою очередь, делилась еще на четыре части по 0.25 м^2. Таким образом, средние значения определяли по 12 вариантам. Растения срезали на уровне почвы и взвешивали в воздушно-сухом состоянии. Использовали весы OHAUS PX2202 (Китай) с точностью до сотых грамма, в дальнейшем результаты округляли до целых.

Данные по температуре и количеству осадков взяты из архива метеостанции «Бея» (N 53.05° E 90.92°, 468 м. н.у.м.)[5]. Вариационный и регрессионный анализы проводили с помощью MS Office Excel 2010.

Результаты и обсуждение

В урочище Сорокаозёрки сосредоточена существенная часть видового и экологического разнообразия степей котловины и всей Республики Хакасия. В ходе мониторинговых исследований только на территории заказника «Озера Койбальской степи» и лицензионного участка угольного разреза выявлено около 200 видов растений, встречающихся в степных сообществах, что составляет более 40% от числа видов степных сообществ Хакасии (Растительный мир..., 2015).

Растительный покров территории складывается из луговых и степных типов растительности. Настоящие степи представлены крупнодерновинными (ковыльная), мелкодерновинными (полидоминантная злаковая, полынная) и солонцеватыми крупнодерновинно-корневищными (пикульниковая солонцеватая) степями.

Разнотравно-злаковые луговые степи (овсянницево-злаковые, мятликово-злаковые, осоково-злаковые) характеризуются большим видовым разнообразием, из злаков постоянны *Festuca valesiaca* Gaudin, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel., из осок – *Carex pediformis* C.A. Mey.

Разнотравно-злаково-ковыльные степи плавно переходят в полынно-ковыльные и ирисово-ковыльные с участием *Artemisia frigida* Willd., *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, *Iris biglumis* Vahl. Солонцеватая степь формируется на территориях с неглубоким залеганием засоленных грунтовых вод в условиях периодического увлажнения. *Achnatherum splendens*, произрастая небольшими скоплениями от 3 до 8 дерновин, встречается с мелкодерновинными злаками (*Festuca pseudovina* Hack. ex Wiesb., *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Puccinellia tenuissima* Litv. ex V.I. Krecz и др.). В солонцеватых крупнодерновинно-корневищных степях доминирует *Iris biglumis*; реже вид является содоминантом, встречаясь со степными ксерофитными злаками и с разнотравьем.

Луговая растительность представлена галофитными пойменными и долинными лугами (мезогалофитные (пикульниковые-солончаково-долинные) и гигрогалофитные (ползунково-блисмусовые)) и гликофитными пойменными (остепненные долинные, пойменные долинные).

Пикульниковые остепненные солончаковые луга контактируют с одной стороны со степной растительностью, с другой стороны – с болотно-солончаковой.

Разнотравные гликофитные луга занимают пониженные участки в степных растительных сообществах. По береговой линии озер либо небольшими фрагментами на заболоченных лугах сформированы плотные заросли *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и разнотравно-клубнекамышово-злаковые сырые луга. На влажных песчаных солончаках пятнами произрастает *Suaeda corniculata* (C.A. Mey) Bunge, *Puccinellia dolicholepis* (V.I. Krecz.) Pavlov, *Puccinellia subspicata* (V.I. Krecz.) V.I. Krecz. ex Ovcz. & Czukav, *Plantago salsa* Pall., *Agrostis gigantea* Roth.

Для растительного покрова урочища характерна мозаичность, что объясняется наличием почв легкого механического состава, присутствием каналов и понижений, а также пастбищной дигрессией. Основные характеристики модельных фитоценозов приведены ниже.

ФЦ-1 – разнотравно-лапчатково-мятликовая луговая степь (*Artemisia frigida* + *Heteropappus altaicus* + *Vicia cracca* + *Potentilla longifolia* + *Stipa capillata* + *Poa botryoides*). Сообщество расположено в 300–350 м от северо-восточного берега оз. Большое, N 53°19′56.4″ E 91°16′6.9″, высота 291 м н.у.м.

Кустарниковый ярус образован *Caragana pygmaea* (L.) DC., проективное покрытие вида снижалось в период исследований с 5–7 до 1–2%. Общее проективное покрытие (ОПП) травяного яруса с 2018 г. увеличилось в 2 раза и на 2023 г. составляло 60–65%. Травяной ярус образован

[5] Погода и климат. Интернет-ресурс. URL: http://www.pogodaiklimat.ru/weather.php?id=29962(дата обращения: 10.02.2024).

двумя подъярусами. В первом подъярусе (высота 40–60 см, одиночные экземпляры достигают 80 см) доминирует *Poa botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom., кроме того, злаковую основу составляют *Stipa capillata* L., реже *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub. Из разнотравья отмечены *Potentilla longifolia* Willd. ex Schltdl. и *Medicago sativa* L. Второй подъярус (высота 8–35 см) образован *Festuca valesiaca brunnescens* (Tzvelev) E. Aleks., *Poa angustifolia* L., *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr., *Vicia cracca* L., *Potentilla bifurca* L., *Artemisia frigida* Willd., *Galium verum* L. Единично описаны *Convolvulus arvensis* L., *Artemisia scoparia* Waldst.et Kit., *Artemisia commutata* Bess.

ФЦ-2 – Карагановая разнотравно-луково-лапчатково-злаковая луговая степь (*Caragana pygmaea + Astragalus danicus + Galium verum + Allium ramosum + Allium anisopodium + Potentilla multifida* f. *ornithopodia + Potentilla bifurca + Festuca valesiaca + Koeleria cristata + Stipa capillata*). Сообщество расположено в 300–350 м от северного берега оз. Большое, N 53°20′13.7″ E 91°15′16.866″, высота 292 м н.у.м.

Кустарниковый ярус, представленный *Caragana pygmaea*, разреженный – ОПП не более 3%. Средняя высота караганы карликовой составляет 0.50–0.60 м, встречаются молодые побеги высотой до 0.15 м. ОПП травяного яруса увеличивалось с начала наблюдений и в 2023 г. составляло 50–55%. Травяной ярус представлен тремя подъярусами. В первом подъярусе (высота 50–75 см, у отдельных растений до 90–95 см) доминируют злаки: *Stipa capillata*, *Poa botryoides*, *Poa angustifolia*, *Helictotrichon desertorum altaicum* (Tzvelev) Holub., из разнотравья в верхнем ярусе описана *Potentilla longifolia.* Второй подъярус (высота 15–40 см) образуют *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., *Heteropappus altaicus*, *Galium verum*, *Astragalus danicus* Rets., *Hedysarum gmelinii* Ledeb., *Kitagawia baicalensis* (I. Redowsky ex Willd.) Pimenov, *Potentilla sericea* L., *Potentilla bifurca* L., *Potentilla multifida* L., *Artemisia frigida*, *Allium ramosum* L., *Allium anisopodium* Ledeb., *Polygala tenuifolia* Willd., *Iris biglumis*, *Iris humilis* Georgi, *Carex duriuscula* C.A. Mey. Третий подъярус (высота 4–7 см) образован *Veronica incana* L.

ФЦ-3 – Карагановая разнотравно-ковыльная луговая степь (*Caragana pygmaea + Artemisia frigida + Potentilla bifurca + Stipa capillata*). Сообщество расположено в 300–350 м от северо-восточного берега оз. Столбовое, N 53°20′37.9″ E 91°13′58.6″, высота 290 м н.у.м.

Проективное покрытие *Caragana pygmaea* в годы исследований увеличивалось и в 2023 г. составляло 5–7%. Высота кустарникового яруса достигает 0.7–0.8 м. В травяном ярусе выделяется два подъяруса. В верхнем абсолютным доминантом вляется *Stipa capillata* (проективное покрытие 20–30%). Максимальная высота (80–85 см) определяется генеративными побегами этого вида. Все прочие виды находятся во втором подъярусе (высота 10–40 см): *Festuca valesiaca*, *Poa botryoides*, *Poa angustifolia*, *Elytrigia repens* (L.) Nevski., *Potentilla longifolia*, *Galium verum* L., *Artemisia frigida*, *Potentilla bifurca*, *Allium ramosum* L., *Allium tenuississimum* L., *Heteropappus altaicus*, *Veronica incana* L., *Carex duriuscula* C.A. Mey., *Androsace septentrionalis* L., *Dianthus versicolor* Fisch. ex Link. ОПП травяного яруса также увеличивалось с начала наблюдений и в 2023 г. составляло 50–55%. Единично произрастают *Carduus crispus* L., *Chenopodium album* L., *Artemisia commutata* Bess., *Artemisia scoparia* Waldst.et Kit.

В течение шести лет (с 2018 по 2023 гг.) видовое богатство растительных сообществ существенно не изменилось, но доля участия отдельных видов менялась. В 2018 и 2019 гг. в степях больший вклад имели виды рода *Artemisia*, проективное покрытие которых было в 2–4 раза выше (*Artemisia frigida* (3–5%), *Artemisia scoparia* (7–11%), *Artemisia commutata* (1–3%)), чем в 2023 г. Для всех растительных сообществ в первые годы исследования было характерно более высокое проективное покрытие *Elytrigia repens* (L.) Nevski (3–7%) и рудеральных видов растений: *Cynanchum sibiricum* (L.) R. Br. (3–7%), *Urtica dioica* L. (3–5%), *Carduus crispus* L. (1–2%), *Chenopodium album* L. (1–2%). В дальнейшем, к 2023 г., увеличилась роль видов семейства Fabaceae: *Astragalus danicus*, *Vicia cracca*, *Medicago sativa*, *Hedysarum gmelinii*, а также видов из разнотравья – *Dianthus versicolor*, *Veronica incana*, *Potentilla sericea*, *Potentilla bifurca*, *Potentilla multifida*, злаков – *Stipa capillata*, *Poa botryoides*, *Poa angustifolia*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria macrantha*, осоки – *Carex duriuscula*.

Анализ структуры изучаемых фитоценозов показал, что уже в первые годы после снятия пастбищной нагрузки проявились признаки демутации. Наблюдались изменения в соотношении видов, жизненных форм растений, хозяйственно-ботанических групп. Менялись также комплексные количественные характеристики фитоценозов – общее проективное покрытие, высота ярусов, фитомасса. Количественные характеристики вертикальной структуры модельных фитоценозов приведены в Табл. 1, показатели фитомассы – в Табл. 2.

Табл. 1. Вертикальная структура растительных сообществ.

Название фитоценоза	Год	ОПП кустарникового яруса, %	ОПП травяного яруса, %	Высота травяного яруса, см	
				макс.	средняя
Разнотравно-лапчатково-мятликовая луговая степь (ФЦ-1)	2018	5–7	25–30	85–90	45–50
	2019	5–7	40–45	90–120	55–60
	2021	2–3	50–55	90–95	45–55
	2022	2–3	45–50	50–55	35–40
	2023	1–2	60–65	70–80	45–55
Карагановая разнотравно-луково-лапчатково-злаковая луговая степь (ФЦ-2)	2018	1–2	17–20	80–85	40–50
	2019	1–3	20–25	85–90	55–60
	2021	1–2	40–45	80–90	50–55
	2022	2–3	40–45	50	20–25
	2023	2–3	50–55	90–95	45–50
Карагановая разнотравно-ковыльная луговая степь (ФЦ-3)	2018	1–3	10–15	90–95	25–30
	2019	1–3	20–30	95–110	40–50
	2021	3–5	45–50	90–95	40–50
	2022	3–5	40–45	65	25–27
	2023	5–7	50–55	80–85	45–50

Табл. 2. Фитомасса в воздушно-сухом состоянии на конец августа, г/м^2.

Название сообщества	Год исследования				
	2018	2019	2021	2022	2023
Разнотравно-лапчатково-мятликовая луговая степь (ФЦ-1)	209 ± 23	426 ± 67	425 ± 37	151 ± 14	418 ± 40
Карагановая разнотравно-луково-лапчатково-злаковая луговая степь (ФЦ-2)	411 ± 68	342 ± 49	345 ± 52	150 ± 37	294 ± 29
Карагановая разнотравно-ковыльная луговая степь (ФЦ-3)	219 ± 27	337 ± 44	480 ± 123	124 ± 8	355 ± 38

Количественные показатели растительных сообществ в исследуемый период демонстрируют как поступательные (сукцессионные), так и колебательные (флуктуационные) изменения. Поступательно меняется ОПП кустарникового и травяного ярусов (Табл. 1). С 2018 по 2023 г. наблюдается снижение закустаренности разнотравно-лапчатково-мятликовой луговой степи и повышение закустаренности карагановой разнотравно-луково-лапчатково-злаковой и карагановой разнотравно-ковыльной луговых степей. ОПП травяного яруса в этот же период постепенно возрастает. Исключение составляет 2022 г., когда ОПП травяного яруса в двух сообществах (ФЦ-1 и ФЦ-3) несколько снизилось по сравнению с предыдущим годом, а в одном сообществе (ФЦ-2) осталось на прежнем уровне. При этом на следующий год на всех фитоценозах вновь проявилась тенденция роста проективного покрытия травяного яруса.

Колебательным изменениям были подвержены высота травяного яруса (Табл. 1) и фитомасса (Табл. 2). Средняя высота травяного яруса во всех фитоценозах принимала минимальное значение в 2022 г., максимальное – в 2019 г. Фитомасса также во всех фитоценозах была наименьшей в 2022 г.; наибольшее значение этого показателя в разных фитоценозах наблюдали в разные годы. При этом отмечались существенные колебания фитомассы – в 2.7–3.9 раза между годами.

Анализируемые комплексные характеристики фитоценозов являются результатом разнонаправленного действия множества прямых и косвенных факторов. Биологическая продукция сообществ зависит от количества влаги, тепла, обеспеченности почвы элементами минерального питания и других показателей; в разных сообществах их вклад различается, при этом проявляется феномен лимитирующих факторов (Миркин и Наумова, 2017). Для модельных территорий в период наблюдений, на наш взгляд, определяющими были постпастбищные демутационные процессы и погодные условия. Продуктивность, или фитомасса, образующаяся за вегетационный период, – наиболее интегральный показатель, отражающий функционирование растительного сообщества. Высоту и проективное покрытие травостоя можно рассматривать как частные показатели, дающие вклад в продуктивность.

Восстановление травяных сообществ после снижения или прекращения выпаса скота приводит к изменениям продуктивности, проявляющимся в виде многолетних трендов. Динамика растительности при восстановлении пастбищ в Койбальской степи изучена Г.Т. Кандаловой и Г.И. Лысановой (2010). По их наблюдениям, на 8–9-й год наблюдается увеличение с дальнейшей стагнацией, а на 20-й – снижение фитомассы степных пастбищ.

Согласно классическим представлениям (Миркин и Наумова, 2017), продуктивность обусловлена в первую очередь видовым составом фитоценоза, но урожайность может меняться в 10 и более раз в результате межгодовых различий во влагообеспеченности растений.

В Койбальской степи средняя температура апреля–августа в период 2018–2023 гг. колебалась от 12.8 до 14.4 °С. Эти показатели находятся в интервале Хср ± σ, рассчитанном по архивным данным температуры за последние 20 лет (13.63 ± 0.76), поэтому мы не считаем их экстремальными. Количество осадков в апреле–августе, напротив, резко менялось по годам (Рис. 2). По количеству осадков наиболее благоприятным годом был 2019: максимальное количество в целом за год (561 мм), в апреле–августе (441 мм) и в самый жаркий месяц года (138 мм). Самым засушливым оказался 2022 год: в летние месяцы количество осадков было в 2.9 раза меньше, чем в 2019 г. (151 мм). Максимальное и минимальное значения количества осадков апреля–августа, отмеченные в период наших наблюдений (441 и 151 мм), далеко выходят за пределы Хср ± σ (323.4 ± 88.9), также рассчитанного по архивным данным за последние 20 лет. Более того, на этой территории с 1966 по 2023 гг. только пять лет характеризовались количеством осадков равным или большим, чем в 2019 г. (1967, 1970, 2001, 2002, 2003 гг.), и только два года отличались количеством осадков равным или меньшим, чем в 2022 г. (1973 и 1977 гг.). Таким образом, 2022 год можно считать экстремально засушливым, а 2019 – годом с количеством осадков значительно выше среднего.

В год с наибольшим количеством осадков (2019) наблюдали максимальную (ФЦ-1, ФЦ-2) или близкую к максимальной (ФЦ-3) высоту травостоя (Табл. 1). В засушливый 2022 год, напротив, высота травостоя и фитомасса были минимальны (Табл. 1, 2). Таким образом, флуктуации одного из частных показателей (высоты травостоя) и интегрального показателя (фитомассы) могут быть обусловлены колебаниями количества осадков. Для выявления характера связей между фитоценотическими и климатическими показателями проведен графический анализ. Характер связи наиболее удачно отображает модель полиномиальной регрессии (Рис. 3, 4).

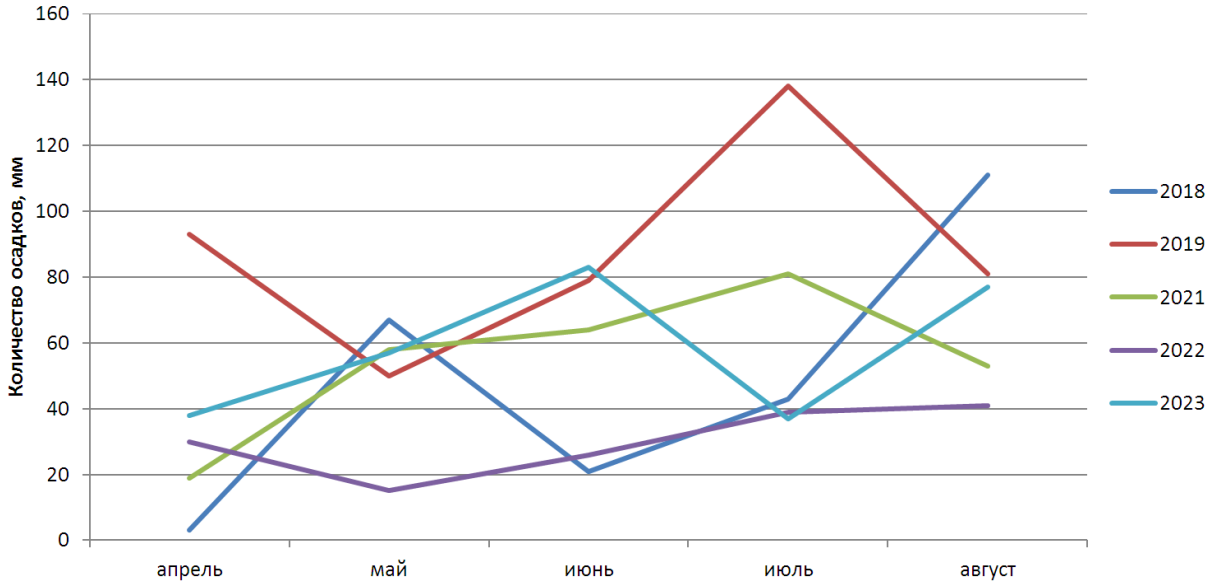

Рис. 2. Динамика количества осадков в вегетационный период (по данным метеостанции «Бея»).

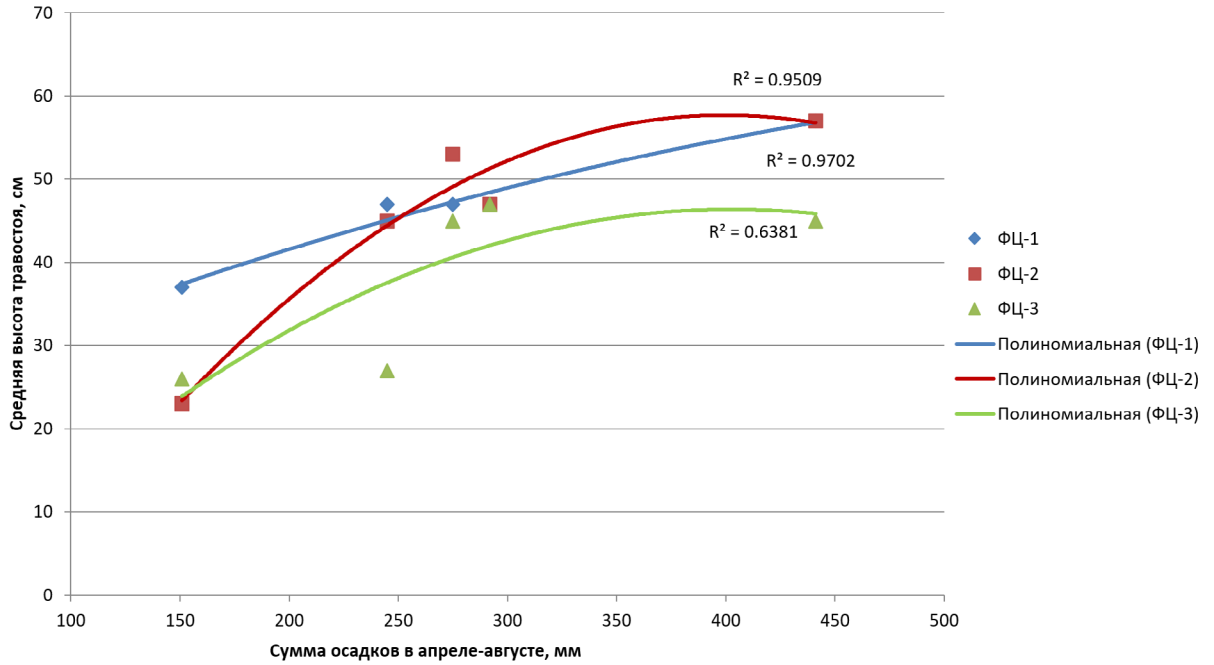

Рис. 3. Зависимость высоты травяного яруса от количества осадков в вегетационный период. Названия фитоценозов как в Табл. 1.

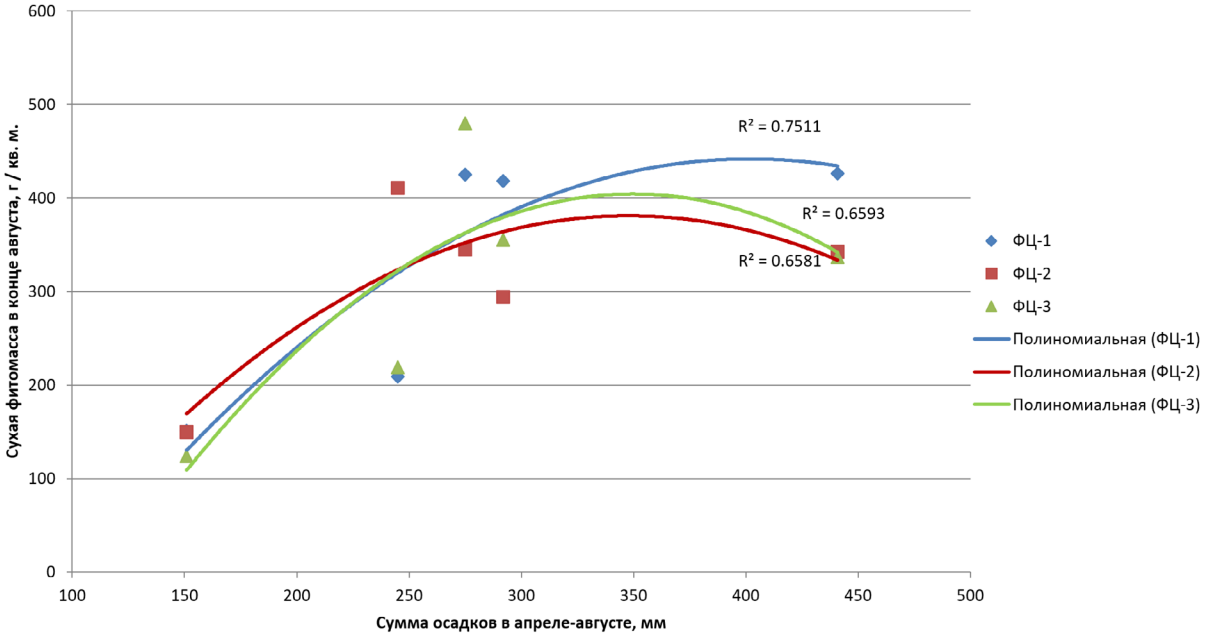

Рис. 4. Зависимость фитомассы от количества осадков в вегетационный период. Названия фитоценозов как в Табл. 1.

Для фитоценоза с наибольшим увлажнением (ФЦ-1) с высокой точностью аппроксимации (R^2 = 0.97) проявляется прямолинейная положительная связь между количеством осадков и высотой травяного яруса. Для остальных фитоценозов (ФЦ-2 и ФЦ-3) со средней и высокой точностью аппроксимации (R^2 = 0.64 и 0.95) между этими параметрами проявляется криволинейная связь: при количестве осадков 370 мм кривые выходят на плато (Рис. 3).

Графическая модель отклика фитомассы на количество осадков менее точна (R^2 = 0.66–0.75), вероятно, по причине комплексности признака. Тем не менее, фитомасса всех трех сообществ показывает нелинейную зависимость от влагообеспеченности. Путем интерполяции выявлено, что кривые фитомассы для ФЦ-2 и ФЦ-3 выходят на плато в диапазоне 300–350 мм осадков, дальнейший рост количества осадков приводит к снижению фитомассы (Рис. 4). Кривая фитомассы ФЦ-1 выходит на плато при 350–370 мм осадков и далее не меняет ход. Таким образом, наблюдаемая в 2022 г. минимальная сумма осадков за апрель–август является пессимальной для формирования надземной фитомассы луговых степей. Максимальная сумма осадков за эти же месяцы (2019 г.) находится в зоне оптимума для разнотравно-лапчатково-мятликовой и субоптимума для карагановой разнотравно-луково-лапчатково-злаковой и карагановой разнотравно-ковыльной луговых степей. Оптимум количества осадков для двух последних фитоценозов, вероятно, находится в диапазоне 310–360 мм.

При различной влагообеспеченности надземная фитомасса ФЦ-1 варьировала в диапазоне 151–426 г/м^2, ФЦ-2 – 150–411 г/м^2 и ФЦ-3 – 124–480 г/м^2 (Табл. 2). Исследования динамики продуктивности степных фитоценозов Койбальской степи, проведенные в 2000–2017 гг. на полигоне-трансекте, также показали различия фитомассы между годами с благоприятными и неблагоприятными гидротермическими условиями: в мелкодерновинно-злаково-ковыльной степи с караганой фитомасса колебалась от 96 до 309 г/м^2 (Дубынина, 2018). Повышение продуктивности в 3–4 раза свидетельствует о высоком потенциале и широком диапазоне изменчивости степных экосистем Койбальской степи.

Основной вклад в продуктивность наших модельных фитоценозов имели степные злаки и разнотравье (до 60% от общей фитомассы). Именно эти компоненты травяного яруса имеют наиболее тесную связь с осадками (Минин, 2011) и очень быстро реагируют на изменение условий влагообеспеченности (Бобровская и Свешникова, 1988; Лавренко и др., 1991; Свешникова и Бобровская, 1980).

Проективное покрытие сообществ не демонстрировало отклика на флуктуации осадков и менялось поступательно, за исключением экстремально засушливого года (Табл. 1). Крайне низкое

количество осадков 2022 г. приостановило постепенный рост ОПП травяного яруса на один сезон. Колебания влагообеспеченности в другие годы, вероятно, нивелировались иными факторами, влияющими на ОПП. Рост этого показателя, скорее всего, является проявлением смены доминантной и пространственной структуры сообществ в ходе восстановительных процессов. На участках с разной влагообеспеченностью эти процессы протекают с разной скоростью и могут иметь противоположные тенденции.

Кустарниковый ярус трех модельных фитоценозов образован многолетним растением *Caragana pygmaea*. Надземная часть растения формируется в течение нескольких лет и не может ежегодно менять свои характеристики в противоположных направлениях. Неглубокое залегание грунтовых вод (1.25–1.40 м) обеспечивает этому растению с глубоко приникающими корнями меньшую зависимость от атмосферной влаги, вследствие чего ОПП вида менялось поступательно. Наблюдались различия динамики ОПП в фитоценозах с разной степенью увлажнения. Повышение вклада этого кустарника в проективное покрытие более ксерофитных степных сообществ (ФЦ-2 и ФЦ-3), для которых карагана является одним из видов-эдификаторов, может быть следствием прекращения выпаса. На пастбищах животные обламывают и объедают молодые побеги даже колючих кустарников, в модельном фитоценозе отчуждения побегов скотом нет. Причиной постепенного уменьшения доли караганы в более мезофитном сообществе (ФЦ-1), возможно, является постпастбищное снижение ксерофитизации, в результате которого вид оказывается в пессимальных условиях.

Полученные в ходе исследования результаты демонстрируют сложную и неоднозначную зависимость между процессом формирования климаксных сообществ в ходе постпастбищной сукцессии и колебаниями количества осадков. По мере сукцессионных изменений происходит постепенное изменение доли участия видов в сообществах, закустаренности, наблюдается увеличение ОПП травяного яруса. На фоне демутации степной растительности резкие межгодовые колебания количества осадков приводят к флуктуациям высоты травянистых растений, что отражается на суммарной фитомассе.

Выводы

Постпастбищная сукцессия наблюдаемых в 2018–2023 гг. луговых степей проявлялась в повышении общего проективного покрытия травяного яруса, снижении участия некоторых видов рода *Artemisia* и ряда рудеральных видов, повышении роли семейства Fabaceae, разнотравья и злаков. Поступательно изменялась также закустаренность фитоценозов: участие *Caragana pygmaea* снижалось в разнотравно-лапчатково-мятликовой луговой степи и повышалось – в карагановой разнотравно-луково-лапчатково-злаковой и карагановой разнотравно-ковыльной луговых степях.

С 2018 по 2023 гг. в Койбальской степи ярко проявились флуктуации осадков: сумма осадков за апрель–август в самый влажный год (2019) была в 2.9 раза больше, чем в самый сухой (2022).

На примере разнотравно-лапчатково-мятликовой, карагановой разнотравно-луково-лапчатково-злаковой и карагановой разнотравно-ковыльной луговых степей выявлены признаки фитоценозов, демонстрирующие отклик на количество осадков. Флуктуации наблюдали для высоты травостоя (в 1.5–2 раза) и надземной фитомассы (в 2.7–3.9 раза). В экстремально засушливый 2022 г. наблюдали падение или стагнацию ОПП травяного яруса, минимальные значения высоты травяного яруса и фитомассы.

Модель полиномиальной регрессии показала, что высота травостоя наиболее увлажненного фитоценоза имеет прямую зависимость от количества осадков, близкую к линейной. Высота травостоя менее влажных фитоценозов и фитомасса всех модельных фитоценозов при повышении количества осадков менялись криволинейно. Фитомасса разнотравно-лапчатково-мятликовой луговой степи возрастает с повышением влажности и достигает максимальных значений при сумме осадков за апрель–август в 350–370 мм. Ход изменений фитомассы при большем количестве осадков не выявлен. В более сухих карагановых луговых степях при повышении влажности надземная фитомасса также растет и достигает максимальных значений при сумме осадков за апрель–август в 300–350 мм; при большем количестве осадков фитомасса, напротив, демонстрирует тенденцию к снижению.

Список литературы

Аненхонов, О.А., 2010. Климатогенные изменения растительных сообществ: флуктуации или сукцессии? *Растительный мир Азиатской России* **2** (6), 1–6.

Бобровская, Н.И., Свешникова, В.М., 1988. Эколого-физиологические особенности растений сухих степей: Водный режим. В: Лавренко, Е.М. (ред.), *Сухие степи МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (сомон Унджул).* Наука, Ленинград, СССР, 31–52.

Воскресенский, С.С., 1962. Геоморфология Сибири. Издательство Московского университета, Москва, СССР, 352 с.

Дубынина, С.С., 2018. Сезонная и погодичная динамика запасов зеленой массы Койбальской степи в условиях изменения климата. *Успехи современного естествознания* **6**, 65–70.

Жукова, Е.Ю., 2015. Применение спектральных индексов Landsat 8 для оценки фитоценозов приозерной котловины озера Турланье (Республика Хакасия). *Материалы Международной научно-практической конференции «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий». Ч. 1*. Абакан, Россия, 19.

Жукова, В.М., Кутькина, Н.В., Зоркина, Т.М., 2011. Характеристика луговой растительности и ее состояния Сорокаозерной равнинно-солончаковой песчаной степи. *Материалы Международной научно-практической конференции «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий». Ч. 1*. Абакан, Россия, 3–4.

Зеленская, Н.Н., Керженцев, А.С., Аблеева, В.А., Терешонок, Н.А., 2012. Динамика продуктивности луговых степей на северо-западном пределе их ареала (бассейна Оки). *Известия РАН. Серия Географическая* **6**, 47–54.

Зоркина, Т.М., 2016. Экологическая оценка луговой растительности сорокаозерной песчаной степи (Хакасия). *Материалы шестой Всероссийской конференции с международным участием «Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока».* Красноярск, Россия, 211–219.

Зоркина, Т.М., Жукова, В.М., 2006. Мониторинг антропогенного воздействия на структурно-функциональные особенности растительного комплекса Сорокаозерного песчаного степного района Хакасии. *Материалы Международной научно-практической конференции «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий». Ч. 1*. Абакан, Россия, 114.

Зоркина, Т.М., Жукова, В.М., 2009. Растительные степные сообщества Хакасии: их структура и функциональное состояние. *Материалы Международной научно-практической конференции «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий». Ч. 1*. Абакан, Россия, 3–5.

Зоркина, Т.М., Жукова В.М., Кутькина, Н.В., 2013. Мониторинг растительности засоленных лугов на основе наземных и спутниковых методов в условиях Койбальской степи (Хакасия). *Вестник КГПУ им. В.П. Астафьева* **3** (25), 229–234.

Им, С.Т., 2023. Оценка влияния климатических факторов на динамику растительного покрова Хакасии. *Материалы X Международной научной конференции «Региональные проблемы дистанционного зондирования Земли»*. Красноярск, Россия, 93–96.

Казанцева, Т.И., 2004. Динамика и продуктивность растительных сообществ сомона Булган. *Аридные экосистемы* **10** (24–25), 13–148.

Кандалова, Г.Т., Лысанова, Г.И., 2010. Восстановление степных пастбищ Хакасии. *География и природные ресурсы* **4,** 79–85.

Лавренко, Е.М., Карамышева, З.В., Никулина, Р.И., 1991. Степи Евразии. Наука, Ленинград, СССР, 146 с.

Ларионов, А.В., 2013. Синтаксоны настоящих и сухих степей *Cleistogenetea squarrosae* из Хакасии. *Вестник Новосибирского государственного университета. Серия: Биология, клиническая медицина* **11**(1), 61–67.

Ларионов, А.В., Ермаков, Н.Б., Полякова, М.А., Анкипович, Е.С., 2015. Степная растительность Хакасии: разнообразие и экология. Издательство Хакасского государственного университета им. Н.Ф. Катанова, Абакан, Россия, 196 с.

Минин, А.А., 2011. Некоторые аспекты взаимосвязей наземных экосистем с изменяющимся климатом. *Успехи современной биологии* **131** (4), 407–415.

Миркин, Б.М., Наумова, Л.Г., 2017. Введение в современную науку о растительности. ГЕОС, Москва, Россия, 280 с.

Николаева, З.Н., 2005. Агроклиматический мониторинг Южно-Минусинской котловины. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук*. Красноярск, Россия, 19 с.

Оценка воздействия на биоразнообразие проектируемых угольных предприятий ООО «КВСУ-Хакасия» и ООО «Хакасская угольная компания» в районе Бейского каменноугольного месторождения (Алтайский район Республики Хакасия) и разработка компенсационных мероприятий, 2017. Отчет о НИР (заключительный по 3 этапу). Хакасский государственный университет; рук. Злотникова Т.В. Деп. в ЕГИСУ НИОКТР 29 мая 2017 г. Рег. номер АААА-Б17-217052950040-9. Абакан, Россия, 171 с.

Панкова, Е.И., Черноусенко, Г.И., 2020. Проблема активизации засоления в почвах юга Восточной Сибири и Монголии в связи с аридизацией климата. *Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева* **101**, 19–45. https://doi.org/10.19047/0136-1694-2020-101-19-46

Полевая геоботаника. Т. 3, 1964. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагин (ред.). Академия наук СССР, Ленинградское отделение, Москва – Ленинград, СССР, 530 с.

Полевая геоботаника. Т. 4, 1972. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагин (ред.). Наука, Ленинград, СССР, 336 с.

Полевой, А.Н., Божко, Л.Е, Барсукова, Е.А., 2019. Формирование продуктивности луговой и степной растительности в условиях изменения климата. *Фундаментальная и прикладная климатология* **3**, 102–126. https://doi.org/10.21513/2410-8758-2019-3-102-126

Работнов, Т.А., 1992. Фитоценология. МГУ, Москва, Россия, 352 с.

Растительный мир Республики Хакасия: учебно-методический комплекс по дисциплине: лабораторный практикум, 2015. Анкипович, Е.С., Лагунова, Е.Г. (ред). Издательство ХГУ им. Н.Ф. Катанова, Абакан, Россия, 124 с.

Растительный покров Хакасии, 1976. Куминова, А.В. (ред.). АН СССР, Сибирское отделение, Центральный сибирский ботанический сад, Наука, Сибирское отделение, Новосибирск, СССР, 423 с.

Свешникова, В.М., Бобровская, Н.И., 1980. Водный режим. В: Лавренко, Е.М. (ред.), *Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 1. Природные условия (Булган сомон)*. Наука, Ленинград,СССР, 127–136.

Субботин, М.А., Зоркина, Т.М., 2004. Особенности пастеральной дигрессии степей Бейского района. *Материалы Международной научно-практической конференции «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий». Ч. 1*. Абакан, Россия, 140.

Харламова, Н.Ф., Останин, О.В., 2012. Обзор современного термического режима Алтае-Саянского экорегиона и возможные прогнозы. *Известия Алтайского государственного университета* **3–1** (75), 145–142.

Чебакова, Н.М., Парфёнова, Е.И., 2006. Прогноз продвижения границ леса при изменении климата к концу 20 века в Средней Сибири. *Вычислительные технологии* **11** (3), 77–86.

Черепанов, С.К., 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). 2-е издание. Мир и семья-95, Санкт-Петербург, СССР, 990с.

Черепнин, Л.М., 1956. Растительный покров южной части Красноярского края и задачи его изучения. *Ученые записки Красноярского педагогического института* **5**, 3–43.

Черепнин, Л.М., 1961. Растительность Красноярского края. В: Громов, Л.В. (ред.), *Природные условия Красноярского края*. Издательство АН СССР, Москва, СССР, 160–187.

Черепнин, Л.М., 1963. Флора южной части Красноярского края. *Ученые записки Красноярского педагогического института* **24** (4), 1–325.

Черноусенко, Г.И., Хитров, Н.Б., 2019. Изменение климата в зоне распространения засоленных почв криоаридных регионов на юге Восточной Сибири. *Экосистемы: экология и динамика* **3**, 5–57.

Яворский, О.В., 1968. Мелиорации в Хакасии. Книжное издательство, Красноярск, СССР, 80 с.

Häder, D.P., Barnes, P.W., 2019. Comparing the impacts of climate change on the responses and linkages between terrestrial and aquatic ecosystems. *Science of Total Environment* **682**, 239–246. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.024

Kharuk, V.I., Im, S.T., Petrov, I.A., 2021. Alpine ecotone in the Siberian Mountains: vegetation response to warming. *Journal of Mountain Sciences* **18**, 3099–3108. https://doi.org/10.1007/s11629-021-6876-2

Myers-Smith, I.H., Kerby, J.T., Phoenix, G.K. et al., 2020. Complexity revealed in the greening of the Arctic. *Nature Climate Change* **10**, 106–117. https://doi.org/10.1038/s41558-019-0688-1

Shi, S., Wang, P., Zhang, Y., Yu, J., 2021. Cumulative and time-lag effects of the main climate factors on natural vegetation across Siberia. *Ecological Indicators* **133**, 108446. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108446

Vincent, W.F., 2009. Effects of climate change on lakes. In: Likens, G.E. (ed.), *Encyclopedia of Inland Waters*. Elsevier, Amsterdam, Netherlands, 55–60. https://doi.org/10.1016/B978-012370626-3.00233-7

References

Anenkhonov, O.A., 2010. Klimatogennye izmeneniya rastitel'nykh soobshchestv: fluktuatsii ili suktsessii? [Climatogenic changes in plant communities: fluctuations or successions*?*]. *Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii [Vegetation of the world of Asian Russia]* **2** (6), 1–6. (In Russian).

Bobrovskaya, N.I., Sveshnikova, V.M., 1988. Ekologo-fiziologicheskie osobennosti rastenii sukhikh stepei: Vodnyi rezhim [Ecological and physiological features of plants of dry steppes: Water regime]. In: Lavrenko, E.M. (ed.), *Sukhie stepi MNR. Ch 2. Statsionarnye issledovaniya (somon Undzhul) [Dry*

steppes of the Mongolian People's Republic. Part 2. Stationary studies (somon Undzhul)]. Nauka, Leningrad, USSR, 31–52. (In Russian).

Chebakova, N.M., Parfyonova, E.I., 2006. Prognoz prodvizheniya granits lesa pri izmenenii klimata k kontsu 20 veka v Srednei Sibiri [Forecast of forest boundary advancement under climate change by the end of the 20th century in Central Siberia]. *Vychislitel'nye tekhnologii [Computing Technologies]* **11** (3), 77–86. (In Russian).

Cherepanov, S.K., 1995. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR). 2-e izdanie [Vascular plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR). 2nd edition]. Mir i sem'ya-95, Sankt-Peterburg, USSR, 990 p. (In Russian).

Cherepnin, L.M., 1956. Rastitel'nyi pokrov yuzhnoi chasti Krasnoyarskogo kraya i zadachi ego izucheniya [Vegetation cover of the southern part of the Krasnoyarsk Territory and the tasks of its study]. *Uchyonye zapiski Krasnoyarskogo pedagogicheskogo instituta [Scientific Notes of the Krasnoyarsk Pedagogical Institute]* **5**, 3–43. (In Russian).

Cherepnin, L.M., 1961. Rastitel'nost' Krasnoyarskogo kraya [Vegetation of the Krasnoyarsk Territory]. In: Gromov, L.V. (ed.), *Prirodnye usloviya Krasnoyarskogo kraya [Natural conditions of the Krasnoyarsk Territory]*. Publishing House of the USSR Academy of Sciences, Moscow, USSR, 160–187. (In Russian).

Cherepnin, L.M., 1963. Flora yuzhnoi chasti Krasnoyarskogo kraya [Flora of the southern part of the Krasnoyarsk Territory] *Uchyonye zapiski Krasnoyarskogo pedagogicheskogo instituta [Scientific Notes of the Krasnoyarsk Pedagogical Institute]* **24** (4), 1–325. (In Russian).

Chernousenko, G.I., Khitrov, N.B., 2019. Izmenenie klimata v zone rasprostraneniya zasolennykh pochv krioaridnykh regionov na yuge Vostochnoi Sibiri [Climate change in the saline soil distribution zone of cryoarid regions in the South of Eastern Siberia]. *Ekosistemy: ekologiya i dinamika [Ecosystems: Ecology and Dynamics]* **3**, 5–57. (In Russian).

Dubynina, S.S., 2018. Sezonnaya i pogodichnaya dinamika zapasov zelyonoi massy Koibal'skoi stepi v usloviyakh izmeneniya klimata [Seasonal and weather dynamics of green mass reserves of the Koibal steppe in the context of climate change]. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya [The Successes of Modern Natural Science]* **6**, 65–70. (In Russian).

Häder, D.P., Barnes, P.W., 2019. Comparing the impacts of climate change on the responses and linkages between terrestrial and aquatic ecosystems. *Science of Total Environment* **682**, 239–246. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.024

Im, S.T., 2023. Otsenka vliyaniya klimaticheskikh faktorov na dinamiku rastitel'nogo pokrova Khakasii [Assessment of the influence of climatic factors on the dynamics of vegetation cover in Khakassia]. *Materialy X Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii "Regional'nye problemy distancionnogo zondirovaniya Zemli"* [*Materials of the X International Scientific Conference "Regional problems of remote sensing of the Earth"*]. Krasnoyarsk, Russia, 93–96. (In Russian).

Kandalova G.T., Lysanova G.I., 2010. Vosstanovlenie stepnykh pastbishch Khakasii [Restoration of steppe pastures of Khakassia]. *Geografiya i prirodnye resursy [Geography and Natural Resources]* **4**, 79–85. (In Russian).

Kazantseva, T.I., 2004. Dinamika i produktivnost' rastitel'nykh soobshchestv somona Bulgan [Dynamics and productivity of plant communities of somon Bulgan]. *Aridnye ekosistemy [Arid ecosystems]* **10** (24–25), 13–148. (In Russian).

Kharlamova, N.F., Ostanin, O.V., 2012. Obzor sovremennogo termicheskogo rezhima Altae-Sayanskogo ekoregiona i vozmozhnye prognozy [Overview of the current thermal regime of the Altai-Sayan

ecoregion and possible forecasts]. *Izvestiya Altajskogo gosudarstvennogo universiteta [Proceedings of the Altai State University]* **3–1** (75), 145–142. (In Russian).

Kharuk, V.I., Im, S.T., Petrov, I.A., 2021. Alpine ecotone in the Siberian Mountains: vegetation response to warming. *Journal of Mountain Sciences* **18**, 3099–3108. https://doi.org/10.1007/s11629-021-6876-2

Larionov, A.V., 2013. Sintaksony nastoyashchikh i sukhikh stepei *Cleistogenetea squarrosae* iz Khakasii [Syntaxons of the real and dry steppes *Cleistogenetea squarrosae* from Khakassia]. *Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Biologiya, klinicheskaya medicina [Bulletin of Novosibirsk State University. Series: Biology, Clinical Medicine]* **11**(1), 61–67. (In Russian).

Larionov, A.V., Ermakov, N.B., Polyakova, M.A., Ankipovich, E.S., 2015. Stepnaya rastitel'nost' Khakasii: raznoobrazie i ekologiya [Steppe vegetation of Khakassia: diversity and ecology]. Publishing House of Khakassian State University named after N.F. Katanov, Abakan, Russia, 196 p. (In Russian).

Lavrenko, E.M., Karamysheva, Z.V., Nikulina, R.I., 1991. Stepi Evrazii [Steppes of Eurasia]. Nauka, Leningrad, USSR, 146 p. (In Russian).

Minin, A.A., 2011. Nekotorye aspekty vzaimosvyazei nazemnykh ekosistem s izmenyayushchimsya klimatom [Some aspects of the interrelationships of terrestrial ecosystems with a changing climate]. *Uspekhi sovremennoi biologii [The Successes of Modern Biology]* **131** (4), 407–415. (In Russian).

Mirkin, B.M., Naumova, L.G., 2017. Vvedenie v sovremennuyu nauku o rastitel'nosti [Introduction to modern vegetation science]. GEOS, Moscow, Russia, 280 p. (In Russian).

Myers-Smith, I.H., Kerby, J.T., Phoenix, G.K. et al., 2020. Complexity revealed in the greening of the Arctic. *Nature Climate Change* **10**, 106–117. https://doi.org/10.1038/s41558-019-0688-1

Nikolaeva, Z.N., 2005. Agroklimaticheskii monitoring Yuzhno-Minusinskoi kotloviny [Agro-climatic monitoring of the South Minusinsk basin]. *PhD in Agricultural Sciences thesis abstract*. Krasnoyarsk, Russia, 19 p. (In Russian).

Otsenka vozdeistviya na bioraznoobrazie proektiruemykh ugol'nykh predpriyatii OOO “KVSU-Khakasiya” i OOO “Khakasskaya ugol'naya kompaniya” v raione Beiskogo kamennougol'nogo mestorozhdeniya (Altaiskii raion Respubliki Khakasiya) i razrabotka kompensatsionnykh meropriyatii, 2017. Otchyot o NIR (zaklyuchitel'nyi po 3 etapu) [Assessment of the impact on biodiversity of the projected coal enterprises of LLC "KVSU-Khakassia" and LLC "Khakass Coal Company" in the area of the Bey coal deposit (Altai region of the Republic of Khakassia) and development of compensation measures: research report (final stage 3)] Khakassian State University; head Zlotnikova T.V. Deposited in the EGISU R&D on May 29, 2017. Registration number AAAA-Б17-217052950040-9. Abakan, Russia, 171 p. (In Russian).

Pankova, E.I., Chernousenko, G.I., 2020. Problema aktivizatsii zasoleniya v pochvakh yuga Vostochnoi Sibiri i Mongolii v svyazi s aridizaciei klimata [The problem of activation of salinization in the soils of the South of Eastern Siberia and Mongolia in connection with climate aridization]. *Byulleten' Pochvennogo instituta im. V.V. Dokuchaeva [Bulletin of the V.V. Dokuchaev Soil Institute]* **101**, 19–45. (In Russian). https://doi.org/10.19047/0136-1694-2020-101-19-46

Polevaya geobotanika. Tom 3 [Field geobotany. Vol. 3], 1964. Lavrenko, E.M., Korchagin, A.A. (eds.). USSR Academy of Sciences, Leningrad Department, Moscow – Leningrad, USSR, 530 p. (In Russian).

Polevaya geobotanika. Tom 4 [Field geobotany. Vol. 4], 1972. Lavrenko, E.M., Korchagin, A.A. (eds.). Nauka, Leningrad, USSR, 336 p. (In Russian).

Polevoi, A.N., Bozhko, L.E, Barsukova, E.A., 2019. Formirovanie produktivnosti lugovoi i stepnoi rastitel'nosti v usloviyakh izmeneniya klimata [Formation of productivity of meadow and steppe

vegetation in conditions of climate change]. *Fundamental'naya i prikladnaya klimatologiya [Fundamental and Applied Climatology]* **3**, 102–126. (In Russian). https://doi.org/10.21513/2410-8758-2019-3-102-126

Rabotnov, T.A., 1992. Fitotsenologiya [Phytocenology]. Publishing House of Moscow State Univbersity, Moscow, Russia, 352 p. (In Russian).

Rastitel'nyi mir Respubliki Khakasiya: uchebno-metodicheskii kompleks po distsipline: laboratornyi praktikum [Flora of the Republic of Khakassia: educational and methodological complex for the discipline: laboratory workshop], 2015. Ankipovich, E.S., Lagunova, E.G. (eds.). Publishing House of Khakassian State University named after N.F. Katanov, Abakan, Russia, 124 p. (In Russian).

Rastitel'nyi pokrov HKhakasii [Vegetation cover of Khakassia], 1976. Kuminova, A.V. (ed.). USSR Academy of Sciences, Siberian Department, Central Siberian Botanical Garden, Nauka, Siberian Branch, Novosibirsk, USSR, 423 p. (In Russian).

Shi, S., Wang, P., Zhang, Y., Yu, J., 2021. Cumulative and time-lag effects of the main climate factors on natural vegetation across Siberia. *Ecological Indicators* **133**, 108446. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108446

Subbotin, M.A., Zorkina, T.M., 2004. Osobennosti pasteral'noi digressii stepei Beiskogo rajona [Features of the pasteur digression of the steppes of the Baysky district]. *Materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii “Ekologiya Yuzhnoi Sibiri i sopredel'nykh territorii”. Ch. 1 [Materials of the International Scientific and Practical Conference "Ecology of Southern Siberia and adjacent territories". Part 1].* Abakan, Russia, 140. (In Russian).

Sveshnikova, V.M., Bobrovskaya, N.I., 1980. Vodnyi rezhim [The water regime]. In: Lavrenko, E.M. (ed.), *Pustynnye stepi i severnye pustyni MNR. Ch. 1. Prirodnye usloviya (Bulgan somon) [Desert steppes and northern deserts of the Mongolian People's Republic. Part 1. Natural conditions (Bulgan somon)*]. Nauka, Leningrad, USSR, 127–136. (In Russian).

Vincent, W.F., 2009. Effects of climate change on lakes. In: Likens, G.E. (ed.), *Encyclopedia of Inland Waters*. Elsevier, Amsterdam, Netherlands, 55–60. https://doi.org/10.1016/B978-012370626-3.00233-7

Voskresenskii, S.S., 1962. Geomorfologiya Sibiri [Geomorphology of Siberia]. Publishing House of the Moscow University, Moscow, USSR, 352 p. (In Russian).

Yavorskii, O.V., 1968. Melioratsii v Khakasii [Land reclamation in Khakassia]. Book Publishing House, Krasnoyarsk, USSR, 80 p. (In Russian).

Zelenskaya, N.N., Kerzhentsev, A.S., Ableeva, V.A., Tereshonok, N.A., 2012. Dinamika produktivnosti lugovykh stepei na severo-zapadnom predele ikh areala (basseina Oki) [Dynamics of productivity of meadow steppes in the northwestern limit of their range (Oka basin)]. *Izvestiya RAN. Seriya Geograficheskaya [News of the Russian Academy of Sciences. Series Geographical]* **6**, 47–54. (In Russian).

Zhukova, E.Yu., 2015. Primenenie spektral'nykh indeksov Landsat 8 dlya otsenki fitotsenozov priozernoi kotloviny ozera Turlan'e (Respublika Khakasiya) [Application of Landsat 8 spectral indices for the assessment of phytocenoses of the Lake Turlanye Lake basin (Republic of Khakassia)]. *Materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii “Ekologiya Yuzhnoi Sibiri i sopredel'nykh territorii”. Ch. 1 [Materials of the International Scientific and Practical Conference "Ecology of Southern Siberia and adjacent territories". Part 1].* Abakan, Russia, 19. (In Russian).

Zhukova, V.M., Kut'kina, N.V., Zorkina, T.M., 2011. Kharakteristika lugovoi rastitel'nosti i ee sostoyaniya Sorokaozernoi ravninno-solonchakovoi peschanoi stepi [Characteristics of meadow vegetation and its

condition of the Sorokaozernoj plain-salt-marsh sandy steppe.]. *Materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii “Ekologiya Yuzhnoi Sibiri i sopredel'nykh territorii”. Ch. 1 [Materials of the International Scientific and Practical Conference "Ecology of Southern Siberia and adjacent territories". Part 1].* Abakan, Russia, 3–4. (In Russian).

Zorkina, T.M., 2016. Ekologicheskaya otsenka lugovoi rastitel'nosti sorokaozernoi peschanoi stepi (Khakasiya) [Ecological assessment of meadow vegetation of the sorokaozernoj sandy steppe (Khakassia).]. *Materialy shestoi Vserossijskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem “Flora i rastitel'nost' Sibiri i Dal'nego Vostoka” [Materials of the sixth All-Russian conference with international participation "Flora and Vegetation of Siberia and the Far East"].* Krasnoyarsk, Russia. 211–219. (In Russian).

Zorkina, T.M., Zhukova, V.M., 2006. Monitoring antropogennogo vozdeistviya na strukturno-funktsional'nye osobennosti rastitel'nogo kompleksa Sorokaozernogo peschanogo stepnogo raiona Khakasii [Monitoring of anthropogenic impact on the structural and functional features of the vegetation complex of the Sorokaozerny sandy steppe region of Khakassia]. *Materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii “Ekologiya Yuzhnoi Sibiri i sopredel'nykh territorii”. Ch. 1 [Materials of the International Scientific and Practical Conference "Ecology of Southern Siberia and adjacent territories". Part 1].* Abakan, Russia, 114. (In Russian).

Zorkina, T.M., Zhukova, V.M., 2009. Rastitel'nye stepnye soobshchestva Khakasii: ikh struktura i funktsional'noe sostoyanie [Plant steppe communities of Khakassia: their structure and functional state]. *Materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii “Ekologiya Yuzhnoi Sibiri i sopredel'nykh territorii”. Ch. 1 [Materials of the International Scientific and Practical Conference "Ecology of Southern Siberia and adjacent territories". Part 1].* Abakan, Russia, 3–5. (In Russian).

Zorkina, T.M., Zhukova V.M., Kut'kina, N.V., 2013. Monitoring rastitel'nosti zasolyonnykh lugov na osnove nazemnykh i sputnikovykh metodov v usloviyakh Koibal'skoi stepi (Khakasiya) [Vegetation monitoring of saline meadows based on terrestrial and satellite methods in the conditions of the Koibal steppe (Khakassia)]. *Vestnik KGPU im. V. P. Astaf'eva [Bulletin of the Kransoyarsk State Pedagogical University named after V.P. Astafiev]* **3** (25), 229–234. (In Russian).