

БИОЛОГИЯ

УДК:581.522.4.056

ИЗМЕНЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПАРАМЕТРОВ СЕВЕРНОГО ИЗОЛИРОВАННОГО ФРАГМЕНТА СТЕПЕЙ ПРИ ПОТЕПЛЕНИИ КЛИМАТА¹

CHANGING OF THE FUNCTIONAL PARAMETERS OF AN ISOLATED NORTHERN MEADOW-STEPPE FRAGMENT UNDER CLIMATE WARMING

Н.Н. Зеленская
N.N. Zelenskaya

Институт фундаментальных проблем биологии РАН, Россия, 142290, г. Пушкино, ул. Институтская, 2

Institute of Basic Biological Problems of RAS, 2 Institutskaya St, Pushchino, 142290, Russia

E-mail: zelen_1@rambler.ru

Аннотация. Важнейшими функциональными характеристиками экосистем могут считаться те, что отражают интенсивность процессов метаболизма в экосистеме. Получен отклик изолированной степной экосистемы на потепление климата. Показано, что расположенная в 400 км на северо-запад от основного ареала, изолированная лугово-степная экосистема «Долы» (Московская область) в период глобального потепления приблизилась по основным функциональным параметрам (продуктивности и структуре доминантов) к эталонной луговой степи Центрально-Черноземного заповедника (Курская область).

Résumé. We studied the effect of climate warming on the functional parameters of the isolated steppe ecosystem. The aim of our research was to assess the direction of change in key functional parameters (productivity and projective cover) of the northern isolated meadow-steppe fragment with a strong warming.

The Doly-ecosystem in the Prioksko-Terrasny Reserve (Moscow region) is the most northern part of the meadow steppes. The reference meadow-steppes section is located in the Kursk Region, 400 km to the south.

The last 30-years period was the warmest in the history of meteorological observations. The most pronounced signs of warming are observed in the European parts of Russia. Doly-cosystem is known to fall under the effect of high floods from the Oka River once every 40 years. High flood can change the composition of the dominants. The mesophytic association is most susceptible to flooding. However, the period of warming is accompanied by a significant drop in the Oka River water level. The period since 1994 year is not marked by the floods in the natural boundary Doly. This allowed us to observe the character of successive changes in the ecosystem.

In the Southern Moscow Region the global warming has manifested itself in the average annual air temperature increase of about 2 degrees. The aridization of climate is observed as the growing number of extremely dry seasons.

Despite the aridization, the productivity of Doly-ecosystem has increased by 35–40% in the last 15 years. To prove it has happened in the steppe ecosystem, it is important to assess the degree of involvement of the dominant crops (Gramineae) in projective cover of grass. According to the three herbal *constant area*, the average cover of the Gramineae makes up 17% of the total projective cover of grass (by Ramensky method). In the last warming period the *Stipa pennata* and *Festuca valesiaca* were dominating. In recent years even in the most mesophytic community *Phleum phleoides* – (*F. valesiaca*) – multigrass the tendency transition from *Ph. phleoides* dominance to *F. valesiaca* dominance is observed. Over the past seven years the *F. valesiaca* projective cover has doubled.

It is shown that is located in the north-western limit of its range, isolated meadow steppe ecosystem Doly (Moscow Region) in the period of global warming has become closer in the productivity and structure of dominant reference to the meadow-steppe ecosystem of the Central Chernozem Reserve (Kursk region).

¹ Работа рекомендована к публикации XIV Международной научно-практической экологической конференцией «Экологические и эволюционные механизмы структурно-функционального гомеостаза живых систем» (Белгород, 4–8 октября 2016 г.).



Ключевые слова: потепление климата, функционирование экосистем, луговые степи, продуктивность экосистемы, проективное покрытие видов.

Key words: global warming, ecosystem functioning, meadow steppes, productivity of ecosystem, projective cover of the species.

Введение

Анализ динамики трендов локальных природных комплексов помогает получить «быстротекущие модели» ответных реакций экосистем на возможные глобальные изменения природных процессов [Коломыц, 2005]. Одним из ключевых факторов функционирования экосистем в последние десятилетия стало глобальное потепление. Период с 1983 по 2012 годы стал самым теплым за 1400-летний период истории Земли [Росгидромет, 2014]. Наиболее выраженные признаки потепления наблюдаются на территории Европейской части России (ЕЧР). За 100 лет инструментальных метеонаблюдений темпы потепления по России превысили темпы глобального почти вдвое, а среднегодовая скорость потепления для территории РФ достигла 0.43°C за каждые 10 лет. При этом согласно сценариям различных климатических моделей, почти на всей территории ЕЧР будет усиливаться засушливость климата [Золотокрылин и др., 2007]. Для региона Южного Подмосковья аридизация проявляется в увеличении числа экстремально засушливых сезонов [Курганова и др., 2011].

Мониторинг эксклава степной растительности в Приокско-Террасном биосферном заповеднике (ПТБЗ, Московская обл.) позволил нам зафиксировать отклик целостной

экосистемы на подобные значительные изменения климатических факторов. В нашем случае изолированная экосистема степи, обитающая на северо-западном пределе ареала, попав в теплый климатический тренд, сама приблизилась к условиям среды, являющимся нормой для луговых степей [Зеленская и др., 2012]. Это дало возможность сравнить ее основные функциональные параметры до и в период потепления с параметрами эталонной лугово-степной экосистемы.

Цель исследований – оценить направленность изменений основных функциональных параметров северного эксклава луговой степи в условиях выраженного потепления климата.

Объект и методы исследования

Физиологически обоснованный подход к исследованию экосистем основан на выделении значимого критерия в ее функциональной организации [Вернадский, 1989; Раменский, 1971; Керженцев, 2006]. По Вернадскому, геологическая роль «живого вещества» на Земле состоит в улавливании и преобразовании солнечной энергии. Зеленые растения, способные в процессе фотосинтеза преобразовывать минеральные вещества в органические, образуют сообщества так, чтобы максимально эффективно улавливать солнечную энергию. С физиологической точки зрения любая экосистема представляет собой единство продуцентов (фитоценоза), консументов (зооценоза) и редуцентов (педоценоза), которые «прогоняют» вещество по метаболическому циклу, образуя относительно автономную систему, максимально пригодную в условиях конкретной климатической зоны [Зеленская, Керженцев, 2013]. В этом случае, вся биосфера Земли может быть представлена как сумма функциональных ячеек – экосистем.

Механизм функционирования таких «ячеек» может быть представлен как метаболизм, или циклическая смена двух противоположно направленных процессов – синтеза из минеральных элементов органического вещества автотрофами с помощью солнечной энергии и деструкции отработавшей ресурс и отмершей биомассы гетеротрофами, с возвратом минеральных элементов в новый цикл фотосинтеза [Керженцев, 2006; Зеленская, Керженцев, 2013]. За пределы этого малого

(биологического) круговорота выходит лишь малая часть органики, попадая в большой (геологический) круговорот и меняя постепенно облик земной поверхности [Вернадский, 1989]. В процессе эволюции экосистема в конечном итоге приводит свою структурно-функциональную организацию к динамическому равновесию с флуктуациями внешней среды. Таким образом, продуктивность экосистемы и «рабочие» виды, производящие основную продукцию – это важнейшие из функциональных характеристик любой экосистемы.

В качестве природной модели целостной экосистемы нами выбран изолированный северо-западный фрагмент луговых степей в Приокско-Террасном биосферном заповеднике. Он расположен в 100 км к югу от Москвы и в 400 км от Центрально-Черноземного заповедника (ЦЧЗ, Курская обл.). Степные сообщества ПТБЗ локализованы в урочище Дола, на нижней надпойменной террасе реки Оки. По видовому составу и структуре данная экосистема близка зональной экосистеме, но не идентична ей [Данилов, 1981]. В частности, до периода потепления продуктивность степной экосистемы ПТБЗ отставала на треть от продуктивности степной экосистемы ЦЧЗ. Доминантами здесь также являются плотнодерновинные злаки – ковыль перистый (*Stipa pennata*) и типчак (*Festuca valesiaca*), но выше степень участия рыхлокустовой тимофеевки (*Phleum phleoides*).

К числу главных факторов, определяющих произрастание степных сообществ в Долах, можно выделить низкую влажность песчаных почв, обусловленную в основном атмосферными осадками. Однако, находясь на нижней надпойменной террасе реки, степные сообщества раз в 30–40 лет попадают под воздействие высоких и продолжительных весенних паводков, которые, застаиваясь в понижениях микрорельефа, вызывают сукцессионные изменения в структуре доминантов. Последний высокий паводок зафиксирован в Долах в 1994 году. Период потепления сопровождается аридизацией местообитаний, что дало возможность проследить за процессом восстановительной сукцессии степного сообщества.

Для многолетних наблюдений выделены три постоянных участка (площадью в 100 м² каждый, расположены вдоль градиента влажности). Их границы определены по доминированию более или менее ксерофильных злаков. Наиболее ксерофитный ценоз представлен ассоциацией *Stipa pennata* – разнотравье, переходный ксеромезофитный ценоз – ассоциацией *F. valesiaca* – разнотравье, мезофитный ценоз – ассоциацией *Ph. phleoides* – (*F. valesiaca*) – разнотравье. Геоботанические описания и учет надземной продукции проводятся ежегодно, в пик вегетационного сезона, по общепринятой методике [Данилов, 1981]. Проективное покрытие видов также измеряли общепринятыми методами [Braun-Blanquet, 1964; Раменский, 1971]. Метеорологические данные предоставлены Станцией фонового мониторинга (СФМ) заповедника. Статистическая обработка данных проведена с помощью программы Microsoft Office Excel.

Результаты и их обсуждение

Тренд потепления в Подмоскowie проявился в повышении среднегодовой температуры воздуха приблизительно на 2 градуса [Зеленская и др., 2012]. Следствием потепления стало увеличение вегетационного сезона, сдвиг сроков вегетации (начала вегетации – на неделю, окончания – на две) и аридизация местообитаний. В последние два десятилетия амплитуда различий между сухими и влажными сезонами увеличилась. Частота самих сухих сезонов также увеличилась. Каждый второй-третий сезоны отмечены в районе исследований не только весенней засухой, вполне типичной для региона [Данилов и др., 1983], но и повторной засухой в разгар фенологического лета, что характерно для двух последних десятилетий.

Период наших исследований характеризуется значительным падением уровня Оки. При среднем за 100 лет подъеме р. Оки в половодье на высоту до 8 метров, за период с 1991 по 2011 среднее значение подъема составило менее 5 метров (рис. 1).

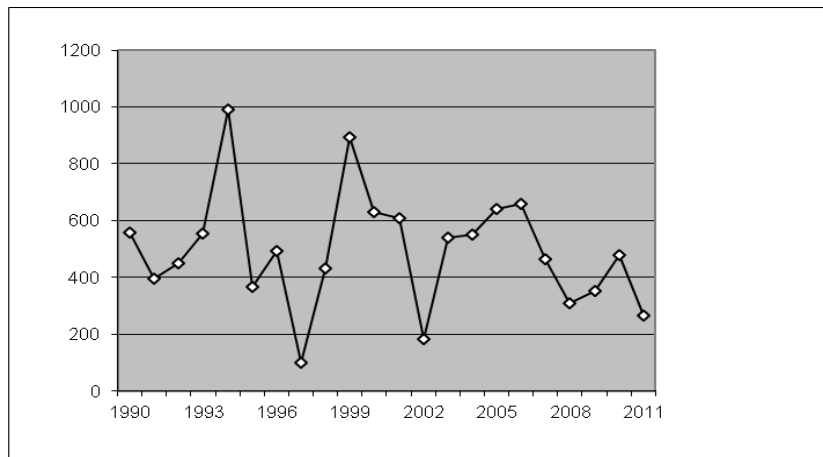


Рис. 1. Изменение уровня р. Оки (мм) с 1990 по 2011 год (по данным Серпуховского гидропоста)

Fig. 1. Changes in the level of Oka River (mm) from 1990 to 2011 years (according to Serpukhov gauging station)

Только дважды за это время Ока превысила в паводок среднемноголетнюю отметку, а в каждый второй год уровень реки был существенно ниже 5 метров. При таком значительном снижении уровня, влияние реки на степные стационары в период наших исследований было минимальным, а места обитания степняков в значительной степени были подвержены иссушению. Особенно наглядно влияние изменений внешней среды на структурно-функциональную организацию сообщества отразилось в пограничном фитоценозе, ранее в наибольшей степени подвергшемся воздействию паводка.

Геоботанические наблюдения показали, что после воздействия паводка 1994 года на самом влажном – мезофитном – стационаре наблюдалась в первые годы тенденция уменьшения проективного покрытия (ПП) типчака (с 19% в 1993 году до 1.8% в 2004 году). Во второй половине исследований ПП типчака полностью восстановилось (с 4.6% в 2005 г до 15–21% в 2008–2011 гг.). Однако это не стало только демутацией типчака после воздействия стрессового фактора в виде паводка. При потеплении климата постепенно происходит увеличение площади, занятой как типчаком, так и еще более ксерофильным ковылем. ПП ковыля на этом мезофитном стационаре изменилось с 1.9% в 1993 до 4–7% в 2007–2011 годах. Как показывают наблюдения, в период потепления в мезофитном сообществе (наиболее влагоустойчивом из 3-х) происходит не только выпадение влаголюбивых видов (лисохвост луговой, марьянник гребенчатый), но меняется структура и соотношение доминантов. Место рыхлокустового злака (*Ph. phleoides*) устойчиво занял дерновинный типчак (рис. 2), значительно возросло и проективное покрытие ковыля.

Увеличение площади, занятой плотнoderновинными злаками (типчаком и ковылем), происходит в основном за счет появления новых дернин. Скорее всего, это напрямую связано с процессом потепления. За время жаркого и продолжительного лета происходит полноценное созревание и прорастание семян типчака и ковыля. Новые особи ковыля отмечены также на нижних участках террасы, за пределами Ковыльного дола. Доминирование ковыля и типчака в мезофитной ассоциации в последние 7–8 лет свидетельствует о том, что происходит сближение мезофитного и ксеромезофитного сообществ, как по составу доминантов, так и по условиям среды.

Наши исследования температурного фона почвы в разных типах растительности ПТБЗ подтвердили факт сближения температуры корнеобитаемого слоя почвы во всех степных ассоциациях [Зеленская и др., 2016]. В ходе исследований установлено, что степные сообщества Долов характеризуются особой экологической нишей. Их температурный фон почвы на 5 градусов превышает таковой на лугах и на 9 градусов – в фоновом лесу заповедника. Различия между каждой из степных

ассоциациях составляют вдоль градиента влажности 1–2 градуса. Весной различия температурных условий в почве максимальны, а осенью – минимальны. Выравнивание гидротермического фона почвы наблюдается со второй половины фенологического лета. Причем, чем жарче сезон, тем быстрее наступает сближение температурных показателей стационаров. Например, в жаркие сезоны 2010 и 2011 годов температура почвы на мезофитном и ксеромезофитном стационарах сблизилась вплоть до полной идентичности уже в конце первого летнего месяца.

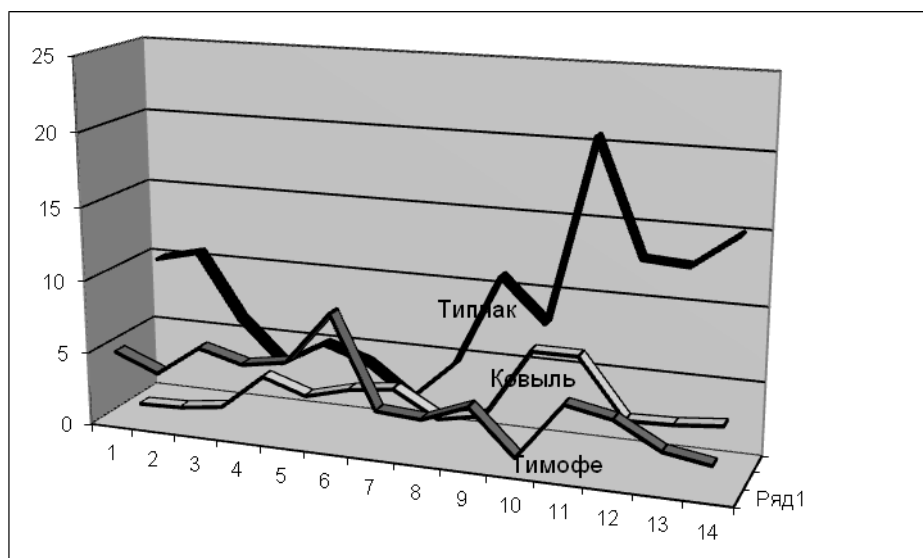


Рис. 2. Динамика проективного покрытия доминантных злаков в ассоциации *Phleum phleoides* – (*Festuca valesiaca*) – разнотравье. По оси абсцисс – годы наблюдений, по оси ординат – проективное покрытие вида, %

Fig. 2. Dynamics of the projective cover of crops dominant in association *Phleum phleoides* – (*Festuca valesiaca*) – multigrass. X-axis – years of observation, Y-axis – the projective cover of species, %

Повышение температурного фона сопровождается уменьшением влажности почвы. Однако для степей засушливость климата является типичным компонентом функционирования экосистемы. Степная экосистема приспособилась к обязательным периодам засухи. Жизненная форма эдификатора гарантирует поддержание микроклимата сообщества. В данном случае, плотнодерновинные злаки способствуют защите зачатков сопутствующих видов в неблагоприятные периоды за счет образования мощной дерновины. Вот почему именно типчак и ковыль можно рассматривать в качестве степных эдификаторов.

Одновременно со сменой доминанта в период потепления приблизился к степному эталону такой важный показатель функционирования экосистемы Дола как ежегодная продукция (рис. 3).

Сравнение продуктивности экосистемы Дола в период потепления (1998–2011 гг.) и в контрольном, более холодном, периоде (1975–1985 гг.) выявило увеличение производимой наземной продукции экосистемы на 35–40% при потеплении. В абсолютном выражении наземная продукция в Долах в период потепления достигла величины 330 ± 5.0 г/м² (или 3.3 т/га/год) против 210 ± 5.0 г/м² (или 2.1 т/га/год) в контрольном периоде. В пересчете на общую среднегодовую продукцию (сумма наземной и подземной продукции) это составляет для исследуемой экосистемы 18 т/га/год. Это соответствует средней продуктивности эталонной луговой степи Центрально-Черноземного заповедника.

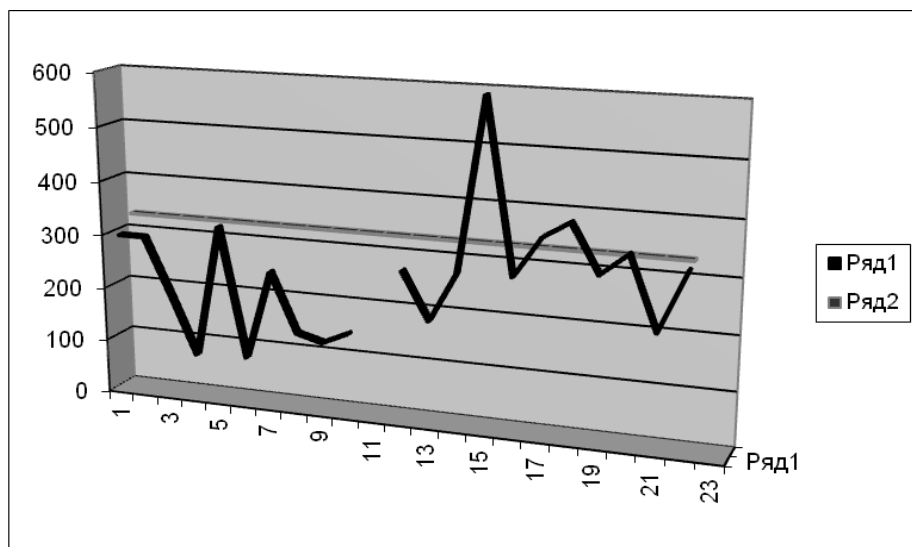


Рис. 3. Продуктивность степной экосистемы Долой в сравнении с эталонной для луговых степей. По оси абсцисс – годы наблюдений (1975–1985, 1998–2011), по оси ординат – общая годовая продукция экосистемы, в т/га (ряд 1 – продуктивность Долой за два периода; ряд 2 – средняя продуктивность луговых степей в Курской области)

Fig. 3. The productivity of steppe ecosystem Doly in comparison with the standard for the meadow steppes. X-axis are years of observations (1975–1985, 1998–2011), Y-axis is the general annual production of the ecosystem (in t/ha) (1 – the productivity of Doly-ecosystem during two periods; 2 – the average productivity of the meadow steppes of Kursk region)

Конечно, величина ежегодной продукции изменяется в зависимости от флуктуационных колебаний климатических условий конкретных сезонов, о чем подробнее мы сообщали в более ранней публикации [Зеленская и др., 2012]. Оптимальный прирост продукции характерен для данной экосистемы в сезоны, близкие по сумме температур и влажности к среднемноголетним показателям для этого региона, но характеризующиеся более теплой весной. Надземная фитомасса в эти годы составила от 360 ± 5.0 до 416 ± 9.9 г/м² за сезон (ошибка среднего для вероятности 0.95 составляет 7%). Минимальная продукция фиксируется в экстремальные сезоны – жаркие и сопровождаемые продолжительной засухой. В контрольном периоде таких сезонов отмечено два за 11 лет, а в теплом – пять за 14 лет. Однако в период потепления, даже в экстремально сухие и жаркие сезоны, надземная продукция на стационарах оказалась почти вдвое большей, чем в подобные сезоны контрольного цикла. Увеличение продуктивности обусловлено более ранним наступлением вегетации, а, следовательно, более быстрым приростом продукции. Стремительное нарастание эффективных температур в ранневесенний период, когда еще доступна влага талых вод, сказывается на быстром приросте и наборе критической массы растениями уже к середине июня.

Для оценки роли «рабочих» видов важно сравнить степень участия различных видов, в первую очередь злаков, в проективном покрытии травостоя. Злаки составляют от 30 до 50% продукции в луговых степях. В период потепления их доля только растет. Но формальное отнесение травянистой растительности к истинным «луговым степям» основано на соотношении проективного покрытия доминантных злаков и сопутствующего разнотравья. Сообщества с доминированием плотнодерновинных ксерофильных и мезоксерофильных злаков (*S. pennata*, *Koeleria cristata*, *F. valesiaca*), с примесью степных осок, мезофильного и ксеромезофильного разнотравья (*Galium verum*, *Filipendula vulgaris*, *Salvia pratensis*, *Leucanthemum vulgare*) относят к луговым степям. Долевое участие ковылей в общем проективном покрытии луговой степи должно быть не менее 5%. Если же в сообществе преобладают мезоксерофильные злаки корневищного типа (*Poa angustifolia*, *Calamagrostia epigeios*), то такая растительность должна быть отнесена к остепненным лугам

[Лавренко, 1980]. Подобные травяные сообщества (луга и поляны) встречаются в заповеднике на средних террасах среди участков вторичных лесов. Лугово-степные сообщества Долов в ПТБЗ отделены от растительности остепненных лугов песчаным валом, достигающим 10 м высоты.

Проективное покрытие (пп) всех злаков, измеренное методом braun-blancquet (точность метода $\pm 5\%$) достигло на исследуемых стационарах следующих значений: в ксерофитном сообществе – более 60%; а в двух более мезофитных сообществах – более 20%. Подробные измерения проводились методом раменского (точность метода $\pm 0.1\%$) на постоянных метровых площадках, заложенных по трансекте. Исследования показали, что на стационарах велико разнообразие фрагментов ассоциаций. Пп злаков варьировало на разных метровых площадках и на различных стационарах от 5% до 42%. Среднее же пп злаков по трем стационарам составляет, согласно методу раменского, не менее 17%. На долю основных трех доминантов (типчак, тимофеевка, ковыль) приходится более 75% проективного покрытия злаков. Таким образом, в общем проективном покрытии травостоя на стационарах среднее пп ковыля можно оценить в 8%, среднее пп типчака – в 5%. Даже в наиболее влаговыносливом сообществе *Ph. phleoides* – (*Festuca valesiaca*) – разнотравье в последние годы наблюдается отчетливая тенденция перехода от доминирования тимофеевки (*Ph. phleoides*) к доминированию типчака (*F. valesiaca*). Измерения «вилочкой» раменского показали, что пп типчака достигло допаводкового уровня, а метод braun-blancquet показал увеличение пп типчака вдвое по сравнению с допаводковым периодом. Проективное покрытие ковыля в мезофитной ассоциации ранее было очень низким, теперь же оно возросло в 4 раза. Интересно, что в период потепления на более ксерофитных стационарах проективное покрытие плотнодерновинных злаков (типчака и ковыля) существенно не изменилось. Происходит явное сближение стационаров в направлении ксерофитизации.

Заключение

Лугово-степная экосистема Дола в ПТБЗ (Московская обл.), находясь на северо-западной границе распространения луговых степей, служит прекрасной природной моделью, демонстрирующей отклик целостной экосистемы на изменение климата и условий обитания. Период потепления 1998–2011 годов, совпавший с глобальным климатическим трендом, позволил зафиксировать изменение в структурно-функциональной организации экосистемы.

Потепление климата проявилось в сближении структуры фитоценозов различных стационаров Долов с эталонным вариантом луговых степей. Пограничная (подверженная влиянию паводка) ассоциация *Phleum phleoides* – (*Festuca valesiaca*) – разнотравье в последнее 20-летие сблизились с ксеромезофитной ассоциацией *F. valesiaca* – разнотравье по структуре доминантов. Восстановительная сукцессия от доминирования тимофеевки к доминированию типчака заняла в Долах около 7 лет.

Потепление климата приблизило изолированную лугово-степную экосистему Дола к эталонной экосистеме по важнейшей интегральной характеристике экосистем – продуктивности. Средняя продуктивность степной экосистемы ПТБЗ за два десятилетия потепления возросла более чем на треть и сравнялась со значениями продуктивности в эталонной лугово-степной экосистеме ЦЧЗ (Курская обл.).

Благодарности

Автор благодарит сотрудников Станции фоновое мониторинга Приокско-Террасного заповедника и Отдел гидрологии и флота ФГБУ «Центральное УГМС» за помощь в работе.

Список литературы References

1. Вернадский В.И. 1989 (1945). Биосфера и ноосфера. М., Наука, 260.
Vernadskij V.I. 1989 (1945). Biosfera i noosfera [The Biosphere and Noosphere]. Moscow, Nauka, 260. (in Russian)
2. Данилов В.И. 1981. О некоторых вопросах годичной динамики степных фитоценозов. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический*, 86 (5): 106–120.
Danilov V.I. 1981. On some issues year-dynamics of steppe phytocenoses. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 86 (5): 106–120. (in Russian)
3. Данилов В.И., Кулигин С.Д., Фадеев Н.Н. 1983. Сезонные ритмы природы Приокско-Террасного биосферного заповедника. В кн.: Экологический мониторинг Приокско-Террасного биосферного заповедника. Пушкино: 8–36.
Danilov V.I., Kuligin S.D., Fadeev N.N. 1983. The Seasonal rhythms of Nature in Prioksko-Terrasny Biosphere Reserve. In: *Jekologicheskij monitoring Prioksko-Terrasnogo biosfernogo zapovednika* [Ecological monitoring of Prioksko-Terrasny Biosphere Reserve]. Pushchino: 8–36. (in Russian)
4. Зеленская Н.Н., Керженцев А.С. 2013. Структурно-функциональное единство растительности и почвы – механизм функционирования экосистем (в связи с посадкой киотских лесов в степной зоне). *Научные ведомости БелГУ. Естественные науки*, 22 (3): 121–126.
Zelenska N.N., Kerzhentsev A.S. 2013. Structural and functional unity of vegetation and soil is a mechanism of ecosystem functioning (in connection with the planting of Kyoto forests in the steppe zone). *Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural sciences*, 22 (3): 121–126. (in Russian)
5. 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.
Zelenskaya N.N., Kerzhentsev A.S., Ableeva V.A., Tereshonok N.A. 2012. Dynamics of productivity of meadow steppes on a north-west bound of the areal. *Bulletin of the Russian Academy of Sciences. Geographical series*, (6): 47–54. (in Russian)
6. Зеленская Н.Н., Сон Б.К., Быховец С.С., Брынских М.Н., Керженцев А.С. 2016. Температурные условия развития лугово-степной и лесной растительности на берегах в среднем течении Оки. *Известия РАН. Серия географическая*, (4): 79–89.
Zelenskaya N.N., Son B.K., Bykhovets S.S., Brynskikh M.N., Kerzhentsev A.S. 2016. Temperature conditions of development of meadow-steppe and forest vegetation on banks in the middle course of the Oka-river. *Bulletin of the Russian Academy of Sciences. Geographical series*, (4): 79–89. (in Russian)
7. Золотокрылин А.Н., Виноградова В.В., Черенкова Е.А. 2007. Динамика засух в Европейской России в ситуации глобального потепления. В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т. 21. СПб., Гидрометеиздат: 160–182.
Zolotokrylin A.N., Vinogradova V.V., Cherenkova E.A. 2007. Dynamics of droughts in the European part of Russia in the situation of global warming. In: *Problemy jekologicheskogo monitoringa i modelirovanija jekosistem*. T. 21 [Problems of environmental monitoring and modeling of ecosystems. Vol. 21]. Saint-Petersburg, Gidrometeizdat: 160–182. (in Russian)
8. Керженцев А.С. 2006. Функциональная экология. М., Наука, 259.
Kerzhentsev A.S. 2006. Funkcional'naja jekologija [The Functional Ecology]. Moscow, Nauka, 259. (in Russian)
9. Коломыц Э.Г. 2005. Бореальный экотон и географическая зональность. М., Наука, 389.
Kolomyts E.G. 2005. Boreal'nyj jekoton i geograficheskaja zonal'nost' [The boreal ecotone and geographical zoning]. Moscow, Nauka, 389. (in Russian)
10. Курганова И.Н., Лопес де Гареню В.О., Петров А.С., Мякшина Т.Н., Сапронов Д.В., Аблеева В.А., Кудеяров В.Н. 2011. Влияние наблюдаемых климатических изменений и экстремальных погодных явлений на эмиссионную составляющую углеродного цикла в различных экосистемах Южно-таежной зоны. *Доклады Академии Наук*, 441 (6): 845–849.
Kurganova I.N., Lopez de Garenne V.O., Petrov A.S., Myakshina T.N., Sapronov D.V., Ableeva V.A., Kudeyarov V.N. 2011. Influence of observed climate change and extreme weather events on the emission component of the carbon cycle in different ecosystems of South taiga zone. *Doklady Akademii Nauk*, 441 (6): 845–849. (in Russian)



11. Лавренко Е.М. 1980. Европейские луговые степи и остепненные луга. *В кн.: Растительность европейской части СССР*. Л., Наука: 220–231.

Lavrenko E.M. 1980. European meadow steppes and steppe meadows. *In: Rastitel'nost' evropejskoj chasti SSSR [Vegetation of the European part of the USSR]*. Leningrad, Nauka: 220–231. (in Russian)

12. Раменский Л.Г. 1971. Техника проективного учета. *В кн.: Избранные работы (проблемы и методы изучения растительного покрова)*. Л., Наука: 81–90.

Ramenskiy L.G. 1971. Projective technique accounting. *In: Izbrannye raboty (problemy i metody izuchenija rastitel'nogo pokrova) [Select of work (the Problem and methods of studying of a vegetative cover)]*. Leningrad, Nauka: 81–90. (in Russian)

13. Росгидромет. 2014. Второй оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Т. 1. М., 61.

The Federal Service for Hydrometeorology and Environmental Monitoring (Rosgidromet). 2014. The Second Assessment Report on climate change and their impact on the territory of the Russian Federation. Vol. 1. Moscow, 61. (in Russian)

14. Braun-Blanquet J. 1964. *Planzensociologie*. Wien, New York, Springer-Verlag, 865.