

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего  
образования Тюменский государственный университет

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего  
образования Уральский федеральный университет имени первого Президента

России Б.Н. Ельцина

На правах рукописи



Тумуржав Шинэхуу

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА  
ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РАСТЕНИЙ СТЕПЕЙ  
ЮЖНОЙ СИБИРИ И СЕВЕРНОЙ МОНГОЛИИ

1.5.15 – Экология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
кандидат биологических наук  
Иванова Лариса Анатольевна

Тюмень – 2024

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение .....	5
Глава 1. Литературный обзор .....	11
1.1 Общая характеристика степных ландшафтов Южной Сибири и Северной Монголии .....	12
1.2 Характеристика степи как типа растительности и особенности Центрально-Азиатских степей .....	15
1.3 Биологические особенности степных растений .....	16
1.4 Исследование функциональных параметров листьев у растений семи-аридного климата .....	20
1.4.1 Значение структурно-функциональных параметров листьев для изучения механизмов адаптации растений .....	20
1.4.2 Структура листьев растений в условиях засушливого климата .....	28
1.4.3 Особенности пигментной системы растений степей .....	30
1.4.4 Фотосинтетическая способность листьев степных растений ..	36
1.4.5 Влияние антропогенного воздействия на степные растения ...	41
Глава 2. Районы, методы и объекты исследований .....	47
2.1 Районы исследований .....	47
2.2 Объекты исследований .....	51
2.3 Методы исследований .....	64
2.3.1 Морфологические параметры .....	66
2.3.2 Определение количественных характеристик мезофилла листа .....	66
2.3.3 Физиологические показатели и содержание фотосинтетических пигментов .....	68
2.3.4 Изучение внутривидовых изменений листовых параметров в зависимости от условий произрастания .....	70

2.3.5 Математические методы обработки данных .....	72
Глава 3. Разнообразие параметров листьев степных растений Южной Сибири и Северной Монголии .....	75
3.1 Общая характеристика функциональных показателей листьев растений степных сообществ Южной Сибири и Северной Монголии ..	75
3.2 Варьирование функциональных показателей растений в зависимости от района исследований .....	86
3.3 Сравнительный анализ функциональных параметров растений разных экологических групп .....	93
Глава 4. Влияние климатических и антропогенных факторов на внутривидовое варьирование функциональных параметров степных растений .....	101
4.1 Морфологические показатели целого листа .....	101
4.2 Изменение физиологических показателей и содержания фотосинтетических пигментов внутри вида в зависимости от условий произрастания .....	104
4.3 Влияние условий произрастания на количественные параметры мезофилла листа .....	107
4.4 Связь между параметрами структуры мезофилла и физиологическими показателями степных растений .....	112
4.5. Влияние антропогенной трансформации сообщества на внутривидовые изменения функциональных показателей растений ....	115
Глава 5. Анализ факторов, влияющих на функциональные показатели степных растений на уровне сообщества .....	122
5.1 Функциональные свойства растительных сообществ .....	122
5.2 Влияние климатических факторов на функциональные свойства степных сообществ .....	129
5.3 Связь фотосинтетической продуктивности степных сообществ с интегральными функциональными параметрами листового полога ....	136

5.4 Зависимость функциональных свойств сообществ от степени антропогенной трансформации .....	141
Заключение .....	145
Выводы .....	147
Список литературы .....	149
Приложение .....	178
Приложение А. Справка о внедрении результатов диссертационной работы .....	179
Приложение Б. Функциональные показатели листьев растений степей Южной Сибири и Северной Монголии .....	180

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы исследования.** В настоящее время в результате глобальных климатических изменений и несбалансированного режима природопользования происходит расширение площади засушливых территорий. Исследование механизмов адаптации растений к аридизации климата и антропогенным воздействиям является актуальной проблемой современной экологии. Для понимания механизмов адаптации растений к засухе необходимо изучение функциональных признаков, отражающих связь растений с условиями среды [Пьянков, Мокроносов, 1993; Воронин и др., 2003; Шереметьев, 2005; Reich et al., 2014; Wright et al., 2017; Shipley et al., 2016; Розенцвет и др., 2021]. Такими признаками могут быть структурные, физиологические или биохимические показатели, тесно связанные с основными функциями растений [Violle, 2007; Siefert et al., 2015]. Несмотря на то, что количество измеряемых функциональных показателей может быть огромным, не все из них имеют адаптивное значение [Gillison, 2013; Иванова, 2014]. Наиболее информативными признаками, отражающими связь растений с климатом, являются показатели листьев и, особенно, показатели фотосинтетических тканей [Мокроносов, 1981; Горышина, 1989; Ryankov et al., 1998, 1999; Зверева, 2000; Ронжина, Пьянковб 2001аб; Ivanova et al., 2018, 2019].

Основная ткань листа – мезофилл является материальной основой фотосинтеза и представляет собой совокупность структур, обеспечивающих фотосинтез. В связи с этим, адаптация растений тесно связана с перестройкой мезофилла листа [Цельникер, 1978; Горышина, 1989; Пьянков, 1993; Evans, 1999; Зверева, 2000; Иванова, 2012, 2014; Мигалина и др., 2014]. В то же время, при исследованиях в естественных экосистемах часто бывает сложно разграничить действие разных факторов на функционирование растений. Внутривидовые вариации признаков часто выходят за рамки межвидовых различий, на них влияют внутривидовые фенотипические и генетические факторы [Nicotra et al., 2010]. Исследование внутривидового варьирования позволяет выяснить, какие

функциональные признаки определяются филогенетической природой растений (видовой, систематической принадлежностью), а какие параметры в большей степени зависят от меняющихся факторов среды. Такие детальные исследования внутривидовой изменчивости функциональных признаков растений позволяют лучше понять ее роль в экологических процессах, происходящих на уровне сообщества [Garnier et al., 2004; Siefert et al., 2015; Юдина и др., 2016].

В условиях семи-аридного климата на растения обычно действует сразу целый комплекс неблагоприятных факторов, включая водный дефицит, высокую инсоляцию, резкие перепады температур, выпас скота, засоление и другие. В настоящее время имеется мало исследований, учитывающие одновременно воздействие климата и антропогенного нарушения на функциональные свойства растений [Navstad et al., 2008; Hunt, 2010; Xie et al., 2018, Ivanov et al., 2018, 2022]. В исследовании функциональных черт растений пустыни Гоби (Монголия) показано, что оба фактора (засушливость климата и выпас животных) оказывают существенное влияние на продуктивность растений, но они могут действовать на разные группы функциональных признаков [Иванов и др., 2004; Ivanov et al., 2018].

Изменение функциональных свойств при смене условий происходит не только на уровне отдельных видов, но и на уровне растительного сообщества. Влияние на растительность выражается в изменении роли естественных доминантов и характерных видов сообществ, что приводит к смене видов с другими функциональными свойствами [Garnier et al., 2004; Castro-Diez, 2012; Ivanova et al., 2018]. Вследствие методических и организационных трудностей влияние климата и антропогенных факторов на функциональные свойства растений на уровне сообщества в настоящий момент изучено очень слабо.

В конце 1970-х гг. академиком РАН А. Т. Мокроносовым был предложен метод исследования мезоструктуры фотосинтетического аппарата растений, который включал разные уровни организации: целого листа, мезофилла, клеток и хлоропластов. Этот метод был развит его учеником и последователем профессором В.И. Пьянковым (1993) и успешно использован для исследований фотосинтетического аппарата растений как на внутривидовом уровне [Иванова,

Пьянков, 2002аб; Пьянков, Кондрачук, 2003; Ронжина, 2003; Юдина и др., 2017аб; Розенцвет и др., 2022], так и при межвидовых сравнениях растений разных ботанико-географических зон [Пьянков, 1993; Кондрачук, 1999; Иванова, 2001]. Кроме того, метод мезоструктуры листьев показал высокую информативность для оценки функциональных свойств листового полога растений на уровне сообщества [Ivanova et al. 2018, 2019].

Экосистемы Южной Сибири и Северной Монголии являются недостаточно изученными в отношении влияния климата и антропогенной трансформации на функциональное разнообразие растений и особенно на уровне свойств растительных сообществ. Имеющиеся данные или основаны на небольшом числе видов [Dulamsuren et al., 2009; Vazha et al., 2020] и сообществ [Юдина и др., 2020], или ограничены узким набором функциональных показателей, включающим лишь структурные или, наоборот, только биохимические или физиологические параметры [Горшкова, Зверева, 1988; Гамалей, Шийревдамба, 1988; Буинова, 1988; Слемнев, 1996; Цоож, 2013; Цэрэнханд, 2016].

**Цель работы:** исследовать влияние климата и степени антропогенной трансформации сообщества на функциональные характеристики листьев растений степей Центрально-Азиатского региона и выявить наиболее информативные признаки листьев для индикации связи растений с условиями среды на внутри- и межвидовом уровне, а также на уровне функциональных свойств растительного сообщества.

**Были поставлены следующие задачи:**

1. Изучить структурные, биохимические и физиологические показатели листьев растений степей Южной Сибири и Северной Монголии и выявить влияние климата районов исследования на функциональное разнообразие растений.
2. Изучить внутривидовое варьирование функциональных показателей степных растений в зависимости от климатических условий и степени антропогенной трансформации сообщества.
3. Выявить влияние экологических условий и антропогенного нарушения на функциональные свойства степных растительных сообществ.

**Научная новизна.** Впервые выполнен комплексный анализ функциональных признаков листьев растений степей Центрально-Азиатского региона с учетом положения видов в сообществе. Впервые выявлены механизмы структурно-функциональной адаптации растений к изменению климата и антропогенной трансформации сразу на нескольких уровнях: внутривидовом, межвидовом и на уровне сообщества в целом. Результаты работы существенно расширяют имеющиеся в литературе представления о связи продуктивности растительного сообщества с функциональными показателями листьев растений. Впервые показана зависимость надземной фитомассы травяных сообществ Центрально-Азиатского региона от фотосинтетической способности и внутренней структуры листьев, доминирующих и преобладающих в сообществе видов.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты работы имеют большое значение для решения фундаментальных проблем экологии растений, связанных с разработкой подхода к оценке функционального состояния растительности и прогнозирования ее изменения при возможных климатических и антропогенных воздействиях. Выявленные закономерности внутривидового и межвидового варьирования функциональных показателей растений позволяют прогнозировать пределы климатического распространения видов растений Центрально-Азиатского региона. Исследование функциональных свойств растительности в экосистемах с разной степенью антропогенной трансформации позволяет оценить адаптационный потенциал видов и сообществ и прогнозировать возможную смену доминантов растительных сообществ. Полученные результаты имеют значение для выявления индикаторов функционального ответа растений и растительных сообществ на климатические и антропогенные воздействия. Полученные данные могут быть использованы в лекционных и практических курсах по широкому кругу дисциплин: ботанике, анатомии, морфологии, физиологии, биохимии и экологии растений. Данные о связи структуры мезофилла с интенсивностью фотосинтеза и характеристики растений разных экологических групп используются в курсах дисциплин «Экологическая физиология растений» и «Экология» в Тюменском государственном университете (Приложение А).

**Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Растения степей характеризуются большим разнообразием значений функциональных признаков, но уровень варьирования зависит от признака. Структурные признаки – толщина листа, объем клетки и число хлоропластов в клетке – обладают высокой видоспецифичностью, в то время как физиологические показатели – фотосинтетическая способность, содержание пигментов и эффективность использования воды – в большей степени зависят от условий произрастания, чем от вида растения.
2. Интегральные показатели внутренней структуры листьев растений – общее число хлоропластов и общая поверхность мезофилла в единице площади листа – являются наиболее информативными признаками для связи растений с климатом и антропогенным воздействием, а также с уровнем продуктивности травяного растительного сообщества.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Полученные результаты имеют высокую степень надежности и достоверности, которая основывается на анализе обширного по объему фактического материала: 214 образцов 121 вида растений, собранных в 23 растительных сообществах в 5 разных географических районах, охвативших более 600 км вдоль широтного градиента в Центрально-Азиатском регионе. Для анализа большого объема данных применены методы статистики – однофакторный и двухфакторный дисперсионный анализы (ANOVA), многофакторный анализ по методу главных компонент. Материалы исследований были представлены на IV Всероссийской научной конференции с международным участием «Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии» (Улан-Удэ, 15-18 июня 2021 г.), V международной ботанической конференции молодых ученых (Санкт-Петербург, 25-28 апреля 2022 г.), LVII Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: Факты, гипотезы, модели» (Екатеринбург, 17-21 марта 2023 г.). Работа получила поддержку из средств государственного задания на НИР Министерства науки и высшего образования РФ № FEWZ-2024-007.

**Личный вклад автора.** Автором лично изучено 214 образцов, принадлежащих к 121 виду растений Южной Сибири и Северной Монголии, по

более чем 30 функциональным показателям. Полевые работы в 2018 году проведены при личном участии автора в составе Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и Академии наук Монголии (АНМ) в рамках проекта по исследованию экосистем бассейна озера Байкал. Геоботанические исследования проведены научным сотрудником Института общей и экспериментальной биологии СО РАН, канд. биол. наук Ю. А. Рупышевым. Лабораторные исследования, анализ, интерпретация и обобщение результатов выполнены Тумуржав Шинэхуу лично, текст диссертации написан самостоятельно. Автор принимал непосредственное участие в подготовке всех публикаций, представлял результаты исследований на конференциях.

**Публикации.** По материалам исследований опубликовано 13 научных работ, из них 4 – в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 280 источников, из них 119 на английском языке, и двух приложений. Работа изложена на 185 страницах. Основной текст диссертации включает 10 таблиц и 41 рисунок.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность научному руководителю канд. биол. наук Л. А. Ивановой, первому проректору ТюмГУ канд. биол. наук, доц. А. В. Толстикovu за неоценимую помощь и поддержку, а также коллегам канд. биол. наук Л. А. Иванову (ТюмГУ), сотрудникам БС УрО РАН канд. биол. наук Д. А. Ронжиной, канд. биол. наук С. В. Мигалиной, канд. биол. наук П. К. Юдиной и особую признательность канд. биол. наук Г. Цэрэнханд (АНМ). Автор выражает глубокую благодарность канд. биол. наук Ю. А. Рупышеву за материалы геоботанических исследований, а также сотрудникам Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ и лично д-ру биол. наук П. Д. Гунину и канд. биол. наук С. Н. Баже за помощь в организации полевых исследований.

## Глава 1. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Степи — это зональный тип ландшафта умеренного и субтропического климатического пояса, отличающийся наличием обширных открытых сухих безлесных пространств. Степи северного полушария расположены внутри континентов, между 30° и 50° широты. Европейские степи простираются от Венгрии до юга России и оттуда до Монголии. В Южной Америке степные ландшафты находятся в Перу и Боливии (пуна), а также в Аргентине (пампасы). В Южной Африке и Австралии степи называются вельдами, а большие травяные покровы Северной Америки носят название прерий. В центральной Испании, Турции, Непале и Техасе есть также субтропические степи, которые, как правило, являются результатом уничтожения лесов [Лавренко и др., 1991; Чибилев, 1998; Мордкович, 2014].

Евразийское степное пространство простирается на ширину 150–600 км и занимает территорию более 8 тыс. км от придунайских равнин Венгрии до Даурии и Восточной Монголии. Степи расположены в высотном интервале от 500 до 3400 метров над уровнем моря [Лавренко и др., 1991; Чибилев, 1998]. Евразийские степи распаханы на 65–70%. Главные особенности степной зоны — континентальность климата, безлесье водоразделов, преобладание травянистой растительности ксерофитного характера, свойственных для аридного и семиаридного климата. В долготном направлении выделяют несколько секторов степей, названные Е. М. Лавренко (1991) меридиональными рядами зональности:

1. Умеренно континентальный на юге европейской части РФ и прилегающих с запада территориях Румынии;
2. Континентальный на юге Западной Сибири и в Северном Казахстане;
3. Гиперконтинентальный в Восточносибирско-Центральноазиатском регионе, охватывающем степи Забайкалья, Монголии и Китая;
4. Умеренно континентальный в пределах Маньчжурской равнины и низкогорий, окаймляющих с запада лесные районы северной части собственно Китая.

## 1.1 Общая характеристика степных ландшафтов Южной Сибири и Северной Монголии

Территория Южной Сибири и Северной Монголии находится на стыке двух крупных субконтинентов – Северной и Центральной Азии и представляет собой сильно расчлененное нагорье, окаймленное горными массивами [Экосистемы..., 2005; Экологический атлас..., 2015; Бажа и др., 2018]. Основными формами рельефа являются горные хребты и межгорные котловины. Территория удалена от морей на расстояние не менее 1000 км. Ландшафты и экосистемы данной территории характеризуются большим разнообразием. [Экосистемы..., 2005; Экологический атлас..., 2015; Бажа и др., 2018; Ecosystem of Mongolia Atlas, 2019; Doljin, Yembuu, 2021].

Южная Сибирь и Северная Монголия, находящиеся в одной физико-географической зоне, характеризуются схожими климатическими условиями, но имеют также свои отличительные черты. В целом, климат этой территории резко континентальный с длинной холодной зимой, засушливой и ветреной весной, жарким и засушливым летом и прохладной сухой осенью, с резкими колебаниями температур в течение суток и в отдельные месяцы года. [Ecosystem Atlas of Mongolia, 2019; Yembuu, 2021]. Его отличительной особенностью, кроме того, является летний максимум осадков. В июле – августе выпадает до 80% годовых осадков. Зимой осадков мало, поэтому почвы, прикрытые небольшой толщей снега, глубоко промерзают. Весной талые воды плохо впитываются почвой, и растения в это время развиваются в условиях физиологической засухи на холодных почвах [Берсенева, 2006].

По климатическим условиям в Западном Забайкалье выделяют две зоны: северная – горно-таежная (Витимское плоскогорье) с обилием, а нередко и господством психрофитов в составе растительности безлесных травянистых горных долин и котловин и южная, более теплая, континентально лесостепная с криофитами в составе степной растительности [Решиков, 1961]. Особенностью климата Северной Монголии является континентальный характер с резкими годовыми и суточными колебаниями температуры, малым количеством осадков и

большой сухостью воздуха [Бажа и др., 2018; Ecosystem Atlas of Mongolia, 2019; Yembuu, 2021]. Среднегодовое количество осадков 250–350 мм. Другой отличительной чертой климата являются постоянные ветры, которые имеют существенное значение для почвообразовательных процессов. Холодный воздух с высоких нагорий стремится в более теплые местности, наиболее часто в периоды, когда контраст температур достигает максимума.

На большей части территории Забайкалья основными почвообразующими породами являются маломощные толщи элюво-делювия плотных пород, содержащие обломки и слабо выветренный щебень. В межгорных котловинах и речных долинах почвообразование происходит на мощной толще рыхлых наносов (Ногина, 1964). В степных экосистемах Забайкалья доминируют каштановые и черноземовидные почвы. В межгорных впадинах, отличающихся большой сухостью климата, распространены преимущественно каштановые почвы, реже встречаются черноземы и лугово-черноземные почвы [Решиков, 1961; Убугунов и др., 2016]. Для почв этого района характерно малое содержание гумуса и легкий механический состав, часто значительно обогащенный щебенкой. Характерные черты степных почв бассейна озера Байкал – их промытость от легкорастворимых солей, отсутствие гипсового горизонта, иногда слабая солонцеватость, что обуславливается глубоким промачиванием в отдельные, богатые осадками годы [Бажа и др., 2018]. Для территории Северной Монголии характерен разнообразный по составу почвенный покров, что связано со сложным рельефом. Спецификой горных почв является медленное разложение органического вещества и минерализация вследствие экстремальных климатических условий, склоновой эрозии и выветривания [Доржготов, 2003]. В общей картине почвенного покрова Северной Монголии относительно небольшое место занимают почвы высокогорного пояса, разделяющиеся на три основные группы – горно-луговые торфянистые, горно-луговые черноземовидные, горные торфянистые почвы [Доржготов, Батхишиг, 2009]. Кроме того, формирование почвы определяется растительностью данной территории. В средне- и низкогорных долинах бассейна рек Орхона и Селенги преобладают темно-каштановые, лугово-каштановые,

каштановые и черноземные почвы. На северных склонах гор распространены горно-таежные многолетнемерзлые, горно-таежные натриевые почвы, а на южных склонах гор встречаются горно-каштановые почвы. Каштановые и легкие каштановые почвы распространены в степной зоне и пустынной степи. В долинах рек бассейна Селенги распространены аллювиальные луговые, луговые глеевые и дерновые почвы. В понижениях и низменностях встречаются солончаки и солевые отложения [Экосистемы..., 2005; Ecosystems of Mongolia Atlas, 2019].

В последние годы большое внимание исследователей сосредоточено на исследовании глобальных климатических изменений, прогнозировании и анализе будущих климатических сценариев и их экологических и социально-экономических последствий. За последние десятилетия наблюдается тенденция к повышению средних температур как в Южной Сибири, так и в Северной Монголии (IPCC, 2021). По данным Росгидромета, средняя температура в России за 100 лет (1907–2006) увеличилась на 1,29 °С, наиболее значительные изменения – в Прибайкалье и Забайкалье - на 1,69 °С. В Монголии в период с 1944 по 2014 года среднегодовая температура увеличилась на 2,1°С, причем зимой на 3,6 °С, а летом – на 1,8 °С. Изменение осадков сильно варьировало как в пространственной, так и во временной перспективе (MARCC, 2014). В период с 1976 по 2006 года отмечено увеличение среднегодовой суммы осадков на 7,08 мм/год (Бажа и др., 2018). Климатические изменения являются серьезной угрозой для Южной Сибири и Северной Монголии. При этом некоторые исследователи отмечают уменьшение осадков в течение года с их увеличением в летний период [Виноградов, 2018]. Процессы аридизации являются преобладающими и определяют многие катастрофические явления, в частности пожары и деградацию почв [Бурдакова, 2019]. Для решения этих проблем необходимо разработать комплексные стратегии адаптации, направленные на повышение устойчивости экосистем к климатическим изменениям.

## 1.2 Характеристика степи как типа растительности и особенности Центрально-Азиатских степей

К степной растительности относятся травяные сообщества северного умеренного пояса с господством многолетних микротермных ксерофитных, часто склерофитных растений, в подавляющем большинстве крупно- и мелкодерновинных злаков из родов *Stipa*, *Festuca*, *Agropyron*, *Koeleria*, *Cleistogenes*, *Helictotrichon*, *Koeleria*, *Poa*. Разнообразие степных растений, закономерности распределения флоры, в зависимости от географии и климата Забайкалья изучались многими авторами: А. В. Куминовой (1938), Л. П. Сергиевской (1951), М. А. Рещиковым (1961), Г. А. Пешковой (1972, 1985), Л. И. Малышевым и Г. А. Пешковой (1984), С. А. Холбоевой, Б. Б. Намзаловым (1998), Т. Г. Бойков, Ю. Д. Харитонов, Ю. А. Рупышев (2002), Б. Б. Намзаловым и Т. Г. Басхаевой (2006), А. Ю. Королук (2002), Н. А. Дулепова и А. Ю. Королук (2021) и др. Исследования степной растительности Монголии проводились А. А. Юнатовым (1948, 1950), Е. М. Лавренко (1978), Н. Улзийхутагым (1989), Е. А. Волковой (1992), З. В. Карамышевой (1987, 1988), Т.И. Казанцевой (2009), И. Тувшинтогтох (2014) и т.д.

Известно, что внутри степной зоны с севера на юг наблюдаются увеличение засушливости климата, снижение осадков, возрастание температуры, удлинение вегетационного периода. В соответствии с этими изменениями условий происходят количественные и качественные изменения растительного покрова степей: наблюдается смена доминирующих, содоминирующих и дифференцирующих экобиомов, меняется горизонтальная и вертикальная структура сообществ, также изменяется ритмика развития и длительность периода летнего полупокоя, и продуктивность травостоя [Карамышева, 1993]. В результате, в Евразийском степном пространстве выделяют несколько подзон: луговые степи и лесостепи, умеренно-влажные степи, сухие и опустыненные степи [Лавренко и др., 1991]. Эти подзоны различаются не только по биоразнообразию, но и по способам хозяйственного использования, а также по степени антропогенного воздействия.

Луговые степи характеризуются преобладанием мезофитных видов и, в меньшей степени, мезоксерофитных злаков. Настоящие степи отличаются большей

ксерофитностью, господством ксерофитных видов дерновинных злаков или иных дерновинных трав, меньшим развитием разнотравья. В степях Центральной Азии мелкодерновинные злаки занимают более значимое положение. Широко представлено разнотравье, к которому принадлежат растения из разных семейств и родов двудольных и некоторых однодольных растений (*Alliaceae*, *Liliaceae*, *Iridaceae* и др.). Степное разнотравье включает разнообразные жизненные формы. В его состав входят стержнекорневые растения (виды родов *Dianthus*, *Centaurea*, *Peucedanum*, *Seseli*, *Salvia*, *Silene*, *Astragalus*, *Oxytropis*, *Onobrychis* и др.), в меньшей мере представлены корневищные (*Veronica incana*, *V. spuria*, *Vicia tenuifolia*, *Galium ruthenicum*, *Artemisia pontica*, *A. latifolia* и др.), клубнекорневые (например, *Trifolium lupinaster*, *Lathyrus tuberosus*, *Filipendula vulgaris*) и корнеотпрысковые (*Artemisia austriaca*, *A. adamsii*, *Cymbaria daurica*) растения. В пустынных степях преобладают полукустарнички из семейств *Chenopodiaceae*, *Tamaricaceae*, *Asteraceae*, гиперксерофитные дерновинные злаки и др. [Лавренко и др., 1991; Карамышева, 1993; Гаджиев и др., 2002].

В Центральноазиатской подобласти, которая включает в основном степи Монголии, хорошо выражена высотная поясность растительности. Среди горных вариантов степной растительности распространены криофитно-разнотравно- и подушковидно-разнотравно-дерновинно-злаковые степи — это степные сообщества с преобладанием горностепных злаков и некоторых видов криофитного разнотравья, часто имеющего форму плотных низких подушек. Такие сообщества характерны для наиболее высоких хребтов центральной части Монгольского Алтая, где они занимают довольно большие площади. Высокогорные степи распространены в массивах Южного Хангая и на Гобийском Алтае [Карамышева и др., 1987]. Отмечено формирование высокогорных степей с участием видов рода *Kobresia* и на Южно-Чуйском хребте [Лавренко и др., 1991].

### 1.3 Биологические особенности степных растений

Степные растения выдерживают целый ряд неблагоприятных факторов среды, связанных с гидротермическим режимом степных экосистем [Динесман,

Киселева, Князев, 1989; Бобровская, 1991; Лавренко и др., 1991; Wesche, Treiber, 2012]. В степи произрастают преимущественно длительно вегетирующие, поликарпические, микротермные (не требовательные к теплу и холодостойкие) ксерофитные растения. Доминирующие жизненные формы в степных сообществах – травы, среди которых подавляющее большинство – крупно- и мелкодерновинные злаки [Гунин и др., 1998; Henwood, 1998; Wesche et al., 2016], также широко распространены кустарники и полукустарнички, приспособленные к условиям засушливого климата [Горшкова, Зверева, 1988; Гунин и др., 2003, 2012, 2016; Слемнев и др., 2005; Vazha et al., 2020]. В степях многолетние травы обычно приспособляются к неблагоприятным условиям, приобретая морфологические особенности как надземных, так и подземных органов. Так некоторые виды формируют подземные органы в виде луковиц или клубней (геофиты) или располагают почки у поверхности почвы (гемикриптофиты) [Galmes et al., 2012]. Строение подземных частей степных злаков также имеет некоторые специфические черты. Большинство из них обладает мочковатой корневой системой со множеством мелких корней и корневых волосков, густо пронизывающих почвенную толщу и имеющих огромную сосущую поверхность. К общим биологическим особенностям степных растений относят мощное развитие корневой системы [Горшкова, 1966; Мордкович, 2014].

Степные растения обладают характерными адаптациями к ограниченному доступу воды и питательных веществ, включающими физиологические (фотосинтез, устьичная регуляция), структурные (морфология и анатомия листьев) и фенологические (период физиологической активности) особенности [Galmes et al., 2012]. Особенности растений в части структурно-функциональной адаптации листьев хорошо изучены для аридных и семи-аридных территорий, особенно для пустынь [Мокроносов, 1978; Гамалей, Шийревдамба, 1988; Пьянков, Мокроносов, 1993; Ivanova et al., 2018b]. Ключевыми физиологическими механизмами адаптации растений аридных территорий являются регуляция использования воды, тип фотосинтеза ( $C_3$ ,  $C_4$  и САМ), а также эффективная фото- и антиоксидантная защита [Пьянков, Мокроносов, 1993; Galmes et al., 2012].

Мелкие размеры листьев являются общей чертой степных растений [Буинова, Бадмаева, 1989; Гамалей, Шийревдамба, 1988; Горшкова, Зверева, 1988; Горышина 1989; Galmes et al., 2012]. Минимизация площади листа способствует снижению транспирации и уменьшает сопротивление пограничного слоя для диффузии  $\text{CO}_2$ , облегчая поддержание оптимальной температуры листа, что обеспечивает необходимый уровень фотосинтеза и высокую эффективность использования воды. Для степных злаков показана высокая плотность устьиц, расположенных на обеих сторонах листа, и значительно развитая склеренхима в листе [Зверева, 2000]. Листья многих видов двудольных растений имеют мощную палисадную паренхиму, часто расположенную с обеих сторон листа, а также повышенную по сравнению с мезофитными растениями долю механических тканей [Буинова, 1988; Гамалей, Шийревдамба, 1988; Горышина, 1989]. У травянистых видов семиаридных территорий преобладает  $\text{C}_3$ -тип фотосинтеза [Galmes et al., 2012; Ivanova et al., 2018b, 2019].

Дефицит воды является одним из наиболее значимых стрессов, снижающих рост растений в аридных и семи-аридных регионах [Горшкова, 1971; Свешникова, 1993; Бобровская, 1994; Шереметьев, 2005]. В связи с этим, с точки зрения экологических особенностей, большинство степных растений являются криоксерофитами, так как они сочетают в себе ксероморфные (связанные с устойчивостью к засушливым условиям) и криоморфные (связанные с устойчивостью к низким температурам) признаки. Многочисленные анатомические исследования листьев показали, что степные виды характеризуются огромным разнообразием структур [Василевская, 1954, 1965; Гамалей, Шийревдамба, 1988; Горшкова, Зверева, 1988; Буинова, 1988; Зверева, 2000; Цэрэнханд, 2002, 2016]. Для абсолютного большинства степных ксерофитов характерен изопалисадный тип строения мезофилла листа, намного реже встречаются дорзовентральный, гомогенный и суккулентный типы [Горышина, 1989; Шийрэвдамба, 2014; Зверева, 2014]. Листья дерновинных злаков [Свешникова, 1993] отличаются выраженными признаками адаптации к условиям засушливого климата: их листья узкие, почти нитевидные, часто сложенные вдоль

центральной оси. В работе А.А. Бутник с соавторами (1988) обобщены исследования адаптации растений к аридным условиям. Выявлено около 20 признаков ксероморфоза, среди которых редукция листовой поверхности, наличие палисадной паренхимы, высокое отношение объема к поверхности листа и малый объем межклетников.

К физиологическим реакциям степных растений на дефицит воды относится быстрое закрытие устьиц, чтобы минимизировать потерю воды. Однако закрытие устьиц всегда снижает потребление листьями  $\text{CO}_2$  из атмосферы, что приводит к падению фотосинтетической фиксации углекислого газа и, в итоге, к снижению роста растений [Lambers et al., 1998]. Поэтому в степных сообществах всегда широко распространены ксероморфные растения, которые обладают уникальными структурными и физиологическими особенностями, связанными с уменьшением транспирации и сохранением запасов воды [Горшкова, Зверева, 1988; Зверева, 2000; Шереметьев, 2005]. В целом, увеличение сухости приводит к снижению скорости газообмена и продуктивности [Reich et al., 2003].

Хорошо изучены характеристики водного обмена степных растений, среди которых скорость транспирации, водный дефицит листьев, содержание воды, осмотическое давление клеточного сока [Горшкова, 1971; Шереметьев, Жаргалсайхан, 1990; Бобровская, 1991; Свешникова, 1993; Бобровская, Никулина, 2007; Шереметьев, 2005]. Например, показано, что для дерновинных злаков в условиях сухих степей Монголии (*Agropyron cristatum*, *Cleistogenes squarrosa*, *Leymus chinensis* и *Stipa krylovii*) характерно повышенное осмотическое давление в листьях, небольшое содержание воды в листьях – от 39 до 72% и низкая интенсивность транспирации – 720 и 810 мг/г в час [Бобровская, Свешникова, 1988]. В отличие от пустынных видов степные растения очень быстро реагируют на изменение влажности среды [Бобровская, Свешникова, 1988; Свешникова, 1993]. По данным Н.И. Бобровской и Р. И. Никулиной (2007), показано снижение расхода воды по градиенту засушливости с севера на юг в степной и пустынной зонах Монголии. Размах колебаний интенсивности транспирации у степных видов оказался выше, чем у пустынных, и при увеличении количества осадков скорость

оказался выше, чем у пустынных, и при увеличении количества осадков скорость транспирации сильно уменьшается [Горшкова, Зверева, 1988].

## **1.4 Исследование функциональных параметров листьев у растений семи-аридного климата**

### ***1.4.1 Значение структурно-функциональных параметров листьев для изучения механизмов адаптации растений***

Функциональные особенности видов растений определяют структуру и динамику наземных экосистем. Листья являются наиболее важными и чувствительными органами, реагирующими на изменения окружающей среды, поскольку представляют собой основные фотосинтезирующие органы растений [Poorter et al., 2019; Niinemets, 2020]. Тесная связь листовых параметров с климатом обусловлена важностью адаптации фотосинтетических процессов к внешним условиям. Фотосинтез является наиболее важной функцией растений, от эффективности которого зависит углеродный баланс и выживаемость растительного организма в конкретных экологических условиях. Несмотря на то, что количество измеряемых анатомических и морфологических параметров листа может быть огромным, не все параметры имеют одинаковое адаптивное значение [Gillison, 2013]. Наиболее информативными признаками, отражающими связь растений с условиями произрастания, являются показатели фотосинтетических тканей [Reich et al., 1999; Westoby et al., 2002; Poorter et al., 2009]. Поэтому понимание адаптивной изменчивости анатомической структуры листьев в разных условиях является основой для изучения адаптации растений к окружающей среде.

Физиологическая адаптация к дефициту воды на уровне листьев связана с фотосинтетической функцией. Очевидным свидетельством этого является климатическое распределение метаболических типов фотосинтеза. В процессе эволюционного развития растения выработали три основных типа фотосинтетического пути для эффективной ассимиляции атмосферного  $\text{CO}_2$ :  $\text{C}_3$ -,  $\text{C}_4$ - и САМ-метаболизм. Около 85% видов растений всего мира относятся к  $\text{C}_3$ .  $\text{C}_3$ -растения открывают устьица для поглощения  $\text{CO}_2$  утром с появлением солнечного

освещения и закрывают их ночью. Этот механизм становится неэффективным, когда  $C_3$ -растения сталкиваются с ограничением водных ресурсов, поскольку им трудно удержать влагу в условиях засухи. Напротив, растения, использующие фотосинтетические пути  $C_4$  и САМ, могут лучше адаптироваться к засушливому и жаркому климату [Мокроносов, 1981; Ziegler et al., 1981; Ryankov et al., 2000; Wang, 2007; Oyungere, Black, 2005; Edwards, Smith, 2010].  $C_4$ -растения в процессе эволюционной адаптации к дефициту влаги приобрели своеобразный метаболический насос для концентрирования  $CO_2$  в клетках обкладки проводящих пучков и пространственного разделения процессов фиксации  $CO_2$  между клетками мезофилла и клетками обкладки. Этот специфический механизм обеспечивает более высокую, чем у  $C_3$ -растений, эффективность использования воды, и облегчает выживание  $C_4$ -растений в засушливых районах [Chaves et al., 2003]. Адаптивное значение  $C_4$ -метаболизма подтверждается географическим распространением растений с разными типами фотосинтеза. Так, в бореальной зоне растения с  $C_4$ -типом фотосинтеза практически отсутствуют (кроме нескольких отдельных заносных сорных или интродуцированных видов), в степной зоне их число становится несколько больше, и некоторые  $C_4$ -виды начинают занимать значимое положение в степных сообществах, становясь доминантами, как например *Bassia prostrata* или *Cleistogenes squarrosa* [Аненхонов и др., 2019]. Наибольшую распространенность и максимально важное значение растения с  $C_4$ -типом фотосинтеза приобретают в пустынной зоне, где занимают доминирующее положение вследствие своих эколого-физиологических особенностей, особенно в крайне аридных и/или засоленных районах.

Большинство степных растений имеют  $C_3$ -тип фотосинтеза, при этом многие обладают особой морфологией листьев, как, например, свернутая листовая пластинка, густое опушение, мелкие размеры листьев и хорошо развитая палисадная паренхима с обеих сторон листа – верхней и нижней [Galmes et al., 2012]. Высокая способность к адаптации листьев в ответ на аридность климата присуща всем основным функциональным типам растений, доминирующим в полузасушливых (семи-аридных) условиях степей – склерофитным травам,

вечнозеленым и листопадным кустарникам и кустарничкам. В свою очередь, показатели фотосинтетического аппарата – структурные, физиологические и биохимические – считаются наиболее информативными для индикации особенностей функциональных типов растений [Пьянков, Мокронос, 1993; Воронин и др., 2003; Gillison, 2013; Siefert et al., 2015; Niinemets, 2020]. В исследованиях на разных уровнях организации фотосинтетического аппарата растений показано, что структурные (плотность и толщина листа, число устьиц), физиологические (интенсивность фотосинтеза, транспирации, эффективность использования воды), биохимические (содержание фотосинтетических пигментов и ферментов) и количественные параметры мезофилла листа (объем клетки, число клеток и хлоропластов в единице площади) играют большую роль в адаптации растений к климату [Мокронос, 1981; Smith et al., 1997; Ryankov et al., 1998; Niinemets, 2001; Воронин и др., 2003; Wright et al., 2004; Poorter et al., 2009; Иванов и др., 2004а, б, 2013, 2018, 2019; Иванова, 2014; Ivanova et al., 2018а, б, 2019].

Наиболее часто используемыми структурными параметрами в исследованиях, тесно связанными с фотосинтезом, ростом и продуктивностью растений являются площадь, толщина и поверхностная плотность листовой пластинки, а также параметры тканей [Niinemets, 2001; Ryankov et al., 1999; Reich et al., 1999; Lavorel, Garnier, 2002; Poorter et al., 2009; Иванов и др., 2009; Ivanova et al., 2018а, б]. Широко известно, что эти, по сути, морфологические параметры целого листа тесно связаны со стратегией поглощения и использования ресурсов растением. Например, толщина листа определяет количество поглощенного листом света и величину пути  $\text{CO}_2$  через ткани. Так, у растений сухой степи Западного Забайкалья толщина листа составляла 190–330 мкм [Буинова, 1988], и в среднем была выше, чем у растений бореальной зоны Урала, где ее значение варьировало в пределах 160–280 мкм [Иванова, 2014]. Также, в работе П.К. Юдиной с соавторами (2013) отмечено, что толщина листа в среднем увеличивалась в направлении от лесостепи к опустыненной степи от 200 до 550 мкм. Общее увеличение толщины листа  $\text{C}_3$ -растений обнаружено вдоль градиента засушливости в Южной Сибири и Монголии [Ivanova et al., 2019]. У растений лесостепи и настоящей степи толщина

листа составляет в среднем 300–350 мкм, а в сухой степи и пустыне – около 500 мкм. Толщина листа у растений прерий Северной Америки варьирует в пределах 70-900 мкм [Craine & Towne, 2010]. Известно, что толщина листа положительно коррелирует с аридностью климата и интенсивностью света [Гамалей, 1984]. При этом многие исследования показали отрицательную связь толщины листа с интенсивностью фотосинтеза и скоростью роста [Poorter et al., 1990; Garnier et al., 1999].

Как и толщина листа, удельная поверхностная плотность листа (LMA) коррелирует со многими физиологическими процессами. LMA является ключевым параметром, связанным со скоростью роста растения, фотосинтезом и проводимостью мезофилла для CO<sub>2</sub> [Niinemets, 2007; Poorter et al., 2009; Kattge et al., 2011; Flexas et al., 2012]. В работе Н. Н. Слемнева (1988) показана положительная связь между LMA и максимальной фотосинтетической способностью для 40 видов степных растений Монгольской Гоби. Многими исследователями показано, что значения LMA выше у растений в более жарких и засушливых районах по сравнению с умеренными широтами [Ryankov et al., 1999; Воронин и др., 2003; Wright et al., 2005; Иванов и др., 2008, 2009]. Для степных растений LMA составляет 600–1100 мг/дм<sup>2</sup>, а в аридных условиях пустынь она достигает 1300 мг/дм<sup>2</sup> [Иванов и др., 2009]. В среднем, изменение индекса аридности на 10 единиц в широтном направлении в Северной Евразии приводит к увеличению LMA на 100 мг/дм<sup>2</sup> [Иванов и др., 2009]. У C<sub>3</sub>-растений степей Южной Сибири и Монголии LMA составляла 700–900 мг дм<sup>-2</sup>, а в сухой степи и пустыне – более 1000 мг дм<sup>-2</sup> [Ivanova et al., 2019]. Для сравнения, значения LMA у растений бореальной зоны намного ниже, чем у степных, и варьируют в пределах 130–650 мг/дм<sup>2</sup> [Иванова, 2014]. Увеличение LMA и толщины листа с аридностью климата сопровождается уменьшением содержания хлорофиллов в массе листа [Воронин и др., 2003]. Сделан вывод, что адаптация степных растений к аридизации климата происходит на структурном уровне путем увеличения доли защитных гетеротрофных элементов листа при неизменной функциональной активности фотосинтетических тканей.

Площадь, толщина и плотность листа являются показателями целого листа, но во многом зависят от его внутренних структурных характеристик, среди которых количество слоев мезофилла, размеры и число клеток на единицу площади, объем склеренхимы, проводящих тканей и т.д. [Цельникер, 1978; Мокроносов, 1981; Ryankov et al., 1999; Иванова, 2002б; Гамалей, 2004; Иванова и др., 2008, 2012; Ронжина и др., 2010; Ронжина, Иванов, 2014]. В исследовании 94 видов высокогорных растений Памира увеличение LMA было связано с возрастанием толщины листа и увеличением доли клеточных стенок в массе листа [Ryankov et al., 1999]. Для 70 видов степных растений Монголии выявлено, что увеличение LMA сопровождается уменьшением объемной доли мезофилла в листе [Воронин и др., 2003]. Показано, что степные растения приспосабливаются к увеличению засушливости климата не столько изменением внешних признаков листа, сколько изменением его внутренней структуры [Ivanova et al., 2018b].

Исследование анатомического строения листьев растений засушливых территорий проведено в разных регионах земли [Василевская, 1950; Гамалей, 1984; Васильев, 1988; Горышина, 1989; Бутник и др., 1991]. Показано, что большое варьирование параметров листьев растений связано с влиянием факторов освещения, температуры и влажности [Василевская, 1954, 1965; Дьяченко, 1978; Гамалей, Шийревдамба, 1988; Иванова, Пьянков, 2002б]. Приспособление растений к условиям обитания проявляется в образовании разных типов строения мезофилла листа [Гамалей, 1984], изменении количественных параметров фотосинтетической ткани, что представляет собой конкретные пути создания оптимальной структуры мезофилла листа в зависимости от экологических условий [Мокроносов, 1981; Иванова, Пьянков, 2002а].

Например, гомогенный тип мезофилла характерен для растений затененных и хорошо увлажненных мест, в то время как дорзовентральный – для средних условий увлажнения и освещения, а изопалисадный – для условий высокой инсоляции и водного дефицита [Esau, 1965; Иванова, 2014]. Для Южной Сибири и Монголии также известны работы по строению листьев растений разных экосистем [Буинова, 1988; Ivanova et al., 2019]. Так, показано анатомическое разнообразие

листьев растений пустыни Гоби [Гамалей, 1984; Гамалей, Шийревдамба, 1988; Shiirevdamba, Tserenkhand, 2005; Ivanova et al., 2019]. У растений Гоби встречаются разные структурные вариации – дорзовентральный, изопалисадный, центрический, гомогенный, суккулентный тип мезофилла. Например, в оазисах распространены растения с мезофорфными листьями с дорзовентральным типом мезофилла как у видов *Convolvulus arvensis*, *Cynanchum sibiricum*, *Glycerrhiza uralensis*, *Sophora alopecuroides*, которые имеют довольно крупные по площади, плоские листья с черешком [Гамалей, 1984; Гамалей, Шийревдамба, 1988]. Изопалисадный и центрический типы преимущественно встречаются в настоящих и опустыненных степях [Гамалей, Шийревдамба, 1988; Shiirevdamba, Tserenkhand, 2005; Ivanova et al., 2019]. Суккулентный тип характерен для некоторых пустынных растений [Гамалей, Шийревдамба, 1988]. Для растений с суккулентными листьями свойственен особый тип пространственной организации фотосинтетического аппарата, где кроме хлоренхимы имеется еще водозапасающая ткань [Горышина, 1989].

Факторы среды влияют на внутреннее строение листа, что выражается в изменении числа и размеров фотосинтетических клеток и хлоропластов [Esau, 1965; Горышина 1989, Иванова, Пьянков, 2002б; Пьянков, Кондрачук, 2003]. Структурные перестройки мезофилла отражаются на изменении размеров внутренней поверхности листа, доступной для абсорбции CO<sub>2</sub> [Niinemets, 1999, Terashima et al., 2001]. В исследовании Т.А. Горышиной (1989) показано, что функциональная активность единичного хлоропласта при насыщающей освещенности снижается от верхних биогеогеографических горизонтов к нижним с нарастанием затенения. По вертикальному профилю лесного фитоценоза сверху вниз, по мере снижения прихода солнечной радиации увеличиваются размеры хлоропластов и содержание в них хлорофилла, уменьшается отношение числа хлоропластов в клетке к ее объему, существенно снижаются число и суммарная поверхность хлоропластов в 1 см<sup>2</sup> листа.

В конце 1970-х гг на кафедре физиологии растений Уральского государственного университета был разработан метод «мезоструктуры

фотосинтетического аппарата» [Мокроносов, 1978; Мокроносов, Борзенкова, 1978], который позволяет изучать количественные параметры структуры и функциональной активности фотосинтетического аппарата на субклеточном (хлоропласты), клеточном и тканевом уровнях. Они исследуются в сочетании с физиологической (интенсивность фотосинтеза, транспирации) и биохимической (содержание пигментов) оценкой функциональной активности листа, отдельных хлоропластов, единицы хлорофилла и т. д. При этом изменение мезоструктуры рассматривается как существенное проявление регуляции фотосинтеза на морфологическом уровне, обеспечивающее оптимизацию и адаптацию фотосинтетического аппарата в разных экологических условиях [Мокроносов, 1981; Пьянков, 1993; Пьянков, Мокроносов, 1993]. Это направление исследований дает возможность оценивать объекты более чем по 30 функциональным показателям листа:

- Морфологические показатели целого листа - толщина листа, толщина мезофилла и сухая масса единицы площади листа (LMA);

- Интегральные показатели фотосинтетических тканей – индекс поверхности наружных мембран клеток и хлоропластов ( $A_{mes}/A$ ,  $A_{chl}/A$ ), количество хлоропластов в единице площади листа ( $N_{chl}/A$ ); скорость переноса  $CO_2$  через единицу поверхности мезофилла ( $TR_{mes}$ ) и хлоропластов ( $TR_{chl}$ ).

- Количественные показатели клеток – объем  $V_{cell}$  и площадь поверхности клетки  $S_{cell}$ , двумерный коэффициент формы клетки  $K_{2d}$  (Иванова, Пьянков, 2002), число хлоропластов в клетке (Chl per cell), клеточный объем хлоропласта (КОХ), доля хлоропластов в клетке ( $RV_{chl}$ , %), доля поверхности клетки, занятая хлоропластами  $k$ .

- Показатели хлоропластов – объем и поверхность хлоропласта, содержание хлорофилла в одном хлоропласте ( $C_{ab}/Chl-st$ ), фотосинтетическая активность хлоропласта ( $A_{max}/Chl-st$ ).

А.Т. Мокроносов (1978) проанализировал структуру и функциональную активность листьев у 350 видов высших растений, включая разные жизненные формы и экологические типы растений. Сделан вывод, что варьирование

показателя зависит от уровня организации: показатели хлоропластов варьируют меньше, по сравнению с более высокими клеточным и тканевым уровнями организации листа. Поэтому медленная регуляция фотосинтетической активности листа определяется в большей степени такими параметрами, как число хлоропластов в расчете на единицу площади и скорость диффузии  $\text{CO}_2$ , и в меньшей мере – изменением активности единичного хлоропласта. Так, высокая адаптационная способность ксерофитов к гелио- и ксеротермическим условиям среды связана с плотным сложением тканей листа, с высокими значениями числа хлоропластов в единице площади листа и низким содержанием хлорофилла в хлоропластах [Зверева, 2000]. В исследовании гидрофитов бореальной зоны с разной степенью погружения [Ронжина, Пьянков, 2001б] обнаружено, что при увеличении степени погружения листа происходит смена типа мезофилла, уменьшение толщины и плотности листа, увеличение размеров клеток и хлоропластов.

В настоящее время общепризнано, что метод мезоструктуры позволяет выявить механизмы адаптации растений к условиям разного климата [Мокроносов, 1978; Горышина, 1989; Пьянков, Мокроносов, 1993; Зверева, 2000; Ронжина, Пьянков, 2001аб; Иванова, Пьянков, 2002аб; Воронин и др., 2003; Иванов и др., 2004аб, 2008; Юдина, 2018; Ivanova et al., 2018b, 2019; Юдина и др., 2019, 2021, 2022, 2023]. Изучение мезоструктуры листьев проведено в различных экологических и климатических условиях: изучены растения бореальной зоны [Мокроносов, 1978; Горышина, 1988; Цельникер, 1978; Иванова, Пьянков, 2002аб; Мигалина, Иванова, 2008; Иванова, 2012, 2014; Мигалина и др., 2014, 2021], водные растения [Ронжина, Пьянков, 2001аб; Ронжина, Иванов, 2014], растения тундры [Пьянков, 1993], растения степей [Иванов и др., 2004аб, 2008, 2016; Юдина и др., 2013, 2017аб, 2019, 2020, 2021; Ivanova et al., 2018ab, 2019]. Количественные показатели листьев растений разных климатических зон отражают механизмы адаптации фотосинтетической функции к изменению климата и позволяют прогнозировать изменения смены растительности при глобальных климатических изменениях условий [Пьянков, Мокроносов, 1993].

#### *1.4.2 Структура листьев растений в условиях засушливого климата*

Считается, что ведущие приспособительные признаки листьев ксерофитных растений к недостатку влаги – редуцированная листовая пластинка вследствие короткого периода роста, многослойность ее тканей и плотная сомкнутость клеток, большая толщина листа [Василевская, 1954, Esau, 1965; Гамалей, 1984; Гамалей, Шийревдамба, 1988; Буинова, 1988; Горшкова, Зверева, 1988; Горышина, 1989; Зверева, 2000]. На территории Южной Сибири и Монголии растения произрастают в условиях недостаточного увлажнения и, как правило, характеризуются небольшими размерами листьев [Горшкова, Зверева, 1988; Зверева, 1989, 2000; Гамалей, Шийревдамба, 1988; Буинова, 1988; Буинова, Бадмаева, 1989; Воронин и др., 2003; Иванов и др., 2004аб]. Например, в бореальной зоне Среднего Урала площадь листа составляет 6-32 см<sup>2</sup> у гелиофитов, а у сциофитов - 50-53 см<sup>2</sup> [Иванова, 2014]. У ксеромезофитов степей Северной Евразии площадь листа варьирует в пределах 1.5-24 см<sup>2</sup> [Юдина, 2018], а для склерофитов пустынь составляет лишь 2–3 см<sup>2</sup> [Гамалей, Шийревдамба, 1988]. Действительно, мелкие листья лучше приспособлены к жарким, сухим условиям и высокому уровню солнечной радиации, тогда как крупные листья приспособлены к более прохладным, влажным условиям и низкому уровню солнечной радиации [Ackerly et al., 2002].

Характерными анатомическими признаками растений – ксерофитов пустынь являются крупноклеточный эпидермис с водозапасающей функцией [Василевская, 1950, 1954] и типичный изолатерально-палисадный тип строения листа [Гамалей, Шийревдамба, 1988]. Изолатеральность объясняется чрезвычайно высокой солнечной радиацией и высоким водным дефицитом [Шийрэвдамба, 2014]. Ю. В. Гамалей (1984) отмечал разные типы адаптации листьев растений в пустыне Гоби к недостатку влаги: у склерофитов характерными признаками структуры листа являются изолатеральность мезофилла, высокая плотность и низкий процент межклетников, а для суккулентов – большая толщина листа и большой объем клеток водоносной ткани. Листья у степных злаков характеризуются плотноомогенным типом мезофилла и хорошо развитой склеренхимой [Горшкова,

Зверева, 1988; Зверева, 2000]. В засушливых районах встречаются также виды с мезофиллом дорзовентрального типа, например, *Potentilla bifurca* L. и *Primula farinosa* L. [Буинова, 1988], но намного реже, чем с изопалисадным. А. А. Горшкова и Г. К. Зверева (1988) изучали анатомическое строение листьев у 29 видов-доминантов степных растений Центральной Тувы. У них также отмечено разнообразие в строении листьев – дорзовентральный, изопалисадный, центрический, суккулентный типы и кранц-анатомия. Однако, среди эуксерофитов, обитающих в основном в опустыненной и петрофитной степях Центральной Тувы, отмечено преобладание видов с изопалисадным строением листа с небольшими по объему клетками от 1 до 5 тыс. мкм<sup>3</sup> [Горшкова, Зверева, 1988]. В работе [Зверева, 1986] описаны основные показатели мезоструктуры фотосинтетического аппарата у 25 видов степных ксерофитов. Показано, что для ксерофитов Центральной Тувы характерны высокие значения числа хлоропластов, и по всем показателям пигментной системы они приближаются к ксерофитам пустынь. Для степей среднее число хлоропластов на единицу площади листа изменяется от 11 до 95 млн на см<sup>2</sup> листа. Низкое число (11–16 млн на см<sup>2</sup> листа) отмечено для видов растений луговой степи – *Iris ruthenica*, *Lathyrus pannonicus* и *Pulsatilla patens*, а более высокие значения характерны для ксерофитов настоящей степи.

М. Г. Буинова с авторами [Буинова, 1988] изучила анатомическое строение листа у 20 видов степных растений Западного Забайкалья и выявила их характерные признаки – толстая листовая пластинка (в среднем - 234 мкм), опушенность, крупноклеточный эпидермис с толстым слоем кутикулы (около 12 мкм), мелкоклеточный мезофилл (длина клетки столбчатой ткани - 32 мкм) изопалисадного типа плотного сложения с большим количеством механических и проводящих тканей. При этом известно, что у степных растений показатели фотосинтетического аппарата характеризуются большим межвидовым разнообразием, что выражается в широкой амплитуде варьирования некоторых параметров. Например, количество хлоропластов в клетках и их число на единицу площади листа могут изменяться в пределах порядка [Горышина, 1989].

В литературе часто указывается на мелкоклеточность мезофилла листа у растений из сухих местообитаний [Буинова, 1988; Горышина, 1989]. Кроме того, для степных растений было отмечено большое количество мелких хлоропластов в клетке, в среднем около 50 штук, объемом порядка 30 мкм<sup>3</sup> [Буинова, 1988; Горышина, 1989]. Высокая фракция палисадной ткани у степных растений [Буинова, 1988; Гамалей, Шийревдамба, 1988; Горышина, 1989; Иванова, 2014], в сочетании с высокой плотностью хлоропластов в клетке приводят к очень высокой концентрации пластид в единице листовой поверхности [Горышина, 1989]. У типичных ксерофитов пустыни Каракумы обычны величины 60–90 млн хлоропластов на см<sup>2</sup> листа, причем доля хлоропластов достигает 50–90% от объема клетки [Мокроносов, Шмакова, 1978]. Известно, что усиление ФАР и снижение водного потенциала почвы ведет к увеличению интегральных показателей мезофилла  $A_{mes}/A$  и  $A_{chl}/A$ . У ксерофитных растений аридных пустынь значение  $A_{mes}/A$  составляет 60–80 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup> [Мокроносов, 1978], в отличие от растений бореальной зоны, где оно не превышает 20 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup> [Иванова, 2014]. У степных растений Монголии значения  $A_{mes}/A$  занимают промежуточное положение между растениями бореальной зоны и пустынь - 14-32 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup>, а  $A_{chl}/A$  составляет 10-20 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup> [Иванов и др., 2004б].

Таким образом, в настоящее время известно, что для степных растений характерен преимущественно изопалисадный, реже дорзовентральный тип мезофилла. Листья степных растений характеризуются малыми размерами, большой толщиной листа, высокими значениями числа и поверхности клеток и хлоропластов по сравнению с лесными и луговыми растениями. Однако, имеющиеся данные разрозненны, выполнены с использованием различных методических подходов и на небольшом количестве видов или сообществ.

### ***1.4.3 Особенности пигментной системы растений степей***

Содержание пигментов является важным индикатором физиологического состояния растений [Maslova, Popova, 1993; Esteban et al., 2015; Li et al., 2018]. Фотосинтетические пигменты – хлорофиллы и каротиноиды – ответственны за

поглощение света и фотохимические реакции в хлоропластах [Lichtenthaler, 1987]. В мире растений существует несколько форм хлорофиллов (a, b, c<sub>1</sub>, c<sub>2</sub>, c<sub>3</sub> d и f), но большинство высших наземных растений используют хлорофиллы *a* и *b* и каротиноиды для построения пигмент-белковых комплексов [Croce & Amerongen, 2014]. Хлорофилл *a* является главным пигментом фотосинтеза, входящим в реакционные центры фотосистем и их периферические антенны. Он обнаружен у всех известных фотосинтезирующих эукариотов (все растения, зеленые водоросли и цианобактерии). Хлорофилл *b* является дополнительным пигментом периферической антенны фотосистем и входит в состав светособирающих комплексов фотосистемы II. Он обнаружен у большинства фотосинтезирующих эукариотов за исключением красных и бурых водорослей [Kume et al., 2018]. В природе содержание и соотношение хлорофиллов контролируются многими внешними (качество и интенсивность фотосинтетической активной радиации (ФАР), ультрафиолетовая радиация и температура) и внутренними факторами. Каротиноиды играют фундаментальную роль в фотосинтезе и выполняют четыре основные функции – светособирающая (антенная), антиоксидантная, фотопротекторная (участие в фотохимических процессах ФС I и ФС II), структурная (входит в состав хлорофилл-белковых комплексов) [Photosynthetic pigments, 2014].

Содержание и соотношение пигментов связаны с фотосинтетической функцией, адаптирующейся к различным условиям окружающей среды, в первую очередь к освещенности и водообеспеченности [Попова и др., 1989; Слемнев и др., 2012]. Впервые в 1909 году В. Н. Любименко были проведены фундаментальные исследования содержания фотосинтетических пигментов в растениях. Он определил содержание пигментов для 623 видов растений из тропиков, субтропиков и умеренных зон и разработал концепцию о теневыносливых и светолюбивых растениях [цит. по Попова и др., 1989]. Большое значение для содержания пигментов в листьях имеет световой фактор. Многие исследования показали, что растения в затененных местообитаниях имеют более высокое содержание пигментов на массу листа, чем растения в открытых местообитаниях [Воронин и др., 2003; Иванов и др., 2008, 2013; Poorter et al., 2019]. Например,

внутри листового полога лесного сообщества функциональные признаки обычно сильно варьируют в зависимости от интенсивности и качества света [Niinemets, 2007]. Затененные нижние листья, как правило, тоньше, имеют более низкую фотосинтетическую активность и отличаются по содержанию пигментов от верхних листьев. В исследованиях Л.А. Иванова с соавторами [Иванов и др., 2013, 2020] показано, что лесные растения имеют меньшую толщину и плотность листа, чем степные растения. При этом у лесных видов в 2 раза больше содержание хлорофиллов и 1.5 раза больше каротиноидов в единице массы листа, а также в 1.5 раза больше отношение хлорофиллов к каротиноидам (Chl/Car). У кустарников *Caragana bungei* [Иванов и др., 2016] и *Prunus sibirica* [Ivanov et al., 2022] степные и лесные популяции также различались по содержанию пигментов на единицу массы листа.

В работе [Мокроносов, Шмакова, 1978] повышенное содержание пигментов в единице площади листа указывается как причина высокой фотосинтетической активности листьев у ксерофитов пустынных сообществ. Установлена линейная положительная связь содержания пигментов с максимальной потенциальной интенсивностью фотосинтеза у 78 видов растений Монголии [Слемнев и др., 2012].

Изменение фотосинтетических пигментов в листе зависит от многих факторов среды, но такие изменения, как правило, отражают структурно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата [Воронин и др., 2003; Иванов и др., 2008; Esteban et al., 2015; Borsuk, Broderson, 2019]. В исследовании П. Ю. Воронина с соавторами (2003) отмечено значительное варьирование содержания хлорофиллов в листьях у 70 видов растений степных экосистем из разных климатических районов. Показана общая закономерность уменьшения содержания хлорофиллов на единицу массы листа при увеличении толщины листа вдоль градиента аридности климата. Подобные результаты были получены при анализе содержания хлорофиллов вдоль широтного градиента на Урале [Иванов и др., 2013] и в Поволжье [Иванов и др., 2008].

Невысокое содержание пигментов в единице массы листа, в целом, характерно для большинства растений открытых местообитаний, самые низкие

значения отмечены у растений аридных пустынь. Было изучено содержание пигментов у растений в экстремальных условиях (аридные пустыни, высокогорья и арктические тундры) [Попова и др., 1984; Маслова и др., 1987; Попова и др., 1989]. Обнаружено низкое содержание пигментов у 42 видов растений Северной и Заалтайской Гоби и Юго-Восточных Каракумов. У растений Гоби содержание хлорофилла варьировало в пределах от 2 до 8 мг/г сухой массы, при этом около у 60% исследованных видов в Каракумах и у 80% видов в Гоби содержание хлорофилла составляет в пределах от 1.5 до 7.8 мг/г сухой массы. У 22 видов растений пустыни Каракумы содержание хлорофилла составило 3.0–9.8 мг/г сухой массы. Эти исследования также показали, что отношение хлорофиллы/каротиноиды довольно стабильно для растений внутри каждой зоны и значительно варьирует между зонами. Отмечалось высокое относительное содержание каротиноидов у растений высокогорий и Арктики.

Для степных растений также характерно низкое содержание хлорофилла на единицу массы листа [Буинова, 1987; Горшкова, Зверева, 1988; Горышина, 1989; Воронин и др., 2003; Иванов и др., 2008, 2013, 2018], на площадь листа [Иванов и др., 2020; Юдина и др., 2017б, 2020], а также низкое количество азота в листьях [Зверева, 2000; Иванов и др., 2007, 2008]. Например, в исследовании Г. К. Зверевой [Зверева, 1985, 2000] отмечено, что содержание хлорофилла в степных растениях Центральной Тувы близко к пустынным видам Средней Азии и степным растениям Западного Забайкалья. Анализ полученных результатов показал, что наиболее богаты пигментами листья представителей семейств злаковых, бобовых и осоковых, меньшее количество хлорофилла в листьях луков. М.Г. Буинова (1987) изучила содержание пигментов у более, чем 150 видов растений Западного Забайкалья. Показано, что виды, произрастающие на открытых местообитаниях, отличаются более низким содержанием хлорофиллов, в то время как у видов, обитающих в лесах, содержание хлорофиллов более высокое. Листья степных растений характеризуются низким содержанием и соотношением хлорофиллов *a* и *b*, что связано с интенсивной инсоляцией и недостаточным увлажнением. В работе Н. Н. Слемнева с соавторами [Слемнев и др., 2012] было исследовано содержание

фотосинтетических пигментов у 112 доминантных, содоминантных и наиболее характерных видов зональных и интразональных экосистем Северной и Заалтайской Гоби (пустынные степи, остепненные, настоящие и крайнеаридные пустыни, оазисы), Северо-Восточного Хангая и Западного Хэнтея (сухие и горные степи, пойменные луга, лесные опушки, леса). У лесных растений отмечено самое большое содержание хлорофилла - 6–5.8 мг/г сухой массы. Для 34 лесостепных видов суммарное содержание хлорофиллов составило в среднем 4.1 мг/г сухой массы и изменялось в пределах 1.2–6.0 мг/г сухой массы. А у 26 видов остепненной пустыни суммарное содержание хлорофиллов варьировало от 2.9 до 9.2 мг/г сухой массы при среднем значении 5.4 мг/г сухой массы. В Гоби среднее содержание хлорофилла для растений настоящих и крайне аридных пустынь было в 2.5 раза меньше, чем у мезофитных видов пустынных оазисов. Оно составило в среднем значении 3.1 и 7.6 мг/г сухой массы, соответственно. Таким образом, для степных и пустынных растений характерны низкие значения содержания хлорофилла в листьях.

Таким образом, содержание фотосинтетических пигментов является значимым признаком при выявлении связи растений с климатом. В то же время, внутри степной зоны показано, что содержание хлорофиллов (a+b) в листьях степных растений Южного Урала составляло 5–6 мг/г на сухую массу листа и оно не изменялось с географической широтой, а содержание каротиноидов в листьях увеличивалось от 1 до 1.5 мг/г в направлении с юга на север [Иванов и др., 2013]. Наиболее значительные изменения отмечены в соотношении форм пигментов. В направлении с юга на север соотношение хлорофиллов a/b увеличивалось с 1.8 до 2.8, а соотношение хлорофиллы/каротиноиды снижалось с 5.6 до 3.5.

Кроме варьирования содержания пигментов в массе листа, многими авторами описан также значительный уровень варьирования содержания хлорофиллов в единице площади листа в разных климатических условиях [Мокроносов, 1981; Попова и др., 1984; Буинова, 1988; Горшкова, Зверева, 1988; Ryankov et al., 1998; Юдина и др., 2017б, 2020; Иванов и др., 2020; Ivanov et al., 2022]. В работе О.Ф. Поповой с соавторами [Попова и др., 1984] показало, что содержание хлорофилла

в площади листа у изученных растений Гоби варьировало в пределах от 1.7–6.2 мг/дм<sup>2</sup>. У изученных 22 видов разных растений пустыни Каракумы содержание хлорофилла составило 2.9–8.8 мг/дм<sup>2</sup>. У 11 видов степных растений Центральной Тувы количество фотосинтетических пигментов варьировало от 1.3 до 7.5 мг/дм<sup>2</sup> [Горшкова, Зверева, 1988]. Содержание хлорофиллов в единице площади листа может зависеть от количества хлоропластов в листе [Мокроносов, 1981] и напрямую влиять на интенсивность фотосинтеза.

Важным показателем, который различается у разных видов в зависимости от их экологических свойств, является содержание хлорофилла в одном хлоропласте [Мокроносов, 1981; Горышина, 1989]. Этот параметр можно рассчитать, как отношение содержания хлорофилла в единице площади листа к числу хлоропластов в этой площади. А. П. Дьяченко (1978) показал, что среднее значение содержания хлорофилла в хлоропласте составляет  $2.4 \cdot 10^{-9}$  мг у ксерофитов средних широт. По данным Мокроносова [Мокроносов, 1978, 1981], некоторые пустынные склерофиты содержат всего  $0.2\text{--}0.3 \cdot 10^{-9}$  мг хлорофиллов в 1 хлоропласте. В свою очередь, у травянистых растений широколиственных лесов значение этого параметра составляло  $4\text{--}10 \cdot 10^{-9}$  мг [Мокроносов, 1981], а у степных растений значение параметра варьировало в пределах  $0.4\text{--}3 \cdot 10^{-9}$  мг [Зверева, 1986, 2000; Юдина и др., 2017б, 2020; Ivanova et al., 2018b, 2019]. Низкое содержание хлорофилла в одном хлоропласте у степных и пустынных растений может быть связано с адаптацией к увеличению инсоляции и водного дефицита.

В работе Т.К. Горышиной [Горышина, 1989] отмечено, что содержание хлорофиллов в одном хлоропласте для 32 видов степных растений Тувы составляло от 0.4 до  $3.2 \cdot 10^{-9}$  мг. При этом оно было выше у мезофитов – *Iris ruthenica*, *Lathyrus pannonicus* и суккулентов – *Orostachys spinosa* (L.) C.A. Mey. У ксерофитов – *Caragana bungei*, *Ceratoides papposa*, *Potentilla acaulis*, *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski значения хлорофилла в хлоропласте были наиболее низкими и варьировали в пределах  $0.4\text{--}0.8 \cdot 10^{-9}$  мг. Промежуточное положение по данному параметру занимали мезоксерофит *Iris humilis* Georgi и ксеромезофиты *Pulsatilla patens* и *Phlomis tuberosa* L. Содержание хлорофиллов в одном хлоропласте имеет

тенденцию к уменьшению по мере нарастания сухости по экологическому профилю. В исследовании П. К. Юдиной с соавторами [Юдина и др., 2017б] показано, что содержание хлорофиллов в одном хлоропласте было связано с аридностью климата у трех изученных видов степных растений. Этот параметр снижался с увлечением аридности климата, и наибольшие изменения обнаружены для представителей семейства *Asteraceae* [Юдина и др., 2020]. Уменьшение содержания пигментов в листе у всех степных видов было связано со снижением количества хлорофиллов в хлоропласте. Таким образом, характеристики пигментного состава отражают конвергентный ответ растений разных таксонов на климат [Юдина и др., 2020].

#### ***1.4.4 Фотосинтетическая способность листьев степных растений***

Эколого-физиологические исследования фотосинтеза очень важны для выяснения факторов, влияющих на биологическую продуктивность растений и ее динамику [Заленский, 1977]. На основе разработанных О. В. Заленским принципов эколого-физиологического изучения фотосинтеза растений проводились в различных ботанико-географических зонах [Вознесенский, 1989]. Показана связь между продуктивностью фотосинтеза растений и температурой воздуха, солнечным светом и влажностью почвы в различных ботанико-географических зонах [Вознесенский, 1977; Заленский, 1977; Слемнев, 1988; Шереметьев, 2005; Слемнев и др., 2012; Иванова и др., 2012; Цоож, 2013; Ivanova et al., 2018a]. При низких температурах скорость фотосинтеза ограничена количеством столкновений между ферментами и субстратом. По мере повышения температуры количество столкновений увеличивается, поэтому скорость фотосинтеза возрастает. Однако при очень высоких температурах ферменты денатурируют, и скорость фотосинтеза опять падает. Также другие факторы, такие как интенсивность света, концентрация углекислого газа и влажности почвы влияют на скорость фотосинтеза [Заленский, 1977].

Фотосинтетическая способность тесно связана со структурными характеристиками листа – толщиной (LT) и плотностью листа (LMA), площадью

поверхности мезофилла и содержанием хлорофиллов [Evans, 1999; Reich et al., 1997; Niinemets, 2007; Terashima et al., 2011; Юдина и др., 2017аб, 2022, 2023; Ivanova et al., 2018b]. В свою очередь, сухая масса площади листа (LMA) и толщина листа (LT) могут контролироваться многими переменными окружающей среды, такими как солнечная радиация, водоснабжение, температура, соленость, питательные вещества и другие [Fonseca et al., 2000; Reich et al., 2003; Poorter et al., 2009]. Эти параметры связаны в то же время с основными физиологическими характеристиками. Например, толщина листа влияет на количество поглощенного листом света и на длину пути диффузии  $\text{CO}_2$  внутри листа [Givnish et al., 1979, Terashima et al., 2011, Flexas et al., 2012]. Показана отрицательная связь толщины листа со скоростью фотосинтеза [Garnier et al., 1999], проводимостью мезофилла для  $\text{CO}_2$  внутри листа [Flexas et al., 2012] и относительной скоростью роста [Poorter et al., 2009]. Тесная корреляция выявлена во многих случаях между LMA и фотосинтезом [Wright et al., 2004; Иванов и др., 2008, 2009; Poorter et al., 2009]. LMA коррелирует с потенциальной относительной скоростью роста [Garnier, 1992; Lambers, Poorter, 1992; Иванов и др., 2004б, 2009; Иванова и др., 2012]. Например, было обнаружено, что LMA коррелирует с фотосинтезом и продолжительностью жизни листа [Wright et al., 2004; Grady et al., 2013]. Для высоко устойчивого к засухе вида хвойника китайского показано, что низкая доля фотосинтезирующей ткани является причиной малой интенсивности фотосинтеза на единицу массы фотосинтезирующего побега [Иванов и др., 2004а]. В то же время данные морфологические особенности строения побегов защищают кусты эфедры от потери воды, благодаря чему хвойник отличается высокой эффективностью использования воды – количеством ассимилированного  $\text{CO}_2$  в расчете на единицу транспирированной воды [Иванов и др., 2004а].

Максимальная интенсивность фотосинтеза ( $A_{\max}$ ) отражает потенциал поглощения углекислого газа. Многие исследования показали, что  $A_{\max}$  имеет сильную сезонную изменчивость во многих типах экосистем, а факторы окружающей среды, такие как свет, температура и вода, влияют на сезонные колебания  $A_{\max}$  в естественных экосистемах [Hollinger et al., 1999; Zhang et al., 2006;

Chen et al., 2023]. Например, водный стресс может напрямую влиять на устьичную проводимость и, таким образом, снижать фотосинтетическую способность растений [Reich et al., 2018]. Листья могут регулировать скорость фотосинтеза, чтобы адаптироваться к изменениям температуры воздуха и солнечной радиации в среднесрочных и долгосрочных временных масштабах [Luo, Keenan, 2020]. Эти экологические переменные влияют на фотосинтетическую способность растительности посредством различных механизмов. Один из них заключается в воздействии на физиологические свойства листового полога (максимальную скорость фотосинтеза и транспирации на единицу площади листа и эффективности использования воды) [Joswig et al., 2021], а другой — в воздействии на структурные свойства листьев (т. е. площадь листа) [Hu et al., 2018; Li et al., 2019].

Изменения содержания и соотношения фотосинтетических пигментов являются важными индикаторами функциональных возможностей фотосинтетического аппарата, что приводит к изменению фотосинтетических характеристик [Esteban et al., 2015; Ivanov et al., 2022]. Это связано с биохимическими процессами внутри листа и является показателем фотосинтетической способности листьев [Ронжина, Пьянков, 2001а; Ронжина и др., 2012; Иванов и др., 2013, 2020; Borsuk, Brodersen, 2019; Ronzhina, 2023]. Содержание хлорофилла в листьях влияет на скорость фотосинтеза, рост и продуктивность растений [Слемнев и др. 2012; Croft et al., 2017]. Значимыми показателями устойчивости пигментного комплекса к стрессу могут быть отношение хлорофиллов (a/b) и соотношение хлорофиллов ( $C_{ab}/C_{ar}$ ) [Дымова, Головкин, 2018]. Количество фотосинтетических пигментов не является константной характеристикой, а имеет сезонный характер [Иванов и др., 2020]. В растениях постоянно происходит распад и синтез молекул хлорофиллов и каротиноидов, что делает возможной акклиматизацию пигментного комплекса к текущим условиям произрастания [Иванов и др., 2020]. В этом исследовании сделан вывод, что содержание хлорофилла на единицу площади листа отражает адаптацию растений к климатическим условиям географического региона, а содержание пигментов на массу листа – адаптацию к локальному режиму радиации

в сообществе.

О.В. Заленским с соавт. (1961) было проведено исследование фотосинтеза растений в пустынно-степной зоне Казахстана. Авторы выявили одно- и двухвершинный характер суточной кривой фотосинтеза для злаков и полкустарничков. Например, при благоприятных условиях для злаков и полкустарников максимальная интенсивность фотосинтеза находилась в пределах 7-15 мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> (сухой вес) час<sup>-1</sup>. У *Stipa lessingiana* (8 мг CO<sub>2</sub> г<sup>-1</sup> час<sup>-1</sup>), *Artemisia sublessingiana* максимальное значение этого показателя наблюдались между 6 и 10 часами утра, а в середине дня он снижался в 10 раз [Заленский, 1961].

Начиная с 1970 года, совместная Российско-Монгольская комплексная биологическая экспедиция (СРМКБЭ РАН и АНМ) играет важную роль в исследованиях растений основных природных зон и поясов Монголии по широкомасштабной программе исследований. При этом большое внимание уделялось эколого-физиологическим исследованиям растений, в том числе фотосинтезу [Слемнев, 1990; Пьянков и др., 1992; Воронин и др., 2003; Цоож, 2013; Ivanova et al., 2018ab, 2019]. Процесс фотосинтеза был показан как самый чувствительный индикатор реакции растений на окружающую среду.

Выявлены видоспецифические особенности интенсивности фотосинтеза разных видов и фотосинтетическая активность в связи с географическим распространением, сообществом и участием в сукцессионных сменах отдельных видов растений [Слемнев, 1988; Слемнев и др., 2012; Пьянков и др., 1992; Цоож, 1992, 2013; Воронин и др., 2003; Иванов и др., 2004б, 2007, 2016, 2019; Ivanova et al., 2018b, 2019].

Экспериментальным путем установлены закономерности дневных и сезонных изменений интенсивности фотосинтеза в связи с внешними факторами (температура, освещение, водный режим) в доминирующих растительных сообществах пустыни, полупустынной степи, горной лесостепи, сухой степи и пойменных лугах Монголии [Слемнев, 1980, 1988; Цоож, 1992, 2013; Шереметьев, 2005; Слемнев и др., 2012]. Например, в исследовании Н. Н. Слемнева [Слемнев, 1988] для 45 эдификаторных видов степей Монголии, таких как *Carex duriuscula*,

*Cleistogenes squarrosa*, *Festuca lenensis*, *Stipa baicalensis*, *Stipa krylovii* показано, что максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза достигает  $42 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1}$ . Дневные изменения фотосинтетической активности у трех видов горно-степных экосистем Монголии *Ephedra sinica*, *Stipa glareosa* и *Allium polyrhisum* описывались разными типами кривых. у *Stipa glareosa* была отмечена максимальная интенсивность фотосинтеза –  $38 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1}$  (сухой вес)  $\text{час}^{-1}$  с 10 до 12 часов, потом поглощение  $\text{CO}_2$  снижались. У *Allium polyrhisum* максимальная интенсивность фотосинтеза  $20 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ час}^{-1}$  была с 8 до 10 часов, затем спад в 4 раза до  $5 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ час}^{-1}$  и второй пик скорости поглощения  $\text{CO}_2$  наблюдался в 18 часов -  $10 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ час}^{-1}$ . А у *Ephedra sinica* скорость фотосинтеза была постоянной с 10 до 17 часов около  $15 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ час}^{-1}$ . Максимальная скорость поглощения  $\text{CO}_2$  единичного хлоропласта было отмечено для *Ephedra sinica* –  $27 \text{ мг CO}_2 10^{-9} \text{ час}^{-1}$ , у *Stipa glareosa* – всего  $5 \text{ мг CO}_2 10^{-9} \text{ час}^{-1}$  и у *Allium polyrhisum* –  $1-5 \text{ мг CO}_2 10^{-9} \text{ час}^{-1}$  [Иванов и др., 2004а].

В публикациях Ш. Цоож [Цоож, 1992, 2013] выявлены особенности влияния внешних факторов (солнечный свет, температура воздуха) на дневные и вегетационные изменения фотосинтеза в сообществах пойменных лугов. Авторы определили различия, связанные с положением видов в растительном сообществе, конкурентоспособностью и урожайностью, по таким основным показателями как реализации максимальной фотосинтетической способности, относительного фотосинтеза и теплоустойчивости. В ясные солнечные дни дневная динамика процесса основном характеризуется тремя типами кривых (одно, двух и трехвершинный депрессионный тип). Анализ дневных изменений потенциальной интенсивность фотосинтеза (ПИФ) привело к заключению, что характер дневного хода фотосинтеза является видоспецифичным признаком. Например, при оптимальной температуре  $20-25^\circ\text{C}$  максимальная потенциального фотосинтеза достигала  $53-75 \text{ мг CO}_2 \text{ г}^{-1} \text{ час}^{-1}$  для *Bromus inermis*, *Vicia amoena*, *Leymus chinensis*, *Sanguisorba officinalis*, *Medicago falcata*, *Lathyrus palustris*, *Galium boreale* *Thalictrum simplex*. Содоминантам свойственны высокая теплоустойчивость и малая холодоустойчивость фотосинтеза, а наоборот доминантам – более низкая

теплоустойчивость и высокая холодоустойчивость фотосинтеза [Цоож, 2013].

В исследованиях фотосинтетической способности растительных сообществ на Среднем Урале [Ivanova et al., 2018a] отмечено, что фотосинтетическая способность снижалась от степного к луговому и лесному сообществу. Вариация интенсивности фотосинтеза ( $A_{\max}/A$ ) вдоль градиента среды внутри видов составляла около 20 % от общей изменчивости, однако направление изменений  $A_{\max}/A$  различались в зависимости от вида. У ксерофитных травянистых растений было наибольшее среднее значение  $A_{\max}/A$  (14.5–16.1 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>), по сравнению с мезофитами (8.8–9.2 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>). При этом в исследовании показана высокая корреляция между надземной биомассой в сообществе и  $A_{\max}/A$  [Ivanova et al., 2018a]. В свою очередь, для степных растений Южных Сибири и Монголии показано, что значение  $A_{\max}/A$  варьировало в пределах от 9.5 до 29.8 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>, а среднее значение составляло 17 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> [Ivanova et al., 2019].

#### ***1.4.5 Влияние антропогенного воздействия на степные растения***

Наряду с климатическими условиями, деятельность человека также относится к ключевым факторам, влияющим на степные экосистемы [Гунин и др., 2002; Gunin, Vazha, 2003, Микляева и др., 2004]. Хорошо известно, что антропогенное воздействие может влиять на физиологию и продуктивность растений [Reich et al., 2003; Chen et al., 2005]. Например, в исследовании S. P. Chen со авторами [Chen et al., 2005] было показано, что на трех участках – ненарушенном, на умеренно выпасаемом и при чрезмерном выпасе скорость фотосинтеза у трех видов *Leymus chinensis*, *Stipa grandis*, *Caragana microphylla* значительно различалась: на первых двух участках она была выше, чем при чрезмерном выпасе. При этом распашка и выпас скота относятся к наиболее значимым антропогенным воздействиям, определяющим структуру и состав растительных сообществ степей [Микляева и др., 2005; Гунин и др., 2015; Vazha et al., 2016; Xie et al., 2018]. Доля нетронутых и охраняемых территорий, занимаемых травяными сообществами умеренного пояса ниже, чем в любом другом типе экосистем [Henwood 1998].

Многие современные эмпирические исследования посвящены выявлению функционального разнообразия растений на пастбищах [Tilman et al., 1997; Diaz et al., 2001; Vesk, Westoby, 2001; Adler et al., 2004]. Например, Tilman с соавторами (1997) на основе морфологических и физиологических различий выделил функциональные группы пастбищных растений: бобовые, C<sub>3</sub>- и C<sub>4</sub>-травы, злаки, древесные растения. Он показал, что функциональное разнообразие оказывает более существенное влияние на экосистемные процессы, чем видовое разнообразие. При этом классификация, основанная на таксономическом и морфологическом критериях, удобна не во всех случаях, и являясь в значительной степени формальной, не позволяет однозначно прогнозировать реакцию видов на антропогенное влияние, например, на выпас скота.

Некоторые исследователи делят пастбищные растения на группы по признаку увеличения и уменьшения обилия при выпасе скота [Vesk, Westoby, 2001]. Многие авторы сходятся во мнении, что противоположным точкам градиента выпаса соответствуют две функциональные группы: рудеральные виды, увеличивающие свое обилие при интенсификации выпаса, и хорошо поедаемые травянистые растения, обилие которых возрастает при отсутствии выпаса [Гунин, Востокова, 1989; Fernandez-Gimenez, Allen-Diaz, 2000]. Например, при выпасе увеличивают свое обилие в пустынно-степной зоне: *Iris bungei*, *Iris tenuifolia* и кустарники рода *Caragana* на песчаном участке, в горно-степных районах: *Artemisia glauca*, *Festuca*, *Koeleria macrantha*, *Potentilla bifurca*, *Poa attenuata* и *Artemisa adamsii*. Также в процессе антропогенной трансформации увеличивается обилие кустарника *Amygdalus pedunculata*, кустарничка *Artemisia frigida* и четырех видов трав: *Potentilla acaulis*, *Potentilla bifurca*, *Leymus chinensis*, *Carex duriuscula* [Бажа и др., 2015]. Однако эта классификация не позволяет сделать однозначное описание растений, реагирующих на выпас скота, потому что многие виды могут как увеличивать, так и уменьшать свое присутствие, и их реакция зависит от климатических и сукцессионных условий [Vesk, Westoby, 2001]. В этом случае остается вопрос, как охарактеризовать множество других видов, не относящихся к этим группам.

Функциональная активность вида обусловлена его физиологическими особенностями. Некоторые исследования показали возможность использования показателей роста, морфологических и физиологических параметров для определения функциональных особенностей видов растений на пастбищах. Например, высота растений является хорошим предиктором реакции на выпас [Diaz, et al., 2001], а накопление биомассы отражает конкурентоспособность растений [Grime, 1979]. J. Grime в качестве одного из главных критериев для выделения экологических стратегий предложил максимальную скорость роста растений [Grime, 1979], которая связана со структурой фитомассы растений [Пьянков, Иванов, 2000]. Например, по сравнению с растениями бореальной зоны у степных и пустынных видов Монголии была увеличена доля подземных органов в общей массе (в 1.5-2 раза), снижена доля стеблей (в 1.5-2 раза) и отношение площади листьев к массе целого растения (в 1.5-2 раза) [Иванов и др., 2004б]. Также в исследовании Diaz со авторами [Diaz et al., 2001] наблюдались аналогичные признаки растений с ответом на выпас как в Аргентине, так и в Израиле. Устойчивые виды к выпасу были ниже по высоте и имели более мелкие, более нежные листья с более высоким площади единицы массы листьев (SLA), чем виды, восприимчивые к выпасу. Устойчивость к выпасу была связана как с признаками избегания (низкая высота и размер листа), так и с признаками толерантности (высокий SLA). Н. Н. Слемнев [Слемнев, 1996] показал возможность использования таких физиологических параметров, как скорость транспирации, оводненность листьев, прирост биомассы для определения роли видов в степных и пустынных сообществах Монголии. В то же время скорость физиологических процессов весьма лабильна и отражает адаптацию отдельной функции растения к текущим условиям среды, поэтому данный показатель трудно использовать для оценки «климатических возможностей» вида [Пьянков, Мокроносов, 1993], характеризующих длительную адаптацию к целому комплексу факторов среды. Для этого необходим анализ надежных функциональных признаков, связанных с основными физиологическими функциями.

Морфологические и анатомические параметры листьев, как например, площадь единицы массы листьев (SLA) и толщина листа, могут быть использованы для оценки реакции на выпас [Diaz et al., 2001] и экологической стратегии растений [Westoby, 1998]. Для некоторых видов показана корреляция между LMA и относительной скоростью роста [Garnier, 1992; Lambers, Poorter, 1992]. Известна также связь между LMA и типом экологической стратегии растений [Westoby, 1998]. Однако характер этой связи зависит от функционального типа растений (ФТР). Так, была показана сильная положительная корреляция между LMA и площадью поверхности фотосинтетических тканей в листе у рудеральных видов и отсутствие такой связи у стрессоустойчивых видов бореальной зоны [Pyankov et al., 1998]. Растения с разными типами экологических стратегий в бореальной зоне не различались по LMA [Пьянков, Иванов, 2000]. Показатель LMA также оказался сравнительно плохим индикатором реакции на выпас в исследованиях на пастбищах Аргентины [Diaz et al., 2001]. Таким образом, в связи со сложностью оценки функциональных особенностей видов по одному параметру, необходимо использовать комплекс структурно-функциональных параметров на разных уровнях организации растений.

В.И. Пьянков с соавторами [Пьянков, Мокроносов, 1993; Pyankov et al., 1998; Пьянков, Иванов, 2000; Pyankov et al., 2001ab] разработал комплексную систему характеристик растений, позволяющую выявить климатические и экологические свойства растений. Эта система оценивает организацию растений на разных уровнях, которые включают признаки фотосинтетических органов, отдельных фотосинтезирующих тканей, клеток и хлоропластов. Количественной характеристикой мезофилла листа является комплекс показателей (более 20) структуры фотосинтезирующих тканей. Строение фотосинтетического аппарата является результатом длительной адаптации видов к условиям среды обитания и отражает функциональные особенности видов растений [Pyankov et al., 1998]. Комплексный анализ показал большие различия между конкурентами, стресс-толерантами и рудеральными видами. Основные различия связаны с толщиной листа, числом клеток и хлоропластов на единицу площади листа и размерами

хлоропласта. Растения с разными экологическими стратегиями различались по площади поверхности мезофилла и хлоропластов. Рудеральные виды имели самую высокую площадь поверхности мезофилла и хлоропластов, а теневыносливые-толерантные виды — самую низкую площадь поверхности хлоропластов [Pyankov et al., 1998].

В работе Г.К. Зверевой [2014] в трех сообществах настоящей степи изучены 7 видов, различавшихся по строению листовых пластинок: *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca*, *Achnatherum splendens*, *Carex pediformis* (все злаки - плотногомогенный тип мезофилла), *Iris humilis* (суккулентный изолатеральный), *Artemisia frigida* (изопалисадный) и *Phlomis tuberosa* (дорзовентральный). Количественные изменения в структуре листьев степных растений под действием многократных укусов были тесно связаны с их устойчивостью к выпасу. У менее приспособленных к выпасу *Stipa pennata*, *Achnatherum splendens* и *Artemisia frigida* быстрее утрачивается способность к восстановлению надземной фитомассы за счет повышения плотности пластид в листьях.

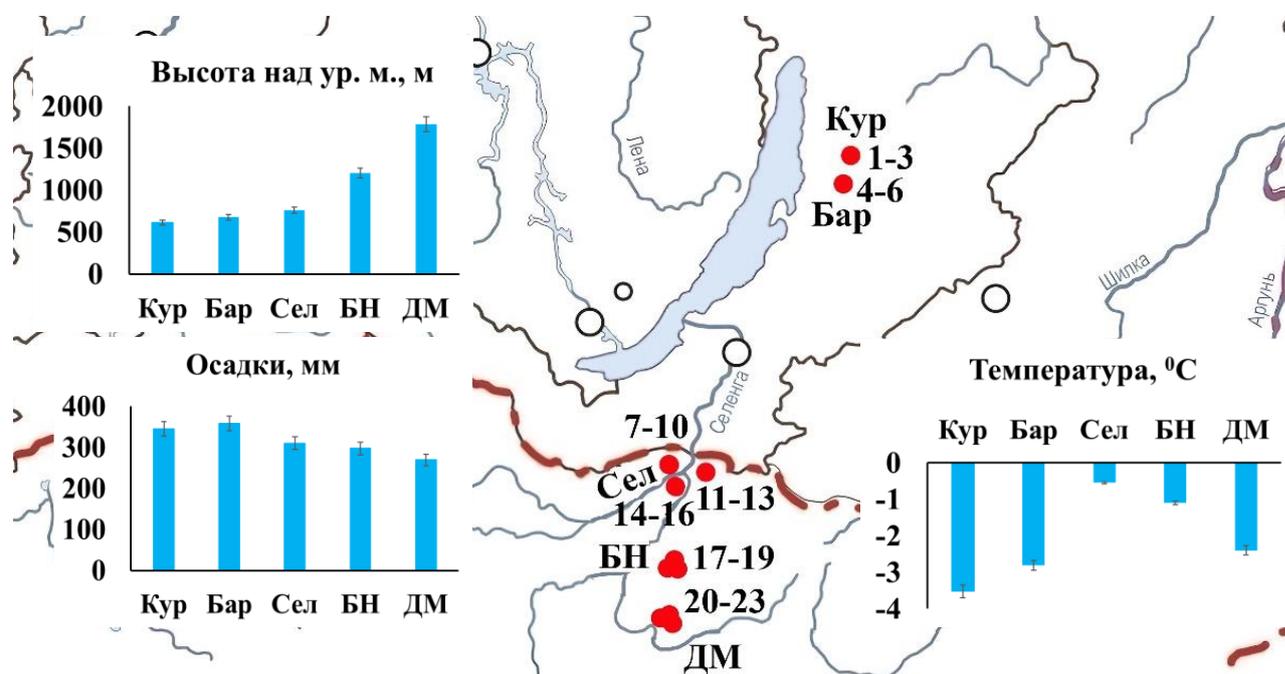
Выпас обычно приводит к потере биомассы [Asner et al., 2004; Xie et al., 2018]. В то же время до сих пор неясно, климат или антропогенное воздействие оказывают более сильное влияние на растительность. В литературе неоднократно отмечено, что данных о совместном влиянии засушливости и выпаса на растения очень мало [Xie et al., 2018; Havstad et al., 2008; Hunt, 2010]. В исследовании трех доминантных видов (*Artemisia frigida*, *Stipa krylovii* и *Kochia prostrata*) растений в пустыне Гоби (Монголия) было показано, что оба фактора оказывают существенное влияние на продуктивность растений [Ivanov et al., 2018]. У этих трех видов под воздействием выпаса снижались сухая масса листа и эффективность использования воды. Анализ надземной биомассы показал отрицательное влияние выпаса на биомассу, за исключением *Artemisia frigida* в пустынной степи. Увеличение засушливости привело к снижению биомассы *Kochia prostrata* в обоих вариантах интенсивности выпаса и для *Artemisia frigida* в варианте исключения выпаса. Увеличение засушливости не повлияло на биомассу *Stipa krylovii*. Напротив, биомасса этого вида в более сухом климате была несколько выше. Выпас привел к существенному

снижению надземной биомассы этого вида в два-три раза. Увеличение засушливости климата привело к повышению интенсивности фотосинтеза и транспирации у *Kochia prostrata*, однако у *Artemisia frigida* они снизились, а у *Stipa krylovii* остались стабильными. Увеличение засушливости вызвало увеличение WUE для  $C_3$ -видов *Artemisia frigida* и *Stipa krylovii* и небольшое снижение этого параметра для  $C_4$ -вида *Kochia prostrata*. Напротив, выпас скота вызвал наибольшее снижение WUE для *Kochia prostrata* и *Stipa krylovii*, в то время как *Artemisia frigida* не зависела существенно от выпаса скота из-за высокой изменчивости в пределах каждого участка. Однако, выпас не оказывал влияние на удельную поверхностную плотность листа и интенсивность фотосинтеза. Таким образом, несмотря на отдельные имеющиеся сведения, до сих пор остается неясным, какие именно функциональные признаки являются наиболее информативными для оценки ответа растений на климат и антропогенное влияние в степных сообществах. Основной интерес в имеющихся публикациях о влиянии выпаса и аридного стресса на растения связан с внешними признаками листьев – толщиной и плотностью. Информация о количественных показателях внутренней структуры листа является разрозненной и недостаточной. Мало данных о внутривидовом варьировании функциональных показателей, особенно интегральных параметров мезофилла и фотосинтетической способности листьев. Остается также неясным, в какой мере условия среды влияют на функциональные показатели на уровне растительного сообщества.

## Глава 2. РАЙОНЫ, МЕТОДЫ И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

## 2.1 Районы исследований

Исследования проводили в пяти географических районах, расположенных в Южной Сибири (Россия) и в Северной Монголии (Рисунок 1). Климат этого района определяется удаленностью от океанов и отгороженностью от них горными системами. Эти особенности рельефа обуславливают резко континентальный режим климата. В целом, климат степных районов на данной территории сухой и холодный с резкими колебаниями среднемесячных и среднесуточных температур [Решиков, 1961; Лавренко и др., 1991]. Другая важная особенность климата региона – это малое количество осадков. Максимальное количество осадков выпадает в июле-августе, в июне их количество меньше [Береснева, 2006; Бажа и др., 2018; Ecosystems of Mongolia Atlas, 2019]. Среднегодовое количество осадков, среднегодовое количество температур, а также индекс аридности для районов исследований указаны на Рисунке 1.



названия районов исследования и номера изученных сообществ см. Таблицу 1

Рисунок 1 – Географическое положение районов исследований

Данные по среднемноголетним значениям температуры и количества осадков взяты из базы данных <https://www.worldclim.org/data>. В ряду изученных географических районов с севера на юг увеличивалась высота над уровнем моря: южные точки находились на высоте около 1800 м над ур.м., что значительно превышает высоту самых северных точек (500 м над ур.м.). В то же время, три более северных района (Курумканский, Баргузинский, Селенгинский) находились примерно на одинаковой высоте, и в этом ряду существенное влияние на растительность кроме высоты оказывали возрастание среднемноголетней температуры воздуха и увеличение аридности климата. Далее, в направлении от Селенгинского к Центральному аймаку Монголии высота над уровнем моря значительно повышалась сопряженно со снижением температуры и уменьшением аридности климата. Таким образом, изменение орографических и климатических факторов вдоль изученного широтного градиента имело нелинейный характер.

Для исследований выбирали характерные для данного региона сообщества, преимущественно находящиеся на выровненных участках местности. Среди изученных растительных сообществ 6 исследовано в двух районах Южной Сибири и 17 – в трех районах Северной Монголии. Всего исследовали 23 степных растительных сообщества (Рисунок 1, Таблица 1). Расстояние от северной до южной точки составило около 800 км. Работы проведены в рамках проекта Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ по исследованию экосистем бассейна озера Байкал. Все геоботанические описания и определение видов растений выполнены во время совместных исследований геоботаником, научным сотрудником лаборатории флористики и геоботаники Института общей и экспериментальной биологии СО РАН, к.б.н. Юрием Алексеевичем Рупышевым. Характеристика исследованных сообществ представлена в Таблице 1.

Самые северные изученные степные сообщества находятся в Баргузинской долине, на правом берегу реки Баргузин, в 400 км северо-восточнее Улан-Удэ, в 50 км восточнее озера Байкал в Южной Сибири. Баргузинская котловина представляет собой своеобразный лугово-степной остров [Убугунов и др., 2016]. В Баргузинском

районе изучены степные сообщества в окрестностях села Ина, где встречаются ковыльные, житняковые, полынные степи каменисто-песчаных конусов выноса. В районе села Курумкан изучены три сообщества на предгорной части южного склона Баргузинского хребта, где распространены ковыльные и типчаковые степи.

Таблица 1 – Районы исследований, изученные сообщества и их характеристика

№	Географические координаты	Растительное сообщество	Степень трансформации	Высота над ур. м., м	N	СПП (%)
<b>Район 1. Кур - Курумканский, Россия</b>						
1	N54.345° E110.619°	Крыловоковыльная степь	Умеренная КАТ=34.8	610	19	75
2	N54.342° E110.615°	Веничнополынная степь	Умеренная КАТ=39.3	610	12	33
3	N54.341° E110.615°	Ледебурополынная степь	Сильная КАТ=88.8	612	4	9
<b>Район 2. Бар - Баргузинский, Россия</b>						
4	N53.743° E110.263°	Крыловоковыльная степь	Средняя КАТ=40.5	726	34	84
5	N53.738° E110.265°	Твердоватоосоковая степь	Средняя КАТ=48.9	756	32	74
6	N53.738° E110.251°	Твердоватоосоковая степь	Сильная КАТ=81.8	554	17	55
<b>Район 3. Сел - Селенгинский, Монголия</b>						
с. Шамар						
7	N50.132° E106.072°	Бесстебельнолапчатковая степь	Сильная КАТ=70.4	616	11	50
8	N50.132° E106.071°	Гребенчатожитняковая степь с ильмом приземистым	Средняя КАТ=41.5	621	22	48
9	N50.132° E106.069°	Китайскоколосняковый остепненный луг	Сильная КАТ=63,8	619	13	72
10	N50.121° E106.064°	Веничнополынная залежь	Сильная КАТ=68,3	613	19	40
заповедник «Тужиннарс»						
11	N50.051° E106.255°	Коржинскоосоковая степь с абрикосом сибирским	Слабая КАТ=5,9	824	19	67
12	N50.035° E106.254°	Ланцетноосоковая степь	Умеренная КАТ=22,9	830	28	60
13	N50.035° E106.254°	Коржинскоосоковая степь с абрикосом сибирским	Слабая КАТ=16	828	19	53
с. Дуланхан						
14	N49.922° E106.014°	Ланцетоосоковая луговая степь с кизильником крупноплодным	Слабая КАТ=12,9	899	42	85
15	N49.920° E106.000°	Караганово-большехвостосоковая луговая степь	Слабая КАТ=10,6	860	23	85

№	Географические координаты	Растительное сообщество	Степень трансформации	Высота над ур. м., м	N	СПП (%)
16	N49.919° E106.015°	сибирскоовсяницевая луговая степь	Умеренная КАТ=22,8	895	32	88
<b>Район 4. БН - Бор Нур, Монголия</b>						
17	N48.465° E106.152°	Дазифоро-типчаковая степь	Умеренная КАТ=31,3	1205	34	76
18	N48.465° E106.152°	Дазифоро-типчаковая степь	Умеренная КАТ=35,7	1205	33	85
19	N48.465° E106.152°	Холоднопопынная степь	Сильная КАТ=78	1205	21	60
<b>Район 5. ДМ - Дзун Мод, Монголия</b>						
20	N47.401° E106.740°	Кобрезиевый остепненный луг	Умеренная КАТ=25.8	1739	24	84
21	N47.399° E106.742°	Кобрезиевый остепненный луг	Умеренная КАТ=31.4	1781	28	82
22	N47.396° E106.743°	Ерник большехвостоосоковый	Слабая КАТ=20	1809	25	70
23	N47.396° E106.743°	Кобрезиевый остепненный луг	Средняя КАТ=41.3	1809	30	80

Примечание – N – число видов в сообществе; СПП – суммарное проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса; КАТ – коэффициент антропогенной трансформации [Прокопьев, Рыбина, 2010]

В средней части трансекта взятые для анализа сообщества находятся в районе села Шамар в северной Монголии в 340 км от города Улан-Батор и в 20 км от аймака Сухэ-Батор. Растительность здесь представлена умеренно сухой и сухой степью. В заповеднике Тужиннарс лесостепная растительность представлена сосново-осоковыми остепненными лесами. В окрестностях села Дуланхан луговая степь представлена разнотравно-осоковыми луговыми сообществами с кустарниками. Следующий изученный район у сомона Бор-Нур находится в 100 км от города Улан-Батор и в 150 км от Центрального аймака. Растительность здесь представлена петрофитной дазифорово-разнотравно-дерновинной степью на горных черноземах. Самые южные по широтному градиенту, но самые высокие по положению над уровнем моря сообщества находятся в г. Дзун-Мод в 40 км от г. Улан-Батор. Здесь растительность представлена разнотравно-кобрезиевыми луговыми и кустарниковыми сообществами. Среди изученных сообществ были как коренные, так и производные, измененные в результате антропогенного воздействия (выпас, вспашка), сообщества, находящиеся на разных стадиях трансформации. Степень

антропогенной трансформации в результате выпаса и вспашки, которую оценивали по коэффициенту антропогенной трансформации (КАТ), который представляет собой долю суммы проективного покрытия дигрессионных и рудеральных видов в суммарном проективном покрытии (СПП) сообщества по формуле (1):

$$\text{КАТ} = \text{ППдиг} / \text{СПП} \quad (1)$$

где ППдиг - проективное покрытие (ПП) дигрессионных и рудеральных видов, СПП - суммарное проективное покрытие сообщества.

Для анализа отбирали доминантные и наиболее обильные виды в сообществе, выявленные в результате геоботанического анализа. Доля каждого изученного вида в проективном покрытии сообщества составляла не менее 1% с учетом того, чтобы отобранные виды в данном сообществе в совокупности составляли не менее 70% от суммарного проективного покрытия. Латинские названия видов представлены в соответствии с источником «Флора Сибири» [Флора Сибири, 1987-1997].

## 2.2 Объекты исследований

Объектами исследования были доминантные и наиболее обильные виды растительных сообществ, указанных в Таблице 1. В Курумканском районе Южной Сибири доминантами в наименее трансформированном степном сообществе были *Stipa krylovii*, *Artemisia frigida*, *Carex duriuscula*. Проективное покрытие (ПП) этих видов в изученных сообществах было более 10%. Доминантами веничнопопынной степи с небольшим суммарным проективным покрытием были *Artemisia scoparia* и *Hierochloe glabra*. В сильно нарушенном ледебуропопынном сообществе с СПП всего 9% доминировали *Artemisia ledebourina*, *Hierochloe glabra*, у каждого из которых ПП составляло около 2%.

В Баргузинском районе в крыловоковыльном сообществе наиболее обильными видами являлись *Stipa krylovii*, *Artemisia frigida* с ПП более 10% каждый. В твердовато-осоковом сообществе преобладали *Stipa krylovii*, *Potentilla acaulis*, *Iris ruthenica*, *Vupleurum scorzonerifolium*, *Carex korshinskyi*, *Stellaria cherleriae*, *Cymbaria dahurica* и *Carex duriuscula*. ПП каждого из этих видов составляло более 3%, а СПП травяно-кустарничкового яруса этого сообщества

было 90%. В наиболее трансформированном сообществе преобладали *Artemisia scoparia* и *Carex duriuscula*, ПП каждого вида превышал 15%.

В Монголии в районе сомона Шамар (точки 7–10, Рисунок 1) изучено четыре сообщества, со средним СПП и высокой степенью трансформации. Основными доминантами являлись *Agropyron cristatum*, *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*, *Carex korshinskyi*, *Scabiosa comosa*, *Veronica incana* и *Thymus serpyllum* с ПП более 3%. В третьем сообществе этого района исследований – на китайскоколосняковом остепненном лугу – преобладали *Leymus chinensis*, *Galium verum*, *Potentilla tanacetifolia*, *Carex korshinskyi*, *Potentilla acaulis*, *Bromopsis inermis*, *Veronica incana*, с ПП для каждого указанного вида более 5%. Также были изучены наиболее обильные виды вейничнополынной залежи – *Artemisia scoparia*, *Astragalus laguroides*, *Potentilla bifurca*, *Potentilla tanacetifolia*, *Setaria viridis*, *Silene repens*, *Lappula squarrosa* и *Knorringia sibirica* с ПП более 3%.

В окрестностях заповедника Тужиннарс Селенгинского аймака были изучены наиболее обильные виды из трех сообществ (точки 11–13, Рисунок 1). Доминантные виды травяно-кустарничкового яруса в ланцетноосоковом сообществе с *Betula platyphylla* были *Galium boreale*, *Artemisia sericea*, *Neottianthe cucullata*, *Lathyrus humilis*, *Pulsatilla flavescens*, *Pyrola rotundifolia* и *Carex lanceolata*. У данных видов ПП было более 3%. Два других сообщества в данном районе были сходны по составу видов, но отличались по СПП и степени антропогенной трансформации. В этих сообществах среди трав преобладали *Allium senescens*, *Vupleurum scorzonrifolium*, *Galium verum*, *Lespedeza juncea*, *Poa botryoides*, *Pulsatilla turczaninovii* и *Carex korshinskyi* с ПП каждого вида более 3%.

В окрестностях села Дуланхан Селенгинского аймака (точки 14–16, Рисунок 1, таблица 1) были изучены лугово-степные сообщества. В первом сообществе среди трав преобладал вид *Carex lanceolata* с ПП 30%. В луговой степи сообщества 15 доминировал *Carex macroura* с ПП – 20%, а другими обильными видами с ПП более 3% были *Achnatherum sibiricum*, *Agropyron cristatum*, *Artemisia frigida*, *Vupleurum bicaule*, *Medicago falcata*, *Phlomis tuberosa*, *Saussurea salicifolia*, *Schizonepeta multifida*. В другом луговостепном сообществе (точка 16) наиболее

обильными видами с ПП более 3% были *Artemisia dracunculus*, *Artemisia scoparia*, *Aster alpinus*, *Carex macroura*, *Schizonepeta multifida*, *Veronica incana*, *Thymus mongolicus*, *Vupleurum bicaule*, *Festuca valesiaca*, *Poa botryoides*, *Filifolium sibiricum* и *Festuca sibirica*.

В окрестностях сомона Бор-Нур Центрального аймака (точки 17–19, Рисунок 1, Таблица 1) изучены три степных сообщества с разной степенью трансформации. В двух сообществах кустарниковый ярус был представлен *Dasiphora parvifolia*. В умеренно нарушенном дазифоро-типчаковом сообществе наиболее обильными видами с ПП более 3% были *Aster alpinus*, *Gentiana decumbens*, *Plantago depressa*, *Potentilla acaulis*, *Polygala tenuifolia*, *Poa attenuata*, *Carex korshinskyi*, *Carex duriuscula* и *Festuca ovina*. Основной видовой состав другого умеренно нарушенного дазифоро-типчакового сообщества был представлен видами *Achillea asiatica*, *Festuca ovina*, *Galium boreale*, *Carex korshinskyi*, *Poa botryoides*, *Poa pratensis*, *Potentilla longifolia*, *Sanguisorba officinalis*, *Taraxacum officinale* и *Phlomis tuberosa* с ПП каждого вида более 3%. В сильно трансформированном холоднопопынном сообществе доминировал *Artemisia frigida*. В этом сообществе преобладали также *Carex duriuscula*, *Sibbaldianthe adpressa* и *Potentilla acaulis* с ПП более 5%.

В наиболее южном районе исследований, находящемся на самой большой высоте над уровнем моря – вблизи сомона Дзун-Мод (точки 20–23, Рисунок 1, Таблица 1) были изучены три луговых и одно кустарниковое сообщество, различающиеся по видовому составу и степени трансформации. В слабо нарушенном сообществе – ернике большехвостоосоковом с доминированием *Betula fusca* (ПП более 20%) и *Carex macroura* (ПП – 15%) преобладали также *Achillea asiatica*, *Agrostis divaricatissima*, *Artemisia sericea*, *Poa attenuata*, *Sanguisorba officinalis* и *Bromopsis inermis* с ПП каждого вида более 5%. В третьем сообществе преобладал *Kobresia simpliciuscula* с ПП более 15%. В умеренно нарушенном сообществе – на кобрезиевом остепненном лугу среди трав с ПП более 3% преобладали *Agropyron cristatum*, *Agrostis divaricatissima*, *Artemisia dracunculus*, *Artemisia phaeolepis*, *Carex duriuscula*, *Festuca valesiaca*, *Galium verum*,

*Heteropappus altaicus*, *Koeleria macrantha*, *Poa attenuata*, *Potentilla longifolia*, *Sanguisorba officinalis*, *Veronica incana* и *Melilotoides platycarpus*. В другом умеренно нарушенном кобрезивом сообществе среди трав с ПП более 5% были *Bromopsis inermis*, *Achillea asiatica*, *Agrostis divaricatissima*, *Carex duriuscula*, *Galium verum*, *Poa attenuata*, *Thermopsis lanceolata* и *Kobresia simpliciuscula*. На кобрезивом остепненном лугу основную часть составляли *Galium verum*, *Aster alpinus*, *Carex duriuscula*, *Dontostemon integrifolius*, *Veronica incana*, *Koeleria macrantha* и *Kobresia simpliciuscula*.

Общий список изученных видов растений и их эколого-биологическая характеристика представлены в Таблице 2. Для каждого вида указано систематическое положение на уровне семейства, принадлежность к экологической группе по фактору влажности, жизненная форма, тип строения мезофилла листа и номера сообществ, где данный вид был изучен.

Таблица 2 – Список изученных видов растений и их эколого-биологическая характеристика

№	Вид	Семейство	ЖФ	ЭГ	ТМ	Сообщество
1	<i>Achillea asiatica</i> Serg.	Asteraceae	ТМ	М	ИП	20, 22
2	<i>Achnatherum sibiricum</i> (L.) Keng ex Tzvelev	Poaceae	ТМ	МК	Гр	4, 5, 7
3	<i>Aconogonon angustifolium</i> (Pallas) Hara	Polygonaceae	ТМ	КМ	ДВ	4, 20, 21
4	<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertner	Poaceae	ТМ	К	Гр	7, 17, 21
5	<i>Agrostis divaricatissima</i> Mez	Poaceae	ТМ	М	Гр	20
6	<i>Allium anisopodium</i> Ledeb.	Liliaceae	ТМ	К	Сук	1, 5, 6
7	<i>Allium ramosum</i> L.	Liliaceae	ТМ	КМ	Сук	1
8	<i>Allium senescens</i> L.	Liliaceae	ТМ	М	Сук	11, 13
9	<i>Alyssum obovatum</i> (C.A. Mey.) Turcz.	Brassicaceae	ПКЧ	МК	ИП	4
10	<i>Amaranthus blitoides</i> S. Wats.	Amaranthaceae	ТО	К	С <sub>4</sub>	10
11	<i>Amblynotus rupestris</i> (Pall. ex Georgi) M. Popov ex Serg.	Boraginaceae	ТМ	МК	ИП	19
12	<i>Artemisia commutata</i> Besser	Asteraceae	ПКЧ	МК	ИП	1, 5, 8
13	<i>Artemisia dracuncululus</i> L.	Asteraceae	ТМ	МК	ИП	9, 21
14	<i>Artemisia frigida</i> Willd.	Asteraceae	ПКЧ	К	ИП	1, 4, 6, 7, 19
15	<i>Artemisia gmelinii</i> Weber ex Stechm.	Asteraceae	ПКЧ	МК	ИП	13
16	<i>Artemisia ledebouriana</i> Besser	Asteraceae	ПК	МК	ИП	2, 3

№	Вид	Семейство	ЖФ	ЭГ	ТМ	Сообщество
17	<i>Artemisia phaeolepis</i> Krasch.	Asteraceae	пк	КМ	ИП	18, 21, 23
18	<i>Artemisia scoparia</i> Waldst. et Kit.	Asteraceae	то	К	ИП	1, 2, 4, 6, 10
19	<i>Artemisia sericea</i> Weber ex Stechm.	Asteraceae	пкч	МК	ДВ	12, 22
20	<i>Artemisia tanacetifolia</i> L.	Asteraceae	тм	КМ	ИП	12
21	<i>Aster alpinus</i> L.	Asteraceae	тм	КМ	ИП	17, 23
22	<i>Astragalus laguroides</i> Pall.	Fabaceae	тм	КМ	ИП	19
23	<i>Betula fusca</i> Pall. ex Georgi	Betulaceae	к	М	ДВ	22
24	<i>Bistorta vivipara</i> (L.) S.F. Gray	Polygonaceae	тм	М	ДВ	22
25	<i>Bromopsis inermis</i> (Leysser) Holub	Poaceae	тм	КМ	Гр	9, 20, 22
26	<i>Bupleurum bicaule</i> Helm	Apiaceae	тм	МК	ДВ	15, 16
27	<i>Bupleurum scorzonerifolium</i> Willd.	Apiaceae	тм	КМ	ИП	5, 6, 11, 13
28	<i>Caragana microphylla</i> Lam.	Fabaceae	к	МК	ИП	7
29	<i>Caragana pygmaea</i> (L.) DC.	Fabaceae	к	К	ИП	15
30	<i>Carex duriuscula</i> C.A. Meyer	Cyperaceae	тм	К	Гр	1, 5, 6, 19, 21, 23
31	<i>Carex korshinskyi</i> Kom.	Cyperaceae	тм	КМ	Гр	8, 9, 11, 13, 17, 18
32	<i>Carex lanceolata</i> Boott	Cyperaceae	тм	КМ	Гр	12, 14
33	<i>Carex macroura</i> Meinsh.	Cyperaceae	тм	КМ	Гр	16, 22
34	<i>Carex pediformis</i> C.A. Meyer	Cyperaceae	тм	КМ	Гр	15
35	<i>Chamaerhodos erecta</i> (L.) Bunge	Rosaceae	тд	МК	ДВ	4
36	<i>Chamaerhodos grandiflora</i> (Pall. ex Schult.) Bunge	Rosaceae	тм	МК	ДВ	2
37	<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng	Poaceae	тм	К	С <sub>4</sub>	2, 7
38	<i>Cotoneaster melanocarpus</i> Fischer ex Blytt	Rosaceae	к	КМ	ДВ	12, 14
39	<i>Dasiphora parvifolia</i> (Fisch. ex Lehm.) Juz.	Rosaceae	к	КМ	ДВ	17, 18
40	<i>Dendrathera zavadskii</i> (Herb.) Tzvel.	Asteraceae	тм	КМ	ДВ	18
41	<i>Dianthus versicolor</i> Fischer ex Link	Caryophyllaceae	тм	МК	ИП	15
42	<i>Dontostemon integrifolius</i> (L.) C.A. Meyer	Brassicaceae	то	МК	ДВ	7, 23
43	<i>Dontostemon micranthus</i> C.A. Meyer	Brassicaceae	то	КМ	ДВ	2
44	<i>Echinops latifolius</i> Tausch	Asteraceae	тм	К	ДВ	23
45	<i>Ephedra monosperma</i> C.A. Mey.	Ephedraceae	кч	К	Ephedra	5
46	<i>Eremogone capillaris</i> (Poir.) Fenzl	Caryophyllaceae	тм	МК	ИП	4
47	<i>Erodium stephanianum</i> Willd.	Geraniaceae	тм	МК	ДВ	18

№	Вид	Семейство	ЖФ	ЭГ	ТМ	Сообщество
48	<i>Euphrasia hirtella</i> Jordan ex Reuter	Scrophulariaceae	ТО	М	ДВ	20
49	<i>Festuca lenensis</i> Drobov	Poaceae	ТМ	К	Гр	8
50	<i>Festuca ovina</i> L.	Poaceae	ТМ	КМ	Гр	17
51	<i>Festuca sibirica</i> Hackel ex Boiss.	Poaceae	ТМ	КМ	Гр	15, 16
52	<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin	Poaceae	ТМ	МК	Гр	16, 21
53	<i>Filifolium sibiricum</i> (L.) Kitam.	Asteraceae	ТМ	МК	ИП	16
54	<i>Galium boreale</i> L.	Rubiaceae	ТМ	КМ	ДВ	14
55	<i>Galium verum</i> L.	Rubiaceae	ТМ	К	ДВ	8, 23
56	<i>Gentiana decumbens</i> L. fil.	Gentianaceae	ТМ	КМ	ДВ	19
57	<i>Geranium pratense</i> L.	Geraniaceae	ТМ	М	ДВ	20
58	<i>Geum aleppicum</i> Jacq.	Rosaceae	ТМ	М	ДВ	18
59	<i>Heteropappus altaicus</i> (Willd.) Novopokr.	Asteraceae	ТМ	МК	ИП	21
60	<i>Hierochloe glabra</i> Trin.	Poaceae	ТМ	М	Гр	2, 3
61	<i>Iris ruthenica</i> Ker-Gawler	Iridiaceae	ТМ	МК	Ирис	5
62	<i>Knorringia sibirica</i> (Laxm.) Tzvel.	Polygonaceae	ТМ	КМ	ДВ	10
63	<i>Kobresia simpliciuscula</i> (Egor., Jurtzev ex Petrovsky) Egor.	Сyperaceae	ТМ	М	Гр	23
64	<i>Koeleria macrantha</i> (Ledeb.) Schultes	Poaceae	ТМ	К	Гр	4, 6, 8, 16, 21, 23
65	<i>Lappula squarrosa</i> (Retz.) Dumort.	Boraginaceae	ТО	М	ДВ	10
66	<i>Lathyrus humilis</i> (Ser.) Sprengel	Fabaceae	ТМ	М	ДВ	12
67	<i>Leontopodium campestre</i> (Ledeb.) V. Khan.	Asteraceae	ТМ	К	ДВ	16
68	<i>Lespedeza juncea</i> (L. fil.) Pers.	Fabaceae	ТМ	МК	ДВ	11, 13
69	<i>Leymus chinensis</i> (Trin.) Tzvelev	Poaceae	ТМ	МК	Гр	1, 9
70	<i>Limonium flexuosum</i> (L.) O. Kuntze	Plumbaginaceae	ТМ	К	ДВ	10, 17
71	<i>Linaria acutiloba</i> Fischer	Scrophulariaceae	ТМ	КМ	ИП	4
72	<i>Medicago falcata</i> L.	Fabaceae	ТМ	КМ	ДВ	15
73	<i>Melilotoides platycarpus</i> (L.) Sojak	Fabaceae	ТМ	КМ	ДВ	23
74	<i>Neottianthe cucullata</i> (L.) Schlechter	Orchidaceae	ТМ	М	ГОМ	14
75	<i>Panicum miliaceum</i> L.	Poaceae	ТО	МК	С <sub>4</sub>	10
76	<i>Patrinia rupestris</i> (Pallas) Dufr.	Valerianaceae	ТМ	КМ	ДВ	13
77	<i>Pedicularis rubens</i> Stephan ex Willd.	Scrophulariaceae	ТМ	КМ	ДВ	16

№	Вид	Семейство	ЖФ	ЭГ	ТМ	Сообщество
78	<i>Phlomis tuberosa</i> L.	Lamiaceae	ТМ	КМ	ДВ	14, 15, 17
79	<i>Poa attenuata</i> Trin.	Poaceae	ТМ	МК	Гр	17, 21
80	<i>Poa botryoides</i> (Trin. ex Griseb.) Roshev.	Poaceae	ТМ	МК	Гр	8, 19
81	<i>Poa pratensis</i> L.	Poaceae	ТМ	КМ	Гр	18
82	<i>Polygala tenuifolia</i> Willd.	Polygalaceae	ТМ	КМ	ИП	18
83	<i>Polygonatum odoratum</i> (Miller) Druce	Liliaceae	ТМ	КМ	ГОМ	14
84	<i>Potentilla acaulis</i> L.	Rosaceae	ТМ	К	ДВ	1, 6, 7, 8, 19
85	<i>Potentilla bifurca</i> L.	Rosaceae	М	МК	ДВ	1, 6, 10
86	<i>Potentilla longifolia</i> Willd. ex Schlecht.	Rosaceae	ТМ	КМ	ДВ	17, 18
87	<i>Potentilla tanacetifolia</i> Willd. ex Schlecht.	Rosaceae	ТМ	КМ	ДВ	9, 15
88	<i>Ptilotrichum tenuifolium</i> (Stephan ex Willd.) C. A. Meyer	Brassicaceae	ПКЧ	МК	ИП	6
89	<i>Pulsatilla flavescens</i> (Zucc.) Juz.	Ranunculaceae	ТМ	КМ	ДВ	11, 12, 14
90	<i>Pulsatilla turczaninovii</i> Krylov et Serg.	Ranunculaceae	ТМ	КМ	ДВ	11, 13, 16
91	<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	Pyrolaceae	ТМ	М	ГОМ	12
92	<i>Ribes diacantha</i> Pallas	Grossulariaceae	К	КМ	ДВ	9
93	<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	Rosaceae	К	КМ	ДВ	12
94	<i>Rubus saxatilis</i> L.	Rosaceae	ТМ	М	ДВ	12
95	<i>Salix rhamnifolia</i> Pallas	Salicaceae	К	М	ДВ	20
96	<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	Rosaceae	ТМ	КМ	ДВ	14, 20, 22
97	<i>Saussurea salicifolia</i> (L.) DC.	Asteraceae	ТМ	МК	ДВ	15
98	<i>Scabiosa comosa</i> Fischer ex Roemer et Schultes	Dipsacaceae	ТМ	МК	ИП	8, 9
99	<i>Schizonepeta multifida</i> (L.) Briq.	Lamiaceae	ТМ	К	ДВ	11, 15
100	<i>Scutellaria scordiifolia</i> Fischer ex Schrank	Lamiaceae	ТМ	КМ	ИП	20
101	<i>Sedum purpureum</i> (L.) Schult.	Crassulaceae	ТМ	КМ	Сук	22
102	<i>Serratula centauroides</i> L.	Asteraceae	ТМ	КМ	ИП	8, 11
103	<i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.	Poaceae	ТО	МК	С <sub>4</sub>	10
104	<i>Sibbaldianthe adpressa</i> (Bunge) Juz.	Rosaceae	ТМ	К	ДВ	19
105	<i>Silene repens</i> Patrin	Caryophyllaceae	ТМ	МК	ДВ	10
106	<i>Spiraea media</i> Franz Schmidt	Rosaceae	К	КМ	ДВ	14
107	<i>Stellaria cherleriae</i> (Fischer ex Ser.) F. Williams	Caryophyllaceae	ТМ	МК	ГОМ	5
108	<i>Stipa baicalensis</i> Roshev.	Poaceae	ТМ	К	Гр	19
109	<i>Stipa krylovii</i> Roshev.	Poaceae	ТМ	К	Гр	1, 4, 5, 13
110	<i>Taraxacum mongolicum</i> Hand.-Mazz.	Asteraceae	ТМ	М	ИП	17

№	Вид	Семейство	ЖФ	ЭГ	ТМ	Сообщество
111	<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	Asteraceae	тм	М	ДВ	18
112	<i>Tephrosia turczaninowii</i> (DC.) Holub	Asteraceae	тм	М	ДВ	20, 22
113	<i>Thalictrum minus</i> L.	Ranunculaceae	тм	М	ДВ	10, 11
114	<i>Thalictrum simplex</i> L.	Ranunculaceae	тм	М	ДВ	12, 14
115	<i>Thermopsis lanceolata</i> R. Br.	Fabaceae	тм	КМ	ИП	23
116	<i>Thymus mongolicus</i> (Ronn.) Ronn.	Lamiaceae	пкч	К	ИП	16
117	<i>Thymus serpyllum</i> L.	Lamiaceae	пкч	К	ДВ	7, 8, 19
118	<i>Ulmus pumila</i> L.	Ulmaceae	д	МК	ДВ	7
119	<i>Veronica incana</i> L.	Scrophulariaceae	тм	МК	ДВ	7, 9, 13, 21
120	<i>Vicia cracca</i> L.	Fabaceae	тм	М	ДВ	22
121	<i>Vicia nervata</i> Sipl.	Fabaceae	тм	КМ	ДВ	11, 13

Примечание – ЖФ – жизненная форма и продолжительность жизни: то – травянистый однолетники и двулетники, тм – травянистый многолетник, пкч – полукустарничек, пк – полукустарник, кч – кустарничек, к – кустарник, д – дерево; ЭГ – экологическая группа: М – мезофит, КМ – ксеромезофит, МК – мезоксерофит, К – ксерофит; ТМ – тип строения мезофилла: ДВ – дорзовентральный, ИП – изопалисадный, ГОМ – гомогенный, Гр – граминоидный, Сук – суккулентный тип мезофилла, С<sub>4</sub> – листья с кранц-анатомией; номера сообществ приведены согласно Таблице 1

Исследованные растения были разнообразны по таксономическому положению. Изученные виды относились к 32 семействам сосудистых растений (Рисунок 2). Среди них преобладали представители семейства *Asteraceae* (21 вид), *Roaceae* (19 видов), *Rosaceae* (14 вида), *Fabaceae* (10 видов), *Cyperaceae* (6 видов) и *Lamiaceae* (5 видов), в совокупности составляющие 60% всех изученных видов.

Жизненную форму, продолжительность жизни и принадлежность к экологической группе изученных видов растений определяли на основании литературных данных [Дулепова, Королюк, 2021] и консультаций со специалистами. Изученные виды имели разные жизненные формы и продолжительность жизни. Большинство растений относились к травянистым многолетникам, доля которых составляла 75% от всех изученных видов (Рисунок 3). Древесные растения (кустарники) составили менее 10 % от всех видов. Одно-двулетние формы представляли меньшую часть видов с долей 8%. Изученные виды имели разные жизненные формы и продолжительность жизни. Большинство растений относились к травянистым многолетникам, доля которых составляла 75% от всех изученных видов (Рисунок 3).

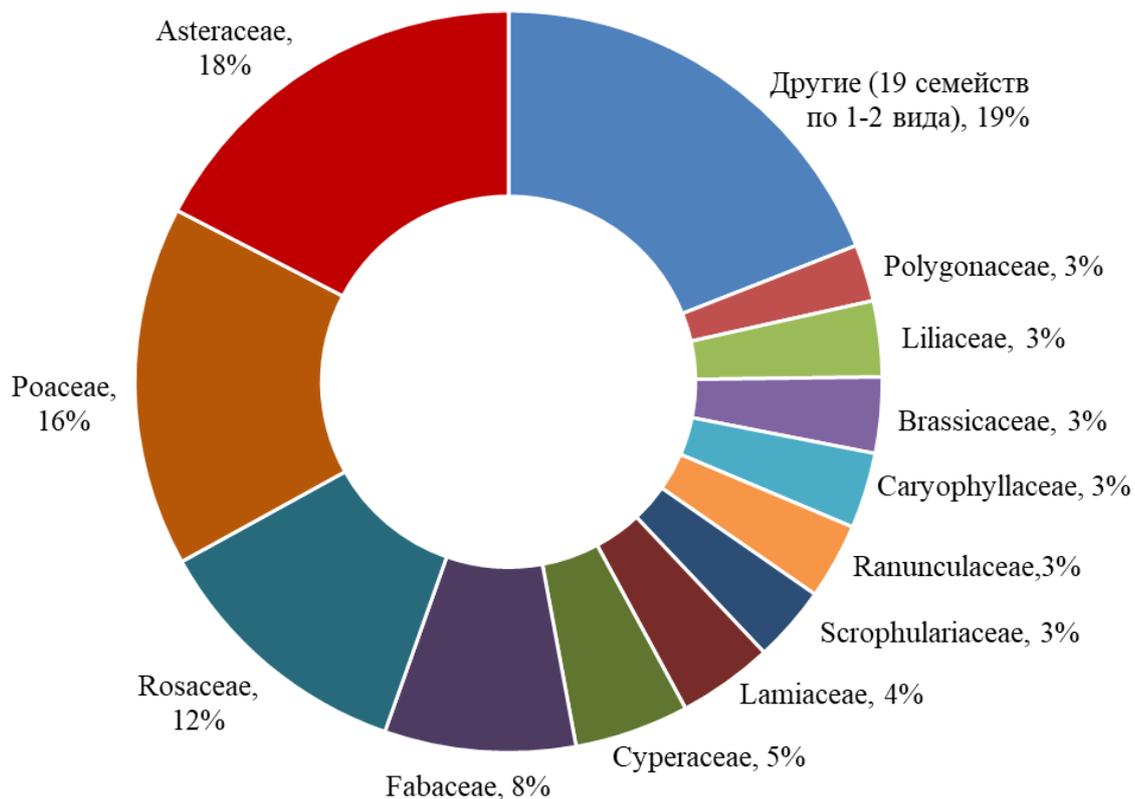
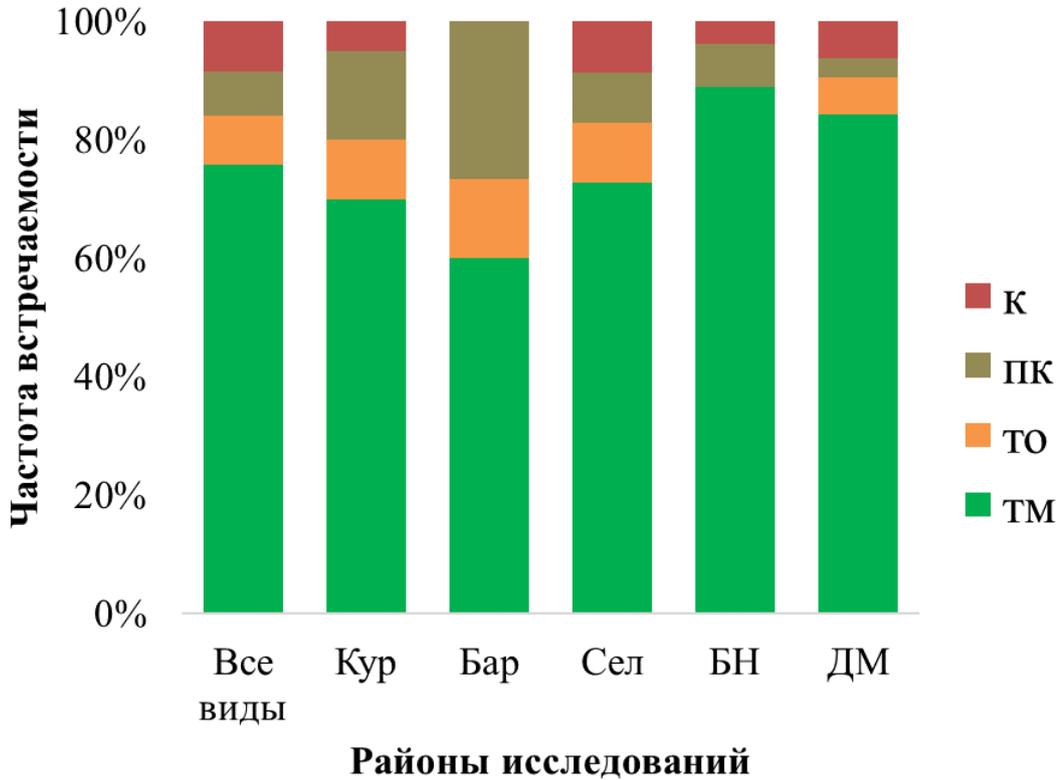


Рисунок 2 – Распределение изученных видов по семействам

Древесные растения (кустарники) составили менее 10 % от всех видов. Одно-двулетние формы представляли меньшую часть видов с долей 8%. Соотношение ЖФ было разным в разных районах исследования. В Курумканском и Баргузинском районах доля травянистых многолетних растений была ниже, а доля полукустарниковых форм выше, чем в горных Северной Монголии. С увеличением высоты над уровнем моря в направлении от Селенгинского района к районам Бор-Нур и Дзун-Мод увеличивалась доля травянистых многолетних и снижалась доля полукустарников и кустарников. Исследованные растения были распределены по экологическим группам по отношению к фактору увлажнения (мезофиты, ксеромезофиты, мезоксерофиты и ксерофиты) (Рисунке 4). Среди всех изученных видов растений 46% относились к наиболее ксерофитным растениям (ксерофиты и мезоксерофиты). Мезофиты и ксеромезофиты составили 54% от всех изученных видов. В изученных районах соотношение экологических изученных видов. В изученных районах соотношение экологических групп варьировало. Мезофиты и ксеромезофиты составили 54% от всех изученных видов. В изученных

районах соотношение экологических групп варьировало.

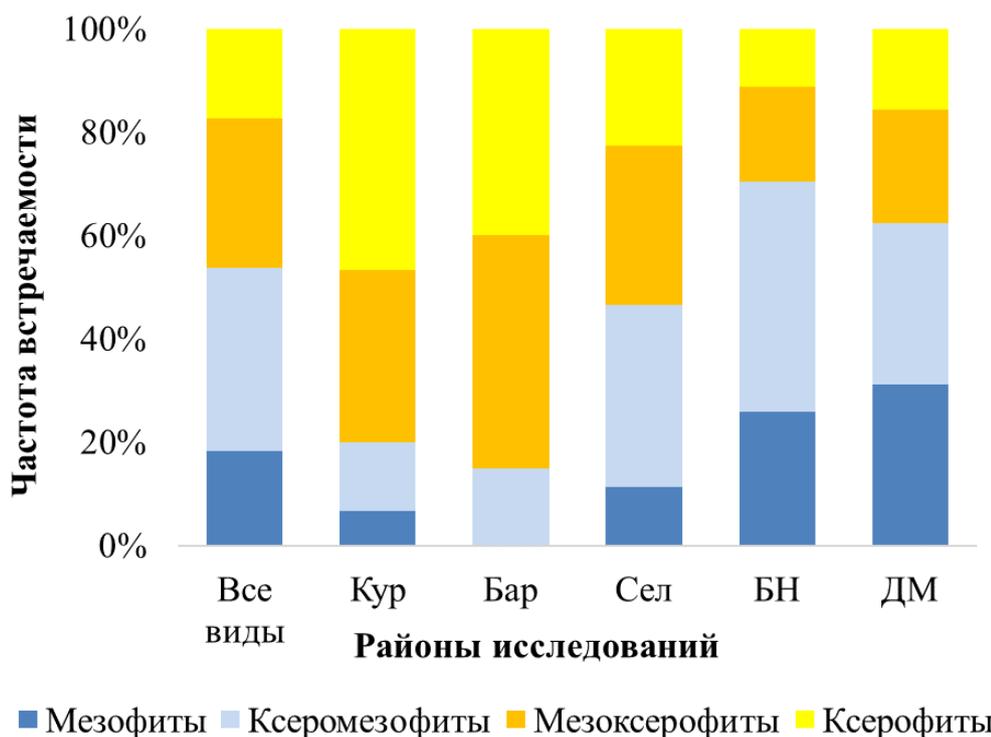


Кур – Курумканский район; Бар – Баргузинский район; Сел – Селенгинский аймак; БН – Бор-Нур; ДМ – Дзун-Мод; то – травянистые однолетники и двулетники; тм - травянистые многолетники; пк – полукустарники и полукустарнички; к – кустарники и кустарнички

Рисунок 3 – Распределение изученных видов по жизненным формам и продолжительности жизни

Мезофиты и ксеромезофиты составили 54% от всех изученных видов. В изученных районах соотношение экологических групп варьировало. В направлении от Курумканского района к районам Бор-Нур и Дзун-Мод снижалась доля ксерофитов и возрастала доля мезофитов, что связано с увеличением высоты над уровнем моря и изменением условий произрастания в сторону более влажных (по соотношению температуры и осадков).

Изученные виды были разделены нами на 9 основных структурно-функциональных типов листьев (СФТЛ) (Рисунок 5). При выделении СФТЛ учитывали тип фотосинтеза ( $C_3$ ,  $C_4$ ), систематическое положение (голосеменные, покрытосеменные двудольные, покрытосеменные однодольные), тип строения мезофилла листа. Тип мезофилла определяли согласно общепринятой классификации [Esau, 1965; Василевская, Бутник, 1981; Гамалей, 1984].

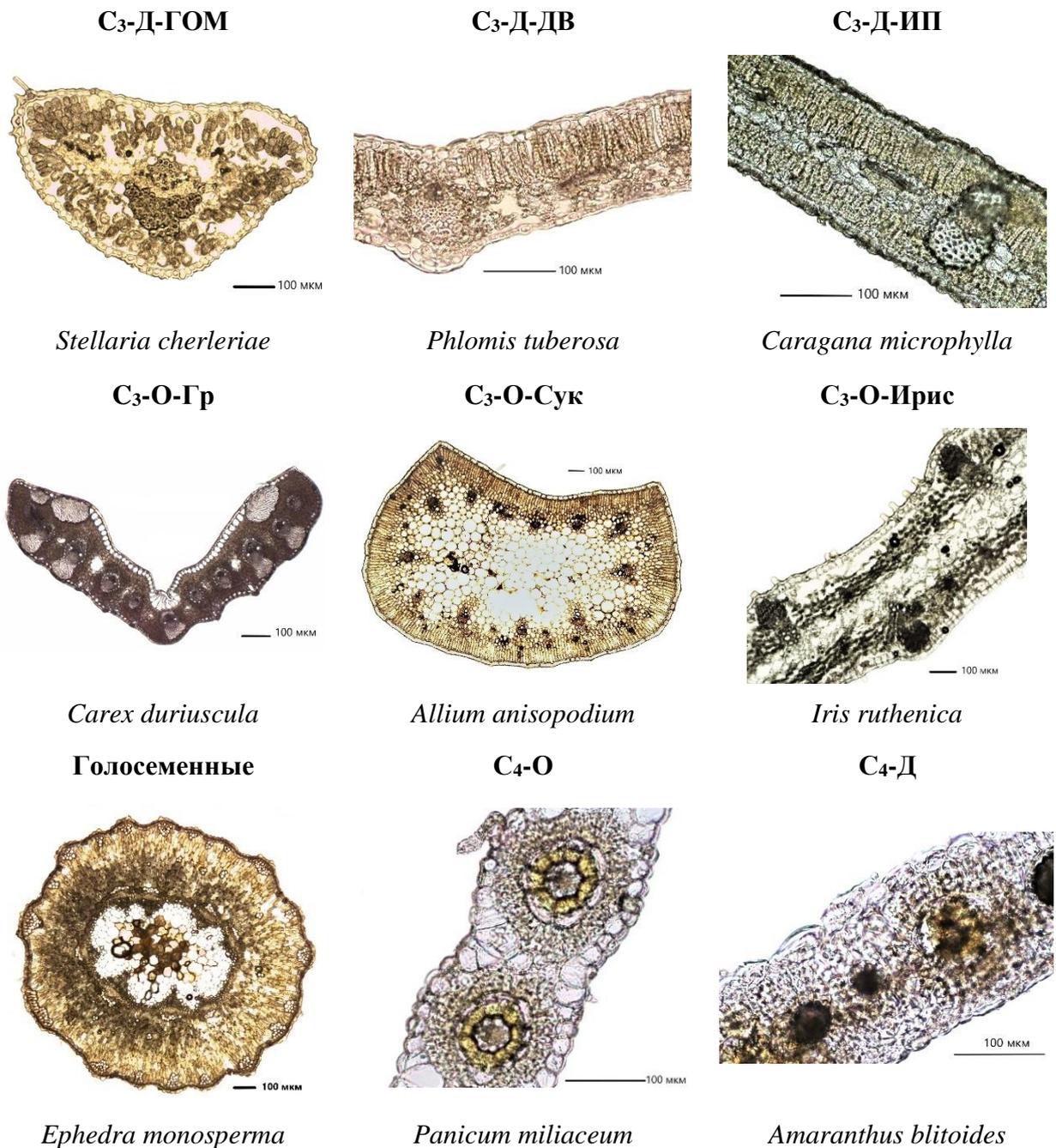


Кур – Курумканский район; Бар – Баргузинский район; Сел – Селенгинский аймак; БН – Бор-Нур; ДМ – Дзун-Мод

Рисунок 4 – Распределение растений в изученных районах по экологическим группам

Изученные виды были разделены нами на 9 основных структурно-функциональных типов листьев (СФТЛ) (Рисунок 5). При выделении СФТЛ учитывали тип фотосинтеза ( $C_3$ ,  $C_4$ ), систематическое положение (голосеменные, покрытосеменные двудольные, покрытосеменные однодольные), тип строения мезофилла листа. Тип мезофилла определяли согласно общепринятой классификации [Esau, 1965; Василевская, Бутник, 1981; Гамалей, 1984]. Среди  $C_3$  двудольных растений выделяли виды с дорзовентральным, изопалисадным и гомогенным мезофиллом листа. Дорзовентральный тип мезофилла характеризовался наличием двух типов клеток – палисадных клеток цилиндрической формы, расположенных на верхней стороне листа и губчатых клеток округлой формы или неправильной формы с выростами, расположенных на нижней стороне листа [Горышина, 1989; Иванова, 2001; Юдина и др., 2019, 2021]. В листьях с изопалисадным типом строения мезофилла палисадные клетки расположены как с верхней, так и с нижней стороны листа. В средней части листа

между слоями палисадных клеток в таких листьях может находиться слой округлых клеток губчатой ткани.



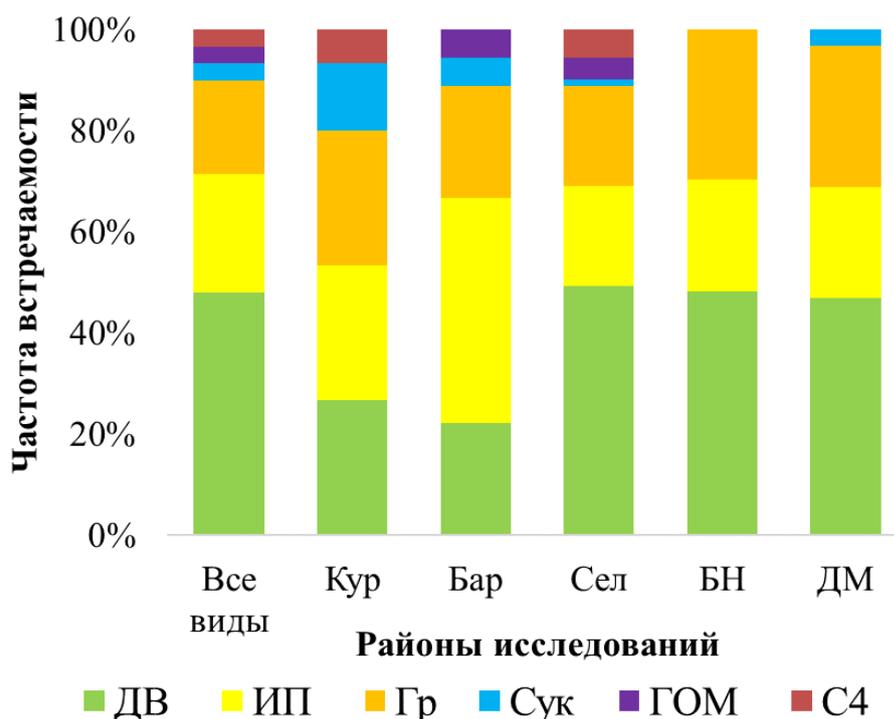
С<sub>3</sub>-Д-ГОМ – С<sub>3</sub> двудольные растения с гомогенным типом мезофилла; С<sub>3</sub>-Д-ДВ – С<sub>3</sub> двудольные растения с дорзовентральным типом мезофилла; С<sub>3</sub>-Д-ИП – С<sub>3</sub> двудольные растения с изопалисадным типом мезофилла; С<sub>3</sub>-О-Гр – С<sub>3</sub> однодольные растения граминоидного типа (злаки и осоки); С<sub>3</sub>-О-Сук – С<sub>3</sub> однодольные растения с суккулентным типом; С<sub>3</sub>-О-Ирис – С<sub>3</sub> однодольные растения рода ирис; С<sub>4</sub>-О – С<sub>4</sub> однодольные растения с кранц-анатомией; С<sub>4</sub>-Д – С<sub>4</sub> двудольные растения с кранц-анатомией

Рисунок 5 – Изображения поперечных срезов листьев разных структурно-функциональных типов

В листьях с гомогенным типом мезофилла фотосинтетическая паренхима представлена одним типом клеток неправильной формы, близкой к губчатой паренхиме листа. Большинство  $C_3$ -однодольных видов относилось к семействам *Poaceae* и *Superaceae*. Листья представителей этих семейств относили к "граминоидному" типу листьев. Граминоидный мезофилл, характеризовался наличием клеток, отличающихся разнообразием форм (округлые, неправильной формы и ячеистые) и расположенных между проводящими пучками. Виды рода голосеменных растений *Ephedra* и однодольных растений рода *Iris* рассматривали отдельно, поскольку эти таксоны имеют особое строение листа (Рисунок 5). Виды с суккулентными листьями отличались большими размерами клеток мезофилла, во много раз превышающими обычные размеры клеток других типов листьев и выполняющие не только фотосинтетическую, но также водозапасающую и опорную функции. В связи с этим, виды с суккулентными и суккулентоподобными листьями были выделены в отдельный структурно-функциональный тип листа – суккулентный. Среди  $C_4$ -растений встречались двудольные и однодольные виды с кранц-анатомией (двудольные *Amaranthus blitoides*, однодольное *Cleistogenes squarrosa*, *Panicum miliaceum* и *Setaria viridis*) (Рисунок 5).

Не смотря на выявленное разнообразие структурных типов листьев (Рисунок б), преобладающим типом был дорзорвентральный тип мезофилла, характерный для двудольных  $C_3$ -растений. Среди всех изученных видов 48% обладали дорзорвентральным типом мезофилла, 24% видов имели изопалисадный тип строения листа, 19% видов имели листья граминоидного типа, эти три типа вместе составили 91% видов. Остальные типы были редкими: гомогенный мезофилл был обнаружен у 4 видов – *Neottianthe cucullata*, *Polygonatum odoratum*, *Pyrola rotundifolia* и *Stellaria cherleriae*. Доля видов с суккулентными листьями составила 3%, среди них 3 вида семейства *Liliaceae* и 1 вид *Crassulaceae*, 5 видов имели кранц-анатомию листа, характерную для  $C_4$ -растений. Соотношение СФТЛ изменялось в зависимости от географического района. С увеличением высоты над уровнем моря в направлении от Курумканского района в Южной Сибири к району Дзун-Мод в Монголии увеличивалась доля видов с дорзорвентральным типом мезофилла и

снижалась доля видов с изопалисадными листьями, что свидетельствует об увеличении уровня увлажнения в широтном ряду исследованных районов.



Кур – Курумканский район; Бар – Баргузинский район; Сел – Селенгинский аймак; БН – Бор-Нур Центрального аймака; ДМ – Дзун-Мод Центрального аймака; типы строения мезофилла: ДВ – дорзовентральный, ИП – изопалисадный, Гр – грамноидный, Сук – суккулентный, ГОМ – гомогенный, С<sub>4</sub> – листья с кранц-анатомией

Рисунок 6 – Соотношение типов строения мезофилла листьев растений в изученных географических районах

### 2.3 Методы исследований

Растительный материал отбирали в Южной Сибири в июле 2018 г, а в Монголии – со второй половины июля до середины августа 2018 г. Исследовали растения, находившиеся в фазе бутонизации-цветения. Было изучено более 30 функциональных признаков листьев для 214 образцов, принадлежащих к 121 виду растений. Список изученных параметров представлен в Таблице 3. Физиологические и биохимические показатели были измерены для всех 214 образцов растений. Обработку материала выполняли в два этапа: 1) в ходе полевых и 2) в ходе лабораторных измерений. В полевых условиях измеряли параметры газообмена живых интактных листьев растений. Измерения проводили в утренние

часы – с 9 до 12 ч. Одновременно в эти же часы собирали свежий растительный материал: от 30 до 50 листьев среднего листового яруса с 10-20 растений каждого вида по 3-5 листьев с одного растения (в зависимости от размеров листьев).

Таблица 3 – Список изученных параметров, их обозначения и единицы измерений

Аббревиатура	Обозначение показателя	Единицы измерения
<i>Морфологические показатели</i>		
LT	Толщина листа	мкм
LMA	Удельная поверхностная плотность листа	мг дм <sup>-2</sup>
LD	Объемная плотность листа	г см <sup>-3</sup>
<i>Показатели клеток и хлоропластов</i>		
A <sub>cell</sub>	Площадь проекции клетки	мкм <sup>2</sup>
P <sub>cell</sub>	Периметр проекции клетки	мкм
V <sub>cell</sub>	Объем клетки	10 <sup>3</sup> мкм <sup>3</sup>
S <sub>cell</sub>	Площадь поверхности клетки	10 <sup>3</sup> мкм <sup>2</sup>
N <sub>cell/A</sub>	Число клеток в единице площади листа	10 <sup>3</sup> см <sup>-2</sup>
A <sub>chl</sub>	Площадь проекции хлоропласта	мкм <sup>2</sup>
P <sub>chl</sub>	Периметр проекции хлоропласта	мкм
S <sub>chl</sub>	Площадь поверхности хлоропласта	мкм <sup>2</sup>
V <sub>chl</sub>	Объем хлоропласта	мкм <sup>3</sup>
Chl	Число хлоропластов в клетке	шт.
N <sub>chl/A</sub>	Число хлоропластов в единице площади листа	10 <sup>6</sup> см <sup>-2</sup>
KOX	Клеточный объем хлоропласта	мкм <sup>3</sup>
<i>Интегральные показатели мезофилла</i>		
A <sub>mes/A</sub>	Общая площадь поверхности клеток	см <sup>2</sup> см <sup>-2</sup>
A <sub>chl/A</sub>	Общая площадь поверхности хлоропластов	см <sup>2</sup> см <sup>-2</sup>
<i>Физиологические показатели</i>		
A <sub>max</sub> (/M)	Максимальная скорость фотосинтеза на единицу площади (массы) листа	мкмоль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup> мкмоль г <sup>-1</sup> с <sup>-1</sup>
E (/M)	Скорость транспирации на единицу площади (массы) листа	ммоль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup> ммоль г <sup>-1</sup> с <sup>-1</sup>
Cond	Проводимость для CO <sub>2</sub> на единицу площади листа	моль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup>
WUE <sub>i</sub>	Эффективность использования воды (A <sub>max</sub> /E)	мкмоль ммоль <sup>-1</sup>
WUE	Эффективность использования воды (A <sub>max</sub> /Cond)	мкмоль моль <sup>-1</sup>
A <sub>max</sub> /Chl-st	Фотосинтетическая активность хлоропласта	10 <sup>-10</sup> мкмоль с <sup>-1</sup>
TR <sub>mes</sub>	Скорость переноса углекислого газа через поверхность мезофилла	мкмоль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup>
TR <sub>chl</sub>	Скорость переноса углекислого газа через поверхность хлоропласта	мкмоль м <sup>-2</sup> с <sup>-1</sup>
A <sub>max</sub> /C <sub>ab</sub>	Фотосинтетическая активность на единицу массы хлорофилла	мкмоль мг <sup>-1</sup> с <sup>-1</sup>
<i>Содержание фотосинтетических пигментов</i>		
C <sub>ab</sub> /A (/M)	Содержание хлорофиллов a+b в единице площади (массы) листа	мг дм <sup>-2</sup> мг г <sup>-1</sup>
Car/A (/M)	Содержание каротиноидов в единице площади (массы) листа	мг дм <sup>-2</sup> мг г <sup>-1</sup>
Chl/Car	Отношение хлорофиллы/каротиноиды	-
a/b	Отношение хлорофиллов a/b	-
C <sub>ab</sub> /Chl-st	Содержание хлорофиллов в хлоропласте	10 <sup>-9</sup> мг

Собранные листья во влажной фильтровальной бумаге в холодильнике транспортировали в лабораторию, где определяли морфологические, структурные и анатомические показатели и фиксировали материал для анатомического анализа.

Полный анализ мезоструктуры листа был проведен в выборке из 88 образцов. Учитывая, что некоторые показатели мезоструктуры (объем клетки, толщина листа, число хлоропластов в клетке) являются высоко видоспецифичными [Ivanova et al., 2018, 2019; Юдина и др., 2020], а другие показатели (интегральные показатели мезофилла) зависят от структурно-функционального типа листа, то при расчете функциональных свойств на уровне сообщества при отсутствии данных для какого-либо вида заменяли его показателями, характерными для данного вида или структурно-функционального типа.

### ***2.3.1 Морфологические параметры***

Удельную поверхностную плотность листа (сухой вес единицы площади листа – LMA, мг/дм<sup>2</sup>) определяли в 3-кратной повторности весовым методом. Для этого из средней части листа брали высечки и измеряли их площадь, затем высушивали при 80°C в течение 24 часов и взвешивали. Объемную плотность листа (сухой вес единицы объема листа – LD, г/см<sup>3</sup>) рассчитывали, как отношение LMA к толщине листа. Для анатомического анализа высечки из 20–30 листьев фиксировали в 3,5%-ном растворе глутарового альдегида в фосфатном буфере (pH 7,4).

### ***2.3.2 Определение количественных характеристик мезофилла листа***

Количественные исследования структуры мезофилла листа проводили в соответствии с методикой мезоструктуры фотосинтетического аппарата [Мокроносов, 1978, 1981; Ivanova et al., 2018b] и проекционным методом определения трехмерных характеристик клеток и хлоропластов [Иванова, Пьянков, 2002; Ivanova et al., 2024]. Для анализа строения фотосинтетических тканей использовали анализ поперечных срезов, изготовленных с помощью замораживающего микротомы (ThermoScientific HM525NX, Germany) и светового

микроскопа (Axiostar plus, Zeiss, Германия). Толщину листа ( $LT_{\text{cross}}$ , мкм) измеряли на поперечных срезах листьев в 10 повторностях с помощью компьютерной программы по анализу изображений Simagis Mesoplant. Количественные измерения листьев, тканей, клеток и хлоропластов проводили с помощью компьютерной системы анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Екатеринбург, Россия).

Определение числа клеток и хлоропластов проводили с помощью мацерации тканей в 20%-ном растворе КОН до 80-90°C. Число клеток в единице площади листа ( $N_{\text{cell}}/A$ ) измеряли в счетной камере Горяева («Минимед», Россия) под световым микроскопом. Число клеток в единице площади листа ( $N_{\text{cell}}/A$ ,  $10^3 \text{ см}^{-2}$ ) рассчитали по формуле:  $N_{\text{cell}}/A = (A * V * 250) / (K_{\text{в}} * S)$ , где  $A$  – число клеток в одном поле камеры;  $V$  – объем мацерата, мл;  $S$  – общая площадь части листа для анализа,  $\text{см}^2$ ;  $K_{\text{в}}$  – число квадратов в поле камеры;  $1/250 \text{ мм}^3$  – объем одного квадрата камеры.

Вычисления объема ( $V_{\text{cell}}$ ) и площади поверхности клетки ( $S_{\text{cell}}$ ) производили с помощью проекционного метода [Иванова, Пьянков, 2002; Ivanova et al., 2024]. Объем клетки рассчитывали по формуле (2):

$$V = \frac{S_{\text{cell}}^2}{P_{\text{cell}}} \sqrt{b^3 * K_n} \quad (2)$$

где  $V$  – объем клетки или хлоропласта ( $\text{мкм}^3$ );  $S_{\text{cell}}$  – средняя площадь проекции,  $\text{мкм}^2$ ;  $P_{\text{cell}}$  – средний периметр проекции, мкм;  $b$  и  $K_n$  – поправочные коэффициенты,  $b$  – от 3.2 до 4.0,  $K_n$  – от 0.9 до 0.11 в зависимости от формы клетки.

Число хлоропластов в клетке ( $Chl$ ) и размеры клеток определяли под световым микроскопом после мацерации листовых тканей в 1Н НСІ при нагревании до 40-50°C.

Размеры хлоропластов – площадь ( $A_{\text{chl}}$ ) и периметр ( $P_{\text{chl}}$ ) проекции измеряли на поперечных срезах листьев в 30-кратной повторности, затем рассчитывали средние значения ( $M$ ) и стандартные ошибки среднего ( $SE$ ). Объем ( $V_{\text{chl}}$ ) и площадь поверхности хлоропласта ( $S_{\text{chl}}$ ) рассчитывали по следующим формулам (3):

$$S_{\text{chl}} = b * A_{\text{chl}} \text{ и } V_{\text{chl}} = (A_{\text{chl}}^2 / P_{\text{chl}}) * (b^3 * K_n)^{1/2} \quad (3)$$

где  $V_{chl}$  – объем хлоропласта ( $\text{мкм}^3$ ),  $S_{chl}$  – площадь поверхности хлоропласта ( $\text{мкм}^2$ ),  $A_{chl}$  – средняя площадь проекции хлоропласта ( $\text{мкм}^2$ ),  $P_{chl}$  – средний периметр проекции хлоропласта ( $\text{мкм}$ ),  $b=4$ ,  $K_n=0,11$  [Иванова, Пьянков, 2002; Иванова, 2009, 2014].

Число хлоропластов в единице площади листа ( $N_{chl}/A$ ,  $10^6 \text{ см}^{-2}$ ) рассчитывали путем умножения числа клеток в единице площади листа на число хлоропластов в клетке по формуле (4):

$$N_{chl}/A = N_{cell}/A \times Chl \quad (4)$$

где  $N_{cell}/A$  – число клеток в единице площади листа,  $10^3 \text{ см}^{-2}$ ;  $Chl$  – число хлоропластов в клетке.

Клеточный объем хлоропласта ( $KOX$ ,  $\text{мкм}^3$ ) рассчитывали по формуле (5):

$$KOX = V_{cell}/Chl \quad (5)$$

где  $V_{cell}$  – объем клетки для каждого типа ткани,  $\text{мкм}^3$ ;  $Chl$  – число хлоропластов в клетке.

Общую площадь поверхности клеток ( $A_{mes}/A$ ,  $\text{см}^2/\text{см}^2$ ) вычисляли путем произведения числа клеток в единице площади листа и средней площади поверхности клетки мезофилла по формуле (6):

$$A_{mes}/A = N_{cell}/A \times S_{cell} \quad (6)$$

где  $S_{cell}$  – средняя площадь поверхности клетки мезофилла,  $\text{мкм}^2$ ;  $N_{cell}/A$  – число клеток в единице площади листа,  $10^3 \text{ см}^{-2}$ .

Общую площадь поверхности хлоропластов ( $A_{chl}/A$ ,  $\text{см}^2/\text{см}^2$ ) рассчитывали по формуле (7):

$$A_{chl}/A = N_{chl}/A \times S_{chl} \quad (7)$$

где  $S_{chl}$  – средняя площадь поверхности хлоропласта,  $\text{мкм}^2$ ;  $N_{chl}/A$  – число хлоропластов в единице площади листа,  $10^6 \text{ см}^{-2}$ .

### ***2.3.3 Физиологические показатели и содержание фотосинтетических пигментов***

Максимальную интенсивность фотосинтеза ( $A_{max}$ ) и транспирации ( $E$ ) измеряли с помощью портативной фотосинтетической системы Li-6400 XT (Li-

COR, США) при интенсивности освещения  $1800 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ , концентрации  $\text{CO}_2$  420 ppm, влажности воздуха в камере 35-45%, контролируемой температуре поверхности листа в камере  $24 \text{ }^\circ\text{C}$ . Измерения газообмена определяли в первой половине дня – с 9 до 14 часов. Измерения проводили на неповрежденных листьях от трех до пяти особей каждого вида. Эффективность использования воды ( $\text{WUE}_i$ ) определяли делением максимальной скорости фотосинтеза на скорость транспирации.

Фотосинтетическую активность хлоропласта ( $A_{\text{max}}/\text{Chl-st}$ ,  $10^{-10} \text{ мкмоль с}^{-1}$ ) рассчитывали путем деления скорости фотосинтеза ( $A_{\text{max}}$ ) на число хлоропластов ( $N_{\text{chl}}/A$ ) в единице площади листа. Скорость переноса  $\text{CO}_2$  через поверхность мезофилла ( $\text{TR}_{\text{mes}}$ ) и поверхность хлоропласта ( $\text{TR}_{\text{chl}}$ ) рассчитывали путем деления  $A_{\text{max}}$  на  $A_{\text{mes}}/A$  или  $A_{\text{chl}}/A$ , соответственно (Рисунок 7).

Содержание пигментов определяли непосредственно в полевых условиях трех повторностях для каждого образца [Иванов и др., 2008]. Для определения содержания фотосинтетических пигментов брали высечки из средней части листьев. Пигменты экстрагировали 80%-ным раствором ацетона, их концентрацию определяли на спектрофотометре (Odyssey DR/2500, НАСН, США). Содержание хлорофиллов и каротиноидов рассчитывали по формулам Lichtenthaler [Lichtenthaler, 1987] по формулам (8-10):

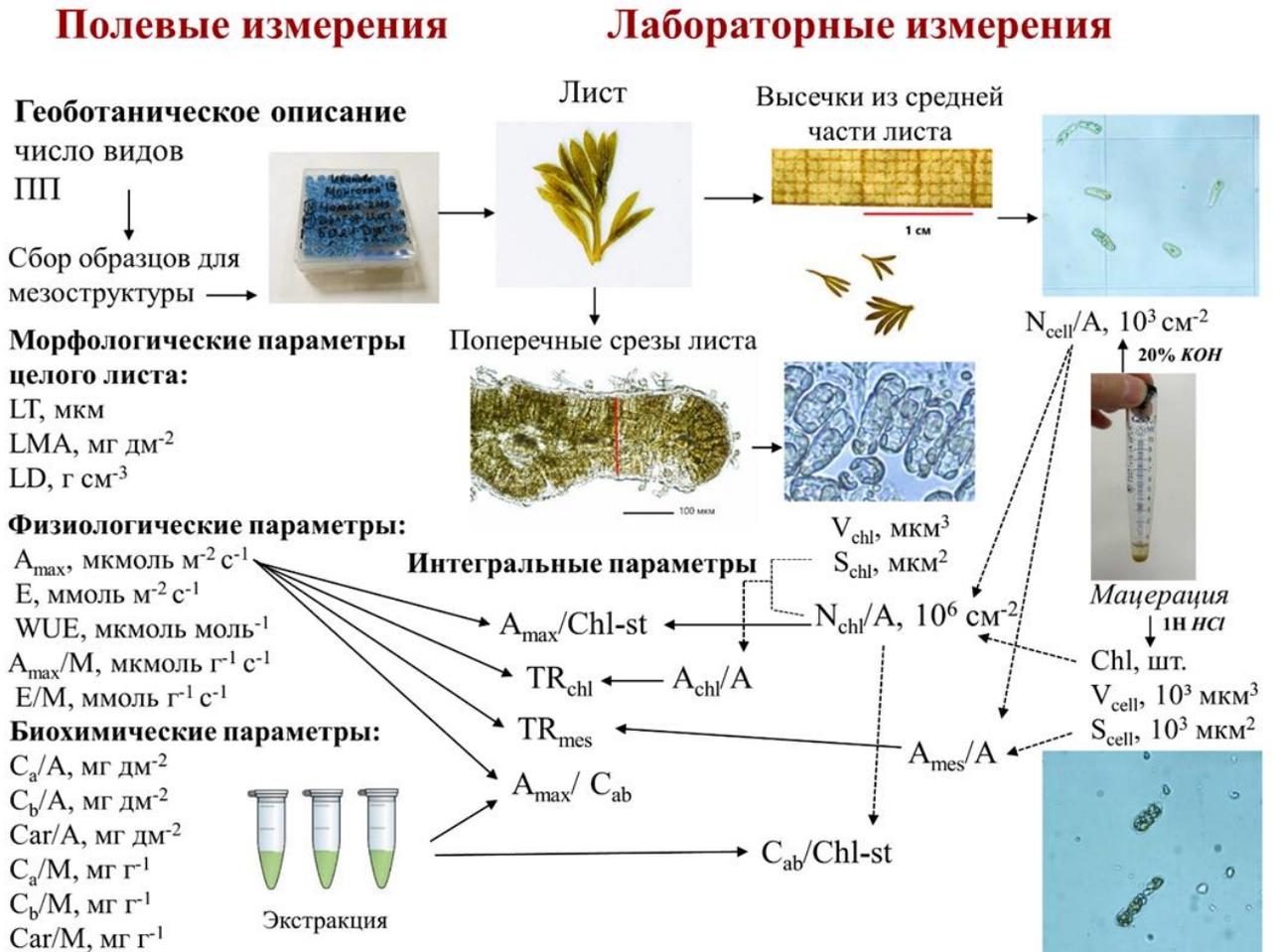
$$C_a \text{ (мг/л)} = 11.63 \cdot D665 - 2.39 \cdot D649 \quad (8)$$

$$C_b \text{ (мг/л)} = 20.11 \cdot D649 - 5.18 \cdot D665 \quad (9)$$

$$C_{\text{car}} = 4.695 \cdot D440.5 - 0.268(C_{\text{ab}}) \quad (10)$$

где  $C_a$  – концентрация хлорофилла a, мг/л,  $C_b$  – концентрация хлорофилла b, мг/л, D665, D649 и D440.5 - оптическая плотность вытяжки при длине волны 665, 649 и 440.5 нм,  $C_{\text{ab}}$  – суммарное содержание хлорофиллов a и b в растворе (мг/л). Кроме того, было рассчитано отношение хлорофиллов a/b ( $a/b$ ), отношение хлорофиллы/каротиноиды ( $\text{Chl}/C_{\text{car}}$ ). Содержание пигментов в единице площади листа определяли, зная площадь листовых высечек, использованных для экстракции пигментов. Содержание пигментов в единице массы листа рассчитывали с использованием поверхностной плотности листьев (LMA) для

каждого образца. Содержание хлорофиллов в одном хлоропласте ( $C_{ab}/Chl-st$ ,  $10^{-9}$  мг) рассчитывалось путем деления суммарного содержания хлорофиллов и числа хлоропластов в единице площади листа. Фотосинтетическая активность на единицу массы хлорофилла ( $A_{max}/C_{ab}$ ,  $\mu\text{моль мг}^{-1} \text{г}^{-1}$ ) определялись путем деления  $A_{max}$  на содержание хлорофиллов ( $C_{ab}$ ) в единице площади листа.



обозначения показателей см. Таблицу 3

Рисунок 7 – Методы исследований

### 2.3.4 Изучение внутривидовых изменений листовых параметров в зависимости от условий произрастания

Для оценки внутривидового варьирования структурно-функциональных параметров фотосинтетического аппарата было исследовано 9 видов растений в степных сообществах в трех районах Южной Сибири и Северной Монголии с разной степенью нарушенности: *Artemisia frigida*, *A. scoparia*, *A. commutata*, *A.*

*ledebouriana*, *Potentilla acaulis*, *P. bifurca*, *Koeleria macrantha*, *Stipa krylovii* и *Allium anisopodium* в трех географических районах – Курумканский и Баргузинский и Шамар (Рисунок 1, Таблица 1 и 2). Для внутривидовых исследований были отобраны виды, найденные в достаточном обилии (более 1% проективного покрытия) более, чем в двух сообществах. Отобранные для исследований виды были представлены всего в 14 изученных растительных сообществах в разных географических районах.

*Artemisia frigida* – полукустарничек высотой 10–50 см, с придаточной корневой системой, проникающей в глубину до 80–100 см, эуксерофит широко распространена на щебнистых и каменистых склонах степях Урала, Южной Сибири, Казахстана, Монголии и Китае. Для *A. frigida* изучены количественные параметры мезоструктуры листьев в степях Тувы, Поволжья и Западного Забайкалья [Горшкова, Зверева, 1988; Горышина, 1989; Юдина и др., 2015; Ivanova et al., 2017, 2018ab, 2019]. У этого вида отмечены мелкие размеры листьев, многослойность палисадной ткани из 4–7 слоев, толщина листа 200 мкм, объем клетки – 4743 мкм<sup>3</sup> [Горшкова, Зверева, 1988].

*Artemisia scoparia* – одно-двулетнее растение 30–70 см высотой, произрастает в степях, на остепненных лугах, выгонах, залежах, у дорог, на щебнистых и песчаных откосах, берегах рек, в разреженных борах [Флора Сибири, 1997]. Для *A. scoparia* изучены количественные параметры мезоструктуры листьев в степях Южной Сибири и Монголии [Ivanova et al., 2019]. У этого вида изопалисадный тип мезофилла с мелкими клетками – 3 тыс. мкм<sup>3</sup>, сухая масса площади листа 880 мг дм<sup>-2</sup>, число хлоропластов в клетке 17 [Юдина и др., 2020].

*Artemisia ledebouriana* – полукустарник, является эндемичным видом, встречающимся на песчаных берегах и побережьях Байкала и на песчаных почвах в Западном Забайкалье (эндемик). Данных по мезоструктуре в литературных источниках не обнаружено.

*Artemisia commutata* – травянистый многолетник заселяет степи, остепненные луга, сосновые боры и их опушки, березовые рощи, щебнистые и песчаные склоны (Флоры Сибири, 1997). У этого вида изопалисадный тип мезофилла с крупными

клетками - 13.2 тыс. мкм<sup>3</sup> и толстыми листьями - 500 мкм [Шинэхуу и др., 2021].

*Potentilla acaulis* – многолетнее растение, широко распространенное в степях Сибири. Характеризуется дорзовентральным типом мезофилла с мелкими клетками – около 1 тыс. мкм<sup>3</sup> и тонкими листьями в 130 мкм толщиной [Горшкова, Зверева, 1988].

*Potentilla bifurca* – травянистый многолетник, встречается в горных степях на щебнистых склонах, осыпях и скалах [Юнатов, 1954 цит. по Шереметьев, 2005]. У этого вида дорзовентральным тип мезофилла с мелкими клетками 2-3 тыс. мкм<sup>3</sup>, толщиной листа 200-220 мкм и число хлоропластов в клетке – 13-20 [Юдина, 2018].

*Stipa krylovii* – плотнодерновинный злак, распространен в Средней и Центральной Азии, и Северном Китае, встречается в степях, на каменистых склонах и остепненных лугах [Флора Сибири, 1990]. Мезофилл характеризуется многочисленными и ячеистыми клетками, число хлоропластов в клетке – 12 и толщина мезофилла – 230 мкм [Зверева, 2014].

*Koeleria macrantha* – плотнодерновинный злак, встречается в разнотравных, разнотравно-злаковых и луговых степях на мелкощебнистых, песчаных и пустынно-степных склонах [Флора Сибири, 1990]. У этого вида достаточно плотное расположение клеток мезофилла, хорошо развитые моторные клетки, число хлоропластов в клетке – 16 [Зверева, 2014].

*Allium anisopodium* L. - травянистое многолетнее луковичное растение с суккуленто-подобными листьями, произрастает в степях, на сухих склонах и песках Казахстана, Сибири, Дальнего Востока (России), Монголии, Китая и Корейского полуострова [Фризен, 1988, Сеницына, 2019]. Характеризуется крупными клетками мезофилла, с одним слоем столбчатых и 2–3 слоями губчатых клеток [Шинэхуу, 2022], число хлоропластов в клетке – 67 [Зверева, 1986].

### **2.3.5 Математические методы обработки данных**

Компьютерную обработку данных проводили с использованием программ «Excel Microsoft office 2016», STATISTICA 13 (США). Общепринятыми статистическими методами проводили вычисление средних арифметических

значений, коэффициента вариации, стандартного отклонения, стандартных ошибок среднего. Статистический анализ данных проводили с использованием одно- и двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA). При дисперсионном анализе силу влияния фактора (вклад, %) определяли, как долю частной суммы квадратов в общем варьировании признака по формуле (11):

$$\text{Вклад, \%} = (SS_x / SS_t) * 100 \quad (11)$$

где  $SS_x$  – сумма квадратов отклонений частных средних для каждой выборки от общей средней;  $SS_t$  – общая сумма квадратов отклонений всех вариантов от общей средней. Также значимость влияния фактора на переменную оценивали по значению и уровню значимости F-критерия. Для анализа всей выборки данных, с учетом всех факторов и переменных использовали многомерный анализ по методу главных компонент (PCA). Взаимосвязи между переменными изучали с помощью корреляционного анализа Пирсона. На графиках представлен  $r$  – коэффициент корреляции, и его значимость: \* $p \leq 0.05$ , \*\* $p \leq 0.01$ , \*\*\* $p \leq 0.001$ . Для сравнения одноименных видов в двух вариантах произрастания использовали также парный t-тест для зависимых переменных. Значимость различий между выборками при межвидовых сравнениях оценивали с помощью теста наименьшей существенной разницы (LSD-теста).

Для оценки уровня варьирования рассчитывали коэффициент вариации по формуле (12):

$$CV = (\sigma / \bar{a}) * 100 \quad (12)$$

где  $\sigma$  – среднеквадратическое отклонение по выборке;  $\bar{a}$  – среднее арифметическое значение разброса значений.

Для анализа функциональных свойств на уровне сообщества рассчитывали среднее арифметическое (Параметр<sub>ср</sub>), средневзвешенное (Параметр<sub>взв</sub>), а также абсолютное значение параметра на единицу площади сообщества (Параметр<sub>com</sub>) по формулам (13-15):

$$\text{Параметр}_{\text{ср}} = \sum_{i=1}^n \text{Параметр}_i / n \quad (13)$$

где  $\text{Параметр}_i$  – значение параметра для вида,  $n$  – число изученных видов в сообществе.

$$\text{Параметр}_{\text{взв}} = \sum_{i=1}^n m_i \times \text{Параметр}_i \quad (14)$$

где  $m_i$  – доля вида в суммарном проективном покрытии наиболее обильных видов (Garnier et al., 2004).

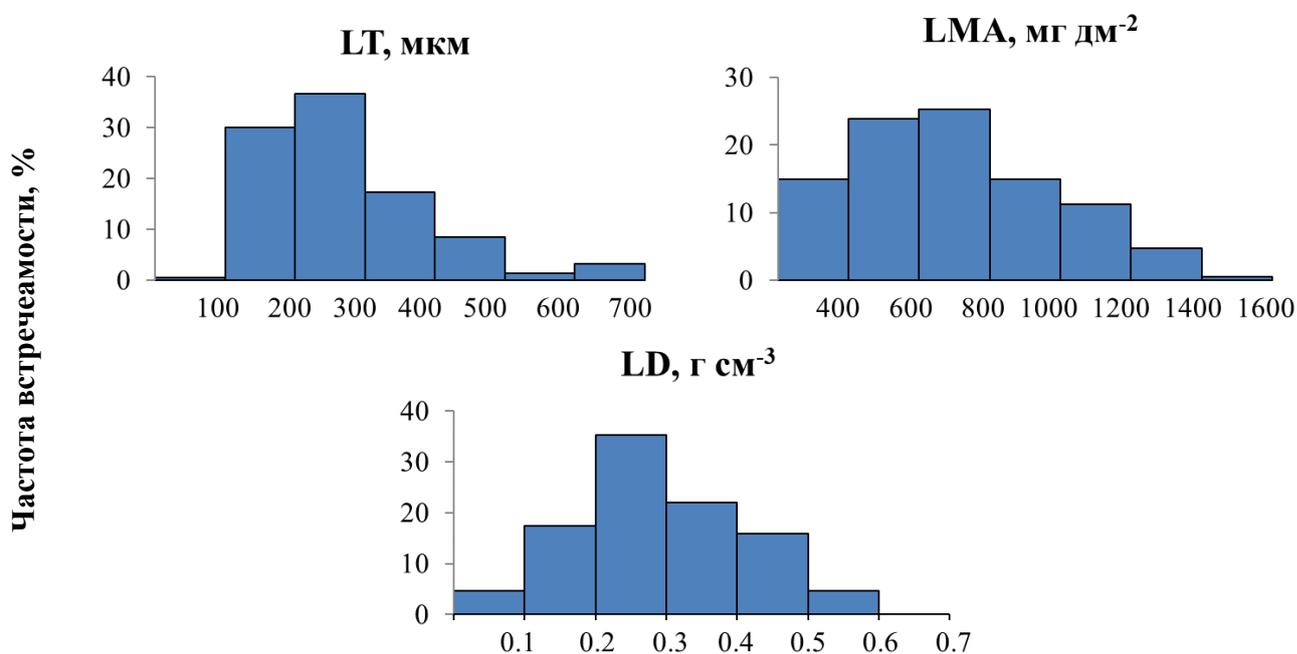
$$\text{Параметр}_{\text{com}} = \text{Параметр}_{\text{взв}} \times \text{СПП} / \text{ПП}_{\text{дом}} \quad (15)$$

где СПП – суммарное ПП травяно-кустарничкового яруса,  $\text{ПП}_{\text{дом}}$  – ПП доминантных и наиболее обильных видов.

### Глава 3. РАЗНООБРАЗИЕ ПАРАМЕТРОВ ЛИСТЬЕВ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ ЮЖНОЙ СИБИРИ И СЕВЕРНОЙ МОНГОЛИИ

#### 3.1 Общая характеристика функциональных показателей листьев растений степных сообществ Южной Сибири и Северной Монголии

Мы проанализировали частотное распределение значений функциональных показателей во всей выборке из 214 образцов растений. Анализ параметров целого листа показал, что изученные растения характеризовались большим разбросом значений (Рисунок 8).



обозначения показателей представлены в таблице 3

Рисунок 8 – Гистограммы частотного распределения изученных растений по морфологическим признакам листьев

Толщина листа (LT) имела почти 7-кратное межвидовое варьирование: от 92 мкм у травянистого многолетника *Thalictrum simplex* из луговой степи (точка 14 Селенгинского района) до 696 мкм у вида с суккуленто-подобными листьями *Dontostemon integrifolius* (точка 7, степные участки Селенгинского района). При этом у афильного вида *Ephedra monosperma* толщина фотосинтезирующего побега составляла 1229 мкм, а у луков толщина цилиндрических листьев в среднем

составляла около 1100 мкм. При этом у 67% всех видов значения LT не превышали 300 мкм (Рисунок 8). Поверхностная плотность листа (LMA) варьировала от 200 мг дм<sup>-2</sup> у травянистого многолетника в луговой степи *Neottianthe cucullata* (точка 14, Селенгинского района) до 3076 мг дм<sup>-2</sup> у *Stipa krylovii* (точка 12, степные участки в Селенгинском районе). Максимальное значение поверхностной плотности фотосинтетических органов (то есть сухого веса единицы площади горизонтальной проекции органа) в 4078 мг дм<sup>-2</sup> обнаружено у афильного вида *Ephedra monosperma* (точка 5, степные участки в Баргузинском районе). Среднее арифметическое значение LMA составило 750 мг дм<sup>-2</sup>, у 50 % видов LMA находилась в пределах от 400 до 800 мг дм<sup>-2</sup>. Объемная плотность листа (LD) изменялась в пределах 15 крат от 0.04 г см<sup>-3</sup> у суккулентного растения *Sedum purpureum* (точка 22, степные участки района Дзун-Мод) до 0.60 г см<sup>-3</sup> у злака *Stipa krylovii* (точка 12, степь Селенгинского района). При этом у 56 % всех изученных степных растений значения LD составляли 0.20–0.40 г/см<sup>3</sup> (Рисунок 8).

Физиологические показатели также, как и параметры целого листа, существенно варьировали между видами. Значения максимальной интенсивности фотосинтеза ( $A_{max}$ ) изменялись от 1.0 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> у травянистого многолетника луговой степи *Neottianthe cucullata* (точка 14 Селенгинского района) до 25-30 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> у C<sub>4</sub>-вида с кранц-анатомией листа *Setaria viridis* (точка 10, степные участки Селенгинского района) и представителя семейства бобовых *Astragalus laguroides*. При этом у 72% всех видов значения  $A_{max}$  находились в пределах от 4 до 16 мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> (Рисунок 9). Максимальная интенсивность фотосинтеза в расчете на единицу массы листа ( $A_{max}/M$ ) варьировала от 0.02 мкмоль г<sup>-1</sup> с<sup>-1</sup> у *Stipa krylovii* (точка 12, степные участки Селенгинского района) до 1.03 мкмоль г<sup>-1</sup> с<sup>-1</sup> у C<sub>4</sub>-злака *Setaria viridis* (точка 10, степные участки Селенгинского района). У 40% всех изученных видов значения  $A_{max}/M$  находились в пределах от 0.1 до 0.2 мкмоль г<sup>-1</sup> с<sup>-1</sup> (Рисунок 9).

Интенсивность транспирации на единицу площади листа (E) варьировала от 0.1-0.2 ммоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> у *Neottianthe cucullata* (точка 14, луговая степь Селенгинского района), *Lespedeza juncea* и *Vicia nervata* (точка 12, степь Селенгинского района) до

11.2-12.7 ммоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> у *Galium verum*, *Melilotoides platycarpus* и *Dontostemon integrifolius* (точка 22, степные участки Дзун-Мод района). У 76% всех видов значения E находились в пределах 0.2–6 ммоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> (Рисунок 9). Интенсивность транспирации на единицу массы листа E/M варьировала от 0.001 ммоль г<sup>-1</sup> с<sup>-1</sup> у *Stipa krylovii*, *Lespedeza juncea* и *Veronica incana* (точка 12, степь Селенгинского района) до 0.29-0.32 ммоль г<sup>-1</sup> с<sup>-1</sup> у *Vicia cracca*, *Melilotoides platycarpus* и *Achillea asiatica* (сообщества 20, 22 и 23, Дзун-Мод). У 50% всех видов значения E/M находились в пределах от 0.001 до 0.050 ммоль г<sup>-1</sup> с<sup>-1</sup> (Рисунок 9).

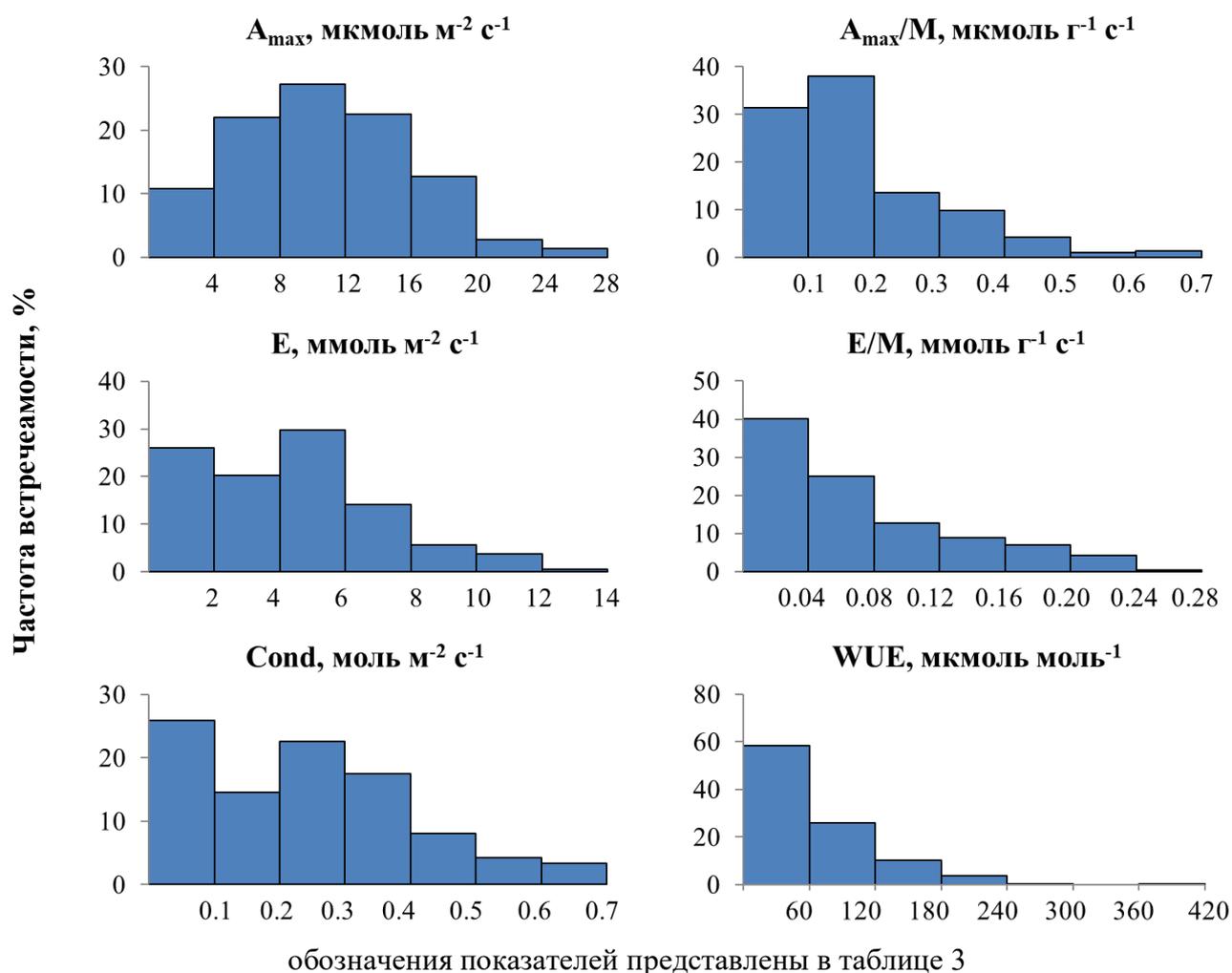


Рисунок 9 – Гистограммы частотного распределения изученных растений по физиологическим показателям листьев

Проводимость листа для диффузии углекислого газа (Cond) варьировала от 0.005 моль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> у *Neottianthe cucullata* (точка 14, лесостепные участки Селенгинского района) и *Lespedeza juncea* (точка 12, степные участки Селенгинского района) до

0.810-0.880 моль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> у *Dontostemon integrifolius* и *Achillea asiatica* (точка 22 и 23, степные участки района Дзун-Мод). У 63% всех видов значения общей проводимости листа для СО<sub>2</sub> находились в пределах до 0.300 моль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup> (Рисунок 9). Эффективность использования воды (WUE) изменялась в 50 раз от 10 мкмоль СО<sub>2</sub> моль<sup>-1</sup> Н<sub>2</sub>О у *Euphrasia hirtella* (точка 23, степь района Дзун-Мод) до 500 мкмоль моль<sup>-1</sup> у *Lespedeza juncea* (точка 12, степные участки в районе «Сел»). У 72% всех видов значения WUE находились в пределах 10–80 мкмоль моль<sup>-1</sup> (Рисунок 9).

На рисунке 10 также представлены распределения характеристик пигментного комплекса в листьях. Суммарное содержание хлорофиллов *a+b* в единице площади листа ( $C_{ab}/A$ ) изменялось от 1.7 мг дм<sup>-2</sup> у *Carex pediformis* (точка 15, луговая степь Селенгинского района) до 7.5-12.8 мг дм<sup>-2</sup> у *Stipa krylovii* (точка 1, степь Курумканского района), *Stipa baicalensis* (точка 18, лесостепные участки Бор-Нур района) и у афильного вида *Ephedra monosperma* (точка 5, степные участки в Баргузинском районе). У 70% всех видов значения  $C_{ab}/A$  находились в пределах от 3 до 5 мг дм<sup>-2</sup> (Рисунок 10). Содержание каротиноидов ( $Car/A$ ) варьировало от 0.4-0.5 мг дм<sup>-2</sup> у *Rosa acicularis* и *Rubus saxatilis* (точка 11, лесостепные участки Селенгинского района) до 1.4-2.0 мг дм<sup>-2</sup> у *Stipa baicalensis* (точка 18, Бор-Нур), *Stipa krylovii* (точка 5). У 70% всех видов значения  $Car/A$  находились в пределах от 0.4 до 1.0 мг дм<sup>-2</sup> (Рисунок 10). Отношение хлорофиллов *a/b* было минимальным 1.4 у *Poa botryoides* (точка 18, Бор-Нур), а максимальным 4 у кустарника *Caragana microphylla* (точка 7, степь Селенгинского района). У 70% всех видов значения *a/b* находились в пределах от 2 до 3 (Рисунок 10). Отношение  $Chl/Car$  варьировало от 2.7 у *Thalictrum minus* (точки 10 и 13, степные участки Селенгинского района) до 7.1–7.3 у полыни *Artemisia frigida* (точка 7, степь Селенгинского района) и злака *Poa botryoides* (точка 18, Бор-Нур). У более половины всех видов значения  $Chl/Car$  укладывались в пределы от 4 до 5 (Рисунок 10).  $C_{ab}/M$  варьировало от 2.1-2.2 мг г<sup>-1</sup> у *Stipa krylovii* (точка 12, степные участки Селенгинского района), *Festuca sibirica* и *Carex pediformis* (точка 15 и 16, лугово-степные участки Селенгинского района) до 14.0 -17.0 мг г<sup>-1</sup> у травянистого многолетника у *Neottianthe cucullata* (точка 14

Селенгинского района), *Vicia cracca* и *Bistorta vivipara* (точка 20, степь Селенгинского района). У 60% всех видов значения  $C_{ab}/M$  находились в пределах от 2 до 6  $мг\ г^{-1}$  (Рисунок 10).  $Car/M$  изменялось от 0.3-0.5  $мг\ г^{-1}$  у *Festuca valesiaca*, *Festuca sibirica* (точка 16, лугово-степные участки Селенгинского района), *Stipa krylovii* (точка 12, степные участки Селенгинского района) и *Koeleria macrantha* (точка 6, степные участки Баргузинского района) до 3.1-3.6  $мг\ г^{-1}$  у *Vicia cracca* и *Neottianthe cucullata* (точка 14, лесостепные участки Селенгинского района). У 67% всех видов значения  $Car/M$  находились в пределах от 0.5 до 1.5  $мг\ г^{-1}$  (Рисунок 10).

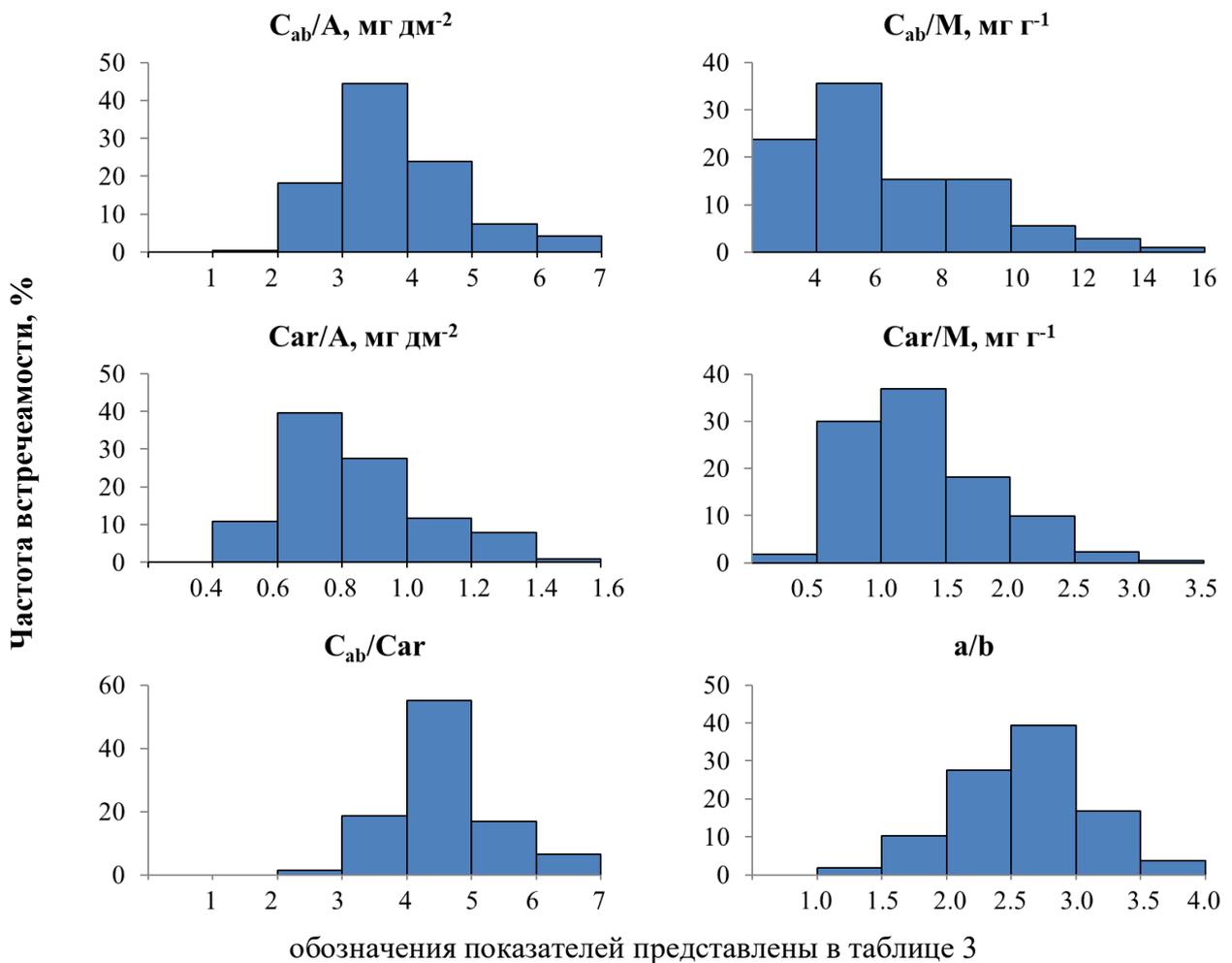
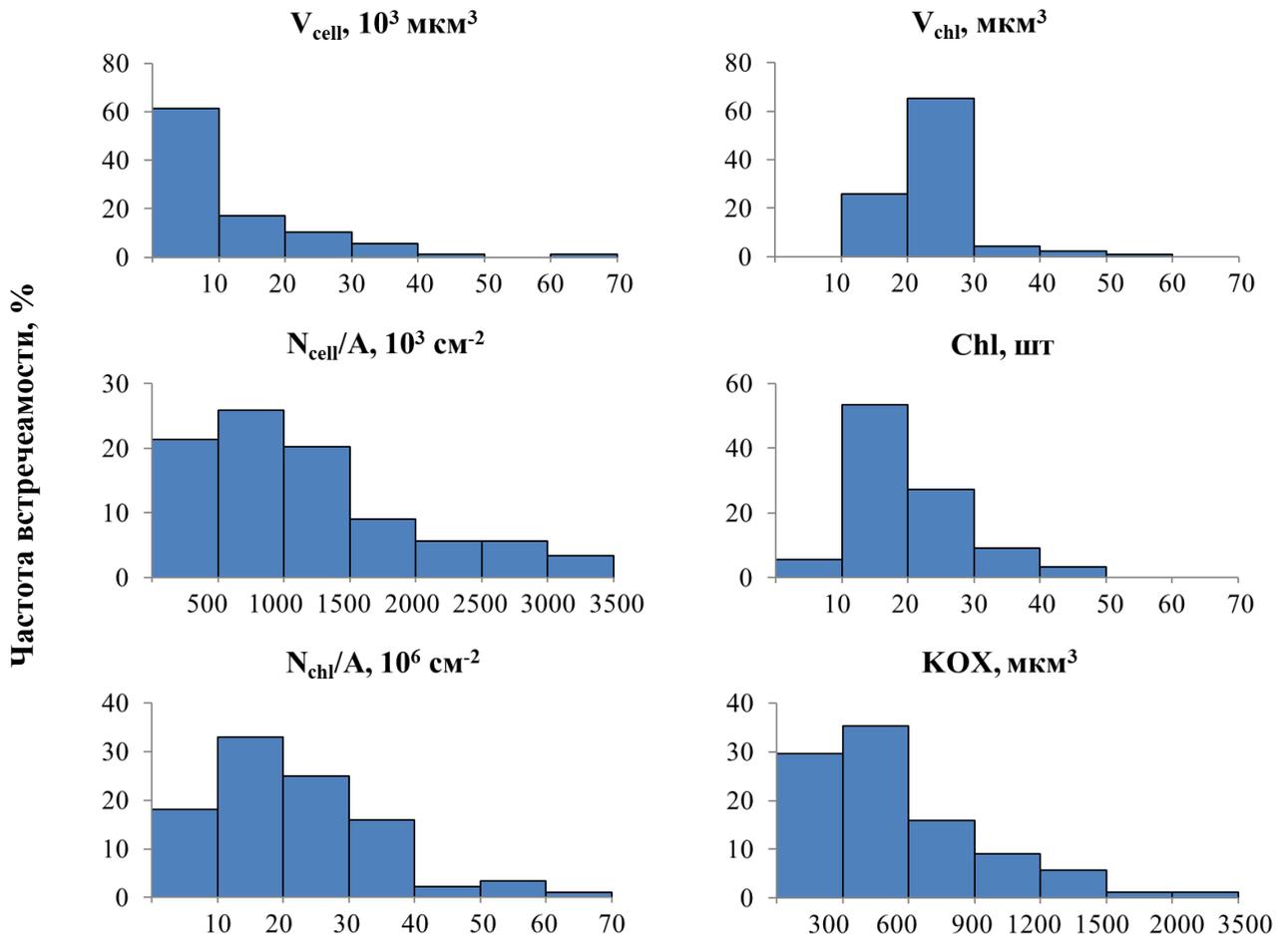


Рисунок 10 – Гистограммы частотного распределения изученных растений по показателям пигментного комплекса

Для видов с обычными (несуккулентными) листьями значения объема клетки ( $V_{cell}$ ) варьировали в 70 раз – от 1 тыс.  $мкм^3$  у осоки *Carex duriuscula* (точки 5, 6, степные участки Баргузинского района) до 73 тыс.  $мкм^3$  у *Silene repens* (точка 10, степные участки Селенгинского района). Для суккулентов отмечены наиболее

крупные размеры фотосинтетических клеток: у *Allium ramosum* 82 тыс. мкм<sup>3</sup> и *Allium senescens* – 89 тыс. мкм<sup>3</sup>. При этом у 60 % изученных видов клетки мезофилла были мелкими - их размеры не превышали 10 тыс. мкм<sup>3</sup> (Рисунок 11). Объем хлоропласта ( $V_{chl}$ ) варьировал намного меньше по сравнению с размерами клеток – в 3-4 раза – от 16 мкм<sup>3</sup> у *Thalictrum minus* (точки 10, степные участки Селенгинского района) до 49-56 мкм<sup>3</sup> у C<sub>4</sub>-растений – *Amaranthus blitoides*, *Panicum miliaceum*, *Setaria viridis* (точки 10, степные участки Селенгинского района) и с максимальным значением 80 мкм<sup>3</sup> у *Neottianthe cucullata* (точка 14, Селенгинский район). При этом для 93% изученных видов размеры хлоропластов были мелкими и не превышали 30 мкм<sup>3</sup>.



обозначения показателей представлены в таблице 3

Рисунок 11 – Гистограммы частотного распределения изученных растений по количественным показателям мезофилла

Число хлоропластов в клетке (Chl) изменялось от 8 в клетке мезофилла C<sub>4</sub>-злака *Setaria viridis* (точка 10, степные участки района Бор-Нур) до 138 в клетке

палисадной ткани у *Pulsatilla flavescens* (точка 11, Селенгинского района). При этом у 53% изученных видов число хлоропластов в клетке составляло от 10 до 20 (Рисунок 11). Число клеток в единице площади листа ( $N_{\text{cell}}/A$ ) варьировало от 33 тыс./см<sup>2</sup> у *Neottianthe cucullata* (точка 14 Селенгинского района) до 5400 тыс./см<sup>2</sup> у *Poa botryoides* (точка 8, участки Селенгинского района). При этом у 70% изученных видов значение  $N_{\text{cell}}/A$  не превышало 1500 тыс./см<sup>2</sup> (Рисунок 11). Число хлоропластов в единице площади листа ( $N_{\text{chl}}/A$ ) изменялось в пределах от 4–6 млн/см<sup>2</sup> у *Silene repens*, *Pyrola rotundifolia*, *Artemisia sericea* (точка 10-12 Селенгинского района) до 50–84 млн/см<sup>2</sup> у осоки *Carex duriuscula* (точка 1 Курумканского и 5-6 Баргузинского района), *Poa botryoides*, *Potentilla acaulis* (точки 7-8 Селенгинского района). У 60% изученных видов значение  $N_{\text{chl}}/A$  составляло от 10 до 30 млн/см<sup>2</sup> (Рисунок 11). У 50% изученных видов значение клеточного объема хлоропласта (КОХ) не превышало 400 мкм<sup>3</sup>, а максимальное значение КОХ составлял 2960 мкм<sup>3</sup> у суккулентного вида *Allium ramosum*.

Среди изученных видов общая площадь поверхности клеток ( $A_{\text{mes}}/A$ ) в расчете на единицу площади листа варьировала в пределах от 5 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup> у *Thalictrum simplex* L. до 50 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup> у *Artemisia ledebouriana*. При этом у вида *Iris ruthenica* составляло минимальное значение – 5 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup>, а максимальное значение 61 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup> обнаружено для фотосинтезирующего побега у афильного вида *Ephedra monosperma*. При этом у 65% изученных видов значение  $A_{\text{mes}}/A$  находилось в пределах от 10 до 30 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup> (Рисунок 12). Общая площадь поверхности хлоропластов ( $A_{\text{chl}}/A$ ) изменялась от 2 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup> у *Silene repens* (точка 10 Селенгинского района) до 33 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup> у *Carex duriuscula* (точка 5 и 6 Баргузинского района). Невысокий уровень межвидового варьирования по сравнению с показателями целого листа имели характеристики хлоропластов. Фотосинтетическая активность хлоропласта ( $A_{\text{max}}/\text{Chl-st}$ ) у 50% изученных видов не превышала  $0.5 \cdot 10^{-10}$  мкмоль СО<sub>2</sub> на хлоропласт в секунду. Для 50% изученных видов содержание хлорофиллов в хлоропласте ( $C_{\text{ab}}/\text{Chl-st}$ ) не превышало  $2 \cdot 10^{-9}$  мг. При этом минимальное значение –  $1 \cdot 10^{-9}$  мг обнаружено у *Carex duriuscula* (точка 6 Баргузинского района), а максимальное –  $9 \cdot 10^{-9}$  мг у *Silene repens* (точка 10

Селенгинского района). У 73% изученных видов значения скорости переноса углекислого газа через поверхность мезофилла ( $TR_{mes}$ ) находились в пределах от 0.1 до 0.6  $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ , а значение скорости переноса углекислого газа через единицу поверхности хлоропластов ( $TR_{chl}$ ) не превышали 2  $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$  для 70% изученных видов (Рисунок 12).

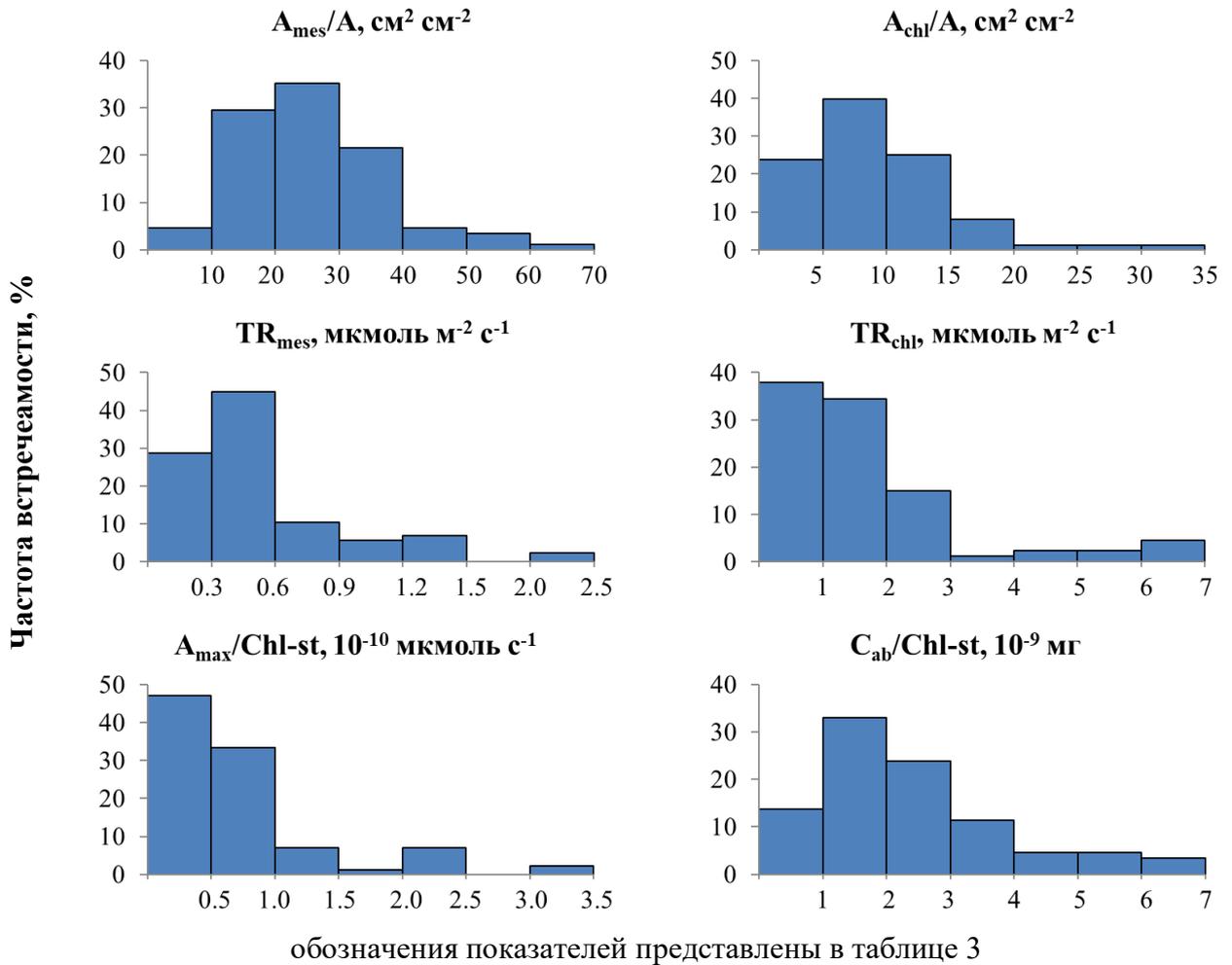


Рисунок 12 – Гистограммы частотного распределения изученных растений по функциональным показателям мезофилла и хлоропластов

На основе сравнения с опубликованными в литературных источниках данными нами был проведен анализ параметров листьев изученных нами растений степных сообществ Южной Сибири и Северной Монголии с растениями других географических районов, как близких, так и удаленных по климату и географическому положению: растения степей Южной Сибири, Монголии, Поволжья, Урала, растения бореальной зоны Среднего Урала, растения пустынь Поволжья и Монголии (Таблица 4).

Таблица 4 – Сравнение средних и модальных значений полученных нами показателей с данными согласно литературным источникам. n – число проанализированных образцов; 1 - Иванов и др., 2004б; 2 - Юдина, 2018; 3 - Ivanova et al. 2019; 4- Ivanova et al. 2018a; 5 - Иванов и др. 2013; 6 - Иванов и др. 2020; 7 – Иванова, 2001; нд – нет данных. В анализ не вошли растения суккуленты и С<sub>4</sub>-растения. Обозначения параметров см. Таблица 3

Параметры	Наши данные степные сообщества Южной Сибири и Сев. Монголии n=200	Степи и пустыни, Монголия (1) n=52	Степи Забайкалья (2) n=49	Лесостепь и степь Южной Сибири и Монголии (3) n=102	Лесостепь, степь и пустынная степь Поволжья (4) n = 32	Степи Южного Урала (5) n=26	Степи Среднего Урала (6) n=15	Лес Среднего Урала (6) n=16	Бореальная зона Среднего Урала (7) n=204
LT	180–320 260±8	300–520 422±23	220–420 338 ± 21	230–430 334±17	190–270 240±15	220–350 285	230–310 277±15	110–200 175±22	150–200 228±8
LMA	500–950 760±29	760–1280 1061±50	690–1060 858 ± 50	680–1025 857±30	580–1060 916±79	700–900 850	730–960 849±40	250–500 430±71	300–400 452±18
LD	0.22–0.38 0.30±0.01	0.20–0.33 0.28±0.02	0.24–0.37 0.31 ± 0.02	0.19–0.35 0.28±0.01	0.30–0.42 0.38±0.02	0.23–0.33 0.30	0.26–0.37 0.32±0.02	0.22–0.29 0.25±0.02	0.20–0.30 0.19±0.02
V <sub>cell</sub>	3–13 11±1	4–11 16±7	4–18 17 ± 3	4–17 17±3	4–10 10±2	нд	нд	нд	1–10 15±2
Chl	15–23 21±2	22–43 33±7	20–40 33 ± 3	19–35 32±2	20–36 31±3	нд	нд	нд	10–50 36±2
V <sub>chl</sub>	20–25 23 ± 1	16–37 29±3	19–30 25 ± 1	20–34 29±1	22–31 26±1	нд	нд	нд	29–65 50±2
N <sub>cell</sub> /A	700–2080 1570±145	700–1900 1400±110	660–1310 1090 ± 115	610–1510 1220±90	800–1400 1120±90	нд	нд	нд	200–400 531±36
N <sub>chl</sub> /A	13–30 24±1	29–49 40±3	18–32 26 ± 2	18–32 27±1	22–33 27±1	нд	нд	нд	5–10 14±1
A <sub>mes</sub> /A	19–33 26±1	16–33 27±2	24 ± 0.1	19–32 27±1	17–26 22±1	нд	нд	нд	4–12 13±1
A <sub>chl</sub> /A	5–12 9±1	10–22 18±2	10 ±0.1	8–16 12±1	9–15 12±1	нд	нд	нд	4–10 8±1
C <sub>ab</sub> /M	4.1–8.0 6.0±0.2	нд	нд	4.8–8.2 7.0±0.4	нд	4.6–6.1 5.6	3.9–5.3 4.6±0.3	7–12.6 10±0.9	нд
Car/M	0.9–1.6 1.3±0.04	нд	нд	1.1–1.5 1.3±0.1	нд	1.0–1.4 1.2	0.8–1.1 1.1±0.1	1.1–1.9 1.5±0.2	нд
C <sub>ab</sub> /A	3.1–4.4 3.9±0.1	нд	нд	5.1–7.1 6.1±0.3	1.8–3.5 2.8±0.2	нд	нд	нд	нд
Car/A	0.7–1.0 0.9±0.1	нд	нд	0.9–1.3 1.1±0.1	0.4–0.7 0.6	нд	нд	нд	нд
Chl/Car	4.1–5.0 4.7±0.1	нд	нд	4.6–7.0 5.8±0.3	4.5–5.4 5.1	4.0–5.4 4.8	4.2–4.7 4.5±0.1	6.3–7.1 6.8±0.2	нд
a/b	2.3–2.9 2.6±0.04	нд	нд	1.5–2.1 1.8±0.1	1.6–2.0 1.7	1.7–2.8 2.3	3.2–3.4 3.3±0.1	2.5–2.9 2.7±0.1	нд

В таблице 4 приведены модальные, средние значения и стандартные ошибки по функциональным признакам листьев. Изученные нами растения степей имели на 10–30% большую толщину листа, чем растения бореальной зоны [Иванова, 2001; Ivanova et al., 2018b; Иванов и др., 2020]. При этом, по сравнению с пустынными растениями Гоби толщина листа наших видов в среднем была в среднем на 30% меньше. Значения толщины листа изученных нами растений степей Южной Сибири и Северной Монголии находились в пределах, отмеченных в других источниках для степных растений других географических районов (Урал, Поволжье). В целом, в направлении от лесной зоны к пустыням толщина листа увеличивалась (Таблица 4), и степные растения занимали промежуточное положение по этому показателю между лесными и пустынными растениями. Среднее значение LMA в нашем исследовании была на 40% выше, чем у растений тайги и на 40 % меньше, чем у растений пустынь (Таблица 4). По объемной плотности листа (LD) наши растения отличались от таежных более высокими значениями, и не отличались по этому показателю от остальных степных растений других географических положений.

Результаты исследования структуры мезофилла показали, что среднее значение  $V_{\text{cell}}$  наших образцов не отличались от степных растений Поволжья [Ivanova et al., 2018b]. Модальное значение Chl и  $V_{\text{chl}}$  изученных нами степных видов совпадало со значениями, опубликованными для лесостепных и степных растений Поволжья, Забайкалья, Южной Сибири и Монголии (Таблица 4). Среднее значение  $V_{\text{chl}}$  изученных нами степных растений было вдвое меньше, чем у растений бореальной зоны Среднего Урала (Таблица 4). Значение  $N_{\text{cell}}/A$  у изученных степных сообществ было в среднем в 3 раза больше, чем у лесных растений бореальной зоны Урала. Верхний предел модальных значений по числу клеток был больше в сравнении с данными по другим степным районам и совпадал со значением для пустынной зоны Монголии.  $N_{\text{chl}}/A$  изученных растений было при среднем значении для всех изученных видов 24 млн см<sup>-2</sup> больше, чем у лесных растений и совпадало со значениями лесостепных и степных растений Поволжья, Забайкалья, Южной Сибири и Монголии. При этом  $N_{\text{chl}}/A$  для наших степных

растений было вдвое меньше, чем у растений пустынной зоны Монголии.

Интегральные показатели мезофилла – общая площадь поверхности клеток ( $A_{mes}/A$ ) и общая площадь поверхности хлоропластов ( $A_{chl}/A$ ) были сходными для всех степных растений, но вдвое превышали значения, характерные для растений бореальной зоны Среднего Урала (Таблица 4). Значения  $A_{chl}/A$  наших образцов были вдвое меньше, чем у растений пустынной зоны Монголии и Поволжья (Таблица 4).

Максимальная интенсивность поглощения углекислого газа на единицу площади листа ( $A_{max}$ ) у лесостепных и степных растений по нашим данным была сходной со значениями, приведенными ранее для степных растений Южной Сибири и Монголии, но из других районов. Интенсивность транспирации на единицу площади листа ( $E$ ) также не отличалась. Полученные нами значения эффективности использования воды ( $WUE_i$ ) также совпадали с определенными ранее значениями степных растений для данного района.

$C_{ab}/M$  и  $C_{ar}/M$  у степных растений в нашем исследовании совпадали со значениями у лесостепных и степных растений Южной Сибири и Монголии [Ivanova et al., 2019]. При этом среднее значение  $C_{ab}/M$  для наших изученных степных растений составило  $6 \text{ мг г}^{-1}$ , что было меньше, чем у лесных растений Среднего Урала. Ранее было показано, что  $C_{ab}/M$  для растений пустыни Гоби было в пределах  $1.5\text{--}7.8 \text{ мг г}^{-1}$  сухой массы, а для пустыни Каракумы  $3.0\text{--}9.8 \text{ мг г}^{-1}$  [Попова и др., 1984], для тундры на о. Врангеля  $2.5\text{--}10.5 \text{ мг г}^{-1}$  [Герасименко, Швецова, 1989] и для высокогорий Памира  $3.8\text{--}10.4 \text{ мг г}^{-1}$  [Слемнев и др., 2012]. Низкое содержание фотосинтетических пигментов в листьях у растений пустынь и полупустынь отмечено и в других работах [Попова и др., 1984; Маслова и др., 1987; Попова и др., 1989; Воронин и др., 2003]. Таким образом, в наших исследованиях, средние значения  $C_{ab}/M$  и  $C_{ar}/M$  были выше, чем у растений экстремальных климатических районов пустынь и высокогорий. При расчете  $C_{ab}/A$  у степных растений в нашем исследовании было меньше, чем у лесостепных и степных растений Южной Сибири и Монголии [Ivanova et al., 2019] и больше, чем у растений Поволжья [Ivanova et al., 2018b].  $C_{ar}/A$  изученных растений не отличалось

от лесостепных и степных растений Южной Сибири и Монголии [Ivanova et al., 2019]. Согласно другим литературным данным,  $C_{ab}/A$  составляло 1.4–3.3 мг дм<sup>-2</sup> в сухой степи на Забайкалье [Буинова, 1988] и 1.7–9.2 мг дм<sup>-2</sup> у пустынных растений Каракумов и Гоби [Попова и др., 1984], у которых в эту выборку входили также и мезофиты. Соотношения  $a/b$  и  $C_{ab}/C_{ar}$  были меньше, чем у лесных растений Среднего Урала [Иванов и др., 2020] и полностью совпадало с данными по растениям Поволжья, Южного и Среднего Урала [Иванов и др., 2013, 2020].

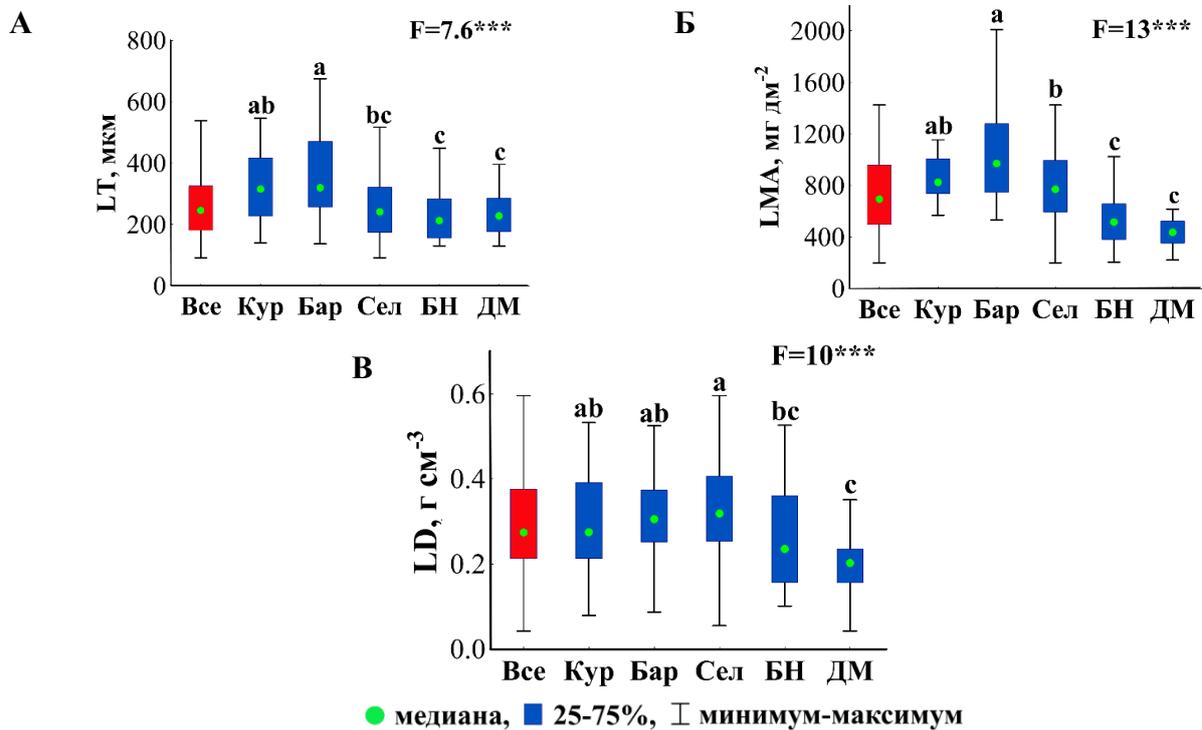
Таким образом, наши данные по функциональным показателям листьев растений степей Южной Сибири и Северной Монголии совпадали с известными из других литературных источников для степных растений других географических районов, что свидетельствует об универсальном характере связи между функциональными показателями листьев степных растений и климатом. Указанный комплекс морфологических, физиологических, анатомических и биохимических данных может быть охарактеризован как «синдром степного растения».

### **3.2 Варьирование функциональных показателей растений в зависимости от района исследований**

С целью исследования влияния климата на функциональные листовые признаки проведен статистический анализ среди отдельно по климатическим районам исследования (Рисунок 13 – районы исследования). На рисунке 13, 14 и 15 районы исследования расположены в порядке уменьшения географической широты, то есть в направлении с севера на юг. При этом высота над уровнем моря в этом направлении увеличивалась (см. Рисунок 1).

Результаты анализа показали различия по толщине (LT), поверхностной и объемной плотности листа (LMA, LD) между географическими районами исследования, что подтверждается также результатами однофакторного дисперсионного анализа (Рисунок 13). Наибольшие значения LT отмечены у растений Баргузинского и Курумканского районов Южной Сибири по сравнению с районами Северной Монголии. Растения районов Баргузинского и

Курумканского также отличались более тяжелыми листьями (LMA), чем растения районов Бор-Нур и Дзун-Мод в Северной Монголии (Рисунок 13Б).



обозначения показателей по вертикальной оси см. Таблицу 3; по горизонтальной оси районы исследований см. Рисунок 1; F – значение F-критерия при однофакторном дисперсионном анализе,  $***p \leq 0.001$ ; разными буквами обозначены значимые различия между районами

Рисунок 13 – Распределение значений морфологических признаков изученных растений в разных районах исследования

Коэффициенты вариации по LT и LMA при межвидовом анализе всей выборки составили 70 и 60% соответственно (Таблица 5). Наибольшие значения LT отмечены у растений Баргузинского и Курумканского районов Южной Сибири по сравнению с районами Северной Монголии. Растения районов Баргузинского и Курумканского также отличались более тяжелыми листьями (LMA), чем растения районов Бор-Нур и Дзун-Мод в Северной Монголии (Рисунок 13Б). Коэффициенты вариации по LT и LMA при межвидовом анализе всей выборки составили 70 и 60% соответственно (Таблица 5). Растения Баргузинского, Курумканского и Селенгинского районов не различались по LD, но модальные значения LD снижались на монгольском участке трансекты в направлении от Селенгинского района к району Дзун-Мод. При этом коэффициент вариации по LD был ниже, чем у других показателей целого листа и составил около 40% (Таблица 5).

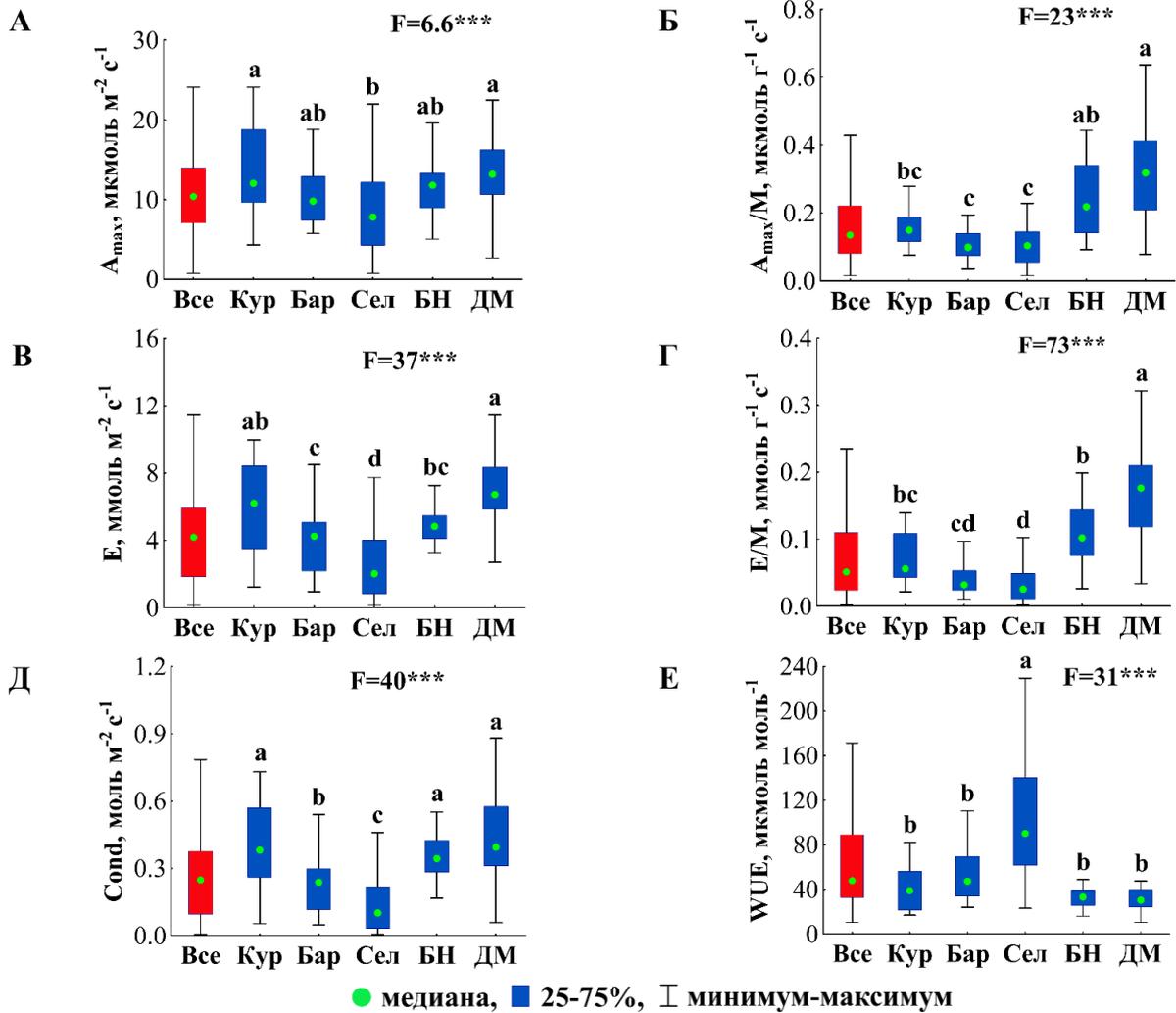
Однофакторный дисперсионный анализ показал, что LMA и LD также, как и LT, зависели от района исследования (Рисунок 13).

Таблица 5 - Средние значения показателей листьев (M) и коэффициент вариации (CV) для всей выборки и отдельно по пяти районам исследования

Показатели	Все		Кур		Бар		Сел		БН		ДМ	
	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV	M	CV
LT	295	67	397	76	441	79	276	52	233	40	244	36
LMA	774	59	901	30	1137	59	833	52	573	55	467	37
LD	0.29	40	0.30	45	0.31	36	0.33	35	0.26	43	0.20	34
$A_{max}$	10.8	50	13.6	40	10.5	31	8.9	65	11.8	36	13.2	33
$A_{max}/M$	0.18	78	0.20	36	0.11	37	0.13	103	0.24	43	0.31	44
Cond	0.26	75	0.4	48	0.23	52	0.13	93	0.5	37	0.45	44
E	4.26	65	6.1	45	3.9	49	2.6	84	4.9	24	7.17	33
E/M	0.07	90	0.1	53	0.04	72	0.04	95	0.10	42	0.17	40
WUE	71	88	40	47	59	60	108	69	35	37	33	39
$C_{ab}/A$	3.9	31	4.2	34	4.3	45	3.8	26	3.99	30	3.7	22
$C_{ab}/M$	6.1	46	4.7	25	4.1	32	5.4	46	7.8	31	8.6	30
$Car/A$	0.86	32	0.8	27	1.02	45	0.9	26	0.8	36	0.8	23
$Car/M$	1.32	43	0.9	22	0.4	25	1.2	42	1.6	31	1.9	25
Chl/car	4.65	18	5.5	15	4.4	20	4.5	17	4.9	20	4.5	14
a/b	2.61	20	2.2	15	2.5	24	2.7	18	2.2	21	2.8	15
$A_{mes}/A$	25.2	34	29.4	34	29.1	43	23.1	31	24.7	30	25	27
$A_{chl}/A$	9.95	47	9.4	50	11	55	9.4	51	10.6	36	10.6	40

Примечание - обозначения показателей см. Таблицу 3; Кур – Курумканский район, Бар – Баргузинский, Сел – Селенгинский, БН- Бор-Нур, ДМ – Дзун-Мод

Изменения в морфологических показателях целого листа вдоль изученной трансекты сопровождалось также изменениями в распределении физиологических показателей (Рисунок 14). Интенсивность поглощения углекислого газа в расчете на единицу массы листа ( $A_{max}/M$ ) была максимальной для растений самого южного по широте и самого высокого по высоте над уровнем моря района Дзун-Мод в Монголии, в то время как в Селенгинском районе значения фотосинтеза листьев были в 1.5-2 раза ниже. Растения из Баргузинского и Курумканского районов также характеризовались более низкими значениями  $A_{max}/M$  по сравнению с районом Дзун-Мод. Изменения фотосинтеза в расчете на единицу площади листа ( $A_{max}$ ) вдоль изученной трансекты носили нелинейный характер: модальные значения  $A_{max}$  вначале снижались от Курумканского к Селенгинскому району, а затем снова увеличивались в направлении к району Дзун-Мод. Большинство остальных физиологических показателей имели подобные нелинейные изменения в ряду изученных районов.



обозначения показателей по вертикальной оси см. Таблицу 3; по горизонтальной оси районы исследований см. Рисунок 1; F – значение F-критерия при однофакторном дисперсионном анализе,  $***p < 0.001$ ; разными буквами обозначены значимые различия между районами

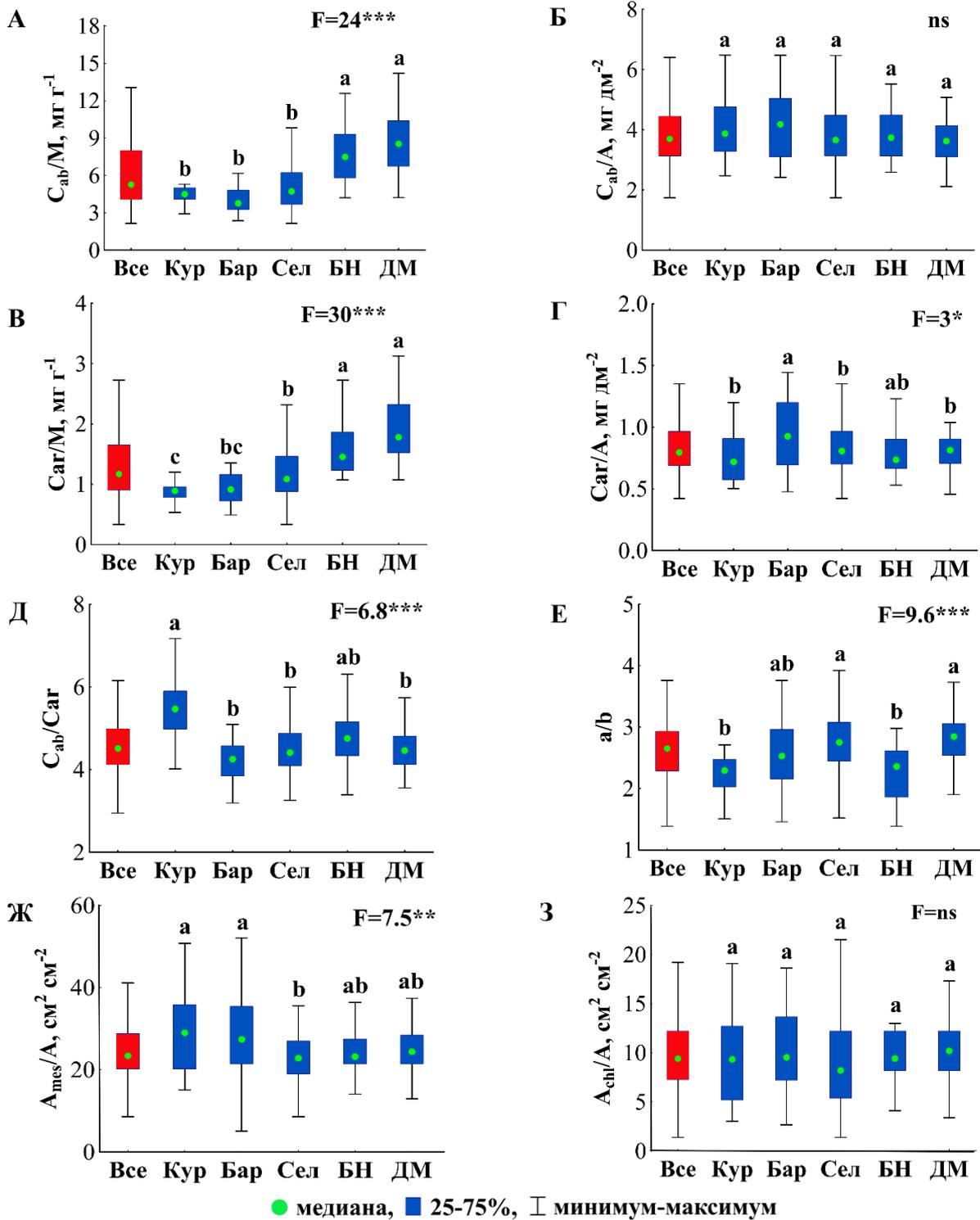
Рисунок 14 – Распределение значений показателей газообмена растений в разных районах исследования

Средние значения интенсивности транспирации как в расчете на единицу массы листа, так и в расчете на единицу площади, были минимальными у растений Селенгинского района, и втрое выше в районе Дзун-Мод (Рисунок 14В и Г). Коэффициенты вариации по  $A_{\max}$  и  $E$  при расчете данных показателей на массу  $A_{\max}/M$  и  $E/M$  были выше, чем на площадь листа (Таблица 5). Результаты однофакторного дисперсионного анализа показали, что физиологические параметры зависели от климата района исследования, и наибольшая зависимость от обнаружена для интенсивности транспирации на единицу массы листа. Средние значения общей проводимости листа для  $\text{CO}_2$  ( $\text{Cond}$ ) были минимальными в

средней точке градиента – в Селенгинском районе, и увеличивались в направлении на юг и на север (Рисунок 14Д). Коэффициент вариации по проводимости листа для  $\text{CO}_2$  был выше, чем для интенсивности фотосинтеза. В то же время, для растений Селенгинского района показаны наиболее высокие значения WUE, чем в остальных районах (Рисунок 14Е). Коэффициент вариации по WUE при анализе всей выборки составлял 90% (Таблица 5).

Отмечено отсутствие различий в содержании фотосинтетических пигментов в единице площади листа между растениями из разных районов исследования (Рисунок 15Б). Коэффициенты вариации для  $C_{ab}/A$  и  $Ca_g/A$  при анализе всей выборки были небольшими и составляли около 30% (Таблица 5). Коэффициенты вариации по содержанию пигментов на единицу массы  $C_{ab}/M$  и  $Ca_g/M$  были выше и составляли 46 и 43% соответственно (Таблица 5). Соотношение форм пигментов характеризовалось низким уровнем варьирования среди видов - коэффициенты вариации по отношению  $a/b$  и  $Chl/Ca_g$  составляли 18 и 20% соответственно (Таблица 5). При этом средние значения  $Chl/Ca_g$  для растений Курумканского района были выше, чем в остальных районах (Рисунок 15Д). Растения из БН и ДМ районов характеризовались максимальными значениями  $C_{ab}/M$  и  $Ca_g/M$  листа (Рисунок 15А и В).  $Ca_g/M$  в наибольшей степени, по сравнению с другими показателями, зависело от района исследования (Рисунок 15В). Обнаружено отсутствие различий в общей площади поверхности хлоропластов ( $A_{chl}/A$ ) между растениями из разных районов исследования (Рисунок 15З). Более высокие значения общей площади поверхности клеток ( $A_{mes}/A$ ) отмечены для растений Баргузинского и Курумканского районов по сравнению с Селенгинским районом Северной Монголии. Таким образом, по результатам однофакторного дисперсионного анализа вклад фактора «район исследования» составил 6–20% для варьирования морфологических показателей листьев (LT, LMA и LD) среди степных растений Южной Сибири и Северной Монголии. Толщина листа слабо зависела от района исследований. Наибольшая зависимость обнаружена для физиологических параметров и содержания пигментов на единицу массы листа. При этом содержание пигментов на единицу площади листа не зависело от района

исследования.



обозначения показателей по вертикальной оси см. Таблицу 3; по горизонтальной оси представлены районы исследований см. Рисунок 1; F – значение F-критерия при однофакторном дисперсионном анализе, \* $p \leq 0.05$ , \*\* $p \leq 0.01$ , \*\*\* $p \leq 0.001$ , ns – не значимо; разными буквами обозначены значимые различия между районами

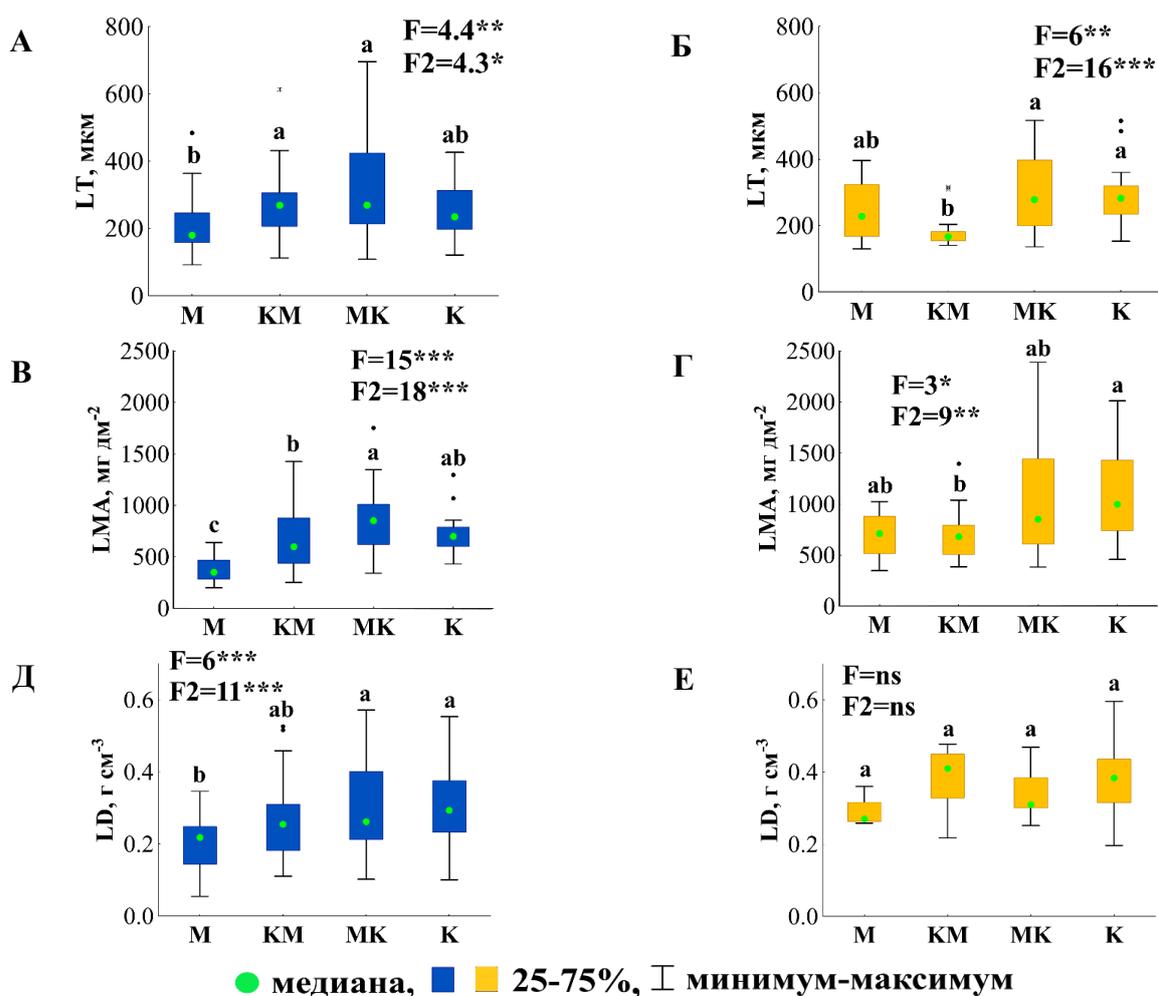
Рисунок 15 – Распределение значений пигментного комплекса и интегральных показателей мезофилла в разных районах исследования

Полученные различия по функциональным показателям листьев между районами обусловлены, прежде всего климатическими различиями, которые, в свою очередь, вызваны изменением высоты над уровнем моря. Высота над уровнем моря является важным фактором, определяющим пространственное распределение разнообразия [Gaston, 2000]. Высотный градиент является одним из самых мощных факторов природных экосистем для изучения механизмов реакции растений на изменение окружающей среды [Körner, 2007; De Frenne et al., 2013]. Температура, количество осадков, атмосферное давление, парциальное давление  $\text{CO}_2$ , солнечная радиация и мутность при ясном небе тесно связаны с высотой, тогда как влажность, ветер и питательные вещества в почве изменяются нелинейно вдоль высотного градиента [Körner, 2007; Read et al., 2014; Han et al., 2022]. Например, температура снижается на  $0,5^\circ\text{C}$  при увеличении высоты на каждые 100 м. В связи с этим, высотный градиент влияет на функциональные признаки и экологические стратегии растений [Wright et al., 2004]. Обычные адаптивные стратегии растений для переносимости низких температур включают минимизацию потерь тепла и воздействия низких температур на внутренние ткани. Поэтому, растения имеют тенденцию с увеличивать толщину листьев, верхнего и нижнего эпидермиса, а также палисадных и губчатых тканей мезофилла для увеличения сопротивления пограничного слоя [Körner, 2003; Wright et al., 2004; Midolo et al., 2019]. В горах Монголии, напротив, показано, что абрикос сибирский при увеличении высоты уменьшает толщину листа, что коррелирует со скоростью транспирации и эффективностью использования воды [Ivanov et al., 2022]. Наши результаты показывают, что в ряду первых трех районов – Курумканский, Баргузинский и Селенгинский при одинаковой высоте произрастания происходит увеличение температуры и возрастание аридности, обусловленное широтными изменениями климата (Рисунок 1). В этом направлении снижаются максимальная интенсивность фотосинтеза и транспирации и увеличивается эффективность использования воды. Далее, в направлении от Селенгинского района к Бор-Нур и Дзун-Мод с возрастанием высоты над уровнем моря существенно снижается температура воздуха (Рисунок 1), что вызывает повышение влажности среды. В результате, в

этом направлении интенсивность фотосинтеза и транспирации вновь увеличивается, а эффективность использования воды снижается. Таким образом, несмотря на имеющийся широтный градиент с севера на юг в ряду изученных районов, сложность рельефа вызывает нелинейные изменения климата и соответственно сложный характер изменений функциональных показателей листьев растений. Вместе с тем, во всех районах исследования прослеживается четкая связь функциональных показателей растений с климатом.

### **3.3 Сравнительный анализ функциональных параметров растений разных экологических групп**

Поскольку аридность климата является одним из ведущих климатических факторов, воздействующих на растительность изучаемого региона, то нами был проведен анализ функциональных показателей листьев растений разных экологических групп, выделенных по фактору увлажнения. Все изученные виды (за исключением суккулентов и  $C_4$ -растений) были разделены на 4 экологические группы: мезофиты - 13%, ксеромезофиты - 36%, мезоксерофиты – 26% и ксерофиты - 25%. Различия между экологическими группами анализировали отдельно внутри однодольных и двудольных растений. На рисунке 16 представлены распределение параметров целого листа у разных экологических групп. Толщина листа слабо различалась между растениями разных экологических групп. Однако, как у однодольных, так и у двудольных растений толщина листа более ксерофитных растений (ксерофитов и мезоксерофитов) была выше, чем у мезофитных видов (мезофитов и ксеромезофитов) (Рисунок 16А). Ксерофиты и мезоксерофиты также обладали более высокими значениями удельной поверхностной площади листа (LMA), причем среди однодольных растений эти значения были выше, чем у двудольных. Среди двудольных значений объемной плотности (LD) также увеличивались в ряду экологических групп в направлении от мезофитов к ксерофитам, а среди однодольных растений LD для всех экотипов была выше, чем у двудольных, но не различалась между экотипами (Рисунок 16Б).



обозначения показателей по вертикальной оси см. Таблицу 3; по горизонтальной оси представлены экологические группы: М – мезофиты, КМ – ксеромезофиты, МК – мезоксерофиты, К – ксерофиты; F – значение F-критерия при однофакторном дисперсионном анализе по четырем экологическим группам, F2 – значение F-критерия при однофакторном дисперсионном анализе по двум экологическим группам (мезофиты+ксеромезофиты и ксерофиты+мезоксерофиты), \* $p \leq 0.05$ , \*\* $p \leq 0.01$ , \*\*\* $p \leq 0.001$ , ns – не значимо; разными буквами обозначены значимые различия между экологическими группами

Рисунок 16 – Распределение значений морфологических признаков листьев изученных растений для разных экологических групп среди двугодольных (графики слева синим цветом) и одногодольных (графики справа желтым цветом)

Интенсивность фотосинтеза и транспирации  $A_{\text{max}}$  и  $E$  в расчете на единицу площади листа у двугодольных растений не зависела от экотипа (Рисунок 17А и Д), а среди одногодольных в направлении от мезофитов к ксерофитам увеличивалась приблизительно в 1.5 раза (Рисунок 17Б и Е). При этом фотосинтез в расчете на единицу массы листа у двугодольных мезофитов был выше, чем у мезоксерофитов и ксерофитов (Рисунок 17В). У одногодольных не обнаружено различий между экологическими группами по скорости газообмена за исключением интенсивности

транспирации на единицу площади листа, которая у ксерофитов была выше, чем у ксеромезофитов (Рисунок 17Е).

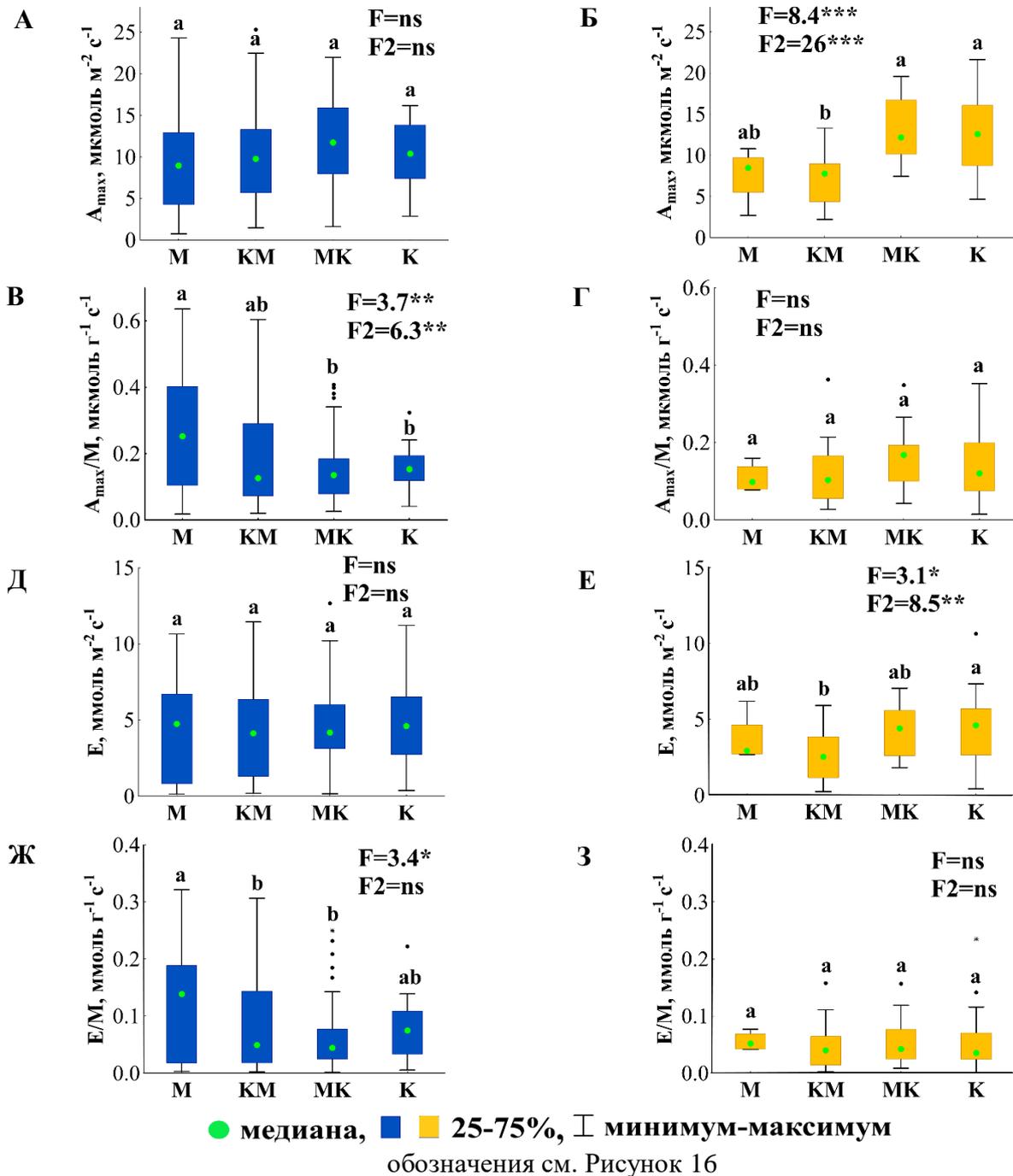


Рисунок 17 – Распределение значений растений физиологических признаков листьев для разных экологической групп двудольных (А, В, Д, Ж) и однодольных растений (Б, Г, Е, З)

Суммарное содержание хлорофиллов на единицу площади листа ( $C_{ab}/A$ ) не различалось среди экотипов двудольных растений (Рисунок 18А), а у однодольных ксерофитов и мезоксерофитов имели значения выше (Рисунок 18Б). Обратная

картина была для содержания хлорофиллов в единице массы – у двудольных  $C_{ab}/M$  и  $C_{ar}/M$  снижалось в направлении от мезофитов к ксерофитам (Рисунок 18В и Ж), а у однодольных растений разных экологических групп не различалось.

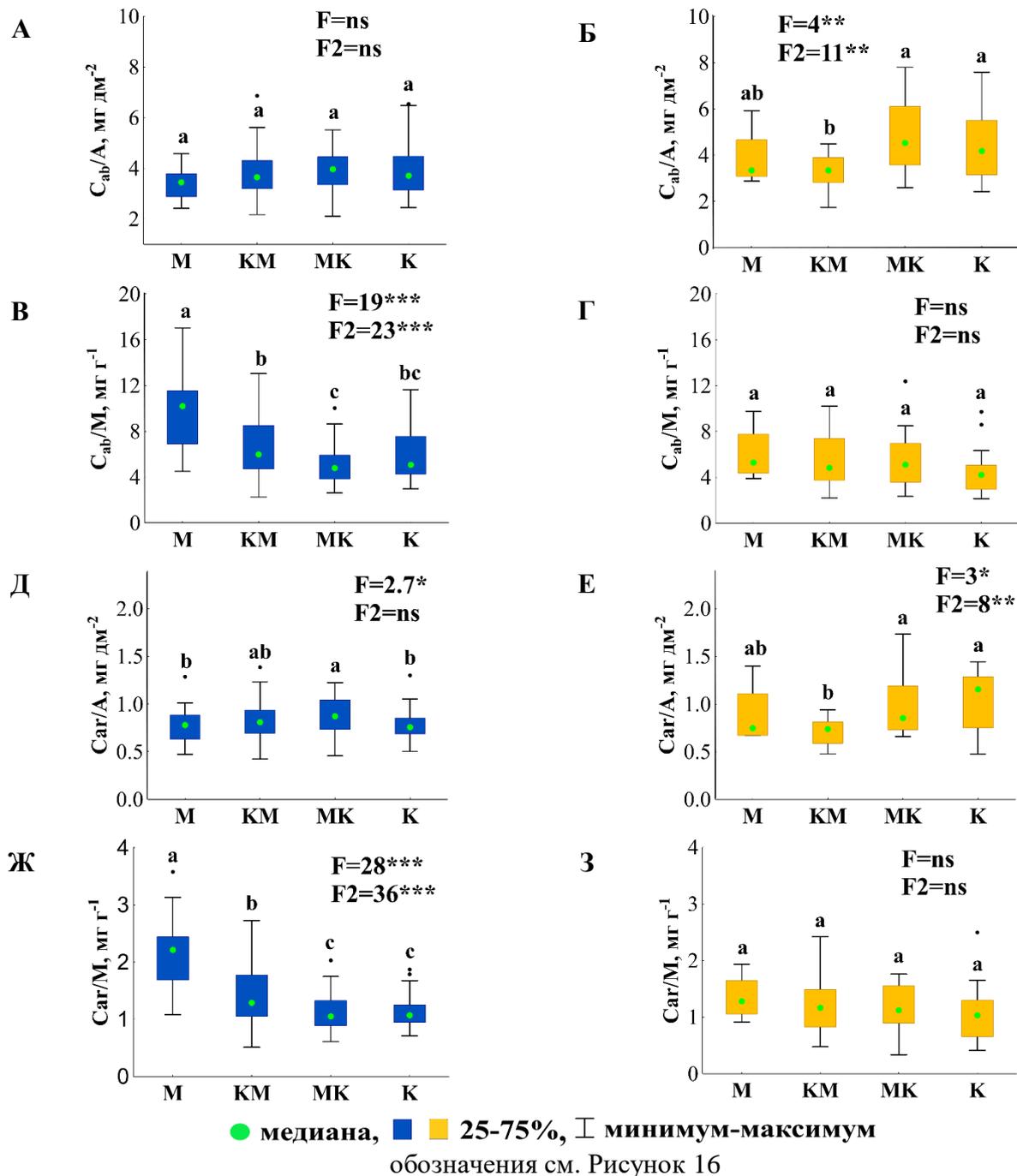


Рисунок 18 – Распределение значений растений по физиологическим признакам листьев для разных экологической групп двудольных (А, В, Д, Ж) и однодольных растений (Б, Г, Е, З)

Мезоксерофиты как у двудольных, так и у однодольных характеризовались более высокими значениями содержания каротиноидов (Рисунок 18Д), в то время

как на единицу массы содержание каротиноидов у двудольных снижалось в направлении ксерофитов, а у однодольных не изменялось.

У однодольных растений принадлежность к определенной экологической группе не влияла на количественные и интегральные параметры клеток и хлоропластов. У двудольных, напротив, обнаружены четкие изменения в ряду экологических групп. Размеры клеток и число хлоропластов в клетке были выше у более мезофитных видов, и снижались в направлении ксерофитов (Рисунок 19А и В). Число клеток и хлоропластов ( $N_{\text{cell}}/A$  и  $N_{\text{chl}}/A$ ) у двудольных ксерофитов было 1.5–2 раза больше, чем у мезофитов и ксеромезофитов (Рисунок 19Д и Ж).

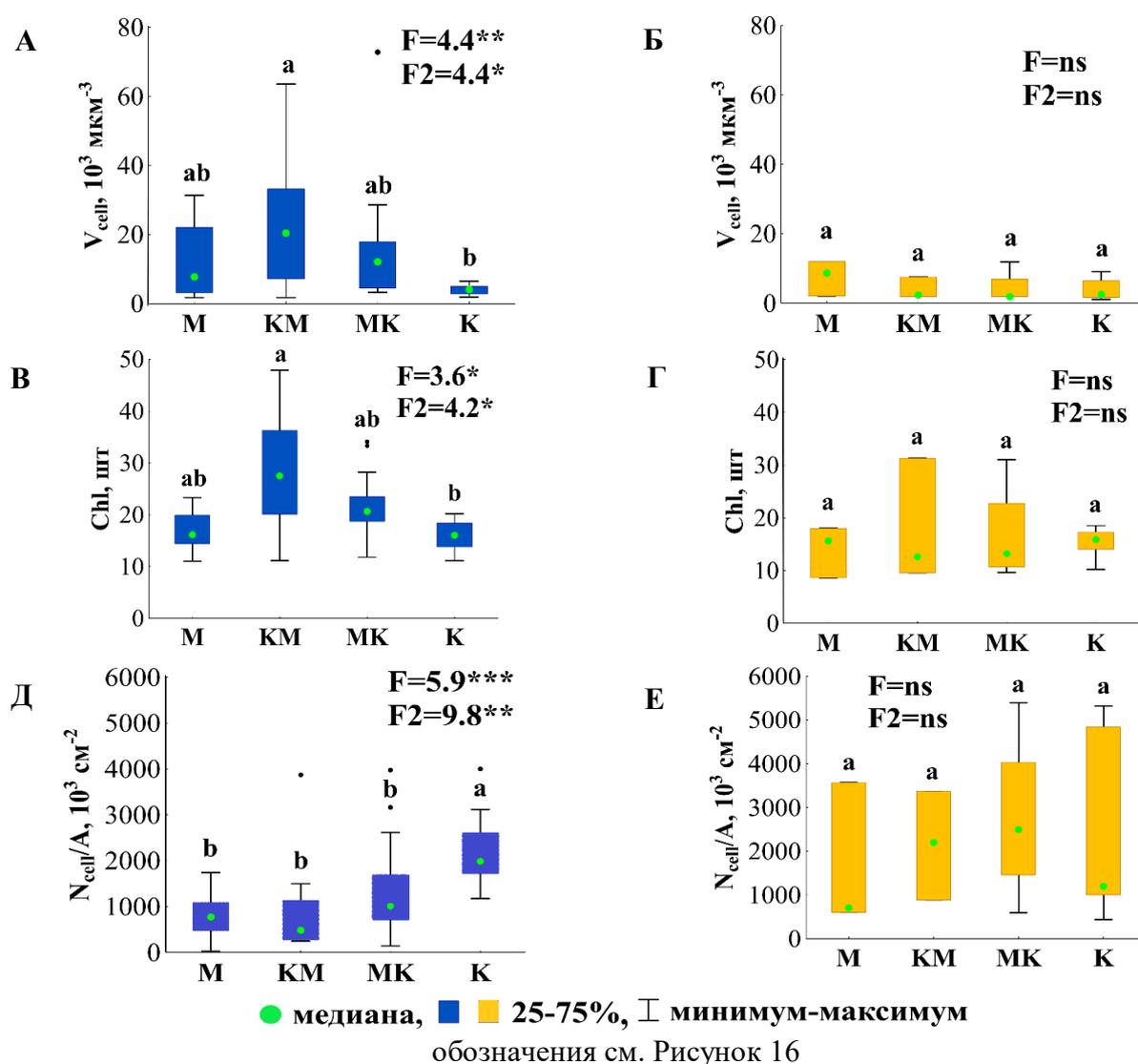


Рисунок 19 – Распределение значений количественных показателей мезофилла у разных экологических групп двудольных (А, В, Д) и однодольных растений (Б, Г, Е)

У ксерофитов среднее значение  $N_{chl}/A$  было около 29 млн/см<sup>2</sup>, в то время как для мезофитов были характерны значения около 14 млн/см<sup>2</sup> (Рисунок 20А). Величина общей поверхности мезофилла в единице площади листа  $A_{mes}/A$  различалась между мезофитными и ксерофитными видами (Рисунок 20В). При этом поверхность хлоропластов  $A_{chl}/A$  двудольных ксерофитов была более чем в 2 раза выше, чем у мезофитов – 12 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup> против 5 см<sup>2</sup>/см<sup>2</sup> соответственно (Рисунок 20Д). У однодольных ксерофитов также значения  $A_{chl}/A$  достигали максимальных значений, хотя значимых различий между экотипами однодольных не найдено.

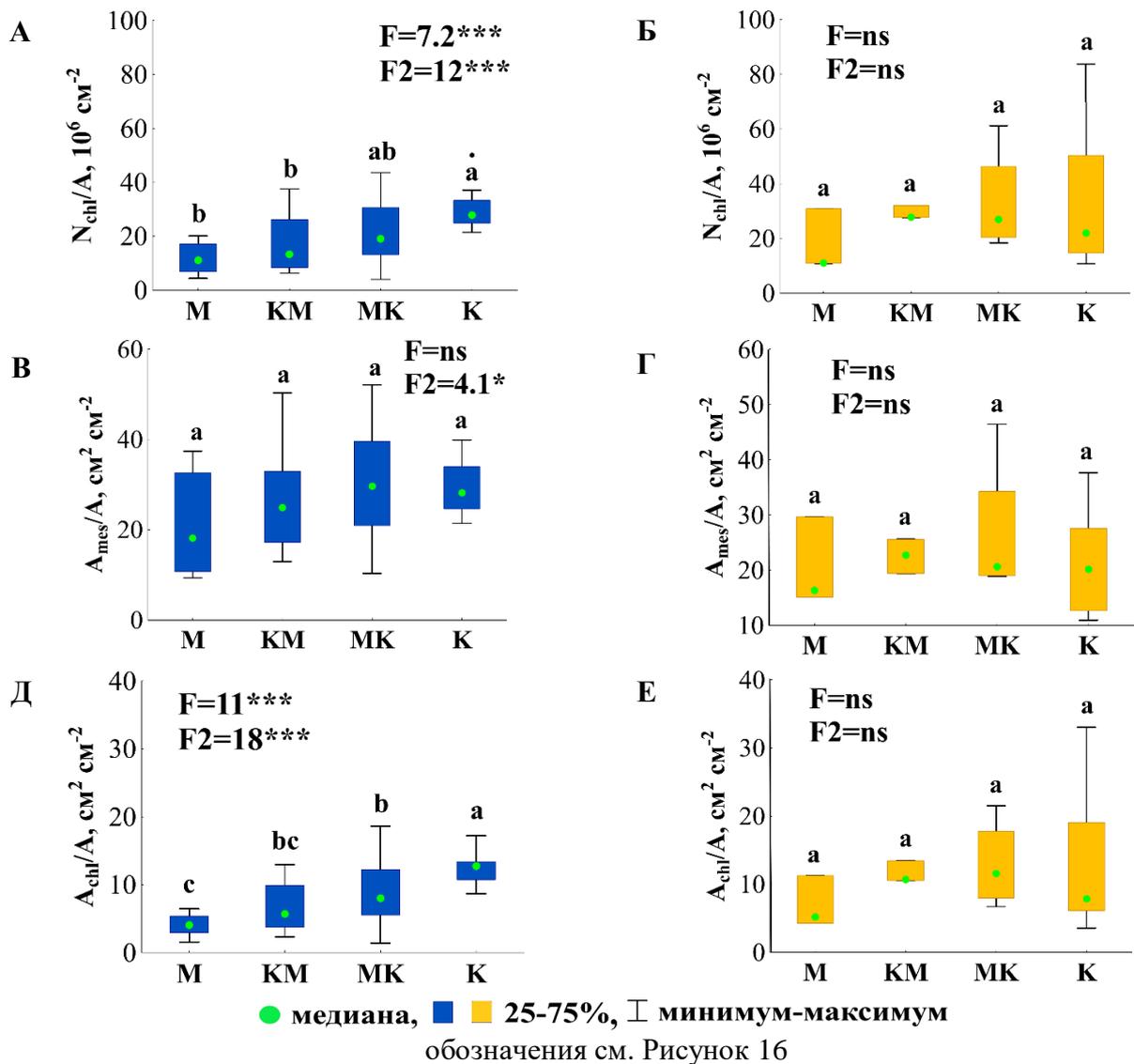


Рисунок 20 – Распределение значений интегральных показателей мезофилла у разных экологических групп двудольных (А, В, Д) и однодольных растений (Б, Г, Е)

Г, Е)

Еще со времен Е. Варминга (1901) растения были разделены на гидрофиты, мезофиты и ксерофиты по отношению к воде. Мезофиты характеризуются тонкими листьями, а ксерофиты имеют более толстые и плотные листья [Василевская, 1954; Esau, 1965; Гамалей, 1984; Горышина, 1989]. Для растений разных экологических групп бореальной зоны было показано, что размеры и толщины листа не различались между экотипами, а для ксерофитов характерны большие LMA и LD [Иванова, 2014]. Для степных ксерофитов характерно формирование мелких листьев с повышенной плотностью и большой долей механических тканей [Гамалей, Шийревдамба, 1988; Горышина, 1989; Зверева, 2000; Воронин и др., 2003], с большим количеством мелких клеток и хлоропластов на единицу площади листа [Зверева, 1986; Ронжина, Пьянков, 2001аб; Иванов и др., 2004б; Иванова, 2014; Юдина и др., 2013, 2020]. В некоторых исследованиях отмечали отсутствие различий между мезофитами и ксерофитами по средним размерам клеток хлоренхимы и также число хлоропластов в клетке у разных экологических групп было показано близким [Иванова, 2014; Юдина и др., 2017б] также у пустынных и бореальных не различалось число хлоропластов в клетке [Мокронос, Шмакова, 1978]. При этом модальный класс по числу хлоропластов в клетке составлял 19-35 для ксерофитов, ксеромезофитов и мезоксерофитов [Юдина и др., 2017б]. Для степных растений Центральной Тувы число хлоропластов в клетке у мезофитов было 50-70, а у эуксерофитов 16-28 [Зверева, 1986]. У ксерофитов пустыни объем клетки составлял 1-5 тыс.  $\text{мкм}^3$ , у мезофитов бореальной зоны Среднего Урала – 10-25 тыс.  $\text{мкм}^3$  [Мокронос, 1981], для степных растений Южной Сибири и Монголии размеры клеток находились в пределах 4-20 тыс.  $\text{мкм}^3$  [Ivanova et al., 2019]. Также объем клеток составил 1-5 тыс.  $\text{мкм}^3$  для 9 видов эуксерофитов в петрофитной и опустыненной степи [Зверева, 1986]. В наших исследованиях у ксерофитов размеры клетки были 4-5 тыс.  $\text{мкм}^3$ , что совпадает с установленными для степных ксерофитов данными.

Ксерофиты имели более высокую скорость фотосинтеза и WUE в условиях засухи, чем мезофиты [Du et al., 1999]. В условиях Среднего Урала, ксерофитные виды растений также показали более высокую фотосинтетическую способность,

чем мезофиты [Ivanova et al., 2018b]. У ксерофитов пустыни Каракумы отмечена более высокая интенсивность фотосинтеза единицы площади листа, чем у мезофитов умеренных широт [Мокроносков, Шмакова, 1978]. Также для ксерофитных видов отмечены более высокие значения общей площади поверхности клеток и хлоропластов, числа хлоропластов в единице площади листа по сравнению с мезофитами [Иванова, 2014; Юдина и др., 2017б; Ivanova et al., 2018b, 2019; Юдина и др., 2020]. Результаты наших исследований показали, что ксерофиты имели значение общей площади поверхности клеток – 21-30 см<sup>2</sup>, а значение общей площади поверхности хлоропластов составило 9-12 см<sup>2</sup>. В то же время, для растений бореальной зоны общей площади поверхности клеток было ниже и составляло 7-16 см<sup>2</sup> см<sup>-2</sup>.

Таким образом, наши исследования подтверждают обнаруженные ранее многими авторами различия в функциональных показателях листьев между мезофитами и ксерофитами. Мезоксерофиты и ксеромезофиты, как правило, занимают промежуточное положение между крайними экотипами по отношению к фактору влажности. Ксерофиты характеризуются более толстыми и плотными листьями, большими числом клеток и хлоропластов в единице площади листа, и соответственно, большими значениями поверхности мезофилла. Данные структурные особенности позволяют ксерофитным растениям успешно адаптироваться к дефициту влаги, снижая интенсивность транспирации и увеличивая проводимость мезофилла для CO<sub>2</sub>.

## Глава 4. ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ВНУТРИВИДОВОЕ ВАРИИРОВАНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПАРАМЕТРОВ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ

Для исследования внутривидового варьирования функциональных листовых параметров проведен анализ среди 36 образцов, принадлежавших к 9 видам растений. Для внутривидовых исследований были отобраны виды, найденные в достаточном обилии (более 1% проективного покрытия) более, чем в двух сообществах. Отобранные для исследований виды были представлены всего в 14 изученных растительных сообществах в разных географических районах. Были изучены представители разных таксонов и жизненных форм: *Artemisia frigida*, *A. scoparia*, *A. commutata*, *A. ledebouriana*, *Potentilla acaulis*, *P. bifurca*, *Koeleria macrantha*, *Stipa krylovii* и *Allium anisopodium* (см. раздел 2.3.4, Таблицы 1 и 2). У изученных видов был проведен анализ внутривидового варьирования по всем группам функциональных показателей: морфологические характеристики целого листа, интенсивность газообмена, количественная анатомия мезофилла и содержание пигментов.

### 4.1 Морфологические показатели целого листа

Изученные виды существенно различались между собой по толщине листа (LT), удельной поверхностной (LMA) и объемной плотности листьев (LD) (Рисунок 21). Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что показатели целого листа носили высоко видоспецифичный характер (Таблица 6). Толщина листа на 98% (вклад фактора %) зависела от вида растения, но не зависела от климата района исследований и условий произрастания (Таблица 6). Причем виды одного рода также могли отличаться друг от друга по показателям целого листа. Так, у двух видов рода *Artemisia* – *A. frigida* и *A. scoparia* – значения толщины листа составляли 140-240 мкм, а у *A. commutata*, *A. ledebouriana* были вдвое толще – 450-500 мкм. Два вида рода *Potentilla* – *P. acaulis*, *P. bifurca* – не различались по

толщине листа. У лука *Allium anisopodium* обнаружены самые толстые листья - от 1200 до 1500 мкм, в связи с тем, что луки имеют суккуленто-подобные листья с высокой долей водозапасающей паренхимы в листе (Рисунок 21).

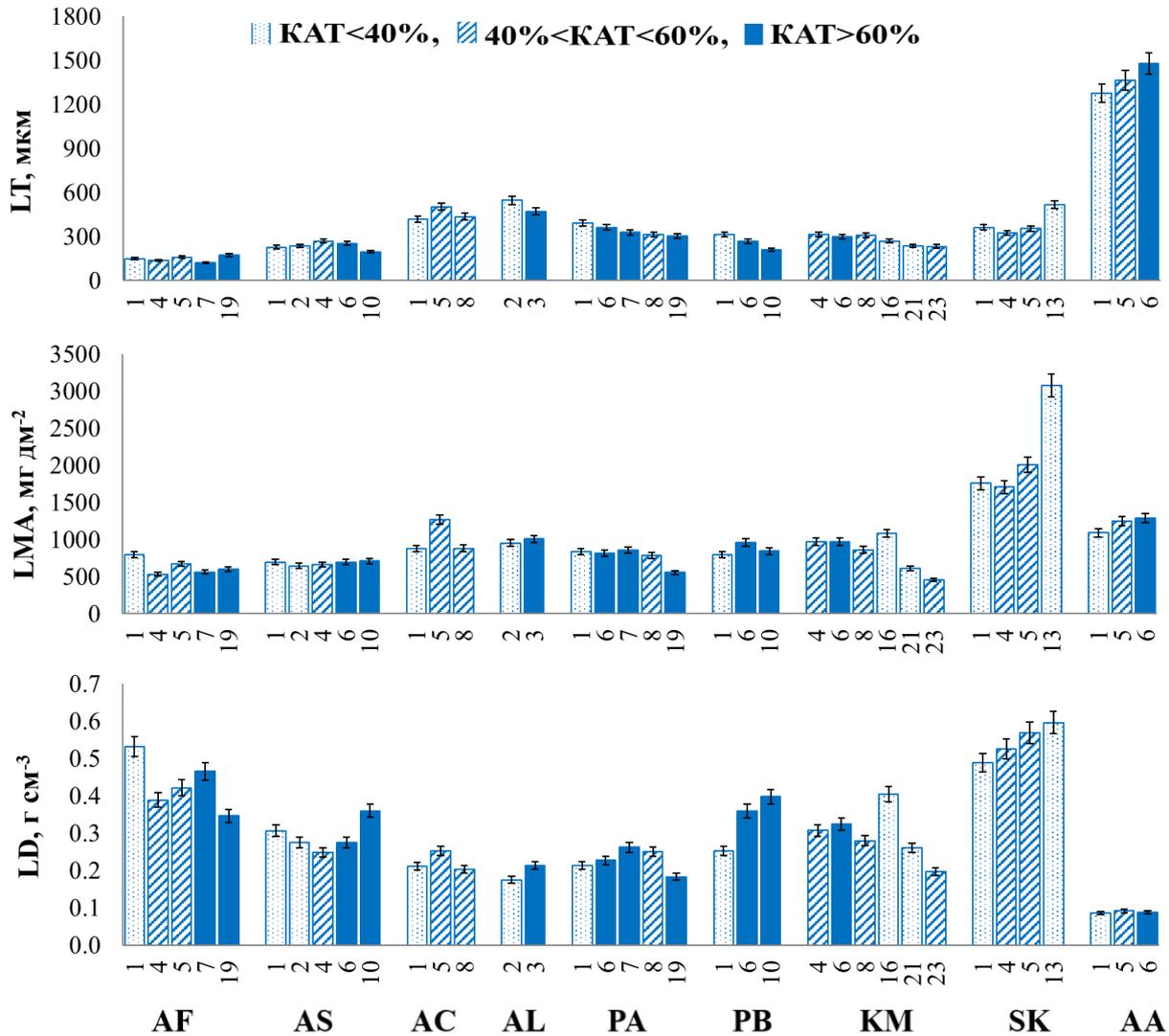
Таблица 6 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа для 9 видов растений, изученных в разных климатических районах и растительных сообществах

Показатель	Вариант 1		Вариант 2	
	Вид, n=9	Климат, n=5	Вид, n=9	Условия, n=14 (8)
	Вклад %, F	Вклад %, F	Вклад %, F	Вклад %, F
LT	98, 146***	ns	98, 174***	ns
LMA	79, 14***	ns	61, 33***	36, 12***
LD	87, 34***	ns	84, 30***	11, 3*
A <sub>max</sub>	ns	ns	ns	ns
A <sub>max</sub> /M	28, 2*	39, 7***	23, 4*	65, 6***
E	ns	28, 4*	32, 4**	55, 5**
E/M	37, 4**	34, 7***	31, 10***	63, 13***
WUE <sub>i</sub>	ns	ns	ns	69, 5**
WUE	ns	ns	ns	87, 14***
C <sub>ab</sub> /A	61, 6***	ns	54, 3*	ns
Car/A	75, 13***	ns	67, 8***	ns
C <sub>ab</sub> /M	50, 4**	17, 3*	44, 3*	ns
Car/M	35, 4**	38, 8***	28, 3*	56, 4**
Chl/Car	44, 4**	21, 3*	41, 3*	ns
a/b	59, 5***	ns	53, 5**	ns
V <sub>cell</sub>	95, 38***	ns	94, 27***	ns
N <sub>cell</sub> /A	82, 10***	ns	76, 8**	ns
Chl	78, 8***	ns	77, 8**	ns
N <sub>chl</sub> /A	72, 7***	ns	65, 6**	ns
A <sub>mes</sub> /A	ns	ns	ns	ns
A <sub>chl</sub> /A	78, 7***	ns	74, 7**	ns
A <sub>max</sub> /Chl-st	56, 3*	ns	ns	ns
C <sub>ab</sub> /Chl-st	74, 6***	ns	71, 6**	ns
TR <sub>mes</sub>	70, 5**	ns	63, 4*	ns
TR <sub>chl</sub>	ns	ns	ns	ns
A <sub>max</sub> /C <sub>ab</sub>	ns	ns	ns	ns

Примечание – обозначения показателей см. Таблицу 3; вариант 1 – Вид (9 видов) и климат (5 климатических районов); вариант 2 – вид (те же 9 видов) и локальные условия (14 растительных сообществ); вклад % - сила влияния фактора; F – значение F-критерия при двухфакторном дисперсионном анализе, \*p≤0.05, \*\*p≤0.01, \*\*\*p≤0.001, ns – не значимо.

Варьирование LMA и LD также обнаружило большую степень зависимости от вида растения - до 60-80%. В то же время эти параметры зависели и от условий произрастания (Таблица 6). У большинства видов LMA варьировала от 700 до 1000 мг дм<sup>-2</sup>. У *Stipa krylovii* вследствие плотной скрученности листьев LMA была

максимальной и достигала 1800-3000 мг дм<sup>-2</sup>. У *Artemisia frigida* и *Stipa krylovii* отмечены самые высокие значения LD - от 0.45 до 0.53 г см<sup>-3</sup>. У остальных видов значения LD были ниже - от 0.19 до 0.31 г см<sup>-3</sup>. Самая низкая LD 0.09 г см<sup>-3</sup> отмечена у лука *Allium anisopodium* (Рисунок 21).



обозначения показателей по вертикальной оси см. Таблица 3; по горизонтальной оси номер сообщества см. Рисунок 1 и виды растений: AF – *Artemisia frigida*, AS – *Artemisia scoparia*, AC – *Artemisia commutata*, AL – *Artemisia ledebouriana*, PA – *Potentilla acaulis*, PB – *Potentilla bifurca*, KM – *Koeleria macrantha*, SK – *Stipa krylovii*, AA – *Allium anisopodium*

Рисунок 21 – Морфологические параметры листьев изученных растений

Таким образом, изученные виды растений характеризовались межвидовым различиями значений морфологических параметров листьев. При этом наши данные для 9 видов степных растений находились в пределах значений известных из литературных источников для степных растений Западного Забайкалья [Юдина, 2018], Южной Сибири и Монголии [Ivanova et al., 2019], степной зоны Монголии

[Иванов и др., 2004б]. В то же время, при сравнении растений в разных климатических зонах показано, что толщина и плотность листа связаны с условиями произрастания [Wright et al., 2004; Иванов и др., 2004б, 2007, 2008, 2009; Poorter et al., 2009; Fonseca et al., 2000]. Например, в исследовании С.В. Мигалиной с соавторами [Мигалина и др., 2014, 2019] было показано, что у берез толщина и плотность листа являлись ключевыми параметрами, которые изменялись с усилением аридности климата. Однако, для степных растений показано отсутствие значимых изменений в толщине и плотности листа вдоль широтного градиента [Ivanova et al., 2018b]. Исследование листовых параметров у трех видов степных растений на Урале и в Поволжье также показало высокую зависимость толщины и плотности листа от вида и малое варьирование внутри вида. В нашем исследовании из всех функциональных параметров для толщины и плотности листа показано минимальное внутривидовое и максимальное межвидовое варьирование (Таблица 7). Таким образом, наши исследования подтверждают стабильность и высокую видоспецифичность морфологических параметров целого листа у степных растений. В то же время, удельная поверхностная и объемная плотность листьев, не смотря на высокую видоспецифичность, показали также значимое варьирование внутри вида и зависели также и от условий среды.

#### **4.2. Изменение физиологических показателей и содержания фотосинтетических пигментов внутри вида в зависимости от условий произрастания**

В отличие от параметров целого листа физиологические показатели обнаружили большую зависимость от климата района исследования, чем от вида. Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что максимальная интенсивность фотосинтеза ( $A_{\max}/M$ ) и транспирации в расчете на единицу массы листа ( $E/M$ ) зависела как от вида растения, так и от условий произрастания (Таблица 6). Среди изученных видов интенсивность фотосинтеза на единицу площади  $A_{\max}$  варьировала от 8 до 19  $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$ , а транспирации на единицу площади ( $E$ ) – от 3 до 8  $\text{ммоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$  (Рисунок 22). Эффективность использования воды ( $WUE_i$ ) не

имела видоспецифичности, а существенно зависела от условий произрастания (Таблица 6).

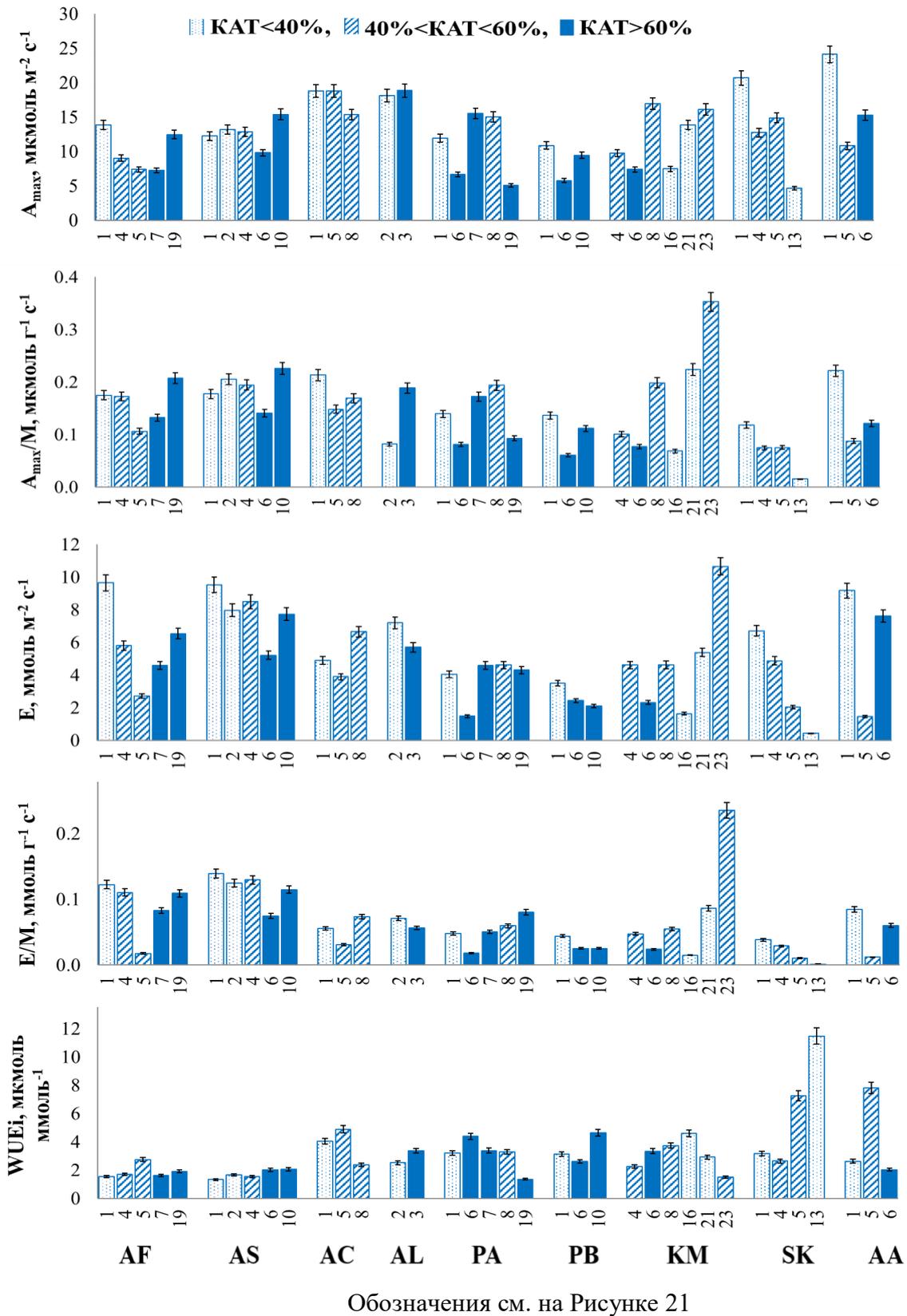
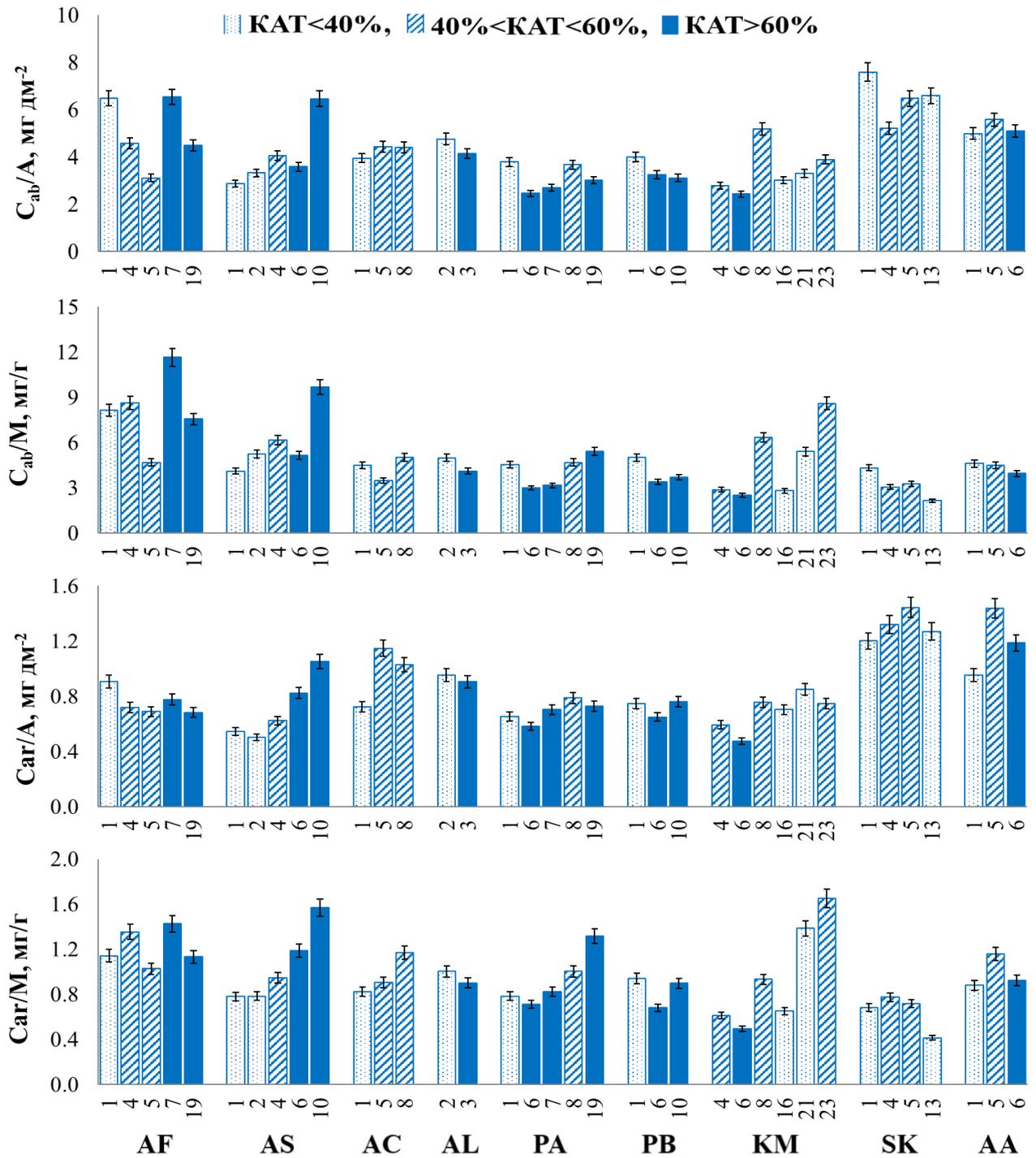


Рисунок 22. Физиологические параметры листьев изученных растений

Выявлен невысокий разброс значений физиологических показателей между видами. Внутривидовой уровень варьирования, обусловленный влиянием экологических условий произрастания, был сопоставим или даже превышал межвидовой уровень варьирования. Данные результаты показывают, что скорость физиологических процессов у степных растений во многом определяется внешними условиями и в меньшей степени таксономической принадлежностью. При исследовании *Armeniaca sibirica* в горных районах Северной Монголии [Ivanov et al., 2022] также обнаружено, что фотосинтез и эффективность использования воды значительно зависели от локальных условий произрастания. Минимальный уровень различий между видами отмечен для интенсивности фотосинтеза и транспирации, которые лишь на 20–40% зависели от вида растения, и на 60-80% определялись условиями произрастания (Таблица 6). Среди всех изученных показателей, только у физиологических показателей внутривидовой уровень варьирования превышал межвидовой уровень варьирования.

Содержание хлорофиллов ( $C_{ab}/A$ ) и каротиноидов ( $Car/A$ ) на единицу площади листа определялось видом растения на 50–75% и не зависели от климата и условий произрастания. Варьирование содержания хлорофиллов ( $C_{ab}/M$ ) и каротиноидов ( $Car/M$ ) на массу было обусловлено климатическими условиями на 15 и 38%. Больше всего от условий произрастания зависело значение  $Car/M$  (Таблица 6). Значения  $C_{ab}/A$  для видов составляли от 3 до 6.5 мг дм<sup>-2</sup>. Максимальное среднее значение найдено у *Stipa krylovii* – 6.5 мг дм<sup>-2</sup>, а минимальное у *Potentilla acaulis* – 3 мг дм<sup>-2</sup>. Среднее значение  $Car/A$  находилось в пределах от 0.6 до 1.3 дм<sup>-2</sup> (Рисунок 23). Отношение хлорофиллов к каротиноидам ( $Chl/Car$ ) находилось в пределах от 4.5 до 6.4. Значения  $Chl/Car$  зависели от вида и климата и не зависело от локальных условий произрастания (Таблица 6). Отношение хлорофиллов  $a/b$  определялось видом на 50-60% (Таблица 6), находилось в пределах 1.7–2.5, и не зависело от условия произрастания (Рисунок 23).



Обозначения см. на Рисунке 21

Рисунок 23. Содержание фотосинтетических пигментов мезофилла листьев

### 4.3. Влияние условий произрастания на количественные параметры мезофилла листа

Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что среди 9 изученных видов большинство количественных параметров клеток, хлоропластов мезофилла

листа носило видоспецифичный характер (Таблица 6). Наибольшей видоспецифичностью обладал объем клетки мезофилла ( $V_{\text{cell}}$ ), который на 95% зависел от вида, и не зависел от климата и локальных условий произрастания. Число клеток ( $N_{\text{cell}}/A$ ) и хлоропластов в единице площади листа ( $N_{\text{chl}}/A$ ) в меньшей степени по сравнению с размерами клеток определялись видовой принадлежностью (Таблица 6). У шести из девяти изученных видов (*Artemisia frigida*, *Artemisia scoparia*, *Koeleria macrantha*, *Potentilla acaulis*, *Potentilla bifurca* и *Stipa krylovii*) размеры клеток были небольшими,  $V_{\text{cell}}$  составлял от 2 до 7 тыс.  $\mu\text{м}^3$ . Два вида – *Artemisia commutata* и *A. ledebouriana* – характеризовались большими клетками от 13 до 16 тыс.  $\mu\text{м}^3$ . Образцы из разных сообществ у *Allium anisopodium* характеризовались самыми крупными клетками 23-36 тыс.  $\mu\text{м}^3$  (Рисунок 24).

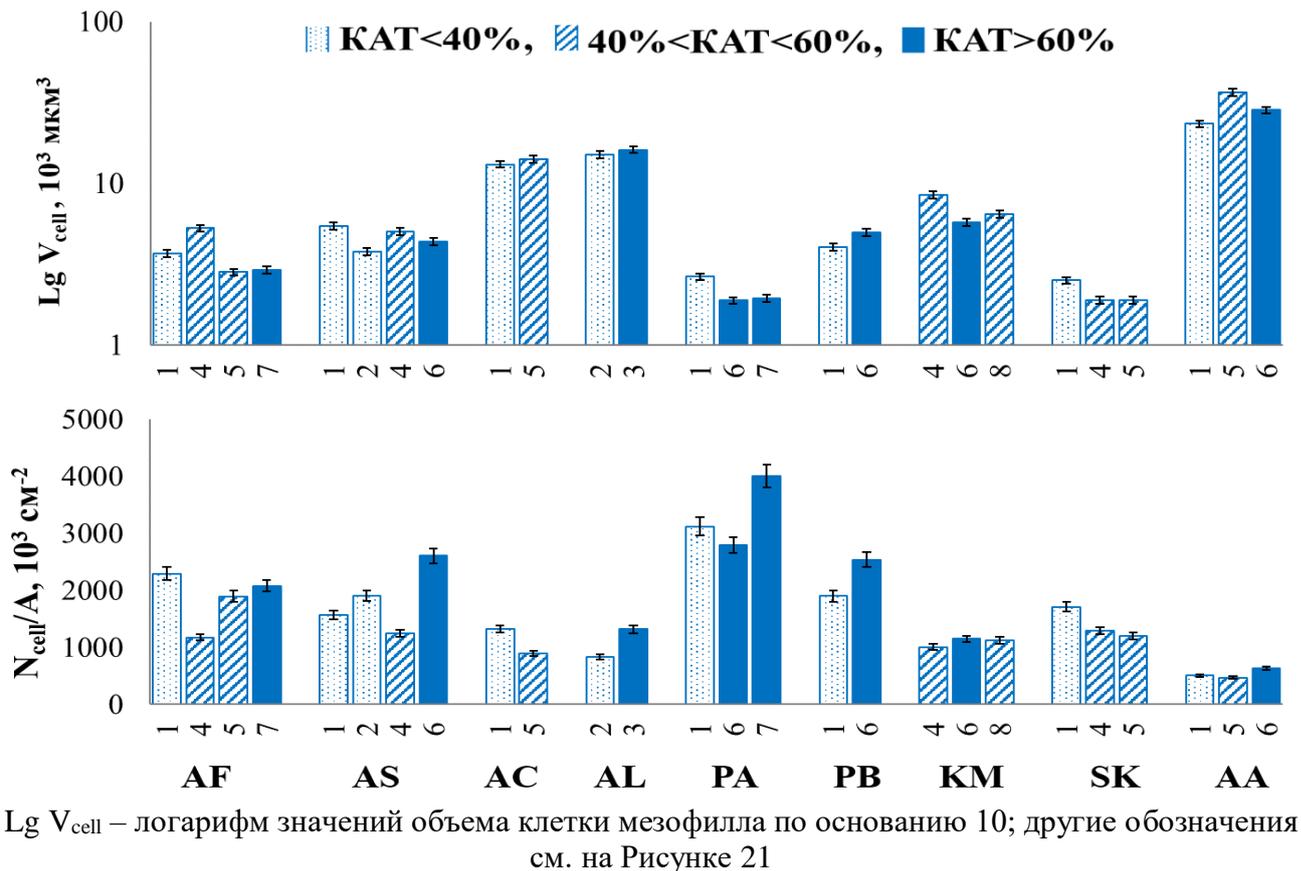


Рисунок 24. Количественные параметры клеток мезофилла листьев для 9 видов растений, изученных в разных растительных сообществах

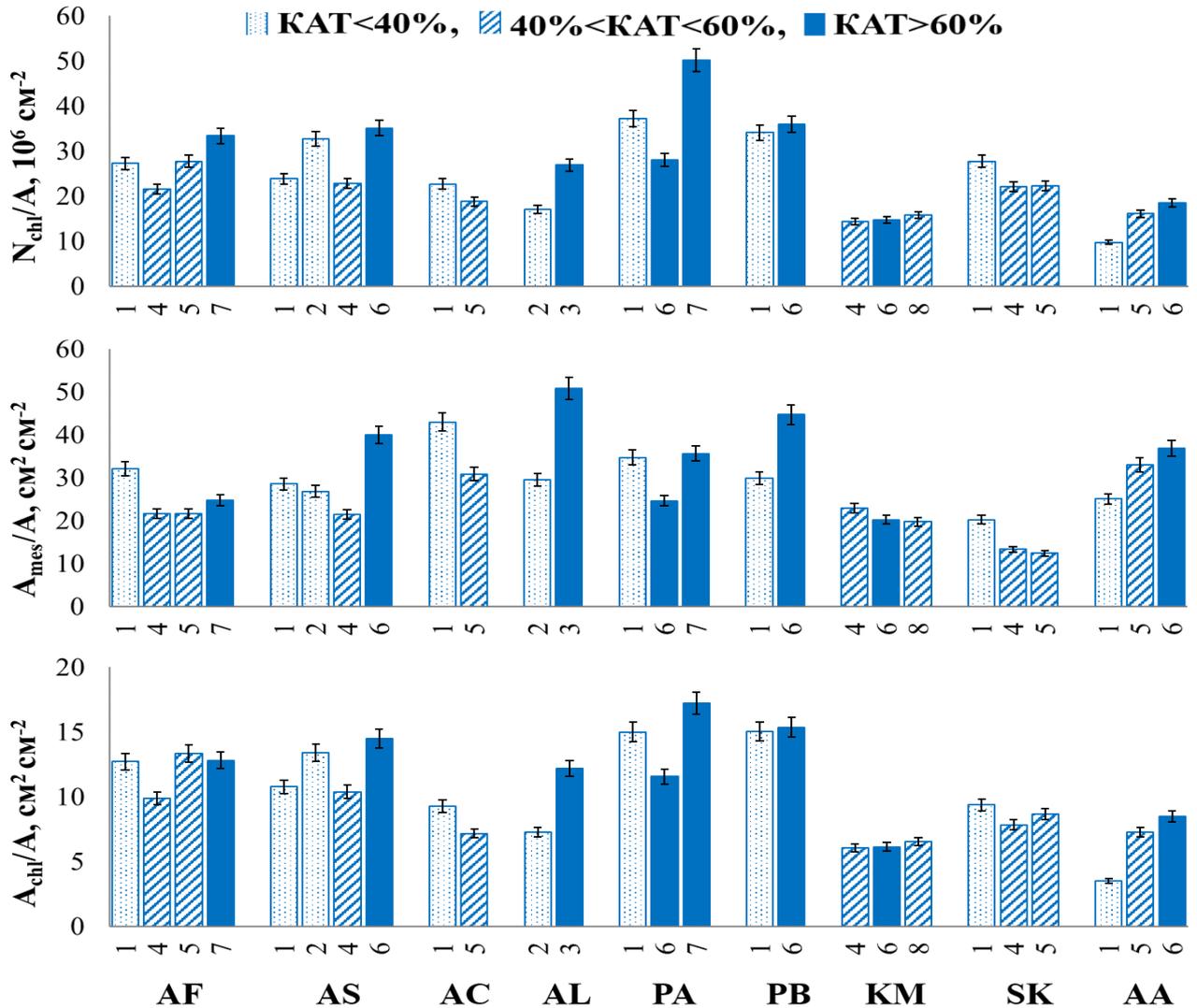
По результатам исследований П.К. Юдиной с соавторами [Юдина и др., 2017а] было показано, что внутривидовое варьирование, изученное для другого вида лука *Allium bidentatum* в настоящей и пустынной степи, показало значительное

увеличение объема клеток мезофилла от 9 до 35 тыс. мкм<sup>3</sup> и общей поверхности клеток на единицу площади листа от 19 до 56 см<sup>2</sup> см<sup>-2</sup> при увеличении аридности климата. В наших исследованиях также выявлено, что у лука *Allium anisopodium* в сообществах 5 и 6 из Баргузинского района с более засушливым климатом, чем в Курумканском районе (сообщество 1) также клетки мезофилла были более крупными. Виды рода *Artemisia* и злаки *Koeleria macrantha* и *Stipa krylovii* имели число клеток в единице площади листа  $N_{\text{cell}}/A$  от 1 до 2 млн клеток на 1 см<sup>2</sup>. *Potentilla acaulis* и *Potentilla bifurca* характеризовались еще более высокими значениями  $N_{\text{cell}}/A$  от 2 до 3 млн клеток на 1 см<sup>2</sup>. Максимальное число клеток мезофилла отмечено у *Potentilla acaulis* - более 3 млн см<sup>-2</sup>. Минимальное значение указанного параметра выявлено у *Allium anisopodium* – 0.5 млн клеток на 1 см<sup>2</sup> (Рисунок 24).

Число хлоропластов в единице площади листа ( $N_{\text{chl}}/A$ ) различалось между видами в пределах от 15 до 38 млн на 1 см<sup>2</sup> листа. Внутривидовые изменения  $N_{\text{chl}}/A$  достигали 50-60%. Почти у всех видов максимальные значения  $N_{\text{chl}}/A$  были обнаружены в сообществах с высокой степенью антропогенной трансформации (Рисунок 25). Интегральный параметр мезофилла  $A_{\text{mes}}/A$  не показал зависимости от вида, но сильно изменялся в разных экологических условиях. Причем у разных видов направления изменений в одинаковых условиях могли совпадать, но могли и различаться. Например, у видов AF – *Artemisia frigida*, AS – *Artemisia scoparia* и SK – *Stipa krylovii* значение  $A_{\text{mes}}/A$  в сообществе 4 (крыловоковыльная степь Баргузинского района с более засушливым климатом по сравнению с Курумканским районом) было ниже, чем в сообществе 1 (крыловоковыльная степь Курумканским районом). В то же время, у видов AF – *Artemisia frigida* и AC – *Artemisia commutata*  $A_{\text{mes}}/A$  снижалась в сообществе 5 по сравнению с сообществом 1, а у AA – *Allium anisopodium*, напротив, увеличивалась.

$A_{\text{chl}}/A$  на 70-80% определялся видовой принадлежностью, и также как  $A_{\text{mes}}/A$  не имел однозначной зависимости от климата района и условий произрастания (Таблица 6), несмотря на высокий уровень внутривидовых изменений. Таким

образом, ответ интегральных показателей мезофилла на изменение условий среды зависел от свойств вида.



Обозначения см. на Рисунке 21

Рисунок 25. Интегральные параметры клеток и хлоропластов мезофилла листьев

В таблице 6 показано, что интенсивность фотосинтеза одного хлоропласта ( $A_{max}/\text{Chl-st}$ ) на 56% зависела от вида и была максимальной у *Allium anisopodium* –  $1.3 \cdot 10^{-10}$  мкмоль  $\text{CO}_2$  в секунду. Для остальных 8 видов этот показатель был ниже. Содержание хлорофиллов в одном хлоропласте ( $C_{ab}/\text{Chl-st}$ ) зависело от видовой принадлежности на 60-75% и было наиболее высоким у *Allium anisopodium* –  $3.8 \cdot 10^{-9}$  мг. Скорость переноса ( $\text{TR}_{mes}$ )  $\text{CO}_2$  через поверхность мезофилла также на 60-70% зависела от вида и не была связана с климатом или локальными условиями сообщества. Среди изученных видов  $\text{TR}_{mes}$  изменялась от 0.35 до 0.61 мкмоль  $\text{m}^{-2} \text{c}^{-1}$  с наиболее высокими значениями у *Stipa krylovii* –  $1.21$  мкмоль  $\text{m}^{-2} \text{c}^{-1}$ . В листьях

*Artemisia scoparia*  $TR_{mes}$  была в несколько раз ниже –  $0.13 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ . Скорость переноса  $CO_2$  через поверхность хлоропласта ( $TR_{chl}$ ) зависела от вида на 70% и не зависела от климата района и условий произрастания (Таблица 6).

В таблице 7 представлены коэффициенты вариации по изученным показателям внутри видов и для сравнения указан коэффициент вариации для всей выборки изученных 9 видов. Для показателей целого листа уровень внутривидового варьирования намного ниже, чем варьирование по всей выборке значений.

Таблица 7 - Коэффициенты вариации для 9 изученных видов по функциональным показателям листьев

Показатель	AF	AS	AC	AL	PA	PB	KM	SK	AA	M±SE	CV <sub>inter</sub> , %
	CV <sub>intra</sub> , %										
LT	24	26	17	14	22	33	27	37	14	24±3	81
LMA	33	9	31	5	35	17	58	45	15	27±6	51
LD	35	31	20	18	30	37	51	18	6	27±4	43
A <sub>max</sub>	48	36	18	4	67	47	57	77	55	46±8	37
A <sub>max</sub> /M	39	38	30	57	58	56	81	87	60	56±6	45
E	72	45	42	21	68	40	85	94	84	61±8	51
E/M	86	46	58	20	78	43	94	96	86	67±9	73
WUEi	44	36	52	25	69	44	67	77	74	54±6	63
C <sub>ab</sub> /A	52	56	11	13	35	22	53	31	11	32±6	31
Car/A	25	52	37	5	26	14	44	17	34	28±5	30
C <sub>ab</sub> /M	60	58	30	18	45	32	71	50	14	42±7	43
Car/M	28	50	30	10	46	28	70	47	24	37±6	30
Chl/Car	37	36	30	8	34	22	43	38	27	31±3	21
a/b	33	33	33	7	29	15	48	12	30	27±4	24
V <sub>cell</sub>	47	30	7	7	29	19	32	24	36	26±4	105
Chl	25	26	11	1	21	21	52	13	44	24±5	39
N <sub>cell</sub> /A	49	52	33	37	30	25	12	30	26	33±4	52
N <sub>chl</sub> /A	36	35	17	37	44	5	9	20	47	28±5	36
A <sub>mes</sub> /A	33	46	28	42	31	33	14	39	32	33±3	33
A <sub>chl</sub> /A	26	28	23	40	33	2	8	16	58	26±6	34
A <sub>max</sub> /Chl-st	57	50	18	34	26	50	53	23	73	43±6	73
C <sub>ab</sub> /Chl-st	53	43	26	45	47	23	50	19	46	39±4	52
TR <sub>mes</sub>	32	59	28	40	38	65	57	21	66	45±6	53
TR <sub>chl</sub>	49	45	23	38	36	48	54	26	78	44±5	82
A <sub>max</sub> /C <sub>ab</sub>	53	44	26	16	71	42	41	74	60	48±6	36

Примечание – обозначения показателей см. Таблицу 3; M – среднее арифметическое значение; SE – стандартная ошибка; CV<sub>intra</sub> – коэффициент вариации внутри вида, CV<sub>inter</sub> – межвидовой коэффициент вариации; AF – *Artemisia frigida*, AS – *Artemisia scoparia*, AC – *Artemisia commutata*, AL – *Artemisia ledebouriana*, PA – *Potentilla acaulis*, PB – *Potentilla bifurca*, KM – *Koeleria macrantha*, SK – *Stipa krylovii*, AA – *Allium anisopodium*

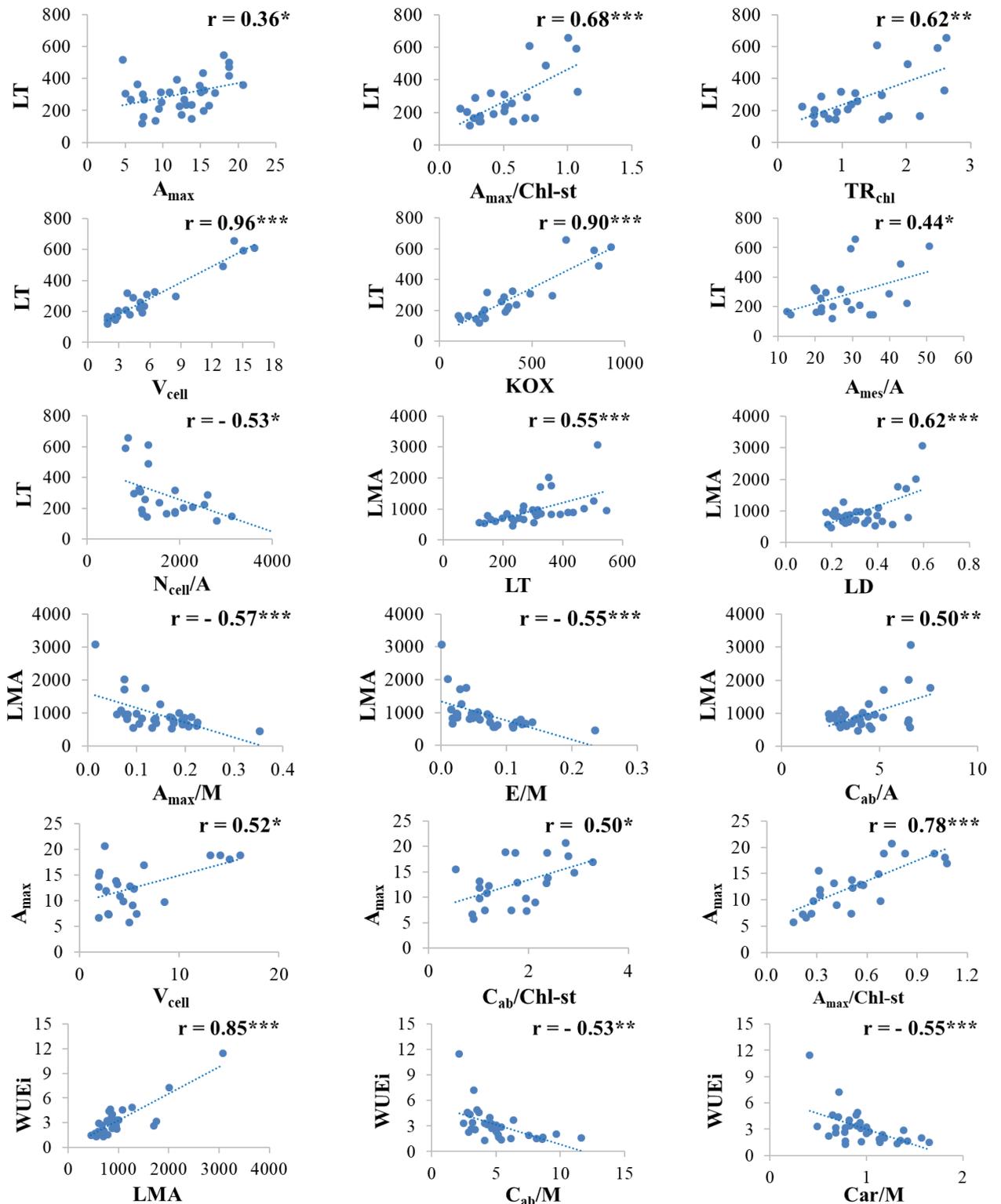
Среди параметров клеточного и тканевого уровня меньшее внутривидовое варьирование по сравнению с междвидовым имели объем клетки и число хлоропластов в клетке.

#### 4.4 Связь между параметрами структуры мезофилла и физиологическими показателями степных растений

При общем анализе 9 видов выявлена система корреляционных связей между функциональными параметрами, а также установлена зависимость физиологических показателей от структурных и биохимических параметров. Толщина листа положительно зависела от объема клетки мезофилла, а поверхностная плотность листа – от толщины листа и его объемной плотности. Полученные результаты показывают, что виды с крупными клетками мезофилла обладают большей толщиной листа и меньшей плотностью сложения тканей. Среди изученных видов такими видами были *Artemisia commutata*, *A. ledobouriana* и *Allium anisopodium*. Наши данные подтверждают прямую зависимость между толщиной листа и размерами клеток, установленную ранее [Pyankov et al., 1998, 1999]. Также для степных растений была характерна положительная корреляция между толщиной и плотностью листа, показанная ранее неоднократно [Niinemets, 1999; Poorter et al., 2009]. Других корреляционных зависимостей между параметрами при анализе всей выборки 9 видов не выявлено.

Далее был проведен корреляционный анализ для 8 видов с типичными плоскими листьями (без лука, который сильно выделялся по показателям из-за суккулентности листьев). Выявлены высокие корреляционные связи толщины листа (LT) с объемом клетки ( $V_{cell}$ ), клеточным объемом хлоропласта (КОХ), фотосинтетической активностью одного хлоропласта ( $A_{max}/Chl-st$ ), скоростью переноса  $CO_2$  через поверхность хлоропласта ( $TR_{chl}$ ), а также с максимальной интенсивностью фотосинтеза единицы площади листа ( $A_{max}$ ). LT была слабо связана с  $N_{cell}/A$  и площадью поверхности мезофилла ( $A_{mes}/A$ ), но была тесно связана с показателями  $A_{max}/M$  и  $E/M$  в расчете на массу. С LMA коррелировали такие параметры как LT, LD, содержание фотосинтетических пигментов на

единицу площади ( $C_{ab}/A$  и  $Car/A$ ) и скорость переноса  $CO_2$  через поверхность мезофилла ( $TR_{mes}$ ), обратная корреляционная связь отмечена с показателями  $A_{max}/M$  и  $E/M$  (Рисунок 26).



обозначения показателей см. Таблица 3; F – значение F-критерия при однофакторном дисперсионном анализе, \* $p \leq 0.05$ , \*\* $p \leq 0.01$ , \*\*\* $p \leq 0.001$

Рисунок 26 – Корреляции между функциональными параметрами листьев

$A_{\max}$  положительно коррелировала с  $V_{\text{cell}}$ , содержанием хлорофиллов в хлоропласте ( $C_{\text{ab}}/\text{Chl-st}$ ) и активностью хлоропласта  $A_{\max}/\text{Chl-st}$  (Рисунок 26). Прямая корреляционная связь отмечена между эффективностью использования воды ( $\text{WUE}_i$ ) и LMA. Обратную корреляцию наблюдали между  $\text{WUE}_i$  и содержанием фотосинтетических пигментов на единицу массы листа (Рисунок 26). Корреляция эффективности использования воды с удельной поверхностной плотностью листа и содержанием фотосинтетических пигментов на массу означает, что наиболее плотные листья с низким содержанием хлорофиллов и каротиноидов поглощают больше углекислого газа при том же расходе воды. Действительно, виды, обитающие в засушливых местах, как правило, имеют более высокую максимальную скорость ассимиляции при заданной устьичной проводимости, что способствует снижению межклеточной концентрации  $\text{CO}_2$  в листе [Wright et al., 2001; Reich et al., 2003]. Было обнаружено, что виды из районов с низким количеством осадков имеют более низкую межклеточную концентрацию  $\text{CO}_2$  при одинаковой устьичной проводимости [Wright и др., 2001]. На наш взгляд, полученные данные позволяют использовать соотношение показателей LMA, WUE,  $C_{\text{ab}}/M$  и  $C_{\text{ar}}/M$  в качестве индикатора устойчивости степных растений к засухе.

Мы не обнаружили прямой зависимости фотосинтеза от размеров или количества фотосинтетических клеток и хлоропластов, что говорит о сложной системе взаимозависимостей между числом и размерами фотосинтетических элементов. Показано, что с увеличением размеров клеток уменьшается их количество, но эта зависимость не является линейной. Согласованное и одновременное изменение размеров и количества клеток и хлоропластов позволяет степным растениям адаптироваться к разнообразным условиям среды. Подобные результаты были показаны для склерофитов Австралии [Tosens et al., 2012], где было показано, что самые разные комбинации анатомических признаков листа формируют заданные значения интегральных показателей мезофилла, что говорит о необходимости проведения подробных анатомических исследований для прогнозирования диффузионной проводимости внутри листа для любого

конкретного вида.

Внутривидовое варьирование максимальной интенсивности фотосинтеза как на уровне целого листа, так и на уровне хлоропластов, не зависело от содержания фотосинтетических пигментов, а было обусловлено диффузионными процессами внутри листа - скоростью переноса  $\text{CO}_2$  через поверхность клеток мезофилла и хлоропластов. Полученные данные показывают, что диффузия  $\text{CO}_2$  внутри листа, а не первичные световые реакции, является основным лимитирующим фактором максимального фотосинтеза степных растений в наших исследованиях. Изученные виды имели разные механизмы регуляции фотосинтетической способности при изменении условий произрастания, связанные с изменением количества и функциональной активности хлоропластов. У большинства видов-ксерофитов *Artemisia frigida* и *A. scoparia*, *P. bifurca*, злаков *Koeleria macrantha*, *Stipa krylovii* и лука *Allium anisopodium* причиной снижения фотосинтетической способности при ухудшении условий произрастания было снижение функциональной активности единичного хлоропласта. При этом полыни *Artemisia frigida* и *A. scoparia*, а также лук *A. anisopodium* компенсировали снижение фотосинтетической активности хлоропластов увеличением их количества в единице площади листа. У *Potentilla acaulis* основной причиной снижения фотосинтеза было уменьшение числа хлоропластов в единице площади листа, а у ксеромезофитов *A. commutata* и *A. ledobouriana* были задействованы оба механизма. Полученные результаты означают, что степные растения обладают разными, высоко видоспецифичными, структурными механизмами поддержания фотосинтетической способности на уровне, необходимом для выживания растений в данных условиях произрастания.

#### **4.5. Влияние антропогенной трансформации сообщества на внутривидовые изменения функциональных показателей растений**

Для выявления влияния антропогенной трансформации на внутривидовом уровне провели анализ 6 видов растений, изученных в двух сообществах с разной нарушенностью растительного покрова в результате выпаса (Рисунок 27): сообщество-1 (ненарушенная настоящая степь) и сообщество-6 (сильно

нарушенная степь) (Таблица 8). Выбранные сообщества значительно различались по видовому составу и общему проективному покрытию (Таблица 8). Сильно нарушенная степь по сравнению с настоящей степью имела такое же видовое богатство, но низкое суммарное проективное покрытие (Таблица 1). Изученные виды имели различное положение в сообществах. В таблице 8 показано, что первые три вида - *Stipa krylovii*, *Artemisia frigida* и *Potentilla acaulis* принадлежали к наиболее распространенным видам ненарушенной степи и уменьшали свое обилие в сильно нарушенном сообществе. Другие 3 вида – *Artemisia scoparia*, *Potentilla bifurca* и *Allium anisopodium* были менее распространены в настоящей степи и увеличивали обилие в нарушенной степи, где *Artemisia scoparia* становилась даже доминирующим видом.

Таблица 8 – Изученные виды растений и их эколого-биологическая характеристика

Вид	СН	Семейство	ЖФ	Проективное покрытие, %	
				Сообщество 1	Сообщество 6
<i>Stipa krylovii</i> Roshev.	SK	Poaceae	тм	26	3
<i>Artemisia frigida</i> Willd.	AF	Asteraceae	пкч	13	11
<i>Potentilla acaulis</i> L.	PA	Rosaceae	тм	9	9
<i>Potentilla bifurca</i> L.	PB	Rosaceae	тм	1	5
<i>Artemisia scoparia</i> Waldst. et Kit.	AS	Asteraceae	то	7	29
<i>Allium anisopodium</i> Ledeb.	AA	Liliaceae	тм	1	3

Примечание – СН – сокращенное название вида; ЖФ – жизненная форма и продолжительность жизни; то – травянистый одно-двулетник; тм – травянистый многолетник; пакч – полукустарничек.



слева сообщество 1 – настоящая злаковая степь; справа сообщество 6 – сильно нарушенная вечнозеленая степь

Рисунок 27 – Фотографии изученных сообществ

Анатомический анализ листа выявил значительные различия в строении листьев изученных видов (Рисунок 28). Два вида рода *Artemisia* - *A. frigida* и *A. scoparia* - имели изопалисадный тип мезофилла с палисадной тканью с обеих сторон листа (верхней и нижней), который характерен для степных двудольных ксерофитных трав и кустарничков [Ivanova и др., 2018b]. Два вида рода *Potentilla* - *P. acaulis* и *P. bifurca* - обладали дорзовентральным типом мезофилла с палисадной тканью с верхней и губчатой тканью с нижней стороны листа. Ковыль - *Stipa krylovii* характеризуется длинными скрученными листьями граминоидного типа. Лист лука - *Allium anisopodium* был цилиндрическим с изопалисадно-периферийным типом мезофилла и водозапасающей паренхимой в центральной части листа (Рисунок 28). Изученные виды также различались по показателям газообмена, содержанию пигментов, а также по признакам целого листа и мезофилла.

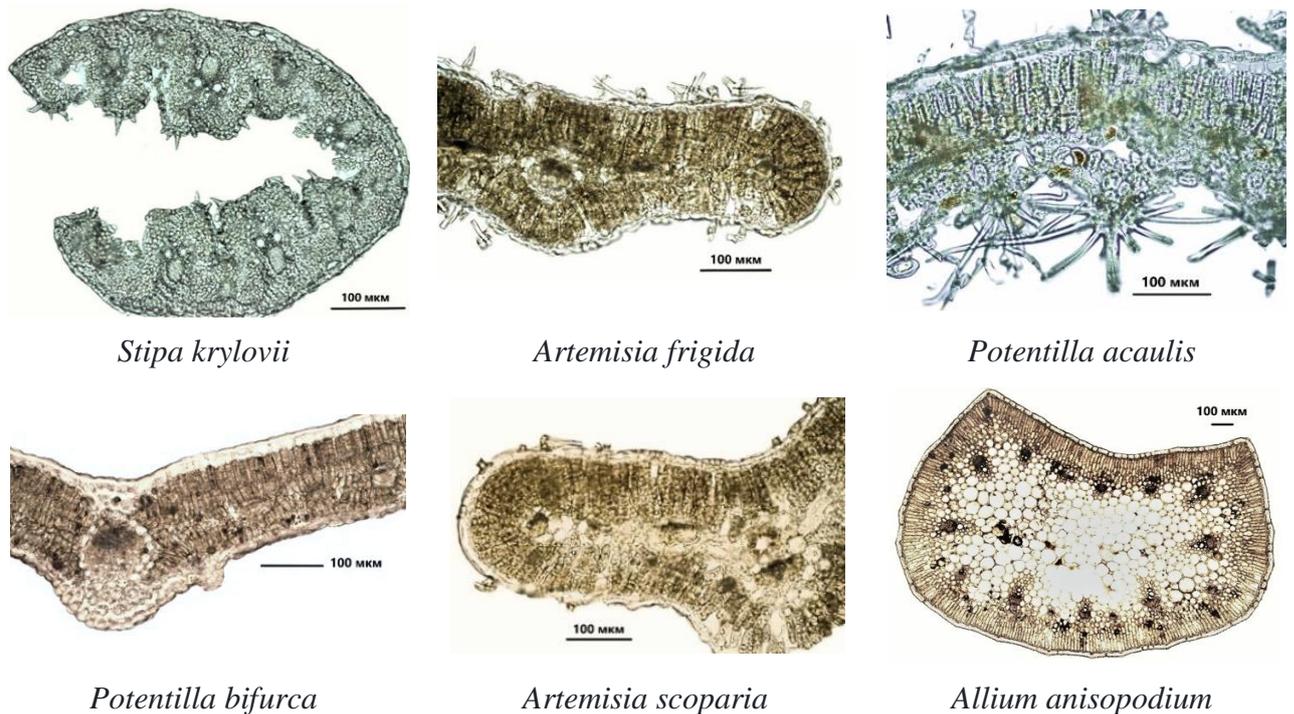


Рисунок 28 – Поперечные срезы листьев

Некоторые функциональные признаки в значительной степени зависели от вида и практически не зависели от нарушения сообщества (Таблица 9). Так, высота растений, толщина (LT), поверхностная плотность (LMA) и объемная плотность листа (LD) зависели, главным образом, от вида растения и не изменялись в зависимости от условий (Рисунок 29Д, Ж и З).

Таблица 9 – Результаты двухфакторного дисперсионного анализа для 6 видов в двух сообществах с разной степенью антропогенной трансформации

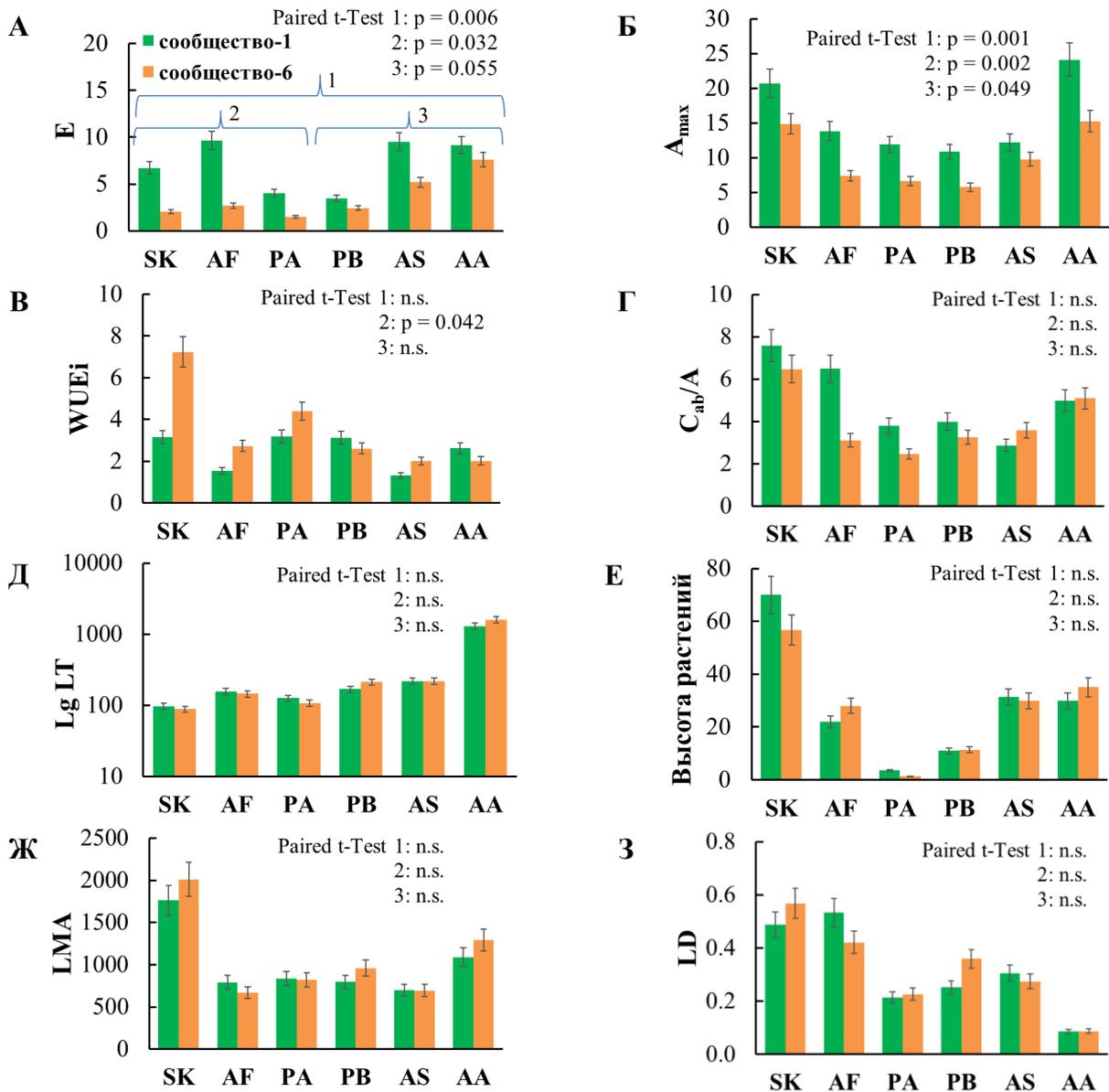
Показатель	Вариант 1		Вариант 2		Вариант 3	
	Вид	Условия	Вид	Условия	Вид	Условия
Высота растений	37***	ns	40*	ns	52*	ns
LT	71***	ns	156**	ns	76*	ns
LMA	38***	ns	44*	ns	21*	ns
LD	90***	ns	141**	ns	168**	ns
V <sub>cell</sub>	62***	ns	93*	112**	63*	ns
N <sub>cell</sub>	7*	ns	248**	55*	ns	ns
A <sub>max</sub>	21**	44***	62**	308**	ns	ns
A <sub>mes</sub> /A	ns	ns	103**	138***	ns	132**
E	ns	15*	ns	ns	ns	ns
Chl/Car	ns	18**	ns	42*	ns	14*
A <sub>max</sub> /Chl-st	10*	7*	23*	ns	16*	ns
C <sub>ab</sub> /Chl-st	12**	ns	ns	ns	21*	ns

Примечание – обозначения показателей см. Таблицу 3; вариант 1 – все виды включены в анализ; вариант 2 – три вида с наибольшим обилием в настоящей степи в сообществе-1 (*Stipa krylovii*, *Artemisia frigida* and *Potentilla acaulis*); вариант 3 – три вида, с большим обилием в нарушенной степи (*Artemisia scoparia*, *Potentilla bifurca* and *Allium anisopodium*); условия – условия произрастания (два сообщества); цифрами обозначен вклад фактора в варьирование показателя в %, звездочками показана значимость F-критерия \* $p \leq 0.05$ , \*\* $p \leq 0.01$ , \*\*\* $p \leq 0.001$ , ns – не значимо

Первая группа видов – доминантные виды настоящей степи (*S. krylovii*, *A. frigida* и *P. acaulis*) имели более тонкие листья и меньшие размеры клеток мезофилла (Рисунок 29) по сравнению с тремя другими видами, которые были более обильны в нарушенной степи. Такие признаки, как максимальная скорость фотосинтеза ( $A_{max}$ ) и интенсивность транспирации (E), в большей степени зависели от условий среды (Рисунок 29А и Б). Несмотря на морфологические и анатомические особенности изученных видов, мы обнаружили сходные физиологические изменения. Значения  $A_{max}$  и E снижались у всех изученных видов растений в сильно нарушенной степи по сравнению с ненарушенной настоящей степью (Рисунок 29А и Б).

Однако, в нарушенной степи у доминантных видов значение E снижалось в большей степени, чем фотосинтез, что подтверждается повышением эффективности использования воды ( $WUE_i$ ), которая определяется как отношение интенсивности фотосинтеза к транспирации. Во второй группе изученных видов, которые были наиболее обильны в нарушенной степи, значение  $WUE$  не

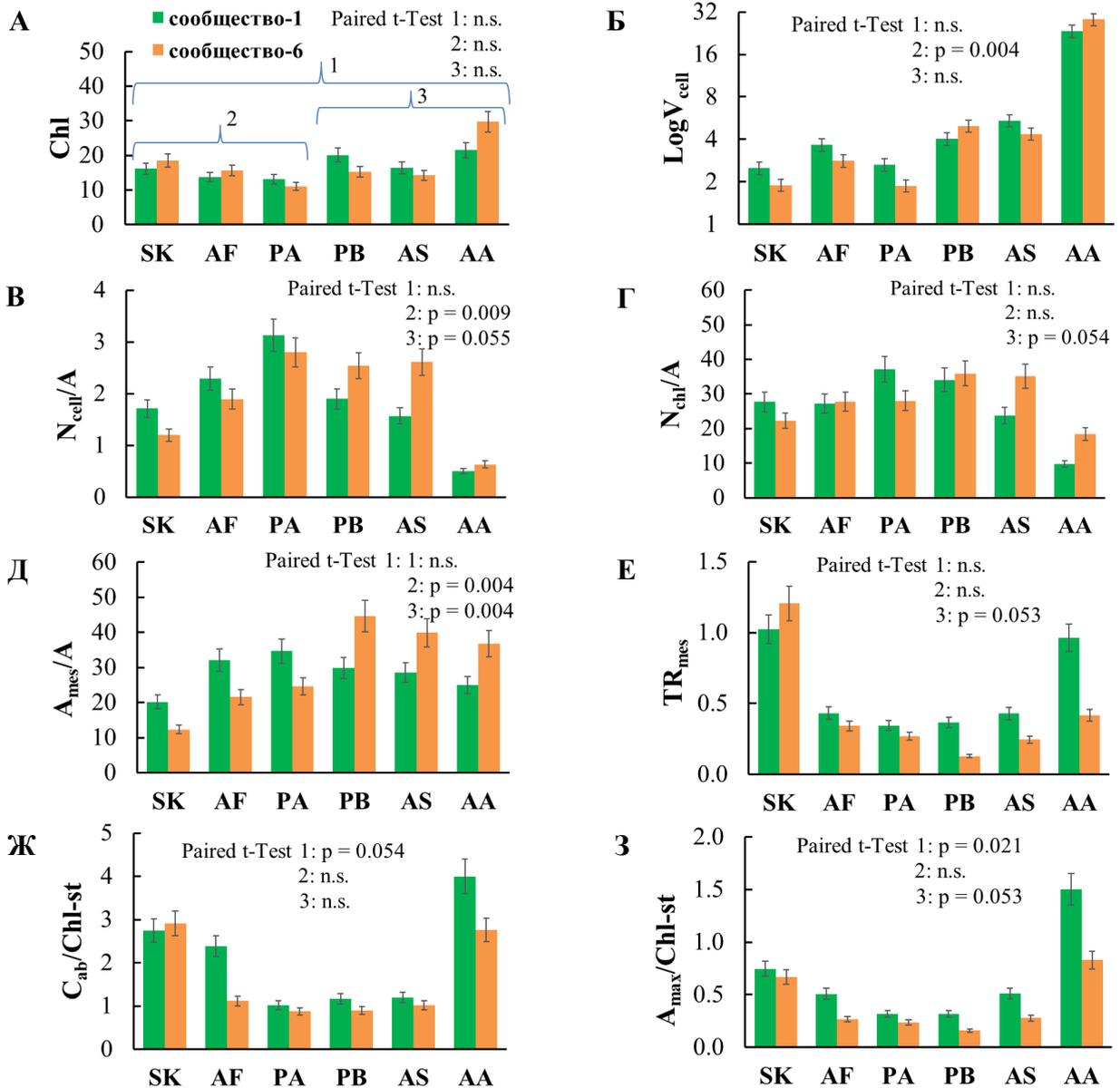
изменялось (Рисунок 29В), так как изменения  $A_{\max}$  и  $E$  были пропорциональны друг на другу.



обозначения параметров см. Таблица 3; по горизонтальной оси представлены виды растений см. Таблица 8; LgLT - логарифмические значения толщины листа (по основанию 10); Paired t-Test - результаты Т-теста для зависимых переменных в трех вариантах: 1 – все виды, 2 – первые три вида, 3 – последние три вида; n.s. – не значимо

Рисунок 29 – Функциональные показатели листьев изученных 6 видов растений в двух сообществе

Объем ( $V_{\text{cell}}$ ) и число клеток мезофилла ( $N_{\text{cell}}/A$ ) на единицу площади листьев сильно зависели от вида во всех трех вариантах и находились под влиянием как видовой принадлежности, так и окружающей среды, особенно в первой группе доминантных видов настоящей степи (Рисунок 30Б и В).



обозначения параметров см. Таблица 3; по горизонтальной оси представлены виды растений см. Таблица 8; Log V<sub>cell</sub> - логарифмические значения объема клетки (по основанию 2); Paired t-Test - результаты Т-теста для зависимых переменных в трех вариантах: 1 – все виды, 2 – первые три вида, 3 – последние три вида; n.s. – не значимо

Рисунок 30 – Функциональные показатели на уровне мезофилла, клеток и хлоропластов листьев изученных 6 видов растений в двух сообществе

Значение V<sub>cell</sub> у видов второй группы соответствовал более высокой LT и меньшей плотности листьев (LD). Снижение A<sub>max</sub> при нарушении не было связано с содержанием пигментов (C<sub>ab</sub>/A), плотностью листьев (LD) или числом хлоропластов на единицу площади листа (N<sub>chl/A</sub>). Основными причинами снижения фотосинтеза были уменьшение проводимости устьиц в соответствии с данными о снижении транспирации и структурные изменения мезофилла.

Изменения в структуре мезофилла различались между двумя группами видов растений. В первой группе доминантных видов в настоящей степи - *S. krylovii*, *A. frigida* и *P. acaulis* – нарушение в результате выпаса привело к уменьшению числа и размеров клеток мезофилла и, как результат, к сильному снижению  $A_{mes}/A$ . У других видов, которые были более обильны в нарушенной степи - *A. scoparia*, *P. bifurca* и *A. Anisopodium* - при сильном выпасе, напротив, увеличилось число клеток ( $N_{cell}/A$ ) и  $A_{mes}/A$  (Рисунок 30В и Д), но в то же время снижалась скорость переноса  $CO_2$  через поверхность мезофилла ( $TR_{mes}$ ) и фотосинтетическая активность хлоропласта ( $A_{max}/Chl-st$ ) на 40-60% (Рисунок 30Е и З).

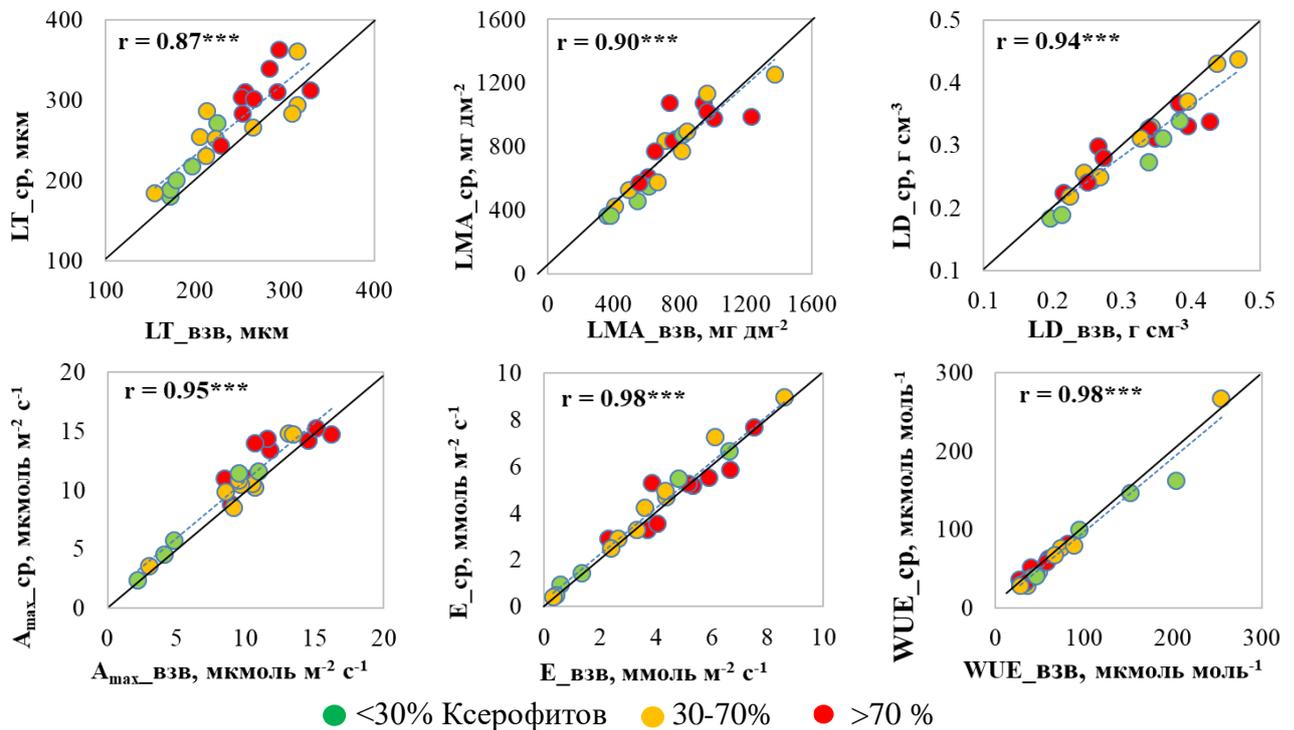
Наши исследования внутривидового варьирования показали, что функциональные признаки листьев имеют различную значимость для межвидовых различий и условий произрастания. Такие характеристики, как толщина листа, объем клетки и число хлоропластов в клетке, носят весьма видоспецифичный характер и мало изменяются внутри вида в зависимости от условий. В свою очередь, снижение содержания хлорофилла в одном хлоропласте может служить способом адаптации степных растений к повышенной инсоляции и дефициту воды в разреженном травяном покрове сильно нарушенной степи. Снижение фотосинтетической активности одного хлоропласта у изученных видов в антропогенно нарушенных условиях является следствием снижения концентрации хлорофиллов и замедленной диффузии  $CO_2$  в листьях. Однако виды, играющие разную роль в сообществах, имеют разную функциональную адаптацию к нарушению. В нашем исследовании у доминантных видов настоящей степи уменьшались размеры и число клеток мезофилла, и, как следствие,  $A_{mes}/A$ , что позволило экономить затраты на построение структуры листа и повысить эффективность использования воды (WUE). У обильных видов сильно нарушенной степи, напротив, число клеток и хлоропластов в площади листа увеличивалось и приводило к увеличению  $A_{mes}/A$ , что позволило оптимизировать фотосинтетическую активность листьев этих видов при ухудшении условий в результате антропогенной трансформации.

## ГЛАВА 5. АНАЛИЗ ФАКТОРОВ, ВЛИЯЮЩИХ НА ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ СТЕПНЫХ РАСТЕНИЙ НА УРОВНЕ СООБЩЕСТВА

### 5.1 Функциональные свойства растительных сообществ

Для изученных 23 растительных сообществ были рассчитаны функциональные показатели на основе физиологических и биохимических параметров наиболее обильных видов с учетом доли каждого вида в общем проективном покрытии сообщества (см. Глава 2). На рисунках 31 и 32 представлено соотношение средних арифметических и средневзвешенных значений функциональных показателей для сообществ. Среднее арифметическое значение является усредненной характеристикой всех видов, которые по своим физиологическим характеристикам могут произрастать в данных физических условиях среды, в то время как взвешенное для сообщества значение представляет доминирующее значение признака, характерное для видов, имеющих конкурентное преимущество в текущих условиях среды. Например, по толщине листа (LT) для большинства сообществ среднее арифметическое значение показателя превышает средневзвешенное, что означает преобладание в сообществе растений с меньшей толщиной листа, чем в среднем у видов, которые по своим физиологическим характеристикам могут расти в данных условиях (Рисунок 31). Для такого параметра целого листа как LMA среднее арифметическое значение было близко к средневзвешенному значению практически для всех изученных сообществ, что свидетельствует о высокой приспособленности растений к текущим условиям и отсутствии давления естественного отбора по данному показателю (Garnier et al., 2004). Анализ значений объемной плотности листа (LD), напротив, показал, что для растительных сообществ с большей долей ксерофитных видов (выделенных красным и желтым цветом на графике) средневзвешенные значения LD превышали средние арифметические. Таким образом, при повышении сухости климата естественный отбор благоприятствует видам с более высокой плотностью сложения листовых тканей. По физиологическим показателям – максимальной

интенсивности фотосинтеза, уровню транспирации и эффективности использования воды – средние значения почти во всех сообществах были близки средневзвешенным значениям. Такое соотношение значений свидетельствует о важности поддержания необходимого уровня водного и углеродного баланса для адаптации растений к конкретным экологическим условиям. Такая же закономерность совпадения средних и взвешенных значений для изученных сообществ прослеживалась для содержания пигментов на единицу массы листа (Рисунок 32).

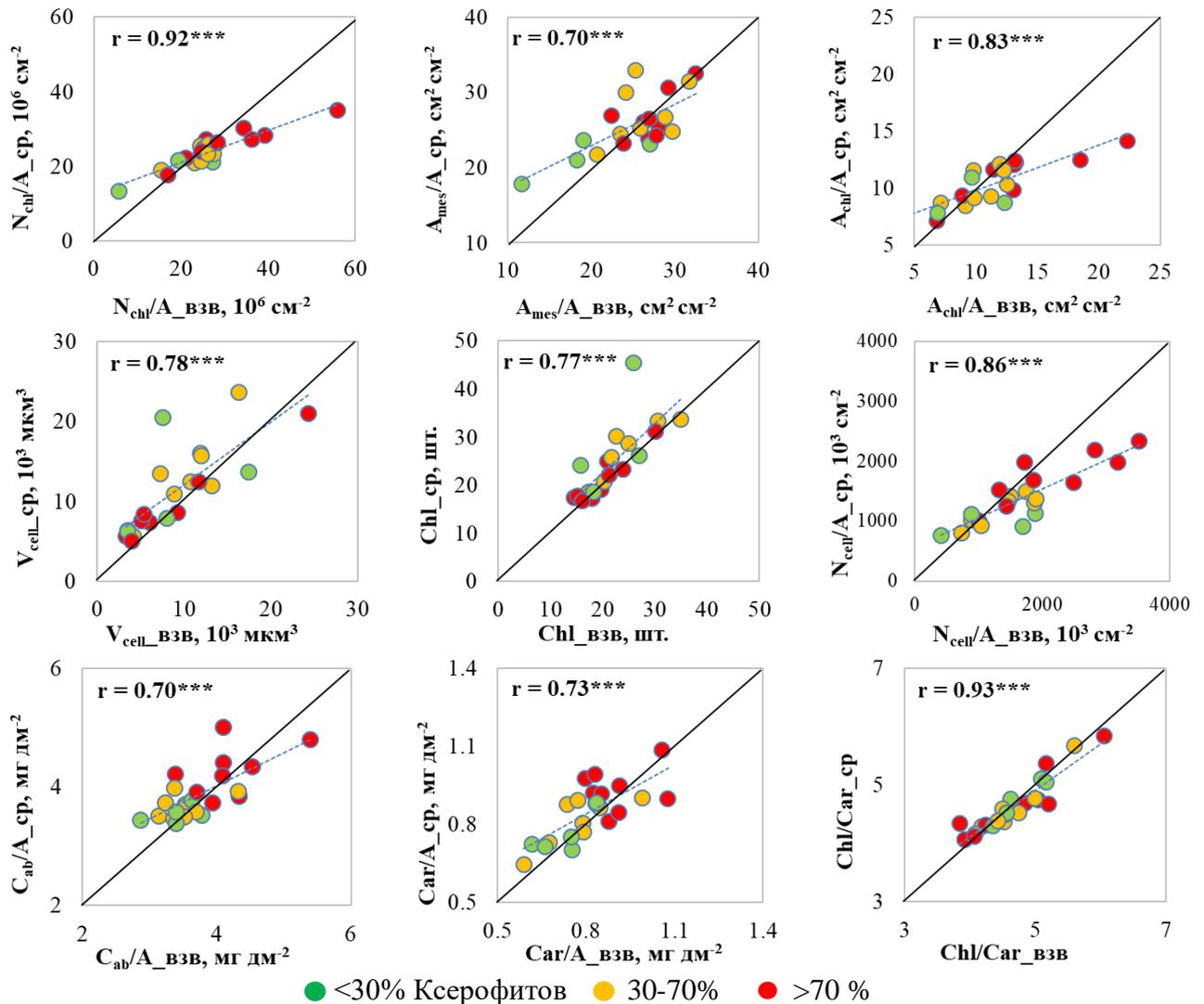


обозначения показателей см. Таблицу 3; по вертикальной оси средние значения для сообщества; по горизонтальной оси – средневзвешенные значения; сплошная линия обозначает отношение значений 1:1; пунктиром обозначена линия регрессии;  $r$  - коэффициент корреляции Пирсона, \*\*\*  $p \leq 0.001$

Рисунок 31 – Соотношение между средним арифметическим и средневзвешенным для сообщества значениями морфологических и физиологических параметров листьев для 23 изученных сообществ

Для показателей структуры мезофилла и содержания пигментов на единицу площади среднее арифметическое значение во многих сообществах, напротив, не совпадало со средневзвешенным значением (Рисунок 32), причем различия зависели от экологических условий. Для сообществ с высокой долей мезофитных видов (мезофиты + ксеромезофиты, обозначены зеленым цветом) по интегральным

показателям мезофилла ( $N_{chl}/A$ ,  $A_{chl}/A$ ,  $A_{mes}/A$ ) и по содержанию пигментов в единице площади листа ( $C_{ab}/A$ ,  $Car/A$ ) среднее арифметическое превышало средневзвешенное значение (Рисунок 32).



обозначения показателей см. Таблицу 3; по вертикальной оси средние значения для сообщества; по горизонтальной оси – средневзвешенные значения; сплошная линия обозначает отношение значений 1:1; пунктиром обозначена линия регрессии;  $r$  - коэффициент корреляции Пирсона, \*\*\*  $p \leq 0.001$

Рисунок 32 – Соотношение между средними арифметическими и средневзвешенными значениями функциональных показателей для 23 изученных сообществ

При высокой доле ксерофитов в сообществе, напротив, средневзвешенное значение по этим показателям превышало среднее арифметическое. Это означает, что в относительно благоприятных условиях увлажнения преимущество получают виды с меньшими значениями интегральных показателей мезофилла и содержания

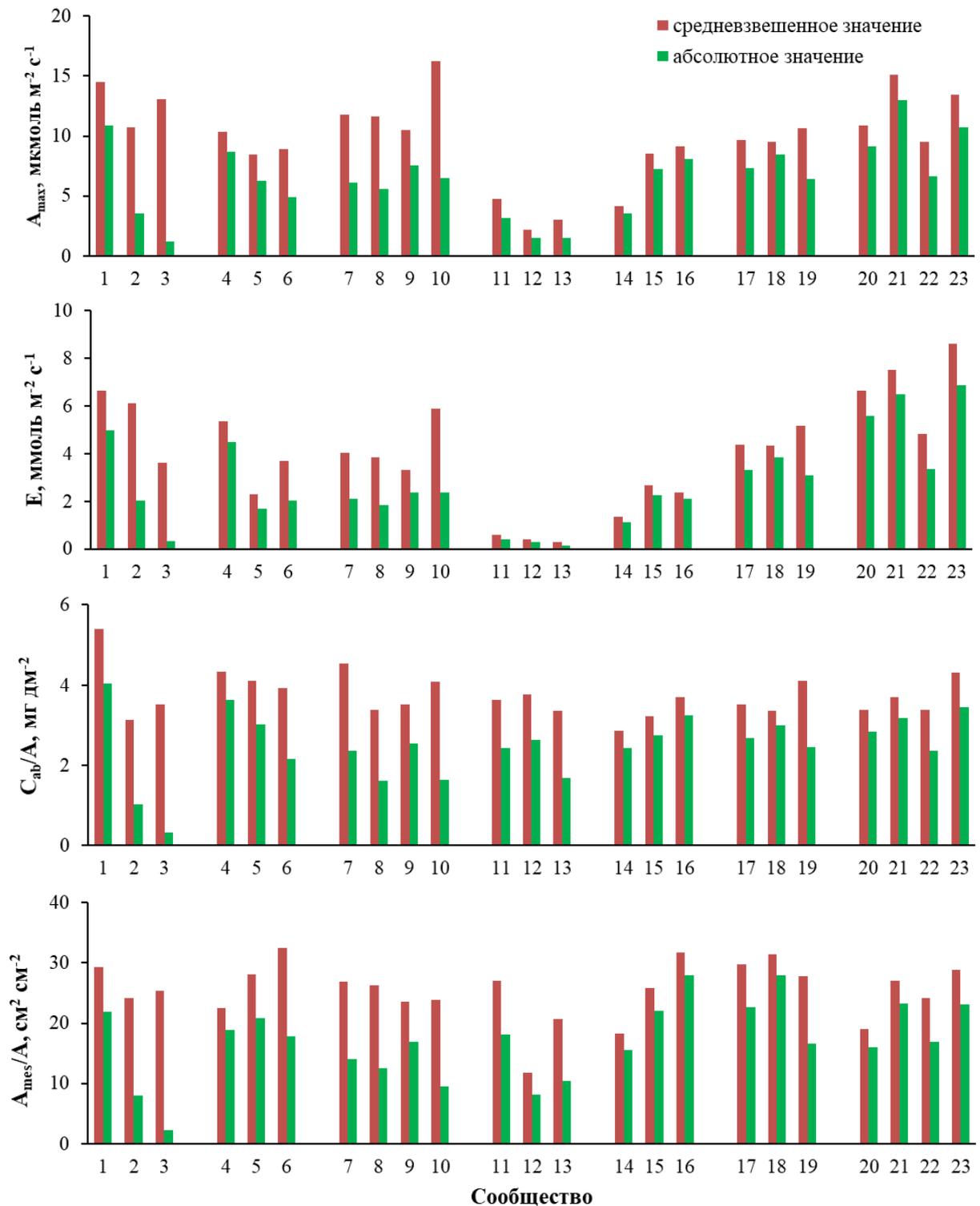
пигментов, что позволяет таким видам сокращать затраты на построение и усложнение структуры листа и направлять больше ресурсов на рост и формирование фитомассы других органов [Poorter, Lambers, 1990; Wright et al., 2001]. Данные функциональные характеристики соответствуют экологической стратегии «быстрого роста» [Chapin et al., 2000; Díaz, Cabido, 2001; Garnier et al., 2004]. При возрастании водного дефицита давление естественного отбора действует, напротив, в сторону увеличения интегральных показателей структуры мезофилла в листе. На наш взгляд, явный сдвиг при смене условий в структурных показателях мезофилла листа при стабильности физиологических параметров показывает, что именно изменение структуры мезофилла листа является одним из наиболее важных механизмов адаптации растений к аридному стрессу, оптимизирующий процессы диффузии газов внутри листа и обеспечивающий необходимый уровень поглощения  $\text{CO}_2$  при усилении аридности климата. Таким образом, функциональные признаки растений могут прояснить механизмы, посредством которых сообщество реагирует на изменение окружающей среды [Lavorel, Garnier, 2002]. Расчет средневзвешенного значения для сообщества является одним из наиболее распространенных подходов к анализу взаимосвязи растительности с окружающей средой [Garnier et al., 2004; Diaz et al., 2004; Wright et al., 2004; Violle et al., 2007; Lavorel et al., 2008]. E. Garnier с соавт. [Garnier et al., 2004] предложили оценивать функциональные свойства сообщества с помощью средневзвешенных значений – community weighted mean (CWM). Взвешенное значение обычно используется для определения направленности процессов фильтрации и оптимальной адаптивной стратегии таксонов в сообществе. Близость к CWM указывает на более высокую приспособленность, а отклонения от этого значения приводят к изменению относительной численности существующих в сообществе видов [Garnier et al., 2004].

Совпадение тенденций в средних и взвешенных значениях подтверждает, что признаки наиболее распространенных видов могут отражать функциональные свойства всего сообщества [Garnier et al., 2004; Castro-Díez, 2012]. Фактически, взвешенные значения функциональных признаков определяются

характеристиками доминирующих и наиболее обильных видов [Garnier et al., 2004; Gillison, 2013; Li et al., 2018; Ivanova et al., 2018a]. Например, для травянистых сообществ было показано, что надземная фитомасса коррелирует с CWM признаков листьев, таких как площадь листа, удельная площадь листа, содержание сухого вещества (LDMC) и содержание азота в листьях [Garnier et al., 2004; Pontes et al., 2007]. Также, в работе [Li et al., 2018] обнаружено, что существуют значительные корреляции между биомассой сообщества и CWM таких признаков как высота растений, содержание азота листа, площадь листа, интенсивность фотосинтеза. Среди них средневзвешенное значение содержания азота было отрицательно связано с биомассой сообщества. Остальные признаки были положительно связаны с биомассой, и именно они являются характерными для стратегии быстрого роста [Chai et al., 2015].

Следует учитывать, что среднее и средневзвешенное значения являются характеристиками листового полога сообщества, однако листовая полог сообщества может иметь разную степень сомкнутости и разное суммарное проективное покрытие (СПП). Следующей группой показателей, характеризующих функциональные свойства на уровне сообщества, были абсолютные значения функциональных параметров в расчете на единицу земной поверхности, занимаемой данным сообществом. Поскольку СПП большинства сообществ было меньше 100%, то абсолютные значения функциональных показателей на единицу площади сообщества были ниже средневзвешенных значений листового полога (Рисунок 33). На рисунке 33 видно, что минимальные значения физиологических показателей –  $A_{max}$  и  $E$  обнаружены в сообществах 11 - 13, в которых отмечено присутствие высокого кустарника абрикоса сибирского, что создает существенное затенение исследуемого травяно-кустарничкового яруса сообщества. Максимальные средневзвешенные значения  $A_{max}$  и  $E$  были найдены в сообществах 1 – ненарушенная крыловоковыльная степь (Курумканский район) с высоким количеством ксерофитных видов и в сообществе 10 – Веничнополынная залежь (Селенгинский) с высокой долей рудеральных видов, отличающихся повышенной фотосинтетической активностью. При этом абсолютные значения показателей на

единицу площади в сообществе 1 вдвое выше, чем в сообществе 10 из-за разницы в СПП.



обозначения показателей см. Таблицу 3; номера сообществ см. Таблицу 1

Рисунок 33 – Средневзвешенные значения функциональных показателей для наиболее обильных видов сообщества и значения в расчете на единицу площади сообщества для 23 изученных степных сообществ Южной Сибири и Монголии

Итак, средневзвешенное значение  $A_{\max}$  и  $E$  характеризует функциональную активность листового полога растительности, а абсолютное значение показателя зависит от СПП сообщества и характеризует функциональную активность целого сообщества в расчете на единицу площади земной поверхности, занимаемой сообществом.

Средневзвешенные значения содержания пигментов в единице площади листа мало различались между сообществами (Рисунок 33), что свидетельствует об универсальном характере пигментного комплекса степных растений. В то же время, абсолютные значения содержания пигментов на единицу площади целого сообщества варьировали намного больше. Максимальное средневзвешенное значение показателя  $A_{\text{mes}}/A$  обнаружено в сообществе 6 – сильно нарушенная степь, оно было равно 32.  $A_{\text{mes}}/A$  – общая поверхность мезофилла, являющаяся границей воздушной и жидкой фаз внутри листа, величина которой важна для адсорбции  $\text{CO}_2$ . Это означает, что в данном сообществе внутренняя поверхность листового полога в 32 раза превышает его внешнюю поверхность. Однако, низкое вследствие перевыпаса СПП сообщества 6 (55%) привело к снижению абсолютного значения  $A_{\text{mes}}/A_{\text{com}}$  почти вдвое. Минимальное средневзвешенное значение показателя  $A_{\text{mes}}/A_{\text{взв}}$  было обнаружено в сообществе 12 – ланцетноосоковая степь, находящаяся по соседству с сосновым лесом в национальном парке Тужиннарс, то есть также испытывающая влияние более высоких ярусов растительности. Для данного сообщества  $A_{\text{mes}}/A_{\text{взв}}$  мало отличалось от  $A_{\text{mes}}/A_{\text{com}}$ .

Минимальные абсолютные значения функциональных показателей  $A_{\max}$ ,  $E$ ,  $C_{\text{ab}}/A$  и  $A_{\text{mes}}/A$  обнаружены в сообществе 3 – сильно нарушенная вспашкой и выпасом ледебуропольная степь с минимальным СПП из всех сообществ (около 9%). Именно низкое СПП обуславливает низкие абсолютные значения функциональных признаков и низкую фитомассу данного сообщества. Таким образом, анализ взвешенных и абсолютных значений признаков сообществ показывает, что функциональные свойства сообщества зависят от условий произрастания и антропогенного нарушения, которые могут влиять и на СПП

листового полога, и на функциональные свойства доминантных и наиболее обильных видов.

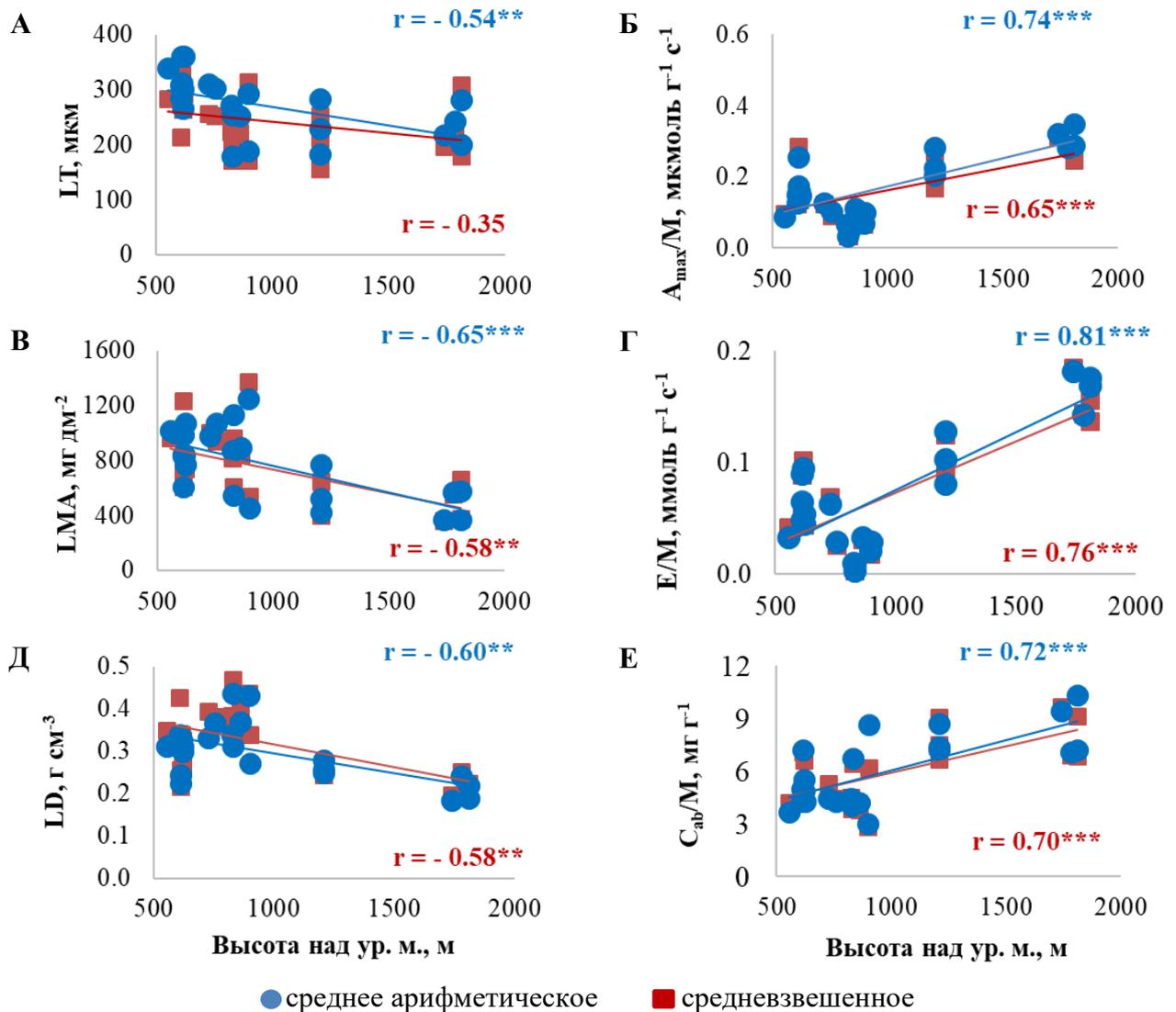
## **5.2 Влияние климатических факторов на функциональные свойства степных сообществ**

Основные различия в климатических условиях изученных районов были обусловлены высотой произрастания. Высотный градиент в Центрально-Азиатском регионе является комплексным отражением большинства факторов окружающей среды. В горах Монголии увеличение влажности климата коррелирует с высотой над уровнем моря при одновременном понижении температуры воздуха [Береснева, 2006]. Поскольку территория Монголии характеризуется большей частью недостаточным увлажнением, даже небольшое увеличение влажности может оказывать существенный эффект на растительность [Ivanov et al., 2022].

Нами выявлена зависимость функциональных свойств изученных сообществ от высоты над уровнем моря (Рисунок 34). Средние арифметические и средневзвешенные значения параметров целого листа – LT, LMA и LD – были отрицательно связаны с увеличением высоты над уровнем моря (Рисунок 34А, В и Д). Это означает, что в горных районах Северной Монголии с увеличением высоты произрастания листья растений становятся более тонкими и менее плотными по сравнению с более засушливыми низкогорными районами Южной Сибири. С увеличением высоты положительно коррелировали средние и средневзвешенные значения физиологических ( $A_{max}/M$  и  $E/M$ ) и биохимических показателей ( $C_{ab}/M$ ) в расчете на единицу массы листа (Рисунок 34Б, Г и Е).

Также с высотой увеличивались абсолютные значения скорости поглощения  $CO_2$ , уровня транспирации и общей поверхности клеток мезофилла на единицу площади всего сообщества (Рисунок 35). При этом, с увеличением высоты также увеличивалось видовое богатство и СПП, снижалась доля ксерофитных видов в сообществе. Возрастание фотосинтетического потенциала сообщества с высотой произрастания объясняется как увеличением суммарного проективного покрытия,

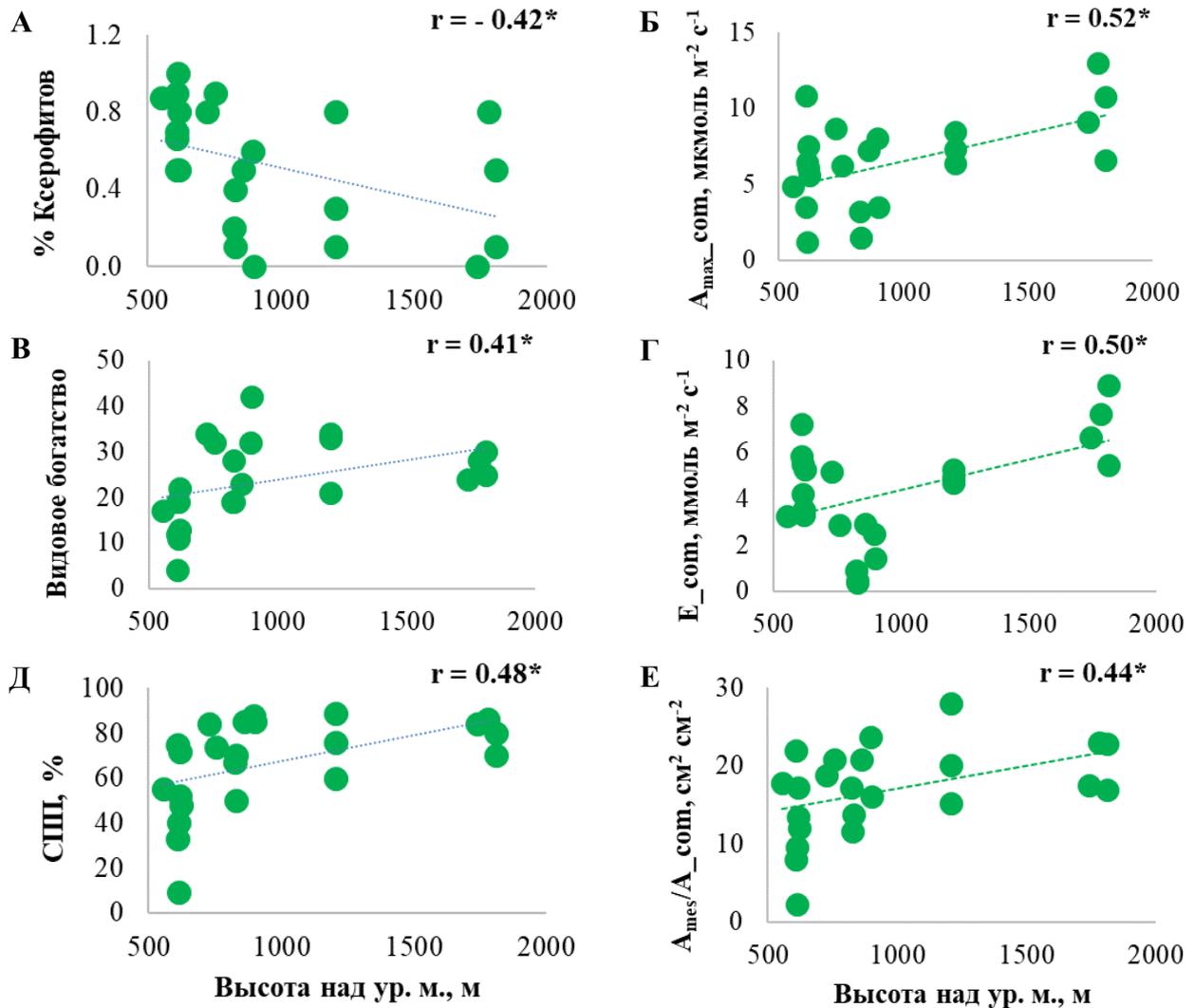
так и увеличением функциональной активности наиболее обильных видов (Рисунок 35А, В и Д).



обозначения показателей см. Таблицу 3; r – коэффициент корреляции,  $^{**}p \leq 0.01$ ,  $^{***}p \leq 0.001$

Рисунок 34 – Связь арифметических и средневзвешенных для сообщества значений функциональных параметров с высотой над уровнем моря

Учитывая, что с увеличением высоты над уровнем моря снижается доля ксерофитных видов в сообществе (Рисунок 35) и, соответственно, повышается доля мезофитных видов, то полученные закономерности морфологических изменений можно связать с повышением влажности в более высоких районах Северной Монголии.



обозначения показателей см. Таблицу 3;  $r$  – коэффициент корреляции, \*  $p \leq 0.05$

Рисунок 35 – Зависимость функциональных свойств сообщества от высоты над уровнем моря

Высотные градиенты часто используются для количественной оценки того, как признаки растений реагируют на абиотические и биотические изменения окружающей среды. Исследования, в которых сравнивают растения, расположенные на разных высотах на отдельных склонах или горных хребтах, дают важную информацию о закономерностях адаптации листьев [Birmann, Körner, 2009; Ivanov et al., 2022]. Высотный градиент отражает совместное воздействие температурного и водного факторов [Körner, 2007; De Frenne et al., 2013] и влияет на изменение функциональных признаков растений [Körner, 2007], он и их экологические стратегии [Violle et al., 2007; Sides et al., 2014]. Хотя высотный диапазон некоторых видов часто составляет всего несколько сотен метров, можно

наблюдать заметные различия в фенологии, морфологии, физиологии и анатомии растений [Körner, 2003]. В некоторых работах показано, что с высотой над уровнем моря происходит увеличение сухой массы единицы площади листа (LMA) и содержания азота в единице площади листа [Midolo et al., 2019]. Аналогичным образом, в других работах обнаружена связь между LMA и высотой над уровнем моря, что отражает увеличение числа мелких клеток на единицу площади листа у видов, произрастающих при более низких температурах [Atkin et al., 2006; Poorter et al., 2009; Ryankov et al., 1999]. В горах Монголии, напротив, показано снижение толщины листа с высотой, а также показана положительная связь между высотой над уровнем моря и содержанием фотосинтетических пигментов на внутривидовом уровне для *Prunus sibirica* [Ivanov et al., 2022]. В этой работе продемонстрирована трансформация пигментного комплекса листьев абрикоса сибирского, когда с увеличением высоты произрастания линейно возрастает содержание хлорофиллов (прежде всего, хлорофилла b) в листе. Также обнаружена обратная корреляция интенсивности фотосинтеза на единицу массы листа ( $A_{max}/M$ ) с объемной плотностью листа (LD). В других работах также показано, что при увеличении высоты над уровнем моря возрастает содержание хлорофиллов в единице площади листа [Ciu et al., 2018; Li et al., 2019]. Известно, что структура листа влияет на содержание пигментов [Воронин и др., 2003; Иванов и др., 2013; Poorter et al., 2019]. Содержание хлорофиллов тесно связано с максимальной скоростью карбоксилирования [Qian et al., 2019]. Это подтверждает существенное влияние высоты произрастания на фотосинтетический аппарат растений.

Другой характеристикой условий произрастания может служить доля ксерофитных видов в сообществе, что согласно принципам фитоиндикации, характеризует уровень водного дефицита в конкретном сообществе. Среднее арифметическое и средневзвешенное значение морфологических параметров (LT и LMA) были положительно связаны с долей ксерофитов (Рисунок 36А и Б). Толщина листа возрастала в среднем от 180 мкм в сообществах с долей ксерофитов менее 20% (сообщества 11, 12 и 14 в Селенгинском районе) до 300-350 мкм в сообществах с долей ксерофитов более 80% (сообщества номер 1, 4-8 в

Курумканском, Баргузинском и Селенгинском районах). Соответственно, значения LMA увеличивались с 500 мг/дм<sup>2</sup> до 1000 мг/дм<sup>2</sup>.

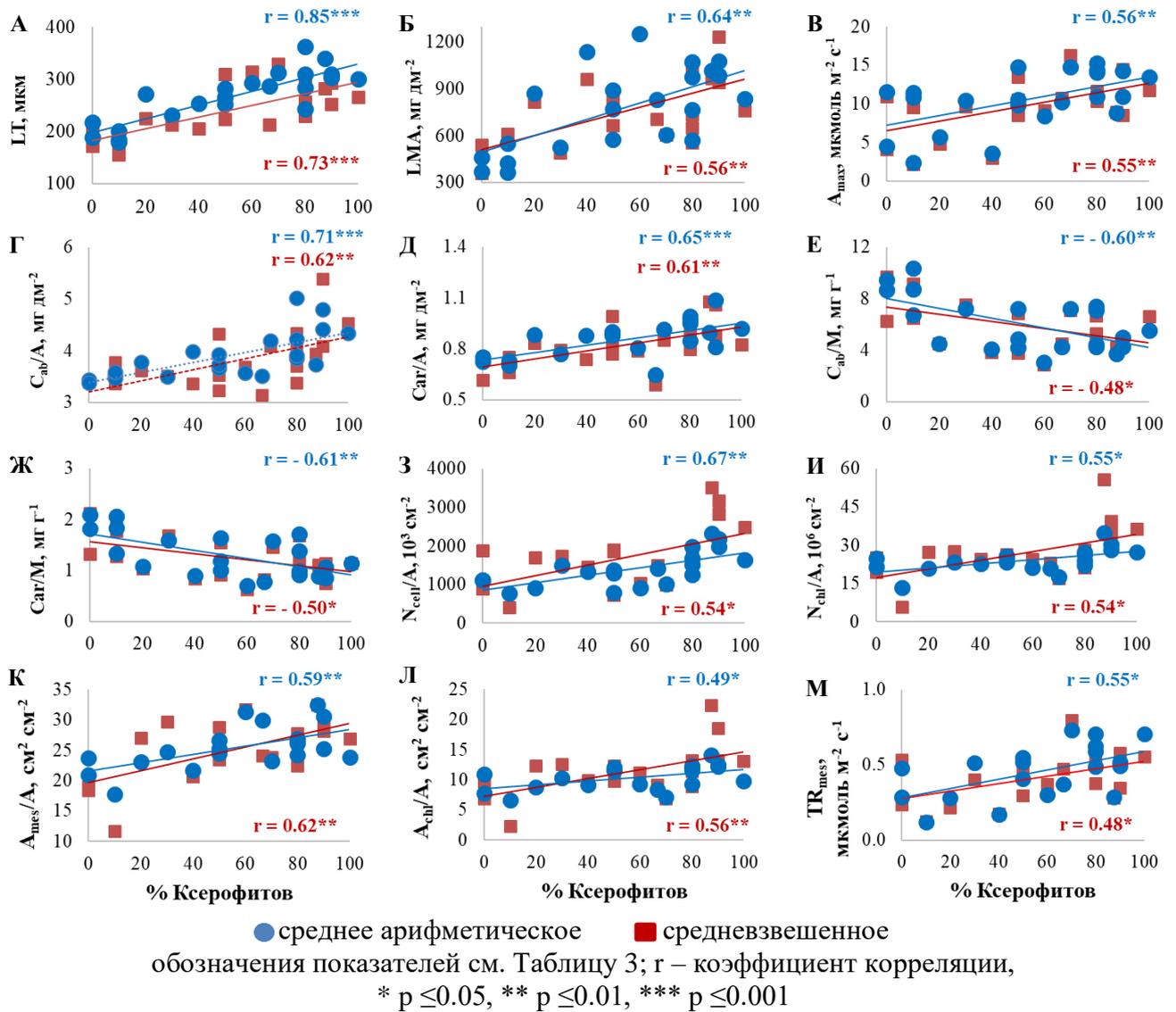


Рисунок 36 – Зависимость функциональных показателей сообществ от доли ксерофитов в общем числе видов сообщества

При этом, коэффициенты корреляции были выше для средних арифметических значений по сравнению со средневзвешенными, это означает, что внешние морфологические показатели листа имеют не только тесную связь с физиологической адаптацией к условиям среды, но и отражают влияние других факторов, например, филогенетического происхождения вида или антропогенной трансформации, определяющейся в нашем случае интенсивностью выпаса скота, механической устойчивостью листьев к поеданию и вытаптыванию. Нами выявлена отрицательная связь содержания хлорофиллов и каротиноидов на единицу массы

листа –  $C_{ab}/M$  и  $Car/M$  (Рисунок 36Е и Ж) с увеличением доли ксерофитных видов в сообществе. Так, содержание хлорофиллов на единицу листовой массы снижалось в два раза с 8 мг/г в сообществах 17-18 с кустарником *Dasiphora parvifolia* района Бор-Нур до 4 мг/г в сообществах 4-9 настоящей степи Баргузинского и Селенгинского района. Данная закономерность снижения концентрации пигментов в единице массы листа у ксерофитов известна из литературы [Попова и др., 1984; Буинова, 1987; Воронин и др. 2003; Слемнев и др., 2012; Иванов и др., 2008, 2013; Valladares et al., 2012] и связана с увеличением доли нефотосинтетических (гетеротрофных) тканей в листе, выполняющих защитную, проводящую и опорную функцию [Ivanova et al., 2018a, 2019; Borsuk, Brodersen, 2019]. Данные структурные перестройки листьев ксерофитов необходимы для адаптации к водному стрессу, повышения механической прочности, сокращения транспирационных потерь и повышения эффективности использования воды в более аридных условиях [Иванов и др., 2004б; 2008; Esteban et al., 2015; Ivanova et al., 2019; He et al., 2022; Jamroh et al., 2023].

Обнаружена положительная связь средних и взвешенных значений интенсивности фотосинтеза ( $A_{max}$ ) с долей ксерофитов (Рисунок 36В). Интенсивность фотосинтеза возрастала от 5  $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$  в сообществах 11-13 Селенгинского района (заповедник «Тужиннарс») до 10  $\mu\text{моль м}^{-2} \text{с}^{-1}$  в сообществах 4-10 Баргузинского и Селенгинского (с. Шамар) района. Увеличение фотосинтетической способности листьев у ксерофитов может быть связано как с увеличением количества пигментов в единице площади листа, так и с развитием ассимиляционной поверхности хлоропластов и мезофилла (Рисунок 36). Содержание пигментов на единицу площади листа –  $C_{ab}/A$  и  $Car/A$  положительно коррелировало с долей ксерофитов (Рисунок 36Г и Д). Средние и взвешенные значения интегральных параметров мезофилла –  $N_{chl}/A$ ,  $A_{mes}/A$  и  $A_{chl}/A$  также были положительно связаны с долей ксерофитов среди изученных сообществ (Рисунок 36И, К и Л). При этом, в отличие от морфологических показателей целого листа, для структуры мезофилла корреляции взвешенных значений с высотой произрастания были выше, чем для средних значений. Это означает направленное

действие естественного отбора в сторону более высоких значений интегральных показателей мезофилла с увеличением высоты произрастания.

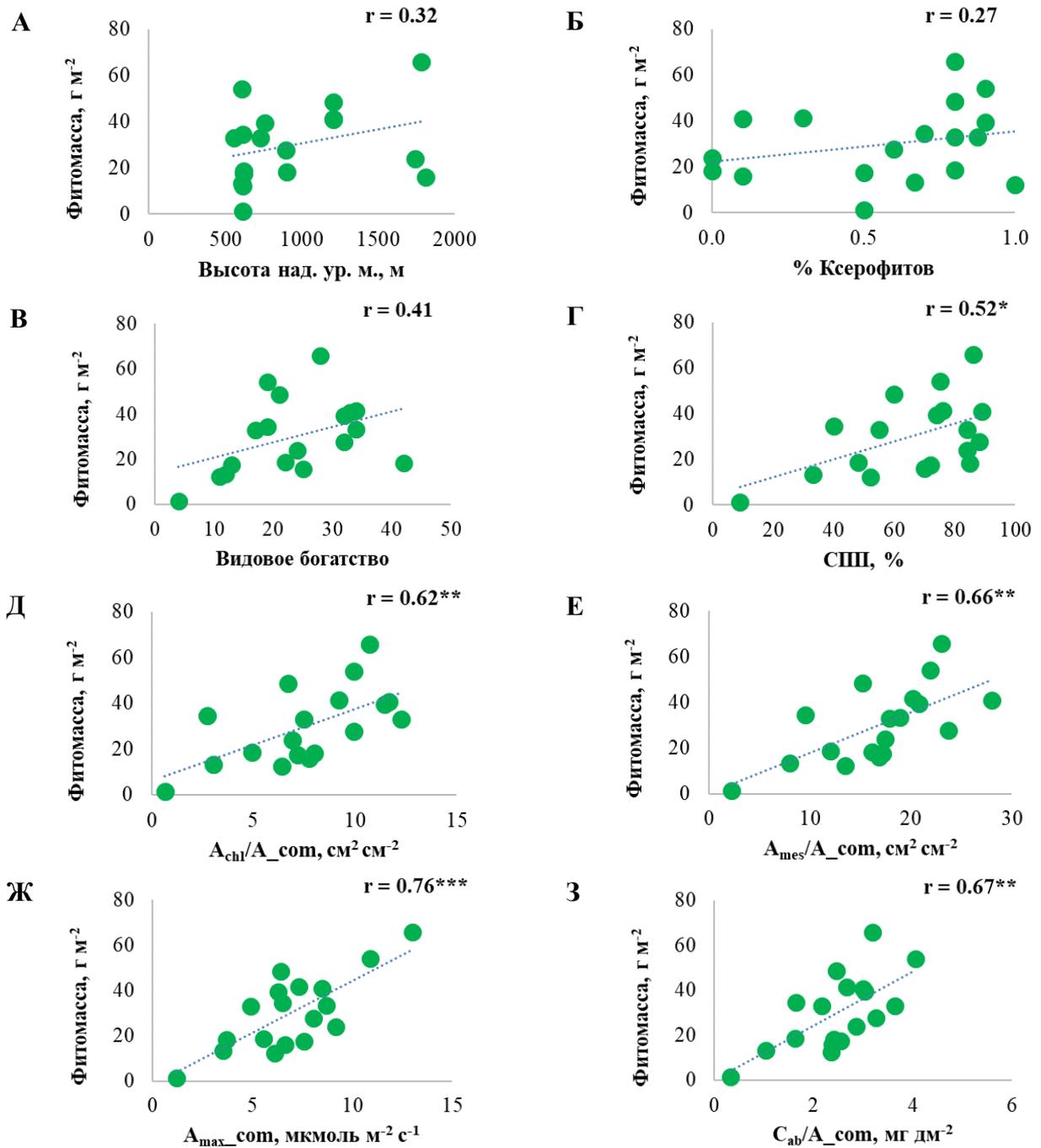
Известно, что у ксерофитов из более сухих мест характерным признаком листьев к недостатку влаги является редукция листовой пластинки, большая толщина листа, многослойность и плотная сомкнутость тканей, [Гамалей, Шийревдамба, 1988; Зверева, 2000; Galmes et al., 2012]. Во многих исследованиях обнаружено увеличение LMA и толщины листа как у C<sub>3</sub>-, так и у C<sub>4</sub>-растений в условиях засухи [Niinemets, 2001; Lavorel et al., 2008; Ivanova et al., 2018a, 2019]. Также выявлено увеличение доли нефотосинтетических тканей у степных растений в засушливых условиях [Гамалей, 1984; Воронин и др., 2003; Иванов и др., 2004аб, 2008]. Все эти особенности структуры листа отражаются в первую очередь на фотосинтезе. Одним из главных ограничений фотосинтеза является сопротивление мезофилла диффузии CO<sub>2</sub> [Terashima et al., 2011; Flexas et al., 2012]. Сопротивление диффузии определяется параметрами листа, такими как толщина листа, плотность и сухая масса на единицу площади листа [Terashima et al., 2001; Tosens et al., 2012]. Например, толстые листья выигрывают от минимизации сопротивления в газовой фазе, при этом площадь поверхности хлоропластов на единицу площади ( $S_p/S$ , м<sup>2</sup>/м<sup>2</sup>) увеличивается за счет наличия нескольких слоев мелких палисадных клеток [Terashima et al., 2011]. У склерофитов мезофильное сопротивление больше всего зависит от скорости диффузии CO<sub>2</sub> через поверхность хлоропластов и толщины клеточной стенки мезофилла [Tosens et al., 2012]. В работе [Reich et al., 1997] показано, что фотосинтез и дыхание увеличиваются с уменьшением продолжительности жизни листьев, увеличением содержания азота в листьях и площади единицы массы листьев (SLA). В исследовании Л.А. Ивановой с соавторами (2018b) показано, что травянистые ксерофиты характеризуются более высокими значениями интенсивности фотосинтеза ( $A_{max}$ ) и общей поверхности мембран клеток ( $A_{mes}/A$ ) по сравнению с мезофитами. Изменения средневзвешенных признаков листьев вдоль градиента освещенности и дефицита влаги указывало на замену видов с тонкими листьями и низкими значениями LMA и  $A_{mes}/A$  на виды с более толстыми листьями, высокими значениями LMA и  $A_{mes}/A$ .

Те же тенденции вдоль градиента водного дефицита и освещенности были показаны и на уровне сообществ [Юдина, 2018; Ivanova et al., 2018a].

### **5.3 Связь фотосинтетической продуктивности степных сообществ с интегральными функциональными параметрами листового полога**

Принято считать, что надземная биомасса травянистой растительности может использоваться для оценки чистой первичной продуктивности экосистем, как это было показано в степях умеренного пояса [Scurlock et al., 2002; Ivanova et al., 2018a]. Проведенные исследования позволили проанализировать связь между надземной фитомассой сообщества и его функциональными свойствами. Учитывая зависимость фитомассы от типа растительности, мы провели анализ только степных сообществ, исключив из анализа сообщества с присутствием высоких кустарников и деревьев (сообщества 11-13) и луговое сообщество (сообщество 23). Надземная фитомасса не была связана с видовым богатством и долей ксерофитных видов в сообществе и не зависела от высоты сообщества над уровнем моря. Обнаружена слабая связь с суммарным проективным покрытием (СПП) сообщества (Рисунок 37В). Намного большую корреляцию, чем с СПП, фитомасса сообщества показала с абсолютными значениями интегральных показателей мезофилла, максимального поглощения  $\text{CO}_2$  и содержания хлорофиллов на единицу площади сообщества (Рисунок 37Д и З).

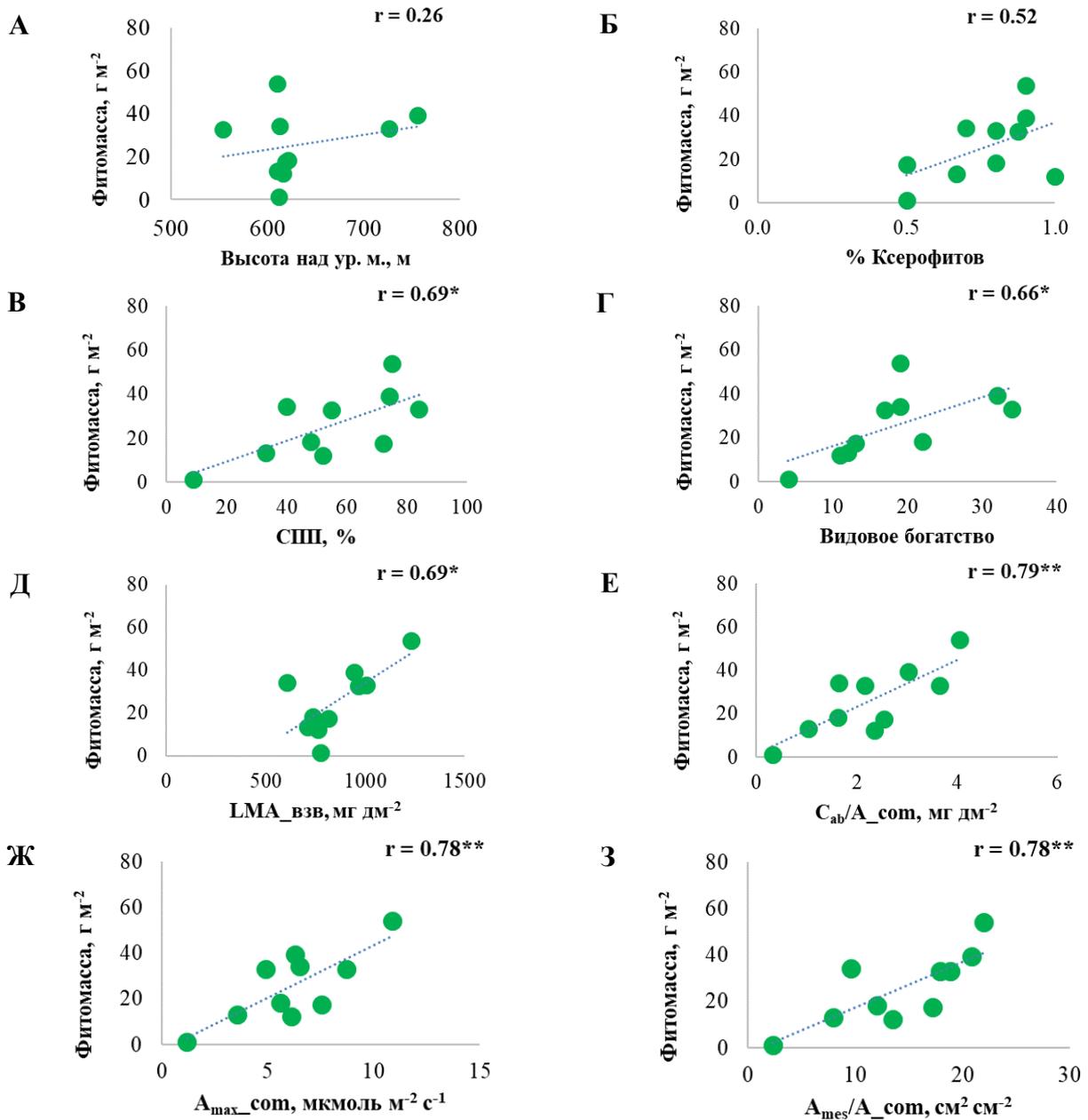
Учитывая возможное влияние на сообщества высоты произрастания, мы также провели анализ связи функциональных свойств с продуктивностью для 10 растительных сообществ из трех географических районов с одинаковой высотой над уровнем моря (550-750 м) (Рисунок 38) – Курумканский, Баргузинский и Селенгинский аймак. Нами обнаружено, что надземная фитомасса в данном ряду сообществ имела положительную корреляцию с СПП и видовым богатством (Рисунок 38В и Г). При этом продуктивность сообществ также коррелировала со средневзвешенным значением LMA и с абсолютным числом хлоропластов на единицу площади сообщества.



обозначения показателей см. Таблицу 3;  $r$  – коэффициент корреляции,  
 $*$   $p \leq 0.05$ ,  $**$   $p \leq 0.01$ ,  $***$   $p \leq 0.001$

Рисунок 37 – Зависимость фитомассы травяного сообщества от экологических условий и функциональных свойств сообществ

Однако, в значительно большей степени фитомасса сообщества зависела от абсолютных значений внутрилистовой ассимиляционной поверхности ( $A_{mes}/A_{com}$ ,  $A_{chl}/A_{com}$ ) и фотосинтетической способности листового полога в расчете на единицу площади земной поверхности, занимаемой сообществом (Рисунок 383).

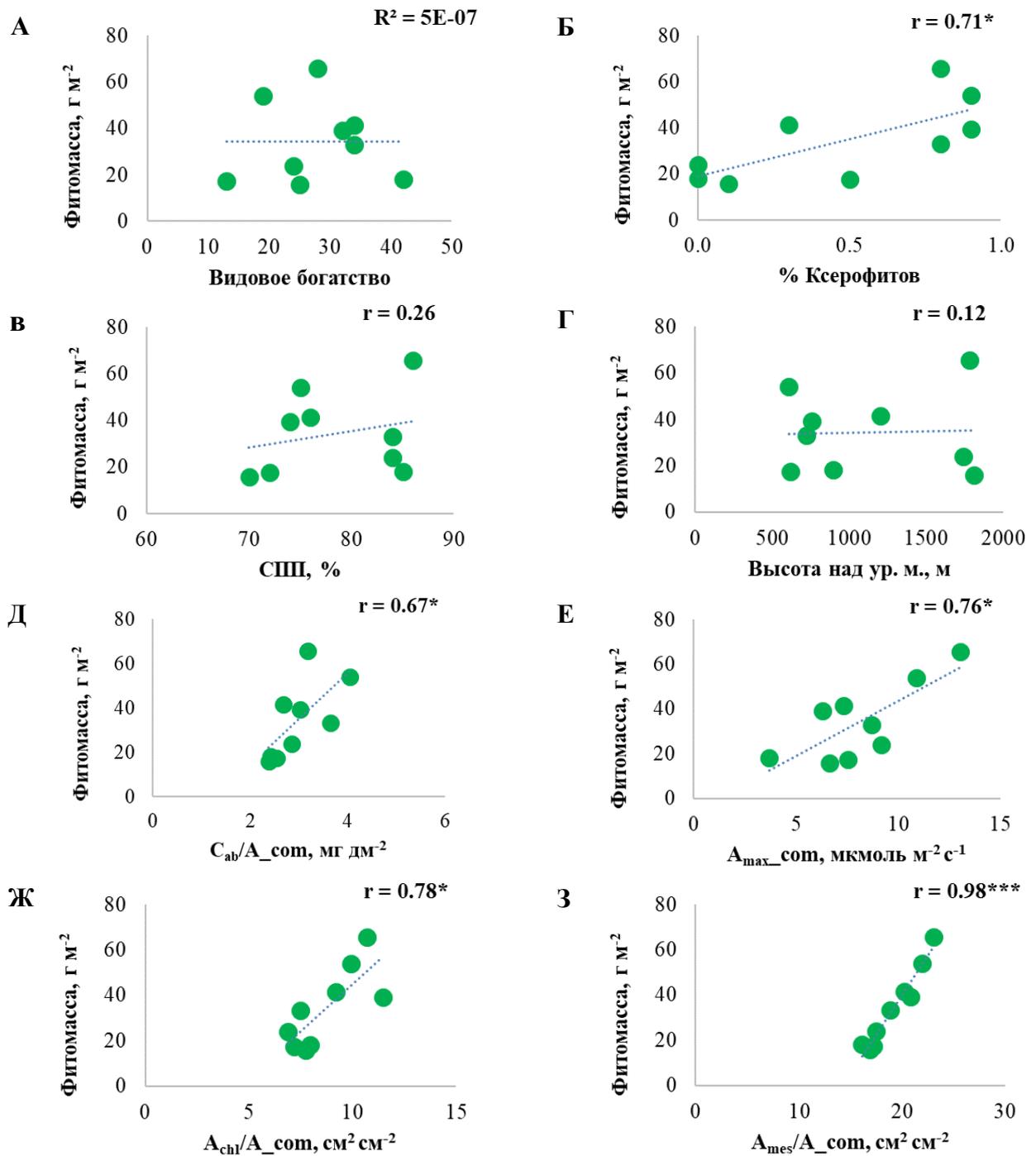


обозначения показателей см. Таблицу 3;  $r$  – коэффициент корреляции,  
 $*$   $p \leq 0.05$ ,  $**$   $p \leq 0.01$ ,  $***$   $p \leq 0.001$

Рисунок 38 – Связь между продуктивностью и функциональными свойствами для 10 травяных сообществ, находящихся на одинаковой высоте над уровнем моря (550-750 м)

Мы провели анализ 9 степных сообществ с примерно одинаковым СПП 70-85% (Рисунок 39). Для этих сообществ не выявлено связи с видовым богатством и высотой над уровнем моря. Нами обнаружено, что при одинаковом проективном покрытии надземная фитомасса сильно и положительно коррелировала с фотосинтетической активностью и внутренней ассимиляционной поверхностью

листового полога сообщества (Рисунок 39). Особенно тесная связь с продуктивностью степного сообщества выявлена для общей поверхности мезофилла на площадь земной поверхности –  $A_{mes}/A_{com}$  (Рисунок 39З).



обозначения показателей см. Таблицу 3;  $r$  – коэффициент корреляции,  
\*  $p \leq 0.05$ , \*\*  $p \leq 0.01$ , \*\*\*  $p \leq 0.001$

Рисунок 39 – Связь между функциональными свойствами сообществ и надземной фитомассой для 9 степных сообществ с близким проективным покрытием листового полога

Известно, что на уровне вида продуктивность отдельных растений часто зависит от активности фотосинтетического аппарата, особенно при сравнении видов в контрастных условиях среды. Так, при сравнении растений ветландов в гумидном и семи-аридном климате [Ronzhina et al., 2019] обнаружено, что биомасса растений положительно коррелирует с площадью листьев и с максимальной интенсивностью фотосинтеза на единицу площади листа. Для деревьев также обнаружено, что биомасса ствола у березы положительно коррелирует с площадью листа [Мигалина и др., 2009]. В исследовании Г.К. Зверевой [Зверева, 2005] выявлено, что изменение надземной фитомассы побегов у *Galega orientalis* в течение сезона связано с показателями фотосинтетического аппарата.

Однако, на уровне сообществ таких исследований еще крайне мало. Во многих работах показано, что надземная фитомасса коррелирует со взвешенными значениями (CWM) признаков листьев, таких как площадь листа (LA), площадь единицы массы листьев (SLA), содержание сухого вещества (LDMC) и содержание азота в листе (LNC) [Garnier et al., 2004; Pontes et al., 2007; Lavorel et al., 2011; Gornish, Prather, 2014]. Например, в травяных сообществах была выявлена отрицательная связь надземной фитомассы с SLA [Garnier et al., 2004], но положительная – с интенсивностью фотосинтеза [Gornish, Prather, 2014] и, в большей степени, с LNC [Pontes et al., 2007]. В альпийских луговых сообществах [Li et al., 2018] показано, что с фитомассой положительно коррелируют средневзвешенные значения признаков листьев – площадь листа и интенсивность фотосинтеза. В исследовании степного, лесного и лугового фитоценозов [Ivanova et al., 2018a] показана положительная связь надземной фитомассы травяного сообщества со средневзвешенными и абсолютными значениями фотосинтетической способности и общей поверхности мезофилла в расчете на единицу площади сообщества.

Таким образом, во всех вариантах анализа – всех сообществ, сообществ с одинаковой высотой над уровнем моря, сообществ с одинаковым СПП, нами выявлена тесная связь надземной фитомассы с абсолютными значениями внутрилистовой ассимиляционной поверхности и максимального уровня

поглощения  $\text{CO}_2$  на единицу площади сообщества. Полученные результаты означают, что продуктивность травяного степного сообщества зависит не только от проективного покрытия, но и от функциональных свойств доминирующих и наиболее обильных видов. Преобладание видов с большей ассимиляционной поверхностью и фотосинтетической активностью листьев способствует увеличению продуктивности сообщества.

#### **5.4 Зависимость функциональных свойств сообществ от степени антропогенной трансформации**

Антропогенное нарушение является одним из важнейших факторов, влияющих на растительное сообщество. В наших исследованиях были изучены закономерности изменений функциональных параметров сообществ в зависимости от степени антропогенной трансформации, в основном вызванной выпасом животных и, в меньшей степени, вспашкой (сообщества 6 и 10). Степень нарушенности сообщества оценивали по коэффициенту антропогенной трансформации (КАТ), представляющему собой отношение ПП дигрессионно активных и рудеральных видов к СПП сообщества (см. Главу 2).

При анализе всех изученных сообществ нам не удалось обнаружить связи между продуктивностью сообщества и степенью антропогенной трансформации. С увеличением КАТ было отмечено снижение СПП и видового богатства (Рисунок 40Б и В). Антропогенное нарушение влияло на разные показатели сообществ –на средние, средневзвешенные и абсолютные значения функциональных признаков.

Некоторые исследования продемонстрировали возможность использования ростовых, морфологических, физиологических показателей для определения функциональных свойств видов растений на пастбищах. Высота растений хорошо предсказывает реакцию на выпас, величина биомассы отражает конкурентоспособность растений. Морфологические и анатомические черты листьев такие как SLA, площадь и плотность листа, могут быть использованы для оценки реакции на выпас и определения экологической стратегии растений.

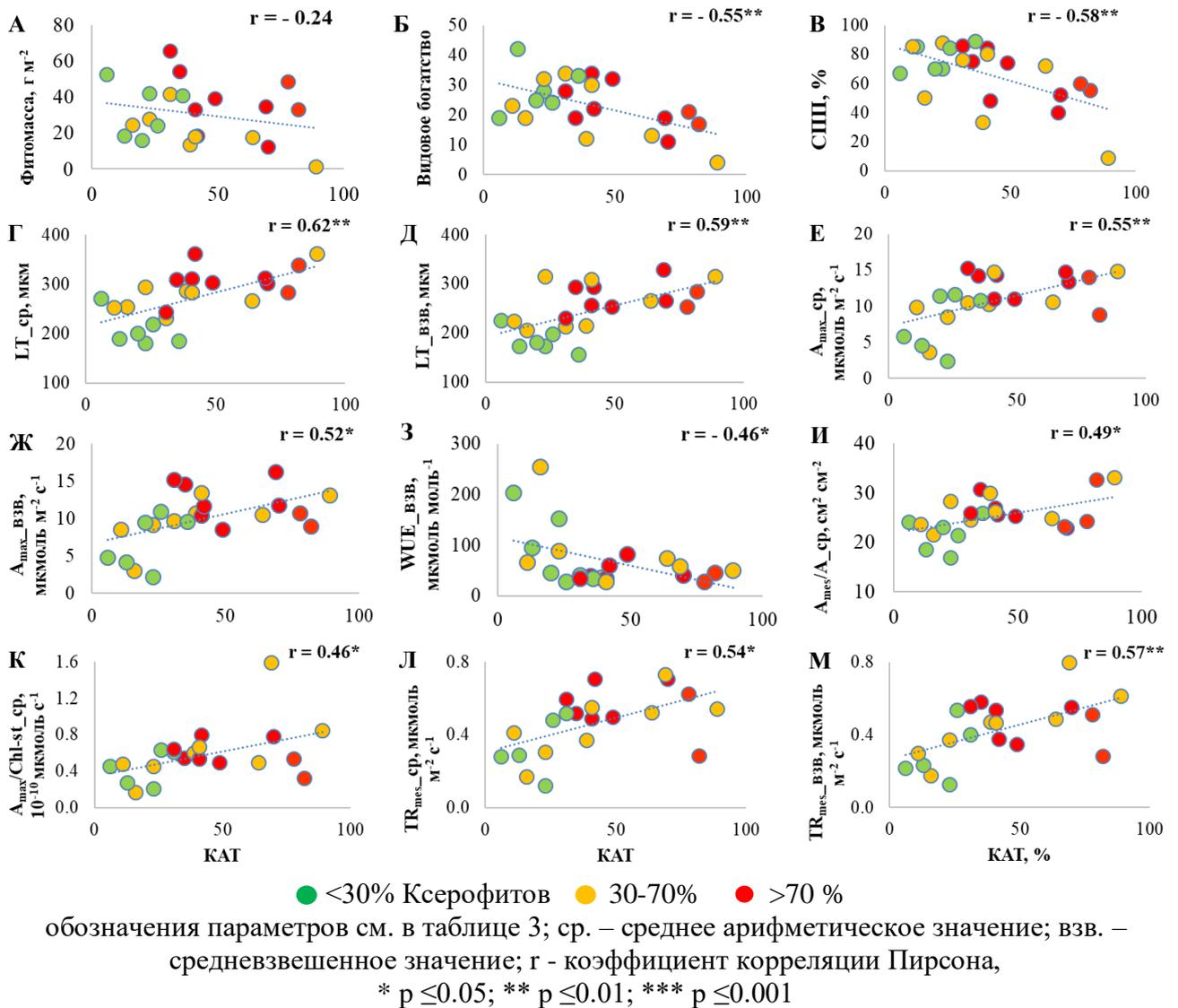


Рисунок 40 – Связь функциональных свойств изученных сообществ с коэффициентом антропогенной трансформации (КАТ)

Наше заключение о смене видов с другими функциональными свойствами при антропогенном нарушении хорошо согласуется с имеющимися представлениями о пастбищной трансформации. Хорошо известно, что растения с разными экологическими стратегиями или разной дигрессионной активностью получают преимущество на разных стадиях сукцессии фитоценозов. Сукцессия под воздействием выпаса обычно проходит по следующему пути: 1) стадия первичных (нативных) доминантов, 2) замена первичных доминантов кодоминантами (вторичные, пастбищные доминанты), 3) стадия рудеральных растений [Гунин, Востокова, 1989]. Похожая классификация предложена McIntyre и Lavorel [McIntyre, Lavorel, 1994]. Они идентифицировали на Австралийских пастбищах три

группы видов в отношении устойчивости к уровню нарушения: (1) неустойчивые виды нативных таксонов, (2) устойчивые виды экзотических (новых) и нативных таксонов, встречающиеся как в нарушенных, так и в ненарушенных местах, (3) специализированные к нарушению, в основном экзотические виды, коррелирующие с высоким уровнем нарушения.

Таким образом, на первой стадии пастбищной дигрессии, при слабой степени нарушенности, преобладают нативные доминанты, представленные многолетними травами и кустарниками коренных степных сообществ. Таксономический состав этой группы разнообразен, но в нее входит большая часть злаков и видов рода *Allium*. Большая часть вторичных пастбищных доминантов в условиях умеренного нарушения – это крупные травянистые многолетники, а также кустарники и полукустарники. Большинство рудеральных видов растений центральноазиатских степей являются однолетними растениями и стержнекорневыми многолетниками, и их доля увеличивается на стадии перевыпаса. Действительно, рудеральные растения отличаются более высокой фотосинтетической способностью листьев, большими значениями интегральных показателей мезофилла и меньшей WUE по сравнению с доминантами ненарушенных сообществ [Pyankov et al., 1998; Иванов и др., 2004б].

Известно, что антропогенное воздействие (выпас, скашивание), так же, как и засуха, может значительно влиять на продуктивность растений [Grime, 1998; Pyankov et al., 1998; Reich et al., 2003; Asner et al., 2004]. Важно разделить влияние этих факторов и оценить вклад каждого из них в фитомассу сообществ. В настоящее время существует довольно мало данных о совместном воздействии засушливости и выпаса скота на растения [Hunt, 2010; Havstad et al., 2008; Xie et al., 2018; Ivanov et al., 2018]. Например, в работе [Ivanov et al., 2018] для трех доминантных видов в степных сообществах Гоби – *Artemisia frigida*, *Stipa krylovii* и *Kochia prostrata* было показано, что оба фактора оказывают существенное влияние на продуктивность растений. У этих видов воздействие выпаса вызывало снижение доли сухого вещества в листе и эффективности использования воды (WUE), но не влияло на LMA, интенсивность фотосинтеза и содержание пигментов.

В наших исследованиях увеличение антропогенного нарушения и усиление засушливости условий совпадали, что видно на рисунке 40. Сообщества с низкой долей ксерофитных видов в сообществе располагались, как правило, в левой части графика, где КАТ минимальный. Напротив, в правой части графика, где высокие значения КАТ, располагались сообщества с высокой долей ксерофитов. Известно, что усиление нарушения в результате выпаса в степных экосистемах может приводить к возрастанию водного дефицита и даже к опустыниванию [Гунин, Востокова, 2000; Fernandez-Gimenez, Allen-Diaz, 2000; Гунин и др., 2003, 2009, 2014; Бажа и др., 2008, 2015; Vazha et al., 2016]. Это происходит в результате вытаптывания и поедания фитомассы животными, снижения СПП растительного покрова при чрезмерном выпасе животных [Микляева и др., 2004, 2005; Гунин и др., 2003, 2015; Казанцева и др., 2015; Бажа и др., 2015, 2022].

Таким образом, нами показано, что увеличение степени антропогенной трансформация растительного покрова приводило не только к снижению количества видов в сообществе и их суммарного проективного покрытия, как это было неоднократно показано во многих исследованиях, но и к появлению видов с другими функциональными свойствами. При увеличении КАТ в сообществе начинали преобладать виды с большей толщиной листа, большей площадью поверхности мезофилла и более высокой интенсивностью фотосинтеза, что при умеренной степени трансформации компенсировало негативное влияние нарушения на продуктивность травяного сообщества.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследований выявили большое разнообразие функциональных параметров степных растений Центрально-Азиатского региона, которое зависело от целого ряда факторов. Выявлены факторы, влияющие на варьирование функциональных показателей растений на внутривидовом и межвидовом уровнях. Многомерный анализ по методу главных компонент (Таблица 10 и Рисунок 41) показал, что два главных фактора, выделенные при анализе, могут объяснить 55% общего варьирования признаков. Анализ координат переменных на основе корреляций показал, что фактор 1 в основном был связан с климатом, основные особенности которого были связаны с географической широтой и высотой над уровнем моря. Фактор 1 был наиболее тесно связан с физиологическими характеристиками растений - интенсивностью фотосинтеза и транспирации, числом клеток и хлоропластов.

Таблица 10 – Результаты анализа по методу главных компонент: факторные координаты переменных на основе корреляций

Показатель	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
LD	- <b>0.67</b>	- 0.24	- 0.17
LMA	- 0.36	- 0.32	- <b>0.76</b>
A <sub>max</sub> /M	<b>0.81</b>	0.49	0.13
A <sub>max</sub>	<b>0.67</b>	- 0.34	- <b>0.56</b>
E/M	<b>0.66</b>	<b>0.60</b>	0.22
E	<b>0.57</b>	<b>0.60</b>	- 0.19
WUE	- 0.40	- <b>0.54</b>	0.15
C <sub>ab</sub> /A	0.07	- 0.17	- 0.35
C <sub>ab</sub> /M	<b>0.50</b>	0.22	- <b>0.66</b>
V <sub>cell</sub>	0.44	- 0.41	- 0.11
N <sub>cell</sub> /A	- <b>0.54</b>	<b>0.60</b>	- 0.20
N <sub>chl</sub> /A	- <b>0.54</b>	<b>0.69</b>	- 0.21
A <sub>mes</sub> /A	- 0.32	<b>0.61</b>	- 0.37
A <sub>chl</sub> /A	- <b>0.50</b>	<b>0.73</b>	- 0.17
* Высота над ур.м.	0.34	0.36	0.37
* Широта	- 0.33	- 0.13	- 0.40
*%Ксерофитов	0.00	0.19	- 0.59
*КАТ	0.18	0.24	- 0.29
*СФТЛ	0.18	- 0.15	0.25

Второй фактор был также связан с высотой над уровнем моря, но при этом также и с антропогенным нарушением. Фактор 2 коррелировал с транспирационными потерями, эффективностью использования воды и интегральными показателями мезофилла. Ряд переменных был тесно связан со

структурно-функциональным типом листа (СФТЛ), выделенным по таксономическому положению (однодольные, двудольные) и типу строения мезофилла (дорзовентральный, изопалисадный, суккулентный). Такими переменными были толщина листа, объем клетки, скорость переноса  $\text{CO}_2$  через поверхность мезофилла и хлоропласта, фотосинтетическая активность хлоропласта, которые мало зависели от условий среды.

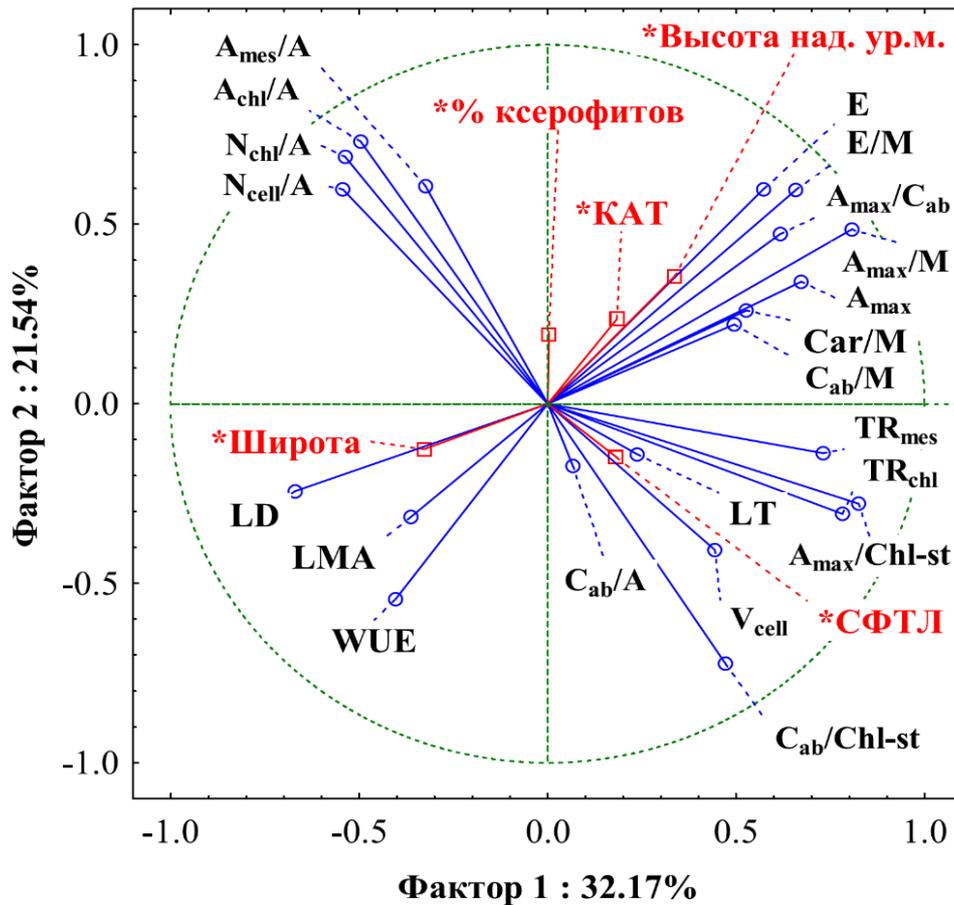


Рисунок 41. Результаты анализа по методу главных компонент для степных травянистых  $\text{C}_3$  растений Южной Сибири и Северной Монголии

Полученные зависимости функциональных показателей растений от климата и антропогенного нарушения проявлялись также и на уровне свойств растительных сообществ. В результате исследований 23 степных сообществ нами показано функциональные свойства степного травяного сообщества, включая его продуктивность, зависят от свойств доминантных и наиболее обильных видов. На основании полученных результатов, нами были сделаны следующие выводы:

## ВЫВОДЫ

1. Выявлено большое разнообразие значений функциональных параметров растений степей Южной Сибири и Северной Монголии. Максимальное межвидовое варьирование обнаружено для толщины листа и размеров клетки мезофилла, минимальный уровень различий между видами отмечен для показателей хлоропластов и отношения форм пигментов. Климат района исследований в большей степени влиял на интегральные показатели структуры мезофилла и фотосинтетическую способность растений, чем на морфологические параметры целого листа и размеры клеток.
2. Внутривидовое варьирование зависело от признака. Такие структурные признаки как толщина листа, размеры клеток мезофилла и число хлоропластов в клетке мало изменялись внутри вида в зависимости от условий среды, в то время как число и поверхность клеток и хлоропластов в единице площади листа отличались высоким варьированием. Внутривидовой уровень варьирования фотосинтетической способности и содержания пигментов превышал межвидовые различия, что подтверждает преимущественное влияние условий среды на функциональную активность листьев по сравнению с филогенетическими факторами.
3. Направление внутривидовых изменений функциональных показателей в ответ на изменение условий среды зависело от экологических свойств вида и его роли в сообществе. Виды-доминанты ненарушенных степных сообществ обнаружили снижение интегральных показателей мезофилла при антропогенном нарушении, в то время как виды, более обильные в трансформированных сообществах, повышали эти показатели при усилении степени трансформации сообщества.
4. Функциональные свойства растительных сообществ тесно связаны с условиями произрастания. С увеличением высоты над уровнем моря обнаружено снижение доли ксерофитных видов в сообществе, уменьшение средних и средневзвешенных значений толщины и плотности листа, площади поверхности клеток и хлоропластов, а также увеличение средних и средневзвешенных значений фотосинтетической способности и содержания пигментов в массе листа. В сообществах с высокой долей ксерофитов средневзвешенные значения

интегральных показателей мезофилла были выше средних арифметических, что свидетельствует о преимущественном давлении естественного отбора в условиях водного дефицита в сторону увеличения площади ассимиляционной поверхности мезофилла в листе.

5. Продуктивность травяного сообщества зависит от функциональных свойств доминантных и наиболее обильных видов. Надземная фитомасса имела более высокую связь с абсолютными значениями максимального поглощения  $\text{CO}_2$  и площади поверхности мезофилла в расчете на единицу площади сообщества, чем с суммарным проективным покрытием. При одинаковом проективном покрытии надземная фитомасса была прямо пропорциональна интегральным показателям мезофилла листового полога сообщества. Полученные результаты позволяют использовать функциональные признаки листьев наиболее обильных видов сообщества для прогнозирования его продуктивности.
6. Антропогенная трансформация растительного покрова приводит не только к снижению количества видов в сообществе и их проективного покрытия, но и к повышению обилия видов с другими функциональными признаками: с большей толщиной листа, большей площадью поверхности мезофилла и более высокой интенсивностью фотосинтеза, что при умеренной степени трансформации компенсирует негативное влияние нарушения на продуктивность травяного сообщества.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аненхонов, О. А. С<sub>4</sub>-растения во флоре Бурятии / О. А. Аненхонов, Л. А. Иванова, Д. А. Ронжина, [и др.] // Известия Иркутского государственного университета: Биология. Экология. – 2019. – Т. 30. – С. 32–47.
2. Бажа, С. Н. Диагностические показатели пастбищной дигрессии степных растительных сообществ Монгольской биогеографической провинции Палеарктики / С. Н. Бажа, П. Д. Гунин, Е. В. Данжалова [и др.] // Поволжский экологический журнал. – 2008. – № 4. – С. 251-263.
3. Бажа, С. Н. Инвазийные сукцессии как индикатор опустынивания сухих степей на примере Центральной Монголии / С. Н. Бажа, П. Д. Гунин, Е. В. Данжалова [и др.] // Российский журнал биологических инвазий. – 2015. – Т. 8(3). – С. 2-21.
4. Бажа, С. Н. Трансформация наземных экосистем южной части бассейна Байкала / С. Н. Бажа, Е. В. Данжалова, Ю. И. Дробышев [и др.]. – М.: КМК, 2018. – 402 с.
5. Бажа, С. Н. Трансформация наземных экосистем бассейна Байкала: основные риски и экологические последствия / С. Н. Бажа, Е. В. Данжалова, И. А. Петухов [и др.] // Экологические проблемы бассейна озера Байкал: Сборник материалов Всероссийской научной конференции с международным участием. – Улан-Удэ: ФГБУН БИП СО РАН, 2022. – С. 17-21.
6. Береснева, И. А. Климаты аридной зоны Азии / И. А. Береснева. – М.: Наука, 2006. – 286 с.
7. Бобровская, Н. И. Водный режим растений степей и пустынь Монголии / Н. И. Бобровская. – Санкт-Петербург, 1991. – 154 с.
8. Бобровская, Н. И. О различных приспособлениях к засухе у доминантов степных и пустынных фитоценозов Монголии / Н. И. Бобровская // Бот. журн. – 1994. – Т. 79, №5. – С. 91–99.

9. Бобровская, Н. И. Расходы воды пустынными сообществами Заалтайской Гоби (Монголия) / Н. И. Бобровская, Р.И. Никулина // Бот. журн. – 2007. – Т. 92, №3. – С. 352–359.
10. Бобровская, Н. И. Эколого-физиологические особенности растений сухих степей. Водный режим / Н. И. Бобровская, В. М. Свешникова // Сухие степи МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (сомон Унджул). – Л.: Наука, 1988. – С. 31-52.
11. Бойков, Т. Г. Степи Забайкалья: продуктивность, кормовая ценность, рациональное использование и охрана / Т.Г. Бойков, Ю.Д. Харитонов, Ю.А. Рупышев. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2002. – 226 с.
12. Буинова, М. Г. Анатомия и пигменты листа растений Забайкалья / М. Г. Буинова. – Новосибирск: Наука, 1988. – 96 с.
13. Буинова, М. Г. Пигменты растений Западного Забайкалья / М. Г. Буинова // Ботан. журн. 1987. – Т. 72, №3 – с. 1089–1097.
14. Буинова, М. Г. Структурно-функциональные особенности листа растений житняково-ковыльных степей Западного Забайкалья / М. Г. Буинова, Н. К. Бадмаева // Эколого-биологические особенности растений и фитоценозов Забайкалья. – Улан-Удэ, 1989. – С. 28-42.
15. Бурдакова, Е. Засухи в Южной Сибири: причины, последствия и меры по адаптации / Е. Бурдакова // Известия Сибирского отделения Российской академии наук. Серия: Общественные науки. – 2019. - №6. – С. 15-24.
16. Бутник, А. А. Экологическая анатомия пустынных растений Средней Азии. Т.1: деревья, кустарники, кустарнички / А. А. Бутник, Р. Н. Нигманова, С. А. Пайзиева [и др.]. – Ташкент: Фан, 1991. – 148 с.
17. Василевская, В. К. Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии / В. К. Василевская // Проблемы ботаники. – 1950. – Вып. 1. – С. 264-281.
18. Василевская, В. К. Особенности анатомического строения некоторых растений Центрального Казахстана / В. К. Василевская // Сер. 3, Геоботан. – 1965. – Вып.17. – С. 125-134.
19. Василевская, В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений / В. К. Василевская. – Ашхабад: АН ТССР, 1954. – 183 с.

20. Василевская, В. К. Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания) / В. К. Василевская, А. А. Бутник // Бот. журн. – 1981. – Т. 66, № 7. – С. 992-1001.
21. Васильев, Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон / Б. Р. Васильев. - Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 1988. – 208 с.
22. Виноградов, В. Климатические изменения в Южной Сибири и их влияние на экосистемы / В. Виноградов // Вестник Томского государственного университета. – 2018. – № 408(1). – С. 112-120.
23. Вознесенский, В. Л. Некоторые методологические основы исследования углекислотного газообмена растений / В. Л. Вознесенский // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхание растений. – Л.: Наука, 1989. – С. 5–13.
24. Волкова, Е. А. Зонально-поясные закономерности распределения растительности Монголии / Е. А. Волкова // Известие Русского Географического Общества. –1992. – Т. 124, №6. – с. 489-498.
25. Воронин, П. Ю. Структурно-функциональные измерения листьев растений степных сообществ при аридизации Евразии / П. Ю. Воронин, Л. А. Иванова, Д.А. Ронжина [и др.] // Физиология растений. – 2003. – Т. 50, С. 680-687.
26. Гаджиев, И. М. Степи Центральной Азии / И. М. Гаджиев, А. Ю. Королюк, А. А. Титлянова [и др.] – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. – 299 с.
27. Гамалей, Ю. В. 1984. Анатомия листа у растений пустыни Гоби / Ю.В. Гамалей // Бот. журн. – 1984. Т. 69, №5. – С. 569-584.
28. Гамалей, Ю.В. Транспортная система сосудистых растений / Ю. В. Гамалей. - СПб.: Изд-во Санкт-Петербургский ун-та, 2004. – 424 с.
29. Гамалей, Ю. В. Структурные растений Заалтайской Гоби / Ю. В. Гамалей, Ц. Шийревдамба // Пустыни Заалтайской Гоби. Характеристика растений-доминантов: сборник научной труды. – Л.: Наука, 1988. – С. 44-107.
30. Герасименко, Т. В. Основные итоги эколого-физиологических исследований фотосинтеза в Арктике / Т. В. Герасименко, В. М. Швецова // Эколого-

физиологические исследования фотосинтеза и дыхание растений. – Л.: Наука, 1989. – С. 65–114.

31. Горшкова, А. А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья / А. А. Горшкова. – Новосибирск: Наука, 1966. – 272 с.

32. Горшкова, А. А. Экология водного режима степных растений Забайкалья / А. А. Горшкова // Экология флоры Забайкалья. – Иркутск: Изд-во АН СССР, 1971. – 215 с.

33. Горшкова, А. А. Экология степных растений Тувы / А. А. Горшкова, Г. К. Зверева. – Новосибирск: Наука, 1988. – 117 с.

34. Горышина, Т. К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды / Т.К. Горышина. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. – 203 с.

35. Гунин, П. Д. Роль и значение *Caragana spinosa* в постлесных сообществах западного мегасклона Хангайского нагорья / П. Д. Гунин, С. Н. Бажа, Б. Ц. Балданов [и др.] // Экосистемы Центральной Азии: исследование, сохранение, рациональное использование: материалы XIII Убсунурского международного симпозиума. – Кызыл: Изд-во ТувГУ, 2016. – С. 33–37.

36. Гунин, П. Д. Распространение *Ephedra sinica* Stapf. в экосистемах сухих степей Восточной и Центральной Монголии / П. Д. Гунин, С. Н. Бажа, Е. В. Данжалова [и др.] // Аридные экосистемы. – 2012. – Т. 18, № 1(50). – С. 26–46.

37. Гунин, П. Д. Антропогенные сукцессии в экотонной зоне между лесами и степями Монголии / П. Д. Гунин, И. М. Микляева, С. Н. Бажа [и др.] // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2002. – С. 50-52.

38. Гунин, П. Д. Биологические процессы опустынивания степных и лесостепных экосистем в трансграничных ландшафтах бассейна Байкала и Центральной Азии / П. Д. Гунин, С. Н. Бажа, Е. В. Данжалова [и др.] // Биогеография: материалы Московского городского отделения Русского географического общества. Том Выпуск 18. – М.: Изд. дом Типография РАСХН, 2014. – С. 40-49.

39. Гунин, П. Д. Региональные особенности процессов опустынивания экосистем на границе бассейна Байкала и Центральноазиатского бессточного бассейна / П. Д.

- Гунин, С. Н. Бажа, Е. В. Данжалова [и др.] // Аридные экосистемы. – 2015. – Т. 3(64). – С. 5-24.
40. Гунин, П. Д. Методические рекомендации по оценке и картографированию современного состояния экосистем / П. Д. Гунин, Е. А. Востокова (ред.). – Улан-Батор, 1989. – 107 с.
41. Гунин, П. Д. Охрана экосистем Внутренней Азии / П. Д. Гунин, Е. А. Востокова [и др.] / Труды СРМКБЭ РАН и АН Монголии. Биологические ресурсы и природные условия Монголии, Т. 40. – М.: Наука, 1998. – 219 с.
42. Гунин, П. Д. Ландшафтная экология / П. Д. Гунин & Е. А. Востокова. – М.: Биоинформсервис, 2000. – 220 с.
43. Гунин, П. Д. Особенности деградации и опустынивания растительных сообществ лесостепных и степных экосистем южного Забайкалья / П. Д. Гунин, И. М. Микляева, С. Н. Бажа [и др.] // Аридные экосистемы. – 2003. – Т. 9, № 19–20. – С. 7–21.
44. Гунин, П. Д. Особенности деградации и опустынивания пастбищных экосистем Монголии (на примере Среднегобийского аймака) / П. Д. Гунин, С. Энх-Амгалан, Э. Ганболд [и др.] // Труды Института ботаники АН Монголии. – 2009. – № 21. – С. 104-128.
45. Динесман, Л. Г. История степных экосистем МНР / Л. Г. Динесман, Н. К. Киселева, А. В. Князев. – М.: Наука, 1989. – 215 с.
46. Доржготов, Д. Почвы Монголии / Д. Доржготов. – Улан-Батор: Адмон, 2003. – 370 с.
47. Доржготов, Д. Почвенно-географическое районирование Монголии / Д. Доржготов, О. Батхишиг // Национальный Атлас Монголии. – Улан-Батор: Изд-во АНМ, 2009. – С. 120–122.
48. Дулепова, Н. А. Псаммофитная растительность Баргузинской котловины (Республика Бурятия) / Н. А. Дулепова, А. Ю. Королюк // Растительность России. – 2021. – № 40. – С. 137–155.

49. Дымова, О. В. Фотосинтетические пигменты: функционирование, экология, биологическая активность / О. В. Дымова, Т. К. Головки // Известия Уфимского научного центра РАН. – 2018. – № 3-4. – С. 5-16.
50. Дьяченко, А. П. Сравнительный анализ структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата различных экологических групп высших растений / А. П. Дьяченко // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. – Свердловск: УрГУ, 1978. – С. 93-102.
51. Заленский, О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза / О. В. Заленский // Л.: Наука, 1977. – 56 с.
52. Зверева, Г. К. Содержание хлорофилла в степных пастбищных растениях Центральной Тувы / Г. К. Зверева // Сибирский Вестник Сельскохозяйственной Науки. – 1985. – Вып. 1. – С. 63-66.
53. Зверева, Г. К. Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (*Poaceae*): монография / Г. К. Зверева. – Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2014. – 202 с.
54. Зверева, Г. К. Особенности ассимиляционных тканей листа и стебля некоторых степных растений Тувы / Г. К. Зверева // Известия Сибирского Отделения АН СССР. – 1989. – Вып. 1. – С. 66-69.
55. Зверева, Г. К. Фотосинтетические потенциалы и формирование надземной фитомассы у козлятника восточного (*Galega orientalis* Lam.) в Приобской лесостепи / Г. К. Зверева // Сибирский Вестник Сельскохозяйственной Науки. – 2005. – Вып. 6(160). – С. 34-40.
56. Зверева, Г. К. Эколого-биологические особенности растений степей Центральной Тувы. / Г. К. Зверева // Бот. журн. – 2000. – Т. 85, №3. – С. 29-39.
57. Зверева, Г. К. Экологические особенности ассимиляционного аппарата степных растений Центральной Тувы / Г.К. Зверева // Экология. – 1986. – №3. – С. 23-27.
58. Иванов, Л. А. Изменение содержания фотосинтетических пигментов у растений вдоль географических градиентов / Л. А. Иванов, Л. А. Иванова, С. В. Мигалина, Д. А. Ронжина, Т. Шинэхуу // Экология и география растений и

растительных сообществ: материалы IV Междунар. Науч. конф. – Екатеринбург. – 2018а. – С. 327-328.

59. Иванов Л.А. Зависимость физиологических показателей листьев *Armeniaca sibirica* от высоты произрастания / Л. А. Иванов, Л. А. Иванова, С. В. Мигалина, Д. А. Ронжина, Т. Шинэхуу, Г. Цэрэнханд // Ботаника в современном мире: Труды XIV Съезда Русского ботанического общества и конференции. Махачкала. – 2018б. Т. 3. – с. 265–267.

60. Иванов, Л. А. Адаптация фотосинтетической функции пустынно-степного кустарника *Caragana bungei* Ledeb. к условиям лиственничного леса горных склонов Хангая в Монголии / Л. А. Иванов, Л. А. Иванова, С. В. Мигалина, П. К. Юдина, Ю. И. Дробышев [и др.] // Аридные экосистемы. – 2016. – Т. 22. № 3(68). – С. 63-75.

61. Иванов, Л. А. Закономерности изменения удельной плотности листьев у растений Евразии вдоль градиента аридности / Л. А. Иванов, Л. А. Иванов, Д. А. Ронжина [и др.] // Доклады академии наук. – 2009. – Т. 428, №1. – С. 135–138.

62. Иванов, Л. А. Влияние межвидовой конкуренции на функциональные свойства растений в горно-степных сообществах Гоби / Л. А. Иванов, Л. А. Иванова, Д.А. Ронжина, Х. Циглер [и др.] // Экология. – 2007. – № 3. – С. 172-177.

63. Иванов, Л. А. Структурно-функциональные основы экспансии *Ephedra sinica* в степных экосистемах Монголии / Л. А. Иванов, Л. А. Иванова, Д. А. Ронжина, М. Л. Чечулин, Г. Церенханд [и др.] // Физиология растений. – 2004а. – Т. 51, №4. – С. 521-528.

64. Иванов, Л. А. Изменение содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных растений вдоль широтного градиента на Южном Урале / Л. А. Иванов, Л. А. Иванова, Д. А. Ронжина, П. К. Юдина [и др.] // Физиология растений. – 2013. – Т. 60, № 6. – С. 856–864.

65. Иванов, Л. А. Физиологические механизмы адаптации *Prunus sibirica* L. к условиям произрастания в Монголии / Л. А. Иванов, С. В. Мигалина, Д. А. Ронжина, Т. Шинэхуу, Г. Цэрэнханд, Л. А. Иванова // Материалы междунард. конф., посвященной 50-летию СРМКБЭ РАН и АНМ. – Москва, 2019. – С. 73–76.

66. Иванов, Л. А. Изменение листовых параметров как показатель смены функциональных типов степных растений вдоль градиента аридности / Л. А. Иванов, Д. А. Ронжина, Л. А. Иванова [и др.] // Физиология растений. – 2008. – Т.55. – С. 332–339.
67. Иванов, Л. А. Структурно-функциональные особенности адаптации растений Гоби к аридизации климата / Л. А. Иванов, Д. А. Ронжина, Л. А. Иванова, М. Л. Чечулин [и др.] // Аридные экосистемы. – 2004б. – Т. 10, № 24-25. – С. 90-102.
68. Иванов, Л. А. Сезонная динамика содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях степных и лесных растений на уровне вида и сообщества / Л. А. Иванов, Д. А. Ронжина, П. К. Юдина [и др.] // Физиология растений. – 2020. – Т. 67, № 3. – С. 278–288.
69. Иванова, Л. А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп / Л.А. Иванова // Экология. – 2014. – №2. – С. 109-118.
70. Иванова, Л. А. Изучение трехмерной организации клеток и тканей при анализе мезоструктуры фотосинтетического аппарата / Л. А. Иванова // Фотосинтез: физиология, онтогенез, экология; под ред. Е.С. Роньжина. – Калининград: Изд-во КГТУ. – 2009. – С. 155-161.
71. Иванова, Л. А. Количественная характеристика мезофилла листа растений среднего Урала: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Иванова Лариса Анатольевна. – Екатеринбург, 2001. – 24 с.
72. Иванова, Л. А. Структурная перестройка мезофилла листа в ряду жизненных форм растений / Л. А. Иванова // Доклады академии наук. – 2012. – Т. 447, № 6. – С. 687–690.
73. Иванова, Л. А. Структурные параметры мезофилла листа при затенении растений разных функциональных типов / Л. А. Иванова, Л. А. Иванов, Д. А. Ронжина [и др.] // Физиология растений. – 2008. – Т.55, №2. – С. 230-239.
74. Иванова, Л. А. Листовые параметры и биомасса кустарников лесостепи Монголии в связи с их экологическими свойствами / Л. А. Иванова, Л. А. Иванов, Д. А. Ронжина, Г. Церенханд [и др.] // Аридные экосистемы. – 2012. – Т.18, № 1. – С. 60-71.

75. Иванова, Л. А. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению / Л. А. Иванова, В. И. Пьянков // Физиология растений. – 2002а. – Т. 49, №3. – с. 467–480.
76. Иванова, Л. А. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа / Л. А. Иванова, В. И. Пьянков // Бот. журн. – 2002б. – Т. 87, №12. – с. 17-28.
77. Иванова, Л. А. Функциональные признаки растений Монголии как индикаторы адаптации к аридности климата / Л. А. Иванова, Д. А. Ронжина, П.К. Юдина, С.В. Мигалина, Т. Шинэхуу, Г. Цэрэнханд, Л. А. Иванов [и др.] // Материалы международной конференции, посвященной 50-летию СРМКБЭ РАН и АНМ. – Москва, 2019. – с. 76–80.
78. Иванова, Л. А. Роль функционального разнообразия растений в формировании фотосинтетического потенциала растительных сообществ / Л. А. Иванова, Ю. А. Рупышев, Д. А. Ронжина, П. К. Юдина [и др.] // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: материалы IV Всероссийской конф. с международ. участием, посвященной году науки и технологий в РФ и 40-летию ИОЭБ СО РАН. – Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2021. – С. 179-182.
79. Казанцева, Т. И. Продуктивность зональных растительных сообществ степей и пустынь монгольской части Гоби / Т. И. Казанцева // Труды совместной РМКБЭ. Том 51. – М.: Изд-во "Наука", 2009. – 209 с.
80. Казанцева, Т. И. Многолетняя динамика растительных сообществ сухих и пустынных степей Центральной Монголии (на примере Увэрхангайского аймака) / Т. И. Казанцева, С. Н. Бажа, П. Д. Гунин [и др.] // Ботанический журнал. – 2015. – Т. 100, № 3. – С. 249-270.
81. Карамышева, З. В. Ботаническая география степей Евразии / З. В. Карамышева // Степи Евразии: проблемы сохранения и восстановления. СПб. – Москва, 1993. – С. 6–29.
82. Карамышева, З. В. Карта растительности национального атласа Монголии / З. В. Карамышева, Е. А. Волкова, Е. И. Рачковская [и др.] // Геоботаническое картографирование. – 1987. – С. 5–26.

83. Королук, А. Ю. Растительность / А. Ю. Королук // Степи Центральной Азии. Новосибирск, 2002. – С. 45–94.
84. Кондрачук, А. В. Количественная характеристика мезофилла листа высокогорных растений Восточного Памира: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Кондрачук Александра Валентиновна. – Екатеринбург, 1999. – 198 с.
85. Куминова, А. В. Степи Забайкалья и их место в ботанико-географическом районировании Даурии / А. В. Куминова // Труды биол. ин-та Томск. Гос. Ун-та. – 1938. – Вып. 5. – С. 87-131.
86. Лавренко, Е. М. О растительности степей и пустынь Монгольской Народной Республики / Е. М. Лавренко // Проб. освоения пустынь. – 1978. – №1. – С. 3–19.
87. Лавренко, Е. М. Степи Евразии / Е. М. Лавренко, З. М. Карамышева, Р. И. Никулина [и др.]. – Л.: Наука, 1991. – 146 с.
88. Малышев, Л. И. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье) / Л. И. Малышев, Г. А. Пешкова – Новосибирск: Наука, 1984. – 256 с.
89. Маслова, Т. Г. Пигменты ассимилирующих органов растений Гоби (МНР) / Т. Г. Маслова [и др.] // Бот. журн. – 1987. – Т. 72, №8. – С. 1082-1089.
90. Мигалина, С. В. Механизмы структурной адаптации листьев *Betula pendula* Roth и *B. Pubescens* Ehrh. К климату / С. В. Мигалина, Л. А. Иванова // Физико-химические основы структурно-функциональной организации растений: международной научной конференции. – 2008. – С. 280-282.
91. Мигалина, С. В. Изменение функциональных параметров листьев видов р. *Betula* вдоль градиента аридности климата в Южной Сибири и Монголии / С. В. Мигалина, Л. А. Иванов, Л. А. Иванова [и др.] // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2019. – № 18. – С. 516-519.
92. Мигалина, С. В. Размеры листа березы как индикатор ее продуктивности вдали от климатического оптимума / С. В. Мигалина, Л. А. Иванова, А. К. Махнев [и др.] // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, № 6. – С. 948-953.
93. Мигалина, С. В. Генетическая детерминированность объема клетки мезофилла листа берез как адаптация фотосинтетического аппарата к климату / С.

- В. Мигалина, Л. А. Иванова, А. К. Махнев [и др.] // Доклады Академии Наук. – 2014. – Т. 459, №6. – С. 765-768.
94. Мигалина, С. В. Структурная адаптация листьев у видов *Betula* к аридности климата / С. В. Мигалина, Л. А. Иванова, Д. А. Ронжина [и др.] // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: материалы IV Всероссийской конф. с международ. участием, посвященной году науки и технологий в РФ и 40-летию ИОЭБ СО РАН. – Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2021. – С. 312-314.
95. Микляева, И. М. Влияние выпаса скота на видовой состав и продукцию доминантов степных экосистем Монголии / И. М. Микляева, П. Д. Гунин, Н. Н. Слемнев, С. Н. Бажа, Н. И. Дорофеев [и др.] // Ecosystems of Mongolia and frontier areas of adjacent countries: natural resources, biodiversity and ecological prospects. Proceedings of the International Conference. – Ulaanbaatar, 2005. - P. 222-227.
96. Микляева, И. М. Нарушенность растительности степных экосистем / И. М. Микляева, П. Д. Гунин, Н. Н. Слемнев, С. Н. Бажа, А. Факхире [и др.] // Аридные экосистемы. – 2004. – Т. 10, №24-25. – С. 35-47.
97. Мокроносов, А. Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата / А. Т. Мокроносов // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. – Свердловск: УрГУ, 1978. – С. 5-30.
98. Мокроносов, А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза / А. Т. Мокроносов. – М.: Наука, 1981. – 196 с.
99. Мокроносов, А. Т. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов / А. Т. Мокроносов, Р. А. Борзенкова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1978. – Т. 61, вып. 3. – С. 119–132.
100. Мокроносов, А. Т. Сравнительный анализ мезоструктуры фотосинтетического аппарата у мезофитных и ксерофитных растений / А. Т. Мокроносов, Т. В. Шмакова // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. – Свердловск: УрГУ, 1978. – С. 103-107.

101. Мордкович, В. Г. Степные экосистемы / В. Г. Мордкович. – Новосибирск: Изд-во «Гео», 2014. – С. 10–61.
102. Ногина, Н. А. Почвы Забайкалья / Н. А. Ногина. – М.: Наук, 1964. – С. 5–15.
103. Пешкова, Г. А. Растительность Сибири (Предбайкалье и Забайкалье) / Г. А. Пешкова – Новосибирск: Наука, 1985. – 144 с.
104. Пешкова, Г. А. Степная флора Байкальской Сибири / Г.А. Пешкова. – М.: Наука, 1972. – 208 с.
105. Попова, И. А. Особенности пигментного аппарата растений различных ботанико-географических зон / И. А. Попова, Т. Г. Маслова [и др.] // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и дыхание растений. – Л.: Наука, 1989. – С. 115–139.
106. Попова, О. Ф. Содержание пигментов пластид у растений пустынь Гоби и Каракумы / О. Ф. Попова, Н. Н. Слемнев, И. А. Попова, Т. Г. Маслова [и др.] // Бот. журн. – 1984. – Т. 69, №3. – с. 334–344.
107. Прокопьев, Е. П. Опыт мониторинга синантропизации и антропогенной трансформации растительного покрова особо охраняемых природных территорий г. Томска / Е. П. Прокопьев, Т. А. Рыбина // Вестник ТомГУ. Биология. – 2010. №3(11). – С. 109-118.
108. Пьянков, В. И. Роль фотосинтетической функции в адаптации растений к условиям среды: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.12 / Владимир Иванович Пьянков. – М., 1993. – 103 с.
109. Пьянков, В. И. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий / В. И. Пьянков, Л. А. Иванов // Экология. – 2000. – № 1. – С. 3-10.
110. Пьянков, В. И. Основные типы структурных перестроек мезофилла листа Восточного Памира при адаптации к высокогорным условиям / В.И. Пьянков, А.В. Кондрачук // Физиология растений. – 2003. – Т. 50. – №1. – с. 34-42.
111. Пьянков, В. И. Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата / В. И. Пьянков, А. Т. Мокроносков // Физиология растений. – 1993. – Т. 40, №4. – С. 515-531.

112. Решиков, М. А. Степи Западного Забайкалья / М. А. Решиков. – М.: Наук, 1961. – 174 с.
113. Розенцвет, О. А. Морфологические и физиолого-биохимические особенности адаптации кальцефитов рода *Hedysarum* / О. А. Розенцвет, Е. С. Богданова, Г. Н. Табаленкова [и др.] // Сибирский экологический журнал. – 2021. – Т. 28 (5). – С. 580-589.
114. Розенцвет, О. А. Структура хлоренхимы и липидный профиль мембран в листьях галофитов сем. Chenopodiaceae с разным типом фотосинтеза / О. А. Розенцвет, Е. В. Шуйская, Е. С. Богданова [и др.] // Физиология растений. – 2022. – Т. 69(1). – С. 68-79.
115. Ронжина, Д. А. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата листьев высших водных растений: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.01.05 / Ронжина Дина Александровна. – СПб., 2003. – 17 с.
116. Ронжина, Д. А. Конструкционная цена и мезоструктура листьев гидрофитов / Д. А. Ронжина, Л. А. Иванов // Физиология растений. – 2014. – Т. 61, №6. – С. 824-832.
117. Ронжина, Д. А. Химический состав листа и структура фотосинтетического аппарата высших водных растений / Д.А. Ронжина, Л.А. Иванов, В. И. Пьянков [и др.] // Физиология растений. – 2010. – Т. 50, №3. – С. 389-397.
118. Ронжина, Д. А. Структура фотосинтетического аппарата листа пресноводных гидрофитов. I. Общая характеристика мезофилла листа и сравнение с наземными растения функциональная активность листьев с разной степенью погружения / Д. А. Ронжина, В. И. Пьянков // Физиология растений. – 2001а. – Т. 48, №5. – С. 661-669.
119. Ронжина, Д. А. Структура фотосинтетического аппарата листа пресноводных гидрофитов: II количественная характеристика мезофилла листа и функциональная активность листьев с разной степенью погружения / Д. А. Ронжина, В. И. Пьянков // Физиология растений. – 2001б. – Т. 48, №6. – С. 836-845.
120. Свешникова, В. М. Водный режим дерновинных злаков Евразийской степной области / В. М. Свешникова // Ботан. журн. – 1993. – Т. 78, №8. – С. 67–79.

121. Сергиевская, Л. П. Степи Бурят-Монголии / Л. П. Сергиевская // Тр. Томск. гос. ун-та. – 1951. – Т. 1, №16. – С. 217-279.
122. Синицына, Т. А. Род *Allium* L. (Alliaceae) Сибири. *Vavilovia*. – 2019. - Т. 2(3). – С. 3–22.
123. Слемнев, Н. Н. Особенности фотосинтетической деятельности растений Монголии: эволюционные, экологические и фитоценологические аспекты / Н. Н. Слемнев // Физиология растений. – 1996. – Т. 43, №3. – С. 418–436.
124. Слемнев, Н. Н. Эколого-физиологические особенности растений сухих степей. Фотосинтез / Н.Н. Слемнев // Сухие степи МНР. Ч. 2. Стационарные исследования (сомон Унджул). – Л.: Наука, 1988. – С. 6-31.
125. Слемнев, Н. Н. Эколого-физиологическая характеристика растений. Фотосинтез / Н. Н. Слемнев // Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 1. Природные условия (Булган сомон). – Л.: Наука, 1980. - С. 136-154.
126. Слемнев, Н. Н. Экология фотосинтеза в связи с закономерностями жизнедеятельности растений степей и пустынь Монголии : автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.05 / Слемнев Николай Николаевич. – Л., 1990. – 36 с.
127. Слемнев, Н. Н. Кустарниковые сообщества и их роль в сукцессионных процессах в лесостепной зоне Монголии / Н. Н. Слемнев, Р. В. Камелин, П. Д. Гунин [и др.] // Бот. журн. – 2005. – Т. 90, № 4. – С. 481-508.
128. Слемнев, Н. Н. Разнообразие фотосинтетического аппарата растений Монголии: анализ биологических, экологических и эволюционных рядов / Н. Н. Слемнев, С. Н. Шереметьев, Т. Г. Маслова, Ш. Цоож [и др.] // Бот. журн. – 2012. – Т. 97, № 11. – С. 1377-1396.
129. Тувшинтогтох, И. Степная растительность Монголии / И. Тувшинтогтох. – Улан-Батор: Бэмби сан, 2014. – 610 с. (на монг.)
130. Убугунов, В. Л. Почвы и формы рельефа Баргузинской котловины: монография / В. Л. Убугунов, В. И. Убугунова, Э. Г. Цыремпилов [и др.] от. ред. П. Д. Гунин. – Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2016. – С. 59–76.
131. Улзийхутаг, Н. Обзор флоры Монголии / Н. Улзийхутаг. – Улан-Батор, 1989. – 208 с. (на монг. яз.)

132. Флора Сибири: в 14 т. / [под ред. Л. И. Малышева и др.]. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1987-1997.
133. Фризен, Н. В. Луковые Сибири (систематика, кариология, хорология) / Н. В. Фризен. – Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1988. – С. 119-121.
134. Холбоева, С. А. Степи Тункинской котловины / С. А. Холбоева, Б. Б. Намзалов – Улан-Удэ: Изд-во БГУ, 2000. – 119 с.
135. Цельникер, Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений / Ю. Л. Цельникер – М.: Наука, 1978. – 215 с.
136. Цоож, Ш. Характеристика фотосинтетической деятельности луговых растений поймы р. Орхон (Монголии) : автореф. дисс... канд. биол. наук: 03.02.01 / Шагдарын Цоож. – Санкт-Петербург, БИН РАН, 1992. – 16 с.
137. Цоож, Ш. Фотосинтез доминантных растений природных зон Монголии: монография / Ш. Цоож. – Улан-Батор: Изд-во Бемби сан, 2013. – 210 с. (на монг. языке)
138. Цоож, Ш. Особенности фотосинтеза доминантных растений основных природных зон Монголии / Ш. Цоож, Н. Н. Слемнев // Труды института Ботаники. – 2009. – Vol. 21. – С. 214–225.
139. Цэрэнханд, Г. Анатомическая структура листа некоторых растений Монголии: монография / Гундсамбуугийн Цэрэнханд. – Улан-Батор: Изд-во «Наруд дизайн», 2016. – 118 с. (на монг.)
140. Цэрэнханд, Г. Сравнительные исследования анатомической структуры листа некоторых растений растущих в разных экологических условиях / Г. Цэрэнханд // Biodiversity of Mongolia Proceedings of International Conference on Biodiversity of Mongolia. – 2002. – P. 89-91.
141. Чибилев, А. А. Степи Северной Евразии (эколого-географический очерк и библиография) / А. А. Чибилев. – Екатеринбург: УрО РАН, 1998. – 192 с.
142. Шереметьев, С. Н. Травы на градиенте влажности почвы (водный обмен и структурно-функциональная организация): монография / С. Н. Шереметьев. – М.: КМК, 2005. – 271 с.

143. Шереметьев, С. Н. Экология водного режима степных растений Монголии: монография / С. Н. Шереметьев, Л. Жаргалсайхан. – Л.: Наука, 1990. – 110 с.
144. Шийрэвдамба, Ц. Анатомическая характеристика растений основных природных зон и поясов Монголии: монография / Цэрэндуламын Шийрэвдамба. – Улан-Батор: Изд-во Адмон, 2014. – 320 с.
145. Шинэхуу, Т. Внутривидовое варьирование листовых параметров степных растений Южной Сибири и Монголии / Т. Шинэхуу, Л. А. Иванов, Ю. А. Рупышев [и др.] // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: материалы IV Всероссийской конф. с международ. участием, посвященной году науки и технологий в РФ и 40-летию ИОЭБ СО РАН. – Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2021. – С. 562–564.
146. Шинэхуу, Т. Влияние выпаса на структуру листьев *Allium anisopodium* L. в Южной Сибири / Т. Шинэхуу / Материалы V (XIII) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге. – 2022. – 167 с.
147. Экологический атлас бассейна озера Байкал – Иркутск: Изд-во Института географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2015. – 145 с.
148. Экосистемы бассейна Селенги / Е. А. Востокова, П. Д. Гунин (ред.). – М.: Наука, 2005. – 359 с.
149. Юдина, П. К. Структурно-функциональные параметры листьев степных растений Северной Евразии: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 / Юдина Полина Константиновна. – Екатеринбург, 2018. – 22 с.
150. Юдина, П. К. Влияние систематического положения на уровне семейства на функциональные черты листьев степных растений/ П. К. Юдина, Л. А. Иванов, Д. А. Ронжина, О. А. Аненхонов, Л. А. Иванова [и др.] // Сибирский экологический журнал. – 2020. – Т. 2, № 5. – С. 647-661.
151. Юдина, П. К. Функциональное разнообразие растений горного Алтая / П.К. Юдина, Л. А. Иванов, Д. А. Ронжина, Л. А. Иванова [и др.] // Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии: материалы IV Всероссийской конф. с международ. участием, посвященной году науки и технологий в РФ и 40-летию ИОЭБ СО РАН. – Улан-Удэ: БНЦ СО РАН, 2021. – С. 579–580.

152. Юдина, П. К. Внутривидовое варьирование показателей мезоструктуры листа степных растений в Западном Забайкалье / П. К. Юдина, Л. А. Иванова, Д.А. Ронжина, Л. А. Иванов [и др.] // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2015. – №14. - С. 466-469.
153. Юдина, П.К. Сравнительный анализ параметров мезоструктуры листьев степных растений с разными структурно-функциональными типами листьев / П. К. Юдина, Л. А. Иванова, Д. А. Ронжина, Л. А. Иванов [и др.] // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2019. – № 18. – С. 545-548.
154. Юдина, П. К. Параметры мезофилла листа как индикаторы изменения функциональных свойств растительных сообществ и видов в степях Западного Забайкалья и Монголии / П. К. Юдина, Л. А. Иванова, Д. А. Ронжина, Л. А. Иванов [и др.] // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2016. – №15. - С. 501-505.
155. Юдина, П. К. Изменение мезоструктуры листьев степных растений вдоль географической трансекты Западного Забайкалья / П. К. Юдина, Л. А. Иванова, Д. А. Ронжина, Л. А. Иванов, О. А. Аненхонов [и др.] // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2013. – № 12. – С. 246-249.
156. Юдина П. К. Особенности клеточной организации мезофилла листа луков (род *Allium* L.) при адаптации к аридности климата / П.К. Юдина, Л.А. Иванова, Д.А. Ронжина [и др.] // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: материалы XVI междунар. науч.-практич. конф. – 2017а. – №16 – С. 227-230.
157. Юдина, П. К. Варьирование параметров листьев и содержания пигментов у трех видов степных растений в зависимости от аридности климата / П.К. Юдина, Л. А. Иванова, Д. А. Ронжина, Н. В. Золотарева [и др.] // Физиология растений. – 2017б. – Т. 64, № 3. – С. 190-203.
158. Юдина, П. К. Структурно-функциональное разнообразие степных растений Северной Евразии как основа для анализа растительности при изменении климата / П. К. Юдина, Л. А. Иванова, Д. А. Ронжина, С. В. Мигалина, Т. Шинэхуу, Л. А. Иванов [и др.] // Сотрудничество ботанических садов в сфере сохранения ценного растительного генофонда: материалы междунар. науч. конф., посвященной 10-

летию Совета ботанических садов стран СНГ при МААН. – Москва, 2022. – С. 253-256.

159. Юдина, П. К. Увеличение размеров клеток мезофилла как механизм адаптации двух видов степных растений Казахстана к аридности климата / П. К. Юдина, Л. А. Иванова, Д. А. Ронжина, С. В. Мигалина, И. В. Калашникова [и др.] // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2023. – № 22-1. – С. 432-435.

160. Юнатов, А. А. О зонально-поясном расчленении растительного покрова МНР / А. А. Юнатов // Изд-во Всесоюз. географ. общ., 1948. – Т. 80, №4. – С. 346–360.

161. Юнатов, А. А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики / А. А. Юнатов. - Л.: Изд-во АН СССР, 1950.

162. Ackerly, D. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses / D. Ackerly, C. Knight, S. Weiss [et al.] // *Oecologia*. – 2002. – Vol. 130, № 3 – P. 449–457.

163. Adler, P. B. Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories / P. B. Adler [et al.] // *Journal of Applied Ecology*. – 2004. – Vol. 41, № 4 – P. 653-663.

164. Asner, G. P. Grazing systems, ecosystem responses, and global change / G. P. Asner, A. J. Elmore, L. P. Olander [et al.] // *Annual Review of Environment and Resources*. – 2004. – Vol. 29. – P. 261–299.

165. Bazha, S. N. Ecological and biological features of the distribution of the Siberian Apricot (*Prunus sibirica* L.) in the Southern part of the Selenga River basin / S. N. Bazha, T. G. Baskhaeva, E. V. Danzhalova [et al.] // *Arid Ecosystems*. – 2020. – Vol. 10(4). – P. 284-292.

166. Bazha, S. N. Pastoral degradation of steppe ecosystems in Central Mongolia / S. N. Bazha, P. D. Gunin, E.V. Danzhalova [et al.] // *Biodiversity and Conservation*. – 2016. – Vol. 25. – P. 289–320.

167. Borsuk, A. M. The spatial distribution of chlorophyll in leaves / A. M. Borsuk, C. R. Brodersen // *Plant Physiology* – 2019. – Vol. 180(3). – P. 1406-1417.

168. Castro-Diez, P. Functional traits analyses: Scaling-up from species to community level / P. Castro-Diez // *Plant Soil*. – 2012. – Vol. – 357. – P. 9-12.

169. Chai, Y. Leaf traits in dominant species from different secondary successional stages of deciduous forest on the Loess Plateau of northern China / Y. Chai [et al.] // *Applied Vegetation Science*. – 2015. – Vol. 18(1). – P. 50-63.
170. Chapin, III F. S. Consequences of changing biodiversity / F. S. Chapin III [et al.] // *Nature*. – 2000. – Vol. 405. – P. 234-242.
171. Chaves M. M. Understanding plant responses to drought – From genes to the whole plant / M. M. Chaves, J. P. Maroco, J. S. Pereira [et al.] // *Functional Plant Biology*. – 2003. – Vol. 30. – P. 239-264.
172. Chen, Sh. Effects of grazing on photosynthetic characteristics of major steppe species in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China // Sh. Chen, Y. Bai [et al.] // *Photosynthetica*. – 2005. – Vol. 43(4). – P. 559-565.
173. Chen, X. Seasonal variation of ecosystem photosynthetic capacity and its environmental drivers in global grasslands / X. Chen [et al.] // *Frontiers in Ecology and Evolution*. – 2023. – Vol. 11.
174. Craine, J. M. High leaf tissue density grassland species consistently more abundant across topographic and disturbance contrasts in a North American tallgrass prairie / J. M. Craine & E.G. Towne // *Plant Soil*. – 2010. – Vol. 337. – p. 193-203.
175. Croce, R. Natural strategies for photosynthetic light harvesting / R. Croce, H. van Amerongen // *Nature Chemical Biology*. – 2014. – Vol. 10(7). – P. 492-501.
176. Croft, H. Leaf chlorophyll content as a proxy for leaf photosynthetic capacity / H. Croft, J. M. Chen, X. Luo [et al.] // *Glob. Chang. Biol.* – 2017. – Vol. 23(9). – P. 3513-3524.
177. De Frenne, P. Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature / P. De Frenne [et al.] // *Journal of Ecology*. – 2013. – Vol. 101. – P. 784–795.
178. Diaz, S. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents / S. Diaz, G. Hogdson, K. Thompson [et al.] // *Journal of Vegetation Sciences*. – 2004. – Vol. 15. – P. 295-304.

179. Diaz, S. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? / S. Diaz, I. Noy-Meir, M. Cabido [et al.] // *Journal of Applied Ecology*. – 2001. – Vol. 38. – P. 497–508.
180. Doljin, D. The relief and geomorphological characteristics of Mongolia / D. Doljin B. Yembuu // *The Physical Geography of Mongolia*. – 2021. – P. 23–50.
181. Du, Z-C. Study on photosynthetic physiological ecology of plants in the typical steppe zone / Z-C. Du, Z-G. Yang [et al.] // *Grassland China*. – 1999. – Vol. – P. 20- 27.
182. Dulamsuren, C. Water relations and photosynthetic performance in *Larix sibirica* growing in the forest-steppe ecotone of northern Mongolia / Ch. Dulamsuren, M. Hauck, M., Bader [et al.] // *Tree physiology*. – Vol. 29(1). – P. 99-110.
183. *Ecosystems of Mongolia Atlas* / P. B. Gunin, M. Saandar (eds). – Ulaanbaatar: Admon Print, 2019. – 264 p.
184. Edwards, E. J. Phylogenetic analyses reveal the shady history of C<sub>4</sub> grasses / E. J. Edwards, S. A. Smith // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* – 2010. – Vol. 107. – P. 2532–2537.
185. Esau, K. *Plant anatomy* / K. Esau. - 1965. – 585 p.
186. Esteban, R. Internal and external factors affecting photosynthetic pigment composition in plants: a meta-analytical approach / R. Esteban // *New Phytologist*. – 2015. – Vol. 206. – P. 268–280.
187. Evans, J. R. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO<sub>2</sub> between chloroplasts / J. R. Evans // *New Phytologist*. – 1999. – Vol. 143. – P. 93-104.
188. Fernandez-Gimenez, M. Vegetation change along gradients from water sources in three grazed Mongolian ecosystem ecosystems / M. Fernandez-Gimenez, B. Allen-Diaz // *Plant Ecology*. – 2001. – Vol. 157. – P. 101–118.
189. Flexas, J. Mesophyll diffusion conductance to CO<sub>2</sub>: An unappreciated central player in photosynthesis / J. Flexas, M. M. Barbour, O. Brendel [et al.] // *Plant Science*. – 2012. – Vol. 193-194. – P. 70–84.
190. Fonseca, C. R. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients / C. R. Fonseca [et al.] // *Journal of Ecology*. – 2000. – Vol. 88. – P. 964-977.

191. Galmes, J. Ecophysiology of photosynthesis in semi-arid environments / J. Galmes, J. Flexas, H. Medrano [et al.] // *Terrestrial Photosynthesis in a Changing Environment: A Molecular, Physiological, and Ecological Approach*. – Cambridge, 2012. – P. 448-464.
192. Garnier, E. Growth analysis of congeneric annual and perennial grass species / E. Garnier // *Journal of Ecology*. – 1992. (80) – P. 665–675.
193. Garnier, E. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession / E. Garnier, J. Cortez, G. Billès [et al.] // *Ecology*. – 2004. – Vol. 85. – P. 2630-2637.
194. Garnier, E. Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression / E. Garnier, J. -L. Salager, G. Laurent [et al.] // *New Phytologist*. – 1999. – Vol. 143. – p. 119-129.
195. Gaston, K. J. Global patterns in biodiversity / K. J. Gaston // *Nature*. – 2000. – Vol. 405. – P. 220-227.
196. Gillison, A. N. Plant functional types and traits at the community, ecosystem and World level / A. N. Gillison // *Vegetation Ecology*. – 2013. – P. 347–386.
197. Givnish, T. J. On the adaptive significance of leaf form / T. J. Givnish // *Topics in plant population biology* – New York: Columbia University Press, 1979. – P. 375-407.
198. Gornish, E. S. Foliar functional traits that predict plant biomass response to warming / E. S. Gornish, C. M. Prather // *J. Veg. Sci.* – 2014. – Vol. 25. – P. 919-927.
199. Grady, K. C. Conservative Leaf Economic Traits Correlate with Fast Growth of Genotypes of a Foundation Riparian Species near the Thermal Maximum Extent of Its Geographic Range / K. C. Grady [et al.] // *Functional Ecology*. – 2013. – Vol. 27(2). – P. 428–438.
200. Grime, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects / J. P. Grime // *J. Ecol.* – 1998. – Vol. 86. – P. 902-910.
201. Grime, J. P. *Plant Strategies and Vegetation Processes* / J. P. Grime. – Chichester, UK: John Wiley & Sons Ltd., 1979. – 417 p.
202. Gunin, P. D. Ecological Assessment of Degradation Processes in the Mongolian part of Baikal Basin / P. D. Gunin, S. N. Bazha // *Conserving Biodiversity in Arid Regions*. – Springer, 2003. – P. 157–177.

203. Han, W. Effects of Soil Physico-Chemical properties on plant species diversity along an elevation gradient over alpine grassland on the Qinghai-Tibetan Plateau, China / W. Han [et al.] // *Front. Plant Sci.* – 2022 – Vol. 13.
204. Havstad, K. M. Mongolia's rangelands: is livestock production the key to the future? / K. M. Havstad [et al.] // *Frontiers in Ecology and the Environment.* – 2008. – Vol. 6. – P. 386–391.
205. Henwood, W. The world's temperate grasslands / W. Henwood // *A beleaguered biome.* – Parks, 1998. – Vol. 8. – p. 1–2.
206. Hollinger, D. Y. Seasonal patterns and environmental control of carbon dioxide and water vapour exchange in an ecotonal boreal forest / D. Y. Hollinger, S. M. Goltz [et al.] // *Glob. Chang. Biol.* – 1999. – Vol. 5. – P. 891–902.
207. Hu, Z. Joint structural and physiological control on the interannual variation in productivity in a temperate grassland: A data-model comparison / Z. Hu [et al.] // *Glob. Chang. Biol.* – 2018. – Vol. 24. – P. 2965–2979.
208. Hunt, L. P. Spatial variation in the demography and population dynamics of a perennial shrub (*Atriplex vesicaria*) under sheep grazing in semi-arid Australian rangelands / L.P. Hunt // *Austral Ecology.* – 2010. – Vol. 35. – P. 794–805.
209. IPCC. Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press. – 2021.
210. Ivanov, L. A. Climate and grazing effects on the biomass and photosynthetic capacity of dominant species in Mongolia steppe communities / L. A. Ivanov, L. A. Ivanova, D. A. Ronzhina [et al.] // *The Fourth International Scientific Conference Ecology and Geography of Plants and Plant Communities. Ser. "KnE Life Sciences".* – 2018. – P. 64-71.
211. Ivanov, L. A. Altitude-dependent variation in leaf structure and pigment content provides the performance of a relict shrub in mountains of Mongolia / L. A. Ivanov, S. V. Migalina, D. A. Ronzhina [et al.] // *Annals of Applied Biology.* – 2022. – P. 1–11.
212. Ivanova, L. A. Leaf traits of C<sub>3</sub>- and C<sub>4</sub>-plants indicating climatic adaptation along a latitudinal gradient in Southern Siberia and Mongolia / L. A. Ivanova, L. A. Ivanov, D.

- A. Ronzhina [et al.] // *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. – 2019. – Vol. 254. – P. 122-134.
213. Ivanova, L. A. Leaf functional traits of abundant species predict productivity in three temperate herbaceous communities along an environmental gradient / L. A. Ivanova, D. A. Ronzhina, S. V. Migalina [et al.] // *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. – 2018a. – Vol. 239. – P. 11-19.
214. Ivanova, L. A. Quantitative mesophyll parameters rather than whole-leaf traits predict response of C<sub>3</sub> steppe plants to aridity / L. A. Ivanova, P. K. Yudina, D. A. Ronzhina [et al.] // *New Phytologist*. – 2018b. – Vol. 217 (2). – P. 558-570.
215. Joswig, J. S. Climatic and soil factors explain the two-dimensional spectrum of global plant trait variation / J. S. Joswig, C. Wirth, J. Kattge [et al.] // *Nature ecology and Evolution*. – 2021. – Vol. 6. – P. 36–50.
216. Kattge, J. TRY - a global database of plant traits / J. Kattge [et al.] // *Global Change Biology*. – 2011. – Vol. 17. – P. 2905-2935.
217. Körner, C. *Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Berlin, Heidelberg: Springer.
218. Körner, C. The use of ‘altitude’ in ecological research / C. Körner // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2007. – Vol. 22. – P. 569–574.
219. Kume, A. Why is chlorophyll b only used in light-harvesting systems? / A. Kume, T. Akitsu, K. N. Nasahara [et al.] // *Journal of Plant Research*. – 2018. – Vol. 131(6). – P. 961-972.
220. Lambers, H. *Plant physiological ecology* / H. Lambers, F. St. Chapin III, T. L. Pons [et al.]. – New York: Springer, 2008. – 604 p.
221. Lambers, H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences / H. Lambers, H. Poorter // *Advances in Ecological Research*. – 1992. – Vol. 23. – P. 187–261.
222. Lavorel, S. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail / S. Lavorel, E. Garnier // *Functional Ecology*. – 2002. – Vol. 16 (5). - P. 545–556.

223. Lavorel, S. Assessing functional diversity in the field - methodology matters! / S. Lavorel, K. Grigulis, S. McIntyre [et al.] // *Functional Ecology*. – 2008. – Vol. 22. – P. 134–147.
224. Lavorel, S. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services / S. Lavorel, P. Lamarque, M. P. Colace [et al.] // *Journal of Ecology*. – 2011. – Vol. 99, No. 1. – P. 135-147.
225. Li, F. Leaf area rather than photosynthetic rate determines the response of ecosystem productivity to experimental warming in an Alpine steppe / F. Li, Y. Peng, D. Zhang [et al.] // *J. Geophys. Res. Biogeosci.* – 2019. – Vol. 124(7). – P. 2277–2287.
226. Li, H. Structural, compositional and trait differences between the mature and the swamp meadow communities / H. Li, D. Xu, G. Du [et al.] // *Journal of Plant Ecology*. – 2018. – Vol. 11(1). – P. 158-167.
227. Lichtenthaler, H. K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes / H. K. Lichtenthaler // *Methods in Enzymology* / Ed. S. P. Colowick, N. O. Kaplan. - San Diego: Academic Press, 1987. – Vol. 148. – P. 331-382.
228. Luo, X. Global evidence for the acclimation of ecosystem photosynthesis to light / X. Luo, T. F. Keenan // *Nat. Ecol. Evol.* – 2020. – Vol. 4. – P. 1351–1357.
229. Maslova, T. G. Adaptive properties of the plant pigment systems / T. G. Maslova, I. A. Popova // *Photosynthetica*. – 1993. – V. 29(2). – P. 195-203.
230. McIntyre, S. How environmental and disturbance factors influence species composition in temperate Australian grasslands / S. McIntyre, S. Lavorel // *S. Journal of Vegetation Science*. – 1994. – Vol. 5. – P. 373-384.
231. Midolo, G. Global patterns of intraspecific leaf trait responses to elevation / G. Midolo, C. Wellstein, P. De Frenne, N. Hölzel [et al.] // *Global Change Biology*. – 2019. – Vol. 25, No. 7. – P. 2485-2498.
232. Mongolia Second Assessment Report on Climate Change – 2014 [MARCC, 2014]. – Ulaanbaatar, 2014. – 302 p.
233. Nicotra, A. B. Plant phenotypic plasticity in a changing climate / A. B. Nicotra, O. K. Atkin, S. P. Bonser [et al.] // *Trends Plant Science*. – 2010. – Vol. 15(12). – P. 684-692.

234. Niinemets, Ü. 1999. Components of leaf dry mass per area—thickness and density—alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants / Ü. Niinemets // *New Phytologist*. – 1999. – Vol. 144(1). – P. 35-47.
235. Niinemets, Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs / Ü. Niinemets // *Ecology*. – 2001. – Vol. 82. – P. 453-469.
236. Niinemets, Ü. Leaf trait plasticity and evolution in different plant functional types / Ü. Niinemets // *Annual Plant Reviews*. – 2020. – Vol. 3. – P. 473–522.
237. Niinemets Ü. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies / Ü. Niinemets // *Plant, Cell and Environment*. – 2007. – Vol. 30. – P. 1052–1071.
238. Oyungerel, S. *Orostachys spinosa* – a new CAM plant of Central Asia / S. Oyungerel, C. C. Black // *Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolei*. – 2005. – Vol. 9. – P. 199-206.
239. Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology / Edited by T.K. Golovko, [et al.] – Syktyvkar, 2014. – p. 207-217.
240. Pontes, L. D. S. Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses / L. D. S. Pontes, J. F. Soussana, F. Louault [et al.] // *Functional Ecology*. – 2007. – Vol. 21, No. 5. – P. 844-853.
241. Poorter H. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate / H. Poorter, H. Lambers // *Oecologia*. – 1990. – Vol. 83. – P. 554 - 559.
242. Poorter H. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis / H. Poorter, Ü. Niinemets [et al.] // *The New Phytologist*. – 2009. Vol. 182. – p. 565-588.
243. Poorter, H. A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance / H. Poorter, N. Ntagkas, M. Mäenpää [et al.] // *New Phytologist*. – 2019. – Vol. 223, No. 3. – P. 1073-1105.
244. Pyankov, V. I. C<sub>4</sub> plants in the vegetation of Mongolia: their natural occurrence and geographical distribution in relation to climate / V. I. Pyankov, P. D. Gunin, Sh. Tsoog [et al.] // *Oecologia*. – 2000. – Vol. 123. – P. 15-31.

245. Pyankov, V. I. Chemical composition of the leaves with different ecological strategies from the boreal zone / V. I. Pyankov, L. A. Ivanov, H. Lambers [et al.] // *Russian J. Plant Physiology*. – 2001a. – Vol. 48. – P. 221-229.
246. Pyankov, V. I. Plant construction cost in the boreal species differing in their ecological strategies / V. I. Pyankov, L. A. Ivanov, H. Lambers [et al.] // *Russian J. Plant Physiology*. – 2001b. – Vol. 48. – P. 67-73.
247. Pyankov, V. I. Quantitative anatomy of photosynthetic tissues of plant species of different functional types in a boreal vegetation / V. I. Pyankov, L. A. Ivanova, H. Lambers [et al.] // *Inherent Variation in Plant Growth. Physiological Mechanisms and Ecological Consequences*. – Leiden, 1998. – P. 71-87.
248. Pyankov, V. I. Leaf structure and specific leaf mass: the alpine desert plants of the Eastern Pamirs, Tadjikistan / V. I. Pyankov, A. V. Kondratchuk, B. Shipley [et al.] // *New Phytologist*. – 1999. – Vol. 143. – P. 131-142.
249. Read, Q. D. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species / Q. D. Read, L. C. Moorhead, J. K. Bailey [et al.] // *Functional Ecology*. – 2014. – Vol. 28, No. 1. – P. 37-45.
250. Reich, P. B. Generality of leaf traits relationships: a test across six biomes / P. B. Reich, S. D. Ellsworth [et al.] // *Ecology*. – 1999. – Vol. 80(6). – P. 1955-1969.
251. Reich, P. B. Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots / P. B. Reich, Y. Luo, J. B. Bradford [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2014. – Vol. 111(38). – P. 13721-13726.
252. Reich, P. B. Effects of climate warming on photosynthesis in boreal tree species depend on soil moisture / P. B. Reich, K. M. Sendall, A. Stefanski [et al.] // *Nat*. – 2018. – Vol. 562. – P. 263–267.
253. Reich, P. B. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning / P. B. Reich, M. B. Walters, D. S. Ellsworth [et al.] // *Ecology*. – 1997. – Vol. 94(25). – P. 13730-13734.
254. Reich, P. B. The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies / P. B. Reich, I. Wright, J. Cavender-Bares [et al.] // *International Journal of Plant Sciences*. – 2003. – Vol. 164. – P. 143-164.

255. Ronzhina, D. A. Variation in Leaf Pigment Complex Traits of Wetland Plants Is Related to Taxonomy and Life Forms / D. A. Ronzhina // *Diversity*. – 2023. – Vol. 15(3). – P. 372.
256. Ronzhina, D. A. Leaf Functional Traits and Biomass of Wetland Plants in Forest and Steppe Zones / D. A. Ronzhina, L. A. Ivanova, L. A. Ivanov [et al.] // *Russian Journal of Plant Physiology*. – 2019. – Vol. 66, No. 3. – P. 393-402.
257. Shipley, B. Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology / B. Shipley, F. de Bello [et al.] // *Oecologia*. – 2016. – Vol. 180. – P. 923-931.
258. Siefert, A. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities / A. Siefert, C. Violle, A. Taudiere [et al.] // *Ecology Letters*. – 2015. – Vol. 18, No. 12. – P. 1406-1419.
259. Smith, W. K. Leaf Form and Photosynthesis: Do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? / W. K. Smith, T. C. Vogelmann [et al.] // *BioScience*. – 1997. – Vol. 47. – P. 785-793.
260. Shiirevdamba, Ts. Plant anatomical study in Mongolia / Ts. Shiirevdamba, G. Tserenkhand // *Ecosystems of Mongolia and frontier areas of adjacent countries: Natural resources, Biodiversity and ecological prospects Ulaanbaatar*. – 2005. – P.160-163.
261. Terashima, I. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis / I. Terashima, Y. T. Hanba, D. Tholen [et al.] // *Plant Physiology*. – 2011. – Vol. 155. – P. 108-116.
262. Terashima I. Why are sun leaves thicker than shade leaves? – Consideration based on analyses of CO<sub>2</sub> diffusion in the leaf / I. Terashima, S. I. Miyazawa, Y. T. Hanba [et al.] // *J. Plant Res.* 2001. – V. 114. – P. 93-105.
263. Tilman, D. The influence of Functional diversity and composition on Ecosystem processes / D. Tilman, J. Knops, D. Wedin [et al.] // *Science*. – 1997. – Vol. 277(5330). – P. 1300-1302.
264. Tosens, T. Anatomical basis of variation in mesophyll resistance in eastern Australian sclerophylls: news of a long and winding path / T. Tosens [et al.] // *J. of Experimental Bot.* 2012. – Vol. 63, № 2. – P. 695-709.

265. Tumorjav, Sh. Species-specific and environment-sensitive functional traits in six steppe plant species with different roles in community / Sh. Tumorjav, L. Ivanova, Yu. Rupyshev [et al.] // *Historia Naturalis Bulgarica*. – 2024. – Vol. 46, No. 6. – P. 147-163.
266. Vesk, P. A. Predicting plant species' responses to grazing / P. A. Vesk, M. Westoby // *Journal of Applied Ecology*. – 2001. – Vol. 38. – P. 897-909.
267. Violle, C. Let the concept of trait be functional! / C. Violle [et al.] // *Oikos*. – 2007. – Vol. 116. – P. 882-892.
268. Wang, R. Z. C<sub>4</sub> plants in the desert of China: occurrence of C<sub>4</sub> photosynthesis and morphological functional types / R. Z. Wang // – *Photosynthetica*. – 2007. – Vol. 45 (2). – P. 167-171.
269. Wesche, K. The Palaearctic steppe biome: a new synthesis / K. Wesche, D. Ambarli, J. Kamp, P. Török [et al.] // *Biodiversity and Conservation*. - 2016. – Vol. 25. – P. 2197-2231.
270. Wesche, K. Abiotic and biotic determinants of steppe productivity and performance – A view from Central Asia / K. Wesche, J. Treiber // *Eurasian Steppes. Ecological Problems and Livelihoods in a Changing World*. – Heidelberg: Springer, 2012. – P. 3-43.
271. Westoby, M. A leaf–height–seed (LHS) plant ecology strategy scheme / M. Westoby // *Plant and Soil*. – 1998. – Vol. 199. – P. 213-227.
272. Westoby, M. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species / M. Westoby, D. S. Falster, A. T. Moles [et al.] // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 2002. – Vol. 33. – P. 125-159.
273. Wright, I. J. Global climatic drivers of leaf size / I. J. Wright, N. Dong [et al.] // *Science*. – 2017. – Vol. 375(6354). – P. 917-921.
274. Wright, I. J. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate / I. J. Wright, P. B. Reich, J. H. C. Cornelissen [et al.] // *Global ecology and biogeography*. – 2005. – Vol. 14. – P. 411-421.
275. Wright, I. J. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats / I. J.

- Wright, P. B. Reich, M. Westoby [et al.] // *Functional Ecology*. – 2001. – Vol. 15. – P. 423-434.
276. Wright, I. J. The worldwide leaf economics spectrum / I. J. Wright, P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly [et al.] // *Nature*. – 2004. – Vol. 428(6985). – P. 821-827.
277. Xie, L.-N. Effects of grazing on population growth characteristics of *Caragana stenophylla* along a climatic aridity gradient / L.-N. Xie, H.-Y. Guo, W.-Z. Chen [et al.] // *Rangeland Ecology & Management*. – 2018. – Vol. 71(1). – P. 98-105.
278. Yembuu, B. General geographical characteristics of Mongolia / B. Yembuu // *The Physical Geography of Mongolia*. – 2021. – P. 1-8.
279. Zhang, L.-M. Seasonal variations of ecosystem apparent quantum yield ( $\alpha$ ) and maximum photosynthesis rate ( $P_{\max}$ ) of different forest ecosystems in China / L.-M. Zhang [et al.] // *Agricul. Forest Meteorology*. – 2006. – Vol. 137. – P. 176–187.
280. Ziegler, H. The photosynthetic pathway types of some desert plants from India, Saudi Arabia, Egypt, and Iraq / H. Ziegler, K.H. Batanouny, N. Sankhla [et al.] // *Oecologia*. – 1981. – Vol. 48. – P. 93-99.

**ПРИЛОЖЕНИЯ**

## ПРИЛОЖЕНИЕ А



Министерство науки и высшего образования  
Российской Федерации

Федеральное государственное автономное  
образовательное учреждение высшего образования  
«ТЮМЕНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ» (ТюмГУ)

**ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ И СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ  
БИОЛОГИИ (X-BIO)**

Володарского ул., д. 6, Тел.: (3452) 59-74-00  
г. Тюмень, 625003 study.xbio@utmn.ru  
www.utmn.ru/x-bio/

06.09.2024 № 3-9/24

На № \_\_\_\_\_ от \_\_\_\_\_

## Справка

О внедрении в учебный процесс в институте экологической и сельскохозяйственной биологии (X-BIO) Тюменского государственного университета результатов кандидатской диссертации Тумуржав Шинэхуу «Влияние климатических и антропогенных факторов на функциональное разнообразие растений степей Южной Сибири и Северной Монголии».

Полученные в результате выполнения работ по теме диссертации данные о связи структуры мезофилла с интенсивностью фотосинтеза и характеристики растений разных экологических групп используются в лекционных и практических курсах дисциплин «Экологическая физиология растений» и «Экология».

Заместитель директора X-BIO

Прохошин А.С.



## ПРИЛОЖЕНИЕ Б

## Функциональные показатели листьев растений степей

## Южной Сибири и Северной Монголии

Таблица Б.1 – Функциональные показатели листьев изученных видов растений степей Южной Сибири и Северной Монголии

Сообщество	Вид	LT	LMA	A <sub>max</sub>	E	C <sub>ab</sub> /A	Car/A
1	<i>Allium anisopodium</i>	1276	1090	24.1	9.18	5.0	1.0
	<i>Allium ramosum</i>	995	784	21.8	8.43	4.1	0.7
	<i>Artemisia commutata</i>	417	880	18.8	4.88	4.0	0.7
	<i>Artemisia frigida</i>	149	793	13.8	9.64	6.5	0.9
	<i>Artemisia scoparia</i>	228	698	12.2	9.52	2.9	0.5
	<i>Carex duriuscula</i>	295	1155	9.0	5.26	3.4	0.6
	<i>Leymus chinensis</i>	320	983	16.6	3.19	6.4	1.1
	<i>Potentilla acaulis</i>	392	836	11.9	4.05	3.8	0.7
	<i>Potentilla bifurca</i>	316	797	10.9	3.50	4.0	0.7
	<i>Stipa krylovii</i>	361	1761	20.7	6.71	7.6	1.2
2	<i>Artemisia ledebouriana</i>	546	955	8.0	6.93	4.8	1.0
	<i>Artemisia scoparia</i>	235	646	13.2	7.96	3.3	0.5
	<i>Chamaerhodos grandiflora</i>	160	815	9.6	9.97	3.3	0.6
	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	140	570	4.3	1.22	2.5	0.5
	<i>Dontostemon micranthus</i>		1022	11.8	8.32	3.3	0.5
	<i>Hierochloe glabra</i>	205	738	8.6	3.08	2.9	0.7
3	<i>Artemisia ledebouriana</i>	471	1006	18.8	5.70	4.1	0.9
	<i>Hierochloe glabra</i>	251	685	10.8	2.77	3.3	0.8
4	<i>Achnatherum sibiricum</i>	226	706	11.8	4.31	2.6	0.7
	<i>Aconogonon angustifolium</i>	272	823	11.6	4.59	4.3	1.0
	<i>Alyssum obovatum</i>	438	1107	11.5	4.04	3.6	0.9
	<i>Artemisia frigida</i>	137	532	9.0	5.81	4.6	0.7
	<i>Artemisia scoparia</i>	268	664	12.9	8.48	4.1	0.6
	<i>Chamaerhodos erecta</i>	208	663	9.8	6.41	3.9	0.6
	<i>Eremogone capillaris</i>	298	1297	7.8	4.33	4.4	1.1
	<i>Koeleria macrantha</i>	316	972	9.7	4.61	2.8	0.6
	<i>Linaria acutiloba</i>	614	1313	13.0	4.39	3.1	0.9
	<i>Stipa krylovii</i>	325	1707	12.7	4.87	5.2	1.3
5	<i>Achnatherum sibiricum</i>	202	719	7.5	1.82	2.8	0.8
	<i>Allium anisopodium</i>	1365	1244	10.8	1.45	5.6	1.4
	<i>Artemisia commutata</i>	503	1268	18.8	3.89	4.4	1.1
	<i>Artemisia frigida</i>	159	670	7.4	1.36	3.1	0.7
	<i>Bupleurum scorzonerifolium</i>	345	1026	14.7	5.20	5.0	1.2
	<i>Carex duriuscula</i>	231	895	6.5	1.81	3.9	1.2

Сообщество	Вид	LT	LMA	A <sub>max</sub>	E	C <sub>ab</sub> /A	Car/A
5	<i>Ephedra monosperma</i>	1229	4078	14.1	5.00	12.8	2.8
	<i>Iris ruthenica</i>	675	776	6.8	0.95	2.7	0.7
	<i>Stellaria cherleriae</i>	329	948	7.1	4.17	5.1	1.1
	<i>Stipa krylovii</i>	354	2011	14.9	2.05	6.5	1.4
6	<i>Allium anisopodium</i>	1479	1290	15.3	7.61	5.1	1.2
	<i>Artemisia scoparia</i>	253	695	9.8	5.21	3.6	0.8
	<i>Bupleurum scorzonerifolium</i>	395	1197	14.0	5.17	5.6	1.4
	<i>Carex duriuscula</i>	263	1144	8.5	3.00	4.4	1.4
	<i>Koeleria macrantha</i>	300	970	7.4	2.32	2.4	0.5
	<i>Potentilla acaulis</i>	362	820	6.6	1.48	2.5	0.6
	<i>Potentilla bifurca</i>	267	959	5.8	2.43	3.2	0.7
	<i>Ptilotrichum tenuifolium</i>	534	1345	9.4	3.35	4.4	1.0
7	<i>Achnatherum sibiricum</i>	197	624	10.9	3.27	4.4	1.0
	<i>Agropyron cristatum</i>	287	1153	16.1	3.31	5.7	1.3
	<i>Artemisia frigida</i>	121	563	7.3	4.59	6.5	0.8
	<i>Caragana microphylla</i>	197	995	17.2	4.10	4.5	1.1
	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	132	525	11.8	1.52	3.6	0.8
	<i>Dontostemon integrifolius</i>	696	710	22.0	5.34	3.3	0.8
	<i>Potentilla acaulis</i>	327	856	15.5	4.59	2.7	0.7
	<i>Thymus serpyllum</i>	262	768	6.3	1.83	3.9	0.8
	<i>Ulmus pumila</i>	349	1174	16.4	2.01	4.7	1.1
	<i>Veronica incana</i>	273	711	9.2	2.92	3.4	0.8
8	<i>Artemisia commutata</i>	436	882	15.4	6.65	4.4	1.0
	<i>Carex korshinskyi</i>	155	696	13.3	3.42	2.9	0.7
	<i>Festuca lenensis</i>	485	1753	21.7	4.43	6.0	1.2
	<i>Galium verum</i>	340	1068	13.9	10.51	3.9	0.9
	<i>Koeleria macrantha</i>	308	862	17.0	4.62	5.2	0.8
	<i>Poa botryoides</i>	517	2389	16.8	6.28	6.4	1.7
	<i>Potentilla acaulis</i>	313	783	15.0	4.60	3.7	0.8
	<i>Scabiosa comosa</i>	403	662	13.3	5.24	3.2	1.0
	<i>Serratula centauroides</i>	432	1047	12.2	5.88	4.0	1.1
	<i>Thymus serpyllum</i>	233	612	5.0	1.26	2.6	0.7
9	<i>Artemisia dracunculus</i>	210	558	10.0	3.87	3.4	0.9
	<i>Bromopsis inermis</i>	164	779	11.3	5.00	4.1	1.4
	<i>Carex korshinskyi</i>	155	708	7.1	3.29	2.8	0.8
	<i>Leymus chinensis</i>	348	1031	10.1	2.05	3.6	0.7
	<i>Potentilla tanacetifolia</i>	233	520	9.4	2.35	3.1	0.6
	<i>Ribes diacantha</i>	306	879	7.6	1.53	4.3	0.8
	<i>Scabiosa comosa</i>	442	971	16.7	4.13	4.8	1.2
	<i>Veronica incana</i>	272	724	12.0	4.18	3.2	0.7
10	<i>Amaranthus blitoides</i>	253	543	12.4	2.97	4.9	0.9
	<i>Artemisia scoparia</i>	197	709	15.4	7.73	6.5	1.1

Сообщество	Вид	LT	LMA	A <sub>max</sub>	E	C <sub>ab</sub> /A	C <sub>ar</sub> /A
10	<i>Knorringia sibirica</i>	397	499	16.5	3.97	4.2	0.8
	<i>Lappula squarrosa</i>	484	640	24.3	10.66	3.8	0.8
	<i>Limonium flexuosum</i>	414	576	10.3	3.44	4.5	1.0
	<i>Panicum miliaceum</i>	175	332	20.0	3.23	3.2	0.7
	<i>Potentilla bifurca</i>	212	842	9.4	2.11	3.1	0.8
	<i>Setaria viridis</i>	146	296	30.0	4.97	2.7	0.6
	<i>Silene amoena</i>	234	446	16.2	5.89	3.7	0.7
	<i>Thalictrum minus</i>	246	541	11.0	4.70	3.5	1.3
11	<i>Allium senescens</i>	961	781	3.5	0.39	2.9	0.7
	<i>Bupleurum scorzonerifolium</i>	321	924	6.7	0.91	4.6	1.0
	<i>Carex korshinskyi</i>	204	829	4.4	0.40	3.2	0.8
	<i>Lespedeza juncea</i>	125	596	1.7	0.26	4.1	0.9
	<i>Pulsatilla orientali-sibirica</i>	321	1032	7.3	1.23	3.8	0.9
	<i>Pulsatilla turczaninovii</i>	358	1308	5.3	0.93	4.5	0.9
	<i>Schizonepeta multifida</i>	202	724	2.9	0.38	2.9	0.7
	<i>Serratula centauroides</i>	423	1001	7.9	1.85	3.2	0.7
	<i>Thalictrum minus</i>	243	626	6.5	0.65	2.8	1.0
	<i>Vicia nervata</i>	246	837	9.2	1.71	4.8	1.1
12	<i>Artemisia sericea</i>	143	626	1.6	0.37	3.8	0.7
	<i>Artemisia tanacetifolia</i>	172	589	1.9	0.38	3.6	0.8
	<i>Carex lanceolata</i>	167	660	2.6	0.43	3.9	0.8
	<i>Cotoneaster melanocarpus</i>	241	612	3.4	0.74	3.7	0.7
	<i>Lathyrus humilis</i>	167	466	1.4	0.25	4.4	0.9
	<i>Pulsatilla orientali-sibirica</i>	269	795	3.6	0.89	3.5	0.7
	<i>Pyrola incarnata</i>	169	585	1.0	0.18	3.6	0.6
	<i>Rosa acicularis</i>	146	424	2.5	0.44	2.2	0.4
	<i>Rubus saxatilis</i>	114	283	1.4	0.27	2.8	0.5
	<i>Thalictrum simplex</i>	209	452	4.3	0.82	3.8	0.9
13	<i>Allium senescens</i>	845	800			2.9	0.7
	<i>Artemisia gmelinii</i>	214	829	4.1	0.41	3.0	0.6
	<i>Bupleurum scorzonerifolium</i>	280	967	5.3	0.64	5.5	1.2
	<i>Carex korshinskyi</i>	173	794	2.2	0.24	2.4	0.6
	<i>Lespedeza juncea</i>	108	618	2.7	0.16	4.5	0.8
	<i>Patrinia rupestris</i>	242	726	1.5		2.4	0.6
	<i>Pulsatilla turczaninovii</i>	290	1330	5.6	0.71	3.3	0.8
	<i>Stipa krylovii</i>	516	3076	4.7	0.43	6.6	1.3
	<i>Veronica incana</i>	243	1068	2.8	0.39	3.2	0.8
	<i>Vicia nervata</i>	221	827	3.1	0.18	5.0	1.2
14	<i>Carex lanceolata</i>	150	610	3.7	1.06	2.3	0.5
	<i>Cotoneaster melanocarpus</i>	214	603	6.3	2.10	3.3	0.7
	<i>Galium boreale</i>	112	337	3.6	1.02	3.3	0.7
	<i>Neottianthe cucullata</i>	364	200	0.7	0.14	3.4	0.7

Сообщество	Вид	LT	LMA	A <sub>max</sub>	E	C <sub>ab</sub> /A	Car/A
14	<i>Phlomooides tuberosa</i>	189	476	7.3	2.72	4.5	0.9
	<i>Polygonatum odoratum</i>	199	354	4.5	0.83	3.5	0.7
	<i>Pulsatilla orientali-sibirica</i>	239	776	6.4	3.26	4.0	0.8
	<i>Sanguisorba officinalis</i>	212	477	5.6	1.32	3.8	0.8
	<i>Spiraea media</i>	118	477	3.5	0.84	3.6	0.8
	<i>Thalictrum simplex</i>	92	272	3.6	0.96	2.9	0.6
15	<i>Bupleurum bicaule</i>	262	861	11.6	3.91	4.8	1.1
	<i>Caragana pygmaea</i>	234	1295	16.2	3.44	5.2	1.3
	<i>Carex pediformis</i>	174	773	5.5	1.79	1.7	0.5
	<i>Dianthus versicolor</i>	385	1016	7.9	2.34	4.0	1.1
	<i>Festuca sibirica</i>	316	1038	9.0	1.57	4.5	0.9
	<i>Medicago falcata</i>	169	744	9.9	3.02	3.8	0.9
	<i>Phlomooides tuberosa</i>	315	805	9.8	3.85	3.7	0.9
	<i>Potentilla tanacetifolia</i>	239	627	7.8	2.03	2.7	0.6
	<i>Saussurea salicifolia</i>	238	1062	12.3	4.55	3.7	0.9
	<i>Schizonepeta multifida</i>	193	725	8.6	2.66	3.1	0.8
16	<i>Bupleurum bicaule</i>	244	1034	11.9	4.05	4.5	1.0
	<i>Carex macroura</i>	167	798	4.4	1.16	2.1	0.6
	<i>Festuca sibirica</i>	310	1395	7.8	1.63	3.1	0.7
	<i>Festuca valesiaca</i>	496	2326	9.9	1.99	5.5	0.8
	<i>Filifolium sibiricum</i>	432	1753	15.6	4.33	4.6	1.1
	<i>Koeleria macrantha</i>	268	1085	7.5	1.63	3.0	0.7
	<i>Leontopodium fedtschenkoanum</i>	170	786	9.6	2.73	3.4	0.9
	<i>Pedicularis rubens</i>	374	1158	5.7	4.28	3.1	1.0
	<i>Pulsatilla turczaninovi</i>	276	1425	8.2	1.78	3.2	0.8
	<i>Thymus mongolicus</i>	198	768	4.1	1.16	3.3	0.6
17	<i>Agropyron cristatum</i>	278	1024	12.8	3.37	5.3	1.2
	<i>Aster alpinus</i>	280	388	7.3	6.52	2.6	0.6
	<i>Carex korshinskyi</i>	158	666	8.3	3.37	3.9	0.9
	<i>Dasiphora parvifolia</i>	131	690	10.2	6.50	3.6	0.8
	<i>Festuca ovina</i>	182	430	9.0	4.12	3.4	0.8
	<i>Limonium flexuosum</i>	426	431	10.4	4.66	3.2	0.8
	<i>Phlomooides tuberosa</i>	279	437	11.5	4.65	2.8	0.6
	<i>Poa attenuata</i>	237	597	12.6	4.89	4.1	0.9
	<i>Potentilla longifolia</i>	169	369	13.3	5.31	3.1	0.6
	<i>Taraxacum mongolicum</i>	164	236	8.9	3.56	2.9	0.6
18	<i>Artemisia phaeolepis</i>	223	524	12.4	7.27	3.1	0.8
	<i>Carex korshinskyi</i>	141	509	8.4	3.86	3.8	0.7
	<i>Chrysanthemum zawadskii</i>	284	343	12.1	5.46	3.2	0.7
	<i>Dasiphora parvifolia</i>	145	599	6.0	3.98	3.3	0.6
	<i>Erodium stephanianum</i>	156	367	12.6	6.15	3.7	0.7
	<i>Geum aleppicum</i>	138	320	9.0	3.65	3.8	0.6

Сообщество	Вид	LT	LMA	A <sub>max</sub>	E	C <sub>ab</sub> /A	C <sub>ar</sub> /A
18	<i>Poa pratensis</i>	142	587	7.8	3.28	3.7	0.7
	<i>Polygala tenuifolia</i>	295	456	17.1	6.68	4.8	1.2
	<i>Potentilla longifolia</i>	182	324	14.3	5.10	2.6	0.7
	<i>Taraxacum officinale</i>	134	207	8.3	4.10	2.6	0.5
19	<i>Amblynotus rupestris</i>	374	960	13.6	5.09	5.5	1.1
	<i>Artemisia frigida</i>	174	602	12.5	6.53	4.5	0.7
	<i>Astragalus laguroides</i>	311	763	25.3	7.77	6.9	1.0
	<i>Carex duriuscula</i>	208	908	12.5	4.94	4.0	1.2
	<i>Gentiana decumbens</i>	410	456	16.7	4.57	4.9	1.1
	<i>Poa botryoides</i>	139	383	10.2	4.51	4.7	0.7
	<i>Potentilla acaulis</i>	304	556	5.0	4.30	3.0	0.7
	<i>Sibbaldianthe adpressa</i>	217	658	14.9	5.27	4.4	0.8
	<i>Stipa baicalensis</i>	448	1852	19.6	4.77	7.8	2.0
	<i>Thymus serpyllum</i>	246	561	9.9	4.91	4.5	0.7
20	<i>Achillea asiatica</i>	164	339	17.8	9.92	3.6	0.8
	<i>Aconogonon angustifolium</i>	282	403	17.6	8.09	3.8	0.8
	<i>Agrostis divaricatissima</i>	130	347	2.7	2.69	3.4	0.7
	<i>Bromopsis inermis</i>	177	385	13.3	5.92	3.8	0.9
	<i>Euphrasia hirtella</i>	340	443	6.7	10.06	2.4	0.6
	<i>Geranium pratense</i>	177	391	11.1	6.71	3.5	0.8
	<i>Salix rhamnifolia</i>	183	426	12.3	5.37	3.4	0.9
	<i>Sanguisorba officinalis</i>	207	376	10.4	6.52	3.4	0.7
	<i>Scutellaria scordiifolia</i>	194	250	10.3	5.25	3.1	0.6
	<i>Tephroses turczaninowii</i>	324	317	13.3	5.97	3.4	0.8
21	<i>Aconogonon angustifolium</i>	286	540	15.7	10.28	4.9	1.0
	<i>Agropyron cristatum</i>	254	522	18.4	7.35	5.1	1.3
	<i>Artemisia dracunculus</i>	225	489	19.9	10.22	3.7	0.9
	<i>Artemisia phaeolepis</i>	292	509	19.9	7.86	3.3	0.9
	<i>Carex duriuscula</i>	176	618	12.4	6.00	2.6	0.9
	<i>Festuca valesiaca</i>	326	996	17.1	7.06	5.8	1.3
	<i>Heteropappus altaicus</i>	240	479	14.6	8.60	4.1	1.0
	<i>Koeleria macrantha</i>	236	614	13.8	5.38	3.3	0.9
	<i>Poa attenuata</i>	136	418	14.7	6.58	3.5	0.7
	<i>Veronica incana</i>	260	509	5.8	7.25	2.7	0.7
22	<i>Achillea asiatica</i>	158	360	7.0	5.81	4.1	0.9
	<i>Artemisia sericea</i>	188	342	13.0	7.94	2.1	0.5
	<i>Betula fusca</i>	222	581	12.9	4.81	4.0	0.9
	<i>Bistorta vivipara</i>	218	327	14.0	6.76	4.6	0.8
	<i>Bromopsis inermis</i>	202	477	5.1	1.61	4.4	0.8
	<i>Carex macroura</i>	164	385	8.2	4.27	2.8	0.6
	<i>Hylotelephium triphyllum</i>	538	228	10.6	4.65	2.9	0.7
	<i>Sanguisorba officinalis</i>	206	319	16.3	5.92	4.1	0.7

Сообщество	Вид	LT	LMA	A <sub>max</sub>	E	C <sub>ab</sub> /A	Car/A
22	<i>Tephrosia turczaninowii</i>	301	283	12.3	5.17	3.0	0.7
	<i>Vicia cracca</i>	142	221	14.0	7.15	3.1	0.7
23	<i>Artemisia phaeolepis</i>	254	525	17.0	9.88	3.8	0.9
	<i>Aster alpinus</i>	274	431	10.7	8.06	3.1	0.7
	<i>Carex duriuscula</i>	153	581	12.4	6.73	2.7	0.8
	<i>Dontostemon integrifolius</i>	462	505	20.2	12.67	4.2	0.9
	<i>Echinops latifolius</i>	361	842	12.9	6.26	3.7	0.9
	<i>Galium verum</i>	285	504	16.2	11.22	4.2	0.9
	<i>Kobresia simpliciuscula</i>	396	1025	8.3	6.20	5.9	1.4
	<i>Koeleria macrantha</i>	232	457	16.1	10.66	3.9	0.7
	<i>Melilotoides platycarpus</i>	141	384	22.5	11.44	4.2	0.9
<i>Thermopsis lanceolata</i>	268	528	10.8	6.36	3.7	0.9	

Примечание – LT - толщина листа, мкм; LMA-поверхностная плотность листа, мг дм<sup>-2</sup>; LD-объемная плотность листа, г см<sup>-3</sup>; A<sub>max</sub> (М) - максимальная скорость фотосинтеза на единицу площади (массы) листа, мкмоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>(мкмоль г<sup>-1</sup> с<sup>-1</sup>); E (М) - скорость транспирации на единицу площади (массы) листа, ммоль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>(ммоль г<sup>-1</sup> с<sup>-1</sup>); Cond - проводимость для СО<sub>2</sub> на единицу площади листа, моль м<sup>-2</sup> с<sup>-1</sup>; C<sub>ab</sub>/A (М) - содержание хлорофиллов a+b в единице площади (массы) листа, мг дм<sup>-2</sup> (мг г<sup>-1</sup>); Car/A (М) - содержание каротиноидов в единице площади (массы) листа, мг дм<sup>-2</sup> (мг г<sup>-1</sup>); a/b - Отношение хлорофиллов a/b