



УДК 581.5/9:581.132 (571.54)
DOI <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2019.30.32>

С₄-растения во флоре Бурятии

О. А. Аненхонов¹, Л. А. Иванова^{2, 3}, Д. А. Ронжина^{2, 3}, Л. А. Иванов^{2, 3},
Х. Лю⁴

¹ *Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, г. Улан-Удэ, Россия*

² *Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия*

³ *Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия*

⁴ *Пекинский университет, г. Пекин, КНР*

E-mail: anen@yandex.ru

Аннотация. На основе оригинальных и литературных данных во флоре Бурятии выявлено 26 видов С₄-растений из 18 родов и 7 семейств. Выполнен анализ жизненных форм, эколого-фитоценологических стратегий, эколого-ценотических и хорологических групп в составе фракции С₄-растений флоры Бурятии. Показано доминирование малолетников, эксплерентов, растений из ксерических групп, видов с обширными ареалами, а также относительно высокая доля центральноазиатских и восточноазиатских растений.

Ключевые слова: С₄-растения, флористический анализ, экология С₄-растений, география С₄-растений, одно-, двулетники, эксплеренты, Байкальский регион.

Для цитирования: С₄-растения во флоре Бурятии / О. А. Аненхонов, Л. А. Иванова, Д. А. Ронжина, Л. А. Иванов, Х. Лю // Известия Иркутского государственного университета. Серия: Биология. Экология. 2019. Т. 30. С. 32–47. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2019.30.32>

Введение

Сокращение биоразнообразия и изменение его структуры, вызванные глобальными изменениями климата и нарастающим антропогенным воздействием, являются одними из наиболее актуальных проблем современной биологии и экологии. В ходе текущего потепления климата аридные территории занимают всё более значительные площади. На фоне глобальных климатических изменений [Framing and Context, 2018] происходят региональные изменения климата Забайкалья, выражающиеся, в частности, в повышении температуры воздуха и засушливости территории [Обязов, 2014].

Функциональные типы растений (ФТР) представляют собой один из наиболее показательных «инструментов» для выявления закономерностей в функциональной структуре фиторазнообразия, а также для оценок реакции растительности на изменения климата и антропогенные воздействия. Выделение ФТР осуществляется на основе различных принципов, среди которых важное место занимают механизмы фотосинтеза. По особенностям фотосинтетического метаболизма выделяются три основные группы: С₃-, С₄- и САМ-растения. С₃-растения широко распространены в регионах холодного и умеренного климата, а С₄-растения, наряду с САМ-растениями, имеют

преимущество в аридных условиях и при засолении. По мнению Ю. В. Гамалея и соавторов [Травы Монголии: происхождение ..., 2010], C₃-растения могут рассматриваться как криофиты, а C₄-растения – как ксерофиты. Способность осуществлять C₄-тип фотосинтеза обусловлена формированием у растений так называемого кранц-синдрома – специфической коронарной анатомии и дифференциации фотосинтезирующих клеток на клетки мезофилла и обкладки проводящих пучков («короны»), высокой концентрации хлоропластов в клетках обкладки, благодаря чему реализуется возможность осуществления фотосинтеза без фотодыхания и сопутствующих потерь воды из тканей. Растения всех этих групп характеризуются разной реакцией на изменения климата и антропогенные нарушения. Однако ввиду того, что САМ-путь (Crassulaceae Acid Metabolism), характерный для медленно растущих суккулентов, не может обеспечить высокой продуктивности, эти растения мало конкурентоспособны по сравнению с C₃- и C₄-растениями.

Согласно теории эволюции C₄-пути фотосинтеза, наиболее вероятным центром происхождения «кранц-синдрома» является Центральная Азия [Пьянков, Мокронос, 1993; C₄ plants in ... , 2000]. Тем не менее, C₃-растения в этом регионе являются доминирующими, тогда как C₄-растения играют второстепенную роль, а САМ-растения вообще представлены единичными видами с незначительным обилием, например: *Sedum aizoon* (Koch ex Schönl.) Н. Ohba, *Orostachys malacophylla* (Pall.) Fisch. Однако происходящие изменения окружающей среды во многом оказываются более благоприятными для C₄-растений. Потепление и аридизация климата, засоление почв, перевыпас скота обуславливают усиление роли C₄-растений в семиаридных ландшафтах, таких как степи Монголии, Северного Китая и Южной Сибири [Badmaeva, Tkachuk, Sandanov, 2010; European plants with ... , 2010; Inconsistent changes of ... , 2016]. Более того, роль этих факторов заключается в формировании условий, в которых C₄-растения оказываются более конкурентоспособными, по сравнению с C₃-растениями, за счёт характерной для них более высокой эффективности фотосинтеза.

Несмотря на потенциально большое значение C₄-растений в составе растительного покрова в ходе изменений климата, исследования этой функциональной группы растений в России до сих пор немногочисленны, а для территории Бурятии имеются лишь единичные работы [Badmaeva, Tkachuk, Sandanov, 2010; Effects to grazing ... , 2017; Leaf traits of ... , 2019; Аненхон, Королюк, 2019]. Более того, к настоящему времени даже не был конкретизирован видовой состав группы C₄-растений в регионе. В связи с этим целью настоящей работы является инвентаризация таксономического состава C₄-растений в составе флоры территории Бурятии, что послужит основой для последующих эколого-ботанических и эколого-физиологических исследований. Кроме того, на основе результатов инвентаризации выполнен краткий анализ этой специфической группы растений, что представляет несомненный интерес с точки зрения понимания её основных черт и особенностей.

Материалы и методы

Виды C_4 -растений во флоре Бурятии выделены путём критического анализа видового состава флоры, приведённого в «Определителе растений Бурятии» [2001], с учётом многочисленных публикаций о флористических находках на территории Бурятии. При этом отнесение видов к группе C_4 -растений основывалось на оригинальных данных Л. А. Ивановой, Д. А. Ронжиной и Л. А. Иванова, включённых в базу данных лаборатории экологической физиологии растений Ботанического сада УрО РАН (г. Екатеринбург), а также литературных данных [Hatch, 1975; Ueno, Koyama, 1987; Akhani, Trimborn, Ziegler, 1997; C_4 plants in ... , 2000; Schültze, Freitag, Weising, 2003; Bruhl, Wilson, 2007; The Taxonomic Distribution ... , 2007; Phylogenomics of C_4 ... , 2009; European plants with ... , 2010; Su, Xie, Zhou, 2011; A global database ... , 2014]. Необходимо дать комментарий к работе Н.-Р. Tang и S.-R. Liu [2001], в которой в качестве C_4 -растений приводится ряд видов C_3 -растений, распространённых также и в Бурятии. В их числе *Artemisia anethifolia*, *A. sieversiana*, *Chenopodium acuminatum*, *Ch. album*, *Ch. glaucum*, *Ch. hybridum*, *Cuscuta europaea*, *Erodium stephanianum*. Признаком, на основании которого данные виды были отнесены в цитированной статье к C_4 -растениям, послужили значения соотношения изотопов углерода $\delta^{13}C$ в диапазоне 9–18 ‰. Между тем известно [Sage, Li, Monson, 1999, p. 553], что использование одних только показателей соотношения изотопов углерода $\delta^{13}C$ может быть проблематичным, поскольку и не C_4 -растения могут демонстрировать такие же показатели, как у C_4 -растений. Необходимы также и другие признаки (в особенности анатомические – наличие «кранц-синдрома») для утверждения о протекании фотосинтеза по C_4 -пути. Более того, цитированные выше обзорные работы, как и наши собственные данные, не подтверждают принадлежность указанных видов к C_4 -растениям.

Выделенная совокупность видов принята в качестве фракции флоры, для которой составлены и проанализированы систематический, эколого-ценотический, хорологический, биоморфологический спектры. Отнесение видов к хорологическим и эколого-ценотическим группам основывалось на экспертной оценке авторов с учётом работ Л. И. Малышева и Г. А. Пешковой [1984] и Г. А. Пешковой [2001]; при наличии разночтений между этими работами учитывалась оценка из более новой. Жизненные формы растений выделены по И. Г. Серебрякову [1964]. Подразделение видов растений, выделяемых как «антропофиты», на группы по степени натурализации (агриофиты, колонофиты, эпёкофиты, эфемерофиты), а также использование других понятий из этой сферы выполнено с учётом содержания терминов по О. Г. Барановой и соавторам [Основные термины и понятия ... , 2018], при этом «агриофиты» понимаются нами согласно Н. С. Камышеву [1959]. Типы эколого-фитоценотических стратегий даны по системе Раменского – Грайма с выделением как первичных, так и вторичных типов стратегий [Миркин, Наумова, 2012].

Номенклатура растений дана по «Конспекту флоры Азиатской ...» [2012], приведены также альтернативные названия по Catalogue of Life. Се-

мейства, роды и виды в табл. 1 расположены в алфавитном порядке, сначала однодольные, затем двудольные.

Результаты и обсуждение

Всего на настоящий момент в качестве растений с С₄-фотосинтезом во флоре Бурятии учтено 26 видов и подвидов (см. табл. 1). Они принадлежат к 18 родам из 7 семейств, два из которых – однодольные, 5 – двудольные. В целом в мировой флоре известно лишь 21 семейство (если не принимать Chenopodiaceae и Amaranthaceae в качестве отдельных семейств, как в системе APG IV [An update ... , 2016]), содержащее представителей с С₄-типом фотосинтеза [Ehleringer, Cerling, Helliker, 1997; Su, Xie, Zhou, 2011]. Невысокое общее число видов фракции С₄-растений обусловлено характером флоры региона, имеющей отчётливо бореальные черты [Малышев, Пешкова, 1984], в то время как тенденцию к использованию С₄-фотосинтеза имеют филогенетические линии растений, обычные в основном в тропиках и субтропиках [Ehleringer, Cerling, Helliker, 1997].

Таблица 1

Таксономический состав фракции видов растений с С₄-фотосинтезом во флоре Бурятии и распределение их по группам

| № | Семейство, вид | Название по Catalogue of Life | ХГ | ЖФ | ЭЦГ | Группы АФ | Тип ЭФС |
|----|-------------------------------|-------------------------------|-------|---------------|-----|-----------|---------|
| | Cyperaceae | то же | | | | | |
| 1 | <i>Cyperus glomeratus*</i> | то же | ЕА | Мл/В.VI.1.2.А | Пр | – | RS |
| 2 | <i>C. orthostachyus</i> | то же | ВА | Мл/В.VI.1.2.А | ВБ | – | RS |
| 3 | <i>Pycreus nilagiricus</i> | <i>Cyperus flavidus</i> | ВА-ПТ | Мл/В.VI.1.2.А | Пр | – | RS |
| | Poaceae | то же | | | | | |
| 4 | <i>Cleistogenes kitagawae</i> | то же | ВА | Мн/В.V.1.3.Б | ГС | – | S |
| 5 | <i>C. squarrosa</i> | то же | ОА | Мн/В.V.1.3.Б | СС | – | S |
| 6 | <i>Digitaria ischaemum</i> | то же | ГА | Мл/В.VI.1.2.А | АФ | Кл | R |
| 7 | <i>Echinochloa crusgalli</i> | то же | КП | Мл/В.VI.1.2.А | Пр | – | R |
| 8 | <i>Enneapogon borealis</i> | <i>E. desvauxii</i> | ЦА | Мл/В.VI.1.2.А | ГС | – | RS |
| 9 | <i>Eragrostis minor</i> | то же | ГА | Мл/В.VI.1.2.А | АФ | Эп | R |
| 10 | <i>E. pilosa</i> | то же | ЕА | Мл/В.VI.1.2.А | АФ | Эп | R |
| 11 | <i>Panicum miliaceum</i> | то же | ЕА | Мл/В.VI.1.2.А | АФ | Кл | R |
| 12 | <i>Setaria viridis</i> | то же | ГА | Мл/В.VI.1.2.А | АФ | Аг | R |
| 13 | <i>Spodiopogon sibiricus</i> | то же | ВА | Мн/В.V.1.3.Б | ГС | – | RS |

Окончание табл. 1

| № | Семейство, вид | Название по Catalogue of Life | ХГ | ЖФ | ЭЦГ | Группы АФ | Тип ЭФС |
|----|------------------------------------|--|----|---------------|-----|-----------|---------|
| | Amaranthaceae | то же | | | | | |
| 14 | <i>Amaranthus albus</i> | то же | КП | Мл/В.VI.1.2.A | АФ | Эф | R |
| 15 | <i>A. blitoides</i> | то же | КП | Мл/В.VI.1.2.A | АФ | Кл | R |
| 16 | <i>A. retroflexus</i> | то же | КП | Мл/В.VI.1.2.A | АФ | Эп | R |
| | Chenopodiaceae | Amaranthaceae | | | | | |
| 17 | <i>Atriplex sibirica</i> | то же | ЦА | Мл/В.VI.1.2.A | ПС | – | RS |
| 18 | <i>Kali collina</i> | то же | ЕА | Мл/В.VI.1.2.A | СС | – | R |
| 19 | <i>K. tragus</i> | то же | ЕА | Мл/В.VI.1.2.A | СС | – | R |
| 20 | <i>Bassia scoparia</i> | <i>B. scoparia</i> subsp. <i>scoparia</i> | ЕА | Мл/В.VI.1.2.A | АФ | Эф | R |
| 21 | <i>B. densiflora</i> | <i>B. scoparia</i> subsp. <i>densiflora</i> | ЦА | Мл/В.VI.1.2.A | СС | – | R |
| 22 | <i>B. prostrata</i> | то же | ЕА | Мн/В.IV.1.1.Б | ГС | – | S |
| 23 | <i>Teloxys aristata</i> | <i>Dysphania</i> <i>aristata</i> | ЕА | Мл/В.VI.1.2.A | СС | – | R |
| | Euphorbiaceae | то же | | | | | |
| 24 | <i>Euphorbia pseudo-chamaesyce</i> | <i>E. humifusa</i> | ОА | Мл/В.VI.1.2.A | СС | – | R |
| | Portulacaceae | то же | | | | | |
| 25 | <i>Portulaca oleracea</i> | то же | ЕА | Мл/В.VI.3 | АФ | Кл | R |
| | Zygophyllaceae | то же | | | | | |
| 26 | <i>Tribulus terrestris</i> | то же | ЕА | Мл/В.VI.1.2.A | СС | – | R |

Примечания: ХГ – хорологическая группа: КП – Космополитная; ГА – Голарктическая; ЕА – Евразийская; ВА-ПТ – Восточноазиатско-Палеотропическая; ВА – Восточноазиатская; ОА – Общеазиатская; ЦА – Центральноазиатская. ЖФ – жизненная форма: Мл – малолетники (одно-, двулетники), включая: В.VI.1.2.A. – длительновегетирующие однолетники, В.VI.3. – монокарпические травы с суккулентными побегами; Мн – многолетники, включая: Б.IV.1.1.Б. – прямостоячие полкустарнички, В.V.1.3.Б. – рыхлокустовые дерновинные травянистые поликарпики, В.V.1.3.В. – длиннокорневищные травянистые поликарпики. ЭЦГ – эколого-ценотическая группа: СС – собственно степная; ПС – пустынно-степная; ГС – горно-степная; ВБ – водно-болотная; Пр – прирусловая; АФ – антропофиты. Группа антропофитов (АФ) по степени натурализации: Эф – эфемерофиты; Кл – колонофиты; Эп – эпёкофиты; Аг – агриофиты. ЭФС – эколого-фитоценотическая стратегия: R – эксплеренты; RS – эксплеренты-пациенты; S – пациенты.

*Данные о местонахождении этого вида в Бурятии пока не опубликованы (сборы О. А. Аненхонова).

Среди всех семейств фракции C₄-растений выделяются Poaceae (10 видов) и Chenopodiaceae (7 видов), все остальные представлены одним-тремя видами. В родовом спектре резкого лидерства не наблюдается: в составе *Amaranthus*, *Bassia* – по три вида; *Cyperus*, *Cleistogenes*, *Eragrostis*, *Kali* – по два вида; остальных 12 родов – по одному виду. Совершенно очевидно, насколько глубоко специфичны спектры семейств и родов фракции C₄-растений по сравнению с аналогичными спектрами как локальных флор Бурятии, так и флоры всей Байкальской Сибири [Малышев, Пешкова, 1984; и мн. др.].

Необходимо подчеркнуть, что исследования C₄-растений продолжают-ся и вероятны некоторые дополнения к составу этой фракции во флоре Бурятии. Так, можно отметить, что в работе В. И. Пьянкова и А. Т. Мокроносова [1993] для данного региона было отмечено всего пять видов сем. Chenopodiaceae (без трибы Atripliceae). В нашем списке фигурирует 7 таких видов. Кроме того, есть виды (*Eragrostis amurensis*, *Atriplex fera*, *Axyris amaranthoides*), которые необходимо проверить на предмет типа фотосинтеза – C₃ или C₄. Основанием для «подозрений» является то, что эти виды относятся к родам, в составе которых зарегистрированы растения с тем и другим фотосинтетическими типами. Причем *E. amurensis* относится к роду, в составе которого подавляющее большинство видов используют C₄-фотосинтез [A global database ..., 2014]. Что касается *A. fera*, то среди видов рода многие известны как C₄-растения [Molecular phylogeny of ..., 2010]. В цитированной статье *A. fera* упоминается в контексте её анатомического отличия от *Halimione* и, соответственно, принадлежности к *Atriplex* [Там же, р. 1675, Fig. 4], но тип фотосинтеза у этого вида не указывается. Особняком среди этих видов стоит *A. amaranthoides*. Для него известно, что дискриминация изотопа углерода $\delta^{13}\text{C}$ соответствует C₄-растениям, но по признакам анатомии листа (включая отсутствие коронарной анатомии, дорзовентральный тип мезофилла) это C₃-растение [Akhani, Trimborn, Ziegler, 1997]. Исходя из этого, *A. amaranthoides* вероятнее всего является промежуточным C₃-C₄-растением.

Несмотря на наличие трёх видов с пока не идентифицированным типом фотосинтеза, уже возможно получить представление об общих чертах флористических спектров фракции C₄-растений во флоре Бурятии. Из представленных в табл. 1 групп ключевое значение для анализа имеет спектр жизненных форм (табл. 2). В нём наиболее ярким моментом является господство малолетников в составе фракции C₄-растений, что выражает её глубокую специфику по сравнению с общей флорой Бурятии, в которой, по предварительным подсчётам [Осипов, Аненхонов, 1999], процентное соотношение многолетников/малолетников среди наземных растений является практически обратным: 86,1/14,9. Преобладание однолетних C₄-растений над многолетними показано и для Европы, а C₄-фотосинтез рассматривается как фактор, позволяющий растениям формировать высокую продуктивность за короткий период времени [European plants with ... , 2010]. Это свойство C₄-фотосинтеза может быть чертой, которая, в частности, обеспечивает более высокую эффективность данного типа метаболизма для однолетников в жарких и/или сухих условиях.

Таблица 2

Обобщённые показатели спектров жизненных форм и эколого-фитоценологических стратегий в составе фракции С₄-растений во флоре Бурятии

| Мл/Мн | | | ЖФ | | | ЭФС | | |
|--------|-------------|---------|------------|-------------|---------|--------|-------------|---------|
| Группа | Число видов | Доля, % | Группа | Число видов | Доля, % | Группа | Число видов | Доля, % |
| Мл | 22 | 84,6 | Б.IV.1.1.Б | 1 | 3,8 | R | 17 | 65,4 |
| Мн | 4 | 15,4 | В.V.1.3.Б | 3 | 11,5 | RS | 5 | 19,2 |
| | | | В.VI.1.2.A | 21 | 80,8 | S | 4 | 15,4 |
| | | | В.VI.3 | 1 | 3,8 | | | |

Примечание: Обозначения см. табл. 1.

Основную долю малолетников фракции С₄-растений флоры Бурятии составляет группа «длительновегетирующие однолетники». Остальные жизненные формы малолетников представлены единичными видами. Многолетников мало – всего четыре вида, из них три – травянистые растения (см. табл. 2). Тем не менее, именно среди многолетников имеются виды, характеризующиеся относительно высокой активностью (интегральная оценка на основе встречаемости и проективного покрытия) в естественных сообществах. Таковы *Cleistogenes squarrosa* и *Bassia prostrata* – довольно обычные в степях Бурятии и фактически определяющие уровень активности группы С₄-растений в степных сообществах, при том что в целом доля С₄-растений в видовом составе степной растительности Забайкалья очень невелика и почти монотонна [Аненхонов, Королюк, 2019].

С численным господством малолетников связано резкое преобладание эксплерентов и промежуточной группы – эксплерентов-пациентов в составе фракции (см. табл. 2). Это отражает также и значительную роль антропогенного фактора в появлении многих видов С₄-растений во флоре региона. Так, помимо нативных видов С₄-растений (16 видов, среди которых имеются апофиты и индигенофиты), чуть менее 40 % от всей фракции С₄-растений составляет группа антропофитов, но почти все они в современных условиях так или иначе связаны с нарушенными местообитаниями – это эфемерофиты, колонофиты, эпёкофиты (табл. 3). По нашим данным, лишь *Setaria viridis* проявляет себя как агрофит – внедряется в естественные сообщества, например петрофитные степи с невысоким проективным покрытием травостоя, приуроченные к гребням увалов, вершинам сопок и их крутым каменистым склонам.

В отношении эколого-ценотической дифференциации нативных видов С₄-растений (см. табл. 3) наиболее заметно резкое преобладание «ксерических» групп (собственно степная, горно-степная, пустынно-степная), насчитывающих в совокупности 12 видов (75 % от общего числа нативных видов) и доминирование среди них собственно степной группы. Такое положение легко согласуется с природой С₄-растений, способных к высокой интенсивности фотосинтеза при повышенных температуре и освещённости, в частности благодаря возможности фиксации СО₂ при высоком устьичном сопротивлении в условиях дефицита влаги. Вместе с тем в составе фракции име-

ются и виды «гигрических» групп: *Cyperus glomeratus*, *C. orthostachyus*, *Pycneus nilagiricus*, *Echinochloa crusgalli*. Однако они относятся к весьма специфическим родам: *Cyperus*, вместе с весьма близким и часто синонимизируемым с ним *Pycneus*, а также *Echinochloa* распространены преимущественно в тропических и субтропических странах [Пробатова, 1985; Егорова, 2002], где характеризуются наибольшим видовым разнообразием и при этом доминированием С₄-растений в их составе. В рассматриваемом регионе виды этих родов приурочены к околородным местообитаниям: с одной стороны, они избегают дефицита влаги, а с другой (что, возможно, даже более важно) – пользуются термической стабильностью этих экотопов, обусловленной высокой теплоёмкостью воды. Среди упомянутых видов особо примечателен *P. nilagiricus* – обитатель околородных участков термального источника «Дзелиндинский» в Северном Прибайкалье. Этот термофильный вид, будучи очень редким, предположительно, является доплейстоценовым реликтом [Аненхонов, 1999] и включён в Красную книгу Бурятии [Красная книга Республики..., 2013].

Таблица 3

Обобщённые показатели спектров хорологических и эколого-ценотических групп в составе фракции С₄-растений во флоре Бурятии

| ХГ | | | ЭЦГ | | | АФ | | |
|--------|-------------|---------|--------|-------------|---------|--------|-------------|---------|
| Группа | Число видов | Доля, % | Группа | Число видов | Доля, % | Группа | Число видов | Доля, % |
| ЕА | 10 | 38,5 | АФ | 10 | 38,5 | Эп | 3 | 30,0 |
| ГА | 3 | 11,5 | СС | 7 | 26,9 | Кл | 4 | 40,0 |
| КП | 4 | 15,4 | ГС | 4 | 15,4 | Эф | 2 | 20,0 |
| ЦА | 3 | 11,5 | ПС | 1 | 3,8 | Аг | 1 | 10,0 |
| ВА | 3 | 11,5 | Пр | 3 | 11,5 | | | |
| ОА | 2 | 7,7 | ВБ | 1 | 3,8 | | | |
| ВА-ПТ | 1 | 3,8 | | | | | | |

Примечание: Обозначения см. табл. 1.

В хорологическом спектре (см. табл. 3) доминируют виды с обширными ареалами (евразийские, голарктические, космополитные) – 17 видов (65,4 %), что, в общем, согласуется с господством эксплерентов в спектре ЭФС. Виды с азиатскими типами ареалов значительно менее многочисленны (8 видов) и в большинстве своём представлены разного рода степными растениями. В отличие от любых других региональных флор Байкальской Сибири во фракции С₄-растений среди азиатских видов относительно велика доля растений с центральноазиатским и восточноазиатским типами ареалов. И вновь наиболее специфическим – восточноазиатско-палеотропическим ареалом отличается уже упомянутый *P. nilagiricus*.

Заключение

Представленный в настоящей работе список видов растений, использующих С₄-фотосинтез, впервые составлен для флоры Бурятии. Он также является первым для флоры конкретного региона на территории России, по-

сколькx ранее приводились только отдельные виды растений, использующих С₄-фотосинтез, либо списки по таксономическим или иным группам, либо фрагменты списков С₄-растений для отдельных парциальных флор или типов сообществ (в основном ксерофитных).

Фракция С₄-растений во флоре Бурятии представлена 26 видами и под-видами из 18 родов и 7 семейств, среди последних по числу видов резко преобладают Chenopodiaceae и Poaceae. Основные черты фракции С₄-растений заключаются в следующем: в видовом составе господствуют малолетники, но более значительная ценотическая роль в естественной растительности принадлежит многолетникам; резко преобладают эксплеренты; доминируют виды из состава ксерических эколого-ценотических групп при глубоком своеобразии представителей минорных групп; значительна роль видов с обширными ареалами при повышенной роли среди азиатских видов центральноазиатских и восточноазиатских. Все черты групповых спектров фракции С₄-растений – семейственный и родовой, спектры жизненных форм, эколого-ценотический и хорологический, спектр эколого-фитоценотических стратегий – отражают глубокую специфику этой фракции по сравнению с остальной местной естественной флорой.

С учётом того, что при прогнозируемом потеплении в Забайкалье ожидается нарастание засушливости климата, можно ожидать активизацию С₄-растений, учитывая их адаптации к жарким и сухим условиям. Более того, усиление антропогенных нарушений естественной растительности, вероятно, будет служить дополнительным благоприятным фактором для повышения роли С₄-растений в растительном покрове региона.

Работа выполнена в рамках проектов № АААА-А17-117011810036-3 и № АААА-А17-117072810011-1 госзадания НИР и при поддержке проекта РФФИ № 19-54-53015 ГФЕН-а.

Список литературы

Аненхонов О. А. Пути формирования перигидротермальных флор Прибайкалья // Генезис флоры и растительности Байкальской Сибири : материалы конф. науч. чтения памяти М. Г. Попова (чтение 17). Иркутск : Изд-во Иркут. ун-та, 1999. С. 43–47.

Аненхонов О. А., Королюк А. Ю. Участие С₄ растений в степных сообществах Забайкалья // Итоги и перспективы геоботанических исследований в Сибири : Материалы Всерос. конф., посвященной 75-летию лаборатории экологии и геоботаники ЦСБС СО РАН (Новосибирск, 13–16 мая 2019 г.). Новосибирск, 2019. С. 9–10.

Егорова Т. В. Род *Cyperus* L. (Cyperaceae) во флоре России // Новости систематики высших растений. 2002. Т. 34. С. 12–33.

Камышев Н. С. К классификации антропохоров // Ботан. журн. 1959. Т. 44, № 11. С. 1613–1616.

Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. 640 с.

Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов / отв. ред. Н. М. Пронин. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. 688 с.

Мальшев Л. И., Пешкова Г. А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск : Наука, 1984. 264 с.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа : Гилем, 2012. 488 с.

Обязов В. А. Изменения современного климата и оценка их последствий для природных и природно-климатических систем Забайкалья : автореф. дис. ... д-ра геогр. наук. Казань : Казан. фед. ун-т, 2014. 38 с.

Определитель растений Бурятии / О. А. Аненхонов, Т. Д. Пыхалова, К. И. Осипов, И. Р. Сэкулич, Н. К. Бадмаева, Б. Б. Намзалов, Л. В. Кривобоков, М. С. Мункуева, А. В. Суткин, Д. Б. Тубшинова, Д. Я. Тубанова. Улан-Удэ : Республиканская типография, 2001. 672 с.

Осипов К. И., Аненхонов О. А. Жизненные формы сосудистых растений флоры Республики Бурятия // Тр. 6 междунар. конф. по морфологии растений памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. Москва : МПГУ, 1999. С. 162–163.

Основные термины и понятия, используемые при изучении чужеродной и синантропной флоры / О. Г. Баранова, А. В. Щербаков, С. А. Сенатор, Н. Н. Панасенко, В. А. Сагалаев, С. В. Саксонов // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2018. Т. XII, № 4. С. 4–22.

Пешкова Г. А. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. Новосибирск : Наука, 2001. 192 с.

Пробатова Н. С. Мятликовые – Роасеае // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Том 1 / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л. : Наука, 1985. С. 89–382.

Пьянков В. И., Мокроносов А. Т. Основные тенденции изменения растительности Земли в связи с глобальным потеплением климата // Физиология растений. 1993. Т. 40, № 4. С. 515–531.

Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. М.-Л. : Наука, 1964. С. 146–208.

Травы Монголии: происхождение и направления структурно-функциональной специализации / Ю. В. Гамалей, С. Н. Шереметьев, Ш. Цоож, Ц. Шийрэвдамба // Экологические последствия биосферных процессов в экотонной зоне Южной Сибири и Центральной Азии: Тр. междунар. конф. Т. 1. Устные доклады. Улан-Батор : Бэмби Сан, 2010. С. 123–127.

A global database of C₄ photosynthesis in grasses / C. P. Osborne, A. Salomaa, Th. A. Kluyver, V. Visser, E. A. Kellogg, O. Morrone, M. S. Vorontsova, W. Derek Clayton, D. A. Simpson // *New Phytologist*. 2014. Vol. 204, № 3. P. 441–446. <https://doi.org/10.1111/nph.12942>

Akhani H., Trimborn P., Ziegler H. Photosynthetic pathways in Chenopodiaceae from Africa, Asia and Europe with their ecological, phytogeographical and taxonomical importance // *Plant Systematics and Evolution*. 1997. Vol. 206. P. 187–221. <https://doi.org/10.1007/BF00987948>

An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. / M. W. Chase, M. J. M. Christenhusz, M. F. Fay, J. W. Byng, W. S. Judd, D. E. Soltis, D. J. Mabberley, A. N. Sennikov, P. S. Soltis, P. F. Stevens, B. Briggs, S. Brockington, A. Chautems, J. C. Clark, J. Conran, E. Haston, M. Möller, M. Moore, R. Olmstead, M. Perret, L. Skog, J. Smith, D. Tank, M. Vorontsova, A. Weber // *Bot. J. Linn. Soc.* 2016. Vol. 181(1). P. 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>

Badmaeva N. K., Tkachuk T. E., Sandanov D. V. Halophytic ecosystems in the arid zone of Transbaikalia becoming dryer : evidence from C₄ plants invasion // Ecological consequences of biosphere processes in the ecotone zone of Southern Siberia and Central Asia : Proc. Int. Conf. (Ulaanbaatar, Mongolia, September 6–8, 2010). Vol. I. Oral reports. Ulaanbaatar : Bembi san Publ., 2010. P. 136–139.

Bruhl J. J., Wilson K. L. Towards a comprehensive survey of C₃ and C₄ photosynthetic pathways in Cyperaceae // *Aliso*. 2007. Vol. 23, N 1. P. 99–148. <https://doi.org/10.5642/aliso.20072301.11>

C₄ plants in the vegetation of Mongolia: Their natural occurrence and geographical distribution in relation to climate / V. I. Pyankov, P. D. Gunin, Sh. Tsoog, C. C. Black // *Oecologia*. 2000. Vol. 123. P. 15–31. <https://doi.org/10.1007/s004420050985>

Effects of grazing on photosynthetic and production characteristics C₃ and C₄ of steppe plants in sandland of the Barguzin river basin, Baikal region, Russia / Y. A. Rupyshev, A. V. Sutkin, T. G. Boikov, V. Mazare // *Res. J. Agric. Sci.* 2017. Vol. 49(1). P. 154–162.

Ehleringer J. R., Cerling T. E., Helliker B. R. C₄ photosynthesis, atmospheric CO₂, and climate // *Oecologia*. 1997. Vol. 112. P. 285–299. <https://doi.org/10.1007/s004420050311>

European plants with C₄ photosynthesis : geographical and taxonomical distribution and relations to climate parameters / V. I. Pyankov, H. Zieger, H. Akhani, C. Delgele, U. Lüttge // *Bot. J. Linn. Soc.* 2010. Vol. 163. P. 283–304. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01062.x>

Framing and Context / M. R. Allen, O. P. Dube, W. Solecki, F. Aragon-Durand, W. Cramer, S. Humphreys, M. Kainuma, J. Kala, N. Mahowald, Y. Mulugetta, M. Perez, M. Wairiu, K. Zickfeld // *Global Warming of 1.5°C. IPCC Spec. Rep. IPCC*, 2018. 46 p. Available at: <https://www.ipcc.ch/sr15/>.

Hatch M. D. C₄-pathway photosynthesis in *Portulaca oleracea* and the significance of alanine labeling // *Planta* (Berl.). 1975. Vol. 125. P. 273–279. <https://doi.org/10.1007/BF00385603>

Inconsistent changes of biomass and species richness along a precipitation gradient in temperate steppe / Sh. Qiu, H. Liu, F. Zhao, X. Liu // *J. Arid Environ.* 2016. Vol. 132. P. 42–48. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.04.009>

Leaf traits of C₃- and C₄-plants indicating climatic adaptation along a latitudinal gradient in Southern Siberia and Mongolia / L. A. Ivanova, L. A. Ivanov, D. A. Ronzhina, P. K. Yudin, S. V. Migalina, T. Shinehuu, G. Tserenkhand, P. Yu. Voronin, O. A. Anenkhonov, S. N. Bazha, P. D. Gunin // *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 2019. Vol. 254. P. 122–134. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.10.008>

Molecular phylogeny of Atripliceae (Chenopodioideae, Chenopodiaceae) : Implications for systematics, biogeography, flower and fruit evolution, and the origin of C₄ photosynthesis / G. Kadereit, E. V. Mavrodiev, E. H. Zacharias, A. P. Sukhorukov // *Am. J. Bot.* 2010. Vol. 97, № 10. P. 1664–1687. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000169>

Phylogenomics of C₄ photosynthesis in sedges (Cyperaceae): multiple appearance and genetic convergence / G. Besnard, A.M. Muasya, F. Russier, E. H. Roalson, N. Salamin, P. A. Christin // *Mol. Biol. Evol.* 2009. Vol. 26. P. 1909–1919. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp103>

Sage R. F., Li M., Monson R. K. The Taxonomic Distribution of C₄ Photosynthesis // *C₄ Plant Biology*. San Diego, London, Boston, New York, Sydney, Tokyo, Toronto: Academic Press, 1999. P. 551–584.

Schültze P., Freitag H., Weising K. An integrated molecular and morphological study of the subfamily Suaedoideae Ulbr. (Chenopodiaceae) // *Plant Syst. Evol.* 2003. Vol. 239. P. 257–286. <https://doi.org/10.1007/s00606-003-0013-2>

Su P. X., Xie T. T., Zhou Z. J. C₄ plant species and geographical distribution in relation to climate in the desert vegetation of China // *Sciences in Cold and Arid Regions*. 2011. Vol. 3(5). P. 0381–0391. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1226.2011.00381>

Tang H.-P., Liu S.-R. The List of C₄ plants in Nei Mongol Area // *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Nei Mongol*. 2001. Vol. 32, № 4. P. 431–438.

The taxonomic distribution of C₄ photosynthesis in Amaranthaceae sensu stricto / Sage R. F., T. L. Sage, R. W. Pearcy, Th. Borsch // *Am. J. Bot.* 2007. Vol. 94(12). P. 1992–2003. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.12.1992>

Ueno O., Koyama T. Distribution and evolution of C₄ syndrome in *Rhynchospora* (Rhynchosporaeae – Cyperaceae) // *The Botanical Magazine Tokyo*. 1987. Vol. 100. P. 63–85. <https://doi.org/10.1007/BF02488421>

C₄-plants in the Flora of Buryatia, Eastern Siberia

O. A. Anenkhonov¹, L. A. Ivanova^{2,3}, D. A. Ronzhina^{2,3}, L. A. Ivanov^{2,3},
H. Liu⁴

¹*Institute of General and Experimental Biology SB RAS, Ulan-Ude, Russian Federation*

²*Institute Botanic Garden UB RAS, Ekaterinburg, Russian Federation*

³*Tyumen State University, Tyumen, Russian Federation*

⁴*Peking University, Beijing, China*

Abstract. Based on the original and published data, 26 C₄-plant species and subspecies from 18 genera and 7 families have registered in the flora of Buryatia. 2 and 5 families belong to monocots and dicots respectively. The number of C₄-plant species is estimated as low, and the reason for this fact is the distinctively boreal pattern of the regional flora in general. The most of C₄-plant species belong to Poaceae and Chenopodiaceae, while other families are represented by 1–3 species. No genera comprising many C₄-plant species have been recorded, only *Amaranthus* and *Bassia* are represented by the 3 species each, while other genera contain 1–2 species. In the life form spectrum supremacy of annuals should be highlighted, in contrast to the total flora of Buryatia where the proportion annuals/perennials is almost opposite. Although perennials are in a little number (4), 2 of them are well manifested in the regional steppe vegetation when assessed through a combination of frequency and abundance in plant communities. Meanwhile, the common share of the C₄-plants fraction in the steppe vegetation throughout the whole Transbaikalia is not significant. In connection with annuals supremacy, the predominance of ruderals in the spectrum of life strategies occurs. Importantly, human impact sufficiently contributes to the predominance of ruderals but not stress-tolerants. The habitat-mediated differentiation of the C₄-plants fraction shows the superiority of xerophytic groups, which is connected with the ability of C₄-plants to high photosynthesis rates under high temperature and insolation due to the CO₂ fixation even in the moisture-deficit condition. The portion of hygrophytic plants is rather small (4 species), however very specific being represented by species from genera widely distributed in tropics and subtropics. The one species, namely *Pycreus nilagiricus*, is a very rare species grows in wet littoral habitats around the hot geothermal spring in Northern Baikal Region. Presumably, it is a relic of pre-Pleistocene, and listed in the regional Red Data Book [2013]. In the chorological spectrum species of the wide distribution areas, like Eurasian, Holarctic, and Cosmopolitan, prevail (17 species). Most of them are ruderals. Asian species are less numerous (8 species) and represented by steppe plants of various life strategies. Comparing to any local flora of the region, a relatively large percentage of Central-Asian and East-Asian plants have revealed in the fraction. In general, all spectra of the fraction of C₄-plants reflect its strong specificity comparing to the regional flora of Buryatia.

Keywords: C₄-plants, flora analysis, C₄-plants ecology, C₄-plants geography, annuals and biennials, ruderal plants, Baikal region.

For citation: Anenkhonov O.A., Ivanova L.A., Ronzhina D.A., Ivanov L.A., Liu H. C₄-plants in the Flora of Buryatia, Eastern Siberia. *The Bulletin of Irkutsk State University. Series Biology. Ecology*, 2019, vol. 30, pp. 32-47. <https://doi.org/10.26516/2073-3372.2019.30.32> (in Russian)

References

Anenkhonov O.A. Puti formirovaniya perigidrotermal'nykh flor Pribaikal'ya [Ways of perihydrothermic flora forming in the Baikal region]. *Genesis flory i rastitel'nosti Baikalskoi Sibiri: Materialy konferentsii. Nauchnye chteniya pamyati M. G. Popova (chtenie 17-oe)* [Genesis of flora and vegetation in Baikal Siberia: Sci. Conf. in memory of M. G. Popov (Meeting 17th), Irkutsk, Russia]. Irkutsk, Irkutsk St. Univ. Publ., 1999, pp. 43-47. (in Russian)

Anenkhonov O.A., Korolyuk A.Yu. Uchastie S_4 rastenii v stepnykh soobshchestvakh Zabaikal'ya [C₄ plants in steppe communities of Transbaikalia]. *Itogi i perspektivy geobotanicheskikh issledovaniy v Sibiri: Materialy Vseros. konfer., posvyashchennoi 75-letiyu laboratorii ekologii i geobotaniki TsSBS SO RAN* [Results and Prospects of Geobotanical Research in Siberia : Proc. Rus. Conf. devoted to 75th anniv. of Laboratory of Ecology and Geobotany CSBG SB RAS, Novosibirsk, Russia]. Novosibirsk, 2017, pp. 9-10. (in Russian)

Egorova T.V. Rod *Cyperus* L. (Cyperaceae) vo flore Rossii [The genus *Cyperus* L. (Cyperaceae) in the flora of Russia]. *Novosti sistematiki vysshikh rastenii*. [Novit. Syst. Pl. Vasc.], 2002, vol. 34, pp. 12-33. (in Russian)

Kamyshov N.S. K klassifikatsii antropokhorov [Contribution to the anthropochorous plants classification]. *Botanicheskiy Zhurnal* [Botanical Journal], 1959, vol. 44, no. 11, pp. 1613-1616. (in Russian)

Konspekt flory Aziatskoi Rossii: Sosudistye rasteniya [Conspectus Florae Rossicae Asiaticae: Plantae vasculares]. Novosibirsk, SB RAS Publ., 640 p. (in Russian)

Krasnaya kniga Respubliki Buryatiya: Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoventiya vidy zhivotnykh, rastenii i gribov [Red data book of Republic of Buryatia: Rare and endangered animals, plants, and fungi]. 3rd ed. N.M. Pronin (Ed.). Ulan-Ude, BSC SB RAS Publ., 2013, 688 p. (in Russian)

Malyshev L.I., Peshkova G.A. *Osobennosti i genezis flory Sibiri (Predbaikal'e i Zabaikal'e)* [Peculiarities and genesis of the Siberian flora (Pre-Baikal and Trans-Baikal Area)]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1984, 264 p. (in Russian)

Mirkin B.M., Naumova L.G. *Sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsii nauki o rastitel'nosti* [Modern State of Main Concepts in Vegetation Science]. Ufa, Gilem Publ., 2012, 488 p. (in Russian)

Obyazov V.A. *Izmeneniya sovremennogo klimata i otsenka ikh posledstviy dlya prirodnykh i prirodno-klimaticheskikh sistem Zabaikal'ya* [Current climate change and assessments of its consequences in natural and natural-climatic systems in the region of Transbaikalia: Doctor in Geography dissertation abstract], Kazan, Kazan Fed. Univ., 2014, 38 p. (in Russian)

Anenkhonov O.A., Pykhalova T.D., Osipov K.I., Sekulich I.R., Badmaeva N.K., Namzalov B.B., Krivobokov L.V., Munkueva M.S., Sutkin A.V., Tubshinova D.B., Tubanova D.Ya. *Opredelitel' rastenii Buryatii* [Handbook for Vascular Plants of Buryatia]. Ulan-Ude, Respublikanskaya tipografiya Publ., 2001, 672 p. (in Russian)

Osipov K.I., Anenkhonov O.A. Zhiznennye formy sosudistyykh rastenii flory Respubliki Buryatiya [Life forms of vascular plants in the flora of Republic of Buryatia]. *Tr. 6-oi mezhdunar. konfer. po morfologii rastenii pamyati I. G. i T. I. Serebryakovykh* [6th Int. Conf. on plants morphology in memory of I. G. Serebryakov and T. I. Serebryakova, Moscow, Russia]. Moscow, Moscow Pedagog. St. Univ., 1999, pp. 162–163. (in Russian)

Baranova O.G., Shcherbakov A.V., Senator S.A., Panasenko N.N., Sagalaev V.A., Saksonov S.V. Osnovnye terminy i ponyatiya, ispol'zuemye pri izuchenii chuzherodnoi i sinantropnoi flory [The main terms and concepts used in the study of alien and synanthropic flora]. *Fitoraznoobrazie Vostochnoi Evropy* [Phytodiversity of Eastern Europe], 2018, vol. XII, no. 4, pp. 4-22. (in Russian)

Peshkova G.A. *Florogeneticheskii analiz stepnoi flory gor Yuzhnoi Sibiri* [Florogenetic analysis of the steppe flora of Southern Siberia mountains]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2001, 192 p. (in Russian)

Probatova N.S. Myatlikovyе – Poaceae [The Grass family – Poaceae]. *Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka* [Vascular Plants of the Soviet Far East]. S. S. Kharkevich (Ed.). St.-Petersb., Nauka Publ., 1985, vol. 1, pp. 89-382. (in Russian)

Pyankov V.I., Mokronosov A.T. Osnovnye tendentsii izmeneniya rastitel'nosti Zemli v svyazi s global'nym potepleniem klimata [Basic tendencies in changes of the Earth vegetation in relation to global warming of the climate]. *Russian Plant Physiology*, 1993, vol. 40, no. 4, pp. 451-466.

Serebryakov I.G. Zhiznennye formy vysshikh rastenii i ikh izuchenie [Life forms of higher plants and approaches to its investigation]. *Polevaya geobotanika* [Field Geobotany]. Moscow-St.-Petersb., Nauka Publ., 1964, vol. 3, pp. 146-208. (in Russian)

Gamalei Yu.V., Sheremet'ev S.N., Tsoozh Sh., Shiirevdamba Ts. Travy Mongolii: proiskhozhdenie i napravleniya strukturno-funktsional'noi spetsializatsii [Mongolian herbs: Origin and directions of structural and functional specialization]. *Ecological consequences of biosphere processes in the ecotone zone of Southern Siberia and Central Asia*: Proc. Int. Conf. Ulaanbaatar, Mongolia. Vol. 1, Oral reports. Ulaanbaatar, Bembi san Publ., 2010, pp. 123-127. (in Russian)

Osborne C.P., Salomaa A., Kluyver Th.A., Visser V., Kellogg E.A., Morrone O., Vorontsova M.S., Derek Clayton W., Simpson A. A global database of C₄ photosynthesis in grasses. *New Phytologist*, 2014, vol. 204, no. 3, pp. 441-446. <https://doi.org/10.1111/nph.12942>

Akhani H., Trimborn P., Ziegler H. Photosynthetic pathways in Chenopodiaceae from Africa, Asia and Europe with their ecological, phytogeographical and taxonomical importance. *Pl. Syst. Evol.*, 1997, vol. 206, pp. 187-221. <https://doi.org/10.1007/BF00987948>

Chase M.W., Christenhusz M.J.M., Fay M.F., Byng J.W., Judd W.S., Soltis D.E., Mabberley D.J., Sennikov A.N., Soltis P.S., Stevens P.F., Briggs B., Brockington S., Chautems A., Clark J.C., Conran J., Haston E., Möller M., Moore M., Olmstead R., Perret M., Skog L., Smith J., Tank D., Vorontsova M., Weber A. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot. J. Linn. Soc.*, 2016, vol. 181, no. 1, pp. 1-20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>

Badmaeva N.K., Tkachuk T.E., Sandanov D.V. Halophytic ecosystems in the arid zone of Transbaikalia becoming dryer : evidence from C₄ plants invasion. *Ecological consequences of biosphere processes in the ecotone zone of Southern Siberia and Central Asia*: Proc. Int. Conf. : (Ulaanbaatar, Mongolia). Vol. I. Oral reports. Ulaanbaatar, Bembi san Publ., 2010, pp. 136-139.

Bruhl J.J., Wilson K.L. Towards a comprehensive survey of C₃ and C₄ photosynthetic pathways in Cyperaceae. *Aliso*, 2007, vol. 23, no. 1, pp. 99-148. <https://doi.org/10.5642/aliso.20072301.11>

Pyankov V.I., Gunin P.D., Tsoog Sh., Black C.C. C₄ plants in the vegetation of Mongolia : Their natural occurrence and geographical distribution in relation to climate. *Oecologia*, 2000, vol. 123, pp. 15-31. <https://doi.org/10.1007/s004420050985>

Rupyshev Y.A., Sutkin A.V., Boikov T.G., Mazare V. Effects to grazing on photosynthetic and production characteristics C₃ and C₄ of steppe plants in sandland of the Barguzin river basin, Baikal region, Russia. *Res. J. Agric. Sci.*, 2017, vol. 49, no. 1, pp. 154-162.

Ehleringer J.R., Cerling T.E., Helliker B.R. C₄ photosynthesis, atmospheric CO₂, and climate. *Oecologia*, 1997, vol. 112, pp. 285-299. <https://doi.org/10.1007/s004420050311>

Pyankov V.I., Zieger H., Akhani H., Delgele C., Lüttge U. European plants with C₄ photosynthesis: geographical and taxonomical distribution and relations to climate parameters. *Bot. J. Linn. Soc.*, 2010, vol. 163, pp. 283-304. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01062.x>

Allen M.R., Dube O.P., Solecki W., Aragon-Durand F., Cramer W., Humphreys S., Kainuma M., Kala J., Mahowald N., Mulugetta Y., Perez M., Wairiu M., Zickfeld K. Framing and Context. *Global Warming of 1.5°C. IPCC Spec. Rep.* IPCC, 2018, 46 p. [Available at: <https://www.ipcc.ch/sr15/>]

Hatch M.D. C₄-pathway photosynthesis in *Portulaca oleracea* and the significance of alanine labeling. *Planta (Berl.)*, 1975, vol. 125, pp. 273-279. <https://doi.org/10.1007/BF00385603>

Qiu Sh., Liu H., Zhao F., Liu X. Inconsistent changes of biomass and species richness along a precipitation gradient in temperate steppe. *J. Arid Environ.*, 2016, vol. 132, pp. 42-48. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2016.04.009>

Ivanova L.A., Ivanov L.A., Ronzhina D.A., Yudina P.K., Migalina S.V., Shinehoo T., Tserenkhand G., Voronin P.Yu., Anenkhonov O.A., Bazha S.N., Gunin P.D. Leaf traits of C₃-

and C₄-plants indicating climatic adaptation along a latitudinal gradient in Southern Siberia and Mongolia. *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2019, vol. 254, pp. 122-134. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.10.008>

Kadereit G., Mavrodiev E.V., Zacharias E.H., Sukhorukov A.P. Molecular phylogeny of Atripliceae (Chenopodioideae, Chenopodiaceae): Implications for systematics, biogeography, flower and fruit evolution, and the origin of C₄ photosynthesis. *Am. J. Bot.*, 2010, vol. 97, no. 10, pp. 1664-1687. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000169>

Besnard G., Muasya A.M., Russier F., Roalson E.H., Salamin N., Christin P.A. Phylogenomics of C₄ photosynthesis in sedges (Cyperaceae): multiple appearance and genetic convergence. *Mol. Biol. Evol.*, 2009, vol. 26, pp. 1909-1919. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp103>

Sage R.F., Li M., Monson R.K. The Taxonomic Distribution of C₄ Photosynthesis. *C₄ Plant Biology*. San Diego, London, Boston, New York, Sydney, Tokyo, Toronto, Academic Press, 1999, pp. 551-584.

Schültze P., Freitag H., Weising K. An integrated molecular and morphological study of the subfamily Suaedoideae Ulbr. (Chenopodiaceae). *Pl. Syst. Evol.*, 2003, vol. 239, pp. 257-286. <https://doi.org/10.1007/s00606-003-0013-2>

Su P.X., Xie T.T., Zhou Z.J. C₄ plant species and geographical distribution in relation to climate in the desert vegetation of China. *Sciences in Cold and Arid Regions*, 2011, vol. 3, no. 5, pp. 0381-0391. <https://doi.org/10.3724/SP.J.1226.2011.00381>

Tang H.-P., Liu S.-R. The List of C₄ plants in Nei Mongol Area. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Nei Mongol*, 2001, vol. 32, no. 4, pp. 431-438.

Sage R.F., Sage T.L., Percy R.W., Borsch Th. The taxonomic distribution of C₄ photosynthesis in Amaranthaceae sensu stricto. *Am. J. Bot.*, 2007, vol. 94, no. 12, pp. 1992-2003. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.12.1992>

Ueno O., Koyama T. Distribution and evolution of C₄ syndrome in Rhynchospora (Rhynchosporaceae – Cyperaceae). *The Botanical Magazine Tokyo*, 1987, vol. 100, pp. 63-85. <https://doi.org/10.1007/BF02488421>

Аненхонов Олег Арнольдович
доктор биологических наук,
главный научный сотрудник,
заведующий лабораторией
Институт общей и экспериментальной
биологии СО РАН
Россия, 670047, г. Улан-Удэ,
ул. Сахьяновой, 6
e-mail: anen@yandex.ru

Anenkhnov Oleg Arnoldovich
Doctor of Sciences (Biology),
Principal Research Scientist,
Head of Laboratory
Institute of General and Experimental
Biology SB RAS
6, Sakhyanova st., Ulan-Ude,
670047, Russian Federation
e-mail: anen@yandex.ru

Иванова Лариса Анатольевна
кандидат биологических наук,
заведующая лабораторией
Ботанический сад УрО РАН
Россия, 620144, г. Екатеринбург,
ул. 8 Марта, 202а
старший научный сотрудник
Тюменский государственный университет
Россия, 625003, г. Тюмень,
ул. Володарского, 6
e-mail: Larissa.Ivanova@botgard.uran.ru

Ivanova Larisa Anatol'evna
Candidate of Sciences (Biology),
Head of Laboratory
Institute Botanic Garden UB RAS
202a, 8 March str., Ekaterinburg,
620144, Russian Federation
Senior Research Scientist
Tyumen State University
6, Volodarsky st., Tyumen, 625003,
Russian Federation
e-mail: Larissa.Ivanova@botgard.uran.ru

Иванов Леонид Анатольевич
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Ботанический сад УрО РАН
Россия, 620144, г. Екатеринбург,
ул. 8 Марта, 202а
старший научный сотрудник
Тюменский государственный университет
Россия, 625003, г. Тюмень
ул. Володарского, 6
e-mail: leonid.ivanov@botgard.uran.ru

Ivanov Leonid Anatol'evich
Candidate of Sciences (Biology),
Senior Research Scientist
Institute Botanic Garden UB RAS
202a, 8 March st., Ekaterinburg,
620144, Russian Federation
Senior Research Scientist
Tyumen State University
6, Volodarsky st., Tyumen, 625003,
Russian Federation
e-mail: leonid.ivanov@botgard.uran.ru

Ронжина Дина Александровна
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Ботанический сад УрО РАН
Россия, 620144, г. Екатеринбург,
ул. 8 Марта, 202а
старший научный сотрудник
Тюменский государственный университет
Россия, 625003, г. Тюмень,
ул. Володарского, 6
e-mail: Dina.ronzhina@botgard.uran.ru

Ronzhina Dina Aleksandrovna
Candidate of Sciences (Biology),
Senior Research Scientist
Institute Botanic Garden UB RAS
202a, 8 March st., Ekaterinburg,
620144, Russian Federation
Senior Research Scientist
Tyumen State University
6, Volodarsky st., Tyumen, 625003,
Russian Federation
e-mail: Dina.ronzhina@botgard.uran.ru

Лю Хуньянь
доктор наук, профессор, колледж наук о
природной и городской среде
Пекинский университет
Пекин, 100871, окр. Хайдянь, ул. Ихэюань,
5, стр. Шо, 2
e-mail: lhy@urban.pku.edu.cn

Liu Hongyan
Philosophy Doctor, Professor, College of
Urban and Environmental Sciences
Peking University
Shaw Bld. 2, 5 Yiheyuan Rd., Haidian Dstr.,
Beijing, 100871, China
e-mail: lhy@urban.pku.edu.cn