

УДК 581.55

И.М. Микляева¹, Т.Ю. Каримова², М.В. Бочарников³, Г.Н. Огуреева⁴, Л. Жаргалсайхан⁵

ДИНАМИКА СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ ВОСТОЧНОЙ МОНГОЛИИ В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЕМ КЛИМАТИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ

Исследование восточномонгольских степей трехковыльной формации (*Stipa grandis*, *S. krylovii*, *S. sibirica*) выполнено в 2008–2019 гг. на 11 пробных площадях в 100 м², расположенных по трансекту на межсочной равнине к югу от долины р. Керулен. Структурная организация степных сообществ рассмотрена в качестве критерия равновесного состояния экосистем при изменении климатических условий. Ее определяют соотношение жизненных форм – биоморфологических типов растений, выделенных по приспособлениям к вегетативному возобновлению и разрастанию (вегетативно-подвижные; разрастающиеся вегетативно-слабоподвижные; вегетативно-неподвижные и неразрастающиеся), и биоморфологических групп (дерновинные, стержнекорневые, корневищные, корнеотпрысковые, одно-двулетние), а также состав доминантов и видовая насыщенность сообществ. Установлены диапазоны изменения биоклиматических показателей в годы наблюдений в сравнении со средними многолетними значениями (1962–1990), выявлены устойчивые сочетания жизненных форм растений и отклонения в структурной организации сообществ. Межгодовые различия в структуре сообществ проверены статистически (дисперсионный анализ, критерий Краскела–Уоллиса).

По изменению условий влагообеспеченности (количество осадков за май–июль – месяцы с максимальным накоплением фитомассы) и отклонению от среднеемноголетних значений, принятых за 100%, годы наблюдений отнесены к трем группам: засушливые (<100 мм, <70%); средние (100–190 мм, 70–130%); влажные (>190 мм, >130%). Годы с повышенным увлажнением характеризуются максимальными значениями летнего и майско-летнего омбротермического индекса, годы с недостаточным увлажнением и относительно низкой теплообеспеченностью – минимальными.

В годы со средними условиями увлажнения отмечены большие значения видового богатства и участия видов всех биоморфологических типов. Они наиболее благоприятны для развития степных сообществ. Видовое разнообразие разрастающихся вегетативно-слабоподвижных видов снижается в годы с засушливыми условиями, а вегетативно-неподвижных и неразрастающихся – в годы с влажными условиями. Годы с разными условиями увлажнения значимо различаются также по проективному покрытию аутохтонных асектаторов (*Cleistogenes squarrosa*, *Agropyron cristatum*, *Potentilla acaulis*) и эдификаторов дигрессивных (*Artemisia frigida*). Однако на протяжении всего периода исследований сохраняется флоро-ценотическое ядро сообществ, обеспечивающее их устойчивость (25 многолетних видов с высоким постоянством в сообществах).

Структурная организация трехковыльных степей, выраженная в разнообразии видового состава и фитоценотической роли видов разных биоморфологических типов и групп, определяет природный потенциал степных экосистем.

Ключевые слова: степные экосистемы, биоморфологические типы, флоро-ценотическое ядро, климатические параметры

Введение. Изменение метеорологических условий в разные годы – количества атмосферных осадков и их распределения в течение года, средней температуры воздуха, отклонения этих параметров от многолетних средних, а также сочетание метеорологических условий года исследований с аналогичными условиями как предыдущего года, так и предшествующих лет обуславливает развитие климатогенных флуктуаций растительных сообществ. Они выражаются в изменении видового состава сообществ, которое вызвано переходом ма-

лозаметных или находящихся в состоянии вторичного покоя особей из угнетенного состояния в развитое. Значительные флуктуации в сообществах, характерные для районов с континентальным климатом, происходят параллельно смене внешних условий без нарушения текущего равновесия экосистем и ведут к смене их доминантов, снижению величины продукции и качества кормов на пастбищах, что в значительной степени влияет на экономику страны [Раменский, 1971; Работнов, 1978; Жаргалсайхан, 2018а, 2018б; Огуреева и др., 2019; Ogureeva et al.,

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, географический факультет, кафедра биогеографии, доцент, канд. геогр. н.; e-mail: inessa-miklyaeva@yandex.ru

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, ст. науч. с., канд. геогр. н.; e-mail: katayur@gmail.com

³ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, географический факультет, кафедра биогеографии, ст. науч. с., канд. геогр. н.; e-mail: maxim-msu-bg@mail.ru

⁴ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, географический факультет, кафедра биогеографии, профессор, докт. геогр. н.; e-mail: ogur2@mail.ru

⁵ Институт ботаники Монгольской академии наук, ст. науч. с., канд. биол. н.; e-mail: l_jaga_cj@mail.ru

2011, 2019]. Такие изменения отмечены в степях трехковыльной формации с доминированием в сообществах крупных ковылей (*Stipa krylovii* Roshev., *S. sibirica* (L.) Lam., *S. grandis* P. Smirn.), занимающих значительные площади на территории Монголии в пяти ботанико-географических районах: Восточная Монголия, Хангайский, Монголо-Даурский, Прихинганский и Средняя Халка [Экосистемы..., 1995; Губанов, 1996].

В связи с этим не потеряло актуальности выявление жизненной стратегии отдельных видов, а также динамики структурной организации степных сообществ под влиянием изменяющихся климатических условий. Их структурная организация характеризуется составом и соотношением видов растений, жизненных форм – биоморфологических групп, выделенных по корневым системам, и биоморфологических типов – по приспособлениям растений к вегетативному возобновлению и разрастанию. Интенсивность и направленность климатогенной флуктуации сообществ можно установить по соотношению жизненных форм растений, приспособленных к определенной амплитуде экологических условий. В связи с этим, *цель работы* – выявление структурной организации степей трехковыльной формации, обеспечивающей сохранение равновесного состояния экосистем при изменении климатических условий. *Задачи работы* включают: установление диапазона изменений климатических характеристик за годы наблюдений относительно многолетних средних за тридцатилетний период; выявление сочетания жизненных форм растений, определяющего структурную организацию степей; установление диапазона возможных отклонений в структурной организации, вызванных изменениями климатических условий.

Краткая характеристика природных условий района исследований. Степной стационар расположен в Восточной Монголии, в бассейне среднего течения р. Керулен, в десяти километрах к се-

веру от сомона Тумэнцогт (рис. 1). Его рельеф представлен пологоволнистой холмисто-увалистой равниной (абсолютные высоты 800–1100 м) с отдельными сопками, останцами и западинами. Климат резко континентальный с коротким, теплым летом (средняя температура июля +20°C), холодной, продолжительной, практически бесснежной зимой (средняя температура января –20°C); небольшим годовым количеством осадков (235–240 мм) с максимумом в летние месяцы; из каждых пяти лет два года – засушливые [Жаргалсайхан, 2018б].

Особенности структурной организации сообществ, а также разнообразия растительного покрова степей обусловлены географическим положением территории, относящейся к Восточномонгольской подпровинции Монгольской провинции ультраконтинентального сектора степей Евразии [Лавренко, 1970].

Материалы и методы исследования. Климатогенные изменения, происшедшие за двенадцатилетний период в структурной организации степей трехковыльной формации, исследованы на Степном стационаре (47°40,6' с. ш., 112°24,5' в. д.) на территории сомона Тумэнцогт в начале августа 2008, 2010, 2014–2019 гг. Сделано 59 полных геоботанических описаний растительных сообществ на семи постоянных и четырех дополнительных пробных площадях, добавленных в ходе наблюдений, каждая площадь размером в 100 м². Они расположены на расстоянии 500–1500 м друг от друга по трансекту, проложенному по обширной межсочной равнине с относительно однородными экотопическими условиями с севера, от долины р. Керулен, на юг (см. рис. 1) [Огуреева и др., 2019].

На основе суммарных значений количества осадков за май–июль ближайшей метеостанции Баян-Обо (47°47' с. ш., 112°07' в. д.) [Weather archive..., 2020] и их отклонений от среднеевропейского (1962–1990) значения, принятого за 100% [WMO..., 2020], по условиям увлажнения годы ис-

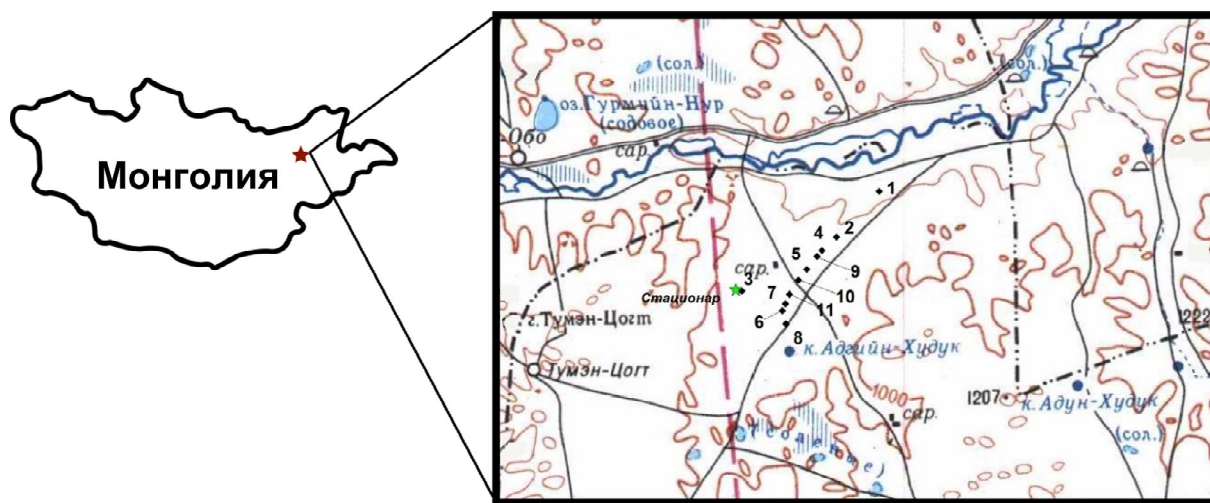


Рис. 1. Район исследований. 1–11 – положение пробных площадей геоботанических описаний

Fig. 1. Geographical location of the studied area. 1–11 – sites of geobotanical descriptions

следования разделены на три группы (засушливые, средние, влажные). Осадки за август месяц не учитывались, т. к. их основное количество выпадает в конце месяца и в некоторые годы превышает норму в два раза, что способствует увеличению числа одно-двулетних видов, которые в начале месяца могут отсутствовать в сообществах. Проведено сравнение условий увлажнения в течение вегетационного периода, установленного по двум параметрам – суммарному количеству осадков за май–июль и омбротермическому индексу, характеризующему отношение количества осадков к температуре воздуха выше 0°C, осредненных за определенный период [Rivas-Martinez et al., 1999].

Выявленные за период наблюдений на исследованной территории 93 вида высших сосудистых растений⁶, отнесены к шести биоморфологическим группам, различающимся особенностями корневых систем: длиннокорневищные, коротkokорневищные, корнеотпрысковые, дерновинные, стержнекорневые и одно-двулетние [Горшкова, 1966; Борисова, Попова, 1984].

Динамика структурной организации степей трехкочкыльной формации в годы с разными климатическими условиями рассмотрена по изменению роли в сложении сообществ видов высших сосудистых растений, отнесенных по Л.Г. Раменскому [1971] к трем биоморфологическим типам. Типы объединяют жизненные формы, различающиеся приспособлениями к вегетативному возобновлению и разрастанию, а также требованиями к условиям увлажнения: 1) *вегетативно-подвижные*; 2) *разрастающиеся вегетативно-слабоподвижные*; 3) *вегетативно-неподвижные и неразрастающиеся*.

Из числа видов растений, имеющих постоянство IV–V классов (>60% встреч в сообществах), выделены доминанты по проективному покрытию. К ним отнесены виды растений, значения проективного покрытия которых составили 3% и более при проективном покрытии сообщества <40%; 5% и более – при проективном покрытии сообщества 40–50%; 8% и более – при проективном покрытии сообщества >50%. Климатогенные смены доминантов охарактеризованы по доле доминирования видов в описаниях сообществ, сделанных в годы, различающиеся по условиям увлажнения.

Для выявления динамики структурной организации сообществ в годы с разными условиями увлажнения использовано 25 фитоценологических ха-

рактеристик (количество и проективное покрытие однолетних и многолетних видов в каждом сообществе, а также видов, входящих в состав трех биоморфологических типов: вегетативно-подвижные; разрастающиеся вегетативно-слабоподвижные; вегетативно-неподвижные и неразрастающиеся; общее проективное покрытие сообществ и проективное покрытие основных доминантов). Достоверность различий определена на основе дисперсионного анализа с использованием критерия Краскела–Уоллиса, применяемого для непараметрических данных. Все расчеты проведены в Statistica 8.0.

Основные результаты исследования и их обсуждение. Динамика основных климатических параметров за двенадцатилетний период. Наиболее важные для растительного покрова климатические параметры включают температурные условия и количество выпавших осадков. По данным метеостанции Баян-Обо установлено, что температурные условия мая и летних месяцев в период исследования незначительно отклоняются от средних многолетних величин, при этом условия увлажнения сильно различаются по годам. По количеству осадков, выпавших с мая по июль – месяцы с максимальным накоплением фитомассы [Жаргалсайхан, 2008], все годы исследований разделены на три группы, различающиеся условиями увлажнения – засушливые, средние и влажные (табл. 1).

В группу с засушливыми условиями вошли 2008, 2010 и 2017 гг. Минимальное количество осадков отмечено в 2017 г. – за три месяца этого года выпало всего 60,6 мм. Такое небольшое количество осадков не отмечалось за весь период наблюдений: в мае их выпало в 2,3 раза меньше многолетнего среднего, в июне – в 33 раза меньше, в июле – в 1,5 раза меньше. В результате, доля количества осадков за эти месяцы от многолетнего среднего составила только 45,0% (рис. 2). В 2008 и 2010 гг. осадков выпало немного больше, 87,6 и 96,7 мм, соответственно. Также засушливыми были 2005–2007 гг. (в течение года выпадало всего 55–58% осадков от многолетнего среднего), что отразилось в структурной организации растительного покрова.

Средние условия увлажнения отмечены в течение пяти лет: 2009 г. (115,7 мм), 2011 г. (176,2 мм), 2015 г. (101,6 мм), 2016 г. (143,9 мм) и 2018 г. (171,3 мм). В эти годы различия в количестве осадков, выпавших в мае–июле, составили 74,6 мм. По характеру их распределения в отдельные месяцы

Таблица 1

Распределение сезонных осадков (май–июль) по годам

Количество осадков в мае–июле, мм	Отклонение количества осадков в мае–июле от среднеемноголетнего за период 1962–1990 гг., %	Условия увлажнения	Годы
<100	<70	Засушливые	2008, 2010, 2017
100–190	70–130	Средние	2009, 2011, 2015, 2016, 2018
>190	>130	Влажные	2012, 2013, 2014, 2019

⁶ Латинские названия видов растений приведены по интернет-ресурсу [Плантаариум, 2020].

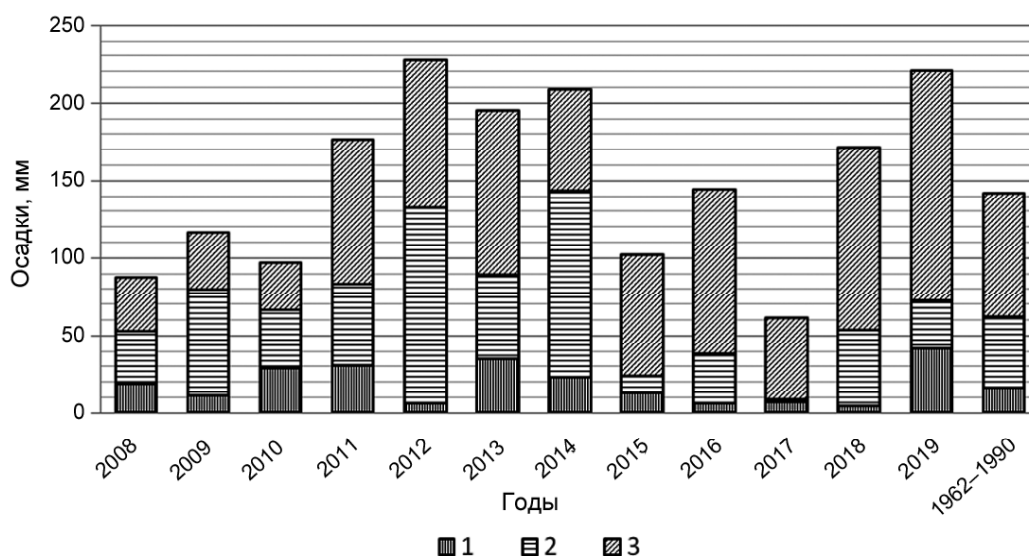


Рис. 2. Динамика количества осадков, выпавших в мае–июле, по данным метеостанции Баян-Обо. Условные обозначения: 1 – май; 2 – июнь; 3 – июль

Fig. 2. The dynamics of precipitation in May–July according to the Bayan-Ovoo weather station data: 1 – in May; 2 – in June; 3 – in July

выделены 2011, 2015, 2016 и 2018 гг. – с минимальным количеством осадков в мае, и большим – в июле. В 2009 г. максимальное количество осадков выпало в июне, и минимальное – в мае.

В группу с влажными условиями вошли четыре года: 2012 (227,2 мм), 2013 (194,8 мм), 2014 (208,4 мм) и 2019 (220,5 мм) (см. табл. 1). Амплитуда значений выпавших осадков в разные годы в мае–июле составила 32,4 мм. Среднее их количество достигло 150,2% от среднемноголетней нормы. По характеру среднемесячного распределения выделены 2012 и 2014 гг. – с максимальным количеством осадков в июне, и минимальным – в мае (в 2012 г. выпало всего 6 мм). Два года – 2013 и 2019 – отличаются более-менее равномерным распределением осадков в мае и июне и значительным их увеличением в июле. Так, в июле 2019 г. выпало максимальное количество осадков за весь период исследования – 148,2 мм.

Различия в увлажнении вегетационного периода маркируются также биоклиматическими индексами, полученными на основе соотношения тепла и влаги. Один из наиболее информативных индексов применительно к изучению связей между растительностью и климатом – омротермический – характеризуется отношением показателей осадков к температуре воздуха выше 0°C, осредненных за определенный период [Rivas-Martinez et al., 1999]. Летний и майско-летний омротермические индексы имеют максимальные значения (154 и 189, соответственно) в годы с повышенным увлажнением теплого периода года (см. табл. 1), превышающие средние многолетние в 1,5 раза и более. В годы с небольшим количеством осадков значения индексов изменяются в широких пределах. В 2010 и 2017 гг. они ниже средних многолетних за счет вы-

соких температур в первую половину вегетационного периода, превышающих среднемноголетние значения температуры воздуха на 1–3°C. Засушливый 2008 г. характеризуется повышенными значениями омротермических индексов (133, 179) за счет относительно низкой теплообеспеченности.

Структурная организация степных сообществ стационара. Каждое сообщество характеризуется определенным сочетанием видов растений и их жизненных форм [Раменский, 1971]. За двенадцатилетний период наблюдений в степях трехкочкыльной формации выявлено 93 вида высших сосудистых растений, из них основная доля (82%) приходится на многолетние виды, а 18% – на одно-двулетние. Виды растений отнесены по особенностям их корневых систем [Горшкова, 1966; Борисова, Попова, 1984] к шести биоморфологическим группам, в которые входят 16 подгрупп. За период исследований во всех сообществах наиболее многочисленными были три биоморфологические группы видов растений: стержнекорневые (30 видов), короткокорневищные (18) и одно-двулетние (17) (табл. 2). Для сравнения, в восстанавливающихся в течение 50 лет аналогичных степях, расположенных в Монголо-Даурском ботанико-географическом районе, также преобладают стержнекорневые растения (28 видов), число которых последовательно снижается на II, III, IV и V ступенях ряда пастбищной дигрессии: 21, 14, 12 и 9 видов, соответственно [Микляева, 2007].

Распределение видов растений шести биоморфологических групп (см. табл. 2) по биоморфологическим типам – жизненным формам с характерным приспособлением к вегетативному возобновлению и разрастанию, согласно Л.Г. Раменскому [1971], показало, что в течение двенадцатилетнего перио-

Таблица 2

Биоморфологические группы видов растений

№ п/п	Биоморфологические группы и подгруппы	Примеры видов	Число видов
1	Дерновинные		9
	Плотнoderновинные крупные злаки	<i>Stipa grandis</i> P. Smirn.	3
	Рыхлодерновинные крупные злаки	<i>Stipa sibirica</i> (L.) Lam.	2
	Мелкодерновинные злаки	<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng.	3
	Мелкодерновинное разнотравье	<i>Iris tenuifolia</i> Pall.	1
2	Стержнекорневые		30
	Полукустарнички	<i>Kochia prostrata</i> (L.) Schrad.	3
	Многолетние травы	<i>Potentilla conferta</i> Bunge	27
3	Короткокорневищные		18
	Полукустарнички	<i>Lespedeza juncea</i> (L. fil.) Pers.	1
	Многолетние травы/из них луковичные	<i>Veronica incana</i> L./ <i>Allium anisopodium</i> Ledeb.	17/7
4	Длиннокорневищные		11
	Кустарники	<i>Caragana microphylla</i> Lam.	2
	Кустарнички	<i>Ephedra sinica</i> Stapf.	1
	Многолетние травы	<i>Leymus chinensis</i> (Trin.) Tzvel.	8
5	Корнеотпрысковые		8
	Полукустарнички	<i>Artemisia frigida</i> Willd.	2
	Многолетние травы	<i>Haplophyllum dauricum</i> (L.) G. Don fil.	6
6	Одно-двулетние		17
	Однолетние	<i>Axyris amarantoides</i> L.	10
	Одно-двулетние	<i>Artemisia scoparia</i> Waldst. et Kit.	3
	Двулетние	<i>Erodium stephanianum</i> Willd.	4
Всего	16	93	

да в сообществах количественно преобладали виды растений двух типов: вегетативно-неподвижные и неразрастающиеся (стержнекорневые; малолетние – одно-двулетние) – 47 видов; разрастающиеся вегетативно-слабоподвижные (дерновинные; короткокорневищные) – 27 видов. Значительно меньшим числом видов (19) представлен тип вегетативно-подвижные (длиннокорневищные; корнеотпрысковые) растения.

Такое распределение видов растений в целом характерно для степных сообществ [Горшкова, 1966] и наиболее ярко проявляется в биоморфологической структуре флоро-ценотического ядра, обеспечивающего устойчивость сообществ при изменении природных условий. Флоро-ценотическое ядро включает 25 многолетних видов растений, имеющих в сообществах высокое постоянство (IV–V классы, встречающихся более чем в 60% описаний) в течение всего периода исследований. Распределение видов растений флоро-ценотического ядра по биоморфологическим типам выявило, что большая часть (52%) относится к биоморфологическому типу *разрастающиеся вегетативно-слабоподвижные* (дерновинные; короткокорневищные); 32% – к типу *вегетативно-подвижные* (длиннокорневищные; корнеотпрысковые) и 16% – к типу *вегетативно-неподвижные и неразрастающиеся* (стержнекорневые). Наиболее полно, по Л.Г. Раменскому [1971], растения используют площадь в тех сообществах, основу которых составляют вегетативно-слабопо-

движные плотно- и рыхлодерновинные растения, промежутки между которыми занимают вегетативно-подвижные виды (корневищные; корнеотпрысковые). На этом основании мы можем отнести исследуемые сообщества трехковыльной формации к достаточно полно использующим территорию.

Биоморфологическая структура степных сообществ в годы, различающиеся условиями увлажнения. За период наблюдений выявлено небольшое изменение видового богатства степей и числа видов растений разных биоморфологических типов, формирующих его в годы с разными условиями увлажнения: в засушливые и влажные годы количественные показатели более низкие, чем в средние по увлажнению (табл. 3). Это согласуется с результатами изучения динамики фитомассы сообществ трехковыльной, пижмовой (*Filifolium sibiricum* (L.) Kitam.) и леймусовой (*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev) формаций, полученными ранее на стационаре Тумэнцогт [Жаргалсайхан, 2018a]. Выявлено, что за двадцатипятилетний период (1981–2006) засушливым годам в 80% случаев в равных долях предшествовали влажные и средние по увлажнению годы, в 20% – засушливые; годам со средними условиями увлажнения – в 60% случаев влажные и в 40% засушливые; годам с повышенным увлажнением – в 67% случаев средние и в 33% засушливые годы. Установлена однонаправленная тенденция динамики фитомассы в сообществах в разные по влагообеспеченности годы. Так, в трехковыльной

Таблица 3

Число видов растений биоморфологических типов, формирующих видовое богатство степей в годы с разными условиями увлажнения

Биоморфологические типы	Условия увлажнения		
	Засушливые	Средние	Влажные
<i>Вегетативно-подвижные</i> (длиннокорневищные; корнеотпрысковые)	17	17	18
<i>Разрастающиеся вегетативно-слабоподвижные</i> (дерновинные; короткокорневищные)	22	26	23
<i>Вегетативно-неподвижные и неразрастающиеся</i> , из них: стержнекорневые малолетние – одно-двулетние	39 24 15	44 28 16	38 26 12
Видовое богатство степей	78	87	79

формации в разнотравно-крупноковыльном сообществе минимальная величина сухой массы в засушливые годы составляет 2,6 ц/га в мае и 10,1 ц/га в конце июля, во влажные годы увеличивается до 2,7 ц/га и 12,5 ц/га и достигает максимума в средние по увлажнению годы – 2,9 ц/га и 13,6 ц/га, соответственно. Виды растений биоморфологического типа *вегетативно-подвижные* (длиннокорневищные; корнеотпрысковые) практически не реагируют на изменение количества осадков. Довольно устойчивы к изменению условий увлажнения растения биоморфологического типа *разрастающиеся вегетативно-слабоподвижные* (дерновинные; короткокорневищные), количество которых варьирует незначительно. Максимальный диапазон изменения числа видов в зависимости от условий увлажнения установлен в типе *вегетативно-неподвижные и неразрастающиеся* (стержнекорневые; малолетние – одно-двулетние). В засушливых условиях число многолетников снижается, увеличиваясь в годы с влажными и средними условиями. Как отмечалось выше, в засушливых условиях некоторые из многолетних видов развивают угнетенные малозаметные наземные органы или переходят в состояние покоя, например виды луков (*Allium anisopodium*, *A. senescens* и др.). Большее число одно-двулетних видов встречается в сообществах в средние по увлажнению годы. Их доля в составе типа *вегетативно-неподвижные и неразрастающиеся* мало изменяется в годы с разной обеспеченностью осадками: несколько увеличиваясь в засушливых и средних условиях (38 и 36%) и снижаясь до 32% во влажных.

Таким образом, выявлено, что годы со средними условиями увлажнения наиболее благоприятны для развития степных растений: в сообществах отмечается большое число видов всех биоморфологических типов. В годы с влажными и засушливыми условиями эти параметры несколько снижаются. Большие отклонения, на 16%, отмечены у растений типа *разрастающиеся вегетативно-слабоподвижные* в годы с засушливыми условиями, а также у растений типа *вегетативно-неподвижные и неразрастающиеся* в годы с влажными условиями (на 14%).

Изменение состава доминантов и видовой насыщенности сообществ под влиянием климатических условий. К доминантам отнесено 16 видов растений, имеющих постоянство IV–V классов, проективное покрытие которых составляет 3% и более при проективном покрытии сообщества <40%; 5% и более – при проективном покрытии сообщества 40–50%; 8% и более – при проективном покрытии сообщества >50%, из них 15 видов многолетних и один вид однолетний (табл. 4). Распределение доминантов по биоморфологическим типам соответствует результатам, полученным для всего флористического состава изученных степей: большая часть (восемь видов) относится к типу *разрастающиеся вегетативно-слабоподвижные*, три вида – к типу *вегетативно-неподвижные и неразрастающиеся* и пять видов – к *вегетативно-подвижным*.

Доминанты по роли в формировании фитоценотической среды, согласно В.Н. Сукачеву [1975], могут быть отнесены к эдификаторам аутохтонным, ассектаторам аутохтонным или к эдификаторам депрессивным.

К эдификаторам аутохтонным в составе ковыльных степей отнесены три плотнодерновинных злака, образующих коренные или слабо нарушенные сообщества: *Stipa grandis*, *S. krylovii*, *S. sibirica*. Правильность отнесения сообществ к трехкочковой формации подтверждается значительной частотой их доминирования, которая увеличивается у первых двух видов в засушливых, а у последнего – в средних условиях увлажнения.

Ассектаторы аутохтонные количественно преобладают в рассмотренных сообществах – семь видов. В ненарушенных или слабо нарушенных сообществах они чаще выступают в качестве содоминантов. В эту группу входят три вида мелкодерновинных растений – *Cleistogenes squarrosa*, *Agropyron cristatum* и *Allium senescens*, частота доминирования которых увеличивается в годы с влажными условиями. Из двух видов стержнекорневых растений средние условия увлажнения предпочитает *Artemisia commutata*, а полукустарничек *Kochia prostrata* – засушливые. Короткокорневищные *Potentilla acaulis* и *Serratula centauroides* чаще

Таблица 4

Частота доминирования видов растений в сообществах трехковыльной формации, %

Доминанты	Фитоцено- тические типы	Биоморфоло- гические группы	Постоянство, %	Условия увлажнения		
				Влажные (N = 18)	Средние (N = 25)	Засушливые (N = 16)
Тип <i>разрастающиеся вегетативно-слабоподвижные</i>						
<i>Stipa grandis</i> P. Smirn.	Эа	П-д	98,3	38,9	68,0	75,0
<i>Stipa krylovii</i> Roshev.	Эа	П-д	91,5	22,2	32,0	37,5
<i>Stipa sibirica</i> (L.) Lam.	Эа	П-д	100	22,2	44,0	12,5
<i>Serratula centauroides</i> L.	Aa	К-к	100	5,6	28,0	18,8
<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng.	Aa	М-д	98,3	50,0	36,0	18,8
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv.	Aa	М-д	93,2	11,1	—	—
<i>Potentilla acaulis</i> L.	Aa	К-к	89,8	27,8	48,0	18,8
<i>Allium senescens</i> L.	Aa	М-д	76,3	5,6	—	—
Тип <i>вегетативно-неподвижные и неразрастающиеся</i>						
<i>Kochia prostrata</i> (L.) Schrad.	Aa	С-к	79,7	—	—	12,5
<i>Artemisia commutata</i> Bess.	Aa	С-к	69,5	11,1	16,0	12,5
<i>Chenopodium aristatum</i> L.	Эд	О-д	69,5	—	4,0	—
Тип <i>вегетативно-подвижные</i>						
<i>Caragana microphylla</i> Lam.	Эд	Д-к	100	5,6	20,0	6,3
<i>Leymus chinensis</i> (Trin.) Tzvel.	Эд	Д-к	100	16,7	36,0	12,5
<i>Artemisia frigida</i> Willd.	Эд	К-от	100	77,8	68,0	43,8
<i>Aconogonon divaricatum</i> (L.) Nakai ex Mori	Эд	Д-к	88,1	16,7	32,0	43,8
<i>Carex duriuscula</i> C.A. Mey.	Эд	Д-к	76,3	5,6	8,0	—

Примечание: Эа – эдификаторы аутохтонные; Аа – ассектаторы аутохтонные; Эд – эдификаторы дигрессивные; П-д – плотнодерновинные; М-д – мелкодерновинные; К-к – короткокорневищные; С-к – стержнекорневые; Д-к – длиннокорневищные; К-от – корнеотпрысковые; О-д – одно-двулетние; N – количество описаний.

доминируют в средние по увлажнению годы. Достаточно высокая частота доминирования *Cleistogenes squarrosa* и *Potentilla acaulis* во все годы связана с их устойчивостью к выпасу скота, поголовье которого увеличилось в сомоне – с 53,3 тыс. голов в 2008 г. до 141,2 тыс. в 2018 г.

Эдификаторы дигрессивные оказывают большое влияние на создание фитоценотической среды в сообществах, нарушенных выпасом скота, или антропогенной деятельностью и незначительное – в ненарушенных или слабо нарушенных. К ним отнесены четыре вида длиннокорневищных растений, например *Aconogonon divaricatum*, который выделяется из этой группы большей частотой доминирования, особенно в засушливых условиях. *Caragana microphylla*, *Leymus chinensis* и *Carex duriuscula* увеличивают частоту доминирования при средних условиях увлажнения. Корнеотпрысковый вид *Artemisia frigida* хорошо адаптирован к изменению условий увлажнения. Его высокая частота доминирования во все годы также может служить показателем усиления пастбищной нагрузки. Небольшая частота доминирования характерна для однолетника *Chenopodium aristatum*, увеличивающего свою роль в сообществах при средних условиях увлажнения.

Видовая насыщенность сообществ трехковыльной формации достаточно высокая – на пробной площади в 100 м² встречается 35–37 видов. В аналогичных степях Бурятии средняя видовая насыщенность значительно меньшая – 25 видов [Бурятия..., 1997].

Выявлено незначительное изменение величины общего проективного покрытия сообществ, соответствующее количеству выпавших осадков. В годы с

засушливыми условиями увлажнения оно в среднем составляет 45%, со средними – 49%, а с влажными – возрастает до 54% за счет увеличения доли проективного покрытия многолетних видов.

Проведенный статистический анализ показал, что сообщества в годы с разными условиями увлажнения статистически значимо различаются проективным покрытием многолетних видов ($H = 11,63$, $df = 2$, $p = 0,003$), а также видов-доминантов из групп ассектаторы аутохтонные – *Cleistogenes squarrosa* ($H = 7,39$, $df = 2$, $p = 0,025$), *Agropyron cristatum* ($H = 9,02$, $df = 2$, $p = 0,011$), *Potentilla acaulis* ($H = 7,48$, $df = 2$, $p = 0,024$) и эдификаторы дигрессивные – *Artemisia frigida* ($H = 16,68$, $df = 2$, $p = 0,000$). Их реакция на изменение условий увлажнения различается: проективные покрытия у *Potentilla acaulis* и *Artemisia frigida* в засушливые годы статистически значимо ниже, чем во влажные и средние, у *Cleistogenes squarrosa* – выше во влажные годы, у *Agropyron cristatum* снижается в средние по увлажнению годы. Аутохтонные эдификаторы из типа *разрастающиеся вегетативно-слабоподвижные* (три вида ковылей) практически не реагируют на изменение количества выпавших осадков.

Таким образом, выявлено, что колебания величины выпавших осадков влияют на проективные покрытия основных доминантов и, соответственно, на накопление фитомассы и ее энергетическую ценность, что необходимо учитывать при расчете кормовой емкости пастбищ.

Выводы:

– в проведенном исследовании структурная организация степных сообществ трехковыльной формации (*Stipa grandis*, *S. krylovii*, *S. sibirica*) рас-

смотрена в качестве критерия равновесного состояния экосистем при изменении климатических условий. Ее определяют соотношение жизненных форм – биоморфологических типов растений, выделенных по приспособлениям к вегетативному возобновлению и разрастанию (*вегетативно-подвижные; разрастающиеся вегетативно-слабоподвижные; вегетативно-неподвижные и неразрастающиеся*), и биоморфологических групп – по строению корневой системы (*дерновинные, стержнекорневые, корневищные, корнеотпрысковые, одно-двулетние*), состав доминантов и видовая насыщенность сообществ;

– установлены диапазоны изменения биоклиматических показателей в годы наблюдений в сравнении со средними многолетними значениями (1962–1990), принятыми за 100%. По количеству осадков, выпавших в мае–июле (месяцы максимального накопления фитомассы), годы исследований разделены на засушливые (<100 мм, <70%), средние (100–190 мм, 71–130%), влажные (>190 мм, >130%). Доля осадков, выпавших за этот период, за 12 лет исследований варьировала от среднемноголетнего количества в довольно большом диапазоне – от 42,9% (засушливые годы) до 160,5% (влажные годы). Значения омбротермического индекса за этот период изменяются от 150,8 (максимальное, влажные годы) до 33,5 (засушливые годы);

– выявлены устойчивые сочетания жизненных форм растений и отклонения в структурной организации сообществ. Установлено, что в состав флороценотического ядра входит 25 многолетних видов с постоянством IV–V классов. Распределение 93 видов высших сосудистых растений по биоморфологическим типам в годы, различающиеся по условиям увлажнения, показало, что их доля во флороценотическом ядре полнее отражает адаптацию сообществ к динамике климатических условий, чем весь видовой состав;

– выявлена реакция видов растений в отдельных сообществах в разные годы: более устойчивы к изменению условий увлажнения виды растений типа *вегетативно-подвижные* (длиннокорневищные; корнеотпрысковые), их число не превышает 17–18. Растения других биоморфологических типов более зависимы от количества выпавших осадков. Тип *разрастающиеся вегетативно-слабоподвижные* (дерновинные; короткокорневищные) в засушливый период представлен в сообществах 22 видами, во влажный период – 23, а в средний период –

26 видами. Тип *вегетативно-неподвижные и неразрастающиеся* (стержнекорневые; малолетние – одно-двулетние) представлен от 38 видов во влажные годы до 44 в средние. Разнонаправленные реакции на изменение условий увлажнения у многолетников и однолетников. Больше число одно-двулетних видов встречается в сообществах в средние по увлажнению годы, их доля в составе типа *вегетативно-неподвижные и неразрастающиеся* мало изменяется в годы с разной обеспеченностью осадками, она несколько увеличивается в засушливые и средние сезоны (38 и 36%) и снижается во влажные (32%);

– применение дисперсионного анализа (критерий Краскела–Уоллиса) выявило довольно значимые различия сообществ в годы с разными условиями увлажнения по проективному покрытию многолетних видов ($H = 11,63$, $df = 2$, $p = 0,003$) и проективному покрытию доминантов – асектаторов аутохтонных *Cleistogenes squarrosa*, *Agropyron cristatum*, *Potentilla acaulis* ($H = 7,39$ – $9,02$, $df = 2$, $p = 0,011$ – $0,025$) и эдификаторов дигрессивных *Artemisia frigida* ($H = 16,68$, $df = 2$, $p = 0,000$).

В целом видовая насыщенность и структура сообществ трехковыльной формации, развивающихся в Восточной Монголии в условиях резко континентального климата, подвержены незначительной климатогенной флуктуации, вызванной преимущественно динамикой условий увлажнения в вегетационный период, что служит показателем устойчивости степных сообществ к изменению климатических параметров. Однако, оптимальными для сообществ трехковыльных степей являются средние по увлажнению годы, в которые отмечено увеличение видового богатства и видовой насыщенности;

– структурная организация трехковыльных степей, выраженная в разнообразии видового состава и фитоценотической роли видов разных биоморфологических типов и групп, определяет природный потенциал степных экосистем. Изменение соотношения и фитоценотической роли видов растений разных биоморфологических групп и типов может привести к изменениям величины продукции и качества кормов на пастбищах под влиянием динамики биоклиматических показателей, что необходимо учитывать для проведения контроля за количеством выпасаемого скота. Долгосрочный прогноз климатических изменений может послужить определенным критерием при оценке состояния и мониторинге степей трехковыльной формации и в целом восточномонгольских степей, составляющих основу кормовой базы животноводства.

Благодарности. Авторы выражают благодарность руководству совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции за предоставленную возможность проведения полевых исследований в Монголии. Исследование проведено по теме НИР МГУ им. М.В. Ломоносова, Госзадание ААА-А-16-116032810082-6 «Разнообразие, динамика и мониторинг экосистем в условиях изменения окружающей среды» и теме НИР Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Госзадание № 0109-2019-0009 «Фундаментальные проблемы охраны живой природы и рационального использования биоресурсов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисова И.В., Попова Т.А. Жизненные формы высших растений // Сухие степи Монгольской народной республики: Природные условия: Сомон Унджул. Л.: Наука, 1984. С. 79–87, 138–153.
- Бурятия: растительный мир. Вып. II / Б.Б. Намзалов и др. Улан-Удэ: Изд-во Бурятского университета, 1997. 250 с.
- Горикова А.А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М.: Наука, 1966. 274 с.
- Губанов И.А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М.: Волян, 1996. 136 с.
- Жаргалсайхан Л. Динамика пастбищной растительности степных экосистем Восточной Монголии: дис. ... канд. биол. наук. М., 2008. 122 с.
- Жаргалсайхан Л. Многолетняя динамика фитомассы // Структура и динамика степных экосистем Восточной Монголии (на примере стационара Тумэнцогт) / отв. ред. П.П. Дмитриев, Л. Жаргалсайхан. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2018а. С. 121–125.
- Жаргалсайхан Л. Природные условия сомона Тумэнцогт // Структура и динамика степных экосистем Восточной Монголии (на примере стационара Тумэнцогт) / отв. ред. П.П. Дмитриев, Л. Жаргалсайхан. М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2018б. С. 10–19.
- Лавренко Е.М. Провинциальное разделение Центрально-азиатской подобласти степной области Евразии // Ботанический журнал. 1970. Т. 55. № 12. С. 1734–1747.
- Микляева И.М. Роль растений разных биоморфологических типов в динамике сухостепных сообществ (на примере Центральной Монголии) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. геогр. 2007. № 5. С. 33–37.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. 384 с.
- Раменский Л.Г. Избранные работы: проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с.
- Огуреева Г.Н., Боcharников М.В., Микляева И.М., Каримова Т.Ю., Жаргалсайхан Л. Динамика разнотравно-ковыльных степей Восточной Монголии (ботанический мониторинг 1982–2006 и 2008–2018 гг.) // Экосистемы: экология и динамика. 2019. Т. 3. № 3. С. 58–86. DOI: 10.24411/2542-2006-2019-10039.
- Сукачев Н.В. Растительные сообщества (Введение в фито-социологию) // Избранные труды. Т. 3. Л.: Наука, 1975. 543 с.
- Экосистемы Монголии: Распространение и современное состояние. М.: Наука. 1995. 223 с.
- Ogureeva G.N., Miklyaeva I.M., Bocharnikov M.V., Jargalsaikhan L. Spatial and temporal variability of dry steppes of Eastern Mongolia, *Geography Environment Sustainability*, 2011, vol. 4, no. 1, p. 46–58.
- Ogureeva G.N., Jargalsaikhan L., Karimova T.Y., Miklyaeva I.M. Variations in the Botanical Diversity of Forbs–Bunchgrass Steppes of Eastern Mongolia over an 11-Year Period (2008–2018), *Arid Ecosystems*, 2019, vol. 9, p. 257–263, DOI: 10.1134/S2079096119040073.
- Rivas-Martinez S., Canto P., Fernandez-Gonzalez F., Molina J.A., Pizarro J.M., Sanchez-Mata D. Synopsis of the Sierra de Guadarrama vegetation, *Itinera Geobotany*, 1999, vol. 13, p. 189–206.
- Электронные ресурсы
- Плантарийум. URL: <http://plantarium.ru/page/search.html> (дата обращения 20.08.2020).
- Weather archive in Bayan-Ovoo. URL: https://rp5.ru/Weather_archive_in_Bayan-Ovoo (дата обращения 20.08.2020).
- WMO Climatological Normals (1962–1990) for Bayan-Ovoo station. URL: http://geodata.lib.ncsu.edu/fedgov/noaa/clino/TABLES/REG_II/MO/44302.TXT (дата обращения 20.08.2020).

Поступила в редакцию 29.10.2020

После доработки 13.12.2020

Принята к публикации 21.01.2021

I.M. Miklyaeva¹, T.Yu. Karimova², M.V. Bocharnikov³,
G.N. Ogureeva⁴, L. Jargalsaikhan⁵

DYNAMICS OF THE STRUCTURAL ORGANIZATION
OF STEPPE COMMUNITIES IN EASTERN MONGOLIA UNDER
CHANGING CLIMATIC PARAMETERS

The investigation of the Eastern Mongolia steppes of three-feather formation (*Stipa grandis*, *S. krylovii*, *S. sibirica*) was carried out in 2008–2019 on 11 test plots of 100 m² each, located along a transect within the intermountain plain south of the Kerulen River valley. The structural organization of steppe communities is considered as a criterion for the sustainability of ecosystems under changing climatic conditions. It is determined by the ratio of life forms, i. e. biomorphological types of plants, identified by the adaptations to vegetative growth (vegetative mobile; growing vegetative weakly mobile; vegetative immobile and non-growing), and the biomorphological groups (turf, root, rhizome, root proliferous, annual-biennial), as well

¹ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Department of Biogeography, Associate Professor, PhD in Geography; e-mail: inessa-miklyaeva@yandex.ru

² A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Senior Scientific Researcher, PhD in Geography; e-mail: katayur@gmail.com

³ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Department of Biogeography, Senior Scientific Researcher, PhD in Geography; e-mail: maxim-msu-bg@mail.ru

⁴ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Department of Biogeography, Professor, D.Sc. in Geography; e-mail: ogur2@mail.ru

⁵ Institute of Botany of the Mongolian Academy of Sciences, Senior Scientific Researcher, PhD in Biology; e-mail: l_jaga_cj@mail.ru

as the composition of dominants and the species richness of communities. Deviance of bioclimatic indicators from the long-term average values (1962–1990) was determined for the period of observation. Combinations of the life forms of plants and changes in the structural organization of communities were revealed. The structure of communities was statistically verified between different years (ANOVA, Kruskal-Wallis test).

According to the change in moisture conditions (May–July precipitation, i.e. months with the maximum accumulation of phytomass) and the deviation from the long-term average values (100%), the observation years were classified into three groups: arid (<100 mm, <70%); medium (100–190 mm, 70–130%); and wet (>190 mm, >130%). Years with increased moisture are characterized by maximum values of summer and May–summer ombrothermic index; while in the years with poor moisture and relatively low thermic conditions the values are minimal.

In the years with medium moisture conditions, the species richness was particularly high and the species of all biomorphological types were present. This is the most favorable situation for the development of steppe communities. The species diversity of growing vegetative weakly mobile species decreases in the years with dry conditions, while that of vegetative immobile and non-growing species decreases in the years with wet conditions. The years with different moisture conditions also significantly differ in the projective cover of autochthonous assessor (*Cleistogenes squarrosa*, *Agropyron cristatum*, *Potentilla acaulis*) and digressive edificers (*Artemisia frigida*). However, the floristic-coenotic core of communities, which ensures their stability, is preserved throughout the entire period of research; it includes 25 perennial species with high constancy in communities.

The structural organization of three-feather formation steppes is reflected in species diversity and phytocoenotic role of particular biomorphological groups of species, and determines the natural potential of steppe ecosystems.

Key words: steppe ecosystems, biomorphological plant types, Floro-cenotic core, climatic parameters

Acknowledgements. The authors express their thanks to the administration of the Joint Russian-Mongolian Complex Biological Expedition for the opportunity to carry out field research in Mongolia. The study was done under the research theme of the Lomonosov Moscow State University (state task no. AAA-A-16-116032810082-6 Diversity, dynamics and monitoring of ecosystems under changing environmental conditions) and the research theme of the Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS (state task no. 0109-2019-0009 Fundamental problems of wildlife conservation and management of biological resources).

REFERENCES

- Borisova I.V., Popova T.A. [Life forms of higher plants], *Sukhie stepi Mongol'skoi narodnoi respubliki: Prirodnye usloviya: Somon Undzhul* [Dry steppes of the Mongolian People's Republic: natural conditions: Undzhul sum], Leningrad, Nauka Publ., 1984, p. 79–87, 138–153. (In Russian)
- Buryatiya: rastitel'nyi mir. Vypusk II [Buryatia: the plant world. Issue II], Namzalov B.B. et al., Ulan-Ude, Izd-vo Buryatskogo universiteta, 1997, 250 p. (In Russian)
- Ekosistemy Mongolii: Rasprostranenie i sovremennoe sostoyanie [Ecosystems of Mongolia: distribution and current state], Moscow, Nauka Publ., 1995, 223 p. (In Russian)
- Gorshkova A.A. *Biologiya stepnykh pastbishchnykh rastenii Zabaikal'ya* [Biology of steppe pasture plants of the Transbaikalia region], Moscow, Nauka Publ., 1966, 274 p. (In Russian)
- Gubanov I.A. *Konspekt flory Vneshnei Mongolii (sosudistye rasteniya)* [Synopsis of the flora of Outer Mongolia (vascular plants)], Moscow, Volan Publ., 1996, 136 p. (In Russian)
- Lavrenko E.M. *Provintsial'noe razdelenie Tsentral'no-aziatskoi podoblasti stepnoi oblasti Evrazii* [Provincial division of the Central Asian subdistrict of the Eurasian steppe region], *Botanicheskii zhurnal*, 1970, vol. 55, no. 12, p. 1734–1747. (In Russian)
- Lavrenko E.M., Karamysheva Z.V., Nikulina R.N. *Stepi Evrazii* [Eurasian steppes], Leningrad, Nauka Publ., 1991, 146 p. (In Russian)
- Miklyaeva I.M. *Rol' rastenii raznykh biomorfologicheskikh tipov v dinamike sukhostepnykh soobshchestv (na primere Tsentral'noi Mongolii)* [Role of different biomorphological types of plants in the dynamics of dry-steppe cenoses of Central Mongolia], *Vestn. Mosk. un-ta, Ser. 5, Geogr.*, 2007, no. 5, p. 33–37. (In Russian)
- Ogureeva G.N., Bocharnikov M.V., Miklyaeva I.M., Karimova T.Yu., Jargalsaikhan L. *Dinamika raznotravno-kovyl'nykh stepei Vostochnoi Mongolii (botanicheskii monitoring 1982–2006 i 2008–2018 gg.)* [Dynamics of forbs-feather-grass steppes of Eastern Mongolia (botanical monitoring of 1982–2006 and 2008–2018)], *Ekosistemy: ekologiya i dinamika*, 2019, vol. 3, no. 3, p. 58–86, DOI: 10.24411/2542-2006-2019-10039. (In Russian)
- Ogureeva G.N., Miklyaeva I.M., Bocharnikov M.V., Jargalsaikhan L. *Spatial and temporal variability of dry steppes of Eastern Mongolia*, *Geography Environment Sustainability*, 2011, no. 1, [vol. 04], p. 46–58.
- Ogureeva G.N., Jargalsaikhan L., Karimova T.Y., Miklyaeva I.M. *Variations in the Botanical Diversity of Forbs–Bunchgrass Steppes of Eastern Mongolia over an 11-Year Period (2008–2018)*, *Arid Ecosystems*, 2019, vol. 9, p. 257–263, DOI: 10.1134/S2079096119040073.
- Rabotnov T.A. *Fitotsenologiya* [Phytocenology], Moscow, Izd-vo Mosk. un-ta, 1978, 384 p. (In Russian)
- Ramenskii L.G. *Izbrannye raboty: problemy i metody izucheniya rastitel'nogo pokrova* [Selected works: problems and methods of studying vegetation cover], Leningrad, Nauka Publ., 1971, 334 p. (In Russian)
- Rivas-Martinez S., Canto P., Fernandez-Gonzalez F., Molina J.A., Pizarro J.M., Sanchez-Mata D. *Synopsis of the Sierra de Guadarrama vegetation*, *Itinera Geobotany*, 1999, vol. 13, p. 189–206.

Sukachev N.V. [Plant communities (Introduction to phytosociology)], *Izbrannye trudy*, T. 3 [Selected works, vol. 3], Leningrad, Nauka Publ., 1975, 543 p. (In Russian)

Jargalsaikhan L. [Long-term dynamics of phytomass], *Struktura i dinamika stepnykh ekosistem Vostochnoi Mongolii (na primere statsionara Tumentsogt)* [Structure and dynamics of steppe ecosystems in Eastern Mongolia (case study of the Tumentsogt station)], P.P. Dmitriev, L. Jargalsaikhan (eds.), Moscow, KMK Scientific Press Ltd, 2018a, p. 121–125. (In Russian)

Jargalsaikhan L. [Natural conditions of Tumentsogt sum], *Struktura i dinamika stepnykh ekosistem Vostochnoi Mongolii (na primere statsionara Tumentsogt)* [Structure and dynamics of steppe ecosystems in Eastern Mongolia (case study of the Tumentsogt

station)], P.P. Dmitriev, L. Jargalsaikhan (eds.), Moscow, KMK Scientific Press Ltd, 2018b, p. 10–19. (In Russian)

Jargalsaikhan L. *Dinamika pastbishchnoi rastitel'nosti stepnykh ekosistem Vostochnoi Mongolii* [Dynamics of pastoral vegetation of steppe ecosystems in Eastern Mongolia], PhD Thesis in Biology, Moscow, 2008, 122 p. (In Russian)

Web sources

Plantarium, URL: <http://plantarium.ru/page/search.html> (access date 20.08.2020).

Weather archive in Bayan-Ovoo, URL: https://rp5.ru/Weather_archive_in_Bayan-Ovoo (access date 20.08.2020).

WMO Climatological Normals (1962–1990) for Bayan-Ovoo station, URL: http://geodata.lib.ncsu.edu/fedgov/noaa/clino/TABLES/REG_II/MO/44302.TXT (access date 20.08.2020).

Received 29.10.2020

Revised 13.12.2020

Accepted 21.01.2021