

УДК 581.45

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ ВЫСОКОГОРНЫХ ПАСТБИЩ ВОСТОКА ЦИНХАЙ-ТИБЕТСКОГО НАГОРЬЯ (СЫЧУАНЬ, КНР)

Т.Г. Елумеева, В.Г. Ониищенко, У Янь*

(кафедра геоботаники, e-mail: elumeeva@yandex.ru)

Представлены оригинальные данные по эколого-морфологическим признакам листьев (площадь листа и удельная листовая поверхность, УЛП) 80 видов сосудистых растений в высокогорных фитоценозах востока Цинхай-Тибетского нагорья (Сычуань, КНР). Средняя УЛП составила $192 \pm 6 \text{ см}^2/\text{г}$, а средняя площадь — $2,38 \pm 0,23 \text{ см}^2$. Высокая средняя УЛП характерна для рыхлодерновинных злаков, а низкая — для группы осоковых и ситниковых, а также для кустарников. Среди разнотравья УЛП была значимо выше у безрозеточных видов, чем у видов, формирующих розетки листьев. Результаты наших исследований в целом согласуются с общими закономерностями для других регионов.

Ключевые слова: листья, эколого-морфологические признаки, Цинхай-Тибетское нагорье.

Функциональные (или эколого-морфологические) признаки растений (plant functional traits) отражают их экологические стратегии и определяют, каким образом виды будут реагировать на факторы внешней среды, влиять на другие трофические уровни и на свойства экосистемы в целом [1]. Использование функциональных признаков растений для анализа структуры и динамики фитоценозов позволяет сравнивать растительные сообщества, располагающиеся в разных географических районах и различающиеся по видовому составу, а также делать прогнозы возможных изменений их структуры в ответ на изменения климата [2] или режима землепользования. В связи с этим особенно актуально создание локальных и общемировых баз данных по функциональным признакам растений [3, 4].

Удельная листовая поверхность (УЛП) — одна из характеристик “экономического спектра растения” (“plant economic spectrum”) [5]. Она связана со многими другими функциональными признаками растений: с интенсивностью фотосинтеза, относительной скоростью роста [1, 6], скоростью разложения ветоши [7].

Высокогорные экосистемы восточной части Цинхай-Тибетского нагорья занимают обширные площади и отличаются богатой флорой с большим числом эндемичных видов [8]. Они сформировались под воздействием интенсивного выпаса яков, которых местные жители традиционно разводят в течение нескольких тысячелетий, по крайней мере с голоценового климатического оптимума [9]. Однако флора и растительность региона изучены довольно слабо, и данные по функциональным признакам обитающих здесь рас-

тений немногочисленны. Работы, посвященные функциональной структуре пастбищ, проводятся на станции Мацун в провинции Ганьсу, где пробные площади расположены на высоте 3500 м над ур. м. [10, 11].

Цель нашей работы — изучение функциональных признаков растений высокогорных пастбищ северо-запада провинции Сычуань, расположенных выше границы леса, на высоте 3900—4000 м над ур. м. В задачи работы входило измерение площади УЛП листьев, сравнение полученных данных с аналогичными данными по другим высокогорным экосистемам и выявление связей признаков листьев с функциональными группами растений.

Объекты и методы

Общая характеристика района исследований. Район исследований расположен на севере провинции Сычуань (КНР) примерно в 40 км к северо-западу от г. Сунпань (Songpan). Материал был собран на г. Какао, относящейся к горному массиву Миньшань на самом востоке Цинхай-Тибетского нагорья ($32^{\circ}59' \text{ с.ш.}, 103^{\circ}39' \text{ в.д.}$). Этот регион находится под воздействием приходящих с востока муссонов, но в то же время испытывает воздействие холодных сухих ветров с внутренней части нагорья. Климат, по классификации Кеппена, умеренно холодный, с сухой зимой и прохладным летом [12]. Среднегодовая температура составляет $+2,8^{\circ}\text{C}$, средняя температура января $-7,6^{\circ}\text{C}$, а июля $+9,7^{\circ}\text{C}$. Безморозный период отсутствует. В год выпадает в среднем 718 мм осадков, из которых 72% приходится на июль—август. Снежный покров варьируется от 0 до 60 см [13, 14]. Почвы — инсектисоли на илистых суглинках с pH 5,54—5,94 и

* Институт биологии г. Ченду Китайской академии наук, 610041, КНР, г. Ченду.

содержанием органического вещества 41,5—60,0 г/кг сухой почвы.

По флористическому районированию изучаемая территория относится к Центрально-Китайской провинции Восточноазиатской области Голарктического царства [15]. Растительность в районе исследований представлена елово-пихтовыми лесами и производными кустарниковыми сообществами, сформировавшимися в результате сведения лесов и выпаса скота. Верхняя граница леса достигает 3800 м на северных склонах [16]. Выше располагаются кустарниковые заросли (из видов рода *Rhododendron* на крутых северных склонах и с доминированием *Spiraea alpina*, *Potentilla fruticosa*, *Caragana jubata* на южных), альпийские луга и болота. Все сообщества, за исключением рододендронников, подвержены интенсивному выпасу яков (*Bos grunniens* Linnaeus 1766).

Нами были изучены виды, типичные для альпийских лугов, а также некоторые представители альпийских болот и зарослей *Spiraea alpina*, произрастающие в диапазоне высот от 3930 до 3950 м над ур. м. Альпийские мелкокустарниковые кобрезиево-разнотравные луга занимают пологие южные склоны и гребни. Проективное покрытие кустарников, главным образом *Potentilla fruticosa* достигает 5—10%, а их высота не превышает 30 см, в среднем составляет 10 см. Это полидоминантные сообщества, в которых из травянистых растений типичны *Kobresia humilis*, *K. kansuensis*, *Sibbaldia procumbens*, *Festuca ovina*, *Deschampsia caespitosa*, *Gentiana hexaphylla*, *Polygonum macrophyllum*, *Trollius farreri*, *Thalictrum alpinum*, виды *Saussurea* и *Pedicularis*. Среди жизненных форм преобладают каудексные и короткокорневищные вегетативно неподвижные растения [17]. Заросли кустарников с доминированием *Spiraea alpina* располагаются на более крутых южных склонах, покрытие кустарниками в них превышает 50%. В составе травяно-кустарничкового яруса здесь участвуют в основном те же самые виды, что и на лугах. Альпийские болота занимают выровненные пологие участки в разных частях склонов. Из травянистых растений обычны *Carex moorcroftii*, *Kobresia humilis*, *Polygonum macrophyllum*, *Pedicularis longiflora*, *Cremanthodium lineare*. Изученные альпийские сообщества отличаются высокой флористической насыщенностью, составляя в среднем 75 и 81 вид на 100 м² на лугах и в зарослях кустарников соответственно, и 35 видов на 100 м² на альпийских болотах [18].

Материалы и методы

Сбор полевого материала. В период с середины июня по конец июля 2012 г. нами были собраны листья 80 видов сосудистых растений, из них большинство (62 вида) росло на альпийских лугах, 4 вида — в зарослях кустарников и 14 видов были характерны для альпийских болот. В связи с интенсивным выпасом листья десяти видов болотных растений были собраны на огороженном участке. Все изучен-

ные виды в совокупности составляют 80—90% биомассы отдельных сообществ.

Для определения площади листа полностью развитые неповрежденные листья с взрослых вегетативных или генеративных особей собирали во влажную камеру, удаляли крупные черешки и рахисы сложных листьев, а затем сканировали с разрешением 300 dpi для крупных листьев и 600 dpi для мелких и сильно рассеченных [19]. После сканирования листья высушивали при 80°C в течение 6 ч и взвешивали с точностью до 0,1 мг. Повторность составила 11—19 листьев для разных видов. Площадь листа определяли по числу черных пикселей в программе Corel PhotoPaint X4 после ручного удаления фона. Удельную листовую поверхность (УЛП) рассчитывали путем деления площади листа на его массу.

Статистическая обработка. Для выявления связи между удельной листовой поверхностью и площадью листьев был рассчитан коэффициент корреляции Пирсона. Для того чтобы привести распределение этих признаков к нормальному, данные были логарифмированы.

Учитывая систематическое положение и наиболее важные для пастбищных растений признаки жизненной формы, такие как способность к клональному росту и расположение ассимилирующих органов, мы объединили все виды в следующие группы: кустарники (5 видов), вегетативно-неподвижные розеточные и полурозеточные растения (39 видов), вегетативно-неподвижные безрозеточные растения (9 видов), вегетативно-подвижные розеточные и полурозеточные растения (9 видов), плотнoderновинные злаки (5 видов), рыхлoderновинные злаки (6 видов), корневищные осоковые и ситниковые (8 видов). Различия в параметрах листьев между разными группами мы сравнивали с помощью непараметрического теста Манна—Уитни (Mann—Whitney U-test).

Номенклатура. Латинские названия растений с авторами приведены в таблице. Определение проводили по “Flora of China” [20, 21]. Гербарные образцы всех изученных видов переданы в Гербарий Московского университета (MW).

Результаты

Параметры листьев сильно варьировали среди изученных видов растений. Самые мелкие листья отмечены у *Gentiana crassuloides*, *G. hexaphylla*, *Androsace brachystegia*, а самые крупные — у *Allium rude* и *Aconitum pendulum*, которые характерны для кустарниковых зарослей (таблица). Средняя площадь листьев составила $2,38 \pm 0,23$ см² (среднее $\pm$ ошибка). Близкие к средним величины отмечены у *Carex atrofusca*, *Caragana jubata*, *Polygonum macrophyllum*, *Lancea tibetica*.

Средняя величина удельной листовой поверхности (УЛП) составила 192 ± 6 см²/г. Она широко варьировала между видами. Самые низкие значения УЛП были отмечены у *Juncus sikkimensis* (54 см²/г),

Функциональные признаки листьев альпийских растений востока Цинхай-Тибетского нагорья

Вид	Семейство	Сообщество	n	Площадь листа, см ² ($\bar{x} \pm m\bar{x}$)	УЛП, см ² /г ($\bar{x} \pm m\bar{x}$)
<i>Aconitum pendulum</i> Busch	Ranunculaceae	SAS	16	9,38 $\pm$ 0,68	239 $\pm$ 4
<i>Agrostis hugoniana</i> Rendle	Poaceae	AM	15	0,67 $\pm$ 0,06	256 $\pm$ 9
<i>Allium rude</i> J.M. Xu	Liliaceae	SAS	16	9,07 $\pm$ 1,33	180 $\pm$ 9
<i>Allium sikkimense</i> Baker	Liliaceae	AM	15	0,88 $\pm$ 0,17	196 $\pm$ 11
<i>Anaphalis nepalensis</i> (Spreng.) Hand.-Mazz.	Asteraceae	AM	15	2,08 $\pm$ 0,19	225 $\pm$ 8
<i>Androsace brachystegia</i> Handel-Mazetti	Primulaceae	AB	12	0,08 $\pm$ 0,00	205 $\pm$ 6
<i>Androsace mariae</i> Kanitz	Primulaceae	AM	15	0,25 $\pm$ 0,01	138 $\pm$ 4
<i>Anemone demissa</i> J.D. Hooker & Thomson	Ranunculaceae	AM	15	5,07 $\pm$ 0,26	132 $\pm$ 2
<i>Anemone obtusiloba</i> D. Don	Ranunculaceae	AM	15	1,94 $\pm$ 0,16	243 $\pm$ 4
<i>Anemone trullifolia</i> Hook f. et Thoms.	Ranunculaceae	AM	13	2,22 $\pm$ 0,20	159 $\pm$ 3
<i>Aster souliei</i> Franchet	Asteraceae	AM	15	2,48 $\pm$ 0,16	184 $\pm$ 11
<i>Callianthemum farreri</i> W.W. Smith	Ranunculaceae	AM	12	4,05 $\pm$ 0,21	175 $\pm$ 6
<i>Caltha scaposa</i> J.D. Hooker & Thompson	Ranunculaceae	AM	14	2,81 $\pm$ 0,24	230 $\pm$ 8
<i>Caragana jubata</i> (Pall.) Poir.	Fabaceae	AM	12	0,39 $\pm$ 0,21	154 $\pm$ 3
<i>Carex atrofusca</i> Schkuhr subsp. <i>minor</i> (Boott) T. Koyama	Cyperaceae	AM	15	2,25 $\pm$ 0,09	204 $\pm$ 5
<i>Carex cruenta</i> Nees	Cyperaceae	AM	15	1,45 $\pm$ 0,09	255 $\pm$ 11
<i>Carex moorcroftii</i> Falconer ex Boott	Cyperaceae	AB	15	4,47 $\pm$ 0,33	158 $\pm$ 4
<i>Carex parva</i> Nees	Cyperaceae	AB	15	1,14 $\pm$ 0,08	104 $\pm$ 6
<i>Chamaesium paradoxum</i> H. Wolff	Apiaceae	AM	12	6,85 $\pm$ 0,40	209 $\pm$ 8
<i>Cremanthodium discoideum</i> Maxim.	Asteraceae	AB	15	3,39 $\pm$ 0,14	169 $\pm$ 7
<i>Cremanthodium lineare</i> Maxim.	Asteraceae	AB	14	1,34 $\pm$ 0,15	104 $\pm$ 5
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) P. Beauv. subsp. <i>orientalis</i> Hultén	Poaceae	AM	15	1,01 $\pm$ 0,07	180 $\pm$ 6
<i>Deyeuxia flavens</i> Keng	Poaceae	AM	15	2,48 $\pm$ 0,18	288 $\pm$ 11
<i>Elymus schrenkianus</i> (Fischer & C.A. Meyer) Tzvelev	Poaceae	AM	15	1,75 $\pm$ 0,13	246 $\pm$ 8
<i>Euphorbia</i> sp.	Euphorbiaceae	AM	12	0,50 $\pm$ 0,02	207 $\pm$ 4
<i>Festuca ovina</i> L.	Poaceae	AM	15	0,33 $\pm$ 0,03	144 $\pm$ 4
<i>Fritillaria unibracteata</i> P.K. Hsiao & K.C. Hsia	Liliaceae	SAS	15	1,86 $\pm$ 0,16	290 $\pm$ 10
<i>Gentiana crassuloides</i> Bureau & Franchet	Gentianaceae	AM	12	0,07 $\pm$ 0,01	310 $\pm$ 7
<i>Gentiana georgei</i> Diels	Gentianaceae	AM	15	3,22 $\pm$ 0,18	139 $\pm$ 4
<i>Gentiana hexaphylla</i> Maximowicz ex Kusnezov	Gentianaceae	AM	15	0,17 $\pm$ 0,02	220 $\pm$ 6
<i>Gentiana sinoornata</i> I.B. Balfour	Gentianaceae	AB	15	0,56 $\pm$ 0,03	192 $\pm$ 6
<i>Geranium pylzowianum</i> Maxim.	Geraniaceae	AM	13	1,18 $\pm$ 0,11	261 $\pm$ 8
<i>Hedysarum algidum</i> L.Z. Shue	Fabaceae	AM	12	4,91 $\pm$ 0,24	206 $\pm$ 5
<i>Hedysarum sikkimense</i> Benth. ex Baker	Fabaceae	AM	12	6,00 $\pm$ 0,50	206 $\pm$ 6
<i>Juncus sikkimensis</i> J.D. Hooker	Juncaceae	AB	14	3,33 $\pm$ 0,22	54 $\pm$ 2
<i>Juncus thomsonii</i> Buchen.	Juncaceae	AB	15	0,32 $\pm$ 0,02	125 $\pm$ 4
<i>Kobresia humilis</i> (C.A. Mey) Serg.	Cyperaceae	AM	15	1,30 $\pm$ 0,16	202 $\pm$ 11
<i>Kobresia kansuensis</i> Kükenth.	Cyperaceae	AB	15	6,53 $\pm$ 0,29	167 $\pm$ 3
<i>Kobresia vidua</i> (Boott ex C.B. Clarke) Kükenthal	Cyperaceae	AM	15	0,46 $\pm$ 0,03	151 $\pm$ 8
<i>Lancea tibetica</i> J.D. Hooker & Thomson	Scrophulariaceae	AM	15	2,39 $\pm$ 0,17	197 $\pm$ 3
<i>Leontopodium franchetii</i> Beauv.	Asteraceae	AM	12	0,72 $\pm$ 0,05	251 $\pm$ 7

Окончание таблицы

Вид	Семейство	Сообщество	n	Площадь листа, см ² ($\bar{x} \pm m\bar{x}$)	УЛП, см ² /г ($\bar{x} \pm m\bar{x}$)
<i>Lloydia oxycarpa</i> Franchet	Liliaceae	SAS	12	1,95 ± 0,18	144 ± 8
<i>Lonicera rupicola</i> Hook. f. et Thoms.	Caprifoliaceae	SAS	15	0,68 ± 0,04	160 ± 5
<i>Pedicularis davidii</i> Franch.	Orobanchaceae	AM	12	5,36 ± 0,51	262 ± 10
<i>Pedicularis lasiohryps</i> Maximowicz	Orobanchaceae	AM	14	0,99 ± 0,04	204 ± 10
<i>Pedicularis longiflora</i> J. Rudolph	Orobanchaceae	AB	15	1,22 ± 0,08	138 ± 5
<i>Pedicularis oederi</i> Vahl	Orobanchaceae	AM	12	1,77 ± 0,09	162 ± 8
<i>Pedicularis plicata</i> Maximowicz	Orobanchaceae	AM	13	0,84 ± 0,09	159 ± 5
<i>Pedicularis roylei</i> Maximowicz	Orobanchaceae	AM	12	0,41 ± 0,04	246 ± 11
<i>Pleurospermum wilsonii</i> H. de Boissieu	Apiaceae	AM	11	3,00 ± 0,17	221 ± 6
<i>Poa albertii</i> Regel	Poaceae	AM	12	0,75 ± 0,08	269 ± 16
<i>Poa calliopsis</i> Litv.	Poaceae	AB	12	0,51 ± 0,04	241 ± 12
<i>Poa versicolor</i> Besser	Poaceae	AM	15	1,75 ± 0,22	219 ± 11
<i>Polygonatum qinghaiense</i> Z.L. Wu et Y.C. Yang	Liliaceae	AM	15	0,90 ± 0,05	367 ± 13
<i>Polygonum macrophyllum</i> D. Don	Polygonaceae	AM	15	2,32 ± 0,21	204 ± 7
<i>Potentilla fruticosa</i> L.	Rosaceae	AM	15	0,59 ± 0,04	122 ± 4
<i>Potentilla saundersiana</i> Royle	Rosaceae	AM	15	0,56 ± 0,02	169 ± 2
<i>Primula purdomii</i> Craib	Primulaceae	AB	13	6,55 ± 0,73	181 ± 6
<i>Primula stenocalyx</i> Maximowicz	Primulaceae	AM	15	1,11 ± 0,06	201 ± 8
<i>Ptilagrostis concinna</i> (J.D. Hooker) Roshevitz	Poaceae	AM	13	0,45 ± 0,04	138 ± 5
<i>Ranunculus nephelogenes</i> Edgeworth	Ranunculaceae	AB	14	0,76 ± 0,07	155 ± 5
<i>Ranunculus tanguticus</i> (Maxim.) Ovcz.	Ranunculaceae	AM	15	0,68 ± 0,05	143 ± 6
<i>Rheum pumilum</i> Maximowicz	Polygonaceae	AM	12	3,53 ± 0,18	142 ± 7
<i>Salix</i> sp.	Salicaceae	AM	15	3,13 ± 0,19	156 ± 4
<i>Sanicula hacquetioides</i> Franchet	Apiaceae	AM	15	1,77 ± 0,12	294 ± 7
<i>Saussurea erubescens</i> Lipsch.	Asteraceae	AB	15	7,55 ± 0,37	156 ± 4
<i>Saussurea graminea</i> Dunn	Asteraceae	AM	15	0,60 ± 0,02	120 ± 4
<i>Saussurea leiocarpa</i> Handel-Mazzette	Asteraceae	AM	15	4,42 ± 0,29	169 ± 4
<i>Saussurea leontodontoides</i> (DC.) Sch. Bip.	Asteraceae	AM	13	2,72 ± 0,20	112 ± 4
<i>Saussurea tatsienensis</i> Franchet	Asteraceae	AM	15	6,49 ± 0,21	126 ± 2
<i>Sibbaldia procumbens</i> L.	Rosaceae	AM	15	2,11 ± 0,10	152 ± 3
<i>Spiraea alpina</i> Pallas	Rosaceae	SAS	15	0,49 ± 0,04	177 ± 3
<i>Tanacetum tatsienense</i> (Bureau & Franchet) K. Bremer & Humphries	Asteraceae	AM	15	1,11 ± 0,06	165 ± 5
<i>Taraxacum</i> sp.	Asteraceae	AM	19	3,18 ± 0,19	273 ± 8
<i>Thalictrum alpinum</i> L.	Ranunculaceae	AM	15	1,86 ± 0,15	212 ± 7
<i>Tongoloo taeniophylla</i> (H. de Boissieu) H. Wolff	Apiaceae	AM	13	5,77 ± 0,72	240 ± 10
<i>Trisetum spicatum</i> (L.) Richt.	Poaceae	AM	15	1,74 ± 0,25	211 ± 7
<i>Trollius farreri</i> Stapf	Ranunculaceae	AM	15	2,71 ± 0,22	153 ± 3
<i>Trollius vaginatus</i> Handel-Mazzetti	Ranunculaceae	AM	12	2,76 ± 0,23	162 ± 8

Примечание: n — повторность, УЛП — удельная листовая поверхность, $\bar{x} \pm m\bar{x}$ — среднее ± ошибка.

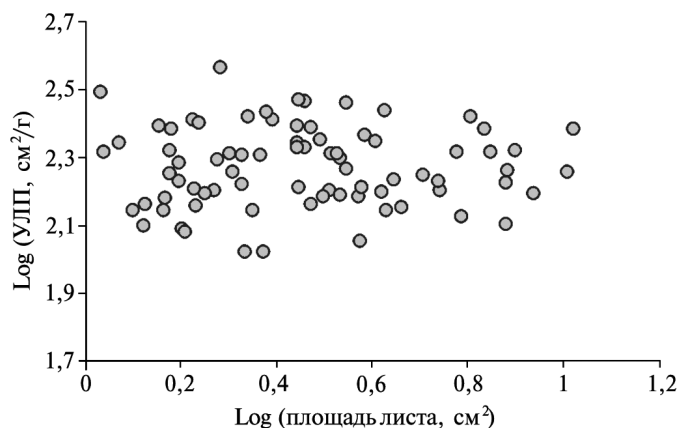


Рис. 1. Связь удельной листовой поверхности (УЛП) и площади листа. $R = -0,048$, n.s.

Carex parva (104 см²/г) и *Cremanthodium lineare* (104 см²/г), а самые высокие — у *Polygonatum qinghaiense* (367 см²/г) и *Gentiana crassuloides* (310 см²/г). Близкая к средней УЛП была отмечена у *Gentiana sinoornata*, *Lancea tibetica*, *Allium sikkimense*, *Aster souliei* (таблица).

Значимая связь между УЛП и площадью листа отсутствовала ($R = -0,04$, n.s.), однако можно отметить, что для мелких листьев возможен весь диапазон УЛП, от низкой до самой высокой, тогда как крупные листья характеризовались средними показателями УЛП (рис. 1).

Самая высокая средняя УЛП была отмечена у рыхлодерновинных злаков, она значимо превышала та-

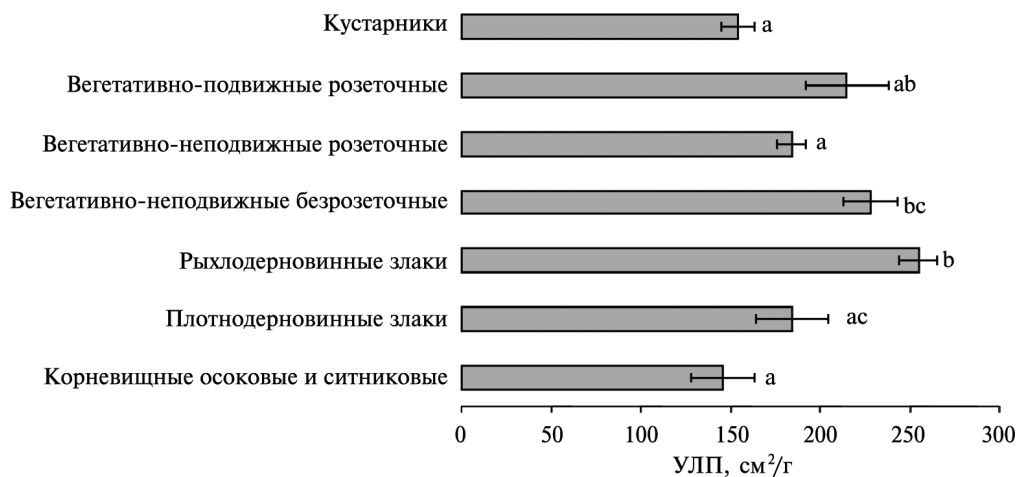


Рис. 2. Удельная листовая поверхность в разных функциональных группах растений. Разными буквами обозначены значимо ($p < 0,05$) отличающиеся друг от друга варианты

ковую у плотнoderновинных злаков (рис. 2). Самая низкая УЛП отмечена у группы осоковых и ситниковых, а также у кустарников. Среди разнотравья УЛП была значимо выше у безрозеточных видов, чем у видов, формирующих розетки листьев. По средней площади листьев эти группы между собой значимо не отличались.

Обсуждение

Листья растений высокогорных пастбищ восточной части Цинхай-Тибетского нагорья разнообразны по площади и удельной листовой поверхности. По сравнению с аналогичными данными, полученными для листовых параметров 116 видов растений в альпийских сообществах Тебердинского заповедника (северо-западный Кавказ), изученные нами растения отличаются в среднем более мелкими листьями: 2,4 см² в изученных сообществах Тибета и 7,6 см² в сообществах Кавказа. Однако при этом средняя удельная листовая поверхность для всех изученных видов на высотах 3930—3950 м над ур. м. (192 см²/г) оказалась близка к таковой на Кавказе на высоте около 2750 м над ур. м. (187 см²/г [19]). В целом высокогорные растения характеризуются меньшей УЛП, чем низкогорные: так, для Альп С. Körner [22] приводит среднюю УЛП 230 см²/г на высоте 600 м над ур. м. и 190 см²/г на высоте 3000 м, что близко к нашим данным. Так как район наших исследований находится значительно южнее, чем Альпы или Кавказ, то высотные пояса сдвинуты на большие абсолютные высоты. Увеличение толщины клеточных стенок и толщины самого листа как один из механизмов защиты от избыточной солнечной радиации ведет к уменьшению УЛП. Однако снижение парциального давления углекислого газа высоко в горах может обуславливать рост УЛП [22]. Также для Кавказа показано, что площадь листа значимо скоррелирована с УЛП и виды с более крупными листьями обладают боль-

шей УЛП [19]. Для изученных нами видов в Тибете такая связь отсутствовала.

Общими для Тибета и Кавказа оказались два вида — *Sibbaldia procumbens* и *Festuca ovina*. У *Sibbaldia procumbens* нами была отмечена меньшая УЛП, чем на Кавказе (152 и 191 см²/г соответственно), а у *Festuca ovina* большая (144 и 111 см²/г соответственно), что у последнего вида может быть связано с различиями в методике определения площади листа у узколистных злаков. В то же время у *Sibbaldia procumbens* УЛП, измеренная в горах юга Нор-

вегии (155 см²/г) [23] и в северо-западной Европе (155 см²/г) [3], близка к нашей. В пределах общих родов, представленных несколькими видами, сходный разброс средних УЛП в Тибете и на Кавказе был получен для видов *Pedicularis* (137—262 см²/г и 129—266 см²/г соответственно). Для вида с широким ареалом *Thalictrum alpinum* УЛП изменялась от

222 см²/г на участках вокруг нор песка в горах Северной Швеции [24] до 176 см²/г в горах юга Норвегии [23] и 127 см²/г в северо-западной Европе [3], а наши данные (212 см²/г) занимают промежуточное положение. Также вокруг песчаных нор в Норвегии были отмечены высокие показатели УЛП у *Festuca ovina* (193 см²/г) и *Sibbaldia procumbens* (247 см²/г) [24]. Таким образом, даже для такого считающегося относительно устойчивым показателя, как удельная листовая поверхность, характерно довольно широкое варьирование между регионами и экотопами. Так, для *Campanula thyrsoidea* популяции из разных частей Альп отличаются по УЛП [25]. Вот почему для изучения функциональной структуры растительных сообществ желательно использовать местные данные [26].

Разные функциональные группы растений различались по величине удельной листовой поверхности. Известно, что для растений с высокой относительной скоростью роста (relative growth rate, — RGR) свойственна и высокая УЛП [6], а способность к быстрому отрастанию важна для восстановления пастбищных растений после дефолиации [27, 28]. Однако двудольные растения с невысокой удельной листовой поверхностью формируют розетки листьев, что уменьшает изъятие биомассы яками, а расположение листьев близко к уровню почвы улучшает поступление углекислого газа. К немногочисленным безрозеточным видам относятся, например, некоторые виды горечавок

(*Gentiana sinoornata*, *G. hexaphylla*) и аконит (*Aconitum pendulum*), которых животные скорее всего избегают из-за содержащихся в них горечей или токсинов. Для древесных растений, по сравнению с травами, характерна меньшая УЛП при одинаковых условиях освещения [29] и азотного питания [30], что подтверждается и нашими данными. Таким образом, результаты наших исследований эколого-морфологических признаков листьев альпийских растений на востоке Цинхай-Тибетского нагорья в целом согласуются с общими закономерностями.

Авторы выражают благодарность Guo Haixia и Wang Jinniu за помощь в организации полевых исследований, Wang Qian, М.Г. Пименову, Ю.Е. Алексею и М.Н. Кожину за определение отдельных видов растений.

* * *

Работа выполнена при поддержке грантов: Grants of Chinese Academy Of Sciences Fellowships For Young International Scientists (2011Y1SA01), Grant of the National Natural Science Foundation of China (№ 30870396, № 40971178, № 31150110471), Grant of Ministry of Science and Technology (2009BA184B02), грант Российского фонда фундаментальных исследований № 14-04-00214.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Garnier E. et al. New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide // Australin Journal of Botany. 2013. Vol. 61. N 3. P. 167—234.
2. Soudzilovskaia N.A., Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Shidakov I.I., Salpagarova F.S., Khubiev A.B., Tekeev D.K., Cornelissen J.H.C. Functional traits predict relationship between plant abundance dynamic and long-term climate warming // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2013. Vol. 110. N 45. P. 18180—18184.
3. Kleyer M., Bekker R.M., Knevel I.C. et al. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora // Journal of Ecology. 2008. Vol. 96. N 6. P. 1266—1274.
4. Kattge J., Díaz S., Lavorel S. et al. TRY — a global database of plant traits // Global change biology. 2011. Vol. 17. N 9. P. 2905—2935.
5. Freschet G.T., Cornelissen J.H.C., van Logtestijn R.S.P., Aerts R. Evidence of the 'plants economics spectrum' in a subarctic flora // J. of Ecol. 2010. Vol. 98. N 2. P. 362—373.
6. Hunt R., Cornelissen J.H.C. Components of relative growth rate and their interrelations in 59 temperate plant species // New Phytologist. 1997. Vol. 135. N 3. P. 395—417.
7. Cornelissen J.H.C., Thompson K. Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants // New Phytologist. 1997. Vol. 135. P. 109—114.
8. Tang Z., Wang Z., Zheng C., Fang J. Biodiversity in China's mountains // Frontiers in the Ecology and Environment. 2006. Vol. 4. N 7. P. 347—352.
9. Miehe G., Miehe S., Kaiser K., Reudenbach C., Behrendes L., La Duo, Schlütz F. How old is pastoralism in Tibet? An ecological approach to the making of a Tibetan landscape // Palaeogeogr. Palaeocl. 2009. Vol. 276. N 1—4. P. 130—147.
10. Niu K., Zhang S., Zhao B., Du G. Linking grazing response of species abundance to functional traits in the Tibetan alpine meadow // Plant and Soil. 2010. Vol. 330. N 1—2. P. 215—223.
11. Yang Z., Guo H., Zhang J., Du G. Stochastic and deterministic processes together determine alpine meadow plant community composition on the Tibetan plateau // Oecologia. 2013. Vol. 171. N 2. P. 495—504.
12. Peel M.C., Finlayson B.L., McMahon T.A. Updated world map of Köppen-Geiger climate classification // Hydrology and Earth Systems Sciences. 2007. Vol. 11. P. 1633—1644.
13. Yan W., Onipchenko V.G. Relation of the snow cover to the structure of vegetation in the alpine communities of the eastern Tsinghai-Tibetan Plateau // Zhurnal Obshechi Biologii. 2006. Vol. 67. N 6. P. 452—463.
14. Chen W., Wu Y., Wu N., Luo P. Effect of snow-cover duration on plant species diversity of alpine meadows of the eastern Qinghai-Tibetan plateau // Journal of Mountain Science. 2008. Vol. 5. N 4. P. 327—339.
15. Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
16. Янь У., Онипченко В.Г. Структура растительных сообществ в связи со свойствами почвы в высокогорьях

востока Цинхай-Тибетского нагорья // Тр. Тебердин. гос. биосфер. заповедника. 2005. Вып. 30. С. 57–73.

17. Elumeeva T.G., Tekeev D.K., Onipchenko V.G., Wu Y., Wang Q. Life-form composition of alpine plant communities at the Eastern Qinghai-Tibetan plateau // Plant Biosystems. 2013. P. 1–7. DOI: 10.1080/11263504.2013.845263.

18. Онипченко В.Г., Шулаков А.А., Ахметжанова А.А., Зернов А.С., У Янь, Ван Чень. Высокая флористическая насыщенность выпасаемых сообществ Восточного Тибета (Сычуань) // Развитие геоботаники: история и современность: Мат-лы конф. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2011. С. 88.

19. Шидаков И.И., Онипченко В.Г. Сравнение параметров листового аппарата растений альпийского пояса Тебердинского заповедника // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2007. Т. 112. Вып. 4. С. 42–50.

20. Flora of China [Электронный ресурс]. (URL: <http://flora.huh.harvard.edu/china/index.html> (дата обращения: 14.11.2014)).

21. Brash A.R., Song H. eFlorax: New directions for on-line floras exemplified by the Flora of China Project // Taxon. 2006. Vol. 55. N 1. P. 188–192.

22. Körner C. Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2nd ed. Berlin: Springer, 2003. 344 p.

23. Austrheim G., Evju M., Myserud A. Herb abundance and life-history traits in two contrasting alpine habi-

tats in southern Norway // Plant Ecology. 2005. Vol. 179. P. 217–229.

24. Bruun H.H., Österdahl S., Moen J., Angerbjörn A. Distinct patterns in alpine vegetation around dens of the Arctic fox // Ecography. 2005. Vol. 28. N 1. P. 81–87.

25. Scheepens J.F., Frei E.S., Stöcklin J. Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantations to different altitudes // Oecologia. 2010. Vol. 164. N 1. P. 141–150.

26. Cordlandwehr V., Meredith R.L., Ozinga W.A., Bekker R.M., van Groenendael J.M., Bakkar J.P. Do plant traits retrieved from a database accurately predict on-site measurements? // Journal of Ecology. 2013. Vol. 101. N 3. P. 662–670.

27. Онипченко В.Г., Текеев Д.К., Аджиева Р.Б. Связь отавности альпийских растений с их эколого-биологическими свойствами // Юг России: экология, развитие. 2006. № 4. С. 41–46.

28. Tekeev D.K., Semenova R.B., Onipchenko V.G. Integral assessment of the regrow capacity of alpine plants // Moscow Univ. Biol. Sci. Bull. 2012. Vol. 67. N 1. P. 31–35.

29. Shipley B. Net assimilation rate, specific leaf area and leaf mass ratio: which is most closely correlated with relative growth rate? A meta-analysis // Functional Ecology. 2006. Vol. 20. N 4. P. 565–574.

30. Ordoñez J.C., van Bodegom P.M., Witte J.-P.M., Bartholomeus R.P., van Dobben H.F., Aerts R. Leaf habit and woodiness regulate different leaf economy traits at a given nutrient supply // Ecology. 2010. Vol. 91. N 11. P. 3218–3228.

Поступила в редакцию
06.03.14

LEAF FUNCTIONAL TRAITS OF PLANTS OF ALPINE PASTURES AT THE EASTERN QINGHAI-TIBETAN PLATEAU

T.G. Elumeeva, V.G. Onipchenko, Wu Yan

Original data on leaf functional traits (leaf area and specific leaf area, SLA) in 80 vascular plant species in alpine plant communities of the Eastern Qinghai-Tibetan plateau (Sichuan, China) are represented. Mean SLA was $192 \pm 6 \text{ cm}^2/\text{g}$, and mean leaf area was $2,38 \pm 0,23 \text{ cm}^2$. The highest mean SLA was observed in loose-tussock grasses and the lowest SLA was in group of sedges and rushes, shrubs also had quite a low SLA. Among forbs erosulate plants had higher SLA than rosette forming species. Our results mostly confirm leaf trait patterns for other regions.

Key words: leaf, functional traits, Qinghai-Tibetan plateau.

Сведения об авторах

Елумеева Татьяна Георгиевна — канд. биол. наук, ассист. кафедры геоботаники биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-3165; e-mail: elumeeva@yandex.ru

Онипченко Владимир Гертрудович — докт. биол. наук, зав. кафедрой геоботаники биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-4310; e-mail: vonipchenko@mail.ru

Янь У — канд. биол. наук, проф. Института биологии г. Ченду. e-mail: wuyan@cib.ac.cn