

УДК 581.5

ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ АЛЬПИЙСКОЙ ПУСТОШИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА ПРИ ДОЛГОВРЕМЕННОМ ВНЕСЕНИИ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

М.Х. Эльканова¹, А.А. Ахметжанова², Т.Г. Елумеева³, В.Г. Онипченко⁴

Структура надземной фитомассы альпийской лишайниковой пустоши (Тебердинский заповедник, Северо-Западный Кавказ) изучена на площадках с долговременным (1999–2008 гг.) экспериментом по внесению дополнительных элементов минерального питания. Эксперимент был заложен в шести вариантах: контроль, известкование, внесение азота (N), внесение фосфора (P), одновременное внесение азота и фосфора (NP), снятие водного стресса при недостаточном количестве осадков. Укосы фитомассы были собраны в конце июля – августе 2008 г. Общий запас надземной фитомассы через десять лет эксперимента значимо увеличился только в ответ на совместное внесение азота и фосфора. Доля сосудистых растений увеличилась в 2 раза в варианте NP и в 1,4 раза при внесении фосфора. Лишайники практически исчезли в вариантах N и NP. Мертмасса значимо увеличилась в вариантах NP и N. Изменение структуры фитоценоза альпийской пустоши происходило при участии имевшихся до эксперимента видов сосудистых растений за счет изменения роли отдельных компонентов сообщества; интродукции новых видов не отмечено.

Ключевые слова: альпийские экосистемы, азот, фосфор, известкование, полив.

Альпийские растительные сообщества развиваются в условиях заторможенного биологического круговорота, их продукция часто лимитирована недостатком элементов минерального питания, особенно доступных форм азота (Haag, 1974; Shaver et al., 2001; Körner, 2003; van Wijk et al., 2003; Soudzilovskaia et al., 2005; LeBauer, Treseder, 2008). Продукция высокогорных экосистем часто сильно связана с мощностью снежного покрова. Снежный покров, с одной стороны, может существенно сокращать длительность вегетационного периода, что ведет к снижению продукции, а с другой – препятствовать зимнему промерзанию почвы (при глубине более 50–60 см) и способствовать протеканию деструкционных процессов в почве, что увеличивает содержание доступных для растений элементов минерального питания и продукцию растительного сообщества (Brooks et al., 1997).

Альпийские лишайниковые пустоши – самые низкопродуктивные сомкнутые сообщества альпийского пояса Кавказа (Онипченко, 1985, 1990). Низкая продукция связана с их приуроченностью к обдуваемым бесснежным или ма-

лоснежным участкам гребней и склонов, где наблюдается глубокое промерзание почвы, что тормозит минерализацию органического вещества и поступление в почву элементов минерального питания. Поэтому особый интерес представляет изучение изменения состава и структуры этого сообщества при экспериментальном увеличении богатства почвы.

К сожалению, большинство экспериментальных работ по обогащению почвы элементами минерального питания (ЭМП) в высокогорьях имеет небольшую продолжительность (Klanderud, 2008; Fremstad et al., 2005; Onipchenko et al., 2012), хотя реакция растений в первые и последующие годы может существенно отличаться в связи с постепенным изменением конкурентных отношений, медленным заносом диаспор новых видов и выпадением видов исходного сообщества (Tilman, 1988). Суммируя имеющиеся результаты исследований по внесению минеральных соединений азота в разных горных и тундровых экосистемах, можно отметить три типа долговременных реакций основных функциональных групп растений.

¹Эльканова Мадина Хусеевна – сопр. Первого Санкт-Петербургского государственного медицинского университета им. акад. И.П. Павлова (elkanova_madina@mail.ru); сотрудники Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра геоботаники: ²Ахметжанова Асем Алиякпаровна – ст. науч. сотр., канд. биол. наук (assemok@mail.ru); ³Елумеева Татьяна Георгиевна – доцент, канд. биол. наук (elumeeva@yandex.ru); ⁴Онипченко Владимир Гертрудович – зав. кафедрой, профессор, докт. биол. наук (vonipchenko@mail.ru).

1. Увеличение доли злаков и осок в наземной фитомассе при снижении участия вечнозеленых кустарничков, мхов и лишайников (Jonasson, 1992; Dähler, 1992; Press et al., 1998; Gerdol et al., 2000; Graglia et al., 2001; van Wijk et al., 2003; Bret-Harte et al., 2004; Fremstad et al., 2005).

2. Увеличение участия более высокорослых листопадных кустарничков и кустарников за счет снижения доли других групп (Shaver et al., 2001; Tilman, 1988; van Wijk et al., 2003).

3. Усиление роли доминирующих видов разнотравья (Ахметжанова, Онипченко, 2005; Onipchenko et al., 2012).

В отличие от азота, роль других элементов минерального питания мало исследована. Фосфор часто является лимитирующим фактором продукции в древних (не подвергшихся оледенению) ландшафтах и в тропических областях, а также в ряде болотных сообществ (Raaijmakers, Lambers, 1996; Venterink et al., 2003; Gough, Hobbie, 2003; Gusewell, 2004; Lambers et al., 2008). В некоторых сообществах продукция увеличивается при внесении соединений кальция, усиливающих процессы минерализации органического вещества (de Graaf et al., 1998; Hobbie, Gough, 2004). В редких для альпийских сообществ случаях изучено влияние полива на продукцию высокогорных сообществ (Bowman et al., 1995; Soudzilovskaia et al., 2005).

Цель настоящей работы – исследование изменения наземной биомассы растений альпийской пустоши после 10 лет внесения элементов минерального питания и сравнение этих изменений с краткосрочной (4–5 лет) реакцией.

Учет биомассы позволяет более точно оценить, во-первых, реакцию отдельных видов сосудистых растений, а во-вторых, изменение структуры сообщества в целом, включая лишайники и ветошь в фитомассе. Изменение биомассы растений может быть сопряжено или не сопряжено с изменением массы отдельных побегов, во втором случае должна меняться их численность. В настоящей работе поставлена также задача проведения оценки изменения массы отдельных побегов доминирующих видов растений при увеличении доступности почвенных ресурсов.

Объект исследования

Альпийские пустоши – сообщества с доминированием нетравянистых психрофитов: лишайников и кустарничков (Шифферс, 1953; 1960). Пустоши занимают положительные формы мезорельефа, обдуваемые малоснежные склоны и гребни. Детальное описание этих сообществ пред-

ставлено в ряде публикаций (Гришина и др., 1986; Onipchenko, 1994a).

Методика работы

В течение 1999–2008 гг. мы проводили эксперимент по снятию ресурсного лимитирования в сообществе альпийской лишайниковой пустоши на территории Тебердинского государственного биосферного заповедника на высоте 2800 м над ур. моря. Он включал шесть вариантов: контроль, известкование (Са, для погашения гидролитической кислотности верхних горизонтов почвы), внесение азота (N, 90 кг/га в форме мочевины), внесение фосфора (P, двойной суперфосфат 60 кг/га), одновременное внесение азота и фосфора (NP), снятие водного стресса при недостаточном количестве осадков (H₂O). Детально схема эксперимента и методика его постановки описаны ранее (Судзиловская, Онипченко, 2003). Все элементы минерального питания (ЭМП), кроме кальция, вносили ежегодно. Известкование проводили раз в три года.

В конце июля – начале августа 2008 г. на подплощадках размером 25×25 см срезали ножницами на уровне почвы наземные части растений. В каждом из шести вариантов было взято по 16 укосов; их сразу разбирали по видам сосудистых растений, при этом ветошь прошлых лет, лишайники и мхи составляли три отдельные дополнительные фракции. После разбора укосы высушивали на воздухе, затем в сушильном шкафу (90°C, 10 ч) и взвешивали. Вегетативные побеги осок *Carex sempervirens* и *C. umbrosa* (номенклатура сосудистых растений дана по В.Г. Онипченко и др., 2011) визуально трудно различимы, поэтому они были проанализированы как единая группа *Carex* spp. Ввиду того что мохообразные обнаружены в ничтожных количествах и только в нескольких укосах, мы не включаем их в обработку данных как отдельную группу.

Статистическая обработка

Статистическая обработка была выполнена в программах Statistica 6.0 и в статистической среде R (R Development Core Team, 2011). Для оценки влияния варианта эксперимента на фитомассу различных фракций (как отдельных видов, так и функциональных групп) мы использовали параметрический однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) для переменных с нормальным распределением и непараметрический дисперсионный анализ (Kruskal-Wallis ANOVA) для переменных с распределением, отличающимся от нормального. В качестве независимого фактора рассматривался

вариант эксперимента. Перед началом статистической обработки было проверено соответствие данных нормальному распределению с помощью теста Колмогорова–Смирнова.

Параметрический дисперсионный анализ был проведен для следующих переменных: фитомасса (общая масса ветоши и биомассы), мортмасса, кустарнички (единственный вид *Vaccinium vitis-idaea*), разнотравье (травянистые двудольные без бобовых, трансформировано по основанию натурального логарифма), суммарная масса сосудистых растений (трансформировано по основанию натурального логарифма). Для выявления того, какие именно варианты различаются между собой, проводили апостериорный тест наименьшего значимого среднего (Fisher LSD-test).

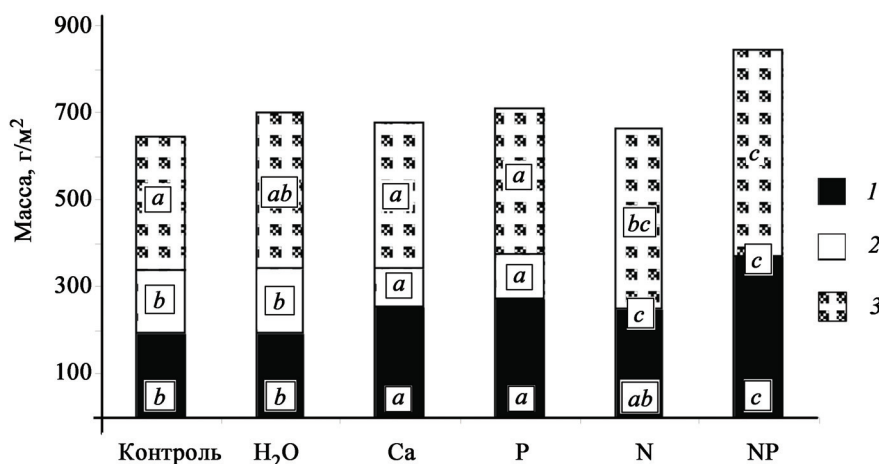
Для переменных, распределение которых даже после трансформации не соответствовало нормальному (лишайники, мохообразные, злаки, осоки (включая и вид из семейства ситниковых *Luzula spicata*, образующий весьма незначительную биомассу), бобовые, а также отдельные виды сосудистых растений), использовали непараметрический дисперсионный анализ и последующее сравнение вариантов с помощью критерия Тьюки–Крамера–Немени (Tukey–Kramer–Nemenyi test with Tukey-Dist approximation for independent samples; Pohler, 2014). Статистические методы анализа массы отдельных побегов описаны ранее (Судзиловская и др., 2006).

Результаты

Общий запас надземной фитомассы в результате экспериментальных воздействий значимо

увеличился по сравнению с контролем только в варианте NP ($p = 0,012$). В вариантах N и NP произошло существенное перераспределение массы между сосудистыми растениями, лишайниками и ветошью (рисунок). Доля сосудистых растений увеличилась в вариантах NP и P в 2 и 1,4 раза соответственно. Лишайники практически исчезли в варианте N, а в варианте NP полностью отсутствовали. Интересно отметить, что суммарная надземная биомасса (сосудистые растения и лишайники) практически не менялась во всех вариантах, кроме варианта с внесением азота (в случае внесения Ca, P, NP биомасса сосудистых растений увеличивалась при схожем снижении биомассы лишайников). Лишь в том случае, когда вносили только азот, увеличение участия сосудистых растений не компенсировало практического выпадения лишайников (рисунок). Мортмасса значимо увеличилась в вариантах NP и N в 1,5 и 1,3 раза соответственно. При известковании возросла масса сосудистых растений и уменьшилась масса лишайников, в то время как полив не вызвал значимых изменений в структуре фитомассы.

Если рассматривать изменения надземной биомассы только сосудистых растений, можно отметить следующие закономерности. В варианте с поливом биомасса практически не изменилась, в вариантах Ca, P и N она значимо возросла (примерно на 35% по сравнению с контролем). Наибольшее увеличение отмечено в варианте NP (превосходит контроль примерно вдвое, табл. 1). В первые годы эксперимента лишь в вариантах N и NP биомасса была значимо выше контрольной (примерно в 1,7 и 2,6 раз соответственно,



Структура фитомассы альпийской лишайниковой пустоши при внесении дополнительных элементов минерального питания: 1 – сосудистые растения, 2 – лишайники, 3 – мортмасса. Значимые отличия массы отдельных компонентов помечены неперекрывающимися латинскими буквами. Варианты эксперимента: контроль, H₂O – полив, Ca – известкование, P – внесение фосфора, N – внесение азота, NP – совместное внесение азота и фосфора

Т а б л и ц а 1

**Биомасса отдельных групп растений в различных вариантах эксперимента
(среднее и его ошибка, г/м²; n = 16)**

Группа растений	Тест	Вариант эксперимента					
		Контроль	H ₂ O	Ca	P	N	NP
Кустарнички	I	53±7 ^{ab}	71±13 ^{ab}	89±19 ^b	141±14 ^c	50±9 ^a	80±18 ^{ab}
Злаки	II	30±4 ^{ac}	28±3 ^c	39±5 ^a	43±6 ^a	18±3 ^c	83±10 ^b
Осоки	II	13±2 ^a	15±4 ^a	19±3 ^a	10±2 ^a	72±12 ^b	78±15 ^b
Бобовые	II	18±5 ^a	14±6 ^a	30±8 ^a	6±2 ^a	54±18 ^a	13±7 ^a
Разнотравье	I _(ln)	79±7 ^a	66±7 ^a	81±8 ^a	75±6 ^a	56±12 ^b	117±24 ^a
Сосудистые растения в целом	I _(ln)	193±10 ^b	194±13 ^b	257±22 ^a	274±16 ^a	249±22 ^{ab}	371±36 ^c

П р и м е ч а н и я. Величины, значительно различающиеся между вариантами, отмечены непересекающимися буквами (a, b, c). Варианты эксперимента: H₂O – полив, Ca – известкование, P – внесение фосфора, N – внесение азота, NP – совместное внесение азота и фосфора. Тест: I – результаты апостериорного теста наименьшего значимого среднего (Fisher LSD-test), II – результаты непараметрического апостериорного теста Тьюки–Крамера–Неменьи (Tukey–Kramer–Nemenyi test), ln – данные были трансформированы по основанию натурального логарифма.

Soudzilovskaia et al., 2005). Таким образом, контрастность реакции этого показателя на внесение ЭМП на 10-й год эксперимента несколько снизилась, что связано, в первую очередь, с увеличением надземной биомассы сосудистых растений на контрольных площадках.

В результате внесения ЭМП произошли значительные изменения в участии отдельных групп сосудистых растений (табл. 1). В варианте NP отмечено относительно равномерное увеличение массы всех групп сосудистых растений, только бобовые снизили свое участие с 9,5 до 3,6%. Масса злаков и осок увеличилась в этом варианте соответственно в 2,8 и 6 раз по сравнению с контролем.

В варианте N вдвое уменьшилась доля злаков (с 15,3 до 7,1%) и разнотравья (с 41 до 22%), но более чем в пять раз увеличилось участие осок (с 6,7 до 29%), а бобовые увеличили участие в три раза (с 9,5 до 21,7%), хотя из-за неравномерного распределения их побегов по площадкам это различие было статистически незначимым. В варианте P участие в биомассе разнотравья снизилось с 41 до 27%, осок – с 6,7 до 3,5%, а бобовых – с 9,5 до 2,2%, однако по абсолютной массе различия между контролем и этими вариантами было незначимым, при этом значимо возросло (с 27,5 до 51,4%) участие в биомассе кустарничков. Полив и известкование не вызвали значимых изменений в надземной биомассе основных групп сосудистых растений.

Положительная реакция отдельных видов растений на внесение ЭМП может быть обусловлена

как ростом численности побегов (Судзиловская, Онопченко, 2003), так и возрастанием средней массы побега (табл. 2). Значимое увеличение массы побегов, совпадающее с изменением общей биомассы, отмечено в варианте N у *Carex* spp. и *Trifolium polyphyllum*, в варианте P – у *Campanula collina* и *Vaccinium vitis-idaea*, в варианте NP – у *Pedicularis comosa*. Для других видов изменение биомассы в большей степени объясняется изменением численности побегов.

Festuca ovina реагировала на совместное внесение N и P увеличением массы в 3,5 раза, на внесение P – увеличением в 1,9 раза, в то время как при внесении азота ее биомасса снизилась более чем в два раза. Масса осок *Carex* spp. увеличилась в варианте с внесением азота более чем в 5 раз (с 12,9 до 70,6 г/м²), что превысило этот показатель на площадках варианта NP. При внесении фосфора масса осок незначимо уменьшилась.

При увеличении доступности N существенное увеличение надземной биомассы по сравнению с контролем отмечено у *Trifolium polyphyllum* (контроль – 8,4 г/м², N – 50,5 г/м²), однако оно оказалось незначимым в связи с неравномерностью распределения побегов этого вида по площадкам. У некоторых видов отмечено значимое снижение биомассы в этом варианте: *Antennaria dioica* (контроль – 15,4 г/м², N – 0,4 г/м²), *Ranunculus oreophilus* (контроль – 4,5 г/м², N – 0,7 г/м²).

В варианте P значимое увеличение биомассы по сравнению с контролем показали *Campanula collina* (контроль – 0,9 г/м², P – 4,3 г/м²), *Euphrasia*

Т а б л и ц а 2

Средняя масса часто встречающихся видов

Вид	Вариант опыта	Биомасса, г/м ² (n = 16), среднее значение±ошибка		Масса побега, мг (2008 г.)	
		2003 г.	2008 г.	среднее значение±ошибка	K
<i>Alchemilla caucasica</i>	контроль	8±3	10,5±3,6	177±20	8
	H ₂ O	0,8±0,4	3,2±1,8	110±19	4
	Ca	5±2	5,8±2,5	131±19	5
	P	2,7±1,2	1,6±1,2	84±49	4
	N	2,3±1,2	2,0±1,4	151±27	3
	NP	62±16	51±20	134±18	9
<i>Anemone speciosa</i>	контроль	3,7±0,7	9,7±2,3	281±58	14
	H ₂ O	2,6±0,7	10±2,9	264±38	15
	Ca	6,2±1,7	11,6±1,8	267±34	15
	P	5,4±1,4	13,1±2,6	224±32	14
	N	6,1±1,4	7,6±2,8	288±66	12
	NP	7,2±2,4	11,1±3,6	335±85	10
<i>Antennaria dioica</i>	контроль	6±2,0	15,4±4,3	59±4,6	14
	H ₂ O	8,1±1,7	13,6±2,3	48±4,8	14
	Ca	4,7±1,3	5,3±1,3	47±6,7	12
	P	13,4±5,0	22,8±5,5	45±2,2	15
	N	8,4±4,2	0,4±0,2	23±4,4	6
	NP	7,1±2,4	0,9±0,8	39±23	2
<i>Campanula collina</i>	контроль	1,5±0,9	0,9±0,5	19,7±1,2	4
	H ₂ O	0,4±0,3	0,7±0,3	32,5±5,0	5
	Ca	2,9±0,8	3,6±1,0	40,4±6,7	10
	P	3,5±1,2	4,3±0,9	45,2±10,5	12
	N	0,9±0,5	2,8±1,0	41,1±6,0	7
	NP	2,7±1,2	0,1±0,1	15,5	1
<i>Campanula tridentata</i>	контроль	7,4±1,9	4,9±1,4	73±11	14
	H ₂ O	3,9±1,6	3,5±0,7	48±10	16
	Ca	10,2±2,0	5,9±1,4	63±8	14
	P	8,7±1,5	3,3±1,2	81±9	12
	N	6,3±2,1	1,9±1,0	61±9	8
	NP	4,3±1,3	1,4±0,8	75±2	3
<i>Carex</i> spp.	контроль	14±1,6	12,9±2,2	37±4	14
	H ₂ O	12,5±2,2	14,6±3,9	36±3	14
	Ca	22,5±3,1	17,5±2,8	43±5	16
	P	7,9±1,3	9,2±1,6	28±3	16
	N	83±12	71±11	64±3	16
	NP	48±13	67±13	49±6	15

Продолжение табл. 2

Вид	Вариант опыта	Биомасса, г/м ² (n = 16), среднее значение±ошибка		Масса побега, мг (2008 г.)	
		2003 г.	2008 г.	среднее значение±ошибка	K
<i>Carum caucasicum</i>	контроль	8,2±1,3	4,2±1,3	95±14	12
	H ₂ O	6,6±1,1	6,1±1,6	118±34	13
	Ca	8,1±1,7	7,4±2,2	136±21	11
	P	3,8±0,8	0,5±0,2	59±12	8
	N	7,7±2,3	3,2±1,0	112±19	12
	NP	22,2±5,7	2,7±1,5	160±30	6
<i>Euphrasia ossica</i>	контроль	0,2±0,1	2,0±0,5	2,8 ±0 0,4	16
	H ₂ O	2±0,4	1,3±0,3	1,9±0,5	16
	Ca	0,4±0,2	3,0±0,8	2,6±0,3	15
	P	0,2±0,1	6,8±1,0	2,1±0,1	16
	N	0,1±0,1	1,8±0,4	3,1±0,7	11
	NP	0,9±0,4	2,2±0,7	14,7±5,0	10
<i>Festuca ovina</i>	контроль	20,3±2,5	22±2,8	11±0,7	16
	H ₂ O	21,9±2,2	20,3±1,8	10,0±0,4	16
	Ca	29,2±2,6	26,7±3,1	11±0,6	16
	P	47±4,7	41,2±5,7	10±0,5	16
	N	15±2,0	9,3±1,5	12,3±1,5	16
	NP	76±10	78±10	12,0±0,7	16
<i>Helictotrichon versicolor</i>	контроль	5,9±1,2	7,5±1,5	33,1±2,0	15
	H ₂ O	3,6±0,6	7,8±1,5	31,8±5,7	14
	Ca	6,6±1,5	12,4±3,0	27,6 ±2,3	15
	P	4,3±2,0	1,7±0,4	28,5 ±3,4	14
	N	8±2,5	8,2±2,5	27,0±3,8	10
	NP	8,2±2,7	5,1±2,4	35,7±3,1	7
<i>Pedicularis comosa</i>	контроль	0,3±0,2	2,2±1,2	129±10	7
	H ₂ O	0,9±0,4	2,2±1,0	82±16	8
	Ca	1,4±0,4	1,8±0,7	114±21	7
	P	0,2±0,1	0,8±0,3	84±26	7
	N	3,2±1,2	2,6±1,5	159±37	6
	NP	9,1±3,4	6,7±2,5	244 ±50	9
<i>Ranunculus oreophilus</i>	контроль	1,1±0,4	4,5±1,1	98±13	14
	H ₂ O	1,4±0,4	5,7±1,4	104±13	13
	Ca	1,7±0,6	5,8±1,5	110±20	11
	P	2,2±0,6	7,4±1,9	121±23	14
	N	1,4±0,3	0,7±0,4	83±51	5
	NP	3,6±2,0	5,9±2,2	160±31	10

Окончание табл. 2

Вид	Вариант опыта	Биомасса, г/м ² (n = 16), среднее значение±ошибка		Масса побега, мг (2008 г.)	
		2003 г.	2008 г.	среднее значение±ошибка	K
<i>Trifolium polyphyllum</i>	контроль	9,4±2,7	8,4±2,5	54±3	8
	H ₂ O	6,2±4,0	5,0±1,8	55±4	7
	Ca	9,1±3,8	19,1±5,2	59±6	10
	P	16,2±3,6	3,5±1,2	39±4	8
	N	27,7±9,8	51±17	72±5	8
	NP	9,2±4,5	12,4±6,7	62±11	6
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	контроль	22±4,7	53±7	21,5±1,0	16
	H ₂ O	29±5,7	71±13	23,8±0,8	15
	Ca	30±7,5	89±19	23,0±0,7	16
	P	11±2,7	141±14	27,6±0,8	16
	N	22±4,6	50±10	27,5±2,1	15
	NP	24±5,0	80±18	20,3±1,2	16

Примечания. Жирным шрифтом выделены значения биомассы для вариантов, где среднее значение биомассы значимо ($p < 0,05$) отличалось от контроля по результатам LSD-теста (для *Vaccinium vitis-idaea*) или критерия Тьюки–Крамера–Неменьи (для всех остальных видов). Пограничные случаи тенденции изменений, выявленные на уровне значимости $0,05 < \alpha < 0,1$, выделены курсивом. Значимые отличия массы побега от контроля ($\alpha < 0,05$) выделены жирным шрифтом. K – число наблюдений (площадок), во время которых оценивали массу побега. Данные за 2003 г. приведены по работе Н.А. Судзиловской и др. (2006).

ossica (контроль – 2,0 г/м², P – 6,8 г/м²) и *Vaccinium vitis-idaea* (контроль – 53 г/м², P – 141 г/м²), уменьшение биомассы (незначимое) отмечено у *Helictotrichon versicolor* (контроль – 7,5 г/м², P – 1,7 г/м²) и *Carum caucasicum* (контроль – 4,2 г/м², P – 0,5 г/м²).

В варианте NP существенно (хотя и статистически незначимо) увеличилась биомасса *Alchemilla caucasica* (контроль – 10,5 г/м², P – 51 г/м²), а уменьшилась биомасса *Antennaria dioica* (контроль – 15,4 г/м², NP – 0,9 г/м²) и *Campanula tridentata* (контроль – 4,9 г/м², NP – 1,4 г/м²).

В варианте с известкованием *Antennaria dioica* незначимо снизила биомассу (5,3 г/м²) по сравнению с контролем (15,4 г/м²).

Обсуждение

Первые результаты рассматриваемого эксперимента после 4–5-летнего внесения ЭМП были проанализированы в работе Н.А. Судзиловской и др. (2006). Наши данные за десятилетний период подтвердили основные тенденции, выявленные ранее, и позволили увидеть ряд новых закономерностей. Так, в первые годы внесения ЭМП надземная фитомасса не различалась по вариантам эксперимента, но через 10 лет она была значимо выше в варианте NP по сравнению с остальными.

Такое увеличение произошло на фоне полного выпадения кустистых лишайников (в контроле лишайники продолжали составлять значительную долю надземной фитомассы) за счет увеличения как биомассы, так и мортмассы сосудистых растений. Необходимо отметить, что надземная биомасса на контрольных площадках значимо возросла с 2003 по 2008 г. (в среднем с 125 до 193 г/м², $p < 0,01$), прежде всего за счет увеличения участия *Vaccinium vitis-idaea* (табл. 2). Кроме того, по сравнению с 2003 г. в контроле *Anemone speciosa* увеличила биомассу в 2,6 раза, *Euphrasia ossica* – в 10 раз, *Ranunculus oreophilus* – в 4 раза, а *Carum caucasicum* уменьшил участие почти в 2 раза. Таким образом, вызванные внесением ЭМП изменения структуры сообществ необходимо рассматривать на фоне сукцессионных изменений, происходящих в изучаемых сообществах (Elumeeva et al., 2013). Также следует учитывать неравномерное распределение биомассы по площадкам у растений с клональным ростом (*Antennaria dioica*, *Trifolium polyphyllum* и др.).

В первые годы наблюдений (Судзиловская и др., 2006) злаки также значимо увеличили массу в варианте NP, отмечалась тенденция к увеличению их роли в варианте P, сохранившаяся и через 10 лет после внесения ЭМП. Нами показано значимое (в

1,7 раза) снижение биомассы злаков при внесении только азота, не отмеченное в первые годы эксперимента. Снижение участия этой группы обусловлено падением биомассы одного из доминантов *Festuca ovina* на фоне почти не изменяющегося участия другого злака *Helictotrichon versicolor*. Эта закономерность особенно интересна тем, что во многих случаях в тундровых и высокогорных сообществах участие злаков возрастает при внесении только азотных удобрений (Gough et al., 2002; Fremstad et al., 2005; Calvo et al., 2005; Onipchenko et al., 2012).

Осоки значительно увеличили свое участие в вариантах с внесением азота (NP и N). В первые годы аналогичное увеличение отмечено только в варианте N (Onipchenko et al., 2012), а в варианте NP прослеживалось как тенденция. Эти данные подтверждают результаты многих исследований (Haag, 1974; Fremstad et al., 2005; Sebastia, 2007; Bassin et al., 2007, 2012; Blanke et al., 2012), показавших положительный отклик осоковых на внесение именно азотных удобрений. Эта реакция может быть обусловлена относительно меньшей потребностью осоковых в фосфоре в связи с его эффективной реутилизацией из отмирающих листьев (Gusewell, 2004).

В большинстве экспериментов на лугах бобовые растения снижают свое участие при внесении азотных удобрений и повышают при внесении фосфорных. Это связано с потерей на богатых азотом почвах конкурентного преимущества, обусловленного симбиотической азотфиксацией, и усилением его при относительно недостатке азота (Работнов, 1973; Bowman et al., 1993; Theodose, Bowman, 1997; Welker et al., 2001). В нашем случае мы имеем противоположные результаты: бобовые существенно (втрое), хотя статистически незначимо, увеличили свое участие в варианте N по сравнению с контролем и так же снизили его в варианте P. Эта специфическая реакция связана с биологическими особенностями *Trifolium polyphyllum*, составляющего обычно более 50% биомассы всех бобовых. Растения этого вида практически не имеют нормальных клубеньков и не фиксируют азот в наших условиях (Макаров и др., 2011; Onipchenko, 1994b). Отзывчивость *Trifolium polyphyllum* может быть связана с исходно невысокой концентрацией азота в листьях ($3,0 \pm 0,1\%$ сухой массы) и их значительной ассимиляционной способностью в связи с высокой удельной листовой поверхностью ($192 \text{ см}^2/\text{г}$) (Шидаков, Онипченко, 2007).

Кустарнички на изучаемых участках были представлены единственным видом – брусникой (*Vaccinium vitis-idaea*). Растения этого вида увеличили свою биомассу во всех вариантах эксперимента в 2008 г. более чем вдвое по сравнению с 2002–2003 гг. Особенно сильное увеличение (почти в 13 раз!) отмечено в варианте с внесением фосфора. Здесь биомасса брусники значительно отличалась и от контроля 2008 г. Масса отдельного побега также значительно превышала таковую в контроле (табл. 2). Таким образом, наши данные не подтверждают мнение R. Gerdol (2004) о том, что *Vaccinium vitis-idaea* преимущественно лимитирована азотом, а не фосфором. По данным M. Jonsson и D.A. Wardle (2008), этот вид имел более низкие концентрации как азота, так и фосфора в опадающих листьях по сравнению с другими арктическими кустарничками ($0,53 \pm 0,2\%$ и $0,049 \pm 0,002\%$ соответственно). В работе M.S. Haugwitz и A. Michelsen (2011) показано увеличение участия брусники при внесении беномила, подавляющего развитие микоризных грибов, играющих важную роль в обеспечении фосфором многих видов растений. Этот факт хорошо согласуется с нашими данными об увеличении участия брусники в варианте P. С другой стороны, при долговременном (8 лет) внесении фосфорных удобрений в арктической тундре Аляски участие *Vaccinium vitis-idaea* значимо не изменилось, но ее ранг повысился с 3 (контроль) до 2 в варианте P (Gough et al., 2002). Таким образом, участие брусники, по крайней мере, в некоторых случаях может быть лимитировано доступностью почвенного фосфора.

Полупаразитные растения положительно реагировали на обогащение почвы ЭМП: *Pedicularis comosa* увеличил биомассу в варианте NP (примерно втрое по сравнению с контролем, хотя и незначимо статистически), для *Euphrasia ossica* аналогичное увеличение отмечено в варианте P. Видимо, увеличение участия полупаразитов при увеличении поступления почвенных ресурсов связано как со способностью самостоятельно поглощать их из почвы, так и с увеличением поглощения ресурсов растениями-хозяевами. Одни из предпочитаемых хозяев для *Euphrasia* – злаки, особенно *Festuca ovina* (Seel, Press 1994), участие которых возрастает именно в варианте P.

Реакция других видов разнотравья на внесение ЭМП была разнообразной. При увеличении общей надземной продукции в варианте NP преимущественно за счет осок и злаков растения с приземным расположением листьев существен-

но снизили свое участие. Такое снижение отмечено для *Antennaria dioica* (более чем в 16 раз) и у *Campanula tridentata* (в 3 раза по сравнению с контролем). С другой стороны, в этом же варианте *Alchemilla caucasica* увеличила надземную биомассу примерно в 5 раз. На лугах с доминированием этого вида в альпийском поясе Армении также было показано увеличение его надземной биомассы при внесении азотно-фосфорных удобрений (Шур, 1953).

Среди экспериментальных воздействий на почвенные ресурсы относительно редко применяют полив и снижение гидролитической кислотности при известковании, поэтому рассмотрим изменение фитоценоза в ответ на эти воздействия несколько подробнее.

Дополнительный полив при выпадении осадков менее 3 мм/день не вызвал значимых изменений в структуре фитомассы по сравнению с контролем. Ни один из изученных видов существенно не изменил свою биомассу в этом варианте. В первые годы эксперимента было отмечено десятикратное увеличение участия однолетнего полупаразита *Euphrasia ossica* (Судзиловская и др., 2006), которое, однако, не сохранилось в дальнейшем. Это может быть связано с отсутствием засух в последние годы наблюдений. Полив не влиял на биомассу растений в аркто-альпийских сообществах Канады (Mitchell et al., 2009) и на альпийских лугах в Колорадо (Welker et al., 2001), но изменял участие кустарничков в средиземноморском климате в Апеннинах (Италия, Vrancaleoni et al., 2007).

Почвы альпийских лишайниковых пустошей имеют слабокислую реакцию: по данным Л.А. Гришиной и др. (1993), для дернового горизонта $pH_{\text{водн}}$ и $pH_{\text{сол}}$ составляют 5,6 и 4,0 соответственно. Внесение извести, проведенное нами в целях снижения гидролитической кислотности, не вызвало значимого изменения участия отдельных групп растений, но увеличило общую надземную

Сбор и обработка полевого материала осуществлены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 14-04-00214), оформление результатов и написание текста – при поддержке Российского научного фонда (проект 14-50-00029).

массу сосудистых растений. Возможно, это связано с усилением процессов минерализации органических веществ в почве, стимулированным повышением ее pH. Тенденция к увеличению биомассы в этом варианте отмечена у *Vaccinium vitis-idaea*. Этот вид тяготеет к сильнокислым почвам (Landolt et al., 2010), поэтому реакция растений многих видов на изменение экологических условий в долговременном эксперименте вряд ли может быть предсказана лишь на основании данных о предпочтительных местообитаниях в природе.

Заключение

Общий запас надземной фитомассы через 10 лет внесения ЭМП и полива значимо увеличился только в варианте с совместным внесением азота и фосфора. Доля сосудистых растений увеличилась в 2 раза в варианте NP и в 1,4 раза при внесении фосфора. Лишайники практически исчезли в вариантах N и NP. Мертвая масса значимо увеличилась в вариантах NP и N в 1,5 и 1,3 раза. Изменение структуры фитоценоза альпийской пустоши происходило при участии имевшихся до эксперимента видов сосудистых растений за счет изменения роли отдельных компонентов сообщества; внедрения новых видов не отмечено.

В варианте NP произошло относительно равномерное увеличение массы всех групп сосудистых растений. Масса злаков увеличилась в этом варианте в 2,8 раза (в основном, за счет *Festuca ovina*), а осок в 6 раз по сравнению с контролем. В варианте N вдвое уменьшилась доля злаков и разнотравья, но более чем в пять раз возросла роль осок. В варианте P в несколько раз увеличилось участие *Vaccinium vitis-idaea*. Полив и известкование не вызвали значимых изменений в надземной биомассе основных групп сосудистых растений.

Авторы приносят благодарность всем участникам Тебердинской экспедиции, принимавшим участие в сборе полевого материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Ахметжанова А.А., Онипченко В.Г. Реакция растений альпийского гераниево-копеечникового луга на увеличение доступности почвенных ресурсов: оценка изменения биомассы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 1. С. 52–59 [Akhmetzhanova A.A., Onipchenko V.G. Reaktsiya rastenii al'piiskogo geranievo-kopechnikovogo luga na uvelichenie dostupnosti pochvennykh resursov: otsenka izmeneniya biomassy // Byul. MOIP. Otd. biol. 2005. T. 110. Vyp. 1. S. 52–59].
- Гришина Л.А., Онипченко В.Г., Макаров М.И. и др. Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. М., 1986. 88 с. [Grishina L.A., Onipchenko V.G., Makarov M.I. i dr. Sostav i struktura biogeotsenozov al'piiskikh pustoshei. M., 1986. 88 s.].
- Гришина Л.А., Онипченко В.Г., Макаров М.И., Ванясин

- В.А. Изменения свойств горно-луговых альпийских почв Северо-Западного Кавказа в различных экологических условиях // Почвоведение. 1993. № 4. С. 5–13 [Grishina L.A., Onipchenko V.G., Makarov M.I., Vanyasin V.A. Izmeneniya svoistv gorno-lugovykh al'piiskikh pochv severo-zapadnogo Kavkaza v razlichnykh ekologicheskikh usloviyakh // Pochvovedenie. 1993. № 4. S. 5–13].
- Макаров М.И., Малышева Т.И., Ермак А.А., Онипченко В.Г., Меньяло О.В., Степанов А.Л. Симбиотическая азотфиксация в сообществе альпийской лишайниковой пустоши Северо-Западного Кавказа (Тебердинский заповедник) // Почвоведение. 2011. № 12. С. 1504–1512 [Makarov M.I., Malysheva T.I., Ermak A.A., Onipchenko V.G., Menyailo O.V., Stepanov A.L. Simbioticheskaya azotfiksatsiya v soobshchestve al'piiskoi lishainikovoï pustoshi Severo-Zapadnogo Kavkaza (Teberdinskii zapovednik) // Pochvovedenie. 2011. № 12. S. 1504–1512].
- Онипченко В.Г. Структура, фитомасса и продуктивность альпийских лишайниковых пустошей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 1. С. 59–66 [Onipchenko V.G. Struktura, fitomassa i produktivnost' al'piiskikh lishainikovykh pustoshei // Byul. MOIP. Otd. biol. 1985. T. 90. Vyp. 1. S. 59–66].
- Онипченко В.Г. Фитомасса альпийских сообществ Северо-Западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 6. С. 52–62 [Onipchenko V.G. Fitomassa al'piiskikh soobshchestv severo-zapadnogo Kavkaza // Byul. MOIP. Otd. biol. 1990. T. 95. Vyp. 6. S. 52–62].
- Онипченко В.Г., Зернов А.С., Воробьева Ф.М. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (Флора и фауна заповедников, вып. 99А). М., 2011. 144 с. [Onipchenko V.G., Zernov A.S., Vorob'eva F.M. Sosudistye rasteniya Teberdinskogo zapovednika (Flora i fauna zapovednikov, vyp. 99A). M., 2011. 144 s.].
- Работнов Т.А. Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. М., 1973. 178 с. [Rabotnov T.A. Vliyanie mineral'nykh udobrenii na lugovye rasteniya i lugovye fitotsenozy. M., 1973. 178 s.].
- Судзиловская Н.А., Онипченко В.Г. Влияние увеличения доступности почвенных ресурсов на численность побегов растений альпийских пустошей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 5. С. 54–58 [Sudzilovskaya N.A., Onipchenko V.G. Vliyanie uvelicheniya dostupnosti pochvennykh resursov na chislennost' pobegov rastenii al'piiskikh pustoshei // Byul. MOIP. Otd. biol. 2003. T. 108. Vyp. 5. S. 54–58].
- Судзиловская Н.А., Вагин И.А., Онипченко В.Г. Экспериментальное изучение изменения продукции альпийской лишайниковой пустоши при увеличении доступности почвенных ресурсов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111. Вып. 6. С. 41–51 [Sudzilovskaya N.A., Vagin I.A., Onipchenko V.G. Eksperimental'noe izuchenie izmeneniya produktcii al'piiskoi lishainikovoï pustoshi pri uvelichenii dostupnosti pochvennykh resursov // Byul. MOIP. Otd. biol. 2006. T. 111. Vyp. 6. S. 41–51].
- Шудаков 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 [Shidakov I.I., Onipchenko V.G. Sravnenie parametrov listovogo apparata rastenii al'piiskogo poiasa Teberdinskogo zapovednika // Byul. MOIP. Otd. biol. 2007. T. 112. Vyp. 4. S. 42–50].
- Шифферс Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. М.; Л., 1953. 400 с. [Shiffers E.V. Rastitel'nost' Severnogo Kavkaza i ego prirodnye kormovye ugod'ya. M.; L., 1953. 400 s.].
- Шифферс Е.В. О некоторых разногласиях в типологических схемах и трактовке поясов растительности высокогорий Кавказа // Проблемы ботаники. М.; Л., 1960. Т. 5. С. 127–134 [Shiffers E.V. O nekotorykh raznoglasiyakh v tipologicheskikh skhemakh i traktovke poiasov rastitel'nosti vysokogorii Kavkaza // Problemy botaniki. M.; L., 1960. T. 5. S. 127–134].
- Шур Э.Ф. Динамика накопления травяной массы на альпийском лугу с манжеткой кавказской (*Alchemilla caucasica* Bus.) // Изв. АН АрмССР. Биол. и сельскохозяйственные науки. 1953. Т. 6. № 11. С. 85–90 [Shur E.F. Dinamika nakopleniya travyanoi massy na al'piiskom lugu s manzhetkoi kavkazskoi (*Alchemilla caucasica* Bus.) // Izv. AN ArmSSR. Biol. i sel'skokhozyaistvennye nauki. 1953. T. 6. № 11. S. 85–90].
- Bassin S., Volk M., Suter M., Buchmann N., Fuhrer J. Nitrogen deposition but not ozone affects productivity and community composition of subalpine grassland after 3 yr of treatment // *New Phytologist*. 2007. Vol. 175. N 3. P. 523–534.
- Bassin S., Schallajda J., Vogel A., Suter M. Different types of subalpine grassland respond similarly to elevated deposition in terms of productivity and sedge abundance // *Journal of Vegetation Science*. 2012. Vol. 23. N 6. P. 1024–1034.
- Blanke V., Bassin S., Volk M., Fuhrer J. Nitrogen deposition effects on subalpine grassland: the role of nutrient limitation and changes in mycorrhizal abundance // *Acta Oecologica*. 2012. Vol. 45. P. 57–65.
- Bowman W.D., Theodose T.A., Schardt J.C., Conant R.T. Constraints of nutrient availability on primary production in two alpine tundra communities // *Ecology*. 1993. Vol. 74. N 7. P. 2085–2097.
- Bowman W.D., Theodose T.A., Fisk M.S. Physiological and production responses of plant growth forms to increases in limiting resources in alpine tundra: implications for differential community responses to environmental change // *Oecologia*. 1995. Vol. 101. N 2. P. 217–227.
- Brancaleoni L., Gualmini M., Tomaselli M., Gerdol R. Responses of subalpine dwarf-shrub heath to irrigation and fertilization // *Journal of Vegetation Science*. 2007. Vol. 18. N 3. P. 337–344.
- Bret-Harte M.S., Garcia E.A., Saetre V.M., Whorley J.R., Wagner J.L., Lippert S.C., Chapin F.S. III Plant and soil responses to neighbour removal and fertilization in Alaskan tussock tundra. *Journal of Ecology*. 2004. Vol. 92. N 4. P. 635–647.
- Brooks P.D., Schmidt S.K., Williams M.W. Winter production of CO₂ and N₂O from alpine tundra: environmental controls and relationship to inter-system C and N fluxes // *Oecologia*. 1997. Vol. 110. N 3. P. 403–413.
- Calvo L., Alonso I., Fernandez A.J., De Luis E. Short-term study of effects of fertilisation and cutting

- treatments on the vegetation dynamics of mountain heathlands in Spain // *Plant Ecology*. 2005. Vol. 179. N 1. P. 181–191.
- Dähler W. Long term influence of fertilization in a Nardetum. Results from the test plots of Dr. W.Ludi on the Schynige Platte // *Vegetatio*. 1992. Vol. 103. N 2. P. 92–25.
- Graaf de M.C.C., Bobbink R., Roelofs J.G.M., Verbeek P.J.M. Differential effects of ammonium and nitrate on three heathland species // *Plant Ecology*. 1998. Vol. 135. N 2. P. 185–196.
- Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Egorov A.V., Khubiev A.B., Tekeev D.K., Soudzilovskaia N.A., Cornelissen J.H.C. Long-term vegetation dynamic in the North-western Caucasus: which communities are more affected by upward shifts of plant species? // *Alpine Botany*. 2013. Vol. 123. N 2. P. 77–85.
- Fremstad E., Paal J., Mols T. Impacts of increased nitrogen supply on Norwegian lichen-rich alpine communities: a 10-year experiment // *Journal of Ecology*. 2005. Vol. 93. N 3. P. 471–481.
- Gerdol R., Brancaloni L., Menghini M., Marchesini R. Response of dwarf shrubs to neighbour removal and nutrient addition and their influence on community structure in a subalpine heath // *Journal of Ecology*. 2000. Vol. 88. N 2. P. 256–266.
- Gerdol R., Anfodillo T., Gualmini M., Cannone N., Bragazza L., Brancaloni L. Biomass distribution of two subalpine dwarf-shrubs in relation to soil moisture and nutrient content // *Journal of Vegetation Science*. 2004. Vol. 15. N 4. P. 457–464.
- Gough L., Hobbie S.E. Responses of moist non-acidic arctic tundra to altered environment: productivity, biomass, and species richness // *Oikos*. 2003. Vol. 103. N 1. P. 204–216.
- Gough L., Wookey P.A., Shaver G.R. Dry heath arctic tundra responses to long-term nutrient and light manipulation // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2002. Vol. 34. N 2. P. 211–218.
- Graglia E., Jonasson S., Michelsen A., Schmidt I.K., Havstrom M., Gustavsson L. Effects of environmental perturbations on abundance of subarctic plants after three, seven and ten years of treatments // *Ecography*. 2001. Vol. 24. N 1. P. 5–12.
- Gusewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance // *New Phytologist*. 2004. Vol. 164. N 2. P. 243–266.
- Haag R.W. Nutrient limitations to plant production in two tundra communities // *Canadian Journal of Botany*. 1974. Vol. 52. N 1. P. 103–116.
- Haugwitz M.S., Michelsen A. Long-term addition of fertilizer, labile carbon, and fungicide alters the biomass of plant functional groups in a subarctic-alpine community // *Plant Ecology*. 2011. Vol. 212. N 4. P. 715–726.
- Hobbie S.E., Gough L. Litter decomposition in moist acidic and non-acidic tundra with different glacial histories // *Oecologia*. 2004. Vol. 140. N 1. P. 113–124.
- Jonasson S. Plant responses to fertilization and species removal in tundra related to community structure and clonality // *Oikos*. 1992. Vol. 63. N 3. P. 420–429.
- Jonsson M., Wardle D.A. Context dependency of litter-mixing effects on decomposition and nutrient release across a long-term chronosequence // *Oikos*. 2008. Vol. 117. N 11. P. 1674–1682.
- Klanderud K. Species-specific responses of an alpine plant community under simulated environmental change // *Journal of Vegetation Science*. 2008. Vol. 19. N 3. P. 363–372.
- Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin, 2003. 349 p.
- Lambers H., Raven J.A., Shaver G.R., Smith S.E. Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age // *Trends in Ecology and Evolution*. 2008. Vol. 23. N 2. P. 95–103.
- Landolt E. et al. Flora indicativa. Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. Bern, 2010. 378 S.
- LeBauer D.S., Treseder K.K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed // *Ecology*. 2008. Vol. 89. N 2. P. 371–379.
- Mitchell M.G.E., Cahill J.F.Jr., Hik D.S. Plant interactions are unimportant in a subarctic-alpine plant community // *Ecology*. 2009. Vol. 90. N 9. P. 2360–2367.
- Onipchenko V.G. The structure and dynamics of alpine plant communities in the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus // *Oecologia Montana*. 1994a. Vol. 3. N 1. P. 40–50.
- Onipchenko V.G. The spatial structure of the alpine lichen heaths (ALH): hypothesis and experiments. Veröff Geobot Inst ETH, Stift Rübel, Zürich, 1994b. H. 115. P. 100–111.
- Onipchenko V.G., Makarov M.I., Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Aibazova F.U., Elkanova M.K., Stogova A.V., Cornelissen J.H.C. Alpine plant functional group responses to fertilizer addition depend on abiotic regime and community composition // *Plant and Soil*. 2012. Vol. 357. N 1–2. P. 103–115.
- Pohler T. The Pairwise Multiple Comparison of Mean Ranks Package (PMCMR). R package, 2014.
- Press M.C., Potter J.A., Burke M.J.W., Callaghan T.V., Lee J.A. Responses of a subarctic dwarf shrub heath community to simulated environmental change // *Journal of Ecology*. 1998. Vol. 86. N 2. P. 315–327.
- R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Raaimakers D., Lambers H. Response to phosphorus supply of tropical tree seedlings: a comparison between a pioneer species *Tapirira obtusa* and a climax species *Lecythis corugate* // *New Phytologist*. 1996. Vol. 132. N 1. P. 97–102.
- Sebastian M.-T. Plant guilds drive biomass response to global warming and water availability in subalpine grassland // *Journal of Applied Ecology*. 2007. Vol. 44. N 1. P. 158–167.
- Seel W.E., Press M.C. Influence of the host on three subarctic annual facultative root hemiparasites. II. Gas exchange characteristics and resource use efficiency // *New Phytologist*. 1994. Vol. 127. N 1. P. 37–44.
- Shaver G.R., Bret-Harte M.S., Jones M.H., Johnstone J., Gough L., Laundre J., Chapin F.S. III Species composition interacts with fertilizer to control long-term change in tundra productivity // *Ecology*. 2001. Vol. 82. N 11. P. 3163–3181.
- Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Cornelissen J.H.C., Aerts R. Biomass production, N:P ratio and nutrient limitation in a Caucasian alpine tundra plant community // *Journal of Vegetation Science*. 2005. Vol. 16. N 4. P. 399–406.

- Theodose T.A., Bowman W.D.* The influence of interspecific competition on the distribution of an alpine graminoid: evidence for the importance of plant competition in an extreme environment // *Oikos*. 1997. Vol. 79. N 1. P. 101–114.
- Tilman D.* Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Monographs in population biology (vol. 26). Princeton, 1988. 362 p.
- Wijk van M.T., Clemmensen K.E., Shaver G.R., Williams M., Callaghan T.V., Chapin F.S.III, Cornelissen J.H.C., Gough L., Hobbie S.E., Jonasson S., Lee J.A., Michelsen A., Press M.C., Richardson S.J., Rueth H.* Long-term ecosystem level experiments at Toolik Lake, Alaska, and at Abisko, Northern Sweden: generalizations and differences in ecosystem and plant type responses to global change // *Global Change Biology*. 2003. Vol. 10. N 1. P. 105–123.
- Venterink H.O., Wassen M.J., Verkroost A.W.M., De Ruiter P.C.* Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands // *Ecology*. 2003. Vol. 84. N 8. P. 2191–2199.
- Welker J.M., Bowman W.D., Seastedt T.R.* Environmental change and future directions in alpine research // W.D. Bowman, T.R. Seastedt (eds.) *Structure and function of an alpine ecosystem: Niwot Ridge, Colorado*. Oxford, 2001. P. 304–322.

Поступила в редакцию / Received 26.05.2015
Принята к публикации / Accepted 23.10.2015

CHANGES OF ABOVEGROUND PHYTOMASS STRUCTURE OF ALPINE LICHEN HEATH OF THE NORTHWESTERN CAUCASUS IN RESPONSE TO LONG-TERM NUTRIENT ADDITION

M.Kh. Elkanova¹, A.A. Akhmetzhanova², T.G. Elumeeva³, V.G. Onipchenko⁴

Aboveground phytomass structure of the alpine lichen heath (Teberda reserve, the Northwestern Caucasus) was studied on the plots with the long-term (1999–2008) nutrient addition. Six treatments were established: 1) control, 2) lime addition, 3) nitrogen addition, 4) phosphorous addition, 5) both nitrogen and phosphorous addition, 6) water stress reduction under low precipitation. Phytomass was sampled in late July – August 2008. Total phytomass significantly increased after ten years of treatment only in response to both nitrogen and phosphorous addition. Share of vascular plants doubled at NP treatment and increased by 1,4 times at P treatment. Lichens almost completely disappeared at N and NP treatments. Necromass increased at N and NP treatments. Changes in alpine lichen heath community structure were caused by changes in the role of separate components of community, and were based on species initially growing on the experimental plots; no invasions of new species were observed.

Key words: alpine ecosystems, nitrogen, phosphorous, lime, water.

Acknowledgements. Fieldworks and data analysis were supported by Russian Foundation for Basic Research (grant 14-04-00214), the analysis of results and writing of the draft was supported by Russian Science Foundation (grant 14-50-00029).

¹Elkanova Madina Khuseevna, Pavlov First Saint Petersburg State Medical University (elkanova_madina@mail.ru); staff members of Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Geobotany; ²Akhmetzhanova Asem Aliyakparovna (assemok@mail.ru); ³Elumeeva Tatiana Georgievna (elumeeva@yandex.ru); ⁴Onipchenko Vladimir Gertrudovich (vonipchenko@mail.ru).