

УДК 581.524

ИЗМЕНЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПОБЕГОВ РАСТЕНИЙ АЛЬПИЙСКИХ КОВРОВ ПРИ УВЕЛИЧЕНИИ ДОСТУПНОСТИ ПОЧВЕННЫХ РЕСУРСОВ

А.В. Стогова

Одним из важнейших факторов, лимитирующих рост и развитие растений, является наличие доступных форм элементов минерального питания в почве. Мы изучали изменения флористической насыщенности, численности побегов отдельных видов и хозяйственных групп видов при дополнительном внесении N, P, NP и Ca в почву и поливе на альпийских коврах Тебердинского заповедника в течение 10 лет. Флористическая насыщенность сообщества снижалась при внесении N, NP и Ca. Наибольшее влияние на численность побегов оказало внесение азота. Пять видов увеличили численность в этом варианте эксперимента и пять уменьшили. В вариантах с внесением N и NP доля злаков сильно возросла. Доля осок уменьшилась при внесении N и возросла при внесении Ca. Доля разнотравья в последнем случае снизилась.

Ключевые слова: альпийские ковры, элементы минерального питания, численность побегов, флористическая насыщенность.

Содержание в почве доступных форм элементов минерального питания (ЭМП) – один из наиболее значимых факторов для роста и развития растений. Одним из методов изучения экологических особенностей видов растений является экспериментальное увеличение доступности ЭМП и воды, а также изменение свойств почвы. По результатам многочисленных экспериментов выявлено, что биомасса, численность побегов, флористическая насыщенность и видовой состав растительных сообществ меняются различным образом (Jeffrey, Pigott, 1973). Причем у одних и тех же видов растений ответная реакция на внесение элементов минерального питания в разных сообществах может отличаться (Gough, Hobbie, 2003).

В своем эксперименте мы взяли три основных ЭМП: N, P, Ca. Для альпийских сообществ Кавказа, как и для многих альпийских сообществ других горных систем, азот является лимитирующим фактором продукции (Jeffrey 1973; Molau, Alatalo 1998; Shaver et al. 2001, Heer, Körner 2002; Soudzilovskaia et al. 2005). Фосфор – второй по значимости (после азота) элемент минерального питания (Körner, 1999, 2003). В некоторых сообществах значительную роль играет кальций. Он снижает кислотность почв и увеличивает скорость минерализации. Таким образом, число доступных форм N и P в почве увеличивается (De Graaf et al. 1998, Hobbie, Gough 2004).

В настоящей работе в качестве объекта исследования были выбраны альпийские ковры. Альпийские ковры – это низкопродуктивные хионофитные сообщ-

ества западин и днищ цирков с обильным снегонакоплением зимой, в которых доминируют шпалерные и розеточные растения. Они произрастают на бедных и кислых почвах. Низкие температуры почвы препятствуют интенсивному поглощению ЭМП (Chapin, 1978; Karlsson, Nordell, 1996). Пониженная активность микроорганизмов отмечена для альпийских почв (Holzmann, Haselwandter, 1988). Почвы, к которым приурочены альпийские ковры, более кислые, чем почвы других альпийских сообществ (Волков, 1999). Повышенная кислотность почв тоже снижает доступность азота для сосудистых растений (Rorison, 1980).

Цель нашей работы – исследование изменения численности побегов растений альпийских ковров при долговременном внесении почвенных ресурсов (ЭМП и воды).

Перед нами стояли следующие задачи:

- 1) изучить изменение численности вегетативных и генеративных побегов отдельных видов растений альпийских ковров в ходе девятилетнего эксперимента по обогащению почвы;
- 2) выяснить, как влияют пороки кабанов на численность побегов в разных вариантах этого эксперимента.

Методика работы

Постановка эксперимента

Для изучения роли ЭМП на альпийских коврах в 1998 г. были заложены 24 площадки 1,5×1,5 м. В свя-

зи с фрагментарностью изучаемых сообществ они были сгруппированы по 6 и расположены на четырех участках. Элементы минерального питания вносили по всей площади больших квадратов (1,5×1,5 м), а учет побегов проводили на фиксированных учетных площадках, расположенных внутри квадратов, чтобы избежать краевого эффекта. Каждый квадрат 1,5×1,5 м содержал в себе четыре площадки 25×25 см, где производился подсчет вегетативных, генеративных и ювенильных побегов, и три площадки 50×50 см, где учитывали только генеративные побеги.

Таким образом, на каждый вариант приходилось по 16 экспериментальных площадок 25×25 см и по 12 экспериментальных площадок 50×50 см.

В первый год (1998) воздействия на экспериментальные площадки не проводили. С 1999 по 2007 г. экспериментально увеличивали доступность элементов минерального питания (вариант с внесением N, NP и P), снижали высокую кислотность почвы (вариант с внесением Ca) и снимали водный стресс (вариант с поливом).

Схема эксперимента была следующей:

- 1) (Control) контроль – без воздействия;
- 2) (N) увеличение доступности азота внесением мочевины (CON_2H_4) из расчета 90 (N) кг/га.
- 3) (P) увеличение доступности фосфора внесением двойного суперфосфата – $\text{CaH}(\text{P}_0_4)_2$ из расчета 60 (P_2O_3) кг/га, что составляло 2,6 г фосфора на 1 м²;
- 4) (NP) одновременное увеличение доступности азота и фосфора путем внесения тех же веществ в тех же дозах, что и в п. 2, 3;
- 5) (Ca) снижение высокой кислотности почвы внесением гашеной извести ($\text{Ca}(\text{OH})_2$) или мела (CaCO_3). Внесение кальция (известкование) производили так, чтобы полностью нейтрализовать почвенную кислотность в горизонтах Ad и A. Норму внесения рассчитывали исходя из гидролитической кислотности и запасов мелкозема (Гришина и др., 1993), она составила 99 г Ca на 1 м². При внесении Ca в виде гашеной извести ($\text{Ca}(\text{OH})_2$) норма внесения составила 183 г на 1 м², а в виде мела (CaCO_3) – 247 г на 1 м².

6) (H_2O) снятие водного стресса при недостаточном количестве осадков. Количество воды, необходимое для снятия водного стресса, рассчитывали на основании средней нормы испаряемости, которая в альпийском поясе составляет около 3 мм воды в день (Нахуцришвили и др., 1987). Полив проводили в случае, если количество выпадающих осадков было ниже нормы. На одну площадку (2,25 м²) за один раз вносили 20 л воды, что соответствует 9 мм осадков.

Сроки внесения ЭМП зависели от времени схода снега с каждого из четырех участков. Азот и фосфор вносили ежегодно, как только с площадки сошел снег. Кальций вносили в те же сроки три раза: в 1999 г. в виде гашеной извести и в 2002 и 2005 гг. в виде мела.

В 2006 и 2007 гг. постоянные площадки были повреждены разрушительной деятельности кабанов (поροι) и полевок (ходы). В результате пострадало значительное число площадок. В эти годы мы отмечали число порывтых площадок для каждого варианта на каждом участке.

Статистическая обработка данных

Для статистической обработки данных мы использовали метод линейного тренда, чтобы определить, значительно ли изменяется численность побегов каждого вида при внесении ЭМП в течение девяти лет эксперимента, и какой характер имеют эти изменения.

Для альпийских ковров в районе наших исследований характерна сильная флуктуационная и сукцессионная изменчивость (Захаров и др., 2001). Чтобы избежать влияния естественных изменений сообществ на результаты нашего эксперимента, мы оценивали относительное изменение численности побегов. Для этого число побегов варианта с внесением элементов минерального питания и снятием водного стресса делили на численность побегов данного вида на контрольной площадке.

Чтобы проанализировать, как изменилось процентное соотношение каждой хозяйственной группы за 9 лет эксперимента, все виды были разделены на 3 группы: злаки, осоки, разнотравье. Мы вычисляли общую численность побегов, затем численность побегов в каждой группе и долю каждой группы в процентах.

Чтобы выяснить, отличаются ли варианты эксперимента друг от друга после 9 лет воздействия, использовали однофакторный дисперсионный анализ (Statistica 6.0., ANOVA), сравнивали численность побегов последнего и первого года эксперимента. Мы проверяли, соответствуют ли наши данные нормальному распределению, и в случае соответствия проводили дисперсионный анализ. Если при сравнении численности побегов в разных вариантах эксперимента фактор (в данном случае внесение Ca, H_2O , N, NP или P или без воздействия) значительно влияет на численность побегов ($p < 0,05$), то мы проводили сравнение численности на контроле с численностью в каждом варианте эксперимента по очереди (LSD test).

Если у численности побегов данного вида не наблюдалось нормального распределения, то проводили сравнение численности побегов с помощью непараметрического метода (Kruskal-Wallis ANOVA). Если результаты были значимыми ($p < 0,05$), то проводили дальнейшее попарное сравнение (Mann-Whitney U Test).

Для обработки однофакторным дисперсионным анализом данных только по генеративным побегам мы брали усредненное число генеративных побегов за 2005–2007 гг., потому что в линейном тренде нами был отмечен интенсивный рост в это время. Для выявления влияния пороев кабанов на численность побегов отдельных видов мы вычислили коэффициенты корреляции Спирмена между численностью побегов на порытых площадках и степенью их порытости. Степень порытости задавалась нами в цифрах от 0 до 4 и соответствовала числу порытых площадок из 4 площадок размером $25 \times 25 \text{ см}^2$ на одном участке.

Результаты и обсуждение

Флористическая насыщенность

Флористическая насыщенность в варианте NP за период наблюдений уменьшилась в два раза. Также отмечено значимое уменьшение флористической насыщенности в варианте N (рис. 1). Наши результаты согласуются с литературными данными, снижение флористической насыщенности при внесении NP отмечается многими исследователями для разных сообществ (Gough et al., 2002; Gough, Hobbie, 2003; Mittelbach et al., 2001).

Динамика численности побегов в разных вариантах эксперимента

Изменение числа побегов на контрольных непорытых площадках отмечено у 7 из 29 видов (значимый

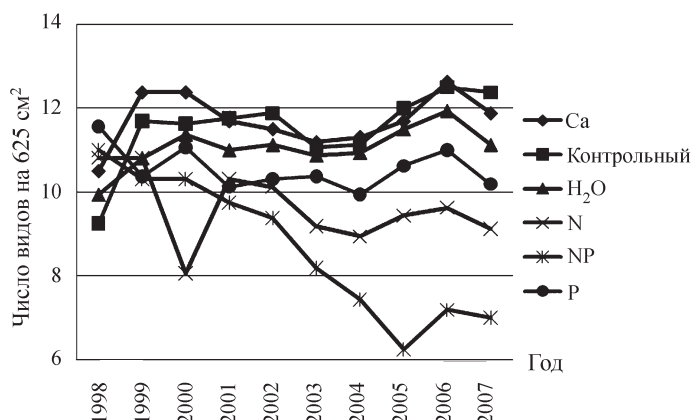


Рис. 1. Изменение флористической насыщенности в разных вариантах эксперимента

линейный тренд, $p < 0,05$). Численность *Hyalopoa pontica* и *Anthoxanthum odoratum* уменьшилась в 3 и 7 раз соответственно. Число побегов *Carex oreophila*, *Carum meifolium* и *Agrostis vinealis* увеличилось в 2, 3 и 2,5 раза соответственно. На контрольных площадках с 2000 г. появилась *Gentiana pyrenaica*, не отмеченная нами при начальном учете. У *Geranium gymnocaulon* низкая численность на площадках, но она постепенно растет. Эти закономерности не отмечены на нарушенных пороями площадках. *Pedicularis nordmanniana* и *Sibbaldia procumbens* увеличивали численность побегов, если растительный покров был нарушен кабаном.

На внесение Ca прореагировало 7 видов из 23 отмеченных (табл. 1). Численность *Carex atrata*, *Catabrosella variegata*, *Phleum alpinum* и *Pedicularis nordmanniana* выросла по сравнению с контрольным вариантом. Численность *Agrostis vinealis*, *Geranium gymnocaulon*, *Hyalopoa pontica* снизилась. Также на экспериментальных площадках этого варианта были обнаружены *Campanula tridentata* и *Briza marcowiczii*, не отмеченные при начальном учете.

Внесение кальция сильно увеличивает продуктивность альпийских ковров, за счет увеличения биомассы доминирующих видов: *Minuartia aizoides* и *Sibbaldia procumbens* (Герасимова и др., 2005). По нашим результатам можно заключить, что в большей степени это связано с увеличением массы побегов, а не их числа. По данным Н.С. Воронич (2007), реакция *Phleum alpinum*, *Agrostis vinealis* и *Hyalopoa pontica* на дополнительное внесение Ca за первые 8 лет эксперимента не выявлена.

По численности генеративных побегов в сравнении с контрольным вариантом ответная реакция растений была не столь явна. Мы обнаружили значимую реакцию только у *Catabrosella variegata*, число ее генеративных побегов, как и вегетативных, увеличилось (табл. 2).

При сравнении численности побегов хозяйственных групп мы выяснили, что участие видов разнотравья в этом варианте эксперимента значительно уменьшилось с 40 до 28%, а доля побегов осок выросла с 20 до 31% (рис. 2, а). Подобной закономерности не было обнаружено в ходе пятилетнего эксперимента (Герасимова и др., 2005), и можно заключить, что изменение соотношения численности побегов хозяйственных групп проявляется не раньше, чем через 4 года после начала эксперимента.

На дополнительный полив по сравнению с контролем значимо прореагировало 5 видов из 25 отмеченных (табл. 1). Число побегов *Pedicularis nord-*

Таблица 1

Направления изменения общей численности побегов видов растений, прореагировавших на внесение элементов минерального питания и полив (значимый линейный тренд, $p < 0,05$)

Вид	Ca	H ₂ O	N	NP	P
<i>Agrostis vinealis</i>	↓	–	–	–	–
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	–	↑	–	–	–
<i>Carex atrata</i>	↑	–	↑	–	–
<i>Carex oreophila</i>	–	–	–	–	↓
<i>Carex pyrenaica</i>	–	–	–	↓ В	–
<i>Carum meifolium</i>	–	–	–	–	–
<i>Catabrosella variegata</i>	↑	–	↑	–	–
<i>Festuca ovina</i>	–	–	–	–	↓
<i>Geranium gymnocaulon</i>	↓	↓	–	–	–
<i>Gnaphalium supinum</i>	–	–	–	↓ В	↑
<i>Hyalopoa pontica</i>	↓	↑	–	↑	↑
<i>Minuartia aizoides</i>	–	–	↑	↓ В	↑
<i>Nardus stricta</i>	–	–	↑	–	–
<i>Pedicularis nordmanniana</i>	↑	↑	↓	–	–
<i>Phleum alpinum</i>	↑	↑	–	–	↑
<i>Sibbaldia procumbens</i>	–	–	↓	↓	–
<i>Taraxacum stevenii</i>	–	–	↓	↓	–
Суммарное число прореагировавших видов	7 (4↑, 3↓)	5(4↑, 1↓)	7(4↑, 3↓)	6(5↓, 1↑)	6(4↓, 2↑)

Примечания: ↑ – увеличение численности, ↓ – снижение численности, в – выпадение вида из сообщества.

Таблица 2

Тенденция изменения численности генеративных побегов растений, прореагировавших на внесение ЭМП, в разных вариантах эксперимента (значимый линейный тренд, $p < 0,05$)

Вид	Ca	H ₂ O	N	NP	P
<i>Carex oreophila</i>	–	↓	–	–	↓
<i>Carex pyrenaica</i>	–	–	↓	–	–
<i>Catabrosella variegata</i>	↑	–	↑	↑	↑
<i>Gnaphalium supinum</i>	–	–	↓	–	–
<i>Minuartia aizoides</i>	–	↑	–	–	–
<i>Pedicularis nordmanniana</i>	–	–	↓	–	–

Примечания: ↑ – увеличение численности, ↓ – снижение численности.

nordmanniana, *Anthoxanthum odoratum*, *Hyalopoa pontica* и *Phleum alpinum* выросло. Численность *Geranium gymnocaulon* в течение эксперимента снизилась на этом варианте.

По данным Н.С. Воронич (2007), за первые 8 лет эксперимента не было выявлено реакции *Pedicularis nordmanniana*, *Anthoxanthum odoratum*, *Phleum alpinum* и *Geranium gymnocaulon* на снятие водного

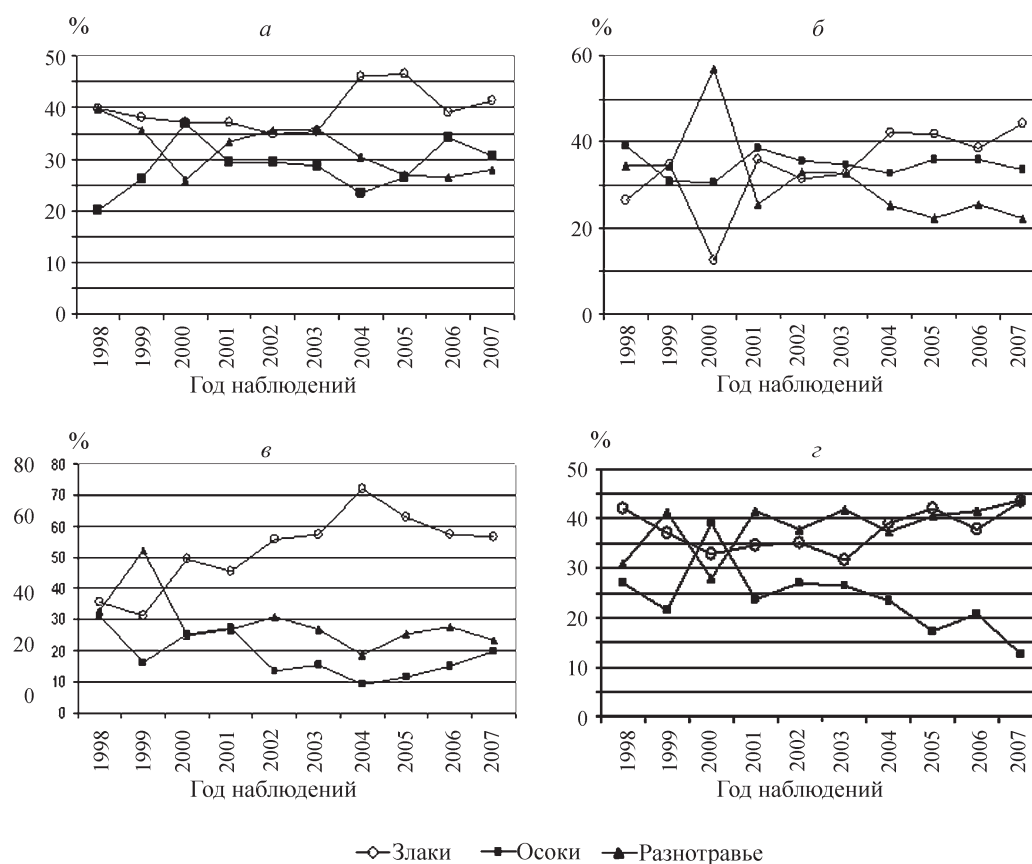


Рис. 2. Изменение соотношения участия разных хозяйственных групп (злаки, осоки, разнотравье) в разных вариантах эксперимента: а – Ca (значимый линейный тренд, $p < 0,05$); б – N (значимый линейный тренд, $p < 0,05$); в – NP (значимый линейный тренд, $p < 0,05$); г – P (значимый линейный тренд, $p < 0,05$)

стресса, но было отмечено снижение численности побегов *Festuca ovina*.

Относительная численность генеративных побегов изменилась другим образом, она выросла у *Minuartia aizoides*, и уменьшилась у *Carex oreophila* (табл. 2). В варианте с поливом значимого перераспределения доли осок, злаков и разнотравья не произошло.

На дополнительное внесение азота прореагировало 7 видов из 24 отмеченных (табл. 1). Численность побегов *Carex atrata*, *Catabrosella variegata*, *Minuartia aizoides*, *Nardus stricta* выросла. *Taraxacum stevenii* отреагировал следующим образом: в первый год после начала эксперимента численность его побегов выросла в 2 раза, но затем начала снижаться, и к 2007 г. она была меньше начальной в 1,2 раза. Численность *Pedicularis nordmanniana* и *Sibbaldia procumbens* при внесении азота уменьшилась.

Н.С. Воронич (2007) отмечает аналогичную реакцию видов растений на внесение азота уже через 8 лет эксперимента. О положительной реакции белоуса на внесение азота свидетельствуют также данные эксперимента в горных пустошах Испании (Calvo et al., 2005).

В варианте с внесением азота число генеративных побегов *Pedicularis nordmanniana*, как и вегетативных, уменьшилось. *Carex pyrenaica* тоже отреагировала снижением численности генеративных побегов. У *Gnaphalium supinum* число генеративных побегов начало уменьшаться после начала эксперимента, и в 2006 г. не было отмечено ни одной цветущей особи этого вида. У *Catabrosella variegata* число генеративных побегов, как и вегетативных, увеличилось (табл. 2).

В нашем эксперименте в варианте N увеличилась численность злаков, что вызвало перераспределение доли злаков, осок и разнотравья в этом варианте. Доля злаков увеличилась с 27 до 44%, а доля осок и разнотравья снизилась соответственно с 39 до 34% и с 34 до 22% (рис. 2, б). Увеличение доли злаков в фитоценозах при внесении N и NP отмечается многими исследователями (Bowman, 1994; Bowman et al., 1993; Gough et al., 2002; Gough, Hobbie, 2003; Bret-Harte et al., 2004)

На внесение азота и фосфора одновременно прореагировало 6 видов из 22 отмеченных (табл. 1). Число побегов *Taraxacum stevenii* и *Sibbaldia procumbens* уменьшилось. Численность *Hyalopoa pontica* замет-

но выросла, в основном, за счет трех последних лет эксперимента. Численность *Carex pyrenaica* в первые два года увеличивалась, а затем начала падать и с 2002 г. этот вид не был отмечен на экспериментальных площадках. *Minuartia aizoides* и *Gnaphalium supinum* также не были отмечены на экспериментальных площадках в 2007 г.

Gnaphalium supinum характерен для кислых и бедных азотом почв. При внесении азота и снижении кислотности почв, когда общая надземная биомасса сообщества возрастает, он теряет конкурентоспособность (Герасимова и др., 2005). Н.С. Воронич (2007) также отмечает серьезное снижение численности *Minuartia aizoides* и *Gnaphalium supinum*, которое и привело к выпадению данных видов из сообщества на девятый год эксперимента. Это также сходится с данными А.А. Мадамина и Т.И. Будтуевой (1990). В их эксперименте при внесении минеральных удобрений встречаемость *Gnaphalium supinum* резко снижается.

В варианте с внесением азота и фосфора одновременно число генеративных побегов *Catabrosella variegata* увеличилось. В 2007 г. произошло резкое снижение численности генеративных побегов этого вида, но при сравнении с контролем число побегов в варианте NP значительно выросло (табл. 2).

Численность побегов видов разнотравья значительно уменьшилась в 2 раза. Доля злаков в общем составе травостоя значительно увеличилась с 36 до 57% (рис. 2, в). Эта закономерность проявилась уже после пяти лет эксперимента (Герасимова и др., 2005) Перераспределение хозяйственных групп растений в этом варианте эксперимента сходно с вариантом N.

На внесение фосфора прореагировало 6 видов из 22 отмеченных (табл. 1). Численность побегов *Gnaphalium supinum*, *Hyalopoa pontica*, *Phleum alpinum* и *Minuartia aizoides* выросла, а *Carex oreophila* и *Festuca ovina* – снизилась. Видимо, уровень доступности фосфатов имеет большое значение для *Phleum alpinum*. Наибольшее участие этого вида отмечено на участках с почвами, богатыми общим фосфором (Герасимова и др., 2004). *Gnaphalium supinum* увеличивает численность побегов только в этом варианте эксперимента.

Численность *Minuartia aizoides* сильно снизилась в первые годы эксперимента, и только в 2006–2007 гг. достигла первоначального уровня и даже превысила его. Увеличение численности *Hyalopoa pontica* и снижение *Carex oreophila* не было отмечено к 2006 г. (Воронич, 2007).

Численность как генеративных, так и вегетативных побегов *Carex oreophila* снизилась, а численность

побегов *Catabrosella variegata* увеличилась в этом варианте эксперимента (табл. 2). Интересно отметить, что генеративные побеги последнего вида оказались более чувствительны к экспериментальному воздействию, нежели вегетативные. Например, численность вегетативных побегов увеличивается только при внесении Ca и N, а численность генеративных значительно возрастает в четырех вариантах эксперимента (Ca, N, NP, P).

При внесении фосфора доля побегов злаков не изменилась, при этом численность побегов осок существенно снизилась с 27 до 13%, а численность побегов разнотравья возросла (рисунок 2, г).

Влияние пороев кабанов на численность побегов разных видов

Взаимосвязи между реакциями растений на экспериментальное воздействие и на порою нам выявить не удалось. У большинства видов на порытых площадках не отмечено значимой реакции на экспериментальное воздействие.

Мы выявили зависимость между изменением численности побегов отдельных видов и степенью порытости площадок. У *Sibbaldia procumbens* отмечена значимая отрицательная реакция на порою – численность ее побегов уменьшается при увеличении степени порытости. Число побегов *Carum meifolium*, наоборот, увеличивается при увеличении степени порытости.

Реакция отдельных видов растений на увеличение доступности элементов минерального питания и снятие водного стресса

Среди 20 массовых видов на альпийских коврах можно выделить шесть доминантов, дающих наибольший вклад в общую надземную биомассу сообщества: *Taraxacum stevenii*, *Sibbaldia procumbens*, *Gnaphalium supinum*, *Minuartia aizoides*, *Catabrosella variegata*, *Nardus stricta* (Онипченко, 1990). Доминирующие виды подвержены значительно меньшей флуктуационной изменчивости по сравнению с другими массовыми видами (Захаров и др., 2001). Поэтому их реакцию мы рассмотрим более подробно.

Catabrosella variegata наиболее обильна на почвах относительно бедных азотом, гумусом, обменными кальцием, магнием, ненасыщенных основаниями. Этот вид характерен для бедных и кислых почв (Герасимова и др., 2004). Он является диагностическим для гераниево-копеечниковых лугов и альпийских ковров, где наиболее часто встречается (Онипченко, 2002).

В нашем эксперименте численность *Catabrosella variegata* в варианте Ca увеличилась в 1,7 раза (рис. 3).

В пятилетнем эксперименте М.А. Герасимовой и др. (2005) в вариантах N и Ca произошло увеличение биомассы в два раза. Это свидетельствует о том, что *Catabrosella variegata* не так жестко приурочена к кислым почвам, как можно заключить из литературных данных (Герасимова и др., 2003, 2004). Ее участие на альпийских коврах ограничивается, в том числе и высокой кислотностью почвы.

Minuartia aizoides относится к видам, которые произрастают чаще всего на кислых почвах и очень редко встречается на нейтральных или щелочных (Герасимова и др., 2003).

В нашем эксперименте (после 9 лет) численность *Minuartia aizoides* значительно изменилась в варианте N (увеличилась в 1,5 раза) (рис. 3). После пяти лет эксперимента биомасса *Minuartia aizoides* на альпийских коврах увеличилась в варианте N в 1,8 раза. В варианте P мы наблюдали незначительное снижение численности этого вида. За первые пять лет при внесении P значительно уменьшилась масса отдельного вегетативного побега (Герасимова и др., 2005). Таким образом, решающую роль для *Minuartia aizoides* играет азот. При внесении других ЭМП она не выдерживает конкуренции с другими видами из-за своей небольшой высоты.

Nardus stricta достигает большого участия на почвах, богатых общим азотом и гумусом, обменным

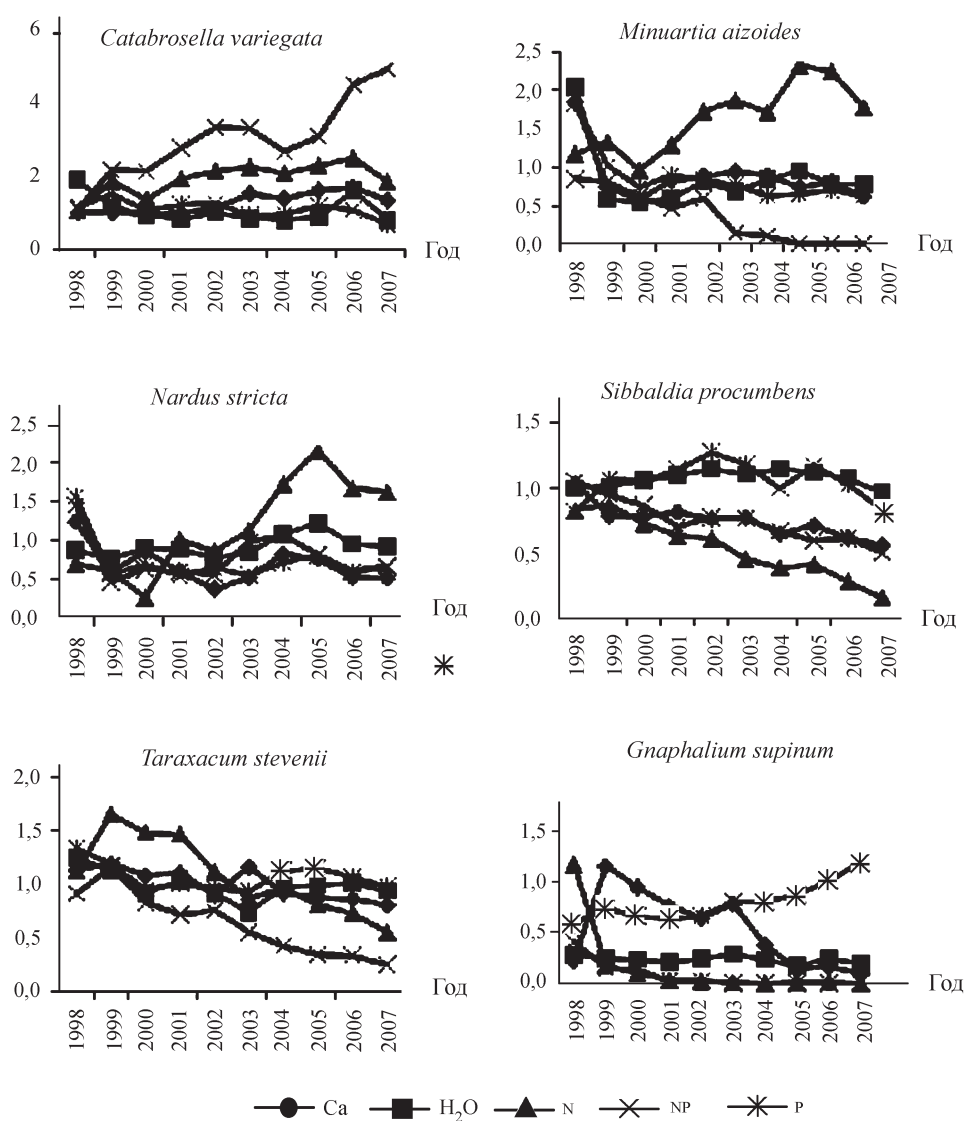


Рис. 3. Изменение относительной численности побегов отдельных видов растений в разных вариантах эксперимента. По оси ординат численность побегов дана после деления численности побегов с разных вариантов на численность с контрольных площадок того же года

магнием, с органическим веществом, небогащенным фосфором (Герасимова и др., 2004). Есть сведения о том, что этот вид хорошо приспособлен к произрастанию на кислых бедных почвах (Ларин и др., 1950). Он часто доминирует в условиях значительного снегонакопления (Klimes, Klimesova, 1991).

В нашем эксперименте численность *Nardus stricta* увеличилась в 3 раза в варианте N (рис. 3). На пестроовсянищевых лугах, где этот вид является одним из доминантов, численность побегов *Nardus stricta* при внесении ЭМП увеличилась во всех вариантах, кроме Ca, а в варианте Ca уменьшилась (Айбазова, Тиунов, 2004).

Распространение белоуса в Англии показывает, что численность его выше в районах, где количество осадков больше 1270 мм/год (Chadwick, 1960). По шкале Л.Г. Раменского и др. (1956) увлажнение почвы в ценозах с белоусом варьирует от влажностепного до болотно-лугового; наиболее обилен он на влажнолуговых и сырлуговых почвах. В нашем эксперименте численность *Nardus stricta* не изменилась в варианте с дополнительным поливом.

Sibbaldia procumbens наиболее часто произрастает на относительно кислых, ненасыщенных основаниями почвах с низким содержанием обменных кальция и магния. Этот вид встречается на мелкощепнистых участках, на альпийских, реже субальпийских лугах, на осыпях, на покрытых мелкоземом скальных уступах (Герасимова и др., 2004).

Ф.Х. Биджиевой (2007) для *Sibbaldia procumbens* отмечена тенденция к увеличению численности побегов за 20-летний период наблюдений на альпийских коврах. Этот вид отличается относительно низкой флуктуационной изменчивостью (коэффициент вариации численности побегов по годам менее 25%). Численность *Sibbaldia procumbens* в нашем эксперименте на непорытых площадках значимо уменьшилась в вариантах N и NP соответственно в 3 и 1,5 раза (рис. 3). При общем увеличении биомассы в этих вариантах эксперимента небольшая высота растений снижает конкурентоспособность этого вида. После пяти лет этого же эксперимента М.А. Герасимовой и др. (2005) было показано, что биомасса *Sibbaldia procumbens* увеличилась в два раза в вариантах NP и Ca за счет увеличения массы отдельного вегетативного побега, в то время как в варианте N биомасса этого вида снизилась.

Taraxacum stevenii наибольшего участия достигает на ненасыщенных основаниями кислых почвах с низким содержанием обменных кальция и магния. Этот вид наиболее обилен на разнотравных полидо-

минантных альпийских коврах (Onipchenko, 2002), часто встречается на осыпях, скальных уступах, полках, каменистых склонах.

В нашем эксперименте *Taraxacum stevenii* значительно уменьшил численность на непорытых площадках в 6 раз в варианте NP и в 1,5 раза в варианте N (рис. 3). По данным М.А. Герасимовой и др. (2005), масса отдельных вегетативных и генеративных побегов значимо увеличилась в вариантах Ca и NP; в целом биомасса *Taraxacum stevenii* увеличилась в вариантах Ca, N, NP незначимо (примерно в 1,5 раза). Возможно, уменьшение численности *Taraxacum stevenii* связано с тем, что при увеличении доступности ЭМП конкуренция за ресурсы переключается на конкуренцию за свет и преимущество получают более высокорослые растения. Тенденции к увеличению биомассы при увеличении содержания ЭМП в почве говорят о том, что развитие этого вида на альпийских коврах ограничивается низкой доступностью ЭМП и высокой кислотностью почв (Герасимова и др., 2005).

Gnaphalium supinum чаще всего встречается на кислых почвах, бедных азотом (Герасимова и др., 2004). В нашем эксперименте при сравнении численности побегов на контроле с численностью в вариантах NP, Ca, N число побегов *Gnaphalium supinum* уменьшилось, в то время как в варианте с внесением фосфора оно увеличилось в 2,5 раза (значимый линейный тренд, $p < 0,05$) (рис. 3). После анализа данных по пяти годам эксперимента М.А. Герасимовой и др. (2005) отмечено, что доля *Gnaphalium supinum* сильно снижается в варианте Ca (с 4,6% на контроле до 0,4% в варианте Ca), в варианте NP этот вид почти исчезает из состава сообщества. Этот вид существенно снизил биомассу во всех вариантах эксперимента, только в варианте P ему удалось сохранить сходную с контрольной биомассу (Герасимова и др., 2005). Возможно, именно в условиях бедных азотом, но богатых фосфором почв этот вид может успешно конкурировать с видами – обитателями средних по богатству ЭМП почв (Герасимова и др., 2005). В варианте NP *Gnaphalium supinum* в связи с низкорослостью менее конкурентоспособен, чем другие виды, поэтому его численность и биомасса существенно снижаются.

Таким образом, флористическая насыщенность альпийских ковров уменьшается при внесении NP, N, но остается сходной с контролем в других вариантах.

Наибольшее влияние на численность побегов оказало внесение азота. В этом варианте *Sibbaldia procumbens*, *Hyalopoa pontica*, *Pedicularis*

nordmanniana, *Taraxacum stevenii*, *Gnaphalium supinum* уменьшили численность побегов, а численность побегов *Minuartia aizoides*, *Nardus stricta*, *Carex atrata*, *Catabrosella variegata*, *Carex oreophila* выросла. Наши результаты согласуются с другими исследованиями высокогорных сообществ (Jeffrey, 1971; Shatvoryan, 1978; Molau, Alatalo, 1998; Shaver et al., 2001; Heer, Körner, 2002; Soudzilovskaia et al., 2005).

Доли участия разных хозяйственных групп растений (разнотравье, злаки и осоки) в составе сообщества при поливе не изменились. В вариантах с внесением N и NP доля злаков выросла. Подобную закономерность отмечают многие исследователи (Seastedt, Vaccaro, 2001; Dormann, Woodin, 2002). В варианте

P доля осок уменьшилась. При снижении почвенной кислотности доля разнотравья уменьшилась, а осок выросла.

Увеличение участия злаков при внесении азота, а также азота и фосфора одновременно может свидетельствовать о тенденции к олуговению альпийских ковров. Ряд исследований свидетельствует о медленной сукцессионной смене ковров альпийскими лугами (Захаров и др. 2001; Биджиева, 2007) и, возможно, при увеличении богатства почв этот процесс становится более интенсивен.

Для двух видов отмечена реакция на нарушение площадок кабанам. Для *Sibbaldia procumbens* – отрицательная, для *Carum meifolium* – положительная.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект # 11-04-01215).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Биджиева Ф.Х. Долговременная динамика альпийских ковров // Тр. Тебердинского государственного заповедника. М., 2007. Вып. 27. С. 71–89.
- Волкова Е.В., Онинченко В.Г. Реакция альпийских растений на изменение экологических условий: экспериментальные реципрокные пересадки // Тр. Тебердинского государственного заповедника. М., 1999. Вып. 15. С. 86–106.
- Воронич Н.С. Влияние дополнительного внесения элементов минерального питания на альпийские ковры северо-западного Кавказа // Тр. Тебердинского государственного заповедника. М., 2007. Вып. 27. С. 90–103.
- Герасимова М.А., Доколина Е.А., Онинченко В.Г. Изменение надземной биомассы альпийских ковров при увеличении доступности почвенных ресурсов // Тр. Тебердинского государственного заповедника. М., 2005. Вып. 30. С. 35–56.
- Герасимова М.А., Кривега М.Н., Егоров А.В. Связь высокогорных растений со свойствами почв в растительных сообществах Тебердинского заповедника // Тр. Тебердинского государственного заповедника. 2004. Вып. 21. С. 95–113.
- Гришина Л.А., Онинченко В.Г., Макаров М.И., Ванясин В.А. Изменчивость свойств горно-луговых альпийских почв северо-западного Кавказа в различных экологических условиях // Почвоведение. 1993. № 3. С. 5–12.
- Захаров А.А., Эбзеева М.А., Онинченко В.Г. Естественная динамика альпийских ковров // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. № 5. С. 74–81.
- Мадаминов А.А., Будтуева Т.И. Влияние удобрений и выпаса на встречаемость растений в фитоценозах высокогорья Гиссарского хребта // Докл. АН Тадж. ССР. 1990. С. 272–275.
- Нахуцришвили Г.Ш., Чернуска А., Визер Г., Чхиквадзе А.К. Исследования водообмена двух травяных экосистем в альпийском поясе // Экологические исследования высокогорных лугов Казбеги. Тбилиси, 1987. С. 50–66.
- Bowman W.D. Accumulation and use of nitrogen and phosphorus following fertilization in two alpine tundra communities // Oikos. 1994. Vol. 70. N 2. P. 261–270.
- 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. P. 2085–2097.
- Bret-Harte, M.S., Garcia, E.A., Sacre, V.M., Whorley, J.R., Wagner, J.L., Lippert, S.C., Chapin F.S. Plant and soil responses to neighbour removal and fertilization in Alaskan tussock tundra // J. Ecol. 2004. Vol. 92. P. 635–647.
- Calvo L., Alonso I., Fernandez A.J., De Luis E. Short-term study of effects of fertilization and cutting treatments on the vegetation dynamics of mountain heathlands in Spain // Plant Ecology. N 1. P. 181–191.
- Chapin S.F. Phosphate uptake and nutrient utilization by Barrow tundra vegetation / Ed. L.L. Tieszen. Vegetation and production ecology of an Alaskan arctic tundra / Ecological studies. Berlin, N.Y., 1978. P. 483–507.
- Graaf de M.C.C., Verbeek P.J.M., Bobbink R., Roelofs J.G.M. Restoration of species-rich dry heaths: the importance of appropriate soil conditions // Acta Botanica Neerlandica. 1998. N 47. P. 89–111.
- Dormann C.F., Woodin S.J. Climate change in the Arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. Functional Ecology. 2002. Vol. 16. P. 4–17
- 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. P. 211–218.
- Heer C., Körner C. High elevation pioneer plants are sensitive to mineral nutrient addition // Basic and applied ecology. 2002. Vol. 3. P. 39–47.
- Hobbie S.E., Gough L. Litter decomposition in moist acidic and non-acidic tundra with different glacial histories // Oecologia. 2004. Vol. 140. P. 113–124.
- Holzmann H.P., Haselwandter K. Contribution of nitrogen fixation to nitrogen nutrition in an alpine sedge community (*Caricetum curvulae*) // Oecologia. Berlin, 1988. Vol. 76. P. 298–302.
- Jeffrey D.W., Pigott C.D. The response of grasslands on sugar-limestone in Teesdale to application of phosphorus and nitrogen // J. Ecol. 1973. Vol. 61. N 1. P. 85–92.
- Karlsson P.S., Nordell K.O. Effects of soil temperature on the nitrogen economy and growth of mountain birch seedlings near its presumed low temperature distribution limit // Ecoscience. 1996. Vol. 3. P. 183–189.
- Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin, 1999. 343 p.
- Körner C. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. 2nd ed, Berlin, 2003.
- Molau U., Alatalo J.M. Responses of subarctic-alpine plant communities to simulated environmental change: biodiversity of bryophytes, lichens, and vascular plants // Ambio, 1998. Vol. 27. P. 322–329.
- Rorison, I.H. The effects of soil acidity on nutrient availability and plant response // The effect of acid precipitation on terrestrial ecosystems / Eds T.C. Hutchinson, M. Havas. N.Y., 1980. P. 283–304.
- Seastedt T.R., Vaccaro L. Plant species richness, productivity, and nitrogen and phosphorus limitations across a snowpack gradient in alpine tundra, Colorado, U.S.A. Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2001. Vol. 33. P. 100–106.
- Shaver G.R., Bret-Harte M.S., Jones M.H., Johnstone J., Gough L., Laundre J., Chapin F.S. Species composition interacts with fertilizer to control long-term change in tundra productivity // Ecology. 2001. Vol. 82. P. 3163–3181.
- Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G. Experimental investigation of fertilization and irrigation effects on an alpine heath, northwest Caucasus, Russia// Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2005. Vol. 37. P. 602–610.

Поступила в редакцию 25.12.11

LONG-TERM EFFECTS OF FERTILIZATION ON THE ALPINE SNOW BED PLANT ABUNDANCE

A.V. Stogova

We study effects of fertilization and irrigation on Caucasian alpine snow beds. Plant abundance and species richness were tested during 10-year experiment. Addition of N, NP and Ca reduced species richness. The most significant changes in abundance were obtained after N addition. Shoot numbers of *Sibbaldia procumbens*, *Hyalopoa pontica*, *Pedicularis nordmanniana*, *Taraxacum stevenii*, *Gnaphalium supinum* shoots decreased in this variant. *Minuartia aizoides*, *Nardus stricta*, *Carex atrata*, *Catabrosella variegata*, *Carex oreophila* increased abundance in N treatment. Grasses responded positively to N and NP addition. Sedges responded negatively to P addition, and positively to Ca addition. Forbs decreased after Ca treatment.

Key words: alpine snow bed, fertilization, nutrient limitation, abundance.

Сведения об авторе: *Стогова Александра Викторовна* – инженер-исследователь Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (bob@dezigner.ru).