

УДК 58.051

## ВЛИЯНИЕ ВНЕСЕНИЯ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ И ПОЛИВА НА СОСТАВ И СТРУКТУРУ ВЫСОКОГОРНЫХ ГЕРАНИЕВО-КОПЕЕЧНИКОВЫХ ЛУГОВ

Е.С. Казанцева

(кафедра геоботаники; e-mail: biolenok@mail.ru)

В работе исследовалось влияние дополнительного внесения элементов минерального питания и воды на альпийские высокопродуктивные луга с доминированием *Geranium gymnocaulon* и *Hedysarum caucasicum*, Северо-Западный Кавказ, Россия. Варианты эксперимента: контроль, полив, дополнительное внесение кальция, фосфора, азота, азота и фосфора одновременно. Общая надземная биомасса значимо не изменилась по вариантам эксперимента, хотя в варианте Ca она и возросла на 25% по сравнению с контролем. Было выявлено четкое расхождение отдельных видов по лимитирующим ресурсам. *Campanula tridentata*, *Carum meifolium*, *Euphrasia ossica* и *Matricaria caucasica* увеличили биомассу в варианте Ca; *Geranium gymnocaulon* на Ca и NP; *Gagea fistulosa* на NP; *Agrostis vinealis* на N и NP; *Carex atrata* и *Nardus stricta* на N; *Phleum alpinum* на P; *Leontodon hispidus* в варианте с дополнительным поливом. Осоки положительно реагировали на внесение N, бобовые негативно реагировали на NP, N и Ca.

**Ключевые слова:** альпийские растения, элементы минерального питания, азот, фосфор, известкование, полив, масса побега.

Структура высокогорных сообществ во многом характеризуется низкой скоростью минерализации органического вещества и соответственно низким содержанием в почве элементов питания. Одним из возможных механизмов поддержания флористического богатства растительных сообществ является лимитирование участия отдельных видов растений в их составе разными ресурсами в различные периоды времени. Уровень доступности почвенных ресурсов (вода, элементы минерального питания) в значительной степени определяет продукцию травяных сообществ. Поэтому часто при искусственном обогащении почвы структура сообществ изменяется, а продукция увеличивается [1].

Многочисленными исследованиями было показано, что рост отдельных видов растений и в целом продукцию сообществ холодных биомов лимитируют в первую очередь азот, а во вторую — фосфор [1]. При внесении этих элементов структура низкопродуктивных высокогорных и арктических сообществ претерпевает существенные изменения в двух направлениях: 1) усиливается роль злаков и осок (граминоиды); 2) увеличивается биомасса кустарников. Однако реакция относительно продуктивных сообществ высокогорий на внесение элементов минерального питания (ЭМП) исследована мало [2].

Особое место среди альпийских фитоценозов занимают гераниево-копеечниковые луга (ГКЛ) — разнотравные луга с доминированием герани голостебельной *Geranium gymnocaulon* (номенклатура сосудистых растений дана по Ф.М. Воробьевой и В.Г. Онопченко

ко [3]) и копеечника кавказского *Hedysarum caucasicum*, которые широко распространены в высокогорьях Северо-Западного Кавказа, оценка годичной продукции — 550 г/м<sup>2</sup> [4]. Эти сообщества занимают нижние части склонов и небольшие западины со значительной аккумуляцией снега (2—3 м). Снег сходит в конце июня и начале июля, вегетационный сезон продолжается 2,5—3 месяца [5]. Эти сообщества приурочены к местам с относительно благоприятными условиями и характеризуются высокой продукцией. Поэтому представляет значительный научный интерес изучение реакции компонентов этих лугов на увеличение доступности почвенных ресурсов.

В задачу данной работы входили исследование реакции растений и оценка изменения общей биомассы и биомассы отдельных видов в ответ на внесение элементов минерального питания (ЭМП) и воды на ГКЛ. Эксперимент был начат в 1998 г. и завершен в 2008 г. В основу работы положены данные, собранные мной в июле—августе 2008 г. Результаты за первые годы эксперимента по учету численности побегов и надземной биомассы в данном опыте приведены в работах О.В. Чередниченко [6] и А.А. Ахметжановой [2].

### Материалы и методы исследования

Эксперимент состоял из 6 вариантов: увеличение доступности в почве азота (N) из расчета 90 кг/га N в форме мочевины; фосфора (P) — двойной суперфосфат 60 кг/га P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>; азота и фосфора одновременно (NP); снижение кислотности почвы (Ca) — из-

весткование для погашения гидролитической кислотности верхних горизонтов почвы; снятие водного стресса ( $H_2O$ ) — дополнительный полив при недостаточном количестве осадков; контроль — без экспериментального воздействия. На каждый вариант было заложено по 4 экспериментальных площадки  $1,5 \times 1,5$  м, т.е. всего заложили 24 квадрата по  $2,25$  м<sup>2</sup> каждый. ЭМП вносили по всей площади больших квадратов ( $1,5 \times 1,5$  м).

Учет биомассы проводили на площадках размером  $25 \times 25$  см методом укосов. Срезали надземную биомассу на уровне почвы, перед срезанием отдельно подсчитали число генеративных и вегетативных побегов. Собранные укосы разбирали по видам (отдельно вегетативные и генеративные побеги), а ветошь прошлых лет оценивали как единую фракцию. В каждом из 6 вариантов было взято по 16 укосов (повторностей), всего было разобрано 96 укосов. Сложенные в бумажные пакеты образцы высушивали до воздушно-сухого состояния. Перед взвешиванием образцы повторно высушивали в сушильном шкафу в течение 8 ч при температуре  $80^\circ C$ . Образцы взвешивали на электронных весах HF-300 G с точностью до 1 мг.

Разнообразие видов в зависимости от функциональных особенностей принято делить на следующие группы: *злаки* — семейство злаковых, *бобовые* — семейство бобовых, *осоки*, включающие два семейства, — осоковых и ситниковых, *разнотравье* — все остальные семейства двудольных [7]. В нашей работе, учитывая, что *G. gymnocaulon* является крупным доминантом, мы дополнительно разделили группу разнотравье на группы герань и разнотравье без герани.

**Статистическая обработка.** В качестве параметров биомассы были взяты масса отдельных побегов и общая биомасса видов на единицу площади. Поскольку растения отдельных видов присутствовали не на всех площадках, расчеты вели двумя способами: 1) рассчитывали среднюю биомассу вида со всех 16 площадок данного варианта; 2) рассчитывали среднюю биомассу вида только на тех площадках, где он присутствовал. Статистический анализ массы отдельных побегов был проведен на основании расчетов общего среднего веса побега данного вида и его ошибки, вычисленной по формулам частных средних из неравных выборок [8].

Анализ влияния варианта эксперимента на биомассу отдельных видов и других показателей структуры сообщества проведен двумя методами. Сначала проверяли нормальность распределения исследуемых признаков по критерию Колмогорова—Смирнова. Для параметров, распределение которых значимо не отличалось от нормального, проводили однофакторный дисперсионный анализ, где зависимыми факторами выступили исследуемые параметры, а независимыми — варианты эксперимента. В случае значимого влияния варианта эксперимента использовали апостериорный LSD-test (критерий Фишера) для вы-

явления различий между отдельными вариантами. Для параметров, распределение которых значимо отличалось от нормального, использовали непараметрический метод — однофакторный анализ Крускала—Уоллиса, в случае значимого влияния варианта эксперимента на анализируемый параметр отдельные варианты эксперимента сравнивали между собой, используя тест Манна—Уитни. Все расчеты проведены с помощью программы Statistica 6.0.

Из-за активной деятельности фитофагов при обработке данных по биомассе за 2008 г. нам пришлось исключить из обработки две площадки с варианта NP, три с P, три с N, три с  $H_2O$ .

## Результаты

Дисперсионный анализ показал, что общая надземная биомасса значимо не изменилась по вариантам эксперимента (табл. 1, рис. 1). Несколько бо́льшая общая биомасса была отмечена в варианте с внесением Ca, ее среднее значение превысило таковое на контроле на 25%. Увеличение биомассы в этом варианте было обусловлено главным образом двукратным увеличением общей биомассы доминанта *Geranium gymnocaulon* (табл. 1 и 2). Увеличение общей биомассы *Geranium gymnocaulon* произошло прежде всего из-за увеличения массы вегетативного побега этого вида. Так же на Ca произошло увеличение общей биомассы *Campanula tridentata*, *Euphrasia ossica*, *Matricaria caucasica*. У *Carum meifolium* при известковании возросла втрое общая биомасса и масса генеративного побега. При известковании мы наблюдали снижение биомассы *Anthoxanthum odoratum* в 2,2 раза. У *Gagea fistulosa* произошло уменьшение массы вегетативного побега в 5 раз на Ca.

Дополнительное внесение N привело к увеличению общей биомассы и массы вегетативного побега у *Carex atrata* и *Agrostis vinealis*. Общая биомасса *Nardus stricta* возросла в 2,8 раза по сравнению с контролем, а биомасса *Anthoxanthum odoratum* и *Festuca brunnescens* снизилась в 6,2 и 5,6 раза соот-

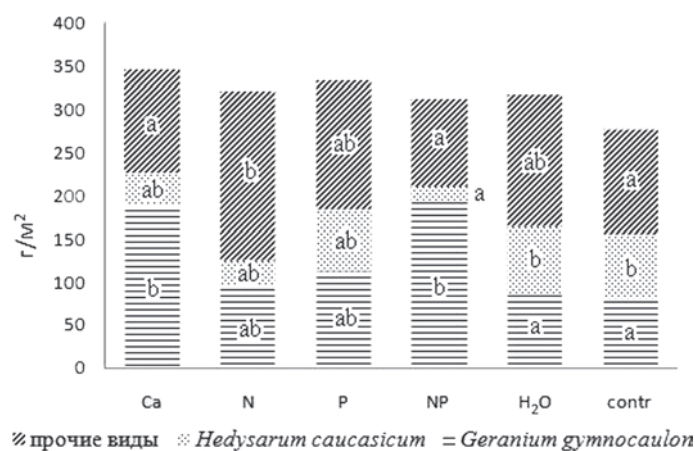


Рис. 1. Изменение надземной биомассы в разных вариантах эксперимента. Варианты, отличающиеся значимо ( $p < 0,05$ ), отмечены не повторяющимися буквами

Таблица 1

## Биомасса растений и запасы ветоши (ВПЛ) в различных вариантах эксперимента

Вариант	Ca		N		P		NP		H <sub>2</sub> O		Контроль	
Показатели	av	se	av	se	av	se	av	se	av	se	av	se
<i>Agrostis vinealis</i>	6	1,5	<b>21</b>	<b>6,4</b>	7,7	3	<b>22</b>	<b>6,3</b>	3,2	1,3	7,6	1,6
<i>Anthemis cretica</i>	0,5	0,3	0	0	0,5	0,4	0	0	0,6	0,4	3,9	3,3
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<b>8</b>	<b>2,5</b>	<b>2,9</b>	<b>1,6</b>	9,6	2,9	<b>4,6</b>	<b>2,4</b>	12	2,2	18	4,4
<i>Campanula tridentata</i>	<b>2,1</b>	<b>1</b>	1,3	0,8	0,06	0,06	0	0	1	0,7	0,2	0,2
<i>Carex atrata</i>	6,6	3,9	<b>42</b>	<b>19</b>	6,2	2,9	22	11,4	6,6	3	4,9	1,4
<i>Carum meifolium</i>	<b>11</b>	<b>3</b>	5,8	3	4,6	1,9	2	1,3	2,6	1,1	3,3	0,9
<i>Catabrosella variegata</i>	0	0	0	0	1,2	1,2	15	11	2,4	2,4	0,3	0,3
<i>Deschampsia flexuosa</i>	7,9	3	3	1,5	6,9	4,5	<b>2,3</b>	<b>2,3</b>	13	4,7	7,6	4,6
<i>Euphrasia ossica</i>	<b>0,6</b>	<b>0,4</b>	0,05	0,03	0	0	0	0	0,02	0,01	0,11	0,09
<i>Festuca brunnescens</i>	14	4,3	<b>2,3</b>	<b>0,9</b>	4,1	2,2	<b>0,6</b>	<b>0,3</b>	10	3,3	13	5,1
<i>Festuca ovina</i>	0	0	0,02	0,02	0,01	0,01	0	0	0,03	0,03	0,04	0,03
<i>Gagea fistulosa</i>	0,03	0,01	0,03	0,02	0,01	0,01	<b>0,2</b>	<b>0,09</b>	0	0	0,03	0,02
<i>Geranium gymnocaulon</i>	<b>186</b>	<b>38</b>	96	27	111	28	<b>192</b>	<b>52</b>	84	29	79	17
<i>Hedysarum caucasicum</i>	40	15	28	8,9	72	27	<b>19</b>	<b>7,3</b>	79	30	76	22
<i>Leontodon hispidus</i>	16	7,2	6,5	2,7	15	5,6	0,1	0,1	<b>25</b>	<b>6,6</b>	7,7	2,5
<i>Luzula multiflora</i>	0,4	0,3	0,2	0,2	0,02	0,02	0,03	0,03	0,7	0,6	0,2	0,2
<i>Matricaria caucasica</i>	<b>4,8</b>	<b>1,8</b>	0,1	0,09	0,5	0,5	0,4	0,3	1,2	0,85	1,5	0,8
<i>Minuartia aizoides</i>	0	0	0,08	0,08	3	2,9	0	0	0,9	0,5	0,3	0,2
<i>Minuartia recurva</i>	1,9	1,2	2	1,7	0	0	0	0	2,6	1,7	0,3	0,3
<i>Nardus stricta</i>	16	5	<b>101</b>	<b>36</b>	37	11	16,3	11	59	12	36	14
<i>Pedicularis condensata</i>	1,8	1,8	0	0	3,8	3,3	0	0	1,4	1,4	0	0
<i>Phleum alpinum</i>	10,5	2,8	5,9	2,5	<b>33</b>	<b>12</b>	16	13	5,3	2,4	8,1	2,7
<i>Rumex alpestris</i>	7,5	7,4	2	1,5	14	10	0,4	0,4	0	0	1	0,9
<i>Scorzonera cana</i>	3,1	1,2	1,2	0,9	2,3	1,4	0,09	0,09	7,2	1,8	4	2,2
<i>Sibbaldia procumbens</i>	<b>0</b>	<b>0</b>	1	0,6	1,2	1	<b>0</b>	<b>0</b>	0,9	0,6	3	1,4
<i>Veronica gentianoides</i>	0,7	0,7	0	0	0	0	0	0	0,09	0,09	0,3	0,3
Общая биомасса сосудистых растений	345		322		334		313		319		276	
ВПЛ	196	23	290	37	201	38	239	44	191	21	242	25

Примечание: av — среднее значение и se — его ошибка, г/м<sup>2</sup>; n = 16 (Ca, контроль); n = 13 (P, H<sub>2</sub>O, N), n = 14 (NP); биомасса, где вид отсутствовал, принята равной нулю. Биомасса растений, которая на вариантах эксперимента изменилась значимо по сравнению с контролем, выделена жирным шрифтом.

ветственно. Генеративный побег *Carum meifolium* увеличил массу, а вегетативный побег *Campanula tridentata* — снизил.

При внесении **NP** общая биомасса *Gagea fistulosa* увеличилась в 6,7 раза по сравнению с контролем, *Agrostis vinealis* — в 2,8 раза, *Geranium gymnocaulon* — в 2,4 раза. Масса вегетативного побега *Carex atrata* увеличилась в 1,8 раза. Снижение общей надземной биомассы в варианте NP наблюдалось у *Anthoxanthum odoratum*, *Hedysarum caucasicum*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca brunnescens*. Масса вегетативного побега *Anthoxanthum odoratum* и *Catabrosella variegata* снизилась в NP.

При снятии водного стресса (**H<sub>2</sub>O**) биомасса *Leontodon hispidus* возросла по сравнению с контролем в 3,2 раза. Масса вегетативного побега *Geranium gymnocaulon* увеличилась в 1,5 раза, *Leontodon hispidus* — в 2,4, *Phleum alpinum* — в 2 раза.

Внесение **P** сильно повлияло на развитие *Phleum alpinum*, у которого общая биомасса возросла в 4 раза,

масса вегетативного побега — в 2 раза, а генеративного — в 1,5 раза по сравнению с контролем. Также на **P** масса вегетативного побега возросла у *Leontodon hispidus* и *Agrostis vinealis*, но уменьшилась у *Nardus stricta*. Масса генеративного побега *Geranium gymnocaulon* возросла в 2 раза.

*Sibbaldia procumbens* исчезла в вариантах с внесением Ca и NP, хотя она была отмечена на исследованных площадках в начале эксперимента. Масса вегетативного побега *Deschampsia flexuosa* уменьшилась на H<sub>2</sub>O, N, NP и P.

Изменение запасов ветоши было незначительным (табл. 1), при этом наибольшее накопление произошло на N, а наименьшее на Ca, и эти варианты значительно отличались друг от друга.

**Флористическая насыщенность** сократилась с 12 (среднее число видов на площадку) на контроле до 6 видов на NP и 10 на N. Интересно отметить, что при увеличении биомассы на Ca снижения флорис-



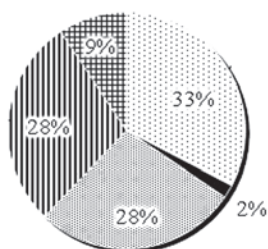
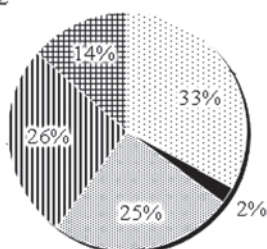
Таблица 2

Средняя масса побегов альпийских растений в разных вариантах эксперимента

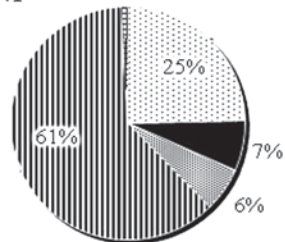
Вариант		Контроль			Ca				H <sub>2</sub> O				N				NP				P			
Показатели		av	m	k	av	m	k	t	av	m	k	t	av	m	k	t	av	m	k	t	av	M	k	t
<i>Agrostis vinealis</i>	v	30	17	15	64	6	13	1,90	43	6	11	0,7	<b>113</b>	<b>14</b>	<b>12</b>	<b>3,8</b>	54	4	15	1,4	<b>82</b>	<b>8</b>	<b>13</b>	<b>2,8</b>
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	g	53	7	11	41	3	10	1,63	44	6	11	1,0	54	13	4	0,1	<b>81</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>3,8</b>	48	5	11	0,5
<i>Campanula tridentata</i>	v	76	—	1	84	33	7	0,25	71	20	3	0,2	<b>45</b>	<b>8</b>	<b>4</b>	<b>3,6</b>	—	—	—	—	22	6	2	8,6
<i>Carex atrata</i>	v	149	33	10	141	40	6	0,17	193	26	9	1,1	<b>252</b>	<b>35</b>	<b>6</b>	<b>2,15</b>	<b>268</b>	<b>38</b>	<b>8</b>	<b>2,3</b>	120	9	12	0,9
<i>Carum meifolium</i>	g	130	—	1	<b>402</b>	<b>69</b>	<b>5</b>	<b>3,94</b>	219	—	1	—	<b>300</b>	<b>43</b>	<b>5</b>	<b>3,92</b>	342	—	1	—	421	98	4	3,0
<i>Catabrosella variegata</i>	v	58	—	1	—	—	—	—	84	—	1	—	—	—	—	—	<b>155</b>	<b>28</b>	<b>4</b>	<b>3,5</b>	89	—	1	—
<i>Deschampsia flexuosa</i>	v	55	15	9	12	1	10	2,85	<b>18</b>	<b>2</b>	<b>12</b>	<b>2,4</b>	<b>18</b>	<b>4</b>	<b>9</b>	<b>2,4</b>	<b>14</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>2,7</b>	<b>15</b>	<b>1</b>	<b>9</b>	<b>2,6</b>
<i>Gagea fistulosa</i>	v	5	1	2	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>3,20</b>	—	—	0	5,0	5	1	3	0,1	5	1	2	0,0	6	1	2	0,7
<i>Geranium gymnocaulon</i>	v	608	38	14	<b>934</b>	<b>74</b>	<b>15</b>	<b>3,93</b>	<b>932</b>	<b>133</b>	<b>12</b>	<b>2,4</b>	520	60	15	1,2	840	130	14	1,7	758	97	15	1,4
	g	462	150	6	623	75	9	0,96	340	140	3	0,6	537	—	1	0,5	562	68	6	0,6	<b>897</b>	<b>139</b>	<b>7</b>	<b>2,1</b>
<i>Leontodon hispidus</i>	v	66	18	14	131	21	11	2,35	<b>156</b>	<b>14</b>	<b>13</b>	<b>4,0</b>	117	32	7	1,4	50	—	1	0,9	<b>140</b>	<b>30</b>	<b>12</b>	<b>2,1</b>
<i>Nardus stricta</i>	v	41	4	12	33	5	9	1,19	29	3	12	2,2	32	2	12	1,8	31	—	2	2,1	<b>30</b>	<b>2</b>	<b>16</b>	<b>2,2</b>
<i>Phleum alpinum</i>	v	44	5	11	60	8	12	1,67	<b>88</b>	<b>15</b>	<b>6</b>	<b>2,7</b>	75	20	6	1,5	63	24	7	0,8	<b>87</b>	<b>9</b>	<b>14</b>	<b>4,3</b>
	g	198	28	4	189	24	6	0,24	269	4	2	2,5	198	41	5	0,0	308	43	4	2,1	<b>304</b>	<b>27</b>	<b>10</b>	<b>2,7</b>

Примечание: av — среднее значение, мг; m — ошибка среднего; k — повторность; t — значение t-критерия по сравнению с контролем; v — вегетативные побеги; g — генеративные побеги). Средняя масса побегов, которая изменилась значимо по сравнению с контролем, выделена полужирным шрифтом.

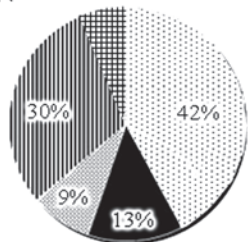
## контроль

H<sub>2</sub>O

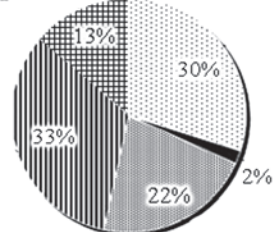
## NP



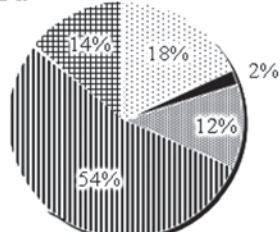
## N



## P



## Ca



■ герань ■ злаки ■ осоки ■ бобовые ■ разнотравье без герани

Рис. 2. Соотношение хозяйственных групп растений (злаки, осоки, бобовые, герань и разнотравье без герани) в разных вариантах эксперимента

тической насыщенности по отношению к контролю не произошло.

**Изменения в соотношении групп растений.** Общая надземная биомасса злаков значимо не изменилась в вариантах эксперимента (рис. 2). Биомасса осок увеличилась в варианте с внесением N, бобовых (*Hedysarum caucasicum*) снизилась на N и NP. Самое обильное развитие герани (*Geranium gymnocaulon*) произошло на Ca и NP. Биомасса разнотравья без герани увеличилась при дополнительном поливе.

## Обсуждение результатов

До нас изучению биомассы гераниево-копеечничкового луга была посвящена работа А.А. Ахметжановой [2], где были приведены данные по учету биомассы четвертого и пятого годов эксперимента, собранные в августе 2002 и 2003 гг. В связи с этим хотелось бы проанализировать сходства и различия наших данных (десятый год эксперимента) с этими данными (далее — пятый год эксперимента).

На десятый год наблюдений (табл. 1, рис. 1) общая надземная биомасса по вариантам эксперимента не имела значимых отличий, но в варианте с внесением Ca была отмечена самая высокая биомасса. Сходная тенденция была отмечена на альпийских коврах [16]. В отличие от десятого года на пятый год наблюдений общая надземная биомасса значимо возросла в варианте с внесением NP, подобную реакцию луговых сообществ наблюдали другие исследователи [9—15]. Важно отметить, что увеличение надземной биомассы на ГКЛ как на пятый, так и на десятый год эксперимента не сопровождалось принципиальным изменением структуры сообществ

ва, так как биомасса увеличивалась за счет основного доминанта *Geranium gymnocaulon*. Это принципиально отличает рассматриваемые луга от альпийских ковров Кавказа и белоусовых лугов Альп, где внесение NP удобрений вызвало кардинальные изменения структуры сообщества [16, 17].

Общая биомасса, масса и численность отдельных побегов основного доминанта *Geranium gymnocaulon* по всем годам наблюдений увеличились в варианте NP, но на десятый год эксперимента биомасса также возросла при известковании. Наличие такой реакции на внесение NP и ее отсутствие в варианте N говорит о том, что для этого вида лимитирующими являются азот и фосфор одновременно. Так, при увеличении доступности азота и фосфора (одновременно) у этого вида увеличиваются размеры листьев с одновременным уменьшением толщины и увеличением удельной листовой поверхности, т.е. снижаются затраты на построение единицы поверхности листа. Это может служить важным фактором усиления конкурентоспособности *Geranium gymnocaulon* [2].

Общая биомасса и численность побегов *Hedysarum caucasicum* сильно сократилась при внесении N и NP по всем годам наблюдений, что является довольно типичной реакцией бобовых на искусственное обогащение почв азотом [11–13, 18, 19]. К тому же увеличение численности и размеров листьев *Geranium gymnocaulon* в этом варианте приводит к формированию густого полога, под которым трудно приживаться и развиваться *Hedysarum caucasicum*, так как этот вид считается одним из наиболее светолюбивых на ГКЛ [20].

Обычно внесение фосфора повышает способность бобовых конкурировать со злаками и приводит к увеличению их участия в травостое, но в нашем эксперименте мы видим положительное влияние фосфора только в первые годы наблюдений (контроль — 73 г/м<sup>2</sup>; P — 105 г/м<sup>2</sup>), а на десятый год биомасса *Hedysarum caucasicum* на фосфоре осталась практически неизменной (контроль — 76 г/м<sup>2</sup>; P — 73 г/м<sup>2</sup>).

Ветоши на десятый год эксперимента было накоплено больше, чем на пятый. Хотелось бы заметить, что ветоши меньше всего по всем годам было накоплено на участках, подверженных известкованию (Ca). Возможно, это связано с увеличением скорости разложения отмерших органов растений в связи с активной микробиологической деятельностью, которой могла способствовать нейтрализация почвы кальцием. Больше всего ветоши было накоплено на десятый год эксперимента в варианте N, что может быть связано с бурным разрастанием в этом варианте *Nardus stricta*, плотные листья которого плохо поддаются процессам разложения.

Общая биомасса на площадках с внесением NP сильно снизилась на десятый год эксперимента, а масса ветоши увеличилась. Возможно, происходит накопление ЭМП в ветоши, что негативно сказывается на продукции сообщества.

**Флористическое разнообразие** на десятый год эксперимента уменьшилось на N и NP, а на пятый — возросло на Ca и H<sub>2</sub>O. Снижение флористического разнообразия на N и NP происходит в результате разрастания *Geranium gymnocaulon*, что способствует значительному затенению других растений и подтверждает тот факт, что при внесении ЭМП снижается конкуренция за минеральные вещества и усиливается — за свет [21]. При этом на N происходит резкое возрастание роли *Nardus stricta*, который при хорошем обеспечении азотом способен конкурировать даже с *Geranium gymnocaulon*, а под влиянием неумеренного выпаса ГКЛ могут деградировать и превратиться в белоусники [22]. В свою очередь увеличение флористического разнообразия на Ca и H<sub>2</sub>O на пятый год связано с уменьшением размеров растений доминанта *Geranium gymnocaulon*.

В целом по всем годам наблюдений происходит снижение флористического разнообразия в вариантах с дополнительным обогащением почв азотом и фосфором. Данная закономерность наблюдалась во многих экспериментах как на равнинных [18], так и на альпийских лугах [1, 14, 23].

**Соотношение хозяйственных групп растений ГКЛ (пятый и десятый годы эксперимента).** В контроле к десятому году эксперимента возросло участие злаков и сократилось участие герани (*Geranium gymnocaulon*) и осок. Бобовые, которые представлены в сообществе ГКЛ одним видом *Hedysarum caucasicum*, сохранили свои позиции, оставаясь практически неизменными. В вариантах с дополнительным **поливом** больших изменений обнаружено не было.

В варианте NP по всем годам наблюдений лидирующую позицию занимает *Geranium gymnocaulon*: 69% на пятый и 62% на десятый года эксперимента. Любопытно, что злаки на пятый год наблюдений составляли 11% от общей биомассы, а на десятый год — 25%, а роль осок возросла с 4 до 7%.

На развитие бобовых негативно повлияло внесение NP и N. В варианте N происходит увеличение биомассы разнотравья и осок в первые годы наблюдений. Положительная реакция осоковых на азот была подтверждена рядом исследований [9, 13, 16, 24, 25]. На N к десятому году эксперимента начинают набирать свои позиции злаки — от 18% (пятый год) до 42% (десятый год).

По наблюдениям, проведенным на пятом году эксперимента, известкование (Ca) привело к увеличению участия злаков и разнотравья без герани. Затем к десятому году участие *Geranium gymnocaulon* резко возросло с 33% (пятый год) до 54% (десятый год). Бобовые к десятому году эксперимента еще больше сократили свое участие на Ca. Здесь мы наблюдаем косвенное воздействие, так как Ca всего лишь способствует ускорению процессов разложения, а значит, и обогащению почвы ЭМП, в том числе азотом.

Изменения соотношений хозяйственных групп ГКЛ по всем годам наблюдений таковы: увеличение

участия осоковых при внесении азотных удобрений; снижение участия бобовых при применении NP, N, Ca; вначале на внесение NP и N положительно реагирует разнотравье (особенно *Geranium gymnocaulon*), но затем на N и NP вариантах свое участие увеличивают злаки и осоки; фосфаты (P) способствуют росту бобовых.

### Реакция не доминирующих видов растений ГКЛ на внесение ЭМП

Отдельные виды луговых растений по-разному реагируют на увеличение доступности элементов минерального питания, что объясняется многими причинами (жизненная форма, скорость роста, реакция соседних растений, эффективность потребления ресурсов и др.). Различия в реакции отдельных видов растений на внесение ЭМП могут быть также связаны с большей или меньшей экономичностью в использовании на построение своих органов поглощенных ЭМП, а также расположением их корневых систем [18]. Далее на основании наших результатов и имеющихся опубликованных данных мы подробнее рассмотрим реакцию некоторых видов на внесение ЭМП.

Общая биомасса *Anthoxanthum odoratum* имела тенденцию к снижению на NP во все годы наблюдений, а на десятый год биомасса значительно снизилась на N. Масса вегетативного побега возросла на NP на десятый год. По данным за пятый год, масса генеративного побега увеличилась на N. По всем годам наблюдений суммарная численность побегов снизилась на N, P, NP, а на десятый год эксперимента она также снизилась на Ca. Уменьшение численности побегов подтверждает тот факт, что на богатых почвах *Anthoxanthum odoratum* подавляется более сильными конкурентами [12] или же сильнее подвержен влиянию фитофагов [26]. Интересно отметить, что и в экспериментах с удалением соседних растений [27] *Anthoxanthum odoratum* реагировал увеличением численности побегов, а масса отдельных побегов при этом не изменялась.

Во все годы наблюдений *Carex atrata* увеличил общую биомассу на N прежде всего за счет увеличения общей численности побегов, а по данным за десятый год, возросла масса вегетативного побега. В варианте NP на десятый год также происходит увеличение массы вегетативного побега, но из-за маленького числа побегов общая биомасса не увеличилась. Наши результаты говорят о том, что *Carex atrata* потенциально является растением почв, более богатых азотом, но менее богатых фосфором.

На десятый год наблюдений общая биомасса *Deschampsia flexuosa* снизилась на NP. Масса вегетативного побега снизилась на H<sub>2</sub>O, N, P и NP. Общая численность побегов имела тенденцию к уменьшению на N и NP. Негативное влияние NP, N, H<sub>2</sub>O

на развитие *Deschampsia flexuosa* также наблюдали на пятый год эксперимента. Наш эксперимент показал, что искусственное обогащение почвы ЭМП негативно сказывается на развитии *Deschampsia flexuosa*. Однако в других экспериментах по внесению ЭМП исследователи наблюдали положительную реакцию *Deschampsia flexuosa* на внесение азотных удобрений [28, 29]. В связи с этим можно предположить, что на результаты нашего эксперимента значительное влияние могло оказать воздействие фитофагов, так как было показано, что этот вид хорошо поедается всеми злакоядными прямокрылыми [30]. Эксперимент, проведенный в Северной Норвегии [26], подтвердил нашу гипотезу. *Deschampsia flexuosa* увеличивал свое участие на удобренных вариантах только при условии изолированности от фитофагов.

Общая биомасса *Matricaria caucasica* увеличилась при внесении Ca как на пятый, так и на десятый год эксперимента. По данным за десятый год, изменений в массе побегов не наблюдалось, тогда как на пятый год в вариантах с внесением кальция и воды масса вегетативного побега увеличилась. Этот вид встречается на известняках и тяготеет к участкам с пониженной кислотностью [31, 32], что согласуется с результатами нашего опыта.

По данным десятого года эксперимента, общая биомасса, масса вегетативного и генеративного побегов, численность побегов *Phleum alpinum* возросла при внесении фосфора. Положительно влияние P на данный вид также наблюдали в подобном эксперименте на альпийских коврах [16]. На пятый год эксперимента положительного влияния P на *Phleum alpinum* отмечено не было.

По данным десятого года эксперимента, *Leontodon hispidus* увеличил общую биомассу, численность и массу отдельных побегов при дополнительном поливе (H<sub>2</sub>O). Возможно, это связано с уменьшением общей биомассы и размеров растений *Geranium gymnocaulon* на данном варианте, затенение которых может негативно воздействовать на рост *Leontodon hispidus* [2, 20]. По данным пятого года эксперимента, общая биомасса и масса отдельных побегов *Leontodon hispidus* не изменились по вариантам эксперимента.

Общая биомасса *Nardus stricta*, по данным десятого года эксперимента, значительно возросла на N за счет высокой численности побегов. Масса вегетативного побега снизилась на P. Самая низкая общая биомасса, численность и масса отдельных побегов была отмечена на Ca и NP. По данным пятого года, общая численность побегов уменьшилась в вариантах Ca и NP, в то время как численность генеративных побегов — только на Ca. Ряд исследований показал, что *Nardus stricta* может реагировать на снижение кислотности почв как отрицательно [33], так и положительно [34], а в результате внесения ЭМП его биомасса может остаться неиз-



менной [35], уменьшиться [36] или исчезнуть [37]. В нашем случае уменьшение численности в варианте на Са и NP можно объяснить только возможной конкуренцией с основным доминантом *Geranium gymnocaulon*. В экспериментах по затенению ГКЛ белоус показал слабую устойчивость к недостатку света [20].

На десятый год эксперимента биомасса *Festuca brunnescens* уменьшилась на N и NP. На пятый год эксперимента было также отмечено негативное влияние N и NP, при этом общая биомасса *Festuca brunnescens* возросла на Са. Происхождение этого вида связывают со степными овсяницами рода *Festuca valesiaca*, которые более характерны для карбонатных почв [38, 39], и можно предположить, что аутоэкологический оптимум рассматриваемого вида также приходится на почвы с нейтральной или слабокислой реакцией, что согласуется с результатами нашего эксперимента.

### Выводы

Общая надземная биомасса на площадках гераниево-копеечникового луга после десятилетнего внесения элементов минерального питания и воды значимо не изменилась. Прослежена тенденция к увеличению надземной биомассы в варианте с внесением Са, во многом за счет увеличения биомас-

сы основного доминанта — *Geranium gymnocaulon*. Таким образом, подтверждена закономерность “монополизации” дополнительных ресурсов основным доминантом сообщества.

Выявлено четкое расхождение видов по лимитирующим ресурсам. *Campanula tridentata*, *Carum meifolium*, *Euphrasia ossica* и *Matricaria caucasica* увеличили общую биомассу в варианте с дополнительным известкованием (Са); *Geranium gymnocaulon* на Са и NP; *Gagea fistulosa* на NP; *Agrostis vinealis* на N и NP; *Carex atrata* и *Nardus stricta* на N; *Phleum alpinum* на P; *Leontodon hispidus* в варианте с дополнительным поливом (H<sub>2</sub>O). Изменение общей биомассы отдельных видов могло быть обусловлено как изменением числа, так и массы их отдельных побегов. Флористическая насыщенность снизилась в вариантах N и NP, где была отмечена тенденция увеличения общей продукции. В варианте Са наравне с высокой продукцией флористическая насыщенность осталась неизменной. Видимо, увеличение поступления ресурсов при снижении кислотности почвы не вызывает неблагоприятного изменения в соотношении поступающих ресурсов и позволяет сосуществовать большому числу видов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 11-04-01215).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Körner C. Alpine plant life. Berlin.: Springer, 1999. 343 p.
2. Ахметжанова А.А. Экспериментальное изучение состава и структуры альпийских гераниево-копеечниковых лугов Тебердинского заповедника: ресурсное манипулирование и оценка роли доминантов: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Уфа, 2008. 153 с.
3. Воробьева Ф.М., Онипченко В.Г. Сосудистые растения Тебердинского заповедника (аннотированный список видов) // Флора и фауна заповедников / Под ред. И.А. Губанова. Вып. 99. М., 2001. 100 с.
4. Онипченко В.Г. Фитомасса альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95. Вып. 6. С. 53—62.
5. Onipchenko V.G. Study area and general description of the investigated communities // Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus (Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rihel, in Zurich) / Eds. V.G. Onipchenko, M.S. Blinnikov. Zurich, 1994. P. 6—22.
6. Чердиченко О.В. Динамика гераниево-копеечниковых лугов С.-З. Кавказа в естественных и экспериментальных условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 122 с.
7. Андреев Н.Г. Луговое хозяйство. М.: Колос, 1966. 510 с.
8. Волкова Е.В., Онипченко В.Г., Буртин А.Ю. Изучение конкуренции в альпийских фитоценозах методом пересадок участков дернины: флористическая насыщенность и биомасса побегов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104. Вып. 2. С. 21—28.
9. Айбазова Ф.У., Тиунов Н.А. Изменение биомассы растений альпийского пестроовсянищевого луга при увеличении доступности почвенных ресурсов // Комплексные исследования альпийских экосистем Тебердинского заповедника (Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника). 2004. № 21. С. 46—53.
10. Бабаян Г.Б., Рафаелян Р.К., Дадалян Г.Л. Эффективность удобрений на высокогорных пастбищах горы Арагац // Использование растительности высокогорий Советского Союза. Ставрополь, 1977. С. 5—11.
11. Работнов Т.А. Влияние минеральных удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. М.: Наука, 1973. 179 с.
12. Работнов Т.А. Экология луговых трав. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1985. 176 с.
13. 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.
14. Seastedt T.R., Vaccaro L. Plant species richness, productivity, and nitrogen and phosphorus limitations across a snowpack gradient in alpine tundra. Colorado, USA // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2001. Vol. 33. N 1. P. 100—106.
15. Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G. Experimental investigation of fertilization and irrigation effects on an Alpi-

ne heath. Northwestern Caucasus, Russia // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2005. Vol. 37. N 4. P. 602–610.

16. Герасимова М.А., Доколина Е.А., Онипченко В.Г. Изменение надземной биомассы растений альпийских ковров при увеличении доступности почвенных ресурсов // Альпийские экосистемы: структура и механизмы функционирования (Тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника). 2005. № 30. С. 35–56.

17. Hegg O., Feller U., Dahler W., Scherrer C. Long term influence of fertilization in a *Nardetum*. Phytosociology of the pasture and nutrient contents in leaves // Vegetatio. 1992. Vol. 103. N 2. P. 151–158.

18. Работнов Т.А. Луговедение. 2-е изд. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984. 176 с.

19. Трофимова Л.С., Кулаков В.А., Новиков С.А. Продуктивный и средообразующий потенциал луговых агрофитоценозов и пути его повышения // Кормопроизводство. 2008. № 9. С. 17–19.

20. Аксенова А.А., Онипченко В.Г. О возможности фенологического расхождения растений альпийских сообществ: эксперименты с одновременным затенением гераниево-копеечникового луга // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 5. С. 24–30.

21. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа: Гилем, 1998. 412 с.

22. Методические рекомендации по охране и рациональному природопользованию альпийских фитоценозов северо-западного Кавказа / Под ред. В.Г. Онипченко. Черкесск, 1989. 22 с.

23. 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.

24. Gough L., Hobbie S. Responses of moist non-acidic tundra to altered environment: productivity, biomass, and species richness // Oikos. 2003. Vol. 103. N 1. P. 204–216.

25. Theodose T.A., Bowman W.D. Nutrient availability, plant abundance, and species diversity in two alpine tundra communities // Ecology. 1997. Vol. 78. N 6. P. 1861–1872.

26. Grellmann D. Plant responses to fertilization and exclusion of grazers on an arctic tundra heath // Oikos. 2002. Vol. 98. N 2. P. 190–204.

27. Sammul M., Kull K., Oksanen L., Veromann P. Competition intensity and its importance: results of field experiments with *Anthoxanthum odoratum* // Oecologia. 2001. Vol. 125. N 1. P. 18–25.

28. Nilsson M.-C., Wardle D.A., Zackrisson O., Jaderlund A. Effects of alleviation of ecological stresses on an alpine tundra community over an eight-year period // Oikos. 2002. Vol. 97. N 1. P. 3–17.

29. Johannisson C., Hogberg P. N<sup>15</sup> abundance of soil and plants along an experimentally induced forest nitrogen supply gradient // Oecologia. 1994. Vol. 97. N 1. P. 1–12.

30. Ivanenko M.N., Onipchenko V.G. Animals and their influence on plant communities. Wild ungulates // Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus / Eds. V.G. Onipchenko, E.A. Dordrecht. Kluwer Academic Publishers, 2004. P. 303–312.

31. Алтухов М.Д. Очерк высокогорной растительности известнякового массива Трю-Ятыргварта // Тр. Кавк. гос. заповедника. 1967. № 2. С. 3–58.

32. Онипченко В.Г., Вертелина О.С., Макаров М.И. Пространственная гетерогенность высокогорных фитоценозов и свойств почвы // Почвоведение. 1998. № 6. С. 689–695.

33. Жукова Л.А. Белоус торчащий // Биологическая флора Московской области. М., 1974. № 1. С. 6–20.

34. de Graaf 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. Vol. 47. N 1. P. 89–111.

35. Herben T., Krahulec F., Kovarova M., Hadincova V. Fine scale dynamics in mountain grassland // Spatial processes in plant communities / Eds. F. Krahulec et al. Prague: Academia Prague, 1990. P. 173–184.

36. 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. 275–287.

37. Буш Е.А. О результатах научных работ Югоосетинского горно-лугового стационара БИН АН СССР // Советская ботаника. 1940. С. 11–45.

38. Алексеев Е.Б., Соколовская А.П., Пробатова Н.С. Таксономия, распространение и числа хромосом овсяниц (*Festuca* L., Poaceae) флоры СССР. 3-я секция *Festuca*: *F. tschujensis*—*F. Beckeri* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 2. С. 90–99.

39. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.

Поступила в редакцию  
24.01.12

## FERTILIZATION AND IRRIGATION EFFECTS ON THE GERANIUM-HEDYSARUM MEADOWS, NORTHWESTERN CAUCASUS, RUSSIA

E.S. Kazantseva

We investigated the response of alpine highly productive plant community to soil nutrient addition and irrigation. A 10 year experiment — including additions of calcium, phosphorus, nitrogen, phosphorus + nitrogen and irrigation — was conducted in northwestern Caucasus, Russia, at 2800 m above sea level. We found out that above-ground biomass did not change significantly. But the biomass increased by 25% in case of the treatment with calcium addition compared with the control, also the floristic richness in this treatment was not changed. Biomass of the main dominant *Geranium gymnocaulon* doubled in Ca and NP. *Campanula tridentata*, *Carum meifolium*, *Euphrasia ossica* and *Matricaria caucasica* increased in Ca; *Geranium gymnocaulon* in Ca and NP; *Gagea fistulosa* in NP; *Agrostis vinealis* in N and NP; *Carex atrata*, *Nardus stricta* in N; *Phleum alpinum* in P; *Leontodon hispidus* in irrigation treatment. Above-ground biomass of separate species



was changed due to the number or mass of shoots changing. Biomass of *Geranium gymnocaulon* was changed mainly due to the mass of shoots changing, and on the contrary *Hedysarum caucasicum* — due to the shoot number changing. Sedges had a positive response to N. Legumes had a negative response to NP, N and Ca.

**Key words:** *alpine plant, phosphorus, nitrogen, calcium, irrigation, fertilization.*

#### **Сведения об авторе**

*Казанцева Елена Сергеевна* — аспирантка кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, мл. науч. сотр. Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. Тел.: 8-916-368-14-55; e-mail: biolenok@mail.ru