ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА»

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Аксенова Александра Александровна

Взаимоотношения между сосудистыми растениями альпийских лишайниковых пустошей Северо-Западного Кавказа

Специальность 1.5.15 - Экология

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор Онипченко В.Г.

МОСКВА
2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение

Актуальность работы. Взаимоотношения между растениями в фитоценозах во многом определяют их динамику и функционирование (Работнов, 1998; Tilman, 2004). Наибольшее значение при изучении таких взаимодействий отводится экспериментальным подходам. Изучение реакции растений на удаление отдельных видов раскрывает механизмы сосуществования растений внутри сообществ. Увеличение количества семян в результате подсева входящих в состав сообщества видов дает представление о том, ограничено ли число молодых особей семенной продуктивностью этих видов, а также позволяет выявить необходимые условия для приживания их всходов. Изучение структуры фитоценоза в присутствии отдельных групп растений позволяет выявить возможное влияние таких групп на остальные виды растений.

В высокогорьях метеорологические условия могут сильно различаться между годами. Условия года влияют на всхожесть и приживание всходов изучаемых видов (Primack, 1996; van Andel, 1998). Альпийские лишайниковые пустоши демонстрируют замедленный отклик практически на любое экспериментальное воздействие. Все это указывает на необходимость многолетних наблюдений за экспериментальными участками (Ehrlen et al., 2006; Kolb, Barsch, 2010).

Степень разработанности темы исследования. При изучении взаимоотношений между растениями существует два основных подхода: непосредственные наблюдения за сопряженностью видов в сообществе и постановка экспериментов, при которых искусственно изменяется видовой состав, проводится манипулирование ресурсными и не ресурсными факторами. Экспериментальные методы для изучения естественных фитоценозов, в том числе эксперименты с удалением одного или нескольких видов растений, стали широко применяться в 70-80 годах XX века (Allen, Forman, 1976; Fowler, 1981; Jonnason, 1992; Работнов, 1998). По их результатам можно выделить различные типы связей между растениями: (1) специфичные положительные и отрицательные связи в парах видов (Iyengar et al., 2017; Adler et al., 2018); (2) связи видов внутри «гильдии», группы плотно конкурирующих между собой видов, которые могут занимать одну и ту же экологическую нишу (Blondel, 2003) и (3) «диффузная конкуренция», при которой оставшиеся в сообществе виды способны немного увеличить участие в ответ на удаление одного из видов (MacArthur, 1972; Fowler, 1981; Keddy, 1989; Moen, 1989). Долговременные эксперименты по удалению отдельных видов или групп видов цветковых растений на альпийских пустошах ранее не выполнялись.

Устойчивость популяций в естественных фитоценозах во многом зависит от семенного возобновления растений. Его успех связан, с одной стороны, с количеством и всхожестью семян, а с другой – с приживаемостью всходов. Исключительная важность количества и всхожести семян, а также приживаемости всходов для устойчивости популяций в естественных травяных сообществах была показана во многих экспериментальных работах по искусственному подсеву (Zeiter et al., 2006; Poulsen et al., 2007; Fritch et al., 2011; Myers, Harms, 2011; Hoelzie et al., 2012; Valdes, Garcia, 2013; Pinto et al., 2014). Однако, анализ данных долговременных экспериментов показывает, что влияние подсева со временем ослабевает (Ehrlen et al., 2006; Zeiter et al., 2006). На территории Северо-Западного Кавказа долговременных экспериментов с добавлением семян в естественных сообществах ранее не проводились.

Многие виды семейства бобовые (Leguminosae s.l., включая Fabaceae, Mimosaceae и Caesalpiniaceae) способны фиксировать атмосферный азот. Роль представителей семейства бобовых в качестве дополнительного источника азота широко признана в сельскохозяйственной практике (Carlsson, Huss-Danell, 2003; Ledgard, Steele, 1992; Carlsson, Huss-Danell, 2003; Ledgard, Steele, 1992; Zahran, 1999). Схожая закономерность отмечена и для природных сообществ (Gigon, 1999). В полидоминантных сообществах альпийских лишайниковых пустошей *Oxytropis kubanensis* Leskov, остролодочник кубанский (азотфиксирующий вид) и *Trifolium polyphyllum* C.A.Mey, клевер многолистный (не фиксирует атмосферный азот) являются одними из массовых видов. Однако, их влияние на структуру сообщества на данный момент не изучено.

Эколого-ценотические особенности *Vaccinium vitis-idaea* L. (брусника) хорошо изучены отечественными и зарубежными авторами (Тимошок, 2006; Pensa et al., 2010; Zamin et al., 2013; Iversen et al., 2015). В последние годы брусника увеличивает свое участие на альпийских пустошах (Elumeeva et al., 2021). Однако, нет работ, рассматривающих влияние этого вида на структуру растительных сообществ.

Объекты исследования: растительные сообщества альпийских лишайниковых пустошей и виды сосудистых растений с высоким участием в этих сообществах.

Предмет исследования: структура взаимоотношений между отдельными видами растений альпийских пустошей.

Цель работы. Изучить взаимоотношения между видами цветковых растений альпийских лишайниковых пустошей.

Задачи работы:

- проанализировать изменения численности побегов видов альпийских пустошей после удаления видов с высоким участием;
- сравнить структуру надземной фитомассы альпийских пустошей в разных вариантах эксперимента по удаления групп видов;
- определить изменения численности побегов и надземной биомассы трех вегетативно неподвижных видов после добавления семян этих видов;
- сравнить структуру надземной фитомассы внутри куртин азотфиксирующего Oxytropis kubanensis и не азотфиксирующего Trifolium polyphyllum со структурой фитомассы без этих видов бобовых;

- проанализировать структуру надземной фитомассы в сообществе альпийских пустошей в присутствии брусники Vaccinium vitis-idaea и без нее.

Научная новизна работы. Впервые для высокогорных экосистем показано, что на альпийских лишайниковых пустошах между видами растений с высоким участием в сообществе преобладают конкурентные отношения. Одновременно, эти же виды оказывают положительное влияние на виды с низким участием. Впервые для высокогорных сообществ Кавказа было показано, что увеличение количества семян для отдельных видов приводит к увеличению участия этих видов. Однако, экспериментальное ослабление конкуренции со стороны окружающих растений дает лишь временное увеличение численности, которое не сохраняется в долговременной перспективе. Также в работе впервые для высокогорных сообществ Кавказа было показано, что в присутствии азотфиксирующего *Oxytropis kubanensis* выше участие *Vaccinium vitis-idaea, Potentilla gelida* C.A.Mey и осок. Впервые было показано, что в присутствии *Vaccinium vitis-idaea,* которая в последние годы увеличивает свое участие в составе высокогорных сообществ, наблюдается пониженное участие видов бобовых и граминоидов.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные о взаимоотношениях между видами в первую очередь имеют значение для дальнейших фундаментальных экологических и фитоценотических исследований.

На основании выполненных нами исследований семенного возобновления вегетативно неподвижных видов и экспериментального изучения конкуренции могут быть разработаны рекомендации для восстановления альпийских фитоценозов после нарушений при строительстве дорог и горнолыжных курортов Кавказа.

Методология исследования. В работе были применены стандартные методы экспериментальной фитоценологии, позволяющие определить тип взаимоотношений между видами в сообществе: подсев семян и удаление отдельных видов растений или их групп (Работнов, 1998; McLelan, 1995). Для оценки влияния экспериментальных воздействий на участие отдельных видов в составе сообщества были использованы методы долговременных наблюдений на постоянных площадках с ежегодными учетами численности побегов цветковых растений (Работнов, 1972; Primack, 1996), с последующим статистическим анализом временных рядов. Изучение особенностей структуры надземной фитомассы альпийской пустоши с *Oxytropis kubanensis,* с *Trifolium polyphyllum,* с *Vaccinium vitis-idaea* использовали метод отбора укосов с площадок фиксированного размера (Работнов, 1992).

Методы работы. Основная часть исследования выполнена экспериментальными методами. Мы применили «метод истощения» при котором особи отдельных видов растений срезали на уровне почвы. Если побеги отрастали, то их удаляли еще раз (McLellan et al., 1995). Такую обработку проводили 2-3 раза за сезон в течение нескольких лет, до тех пор, пока растения не прекращали образовывать новые побеги. На экспериментальных площадках проводили ежегодные учеты численности особей оставшихся видов в течении 13 лет для эксперимента с удалением отдельных видов и 15 лет для эксперимента с удалением групп видов. После окончания эксперимента с удалением групп видов все надземные части цветковых растений со всех площадок были срезаны, также отдельно собраны мхи, лишайники и ветошь. Фитомассу по фракциям и биомассу для отдельных видов цветковых растений (здесь и далее имеется в виду надземные фитомасса и биомасса) сравнили между разными вариантами. Работа так же включает экспериментальный подсев семян доминирующих видов в ненарушенное сообщество и в сообщество с удаленными надземными частями растений оставшихся видов (Zeiter et al. 2006; Poulsen et al., 2007; Fritch et al., 2011) с дальнейшими ежегодными учетами числа особей подсеянных видов во всех возрастных состояниях в течение 15 лет. Через 22 года на всех экспериментальных площадках были срезаны все надземные части растений. Были проведены сравнения и оценена значимость различий биомассы подсеянных видов растений в разных вариантах эксперимента.

Влияние азотфиксирующего вида *Oxytropis kubanensis* и неазотфиксирующего бобового *Trifolium polyphyllum*, а также влияние эрикоидного кустарничка *Vaccinium vitis-idaea* на окружающие виды оценили, проанализировав общую биомассу и массу отдельного побега для каждого вида сосудистых растений, так же учли общую биомассу мхов, лишайников и ветоши прошлых лет. Для этого были проведены укосы на участках с бобовыми, с *Vaccinium vitis-idaea* и без них.

В рамках работы использованы современные методы статистической обработки.

Степень достоверности и апробация результатов исследования. Высокая степень достоверности обеспечивается многолетними наблюдениями на экспериментальных площадках и проверкой выявленных закономерностей современными статистическими методами.

Основные результаты работы были доложены на 10 международных и всероссийских конференциях: Международной конференции «Caucasus Mountain Forum» (Ankara, 2019); Международной научной конференции «Растительность Восточной Европы и Северной Азии» (Брянск, 2014); III Всероссийской молодежной научно-практической конференции ботаников в Новосибирске (Новосибирск, 2007); VII международной конференции (https://istina.msu.ru/collections/813733/) «Биологическое разнообразие Кавказа» (Теберда, 2005); Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2005» (Москва, 2005); VI международной конференции (https://istina.msu.ru/collections/813733/) «Биологическое разнообразие Кавказа» (Теберда, 2004); VIII молодежной конференции ботаников (Санкт-Петербург, 2004); Ежегодной конференции Британского экологического общества «British Ecological Society, Annual Meeting and AGM» (Heslington, 2002); VI молодежной конференции ботаников (Санкт-Петербург, 1997); Международной конференции «Vegetation science in retrospect and perspective» (Uppsala, 1997).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 9 работ, из них 7 статей в рецензируемых журналах из списков Web of Science, Scopus и RSCI.

Личный вклад автора. Работа является результатом оригинальных исследований. В части работы по экспериментальному удалению отдельных видов автор использовала материалы учетов В.Г. Онипченко, выполненные с 1985 по 1994 год. В последний год эксперимента (1995) учеты были проведены автором самостоятельно. Автором был разработан и выполнен эксперимент по удалению групп видов и эксперимент с добавлением семян. Для сбора полевых данных автор использовал помощь студентов Кафедры экологии и географии растений. Сбор и химический анализ почвенных образцов на участках с брусникой и без нее провели студенты Факультета почвоведения под руководством М.И. Макарова, а сбор и дальнейшая обработка данных, касающихся состава растительного сообщества, были выполнены автором этой диссертационной работы. В части работы о влиянии бобовых на структуру альпийских пустошей сбор растительного материала и почвенных образцов, а также все химические анализы собранного материала выполнены автором данной диссертации. Материалы для представленной диссертационной работы были собраны автором за 24 года (с 1995 по 2018 год). Автором были выполнены лабораторная обработка материалов, математическая обработка данных, статистическая проверка и анализ полученных результатов, а также написание статей (совместно с соавторами) и данной диссертации.

Личный вклад автора в публикации по теме диссертации: в работе [1] составил 0,25 п.л. из 1,25 п.л., в работе [2] – 0,25 п.л. из 0,75 п.л., в работе [3]

– 0,74 п.л. из 1,47 п.л., в работе [4] – 0, 5 п.л. из 0,95 п.л., в работе [5] – 0, 5 п.л. из 1,75 п.л., в работе [6] – 0,8 п.л. из 1,65 п.л., в работе [7] – 0,9 п.л. из 2,25 п.л.

Благодарности. Автор выражает благодарность профессору и научному руководителю В.Г. Онипченко за поддержку в течение многих лет работы; М.И. Макарову и Т.И. Малышеву за консультации по почвенной методологии и интерпретации результатов; Т.Г. Елумеевой за помощь в полевой части исследования и консультации по математической обработке данных; студентам и аспирантам за помощь в учетах; сотрудникам Кафедры экологии и географии растений Биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова за многочисленные консультации; руководителям Тебердинского национального парка за всестороннюю поддержку этой работы; Д.Е. Аксенову за терпение и неоценимую помощь при подготовке диссертации. Работа была частично поддержана грантом РНФ 19-14-00038.

Положения, выносимые на защиту:

1. Виды сосудистых растений с высоким участием в составе фитоценоза альпийской лишайниковой пустоши оказывают положительное влияние на многие недоминирующие виды.
2. Не отмечено увеличение участия второстепенных видов граминоидов и разнотравья на удаление доминантов, относящихся к этим же группам. Таким образом, функциональные группы граминоидов и разнотравья не образуют гильдии плотно конкурирующих между собой видов.
3. После подсева семян трех вегетативно неподвижных видов с высоким участием не изменилась надземная биомасса *Anemone speciosa*, но увеличилась биомасса *Campanula tridentata* и *Carum caucasicum*, что свидетельствует о лимитировании участия этих видов поступлением семян. Нарушения значимо не повлияли на приживание всходов в случае подсева.
4. В присутствии азотфиксирующего вида *Oxytropis kubanensis* выше наземная биомасса видов рода *Carex* и *Vaccinium vitis-idaea*. Не отмечено положительного влияния неазотфиксирующего бобового *Trifolium*

polyphyllum на окружающие виды сосудистых растений альпийских пустошей.

5. В присутствии *Vaccinium vitis-idaea* снижена надземная биомасса бобовых и граминоидов.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, списка литературы и приложений. Общий объем диссертации – 162 страницы (основной текст – 156 страницы и 3 приложения на 6 страницах), 29 рисунков, 9 таблиц. Список литературы из 251 источника, в том числе 180 на английском языке.

Так как диссертация объединяет результаты очень разных по методологии работ: долговременные эксперименты с удалением отдельных видов растений, добавление семян в сообщество, описания структуры наземной фитомассы в присутствии разных видов растений. Описание методик полевых исследований и методов математической обработки полученных данных приводится для каждой работы отдельно, в разделах «Методика» в начале каждой из глав 4, 5, 6, 7.

ГЛАВА 1. РОЛЬ ПОЛОЖИТЕЛЬНЫХ И ОТРИЦАТЕЛЬНЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В ФОРМИРОВАНИИ СООБЩЕСТВ В ЭКСТРИМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

1.1. Типы взаимоотношений между растениями в фитоценозах

Следуя В.Н. Сукачеву, все разнообразие взаимоотношений между растениями можно разделить на три типа: контактные, трансабиотические и трансбиотические (Сукачев, 1975).

Контактные или прямые взаимоотношения возникают между особями одного или разных видов растений. Прямые взаимоотношения между особями одного вида могут приводить к срастанию корней или, значительно реже побегов. Так, например, срастание стволов отмечено для *Parrotia persica* (Онипченко, 2014). Срастание корней отмечено для *Pinus resinosa* (Loehle and Jones 1990). При этом частота срастания была выше в более плотных посадках этой сосны и на более влажных почвах, по сравнению с сухими почвами.

К прямым относятся взаимоотношения между, как правило, многолетними растениями и располагающимися на них лианами и эпифитами, а также между видами-хозяевами и прикрепленными с помощью гаусторий особями паразитических или полупаразитических видов растений.

Трансбиотические взаимоотношения возникают в результате особых опосредованных взаимодействий растений друг с другом через разные живые организмы (бактерии, грибы, животные). Примером трансбиотических отношений можно считать взаимоотношения между особями разных видов растений, обитающих в одном сообществе, которые имеют разную привлекательность для фитофагов. Так, в Северной Швеции Hjalten et al. (1993) показали, что *Betula pubescens* в большей степени повреждается фитофагами, если растет вблизи *Sorbus aucuparia* и *Populus tremula*, которые хорошо поедаются фитофагами. Однако *Betula pubescens* практически не повреждается, если растет рядом с *Alnus incana*, которую фитофаги не поедают.

Трансабиотические взаимоотношения – это влияние растений друг на друга опосредовано через изменение особями этих видов условий произрастания. К трансабиотическим отношениям относят конкуренцию, аллелопатию и создание фитосреды.

Аллелопатия – это способность одних организмов влиять на другие используя специфические метаболиты, которые не имеют для них значения как источник углеродного или минерального питания. Такое влияние может быть прямое или более сложное, опосредованное, возникающее в результате образования других веществ, которые и будут прямо или косвенно воздействовать на растение. Так, полифенолы из опада *Pinus muricata* затрудняют нитрификацию и, соответственно, замедляют скорость минерализации органического азота (Paavolainen et. al., 1998; Northup et al., 1995).

Конкуренция – это состояние, которое возникает между находящимися рядом растениями, при котором какого-либо ресурса не хватает для нормального существования всех этих особей. Так, одни растения используя какие-либо ресурсы быстрее или эффективнее, могут снижать обеспечение ими других растений. Впервые такое понимание конкуренции было сформулировано Ф. Клементсом (Clements 1905).

1.2. Изучение взаимоотношений между различными компонентами фитоценозов. Экспериментальный подход.

При изучении взаимоотношений между растениями существует два основных подхода: непосредственные наблюдения за сопряженностью видов в сообществе и постановка экспериментов, при которых искусственно изменяется видовой состав, проводится манипулирование ресурсными и не ресурсными факторами. Экспериментальные методы для изучения естественных фитоценозов стали широко применяться в 70-80 годах XX века (Allen, Forman, 1976; Fowler, 1981; Jonnason, 1992; Работнов, 1998)

В результате экспериментального удаления отдельных доминирующих или некоторых других видов, показатели видового разнообразия, как правило, возрастают. Так, экспериментальное удаление одного из доминирующих злаков *Andropogon scoparius* привело к значимому увеличению локального видового богатства по сравнению с контрольными площадками (Collins et al., 2002). В Чехии на лугу с доминированием *Molinia caerulea*, в ходе 15-летнего эксперимента по удалению этого доминанта видовое разнообразие увеличивалось (Leps, 2014). Эксперименты в многовидовых сообществах показывают, что конкуренция в данных условиях скорее ведет к поддержанию разнообразия, чем к исключению видов (Aschehoug et al., 2016). Однако не всегда изъятие какого-нибудь компонента из сообщества приводит к увеличению биоразнообразия. Так, на лугах западной Монтаны экспериментальное удаление доминантов снижало видовое разнообразие (Pinto et al., 2014). Разные авторы отмечают, что при удалении отдельных видов часты случаи внедрения видов, не характерных для начального видового состава (Callaway et al., 2011; Maron, Marler, 2008).

Полного восстановления участков после экспериментальных удалений может долго не происходить (Buonopane et al., 2005). Так, в работе S.M. Munson and W.K. Lauenroth (2009) полного компенсационного восстановления надземной биомассы не произошло через 10 лет после удаления *Bouteloua gracilis*. Схожие результаты получены для лугов северной Канады (McLaren, Turkington 2010). На субальпийских лугах северной Скандинавии полного восстановления не произошло даже через 11 лет эксперимента (Gross et al., 2010). В экспериментах Bret-Harte et al., (2008) из McLaren and Turkington (2010) после удалений прежний уровень общая биомасса достигла лишь на шестой год. Полное восстановление биомассы часто происходит только после внесения удобрений (Gonzalez et al., 2019). Было показано, что в целом продолжительность влияния удаленного вида на биомассу и разногодичную изменчивость сообщества зависит от продуктивности этого сообщества. В менее продуктивных сообществах влияние прослеживалось дольше, а изменчивость выражена меньше (Kardol et al., 2018).

Накоплено много свидетельств существования не одинаковых отношений внутри пар видов. То есть вид А способствует росту и развитию вида В, но вид В отрицательно влияет на вид А. Так, в работе Iyu et al. (2017) в Транс Гималаях (Индия) было показано положительное влияние кустарника *Caragana versicolor* на участие злаков и высокорослых видов разнотравья. Экспериментальное удаление этих трав вблизи кустов *Caragana versicolor* увеличило образование цветков на карагане на 42%, что, по мнению авторов, является свидетельством конкурентного влияния трав на кустарник. Удаление злаков отрицательно сказывается на приживаемости молодых особей *Artemisia tripartita* в полынной степи США (Adler et al., 2018), в то время как удаление полыни положительно сказалось на росте злаков. На субальпийском лугу восточного Тибета (Michalet et al., 2015) среди 43 видов граминоиды оказывали положительное влияние на 15 видов разнотравья, а на 9 видов – отрицательное. Кустарники отрицательно влияли на 11 видов разнотравья и положительно на 4 вида злаков. Авторы заключили, что сообщества – это наборы скрытых отношений, формирующих структуру сообщества. В другой работе E.T Aschehoug et al. (2016) на основе анализа публикаций авторы делают вывод, что в целом эксперименты по парной конкуренции между видами не всегда предсказывают исход конкуренции в многовидовых природных сообществах. Во многих работах было показано, что экспериментальное уменьшение участия одного вида не приводит к увеличению участия какого-то конкретного вида в ответ на это воздействие. Часто мы наблюдаем не специфическую реакцию оставшихся видов. Такое явление было названо "диффузной конкуренцией" (MacArthur, 1972).

Многие исследователи ставили перед собой задачу выяснить, есть ли зависимость между филогенией и принадлежностью к функциональной группе у удаляемого вида и видов, реагирующих на такое исключение из сообщества. Так, Lyu et al. (2017) работавшие на альпийских лугах в Тибете и искавшие зависимость между систематическим положением удаляемых видов и систематическим положением видов, реагирующих на такое удаление, таких связей не выявили. Авторы обращают внимание на то, что при низком функциональном разнообразии сообществ в них преобладают конкурентные взаимоотношения, а при высоком – положительные (Lyu et al., 2017).

В полидоминантных сообществах часто несколько видов одинаково реагируют на экспериментальное воздействие. Такие группы могут быть образованы видами близких систематических групп, например, бобовые, граминоиды – однодольные с узкими листьями (злаки, осоки, ситниковые), или морфологическими группами - кустарники, или видами с близкими морфологическими признаками, например, одинаковые по высоте растения. (Adler et al., 2018). Fowler (1981) выявила разделение растений лугов северной Каролины на две временные гильдии: виды холодного и виды теплого сезонов. Конкуренция между растениями этих гильдий наблюдается только в переходный между сезонами период времени.

В работе Blondel (2003) обсуждает вопрос о связях между растениями внутри функциональной группы и гильдии, в которой виды конкурируют друг с другом за один и тот же ресурс из-за схожих потребностей обусловленной, например, морфологическим сходством. Автор обращает внимание на важность понимания являются ли члены одной функциональной группы партнерами или конкурирентами в данном фитоценозе.

В ряде работ исследователи отмечают, что граминоиды (злаки и осоки) имеют большее влияние на остальные виды, чем наоборот. Это было показано для степей Монголии (Pan et al., 2016); лугов северной Канады (Gonzalez et al., 2019), субальпийских лугов США (Cross, Harte, 2007). Так, McLaren and Turkington (2010) отмечают, что граминоиды оказывают наибольшее влияние на проникновение света под полог, влажность почвы и содержание элементов минерального питания (ЭМП). Для лугов северной Канады было показано, что удаление граминоидов не компенсировалось увеличением биомассы других групп видов (бобовые и не бобовое разнотравье). Только граминоиды могли частично компенсировать удаление видов бобовых и разнотравья (McLaren, Turkington, 2010).

При удалении отдельных видов многие авторы отмечают заметное сокращение покрытия ветоши (Munson, Lauenroth, 2009). Отдельное исследование по скорости разложения ветоши трех видов *Calluna vulgaris, Eriophorum vaginatum, Hypnum jutlandicum* на болотах показало, что удаление видов оказывает большее влияние на увеличение скорости разложения, чем повышение температуры. Авторы отмечают, что скорость так же зависела от видовой принадлежности разлагающейся ветоши.

Изменение условий окружающей среды (изменение температуры, режима освещения, увеличение поступления элементов минерального питания и воды) может влиять на интенсивность конкурентных отношений. Так, увеличение поступления воды усиливало конкурентноспособность доминантного полукустарничка *Artemisia sacrorum* Ledeb в степных сообществах северо-западного Китая (Su et al., 2019). А уменьшение поступления воды в засушливые годы, в которые была проведена экспериментальная работа по удалению *Artemisia rothrockii* в Белых горах в США, привело к тому, что увеличилось участие оставшихся не доминирующих видов (Kopp, Cleland, 2018). Отрицательной или положительной будет реакция окружающих растений, зависело от влияния удаленного вида на влажность почвы (Gross et al., 2010). При удалении соседних растений на субальпийском лугу в Казбеги *Agrostis planifolia* увеличивала долю увядающих от засухи листьев почти в два раза по сравнению с контролем (Kikvidze et al., 2001).

То, что увеличение богатства почвы может усиливать общий эффект от конкуренции, было отмечено во многих экспериментальных работах, включающих не только удаление отдельных видов растений из сообществ, но и внесение ЭМП (Sammul et al., 2000). Это подтвердили в своей обзорной работе L.P Kiaer et al. (2013). На основе 38 экспериментальных работ было продемонстрировано, что конкуренция снижала биомассу растений в среднем на 55%, а виды разнотравья были более чувствительны к конкуренции, чем злаки и бобовые.

Скорость, с которой отдельные виды увеличивали свое участие, зависела от филогенетических и морфологических свойств растений. В работе S.M. Munson and W.K. Lauenroth (2009) было показано, что однолетники и двулетники быстрее, чем многолетние растения, увеличивают свою численность.

Накоплено много свидетельств того, что чем в более жестких условиях окружающей среды находится сообщество, тем чаще между особями разных видов внутри этого сообщества встречаются положительные отношения. В таких работах наблюдали снижение выживаемости особей одного вида при удалении другого. Так, в антарктической тундре особи *Colobanthus quitensis* были крупнее вблизи дерновин *Deschampsia antarctica*, а при удалении щучки их рост, выживаемость и фитохимическая активность были существенно ниже (Cavieres et al., 2018).

Много работ по изучению конкурентных отношений методом удаления отдельных видов, в которых экспериментальные участки были расположены по градиенту изменения условий, было проведено в горах: в Колорадо (Chardon et al., 2019), в юго-западном Орегоне (Copeland, Harrison, 2017), в Швейцарских Альпах (Wheeler et al., 2015), в северной Норвегии (Olofsson, 2004).

В обзорной работе R.W. Brooker (2010) отмечает, что в целом, в экспериментах, проведенных в высокогорьях, реакция изучаемого вида на удаление соседних растений зависит от высотного распределения этого вида. Если удаление проведено на высотах ниже среднего распространения рассматриваемого вида, то его биомасса увеличивается, что свидетельствует о конкуренции с окружающими растениями. Если эксперимент проводится на больших высотах, то удаление чаще приводит к снижению биомассы изучаемого вида, что может указывать на наличие благоприятных отношений между видами. В серии экспериментов в различных горных системах авторы показывают, что на низких высотах преобладают конкурентные отношения между растениями, а на больших высотах с выраженным абиотическим стрессом среди растений доминируют положительные отношения. Во всех случаях в холодных местообитаниях положительные отношения более важны, а в теплых преобладает конкуренция. На больших высотах не показано увеличения биомассы ни одного вида в ответ на удаление соседей. Роль полового размножения также уменьшалась (Callaway et al., 2002; Choler et al., 2001). Однако Michalet et al. (2014) показали, что такая закономерность характерна только для гумидных высокогорий. Для Средиземноморских регионов было показано, что в целом конкуренция не имеет такого большого значения, а роль благоприятствования увеличивается с уменьшением высоты.

В экспериментах по исключению видов из сообщества, очень важным является то, каким образом вид удаляется из фитоценоза. Существует два основных подхода: неоднократное срезание наземных частей (метод истощения) и вырывание растений с корнями и корневищами. Не будет ли сам процесс удаления вызывать побочные эффекты и артефакты? Этой проблеме посвящена работа McLellan et al., (1995). Авторы пишут о том, что изучение конкуренции в естественных экосистемах страдает от методологических недостатков. Сам способ удаления отдельных видов из сообщества может оказать сильное влияние на численность побегов оставшихся видов. Доказывая это, исследователи провели два эксперимента, в ходе которых было показано, что удаление растения вместе с корнями будет вызывать нарушение почвы и, как следствие возможное нарушение микоризации растений, которое приведет к возникновению артефакта в опытах. Поэтому, метод удаления путем обрезки верхних частей растений является в настоящее время методически более предпочтительным. Именно такой метод удаления отдельных видов или групп растений использован в большинстве рассмотренных нами работ.

Среди большого числа работ, посвященных экспериментальному изучению взаимоотношений между растениями в естественных фитоценозах, долговременных экспериментальных работ в высокогорных сообществах не много. Экспериментальному изучению взаимоотношений между видами растений альпийских пустошей посвящена глава 4.

1.3. Влияние различных факторов на успешность семенного возобновления в травяных сообществах

Устойчивость популяций в естественных фитоценозах во многом зависит от семенного возобновления растений. Его успех связан, с одной стороны, с количеством и всхожестью семян, а с другой – с приживаемостью всходов (Zeiter et al., 2006). Под семенным лимитированием исследователи понимают увеличение численности популяции вида вслед за добавлением семян в сообщество. Добавление семян уже присутствующих в сообществе видов может привести к увеличению их участия и показать, ограничено присутствие того или иного вида семенной продуктивностью или нет. Исключительная важность этого фактора в естественных травяных сообществах показана во многих экспериментальных работах по искусственному подсеву (Zeiter et al., 2006; Fritch et al., 2011; Myers, Harms, 2011; Hoelzie et al., 2012; Valdes, Garcia, 2013; Pinto et al., 2014). Есть данные о том, что в естественных и близких к естественным сообществам, до 50% видов могут быть лимитированы поступлением семян (Poulsen et al., 2007). В то же время добавление семян отсутствующих в сообществе видов показывает, насколько в данных условиях присутствие вида ограничено доступностью семян. Так, проанализировав 62 экспериментальных работы, Myers and Harms (2009) показали, что после подсевов видовое разнообразие увеличивается в 70% случаев. Однако многие авторы отмечали, что число приживших растений зависит не только от присутствия достаточного количества семян в сообществе, но и от наличия особых условий, подходящих для их прорастания и дальнейшего развития всходов. То есть для того, чтобы всходы выжили и выросли, зачастую нужны специальные условия, отличающиеся от тех, в которых растут взрослые особи, входящие в состав данного фитоценоза. В сомкнутых травяных сообществах к таким условиям, например, относится наличие небольших нарушенных участков (Olofsson, Shams, 2007; Hoelzie et al., 2012). Возникновение таких участков в природе происходит благодаря деятельности копытных животных, грызунов, эрозионным процессам, и т.д. Так, на альпийских коврах в финской Лапландии проведен двухлетний эксперимент с подсевом семян 14 видов местных растений в вариантах с удалением и без удаления надземной биомассы растений. Как подсев, так и удаление биомассы, увеличивали число всходов и общее видовое разнообразие. Приживание всходов было отрицательно скоррелировано с надземной биомассой сообщества. Авторы доказывают то, что в этих травяных сообществах численность прижившихся всходов лимитирована наличием нарушенных микроучастков и потоком диаспор. В этой работе авторы делают вывод, что естественный выпас улучшает колонизацию участков и дальнейшее развитие всходов (Eskelinen, Virtanen, 2005). Ослабление конкурентного давления на молодые растения, появившиеся из семян, со стороны окружающих взрослых растений - зачастую необходимое условие успешного семенного возобновления в травяных фитоценозах (Olofsson, Shams, 2007; Eskelinen, 2010; Klanderud, 2010). Так, в экспериментальной работе по подсеву семян 7 видов разнотравья к посадкам *Festuca rupicola* разной плотности показано негативное влияние этого злака на прорастание семян, выживание и рост всходов (Partzsch et al., 2018). Для дальнейшего развития молодых растений необходимы особые условия: с одной стороны, молодые, еще не окрепшие растения не должны испытывать чрезмерное влияние со стороны окружающих растений, с другой должны быть защищены от неблагоприятных факторов окружающей среды. Так, исследовали зарастание искусственных открытых участков почвы в высокогорных луговых сообществах Альп показали, что численность всходов была значимо выше на нарушенных участках лугов по сравнению с ненарушенными, но приживаемость всходов была значимо выше по краям таких нарушений по сравнению с их центральными частями экспериментальных участков (Cichini et al., 2011). В целом, для успешного семенного размножения в продуктивных травяных сообществах важнее ослабление конкуренции со стороны окружения, а в сообществах, развивающихся в жестких климатических условиях, важнее наличие особых защищенных микроучастков (Körner, 1999). Проверке этой гипотезы посвящена работа Henry et al. (2004). Трехлетний эксперимент проведен в раннесукцессионном сообществе многолетников. В нем подсеяли 30 видов растений при внесении разных концентраций азотных удобрений. Было показано, что, подсев семян увеличил количество проростков на всех уровнях трофности почвы, но, при увеличении богатства почвы уменьшается число проростков, перешедших во взрослое состояние (Henry et al., 2004). Исследована подверженность низкопродуктивного лугового сообщества в Мичигане внедрению видов при внесении удобрений. Авторами был произведен искусственный подсев 46 видов аборигенных и заносных видов. В отсутствии дополнительных ресурсов приживались только аборигенные виды, подсев увеличивал флористическое разнообразие (Gross et al., 2005).

Clarke et al., (2007) проанализировали данные публикаций работ по экспериментальным подсевам семян. Показано, что в большинстве случаев подсев семян увеличивает число всходов, но приживаемость этих всходов низкая. Авторы считают, что это свидетельствует о более сильной роли лимитирования приживаемостью, а не количеством поступивших семян. Авторы утверждают, что семенное лимитирование сильнее выражено для крупносемянных видов, растений нарушенных местообитаний и видов, не образующих долговременный семенной банк. Однако этот анализ проведен для экспериментов, длившихся один год (Clarke et al., 2007). На основании анализа опубликованных данных была проверена гипотеза, что успех крупносемянных видов при подсеве выше, чем мелкосемянных. Moles and Westoby (2002) на большом массиве данных и отдельно на экспериментах по подсеву показали наличие положительной корреляции между массой семени и вероятностью приживания вида, однако только для экспериментов, продолжавшихся не более года. Для долговременных экспериментов такой корреляции не наблюдается (Moles, Westoby, 2002). Анализ более долговременных экспериментов показывает, что влияние подсева со временем ослабевает (Ehrlen et al., 2006).

Высокогорные травяные сообщества развиваются в условиях высокой инсоляции, больших перепадов температур в течение суток, постоянном перепаде влажности и высокой ветровой нагрузке. Кроме этого, низкая скорость минерализации и небольшая мощность почвенного горизонта приводит к дефициту элементов минерального питания (Körner, 1999). В суровых условиях высокогорий успешность семенного возобновления в большей степени, чем в высокопродуктивных травяных сообществах, зависит от благоприятных условий прорастания семян и приживания всходов. Согласно распространенной в настоящее время парадигме, при ухудшающихся условиях окружающей среды роль положительных взаимоотношений между растениями в сообществах возрастает. Таким образом, для успешного семенного возобновления в высокогорных сообществах необходимы особые защищенные микроучастки с более мягкими условиями и не менее важны положительные связи с отдельными видами, которые были бы "растениями-няньками" и создавали особые условия для развивающихся молодых растений (Callaway et al., 2002).

Иссушение почвы под всходами является важным ограничивающим фактором на пути развития всходов в высокогорных сообществах (Foster, Dickson, 2004). Так, в Южной Норвегии в четырехлетнем эксперименте с подсевом семян 27 видов растений в альпийское сообщество, было показано, что приживаемость всходов положительно связана с почвенной влагой. (Klanderud, Totland, 2007). Схожие результаты были получены в экспериментальной работе на лугах Швейцарии, в которой приживаемость всходов 22 видов растений была значительно выше на участках с наименьшим водным дефицитом (Zeiter et al., 2006). Многие авторы отмечают, что растения с подушковидной жизненной формой часто могут выступать в роли растений-нянек для высокогорных растений. Так была изучена приживаемость всходов двух аборигенных и одного заносного вида в подушках *Laretia acaulis* и *Azorella monantha* в высокогорьях Чилийских Анд. Показано лучшее развитие и приживаемость всходов всех видов внутри подушек, чем вне их. Авторы показали, что такая жизненная форма растений сглаживает колебания температуры и увеличивает почвенную влажность и пришли к выводу о том, что важным фактором гибели растений на открытых участках является иссушение (Cavieres et al., 2007). Отметим, что лишайники, которые в высокогорных сообществах могут иметь заметное участие, так же могут уменьшать колебания температуры на уровне почвы и сохранять почвенную влагу, влияя на всхожесть семян и приживаемость всходов. Так, в экспериментальной работе по подсеву семян 10 видов растений на голую почву и на почву с лишайниковым покровом было показано что, если мощность покрова небольшая (до 6,5 см), семена прорастают лучше, чем на открытых местообитаниях (Nystuen et al., 2019). В настоящее время накоплена информация о том, что низкие температуры могут ограничивать семенное возобновление растений в горах. Например, в эксперименте по подсеву семян и одновременному повышению температуры в альпийских сообществах Норвегии было показано, что численность всходов и ювенильных особей значительно увеличивается. Хотя, конечно, впоследствии наблюдалась повышенная смертность среди взрослых растений (Olsen, Klanderud, 2014).

В высокогорьях метеорологические условия могут сильно различаться между годами. В работе Primack (1996) рекомендуется для успешного внедрения в состав сообщества нужного вида производить его подсев в течение нескольких лет, которые отличаются по метеорологическим условиям, поскольку погода конкретного года может быть не благоприятной для успешного приживания всходов рассматриваемого вида (van Andel, 1998). Наблюдения за участками экспериментальных подсевов необходимо проводить на протяжении нескольких лет, так как со временем влияние подсева может ослабевать. К такому выводу пришли многие авторы экспериментальных работ, выполненных в высокогорьях (Ehrlen et al., 2006; Kolb, Barsch, 2010).

В состав альпийских лишайниковых пустошей на территории Тебердинского национального парка входят три неклональных многолетника с высоким участием в сообществе: *Anemone speciosa* Adams ex G.Pritz. (ветреница видная), *Campanula tridentata* Schreb. (колокольчик трехзубый) и *Carum caucasicum* (Bieb.) Boiss. (тмин кавказский). В работе О.А. Логвиненко и В.Г. Онипченко (1999) были изучены разные показатели семенного размножения этих растений на горе Малая Хатипара. Семенная продуктивность этих видов в наших сообществах составляет в среднем - для *Anemone speciosa* 120 семян в год на м^2, *Campanula tridentata* - 711, а *Carum caucasicum* - 734 (табл. 1.1.).

Таблица 1.1. Семенная продуктивность трех видов альпийской лишайниковой пустоши (N – число лет наблюдений, X – среднее по годам значение, Std – стандартное отклонение, CV – коэффициент вариации (%). По данным Логвиненко, Ониченко (1999).

Виды	Семенная продуктивность на побег				Численность побегов на м^2			Урожай семян, шт/м^2		
	N	X	Std	CV	X	Std	CV	X	Std	CV
Anemone speciosa	7	6,8	6	89	15,5	12,6	81	120	165	137
Campanula tridentata	7	28,4	12,1	43	22,3	14,3	64	711	658	92
Carum caucasicum	6	38,9	15,4	40	17,6	4,8	27	737	495	67

Свежесобранные семена растений альпийских пустошей имеют низкую всхожесть (Аджиев и др, 2006; 2012). Возможно, это адаптация к условиям короткого вегетационного периода, так как проросшие осенью семена скорее всего не смогут пережить зиму (Аджиев и др, 2006, 2011; Baskin and Baskin 1998; Работнов, 1993). Так же было показано, что максимальную всхожесть растения альпийских пустошей демонстрируют после одной перезимовки семян на поверхности почвы. Это согласуется с данными о повышенной всхожести семян сразу после схода снега у высокогорных растений Альп

(Körner, 1999). Среди видов альпийских пустошей только один вид – *Carex umbrosa* продемонстрировала относительно высокую всхожесть в 24% после 5 лет хранения семян (Аджиев и др, 2006; 2011).

По нашим многолетним наблюдениям численность всходов и ювенильных особей этих видов на альпийских пустошах не велика. Повлияет ли увеличение колличества семян на число всходов и участие подсеваемых видов в сообществе? Какие факторы влияют на появление всходов и дальнейшее их приживание в сообществе альпийских лишайниковых пустошей? Повлияет ли наличие нарушенных участков на всхожесть семян и приживаемость всходов? Для того чтобы найти ответы на эти вопросы мы выполнили экспериментальную работу, в которой добавили семена *Anemone speciosa*, *Campanula tridentata* и *Carum caucasicum* в сообщество альпийских лишайниковых пустошей (Глава 5).

1.4. Роль бобовых в формировании структуры высокогорных сообществ

В растительных сообществах на почвах с низким содержанием элементов минерального питания растения, содержащие симбиотические азотфиксирующие ризобиальные бактерии, часто считаются ключевыми видами (Anderson et al., 2004; Munzbergova, Ward, 2002). Их способность обогащать почву азотом, особенно важна на ранних стадиях сукцессии. В таких местообитаниях симбиотическая азотфиксация может быть основным источником почвенного азота (Vitousekand, Howarth, 1991; Chapin, Korner ,1994;). Однако в более поздних сукцессионных сообществах растений, где азот может повторно использоваться в растениях, симбиотическая фиксация также может вносить существенный вклад в доступность азота в почве (Cleveland et al. 1999; Montesinos-Navarro et al., 2016).

Многие виды семейства бобовые (Leguminosae s.l., включая Fabaceae, Mimosaceae и Caesalpiniaceae) обладают способностью фиксировать атмосферный азот. Роль представителей семейства бобовых как источника азота в экосистеме широко признана, особенно в сельскохозяйственной практике (Carlsson, Huss-Danell, 2003; Zahran, 1999;). Схожая закономерность отмечена и для природных сообществ. Так, наблюдения в высокогорьях Северной Америки и Альп показали, что присутствие в сообществах видов рода *Trifolium* положительно влияет на окружающие растения (Gigon 1999; Ledgard, Steele, 1992).

Роль видов *Leguminosae* s.l. в экосистеме не ограничивается увеличением доступного азота в почве. Показано, что многие азотфиксирующие виды бобовых из-за присущего им высокого уровня потребления фосфора (Power et al., 2010; Vitousek et al., 2002) могут снижать содержание доступных форм этого элемента для других видов растений (Thomas, Bowman, 1998). Так, в Скалистых горах Северной Америки азотфиксирующий вид *Trifolium dasyphyllum* оказывает большое влияние на содержание элементов минерального питания. В почве под куртинами клевера содержание доступного азота было вдвое выше, чем на окружающей территории, а доступного фосфора на 27% меньше. Внутри куртин клевера биомасса злаков была более чем в два раза ниже, а биомасса разнотравья выше, чем в окружающих сообществах лугов. Авторы делают вывод о большом влиянии клевера на структуру и продукцию сухих альпийских лугов.

Представители семейства бобовые могут подавлять рост особей соседствующих видов за счет аллелопатического влияния на них (Power et al., 2010; Carlsen, Fomsgaard, 2008; Newman, Rovira, 1975), подавлять прорастание семян и уменьшать приживаемость всходов других видов (Walker, Vitousek, 1991).

Более того, формирующие плотные куртины травянистые бобовые могут уменьшить доступность света и воды для остальных растений (Jacot et al., 2005).

На бедных почвах микоризный симбиоз также играет важную роль в обеспечении элементами минерального питания растений (Aerts, 1997; Michelsen et al., 1996). Так в арктической тундре 61–86% азота может поступать в растения через различные формы микоризы, наиболее значимой из которых является эрикоидная (Hobbie, Hobbie, 2006). Арбускулярные микоризные грибы способны переносить азот из различных источников в растения (Leigh et al., 2009; Govindarajulu et al., 2005; Azcon et al., 2001; Hawkins et al., 2000). Такой перенос был показан и между растениями Moyer-Henry et al. 2006; Johansen and Jensen 1996; Morris and Wood 1989). Было показано, что, значительные количества азота может передаваться от азотфиксирующих растений к не фиксирующим азот растениям через арбускулярную микоризу (Jalonen et al. 2009; Bethlenfalvay et al. 1991; Havstead et al. 1988).

Экосистема альпийской тундры – это холодная, сухая и бедная азотом среда, в которой положительные взаимодействия и конкуренция между растениями играют важную роль в формировании структуры сообщества (Callaway et al, 2002). Симбиотическая фиксация азота травянистыми бобовыми может быть в этих фитоценозах важным источником азота (Jacot et al. 2000; Thomas, Bowman 1998). В работе, проведенной Jacot et al. (2000) на пастбищах в альпийских тундрах было показано, что, количество азота, зафиксированного бобовыми (от 100 до 500 мг/м^2 в год), сопоставимо со скоростью чистой минерализации азота в альпийских сообществах. Азотфиксирующие бобовые растения оказывают сильное влияние на структуру и состав альпийских и тундровых сообществ за счет положительного и отрицательного воздействия на остальные виды, входящие в состав этих сообществ (Gigon 1999; Jacot et al. 2005).

В полидоминантных сообществах альпийских лишайниковых пустошей Тебердинского государственного заповедника *Oxytropis kubanensis* Leskov и *Trifolium polyphyllum* C.A.Mey являются одними из доминирующих видов. *Trifolium polyphyllum* - травянистый поликарпик, розеточный, вегетативно умеренно подвижный, корневищно-стержнекорневой гемикриптофит. Анализ корневой системы *Trifolium polyphyllum* показал практическое отсутствие клубеньков. Лишь в редких случаях были обнаружены мелкие сероватые клубеньки, что свидетельствует об отсутствии или крайне слабой выраженности процессов азотфиксации (рис. 1.1). Вид способен к вегетативному разрастанию. На альпийских пустошах образует куртины площадью от 0.01 до 3 м^2. Клубеньки *Oxytropis kubanensis* содержат азотфиксирующие бактерии. *Oxytropis kubanensis* образует плотные куртины площадью от 0.01 до 0.05 м^2.

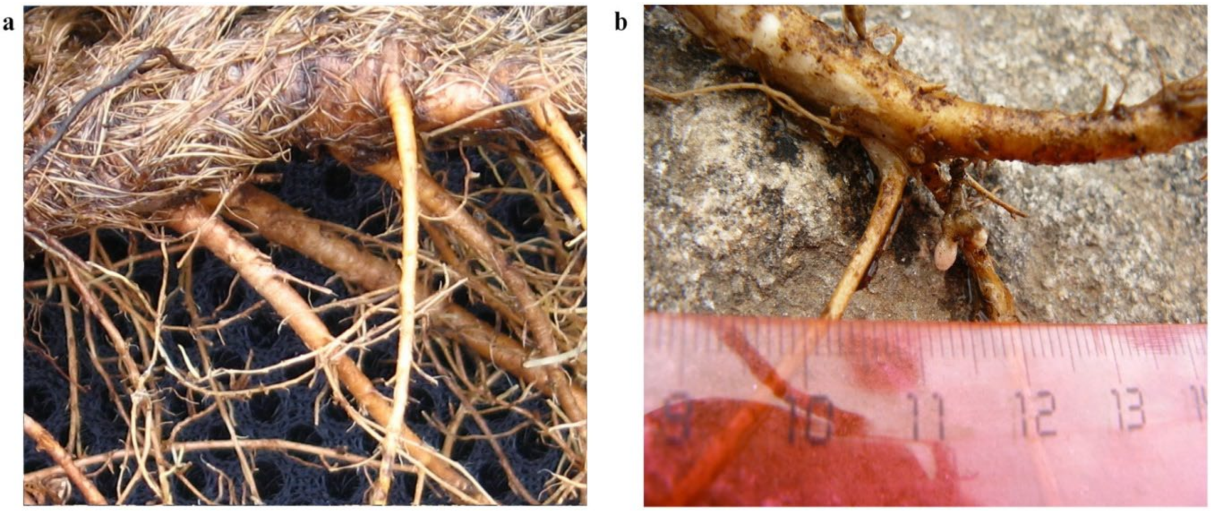

Рисунок 1.1 Корни бобовых растений альпийских пустошей: (a) *Trifolium polyphyllum* C.A.Mey, без азотфиксирующих клубеньков и (b) *Oxytropis kubanensis* Leskov, с азотфиксирующими клубеньками. Фото Н.А.Судзиловской.

Отличается ли структура альпийских лишайниковых пустошей внутри куртин азотфиксирующего *Oxytropis kubanensis* от структуры сообщества внутри неазотфиксирующего *Trifolium polyphyllum* и от структуры альпийской пустоши без этих бобовых растений? Изучению этих вопросов посвящена Глава 6.

1.5. Эколого-ценотические особенности *Vaccinium vitis-idaea*

Брусника обладает ареалом голарктического типа (Braun-Blanquet, 1926 в Тимошок, 2006). *Vaccinium vitis-idaea* – это настоящий вегетативно подвижный кустарничек с полностью одревесневающими удлинёнными побегами. Подземные части *Vaccinium vitis-idaea* представлены длинными, тонкими, шнуровидными, горизонтальными гипогеогенными корневищами диаметром от 1,5 до 2,5 мм (Серебряков, 1962). Максимальная глубина проникновения корней 5-10 см. Отношение подземной биомассы к надземной 1-4 (Iversen et al., 2015).

Исследования Е.Е. Тимошок (2006) показали, что, во всех изученных сообществах брусника сохраняет связь между парциальными кустами в течении десятков лет. И.Г. Серебряков (1962) и А.К. Авдошенко (1949) предположили, что продолжительность жизни колоний *Vaccinium vitis-idaea* составляет 90-120 лет. Вегетативное размножение *Vaccinium vitis-idaea*, по мнению М.В. Сеняниновой-Корчагиной (1967), происходит только в результате старческой партикуляции. Все подземные части этого растения находятся в подстилке и верхнем горизонте почвы. В целом, жизненная форма *Vaccinium vitis-idaea* во всех местообитаниях и во всех экологических условиях консервативна (Тимошок, 2006).

Брусника – вечнозеленое растение. Продолжительность жизни листьев у нее отличается в разных частях ареала и находится в пределах от двух до четырех лет. Так, Karlsson (1992) отметил, что продолжительность жизни листьев *Vaccinium vitis-idaea* в Австрийских Альпах 2,1-3,1 года, в южной Швеции 2,0-2,3, а в северной Скандинавии достигает 2,8-3,8 года. В этой же работе автор сравнил растения с разных склонов в Альпах и показал, что длительность жизни листьев на северном склоне была на 0.6-1.1 сезона больше, чем на южном. Pensa H. et al., (2010) приводит схожие данные по продолжительности жизни листьев *Vaccinium vitis-idaea* для лесов северной Европы. Он так же отмечает отрицательную корреляцию продолжительности жизни листьев брусники с повышением среднегодовой температуры.

По наблюдениям в Шведской Лапландии *Vaccinium vitis-idaea* – позднецветущий вид, который в основном опыляется шмелями (Bergman et al., 1996). То, что цветки брусники посещаются шмелями *Bombus alpinus* в тундрах северной Швеции в начале августа, когда большинство других растений уже отцвело, отмечает и Stenstrom and Bergman (1998). Брусника относительно позднецветущий (середина июля) вид и в горах Японии (Kudo, 2002).

Брусника образует эрикоидную микоризу, которую отмечают многие авторы в разных растительных сообществах в самых разных частях ее ареала (Michelsen et al., 1998; Iversen et al., 2015). Изучение интенсивности микоризной инфекции на разных высотах в горах северо-западной Финляндии показало, что, *Vaccinium vitis-idaea* L. на всех высотах 600, 700, 800 и 900 м имела среднюю степень микоризной инфекции (Vare et al., 1997).

Многими авторами отмечено, что *Vaccinium vitis-idaea* практически не образует семенной банк в почве. Так, на альпийской силикатной осыпи в окрестностях Иннсбрука он составил всего 4 ± 4 семян на м^2 (Diemer, Prock, 1993). В субарктических сообществах в Финляндии так же отмечено низкое содержание семян (5 шт/м^2.) в семенном банке (Welling et al., 2004). Не отмечено участия брусники и в сложении семенных банков растительных сообществ Шотландии (Miller, Cummin, 2003). Некоторые авторы отмечают, что в природных сообществах молодая брусника, появившаяся из семян, все же встречается, но крайне редко (Graae et al., 2011).

Брусника редко повреждается фитофагами. Такая закономерность отмечена для тундр северной части Норвегии, где *Vaccinium vitis-idaea* не поедалась полевкой *Clethrionomys rufocanus* (Hamback, Ekerholm, 1997). В экспериментальной работе по огораживанию участка тундрового растительного сообщества от стравливания северным оленем в Северной Норвегии было показано, что *Vaccinium vitis-idaea* не изменила своего участия. Авторы делают вывод о том, что она не поедается северным оленем (Brathen et al., 2001). Однако в экспериментальной работе Zamin et al. (2013) показали, что огораживание участков тундровых сообществ в Канаде все-таки приводит к увеличению биомассы *Vaccinium vitis-idaea*. Однако отмечают, что если олени и поедают бруснику, то в небольшом количестве. Среди основных возможных причин, вызывающих увеличение биомассы брусники на огороженных от оленей участках, авторы рассматривают отсутствие негативного влияния вытаптывания.

В экспериментальной работе на севере Финляндии Saarinen et al. (2016) показали, что *Vaccinium vitis-idaea* обладает высокой фотосинтетической активностью под снегом. Так. в марте, подснежный фотосинтез компенсировал до 80% дыхания кустиков брусники, а снижение мощности снежного покрова не вызвало морозных повреждений у этого растения.

В работе McKane et al. (2002) с использованием изотопного состава азота (δ^{15}N) исследовано расхождение экологических ниш у тундровых растений Аляски по времени, глубине и химической форме потребляемого азота. Было показано, что особи *Vaccinium vitis-idaea* использовали азот преимущественно в виде глицина и солей аммония. Брусника потребляла эти формы раньше в вегетационном периоде и из более поверхностных горизонтов почвы, чем остальные растения входящие в состав сообщества.

Yano et al. (2010) исследовали содержание δ^{15}N в почвах арктических почв на Аляске для изучения микоризного поступления азота. Было показано, что в целом листовой азот сильно обеднен δ^{15}N у растений с эрикоидной и эктомикоризой (δ^{15}N = -8 - -3‰) в сравнении с общим азотом почвы и неорганическим азотом в поровой воде (δ^{15}N = -1 - +1‰). Среди изученных видов *Vaccinium vitis-idaea* была наиболее обеднена ^{15}N (среднее δ^{15}N = -6,0‰), что примерно соответствует δ^{15}N гидролизируемому пулу аминокислот.

Vaccinium vitis-idaea является индикатором низкой нитрификации и низкого содержания нитратов для листопадных лесов Швеции (Falkengren-Grerup, Schottelndreier, 2004)

На субальпийских пустошах в Северной Италии было показано, что участие *Vaccinium vitis-idaea* в сообществе ограничено доступным азотом. Авторы так же отмечают, что брусника не проявляла признаков водного дефицита (Gerdol et al., 2004).

Е.Е. Тимошок (2006) пишет, что Grevillius and Kirchner (1923) для Средней Европы бруснику относили к среднексерофильным видам. В работе Т.П. Баландиной и М.Г. Вахрамеевой (1978), было показано, что в европейской части России брусника имеет чрезвычайно широкую экологическую амплитуду, в первую очередь по отношению к влаге. Брусника регулярно встречается как в сухих, так и а сырых местообитаниях. Т.П. Баландина и М.Г. Вахрамеева (1978) показали, что брусника не требовательна в отношении почв. Она была отмечена на почвах разного гранулометрического состава. Так же брусника может расти на голых скалах и каменистых склонах (Розанова, 1934). По данным Т.П. Баландиной и М.Г. Вахрамеевой (1978), наиболее обильна брусника при ступенях богатства почвы от 1 до 7 (по шкале Элленберга это, от олиго- до мезотрофных почв). Эти авторы считают, что брусника требовательна по отношению к свету. Она предпочитает открытые пространства или светлые леса, но может встречаться и в тенистых местах (по шкале Элленберга это полутеневой вид). Брусника – чрезвычайно холодостойкий вид. Она входит в состав арктических сообществ (Солоневич, 1956). Так же брусника отмечена в Альпах до 3040 м.н.у.м. (Braun-Blanquet, 1975). В сибирском фрагменте ее ареала Е.Е. Тимошок (2006) отмечает, что брусника также, как в пределах европейского сегмента имеет широкую экологическую амплитуду по освещенности местообитаний, по факторам водного режима и трофического режима почв. Однако, в горных условиях Кузнецкого-Алатау брусника занимает сухие и богатые почвы, а на равнинных участках Западно-Сибирской части ареала она предпочитает бедные и влажные местообитания.

В.В. Акатов (1993) отмечает, что на Западном Кавказе брусника встречена в 74% альпийских пустошей и относит ее к группе видов с пятнистым распределением 1 типа (внутри горных массивов). На Кавказе брусника отмечена на высоте до 3210 м. н.у.м. (Nakhutsrishvili, 1999). В Тушетии встречается в субальпийском, альпийском и субнивальном поясах, где входит в состав различных сообществ, в том числе характерна и для рододендронников (Shetekauri, 1998). Однако, многие авторы отмечают, что в высокогорных сообществах *Vaccinium vitis-idaea* предпочитает расти не под пологом затеняющих ее более крупных растений. Так, в приледниковой зоне в южной Норвегии, *Vaccinium vitis-idaea* чаще встречался вне полога *Salix* *lapponum*, который уменьшал поступление ФАР примерно на 60% (Totland et al., 2004).

На территории Тебердинского национального парка брусника предпочитает расти на верхней границе леса. Она была встречена в диапазоне высот с 2050 до 3150 м.н.у.м. выше границы лесного пояса (только в 1,9% описаний под пологом деревьев) (Егоров и др., 2012). Брусника здесь значимо чаще встречается в сообществах с высоким участием лишайников и со средним (30-50%) проективным покрытием трав и кустарничков.

Несмотря на хорошую изученность биологических и фитоценотических особенностей *Vaccinium vitis-idaea,* нет работ, рассматривающих влияние этого вида на структуру сообществ. Рассмотрению структуры надземной фитомассы альпийской лишайниковой пустоши внутри куртин *Vaccinium vitis-idaea* и вне их посвящена глава 7.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Географическое положение

Работа была проведена в Тебердинском национальном парке (Карачаево-Черкесская республика, Россия).

Экспериментальные площадки располагались на склонах цирка хребта Малая Хатипара (43°27’ с.ш., 41°42’ в.д.) на высоте около 2800 м.н.у.м. Район исследований находится в пределах системы Большого Кавказа и расположен в северо-западной его части. Расстояние до Главного Кавказского хребта - 22 км (Онипченко, 1996).

2.2. Климат

Описание климата приводится по Онипченко, Онищенко (1986). Климат в районе исследования – гумидный. Годовое количество осадков около 1400 мм. Среднегодовая температура –1,2° С. Средняя температура воздуха самого теплого месяца, августа - +8,3°С. Среднесуточная температура летом около +15°С. Также отсутствует устойчивый период, в который температура воздуха выше +10°С. В течении лета, особенно во второй половине августа отмечены утренние заморозки. Летом возможно выпадение снега, который, впрочем, не образует устойчивый покров, и тает в течении нескольких часов. Годовой радиационный баланс для альпийских лугов Малой Хатипары составляет около 27 ккал/см^2. Эта величина выше, чем указываемая для таежных областей, но ниже, чем таковая для степных сообществ.

Гумидные высокогорья района исследований имеют достаточно высокую относительную влажность воздуха (Нахуцришвили, 1974; Bliss, 1971). В среднем она составляет 79%, а в летние месяцы не опускается ниже 40%. Обычны обильные ночные росы и утренний иней. Индекс увлажнения Высоцкого-Иванова для данной территории, больше 1 (Справочник по климату СССР, 1967). Однако, всвязи с высокой испаряемостью, которая определяется такими характерными условиями высокогорий как высокая инсоляция, сильные ветра, а также хорошим дренажем, застоя влаги не происходит (Онипченко, 1986). Для района исследований обычны сильные ветра более 9 м/с, но средняя скорость ветра всего 1.7-1.9 м/с. Преимущественные ветры в районе исследования – южные (Справочник по климату СССР, 1967). Значительная часть осадков выпадает в виде снега и града. Под действием ветра происоходит их перераспределение. Склоны северной экспозиции имеют самый мощный снежный покров за счет переноса снега с гребневых участков и южных склонов. Такое неравномерное распределение снега является одним из важнейших факторов развития разных фитоценозов по градиенту снегонакопления (Онипченко, 1986).

2.3. Почвы

Почвы на территории Тебердинского национального парка развиваются на докембрийских биотитовых неравномернозернистых гранитах и биотитовых сланцах (Тушинский, 1957). Исследования О.С. Вертелиной и др. (1996) показали, что в местах развития альпийских лишайниковых пустошей почвообразующей породой является элювий биотитового сланца с высоким содержанием кварца. Кроме процессов, связанных с выветриванием, поступление веществ в биогеоценоз происходит благодаря выпадению атмосферных осадков и пыли (Гришина, Макаров, 1986). К свойствам горно-луговых почв (Umbric Leptosols), района исследований относят высокую каменистость, не большую мощность почвенного профиля и высокую кислотность (Алиев, 1978; Ливеровский, 1945).

В гумусовом горизонте горно-луговых почв отмечено высокое содержание органического вещества и N. Основная форма неорганического азота — это аммоний ($N\text{-}NH^{+}{}_{4}$) (Захаров, 1914, 1937; Макаров и др., 2020) с концентрацией от 12 до 20 мг/кг, тогда как количество $N\text{–}NO_{3}$ не превышет 1.0 мг/кг (табл. 2.1) (Макаров и др., 2010). Эти данные согласуются с результатами исследований почв альпийской тундры в скалистых горах Колорадо (Miller, Bowman, 2002), и почв, развивающихся под влажными осоковыми лугами канадской Арктики (Edwards, 2006).

Таблица 2.1. Свойства горно-луговых почв, в скобках – стандартное отклонение. Таблица приведена по Онипченко и др., (1985); Makarov et al., (2003); Макаров и др., (2010).

Характеристики	Растительное сообщество			
	АЛП	ПЛ	ГКЛ	АК
Положение в рельефе	Хребты и верхние части склонов	Средние части склонов	Нижние части склонов	Западины в нижней части склонов
Глубина снежного покрова (м)	0-0,3	0,5-1,5	2-4	5 и более
Время схода снега	Апрель-Май	Начало июня	Конец июня	Середина июля
Экспозиция склона	Юг, юго-восток	Юго-восток	Юго-восток	Юго-восток
Крутизна склона (гр.)	15	10	5	1
Свойства гумусового горизонта горно-луговых почв				
pH	5.50 (0.14)	5.15 (0.16)	4.70 (0.06)	4.38 (0.06)
C (г/кг)	82.6 (10.4)	94.0 (11.0)	87.9 (7.1)	150.7 (12.9)
N (г/кг)	6.7 (0.8)	7.2 (0.9)	7.0 (0.5)	11.0 (0.8)
C:N	12.2 (0.3)	13.1 (0.2)	12.5 (0.3)	13.7 (0.3)
$N\text{-}NH^{+}{}_4$ (мг/кг$^{-1}$)	12.0 (1.5)	20.5 (1.5)	15.4 (1.7)	14.2 (0.8)
$N\text{-}NO^{-}{}_3$ (мг/кг$^{-1}$)	0.62 (0.22)	0.80 (0.10)	0.29 (0.12)	0.35 (0.17)

Топография в высокогорьях контролирует накопление снега и, следовательно, продолжительность вегетационного сезона, обеспеченность почвы водой. Альпийские растительные сообщества района исследований распологаются вдоль геоморфологического ряда, от малоснежных местообитаний на гребнях хребтов по склонам к западинам со значительным снегонакоплением. Так самые малоснежные местообитания, на вершинах и обдуваемых склонах хребтов, занимают альпийские лишайниковые пустоши. Ниже, расположены растительные сообщества пестроовсяницевых лугов со средним уровнем снегонакопления, на склонах западин и на более пологих участках снег накапливается в еще большем объеме, здесь развиваются гераниево-копеечниковые луга. В самой нижней части этой геоморфологической катены, где происходит значительное снегонакопление, располагаются сообщества альпийских ковров (табл. 2.1). Зависимость распределения разных растительных сообществ в альпийском поясе от уровня снежного покрова и режима снеготаяния в свою очередь влияющих на обеспечение растений водой и элементами минерального питания отмечали многие исследователи (Webber, Kamarkova, 1978, Walker et al., 1993)

ГЛАВА 3. АЛЬПИЙСКИЕ ЛИШАЙНИКОВЫЕ ПУСТОШИ КАК ОСОБЫЙ ТИП ВЫСОКОГОРНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

3.1. Общая характеристика альпийских лишайниковых пустошей

Альпийские пустоши — это фитоценозы, развивающиеся в высокогорьях, и имеющие высокое участие нетравянистых психрофитов (Шифферс, 1953, 1960). В этих сообществах доля лишайников в общей биомассе более 10% (Виелголаски, 1973). Такие растительные сообщества в зарубежных работах называют альпийскими пустошами (alpine heath) или альпийскими тундрами (alpine tundra).

Описание альпийских лишайниковых пустошей приведена по Онипченко (1986 а, б). На территории Тебердинского национального парка альпийские лишайниковые пустоши расположены на склонах южной, юго-восточной и юго-западной экспозиций. Это самые малоснежные местообитания, глубина снежного покрова здесь меньше 10-15 см. Вегетационный сезон – с мая по октябрь. В Тебердинском национальном парке альпийские лишайниковые пустоши в основном располагаются на высотах 2500-2800 м. н.у.м. Оставаясь сомкнутыми, эти сообщества поднимаются по склонам выше 3000 м. При дальнейшем подъеме они замещаются осыпными группировками растений. Ниже 2500 м. н.у.м. альпийские лишайниковые пустоши постепенно сменяются альпийскими луговыми сообществами, которые ниже переходят в субальпийские луга. В Тебердинском национальном парке альпийские пустоши располагаются по всей территории высокогорий. Большие площади заняты этими сообществами на склонах гор Азгек, Ариучат, Назлыкол, Горалыкол и Хатипара (Онипченко, 1986а).

Среди лишайников доминирующее положение в этих сообществах занимает *Cetraria islandica* L. (25%) и *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Schaer. (6%) (Онипченко, 1985). Среди сосудистых растений самое высокое участие имеют *Antennaria dioica* (L.) Gaertn, *Anemone speciose* Adams ex G. Pritz*, Campanula* *tridentate* Schreb, *Carex caryophyllea* Latourr*, C. umbrosa* Host и *C. Sempervirens* Vill, *Festuca ovina L., Vaccinium vitis-idaea* L., *Trifolium polyphyllum* C.A. Mey (Онипченко, 1986б).

Альпийские пустоши состоят из более 40 видов сосудистых растений (Покаржевская, Онипченко, 1995).

Альпийские лишайиковые пустоши отнесены V.G.Onipchenko (2002) к:
классу *Juncetea trifidi* Hadac 1946
порядку *Caricetalia curvulae* Braun-Blanquet 1926
союзу *Anemonion speciosae* Minaeva ex Onipchenko 2002
ассоциации *Pediculari comosae-Eritrichietum caucasici* Minaeva et Onipchenko 2002

Диагностическими видами для ассоциации являются *Carum caucasicum, Gentiana pyrenaica*, *Rhytidium rugosum* и *Vaccinium vitis-idaea* (Onipchenko, 2002).

Близкие по структуре и флористическому составу фитоценозы широко распространены в горной системе Кавказа (Акатов, 1991; Амирханов, 1978), на Урале, в Карпатах, в горах Восточной Сибири, в высокогорьях Хибин и Альп (Онипченко, 1986а).

3.2. Почвы

Описание почв альпийских пустошей дана по работе Л.А. Гришиной и М.И. Макарова (1986), а также по работе М.И. Макарова (2010). Почвы альпийских пустошей имеют бурую окраску. Мощность профиля составляет всего 28-30 см. Для них характерен супесчаный гранулометрический состав. Почвенный профиль характеризуется высокой каменистостью, которая быстро увеличивается с 6.8–36.7% по весу сверху профиля до 63.6–93.2% на глубине 25-30 см. Ниже в горизонте С наблюдается укрупнение скелетного материала, представленного обломками породы размером 40-50 см.

Почва альпийских лишайниковых пустошей кислая (pH 5.06). содержит большое количество органического вещества и азота (11% $C_{общ}$ и 0.97% $N_{общ}$). Соотношение C/N составляет 11.3. Несмотря на большое содержание $N_{общ}$, количество подвижных форм элемента невелико. В составе неорганического N преобладает $N\text{-}NH_4$ (12.0 мг/кг$^{-1}$), а $N\text{-}NO_3$ всего 0.62 мг/кг$^{-1}$ (табл.3.1). Содержание экстрагируемого $N_{орг}$ также небольшое (9.5 мг/кг). Соотношение C/N в экстрагируемом органическом веществе (9.8) меньше, чем в общем органическом веществе почвы (11.3). Содержание подвижного фосфора составляет 10.8 мг/кг$^{-1}$.

Содержание аммонийного азота в почвах альпийских пустошей ниже, чем в остальных сообществах района исследований. Схожая закономерности заключающияся в возрастании содержания $N\text{-}NH^+_4$ при переходе от более сухих сообществ альпийских пустошей и лугов к влажным отмечены в высокогорьях Скалистых гор и на Аляске (Lipson at al., 1999; Giblin at al., 1991).

Таблица 3.1. Концентрация аммонийного и нитратного азота (мг/кг$^{-1}$) в горно-луговых почвах в 2006г. (в скобках стандартное отклонение). По Макаров и др. (2010).

Сообщество	Форма азота	Май	Июль	Август	Сентябрь
АЛП	$N\text{-}NH^+_4$ $N\text{-}NO^-_3$	22.6 (0.6) 0.12 (0.05)	21.0 (0.4) 0.22 (0.05)	12.0 (1.5) 0.62 (0.22)	13.7 (1.6) 0.77 (0.13)
ПЛ	$N\text{-}NH^+_4$ $N\text{-}NO^-_3$	»	24.8 (0.07) 0.60 (0.17)	20.5 (1.5) 0.80 (0.10)	18.1 (1.2) 0.99 (0.04)
ГКЛ	$N\text{-}NH^+_4$ $N\text{-}NO^-_3$	»	20.8 (0.6) 0.32 (0.05)	15.4 (1.7) 0.29 (0.12)	14.2 (1.5) 0.21 (0.18)
АК	$N\text{-}NH^+_4$ $N\text{-}NO^-_3$	»	16.9 (1.2) 0.20 (0.07)	14.2 (0.8) 0.35 (0.17)	12.1 (1.2) 0.60 (0.15)

Для почв альпийских пустошей Макаров и др. (2010) показали изменение подвижных форм азота в течении вегетационнго сезона. Так, содержание $N\text{-}NH^+_4$ постепенно уменьшалось с мая по сентябрь (табл. 3.1). Эта закономерность отмечена авторами для других почв района исследований. Наоборот, количество $N\text{-}NO^-_3$ возрастает с начала вегетационного сезона к концу, лишь в почвах гераниево-копеечникового луга его уровень не меняется.

Авторы предполагают, что уменьшение амонийного азота связано с его иммобилизацией в растениях и микроорганизмах. Содержание N микробной биомассы в почвах альпийских сообществ - 64–85 мг/кг$^{-1}$, что в несколько раз больше содержания обменного N-NH^{+}4 (17-22 мг/кг$^{-1}$). Содержание азота в альпийских растениях находится в пределах от 2.7 до 5.8 г N/м$^{-2}$, в то время как содержание обменного азота в N-NH^{+}4 гумусового горизонта почвы в несколько раз ниже (Макаров и др., 1999). Уменьшение запасов обменного N-NH^{+}4 до значений 0.3–0.6 г N/м$^{-2}$ за вегетационный сезон свидетельствует об аккомуляции азота в растениях, поглощенного ими в течении вегетационного сезона (Макаров и др., 2010). Авторы отмечают, что зафиксированное уменьшение содержания N-NH^{+}4 удовлетворяет потребность растений альпийских пустошей в азотном питании только на 10%.

Таблица 3.2. Минерализация и нитрификация в горно-луговых альпийских почвах в 2006 г. (в скобках – стандартное отклонение)

Сообщество	Период наблюдений	Минерализация (мг N/кг$^{-1}$)		Нитрификация (мг N/кг$^{-1}$)	
		в сутки	за период наблюдений	в сутки	за период наблюдений
АЛП	Май-июль	0.49 (0.08)	20	0.005 (0.002)	0.2
	Июль-август	0.13 (0.02)	6	0.019 (0.005)	0.9
	Август-сентябрь	0.12 (0.03)	4	0.004 (0.002)	0.1
	Сентябрь-май	0.14 (0.02)	31	-0.002 (0.004)	-0.5
ПЛ	Июль-август	0.63 (0.16)	28	0.008 (0.002)	0.4
	Август-сентябрь	0.26 (0.20)	8	0.024 (0.005)	0.8
	Сентябрь-май	0.15 (0.01)	34	-0.001 (0.002)	-0.2
ГКЛ	Июль-август	1.07 (0.04)	48	0.021 (0.005)	1
	Август-сентябрь	0.28 (0.04)	9	0.031 (0.005)	1
	Сентябрь-май	0.14 (0.02)	28	0.000 (0.002)	0.1
АК	Июль-август	0.33 (0.05)	15	0.002 (0.004)	0.1
	Август-сентябрь	0.16 (0.04)	5	0.024 (0.004)	0.7
	Сентябрь-май	0.10 (0.02)	23	-0.002 (0.001)	-0.4

Интенсивность минерализации в почвах альпийских пустошей и альпийских ковров ниже чем в почвах лугов (пестроовсяницевых и гераниево-копеечниковых) в течение всего вегетационного сезона. Во всех изученных сообществах с начала до середины вегетационного сезона интенсивность минерализации максимальна 0.33-1.07 мг N/кг$^{-1}$ в сутки, во второй половине лета она ниже 0.12-0.28 мг N/кг$^{-1}$ в сутки. В период с осени до начала вегетации интенсивность минерализации составляет 0.10-0.15^{-1} мг N/кг в сутки (Макаров и др., 2010).

Активность нитрификации в горно-луговых почвах низкая. Так совокупная годовая нитрификация находится в пределах 0.4-2.0 мг N/кг. Наибольшая интенсивность нитрификации приходится на вторую половину вегетационного сезона, в начале и в период с осени до весны она ниже (табл.3.2).

Таким образом, в почве альпийских пустошей, к началу вегетационного сезона формируется состав пуламинеральных форм азота богатых аммонийными соединениями и бедными нитратами. Это определяет преимущественное значение амонийных форм в азотном питании альпийских растений в целом и растений пустошей в частности (Макаров и др., 2010).

3.3. Флористический состав фитоценоза

На альпийских лишайниковых пустошах в районе исследований, по данным В.Г. Онипченко (1986б) обнаружено 47 видов сосудистых растений 12 видов лишайников и 6 видов мхов (таблица 3.3).

Большинство видов сосудистых растений альпийских пустошей имеют кавказский ареал (19 видов, таких как - *Anthemis cretica, Aetheopappus caucasicus*, *Campanula tridentata* и др.) и кавказско-переднеазиатский тип ареала (16 видов, таких как - *Anemone speciosa, Alchemilla caucasica*, *Carex umbrosa* и др.). Остальные 12 видов относят к двум группам: голарктические бореальные (*Vaccinium vitis-idaea, Festuca ovina* и др.) и аркто-альпийские виды (*Luzula spicata, Aster alpinus* и др.) (Онипченко 1986б). Таким образом, 40% видов альпийских пустошей это кавказские эндемики, а их доля в биомассе сосудистых растений составляет около 30% (Онипченко 1986б).

Таблица 3.3. Список видов сосудистых растений, лишайников и мхов альпийских лишайниковых пустошей и их проективное покрытие (%) на площадках 10x10м, «+» - проективное покрытие меньше 1%. (из Воробьева, Онипченко, 2001).

Виды	**Покрытие**
Сосудистые растения	
Aetheopappus caucasicus Sosn.	+
Alchemilla caucasica Buser	2
Anemone speciosa Adams ex G.Pritz.	7
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	1
Anthemis cretica L.	+
Anthemis marschalliana Willd.	+
Anthyllis vulneraria Boiss.	+
Arenaria lychnidea Bieb.	+
Aster alpinus L.	+
Bromus variegatus Bieb.	+
Campanula tridentata Schreb.	+
Campanula collina Bieb.	2
Carex sempervirens Vill.	3
Carex umbrosa Host	3
Carum caucasicum (Bieb.)Boiss.	2
Erigeron uniflorus L.	1
Eritrichium caucasicum (Albov) Grossh.	+
Euphrasia ossica Juz.	+
Festuca ovina L.	5
Fritillaria collina Mill.	+
Gentiana aquatica L.	+
Gentiana biebersteinii Bunge	+
Gentiana pyrenaica C. Koch	1
Gentiana verna (Kusn.) Woronov	+
Gentiana septemfida Pall.	+
Helictotrichon versicolor (Albov) Grossh	2
Luzula spicata (L.) DC.	+
Minuartia circassica (Albov) Woronow	+
Oxytropis kubanensis Leskov	1
Pedicularis caucasica Bieb.	+
Pedicularis comosa L.	+
Plantago atrata Hoppe	+
Scorzonera cana C.A.Mey	+
Polygonum bistorta L.	+
Potentilla gelida C.A.Mey.	1
Potentilla nivea L.	+
Primula algida Adam	+
Primula ruprechtii Kusn.	+

Продолжение Таблицы 3.3.

Вид	Покрытие
Сосудистые растения	
Ranunculus oreophilus Bieb.	+
Scabiosa caucasica Bieb.	+
Sedum tenellum Bieb.	+
Taraxacum confusum Schischk.	+.
Taraxacum porphyranthum Boiss.	1
Trifolium polyphyllum C.A.Mey.	5
Vaccinium vitis-idaea L.	+
Valeriana alpestris Stev.	+
Veronica gentianoides Vahl.	1
Лишайники	
Alectoria sarmentosa (Ach.) Ach.	+
Cetraria cucullata (Bellardi) Ach.	3
Cetraria islandica (L.) Ach.	25
Cetraria laevigata Rassad.	3
Cetraria nivalis (L.) Ach.	3
Cladonia mitis Sandst.	4
Cladonia furcata (Huds.) Schrad.	+
Cladonia macroceras (Flk.) Ahti	+
Cladonia pyxidata (L.) Hoffm.	3
Cornicularia normoenica (Gunnerus) Du Rietz	+
Peltigera rufescens (Weis) Humb.	+
Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer.	6
Мохообразные	
Desmatogon latifolius (Hedw.) Brid.	+
Polytrichum juniperum Hedw.	+
Polytrichum piliferum Hedw.	+
Ptilidium pulcherrimum (Web.) Hampe	+
Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb.	+
Riccia sorocarpa Bisch.	+

3.4. Фитомасса и продукция фитоценоза

Общая, включающая надземную и подземную фитомасса (абсолютно сухая масса) альпийских лишайниковых пустошей горы Малая Хатипара находится в пределах от 1850 г/м^2 до 1480 г/м^2 (Онипченко, 1985; Воронина и др., 1986) (табл 3.4). Биомасса подземных органов сосудистых составляет 440 - 520 г/м^2, а биомасса надземных органов сосудистых растений составляет 90 - 130 г/м^2 (Онипченко, 1990a; Онипченко, 1985). Отмершие органы растений составляют в надземной части фитомассы 180 - 280 г/м^2, а подземной части фитомассы 370 - 430 г/м^2 (Воронина и др., 1986). Биомасса лишайников находится в пределах 280-600 г/м^2 (Онипченко, 1990а)

Надземная биомасса сосудистых растений лишайниковых пустошей в основном состоит из трав, участие кустарничков (единственный вид - *Vaccinium vitis-idaea*) не значительно и составляет 1-2%. Среди трав около 25% приходится на долю осок (*C. sempervirens*, *C. umbrosa* и *C. caryophyllea*), 15 - 25% занимают злаки среди которых доминирует *Festuca ovina,* 40% это виды разнотравья с доминированием *Anemone speciosa*, *Campanula tridentata*, *Antennaria dioica* и 10% занимает группа бобовых с доминированием *Trifolium polyphyllum* (Онипченко, 1986б) Здесь и далее доминирующими видами сосудистых растений мы называем виды с биомассой выше 5% от общей надземной биомассы сосукдистых растений (Работнов, 1997). Среди лишайников больше всего представлена *Cetraria islandica*, ее масса составляет около 70-90% от общей биомассы лишайников (Онипченеко, 1985, 1986б; Воронина и др., 1986).

Надземная фитомасса альпийских лишайниковых пустошей, пестроовсяницевых и гераниево-копеечниковых лугов, а также альпийских ковров в районе исследований выше чем фитомасса аналогичных сомкнутых альпийских сообществ в высокогорьях Армении 40-100 г/м^2 (Восканян, Зироян, 1979; Наринян, 1977; Барсегян и др., 1987). Также фитомасса альпийских пустошей значительно выше чем фитомасса не сомкнутых растительных сообществ субнивального пояса Центрального Кавказа, 9-17 г/м^2 (Нахуцришвили и др., 1980) и Австрийских Альп, 32г/м^2 (Brzoska, 1973). Возможно, это связано с большим накоплением ветоши на альпийских пустошах и пестроовсяницевых лугах (Онипченко, 1985).

Величина надземной биомассы для сообществ района исследований близка к таковой у ассоциаций *Curvuletum* в Альпах на высоте 2400-2800 (Grabherr, 1987; Grabherr et al., 1978; Pumpel, 1977).

Таблица 3.4 Структура фитомассы и годичной продукции альпийской пустоши (г/м^2). Знаком «+» отмечены значения меньше 0,1г/м^2. (по Онипченко, 1995)

Вид растений, фракция	Фитомасса на участках (г/м^2)	
	гребневом	склоновом
Alchemilla caucasica Buser	+	1,8±0,7
Anemone speciosa Adam ex G.Pritz.	6,6±1,2	17,6±1,9
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	1,3±0,5	10,5±1,7
Arenaria lychnidea Bieb.	+	3,1±2,4
Campanula tridentata Schreb.	19,0±2,4	5,1±1,3
Carex umbrosa Host, *Carex sempervirens* Vill., *Carex pyrenaica* Wahlenb.	16,6±2,1	31,0±3,8
Carum caucasicum (Bieb.)Boiss.	2,6±0,5	6,3±1,1
Eritrichium caucasicum (Albov) Grossh.	0,8±0,3	0,5±0,2
Festuca ovina L.	27,4±2,6	19,9±2,0
Gentiana biebersteinii Bunge	2,5±0,6	2,7±0,6
Helictotrichon versicolor (Vill) Pilger	5,3±1,1	5,4±1,1
Luzula spicata (L.) DC.	1,6±0,3	1,3±0,4
Minuartia circassica (Albov) Woronow	0,3±0,3	2,9±1,6
Pedicularis comosa L.	0,6±0,5	0,9±0,3
Potentilla gelida C.A.Mey.	0,7±0,2	2,2±0,8
Taraxacum porphyranthum Boiss.	3,5±0,6	0,1±0,1
*Trifolium polyphyllu*m C.A.Mey.	1,9±1,3	14,3±4,1
Veronica gentianoides Vahl.	0,1±0,1	1,6±0,4
Прочие	1,5	2,8
Надземная продукция травянистых растений	92,3±5,0	130,0±8,7
Фитомасса кустарничков (брусника)	1,2±0,4	1,9±0,9
Общая фитомасса лишайников	598±28	282±16
Годичная продукция Cetraria islandica Cldonia mitis	4,0 7,3	2,6 3,5
Мхи, общая фитомасса	6,4±4,3	0,4±0,4
Ветошь прошлых лет	278±19	180±14
Общая надземная фитоасса	976	594
Подземные органы: биомасса годичная продукция общая фитомасса	441±37 31 876±68	515±76 37 886±137
Общая фитомасса	1850	1480
Общая продукция	140	173

3.5. Биоморфологический состав фитоценоза

Состав жизненных форм растений альпийских лишайниковых пустошей приводятся по работе В.Г. Онипченко (1985) и Г.А. Покаржевской (Покаржевская, Онипченко, 1995; Pokarzhevskaya, 1995). Авторы анализируют спектры жизненных форм сосудистых растений по системам Раункиера (Raunkiaer, 1934) и И.Г. Серебрякова (1962).

В составе альпийских пустошей больше всего видов (около 70%) относящихся к гемикриптофитам, которые образуют около 90% надземной биомассы. Хамефиты включают от 7 до 22% видов, на долю которых приходится от 7-16% надземной биомассы. Такое распределение видов между этих двух групп считается типичным для растительных сообществ высокогорий и тундр (Raunkiaer, 1934). Автор объясняет это конкурентным преимуществом вечнозеленых хамефитов, которые имеют более длинный вегетационный период по сравнению с листопадными растениями. Участие терофитов и геофитов не велико (Онипченко, 1985; Покаржевская, Онипченко, 1995; Pokarzhevskaya, 1995).

Среди жизненных форм, выделенных И.Г. Серебряковым (1962) на альпийских пустошах 90% видов и 99% биомассы это травянистые поликарпики. Здесь больше всего видов растений относится к стержнекорневым и короткокорневищным. Однако наибольшую фитомассу (64%) дают сообществу плотнодерновинные и стержнекорневые растения (Покаржевская, Онипченко, 1995).

В работе Г.А. Покаржевской и В.Г. Онипченко (1995), было показано, что во всех изученных сообществах района исследований преобладают виды со слабой вегетативной подвижностью. Авторы делают предположение, что это связано со стрессовыми условиями высокогорных местообитаний такими как высокая инсоляция и значительные перепады температуры в течение суток. Возможно, компактная форма роста сглаживает перепады температур и влажности внутри куртин (Olofsson, 2004; R.W. Brooker, 2010; Wheeler et al., 2015; Copeland, Harrison 2017; Chardon et al., 2019).

3.6. Пространственная структура фитоценоза

Вертикальная структура альпийских лишайниковых пустошей

Ветошь, лишайники и фотосинтезирующие высшие растения (96-99%) расположена в пределах 5-10 см над землей. Однако генеративные органы растений вынесены выше, а отдельные виды такие как *Polygonum bistorta* и L, *Veronica gentianoides* Vahl имеют соцветия на высоте 30-35 см (Онипченко, 1985; Дудова и др., 2019).

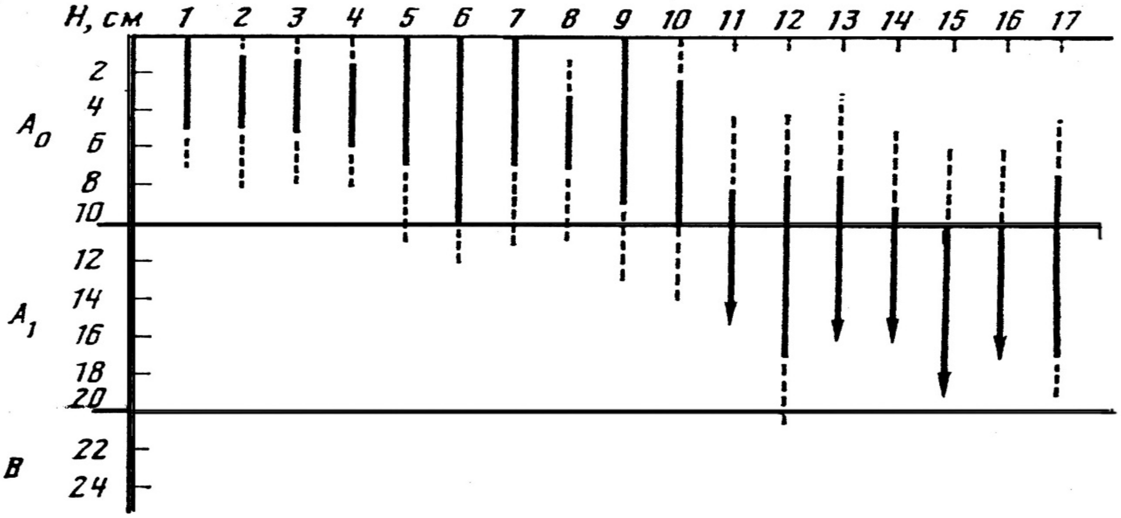

Рисунок 3.1. Распределение всасывающих корней сосудистых растений альпийской лишайниковой пустоши по почвенному профилю. Сплошные линии – основная масса всасывающих корней, пунктирные – отдельные корни. Стрелками показано проникновение корней на большие глубины. Виды растений: 1 – *Festuca ovina*, 2 – *Veronica gentianoides*, 3 – *Antennaria dioica*, 4 – *Potentilla gelida*, 5 – *Luzula spicata*, 6 – *Helictotrichon versicolor*, 7 – *Ranunculus oreophilus*, 8 – *Plantago atrata*, 9 – *Carex umbrosa*, 10 – *Carex sempervirens*, 11 – *Minuartia circassica*, 12 – *Anemone speciosa*, 13 – *Carum caucasicum*, 14 – *Taraxacum porphyranthum*, 15 – *Oxytropis kubanensis*, 16 – *Gentiana septemfida*, 17 – *Campanula tridentata.* По оси ординат: H – глубина (см.), A_0, A_1, B – почвенные горизонты (Онипченко и др., 1987).

Подземные органы растений (78-81%) располагаются на глубине глубины 8-10 см. Остальная часть достигает глубины в 30-40 см. (Онипченко, 1986б). Отдельные виды сосудистых растений могут отличаются по глубине укоренения (рис. 3.1), возможно, использование минерального питания из разных глубин может способствовать разделению экологических ниш (Онипченко и др., 1987).

Горизонтальная структура альпийских лишайниковых пустошей

Надземные части сосудистых растений не образуют сплошного сомкнутого полога. Группы растений относительно равномерно расположены между пятнами лишайников, которые достигают 20 и более см в диаметре. Проективное покрытие сосудистых растений лежит в пределах от 30 до 50%, но их подземные органы образуют плотную дернину. Биомасса лишайников может быть в несколько раз выше биомассы сосудистых растений (табл. 3.3), но проективное покрытие лишайников – 35-50% (Онипченко, 1985). В результате многолетних экспериментов по увеличению содержания элементов минерального питания лишайники постепенно сократили свое участие и были замещены побегами сосудистых растений (Элькановa и др., 2016). Таким образом была подтверждена гипотеза Т.А. Работнова (1982) и В.Г. Онипченко (1985) о ценобиотическом характере мозаичности альпийских пустошей.

В работе В.Г. Онипченко и Г.А. Покаржевская (1994) было показано, что особи разных видов сосудистых растений альпийских лишайниковых пустошей расположены более равномерно, чем особи высших растений в других альпийских сообществах района исследований. Авторы предположили, что расположенные на хорошо продуваемых гребнях холмов и вершинах склонов не высокие растения альпийских пустошей не создают преграды для распространения растений в пределах сообщества.

3.7. Сезонная динамика фитоценоза

Для малоснежных сообществ альпийских лишайниковых пустошей начало вегетационного сезона связано со временем весеннего оттаивания почвы, а окончание со временем осеннего промерзания (Онипченко, Онищенко, 1986). Продолжительность вегетационного периода около 5 месяцев, с начала мая до середины сентября. Период активной вегитации для растений альпийских пустошейна значительно больше, чем для других сообществ альпийского пояса (табл. 2.1). Темноокрашенные лишайники (*Cetraria islandica*) могут сильно прогреваться зимой и фотосинтезировать (Онипченко, Онищенко, 1986). Сосудистые растения не способны к активной жизнедеятельности зимой, так как из-за низкой мощности снежного покрова почва сильно промерзает. Температура почвы в марте в середине дня на глубине 5-20 см составляет от -7 до -9ºС. (Онипченко, Онищенко, 1986).

По данным В.Г. Онипченко (1983), большинство видов сосудистых растений пустошей являются летнезелеными. Так, *Festuca ovina* и виды рода *Carex*, являются летне-зимнезелеными, но базальные части листьев сохраняются живыми и весной вытягиваются за счет интеркалярного роста. Биомасса летне-зимнезеленых растений составляет 40-50% от общей надземной биомассы сосудистых растений (Онипченко, 1983). На альпийских пустошах есть четыре вечнозеленых вида растений – *Antennaria dioica*, *Vaccinium vitis-idaea, Gentiana pyrenaica* и *Gentiana verna*. Биомасса составляет 5–10% от общей биомассы сосудистых растений (Онипченко, 1983).

3.8. Особенности семенного размножения растений

По данным В.Г. Онипченко (1986б), на альпийских лишайниковых пустошах 60% видов образующих 65% наземной биомассы сочетают семенное и вегетативное размножение.

В работе О.А. Логвиненко и В.Г. Онипченко (1999) было показано, что наибольшую численность генеративных побегов на м^2 отмечена для *Campanula tridentata* (22.3 ± 14.3), *Festuca ovina* (28.0 ± 7.5), *Carum caucasicum* (17.6 ± 4.8); *Anemone speciose* (15.5 ± 12.6) и *Gentiana pyrenaica* (13.2 ± 3.8). Наибольшее число семян на побег образуют *Primula algida* (397 ± 111), *Antennaria dioica* (185 ± 125), *Veronica gentianoides* (124 ± 80) и *Gentiana verna* (124 ± 26). Остальные виды альпийских пустошей образуют менее 65 семян на побег.

В семенной банке альпийских лишайниковых пустошей хранится 350 жизнеспособных семян на м^2 что составляет всего 5% от среднего ежегодного урожая (Семенова, Онипченко, 1989, 1990, 1991; Semenova, Onipchenko, 1994; Semenova, 2004). Авторы отмечают, что 88% жизнеспособных семян расположено на глубине до 2 см., а максимальная глубина обнаружения жизнеспособных семян - 6 см. Флористический состав семенных банков в целом соответствует составу сообщества. Некоторые виды, которые не имеют высокого участия на альпийских пустошах, такие как *Veronica gentianoides*, *Primula algida*, *Gentiana pyrenaica* неожиданно хорошо представлены в семенном банке, и напротив, ряд доминирующих видов – *Anemone speciosa*, *Campanula tridentata*, *Festuca ovina* и виды рода *Carex* практически не образуют семенных банков в почве (Semenova, Онипченко, 1990).

Урожай семян, рассмотренных в работе (глава 4) трех неклональных поликарпиков (число семян на 1 м^2): *Anemone speciosa* - 120, *Carum caucasicum* - 737, *Campanula tridentata* – 711 (Логвиненко, Онипченко, 1999). В эксперементальной работе по внесению удобрений на альпийские пустоши Н.Г. Лавренов и др. (2017) показали, что при увеличении доступности азота вместе с фосфором у этих трех видов уменьшается число генеративных побегов и урожай семян. При внесении фосфора *Carum caucasicum* вдвое снижает колличество семян. При внесении азота *Campanula tridentata* более чем в четыре раза снижает колличество семян. Авторы не подтверждают гипотезу о лимитировании семенного размножения растений альпийских пустошей содержанием доступного фосфора и объясняют уменьшение числа генеративных побегов и урожая семян этих видов конкурентным подавлением со стороны других видов, в основном злаков и осок, которые значительно увеличили свою биомассу в эксперименте.

ГЛАВА 4. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ УДАЛЕНИЯ НА АЛЬПИЙСКИХ ПУСТОШАХ

4.1. Экспериментальное удаление отдельных компонентов альпийских пустошей[1]

4.1.1. Методика

Для проведения эксперимента с удалением были выбраны следующие виды сосудистых растений, участие каждого из которых в суммарной надземной биомассе превышало 5% (Онипченко, 1985): *Anemone speciosa* Adams ex G.Pritz – вегетативно неподвижный полурозеточный кистекорневой поликарпик, *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. – короткокорневищный полурозеточный поликарпик, *Festuca ovina* L. – плотнодерновинный злак, *Trifolium polyphyllum* (C.A.Mey.) Latsch. – корневищно-стержнекорневой розеточный поликарпик, *Carex* spp. – группа из трех дерновинных видов осок (*C. caryophyllea* Latourr., *Carex sempervirens* Vill., и *C. umbrosa* Host), сходных по жизненной форме и практически не различимых по вегетативным побегам, в связи с чем рассматриваемая в настоящей работе как единая группа.

Полевой опыт был начат в 1983 году и продолжался до 1995 года (13 лет). Эксперимент проведен в 6 вариантах (контроль и удаление каждого из перечисленных выше видов). Каждый вариант удаления проводился на трех квадратах 1×1 м. Удаляемые виды многократно (3-5) раз в первый год и по мере возобновления побегов в последующие годы срезали ножницами на уровне почвы (метод истощения). Срезанные побеги оставляли на экспериментальной площадке. Такой способ удаления не вызывает нарушений

---

[1] Основные положения данного раздела изложены в статьях автора диссертационной работы: **Aksenova A.A.**, Onipchenko V.G., Blinnikov M.S. Plant interactions in alpine tundra: 13 years of experimental removal of dominant species //Ecoscience. – 1998. – Vol. 5. – №. 2. – P. 258-270.
Павлов, В. Н., Онипченко, В. Г., **Аксенова, А. А.**, Волкова, Е. В., Зуева, О. И., Макаров, М. И. Роль конкуренции в организации альпийских фитоценозов Северо-Западного Кавказа: экспериментальный подход // Журнал общей биологии. – 1998. – Т. 59. – №. 5. – С. 471-476.

почвенного покрова и не вносит помех в результаты эксперимента (McLellan et al., 1995).

Реакцию оставшихся видов изучали на основании изменения численности их побегов. Учет численности производили ежегодно в конце июля – начале августа на 10 площадках 25×25 см расположенных по 3-4 внутри экспериментальных для уменьшения краевого эффекта.

Статистическая обработка результатов нашего эксперимента вызвала значительные сложности в связи с очень высокой изменчивостью численности побегов по годам и площадкам, что не позволило корректно применять стандартный для экспериментальных работ дисперсионный анализ. Для оценки полученных результатов мы использовали следующие подходы.

1. Среднюю (по годам) суммарную (по площадкам) численность побегов каждого вида сравнивали для первых (1983-85) и последних (1993-95) лет эксперимента, что позволяло выявить общие тенденции изменения участия видов на опытных и контрольных площадках (сравнение с начальным состоянием). Такие расчеты проведены как для суммарной численности побегов каждого вида, так и отдельно для генеративных побегов.

2. Для одновременного сравнения результатов эксперимента с начальным состоянием и контрольными площадками в период наблюдений мы применили коэффициент относительного изменения числа побегов *K*, (Onipchenko et al., 1994), по формуле:

$$K = \frac{N_{t_2} \times C_{t_1}}{C_{t_2} \times N_{t_1}}$$

где N - численность побегов на экспериментальных площадках и C - численность побегов на контрольных площадках в начальный (t_1) и рассматриваемый (t_2) год наблюдений.

Этот коэффициент показывает, во сколько раз увеличилась или уменьшилась численность вида на опытных площадках относительно контрольных, учитывая численность побегов в контроле и в опыте в первый год эксперимента и в любой последующий. В случаях, когда K>1 вид на опытных площадках увеличивает свою численность относительно контроля, а если K<1, то уменьшает, при K=1 относительная численность побегов остается неизменной.

Мы использовали несколько вариантов расчета коэффициента K:

2а) расчет коэффициента для каждого (кроме первого!) года эксперимента по суммарной численности побегов на 10 площадках каждого варианта, среднего коэффициента по годам (за 12 лет наблюдений) и проверка значимости его отличия от 1 по одностороннему критерию Стьюдента;

2б) расчет коэффициента для отдельных пар контрольных и экспериментальных площадок, среднего по площадкам коэффициента и проверка значимости его отличия от 1 по одностороннему критерию Стьюдента;

2в) аналогично 2а), но отдельно для генеративных побегов.

3. Другим возможным показателем изменения численности побегов на экспериментальных площадках по сравнению с контролем может служить расходимость временных рядов. Каждый такой ряд представляет численность побегов на всех площадках данного варианта за весь период по годам (1983-95). Для приведения контрольного и экспериментального рядов к единой начальной численности из каждого числа ряда мы вычитали численность в первый год эксперимента, так что оба ряда начинаются с нуля, то есть как бы выходят из одной точки. Далее мы вычисляли разность между численностью побегов в контроле и в эксперименте для каждого года в полученных "приведенных" рядах. При случайном колебании численности эта разность не должна значимо отличаться от 0, что и проверялось по критерию Стьюдента.

4.1.2. Результаты и обсуждение

Численность побегов различных видов растений значительно варьировала в течение периода наблюдений.

В связи с большим объемом расчетных данных, информацию по разногодичной динамике численности побегов отдельных видов по годам в виде таблицы мы приводим в приложении (Приложение 1). Результаты статистических оценок по пяти описанным выше методам даны в тексте (Таблица. 4.1.1). Итоговые графические схемы положительных и отрицательных реакций отдельных видов в эксперименте, составленные на основании анализа таблицы 4.1, показаны на рис. 4.1.1 и 4.1.2. Во избежание терминологической путаницы необходимо подчеркнуть, что в настоящей работе мы говорим об отрицательных отношениях между видами (конкуренции в широком смысле), когда тот или иной вид реагирует положительно (увеличением численности) на удаление другого, напротив, положительные отношения соответствуют отрицательной (уменьшение численности) реакции на удаление.

Обычно тенденции изменения численности побегов, оцененные по разным критериям, совпадают. Как исключение можно отметить противоположную реакцию общей численности и численности генеративных побегов у *Campanula tridentata* (при удалении *Anemone speciosa* и *Festuca ovina*) и у *Carum caucasicum* (при удалении *Anemone speciosa*, *Carex* spp., *Trifolium polyphyllum*). Во всех этих случаях происходило относительное уменьшение общей численности на фоне увеличения (относительного или абсолютного) численности генеративных побегов. В целом, по данным таблицы 2, число плюсов, означающих увеличение численности побегов в ответ на удаление того или иного вида, и минусов, означающих уменьшение численности побегов, примерно одинаково (93 и 97 соответственно). Это свидетельствует о приблизительно равной встречаемости как отрицательных (конкуренция в широком смысле), так и положительных взаимоотношений между растениями в исследуемом сообществе (табл. 4.1).

Реакция каждого из оставшихся видов на экспериментальное воздействие была преимущественно однотипной, т.е. вид либо увеличивал, либо уменьшал свою численность в ответ на удаление любого из доминирующих видов. Таким образом, реакция видов на удаление соседей чаще всего не была видоспецифичной. Лишь в небольшом числе случаев поведение вида различалось в разных вариантах эксперимента.

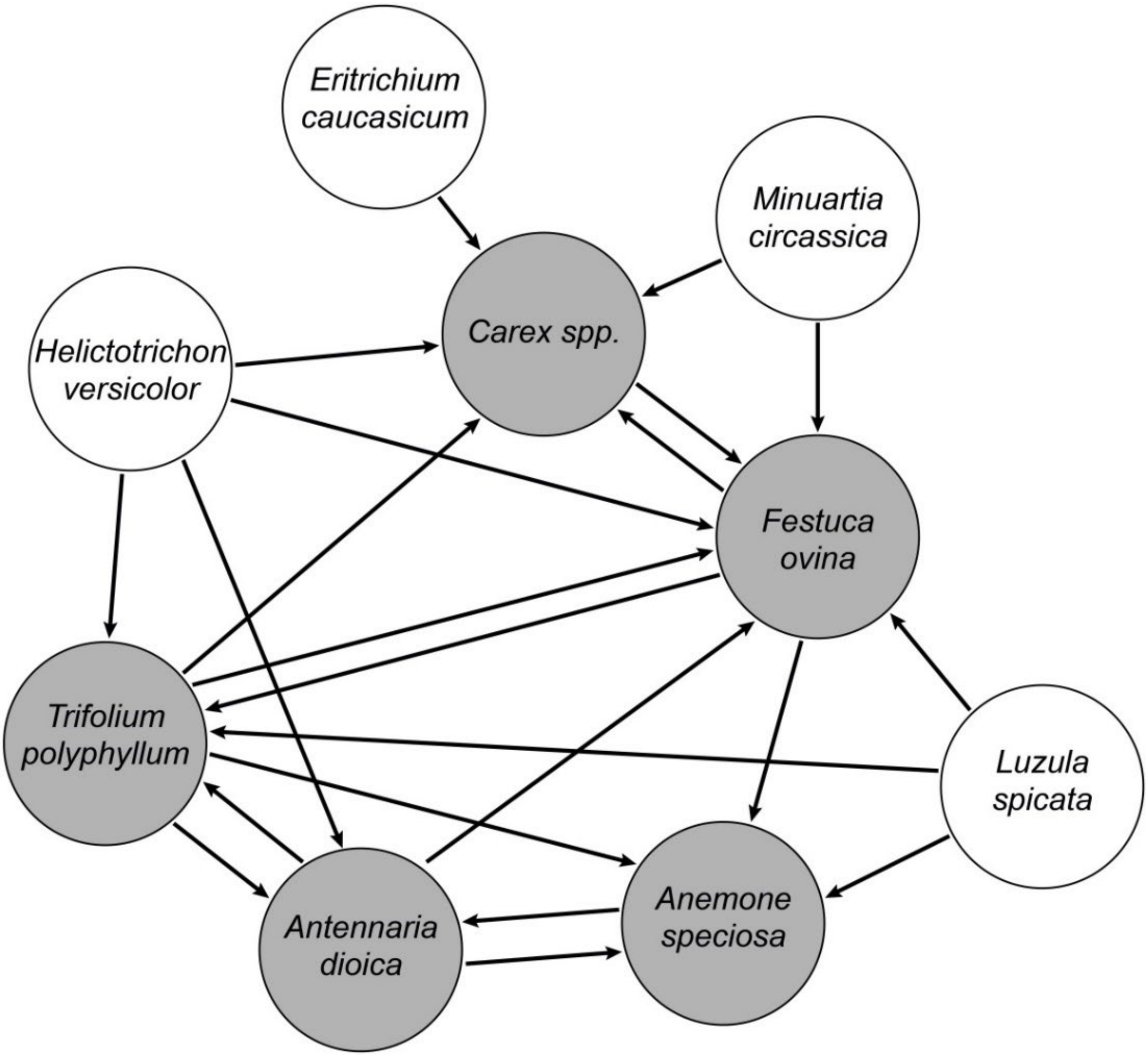

Рисунок 4.1 Отрицательные связи (положительная реакция на удаление) между видами альпийских пустошей. Стрелки направлены от реагирующего вида к удаленному. Серые кружки обозначают виды, которые были удалены в эксперименте.

Так, *Minuartia circassica* положительно реагировала на удаление *Carex* spp., *Festuca ovina*, но отрицательно – на удаление остальных видов. *Carex* spp. уменьшала численность в ответ на удаление *Anemone speciosa*, но положительно на удаление *Festuca ovina*. Рассматривая реакцию отдельных видов на удаление одного из доминирующих видов (рис. 4.1), необходимо отметить, что среди всех пяти доминантов практически не наблюдалась отрицательная реакция на удаление других видов (за исключением небольшого уменьшения численности побегов осок при удалении *Anemone speciosa*). В то же время, внутри этой группы видов отмечено большое число случаев положительной реакции, т.е. увеличения численности в ответ на удаление каких-либо других доминантов. Таким образом, можно заключить, что между доминирующими видами исследуемой альпийской пустоши преобладают конкурентные отношения.

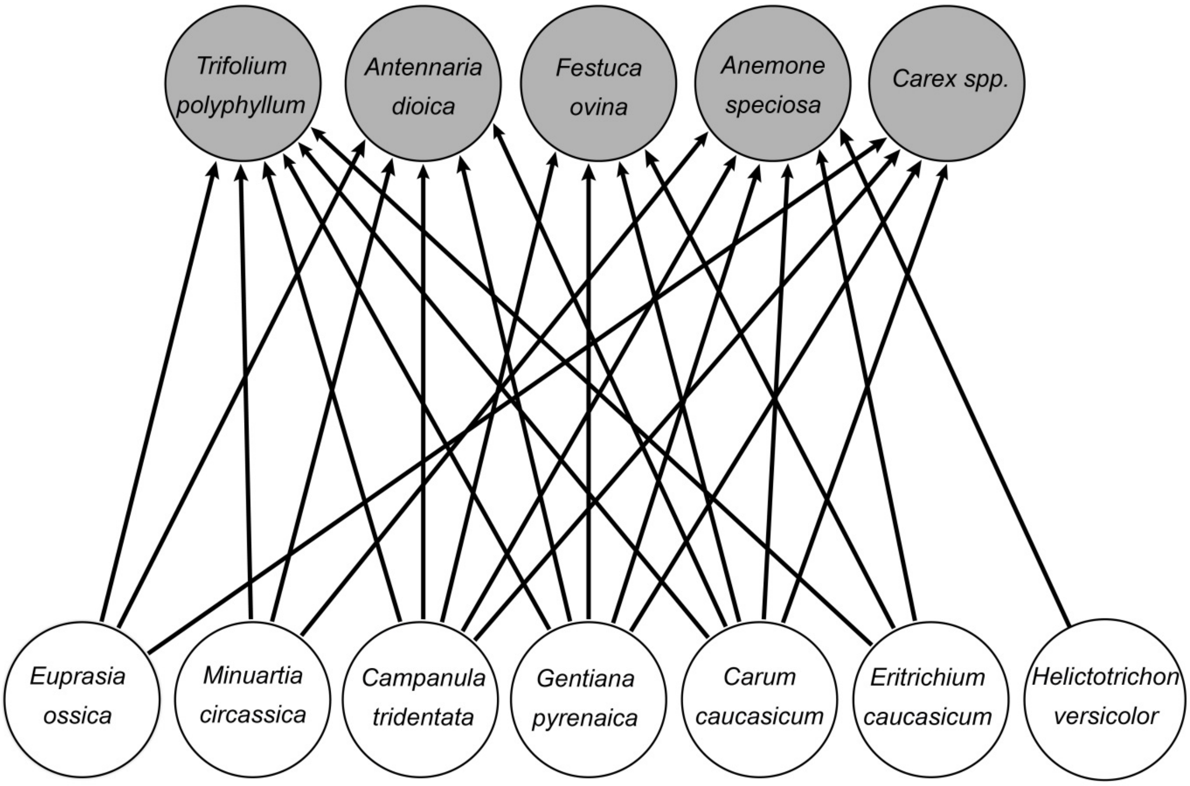

Рисунок 4.2 Положительные связи (отрицательная реакция на удаление) между видами альпийских пустошей. Стрелки направлены от реагирующего вида к удаленному. Серые кружки обозначают виды, которые были удалены в эксперименте.

Отрицательную реакцию на удаление показали следующие виды (рис. 4.2): *Eritrichium caucasicum*, *Carum caucasicum*, *Campanula tridentata*, *Gentiana pyrenaica*, *Minuartia circassica*, *Euphrasia ossica*.

В связи с малым участием многих других видов, оценить их реакцию на экспериментальное удаление не представилось возможным. Среди них не отмечено случаев резкого увеличения участия в ответ на экспериментальные воздействия. Как общее число видов, отмеченных в различных вариантах опыта, так и флористическая насыщенность (среднее число видов на площадку) практически не изменились за весь период наблюдений. Аналогичные результаты были получены на эстонских полидоминантных лугах, когда удаление ряда видов не увеличивало скорость заселения экспериментальных площадок по сравнению с контрольными (Zobel et al. 1994). В то же время удаление абсолютного доминанта *Dactylis glomerata* на богатых почвах залежей привело к резкому увеличению видового разнообразия (Gurevitch and Unnasch, 1989).

К сожалению, не все виды, отмеченные на опытных площадках, произрастали на контрольных. К таким видам относится *Vaccinium vitis-idaea*, значительно увеличившая численность во всех вариантах эксперимента. Это увеличение, возможно, связано с реакцией на удаление доминирующих видов, но в связи с отсутствием этого вида в контроле нельзя исключить, что возрастание численности могло быть общим для популяционной динамики этого вида, не связанным с экспериментальным воздействием.

Отношения между пятью доминирующими видами, изученными в эксперименте не всегда реципрокные, т.е. если вид А положительно реагирует на удаление вида В, то вид В может не показывать такой же реакции при удалении вида А. Реципрокные (взаимоотрицательные) связи отмечены для следующих пар видов:

Antennaria dioica - Trifolium polyphyllum,

Antennaria dioica - Anemone speciosa,

Festuca ovina - Carex spp.

Кроме того, на удаление как *Festuca ovina*, так и *Carex spp*. резко положительно реагировал *Helictotrichon versicolor*. Поэтому в целом злаки и осоки в изучаемом сообществе могут рассматриваться как единая гильдия видов, более тесно конкурирующих между собой, чем с другими видами (Blondel, 2003)

Сравнивая реакцию видов с их биоморфологическими особенностями, можно отметить, что в целом положительная реакция на удаление доминантов несколько чаще выражена у клональных видов, т.е. способных к вегетативному размножению и разрастанию (*Antennaria dioica, Trifolium polyphyllum, Helictotrichon versicolor, Festuca ovina*) и меньше выражена у вегетативно неподвижных видов (*Anemone speciosa, Eritrichium caucasicum* и др.). Возможно, что исключительно семенное размножение в условиях исследуемого сообщества не позволяет видам так же быстро реагировать на увеличение доступности ресурсов, как это возможно у видов, способных к вегетативному разрастанию.

Реакция видов на удаление того или иного доминанта не всегда может быть связана с глубиной расположения основной массы поглощающих корней рассматриваемых видов. Специальные исследования корневых систем видов альпийской пустоши (Онипченко и др., 1987) показали, что тонкие корни *Festuca ovina, Antennaria dioica, Carex spp*. сосредоточены преимущественно в дерновом горизонте до глубины 6-8 см, а корни *Anemone speciosa* и *Trifolium polyphyllum* располагаются на глубине 6-16 см.

Поскольку для большинства исследуемых видов отмечена не специфическая реакция на удаление других видов, а на удаление одного вида реагируют сразу многие виды, а не какой-либо один, можно говорить о преобладании в изучаемом сообществе так называемой "диффузной конкуренции" (по MacArthur, 1972), когда при удалении одного вида многие из оставшихся делят его ресурсы, немного увеличивая свою численность, что наблюдалось и в ряде исследований других сообществ (Fowler, 1981; Keddy, 1989; Moen, 1989).

Таблица 4.1 Сводная таблица результатов статистической обработки экспериментальных данных различными методами. Значимое увеличение численности побегов (p < 0,05) отмечено знаком «+», уменьшение – знаком «-».

Реагирующий вид	Контроль		Удаление *Anemone speciosa*						Удаление *Carex spp.*						Удаление *Antennaria dioica*						Удаление *Festuca ovina*						Удаление *Trifolium polyphyllum*					
	1	5	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
Anemone speciosa		-									+		-	-		+	+	+	-						-				+		-	
Antennaria dioica			+	+		+	+		-												+	+		+			+	+		+		
Campanula tridentata	-	+		-	-	-		+			-			-		-	-	-				-	-	-	+			-	-	-		-
Carex umbrosa			-		-												-					+	+			+						
Carum caucasicum		+		-	-	-	+	+		-	-	-	+			-	-	-				-	-	-				-	-	-		+
Eritrichium caucasicum	+	-		-	-	-			+					+				-				-		-				-	-	-		
Euphrasia ossica/*		+					+						-	-					-	-											-	-
Festuca ovina		-	+	+	+			+	+	+	+		-	+	+		-			+							+	+	+			+
Gentiana pyrenaica	+		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		-		-	-	-		-	+	-	-	-				-	-	-		
Helictotrichon versicolor					-		-		+	+	+	+				+	+	+			+	+	+	+		+	+	+	+	+		
Luzula spicata	-	-		+		+			-			+			-			+	-			+		+				+		+		
Minuartia circassica				-		-		-	+			+				-		-			+	+		+			-	-		-		-
*Ranunculus oreophilus**/*			+												+																	+
Trifolium polyphyllum				+		+				+	+					+	+	+					+	+								
*Vaccinium vitis-idaea**/*			+						+						+						+						+					

* - только генеративные особи, ** - нет в контроле

Методы обработки (см. раздел 4.1 “Методика”): 1 – динамика абсолютной численности всех побегов, 2 – К по сумме побегов на 10 пл. (среднее по годам), 3 – К по отдельным площадкам (1988 и 1994 гг.), 4 - оценка расхождения рядов общей численности побегов, 5 – динамика абсолютной численности генеративных побегов (сравнение средних за 1983-88 и 1992-96 гг), 6 - среднее К для численности генеративных побегов по годам.

4.2. Экспериментальное удаление групп видов альпийских пустошей[2]

Поскольку при удалении отдельных видов (см. главу 4) было показано, что положительно реагируют на удаление видов с высоким участием в основном другие доминанты, а у большинства не доминирующих видов наблюдается нейтральная или отрицательная реакция, по результатам этого эксперимента, позднее, в 1996 году, был заложен эксперимент с удалением групп видов, где в общие группы были включены виды с взаимной реакцией на удаление друг друга.

4.2.1. Методика

Эксперимент с удалением групп видов был заложен на однородном участке альпийской лишайниковой пустоши на склоне южной экспозиции на высоте около 2750 м н.у.м. в шести вариантах:

1) контроль (без удаления);

2) удаление двудольных доминантов (*Antennaria dioica, Anemone speciosa, Trifolium polyphyllum*) (**AAT**);

3) удаление однодольных доминантов *Festuca ovina* и осок *Carex umbrosa* и *C. sempervirens* (осоки, также, как и в эксперименте с удалением отдельных видов рассматриваются нами как единая группа *Carex* spp.) (**FC**);

4) удаление однодольных (*Festuca ovina, Carex* spp.) и двудольных (*Antennaria dioica, Anemone speciosa, Trifolium polyphyllum*) доминантов (**FCAAT**);

5) удаление однодольных доминантов (*Festuca ovina, Carex* spp.) и брусники *Vaccinium vitis-idaea* (**FCV**);

---

[2] Основные положения данного раздела изложены в статьях автора диссертационной работы:
Елумеева Т.Г., **Аксенова А.А.**, Онипченко В.Г. Изучение конкуренции в высокогорных фитоценозах: эксперименты с удалением групп видов на альпийских лишайниковых пустошах Тебердинского заповедника //Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2003. – Т. 108. – №. 2. – С. 55-59.
Elumeeva T.G., **Aksenova A.A.**, Onipchenko V.G., Werger M.J. Effects of herbaceous plant functional groups on the dynamics and structure of an alpine lichen heath: The results of a removal experiment // Plant Ecology. – 2018. – Vol. 219. – №. 12. – P. 1435-1447.

6) удаление всех доминантов совместно с *Helictotrichon versicolor, Luzula spicata* и *Vaccinium vitis-idaea* (**FCAATHLV**).

Эксперимент был проведен на участках 1,5×0,5 м. Эти участки были расположены по три в ряд на расстоянии 1м между участками и рядами. Каждый вариант эксперимента проводили в трехкратной повторности. В центре каждого участка были заложены 4 площадки размером 0,25×0,25м для учетов.

На каждом экспериментальном участке были удалены надземные органы сосудистых растений в соответствии с вариантом эксперимента. Растения срезали ножницами на уровне почвы в первый год несколько раз за вегетационный период, а в последующие годы – по мере отрастания побегов. Такой же метод мы использовали в эксперименте по удалению отдельных видов на альпийской пустоши [раздел 4.1.1].

В июле 2010 года, на 15 год эксперимента, для изучения структуры фитомассы, с учетных площадок были взяты укосы: контроль –12 укосов, удаление двудольных доминантов – 10, удаление однодольных доминантов – 12, удаление всех доминантов – 10, удаление однодольных и *Vaccinium vitis-idaea* – 10, удаление всех доминантов и *Vaccinium vitis-idaea* – 8. Укосы были разобраны на следующие фракции: ветошь прошлых лет, лишайники, мхи и сосудистые растения по видам. У *Carum caucasicum* и *Campanula tridentata* отдельно учитывали биомассу особей в ювенильном возрастном состоянии. Образцы были высушены до постоянной массы и взвешены с точностью до 0,001 г.

Были рассчитаны и включены в дальнейший анализ: флористическая насыщенность на пробную площадку, суммарная фитомасса, суммарная биомасса, ветошь прошлых лет, лишайники, суммарная биомасса сосудистых растений. Биомасса отдельных видов была нами включена в анализ, если их встречаемость на контрольных и экспериментальных площадках была больше 50%. Так как участие мохообразных на площадках было незначительным, данные по ним отдельно не анализировали, но включили в данные по общей биомассе.

Распределение всех переменных, кроме суммарной фитомассы, отличалось от нормального, поэтому данные были трансформированы по основанию натурального логарифма ln(x+1), где x – биомасса особей отдельного вида на учетной площадке. Для логарифмированных данных с приближенным к нормальному распределению был проведен однофакторный дисперсионный анализ (независимый фактор — вариант эксперимента, зависимый — надземная фитомасса). При значимом влиянии варианта эксперимента, для того чтобы выявить, какие именно варианты различаются между собой, применяли апостериорный Tukey HSD тест. Для данных, у которых и после логарифмирования распределение отличалось от нормального, мы провели непараметрический дисперсионный анализ (Kruskal-Wallis ANOVA), а для сравнения отдельных вариантов применяли Mann-Whitney U-test.

4.2.2. Результаты и обсуждение

Все варианты с удалением доминантов, даже те, в которых было удалено сразу пять или более видов, значимо не отличались от контроля по флористической насыщенности (p=0,376). Флористическая насыщенность находилась в пределах от 18,5±2,5 видов на 0,0625 м^2 в варианте с удалением *Festuca ovina* и *Carex* spp., до 16,1 ± 2,2 вида в варианте с удалением двудольных доминантов. Ни в одном из вариантов за все время наблюдений не было обнаружено ни одного нового, не отмеченного ранее на площадках вида растений.

Общая фитомасса была значимо ниже, чем в контроле (831±23 г/м^2) только в двух вариантах: удаление однодольных доминантов с *Vaccinium vitis-idaea* (648±16; *p=0,034*) и удаление всех доминантов с *Vaccinium vitis-idaea* (595±25; *p=0,004*) (рис.4.3, табл. 4.2). Масса ветоши во всех вариантах эксперимента была значимо ниже чем в контроле (224±26 г/м^2), кроме варианта с удалением двудольных доминантов (150±11; *p=0,28*). Биомасса лишайников была выше чем в контроле (336±33 г/м^2) в вариантах с удалением всех доминантов (429±20; *p=0,019,*), с удалением однодольных доминантов и *Vaccinium vitis-idaea* (475±19; *p=0,003,*), и при удалении всех доминантов совместно с *Vaccinium vitis-idaea* (464±42; *p=0,041*). Суммарная биомасса (сосудистые растения, лишайники и мхи) во всех вариантах значимо не различалась. Биомасса сосудистых растений во всех вариантах оказалась значимо меньше, чем в контроле. Самая низкая, в 3,5 раза ниже по сравнению с контролем, она была в варианте с удалением всех доминантов совместно с *Vaccinium vitis-idaea*.

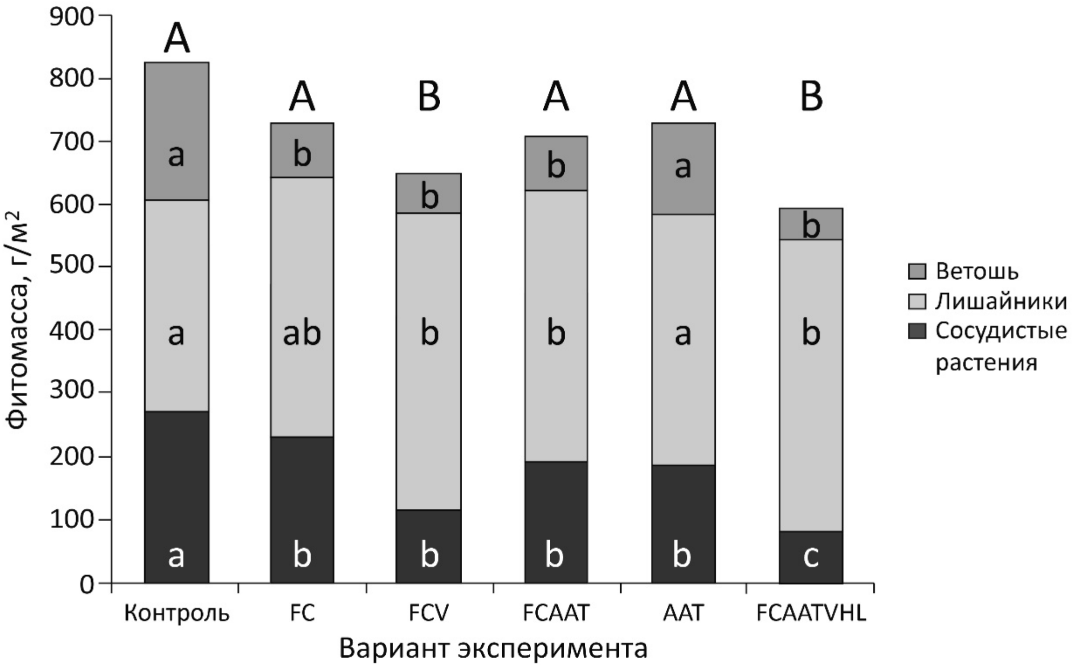

Рисунок. 4.3 Структура надземной фитомассы в разных вариантах эксперимента с удалением групп видов на альпийской лишайниковой пустоши. Разными буквами обозначены значимо отличающиеся друг от друга варианты. Заглавные буквы – суммарная фитомасса, строчные – ветошь, лишайники и сосудистые растения. Варианты эксперимента: Контроль, FC, FCV, FCAAT, AAT, FCAATHLV (расшифровка сокращений см. выше).

Таблица 4.2. Биомасса различных фракций и наиболее часто встречающихся видов сосудистых растений в разных вариантах эксперимента (среднее ± ошибка среднего, г/м^2). Жирным шрифтом выделены варианты, значимо отличающиеся от контроля ($p < 0{,}05$). Звездочкой * отмечена биомасса отросших побегов *Vaccinium vitis-idaea* в вариантах с её удалением (эти варианты не были включены в анализ). Варианты эксперимента: FC, FCV, FCAAT, AAT, FCAATHLV (расшифровка сокращений в разделе «Методика»).

Фракция фитомассы	p	Вариант эксперимента					
		Контроль	FC	FCV	FCAAT	AAT	FCAAT HLV
N		12	12	10	10	10	8
Ветошь	**<0,001**	224±26	**87±13**	**61±6**	**81±15**	150±11	**53±7**
Общая биомасса	0,209	607±20	643±31	587±22	623±17	583±23	542±42
Сосудистые растения	**<0,001**	271±33	**230±25**	**112±6**	**194±13**	**187±22**	**78±8**
Лишайники	**0,017**	336±33	412±30	**475±19**	**429±20**	396±21	**464±42**
Anemone speciosa	0,954	7,4±1,7	8,2±2,0	8,0±2,2	-	-	-
Antennaria dioica	0,447	9,6±2,3	15,0±3,9	21,9±6,5	-	-	-
Campanula collina	0,436	3,9±1,1	2,6±1,2	3,0±1,5	4,4±1,5	1,5±0,6	5,2±1,4
Campanula tridentata	**<0,001**	6,3±1,7	7,9±1,9	4,8±1,6	**16,3±2,5**	6,4±2,7	**23,5±3,7**
Carex spp.	0,489	12,6±2,9	-	-	-	10,1±1,3	-
Carum caucasicum	**0,003**	14,7±2,4	8,9±2,1	**4,4±1,6**	11,0±1,8	11,6±2,7	**3,8±1,5**
Euphrasia ossica	**0,015**	0,90±0,45	**0,11±0,05**	0,44±0,14	**0,10±0,03**	0,27±0,08	0,20±0,11
Festuca ovina	0,770	17,5±2,1	-	-	-	18,3±1,8	-
Gentiana pyrenaica	0,909	5,2±2,6	5,1±1,6	4,0±2,0	3,7±1,9	6,2±2,3	4,5±2,2
Helictotrichon versicolor	0,180	4,0±1,3	5,8±2,0	5,4±0,6	8,4±2,3	4,7±1,8	-
Ranunculus oreophilus	0,424	1,8±0,5	5,0±1,0	4,3±0,7	3,6±1,1	3,2±1,0	5,7±2,6
Trifolium polyphyllum	0,320	2,8±1,6	8,0±2,9	4,2±2,2	-	-	-
Vaccinium vitis-idaea	0,091	169±24	129±21	28±2*	131±11	102±11	22±2*

Биомасса большинства видов в конце эксперимента не отличалась от биомассы этих видов на контрольных площадках, к ним относятся: *Anemone speciosa, Campanula collina, Carex* spp*, Festuca ovina, Helictotrichon versicolor, Gentiana pyrenaica, Ranunculus oreophilus и Vaccinium vitis-idaea, Trifolium polyphyllum*.

Участие *Euphrasia ossica* оказалось ниже чем в контрольном варианте (0,90±0,45 г/м^2) в двух вариантах нашего эксперимента: удаление однодольных доминантов (0,11±0,05; *p=0,025*) и группы всех доминантов (0,10±0,03; *p=0,011*).

Биомасса всех побегов *Campanula tridentata* оказалась выше чем в контроле (6,3±1,7 г/м^2) в вариантах с удалением всех доминантов (23,5±3,7; *p=0,002*) и при удалении всех доминантов с *Vaccinium vitis-idaea* (16,3±2,5; *p=0,005*). В этих же вариантах, а также в варианте с удалением однодольных, была выше масса ювенильных особей этого вида (табл. 4.2).

Биомасса всех особей *Carum caucasicum* по сравнению с контролем (14,7±2,4 г/м^2) была значимо меньше в вариантах с удалением *Vaccinium vitis-idaea* и однодольных (4,4±1,6; *p=0,014*) и в варианте с удалением *Vaccinium vitis-idaea* со всеми доминантами (3,8±1,5; *p=0,039*).

Долговременное удаление групп растений привело к значительному изменению структуры надземной фитомассы альпийской пустоши.

При сохранении общей биомассы произошло её перераспределение между сосудистыми растениями и лишайниками. В то время как биомасса сосудистых растений уменьшилась за счет удаленных видов, а биомасса оставшихся видов в целом осталась неизменной, участие лишайников увеличилось, особенно в тех вариантах, где была удалена большая часть исходной общей биомассы: в вариантах с удалением брусники *Vaccinium vitis-idaea* или большим числом видов. В.Г. Онипченко (2014) показал, что на альпийской пустоши лишайники и сосудистые растения не конкурируют за почвенные ресурсы, и при обрубке корней увеличения биомассы лишайников не происходит. При удалении же надземных органов сосудистых растений увеличивается освещенность и свободное пространство занимают лишайники. Напротив, при внесении дополнительных элементов минерального питания, в результате которого происходит разрастание надземных частей сосудистых растений, лишайники постепенно вытесняются из состава сообщества (Cornelissen et al. 2001; Судзиловская и др., 2006). Таким образом, на низкопродуктивных альпийских пустошах северо-западного Кавказа изъятая биомасса доминантов в основном компенсируется не оставшимися видами, а лишайниками. Интересно, что на высокопродуктивных гераниево-копеечниковых и пестроовсяницевых лугах Тебердинского заповедника также наблюдалось уменьшение суммарной биомассы сосудистых растений, при которой компенсация биомассы удаленных доминантов оставшимися видами и лишайниками отсутствовала (Ахметжанова, 2010; Elumeeva et al., 2017). Сильно замедленное восстановление фитомассы было отмечено и на сухих лугах в северной Канаде, когда после удаления группы граминоидов (осок и злаков) компенсация за счет разнотравья произошла лишь на пятый год, а при удалении разнотравья полной компенсации не было даже после семи лет эксперимента (McLaren, Turkington, 2011). В тундровых сообществах Аляски в эксперименте с удалением кустарничков и мхов биомасса сосудистых растений полностью достигла контрольного уровня только на шестой год экспериментов (Bret-Harte et al., 2008).

Значимое уменьшение массы ветоши прошлых лет произошло во всех вариантах, где были удалены растения, для которых характерно ее накопление в большом количестве. На альпийских пустошах это *Festuca ovina* и *Vaccinium vitis-idaea*. Такое накопление связано с тем, что листья этих видов разлагаются очень медленно по сравнению с листьями большинства остальных видов (Lavorel, Grigulis, 2012; Elumeeva et al., 2018). Уменьшение запаса ветоши было отмечено при удалении доминирующего *Bouteloua gracilis* в прериях на севере Колорадо (Munson, Lauenroth, 2009). На гераниево-копеечниковых лугах удаление доминантов с относительно быстро разлагающимися отмершими побегами привело к разрастанию злаков и частичной компенсацией потерь биомассы. Однако, так как у этих злаков ветошь разлагается медленно, в целом при снижении общей биомассы запасы ветоши не изменились (Ахметжанова, 2010).

Внутри фракции сосудистых растений значительного перераспределения фитомассы между оставшимися видами не произошло. Отсутствие значимой реакции однодольных доминантов на удаление двудольных доминантов может быть связано с тем, что они относятся к разным функциональным группам и в меньшей степени конкурируют между собой за ресурсы (Елумеева и др., 2003).

В предыдущем исследовании мы показали, что *Helictotrichon versicolor* увеличил численность побегов в ответ на удаление *Festuca ovina* и *Carex* spp., а *Luzula spicata*, положительно реагировала на удаление *Festuca ovina* (Аксенова и др., 1999). В этом эксперименте при удалении группы однодольных доминантов следовало бы ожидать положительной реакции со стороны других однодольных растений альпийской пустоши. Однако, нами не было зафиксировано значимой разницы между вариантами для *Helictotrichon versicolor* и *Luzula spicata*.

На площадках с удалением однодольных доминантов совместно с *Vaccinium vitis-idaea* биомасса *Antennaria dioica* (21,9±6,5; $p=0,19$) более чем в два раза превысила биомассу на контрольных площадках (9,6±2,3), однако эти различия статистически незначимы, что может быть связано с клональным ростом этого вида и неравномерным распределением побегов по площадкам. Так, например, при выращивании *Antennaria dioica* в монокультуре, ее биомасса увеличивается (Onipchenko et al., 2009).

Биомасса *Carum caucasicum* или не отличалась от контроля, или была ниже, как в обоих вариантах с удалением *Vaccinium vitis-idaea*. В этом эксперименте мы нашли подтверждения нашим предположениям, которые мы сделали в ходе работы по удалению отдельных видов, о важности положительного влияния удаленных отдельных видов на *Carum caucasicum*. Численность побегов *Carum caucasicum* снижалась при удалении любого из доминантов в отдельности [Глава 4.1.2.]. Анализ результатов экспериментального подсева показал, что число всходов этого вида выше на нарушенных участках, но выше и смертность, а на контрольных площадках, как нарушенных, так и не нарушенных, численность в конце эксперимента не отличалось от начальной. Мы заключили, что большее участие *Carum caucasicum* на лишайниковой пустоши, вероятно, зависит от увеличения количества семян, а не от наличия свободного пространства [Глава 5].

Биомасса *Campanula tridentata* была значимо выше в тех вариантах, где было удалено большее число видов (табл. 4.2). У *Campanula tridentata* отмечена отрицательная реакция численности побегов на удаление отдельных доминантов (Аксенова и др., 1999), но возможно, такая реакция вида связана с тем, что в эксперименте освобождалось недостаточное для этого вида пространство, которое быстрее занимали вегетативно подвижные виды.

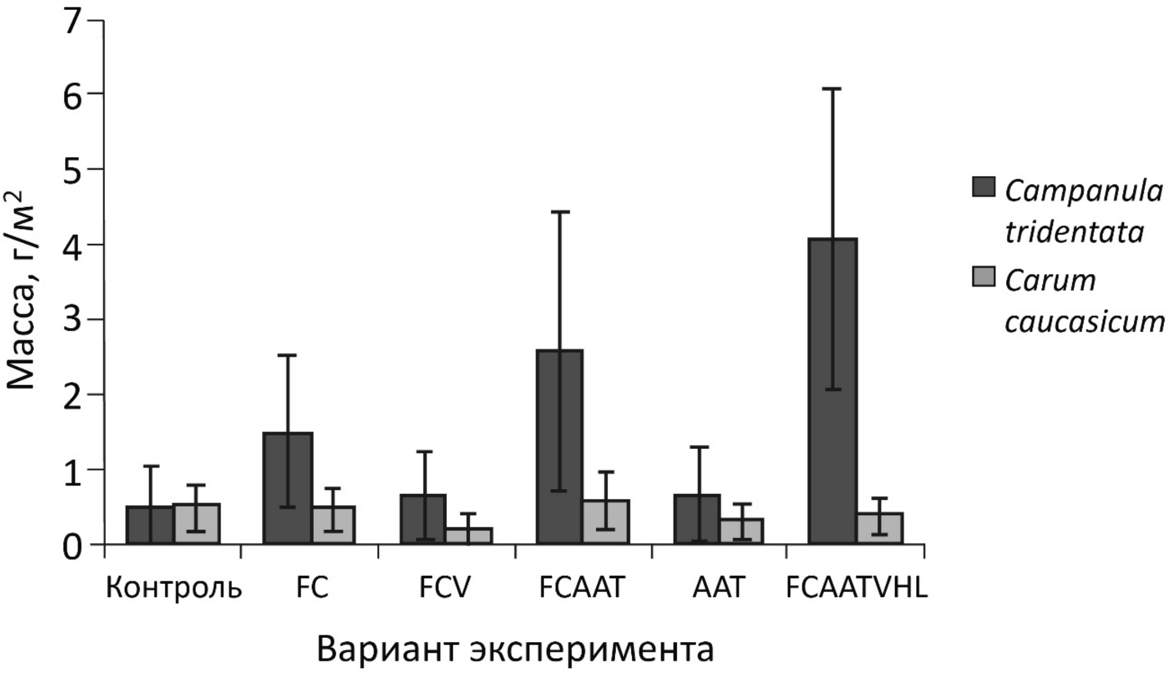

Рисунок 4.4. Биомасса ювенильных особей и всходов *Campanula tridentata* и *Carum caucasicum* в разных вариантах эксперимента (среднее и стандартное отклонение). Варианты эксперимента: Контроль, FC, FCV, FCAAT, AAT, FCAATHLV (расшифровка сокращений в разделе «Методика»).

При выращивании в монокультуре в течение 6 лет этот вид увеличивает биомассу (Onipchenko et al., 2009). В нашем случае увеличение суммарной биомассы этого вида произошло не только за счет взрослых особей, но и за счет большого числа ювенильных растений в этих вариантах (рис.4.4). При экспериментальном подсеве [глава 5] *Campanula tridentata* в первые годы демонстрировал увеличение участия на контрольных площадках с удаленными надземными частями растений. Таким образом, *Campanula tridentata*, вегетативно неподвижный вид, при освобождении достаточного пространства увеличивает свое участие в сообществе благодаря повышению успешности семенного возобновления.

Таким образом:

1. Сравнение структуры фитомассы в разных вариантах нашего эксперимента подтвердило явление диффузной конкуренции между сосудистыми растениями (MacArthur 1972; Moen 1989) на альпийских лишайниковых пустошах, когда оставшиеся виды «делят» между собой дополнительные почвенные ресурсы, при этом часть ресурсов, по-видимому, остается не востребованной сосудистыми растениями.

2. Биомасса лишайников была выше в вариантах с удалением наибольшего количества видов. Лишайники практически компенсируют отчужденную биомассу сосудистых растений.

3. Биомасса *Campanula tridentata* выше в вариантах с наибольшим количеством изъятых из сообщества видов, место которых занимают молодые особи *Campanula tridentata*, выросшие из семян.

4. Ни на каком из вариантов удаления биомасса *Carum caucasicum* не отличается от контроля. Это согласуется с нашим представлением о том, что увеличение участия этого вегетативно неподвижного вида, вероятно, зависит от увеличения семенного дождя и наличия защищенных местообитаний [Глава 5].

ГЛАВА 5. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ ПОДСЕВ НА НАРУШЕННЫЕ И НЕНАРУШЕННЫЕ УЧАСТКИ АЛЬПИЙСКИХ ПУСТОШЕЙ[3]

5.1. Методика

Опыт по искусственному подсеву семян *Campanula tridentata*, *Carum caucasicum* и *Anemone speciosa* проводили в течении 22 лет: с 1996 по 2018 г. Эксперимент выполнен для каждого вида в 4 вариантах:

а) контроль,

б) контроль с удалением надземных частей растений,

в) подсев одного из видов в ненарушенное сообщество,

г) подсев одного из видов в сообщество с удалением надземных частей растений.

Размер площадок был 100 см^2 (т.е. 10 × 10 см.). Каждый вариант эксперимента проводили в двадцатикратной повторности. Площадки были расположены по 40 в 8 рядов с регулярным чередованием вариантов.

Подсев проводили ежегодно в течении 5 лет, с 1996 по 2000 год. Зрелые семена собирали в год посева и вносили на площадки в конце вегетационного сезона. На каждую площадку, предназначенную для подсева *Campanula tridentata* и *Carum caucasicum,* вносили по 100 семян одного из видов. На площадки для подсева *Anemone speciosa* вносили по 50 семян этого вида.

На площадках с удалением надземных частей растений (б, г) срезали побеги всех видов сосудистых растений кроме подсеваемого, на контрольных площадках с удалением надземных частей растений (г) – особи всех видов, кроме *Campanula tridentata*, *Carum caucasicum* и *Anemone speciosa*. Растения удаляли многократно (3-5) раз в первый год и по мере возобновления побегов в последующие годы. Срезали ножницами на уровне почвы (метод истощения). Все срезанный побеги аккуратно возвращали обратно на

---

[3] Основные положения данного раздела изложены автором дисертационной работы в главе книги: Volkova E.V., Onipchenko V.G., Blinnikov M.S., **Aksenova A.A.**, Cherednichenko O.V. Experimental study of plant relationships // Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus (ed. V.G. Onipchenko). (Dordrecht, Netherlands, 2004), vol. 29 of Geobotany, pp. 223–262.

площадку, с которой они были удалены. На всех экспериментальных площадках лишайники оставляли нетронутыми.

Для оценки изменения участия изученных видов мы проводили учеты числа особей *Campanula tridentata*, *Carum caucasicum* и *Anemone speciosa* во всех возрастных состояниях каждый год (1996 – 2010). Для оценки изменения численности всходов, их учет проводили 2 – 5 раз за вегетационный сезон.

Для оценки влияния экспериментального подсева на участие подсеянных видов в долговременной перспективе, мы в 2018 году сделали укосы на всех экспериментальных и контрольных площадках. Каждый укос был разобран по видам, высушен и взвешен. Особи *Campanula tridentata*, *Carum caucasicum* и *Anemone speciosa* были разделены на ювенильные, вегетативные и генеративные и взвешены отдельно.

Для оценки изменений участия подсеваемых видов мы использовали численности численность вегетативных, генеративных и ювенильных особей этих видов, а также максимальное число всходов, отмеченное на площадке за каждый год. Так как распределение значений отличалось от нормального, для проверки статистических гипотез были использованы непараметрические статистические методы. Для выявления влияния экспериментального подсева и влияния экспериментального нарушения на число особей, а также биомассу изучаемых видов в разные годы был применен непараметрический однофакторный дисперсионный анализ (Kruskal-Wallis ANOVA). При подтверждени влияния экспериментального воздействия на численность особей для попарного сравнения применили Mann-Whitney U-Test. Для проверки различий между численностью особей исследуемых видов, в первый год эксперимента (до подсева) и последующими годами эксперимента, применили непараметрический статистический тест Уилкоксона для связанных выборок (Wilcoxon Matched Pairs Test). Проверку значимости различий проводили в программе Statistica 10.

5.2. Результаты и обсуждение

5.2.1. Экспериментальный подсев Anemone speciosa

На контрольных площадках за 22 года наблюдений нами был отмечен только один всход *Anemone speciosa*. На участках с подсевом за весь период наблюдений мы отметили 33 всхода на площадках без нарушений и 44 всхода на нарушенных площадках (табл. 5.1).

Таблица 5.1. Общее число всходов *Anemone speciosa, Campanula tridentata, Carum caucasicum*, отмеченное за 22 года в 4 вариантах эксперимента. Одинаковые буквенные индексы показывают отсутствие значимых различий между вариантами, а разными буквами показаны значимо отличающиеся варианты (р <0,05).

	Подсев		Контроль (без подсева)	
виды:	нарушения	нет нарушений	нарушения	нет нарушений
Anemone speciosa	44 А	33 А	1 Б	0 В
Campanula tridentata	586 A	230 B	49 C	30 C
Carum caucasicum	652 A	353 B	30 C	20 C

В обоих контрольных вариантах в течение всего эксперимента численность *Anemone speciosa* практически не изменялась.

В варианте с подсевом на нарушенные участки значимого изменения числа особей *Anemone speciosa* к концу эксперимента мы не наблюдали.

Значимое увеличение числа особей *Anemone speciosa* было отмечено только в варианте с подсевом на ненарушенные площадки. Среднее на площадку число особей *Anemone speciosa* увеличилось с 0,55±0,2 в 1996 году до 1,4±0,3 в 2001 (Рис 5.1, 5.2), и далее, в течение 8 лет, оставалось выше контрольного в 2-3 раза. Однако к 2010 году среднее число особей снизилось до 0,9±0,3, что значимо не отличается ни от числа особей на этих площадках до подсева, ни от числа особей в контроле.

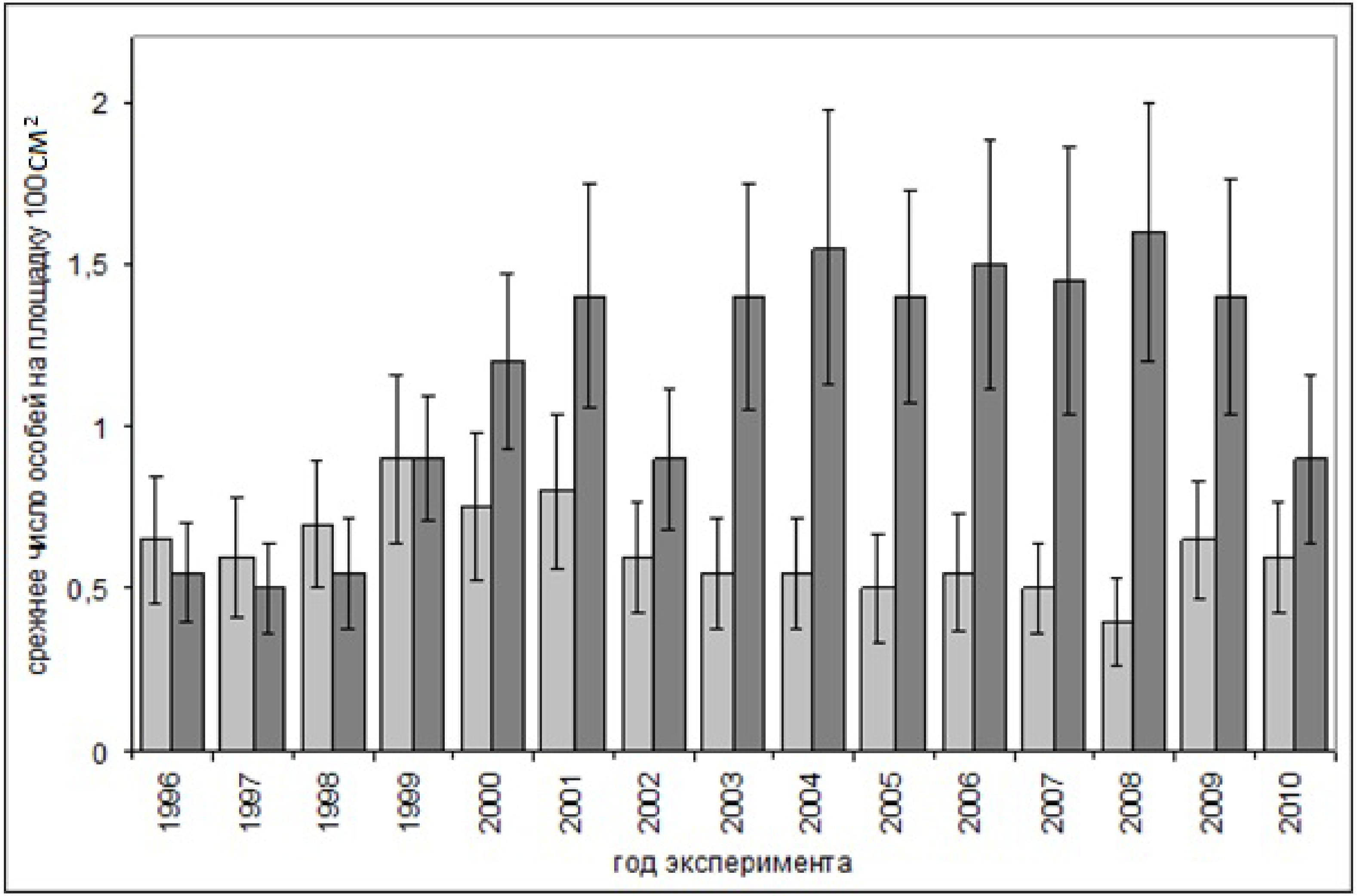

Рисунок 5.1. Изменение числа особей *Anemone speciosa* на участках без нарушений за 15 лет эксперимента. Столбцы показывают среднее число особей на площадку 0,01м^2 и его ошибку. Светлые столбцы – контрольные площадки без подсева, тёмные столбцы – площадки с подсевом.

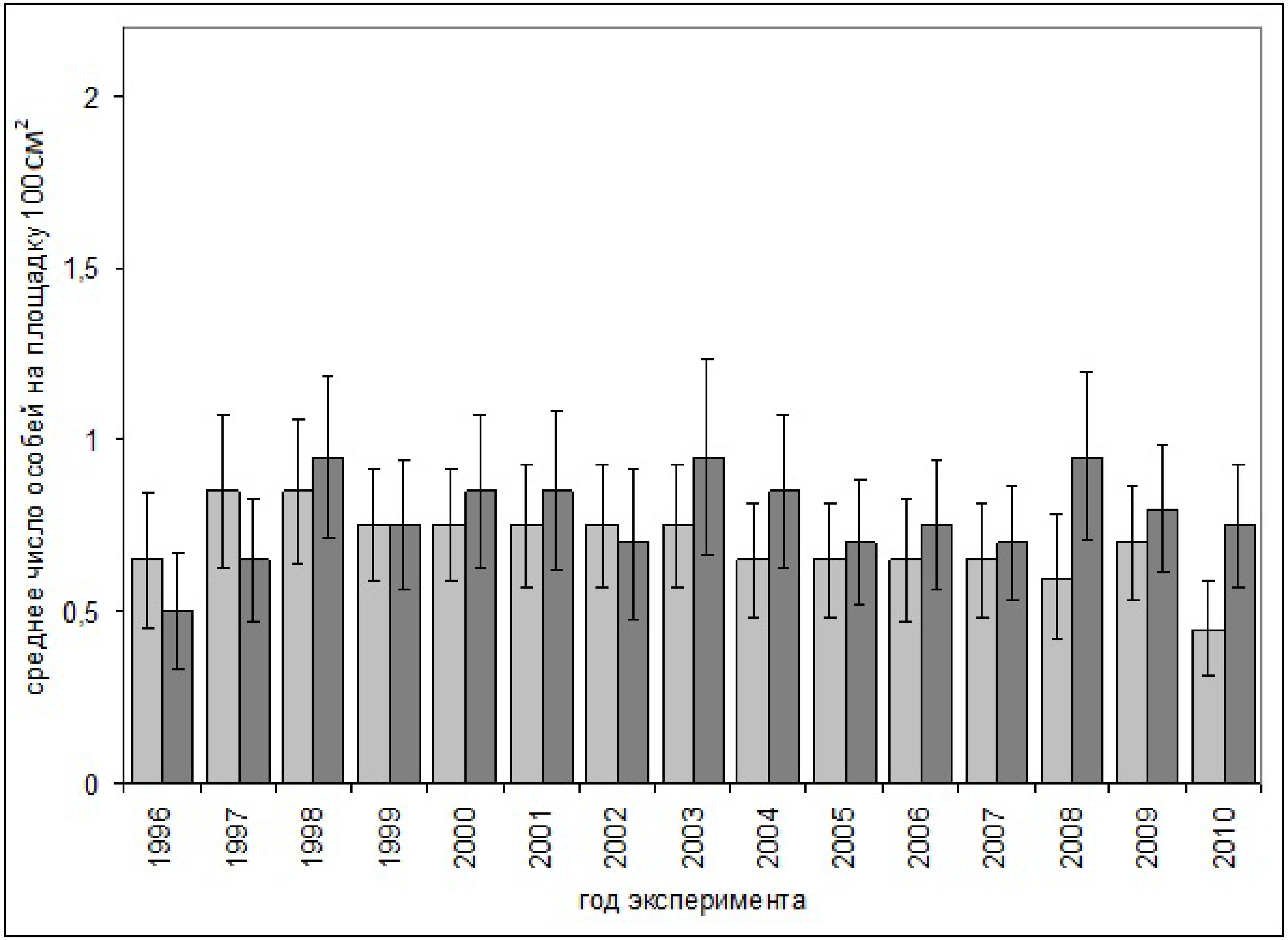

Рисунок 5.2. Изменение числа особей *Anemone speciosa* на участках с экспериментальными нарушениями за 15 лет эксперимента. Столбцы показывают среднее число особей на площадку 0,01м^2 и его ошибку. Светлые столбцы - контрольные площадки без подсева, темные столбцы - площадки с подсевом.

Наши наблюдения показали, что *Anemone speciosa* в долговременной перспективе не изменяет свое участие в сообществе в ответ на экспериментальные воздействия (рис.5.3, 5.4). Так, освобожденные от других растений участки совершенно не были использованы *Anemone speciosa*. Несмотря на то, что небольшое число всходов все-таки ежегодно появлялось, большинство из них гибли в тот же год. Такая смертность особенно была выражена на открытых, не занятых другими растениями участках. Таким образом, увеличение семенного дождя в течении 5 лет в 40 раз привело лишь к временному незначительному росту численности, и было обусловлено, в основном, появлением ювенильных особей.

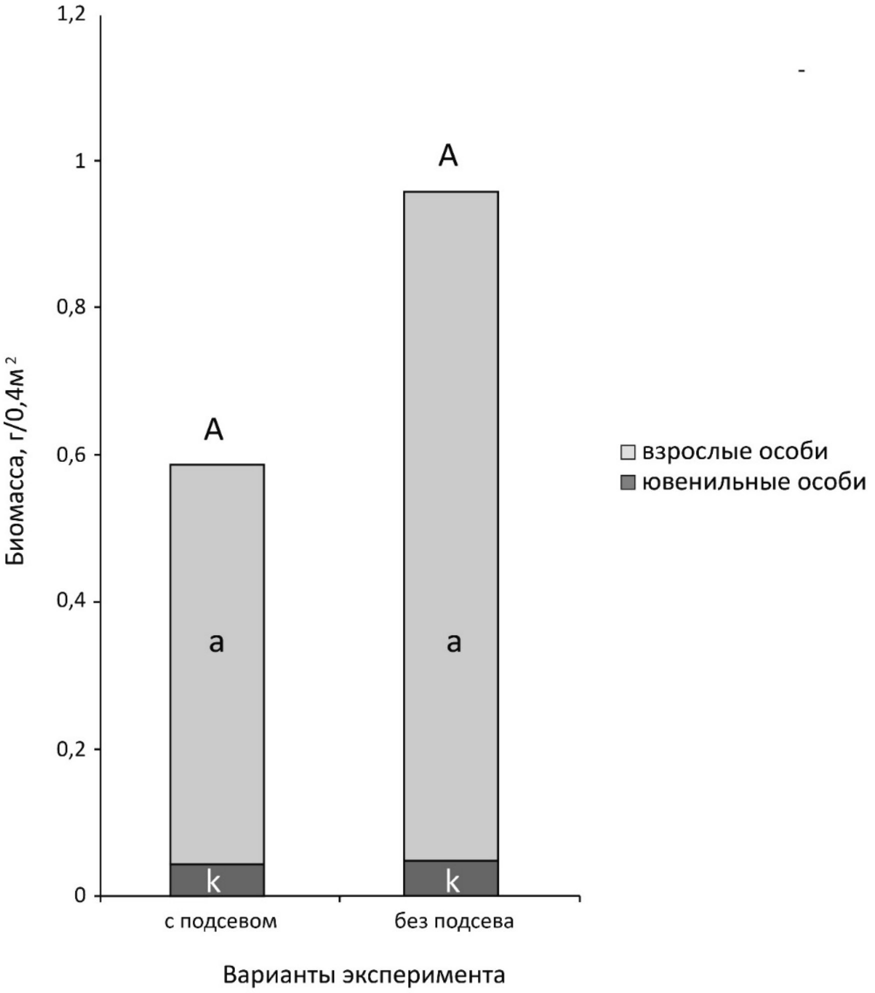

Рисунок. 5.3. Биомасса взрослых и ювенильных особей *Anemone speciosa* на участках с эксперментаным посевом и на участках без подсева.

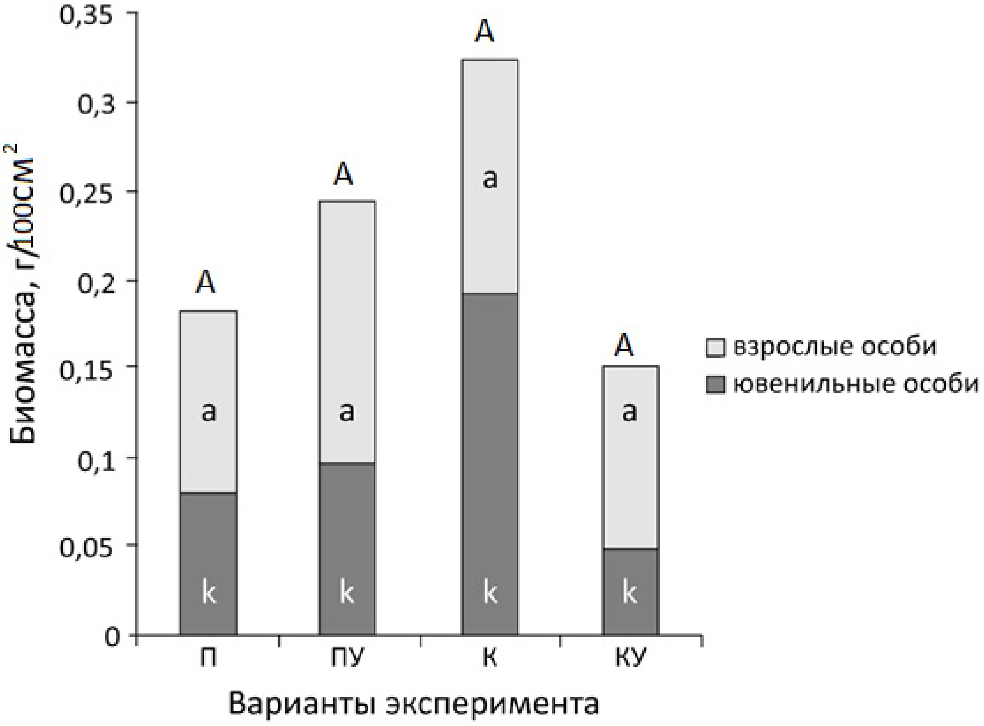

Рисунок 5.4. Биомасса взрослых и ювенильных особей *Anemone speciosa* (среднее на площадку 100 см²) в четырех вариантах эксперимента: ВВ-подсев в ненарушенное сообщество, ВВУ – подсев в нарушенное сообщество, К – без нарушений и подсева, КУ – с нарушениями и без подсева.

Большое влияние на приживаемость всходов оказывает *Primula algida.* Этот вид был обнаружен всего на трех площадках, однако, в конце эксперимента, под ним росли 8 из 17 особей *Anemone speciosa*. Другие же 9 особей были равномерно распределены по 9 площадкам, на которых *Primula algida* не было. Эти данные хорошо согласуется с нашими наблюдениеми о повышенной встречаемости ювенильных особей *Anemone speciosa* под розетками *Primula algida* (Аксенова, 2004). По-видимому, семена, попавшие под розетку *Primula algida,* развиваются в более благоприятном микроклимате (повышенная влажность почвы, меньшие колебания температуры, и др.). Дальнейшая повышенная приживаемость всходов обеспечивается листьями розетки *Primula algida*, которые препятствуют проникновению взрослых особей других видов, и таким образом, снижают уровень конкурентного давления на ювенильные особи, прорастающие между листьев.

Вероятно, *Anemone speciosa*, являясь видом поздних стадий сукцессий (Онипченко, Голиков, 1996), на стадии прорастания семени нуждается в защищенных участках. К.В. Дудова и др. (2019) и В.Г. Онипченко и др. (2020) показали, что *Anemone speciosa* имеет смешанный тип жизненной стратегии. Так, по сравнению с вкладом рудеральной (28%) и стресс-толерантной (29%) стратегий, конкурентная стратегия занимает большую долю (43%). Таким образом, нами было показано, что для успешного возобновления *Anemone speciosa* не нуждается в открытых местообитаниях и увеличении числа семян. Видимо, наличие отдельных видов, таких как *Primula algida,* может играть ключевую роль в возобновлении и поддержании численности *Anemone speciosa*.

5.2.2. Экспериментальный подсев Campanula tridentata

В течение всего периода наблюдений нами было отмечено 30 всходов *Campanula tridentata* на ненарушенных контрольных участках и 49 всходов на контрольных участках, на которых мы удалили другие растения и не подсевали семена этого вида (табл.5.1). На участках с подсевом в ненарушенное сообщество были отмечены 230 всходов и 586 всходов на участках, где удалили другие растения. Таким образом, число всходов, отмеченных за все время эксперимента на нарушенных площадках, было более чем в 2 раза больше, чем число всходов на площадках без нарушений.

Изменения числа побегов на контрольном варианте без нарушений отмечено не было (табл.5.5).

На контрольных нарушенных площадках численность *Campanula tridentata* практически не менялась первые восемь лет эксперимента. В 2007 году она увеличилась от первоначальной (1,1±0,4) в 2 раза и до 2010 года осталась на этом уровне (2,7±0,9), значимо (p=0,028) отличаясь от первого года опыта (рис. 5.5, 5.6).

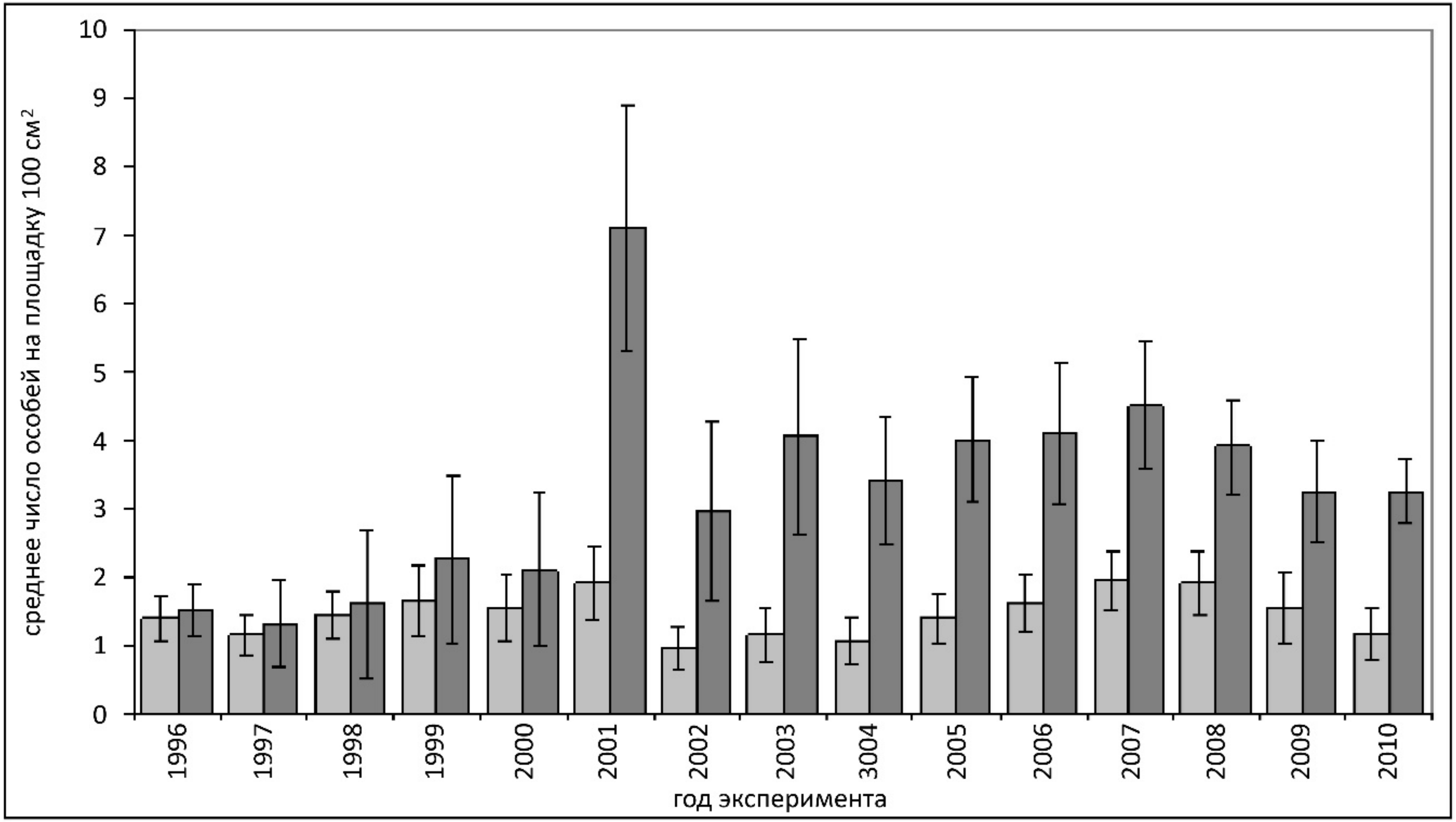

Рисунок 5.5. Изменение числа особей *Campanula tridentata* на участках без нарушений за 15 лет эксперимента. Столбцы показывают среднее число особей на площадку 0,01м^2 и его ошибку. Светлые столбцы – контрольные площадки без подсева, темные столбцы – площадки с подсевом.

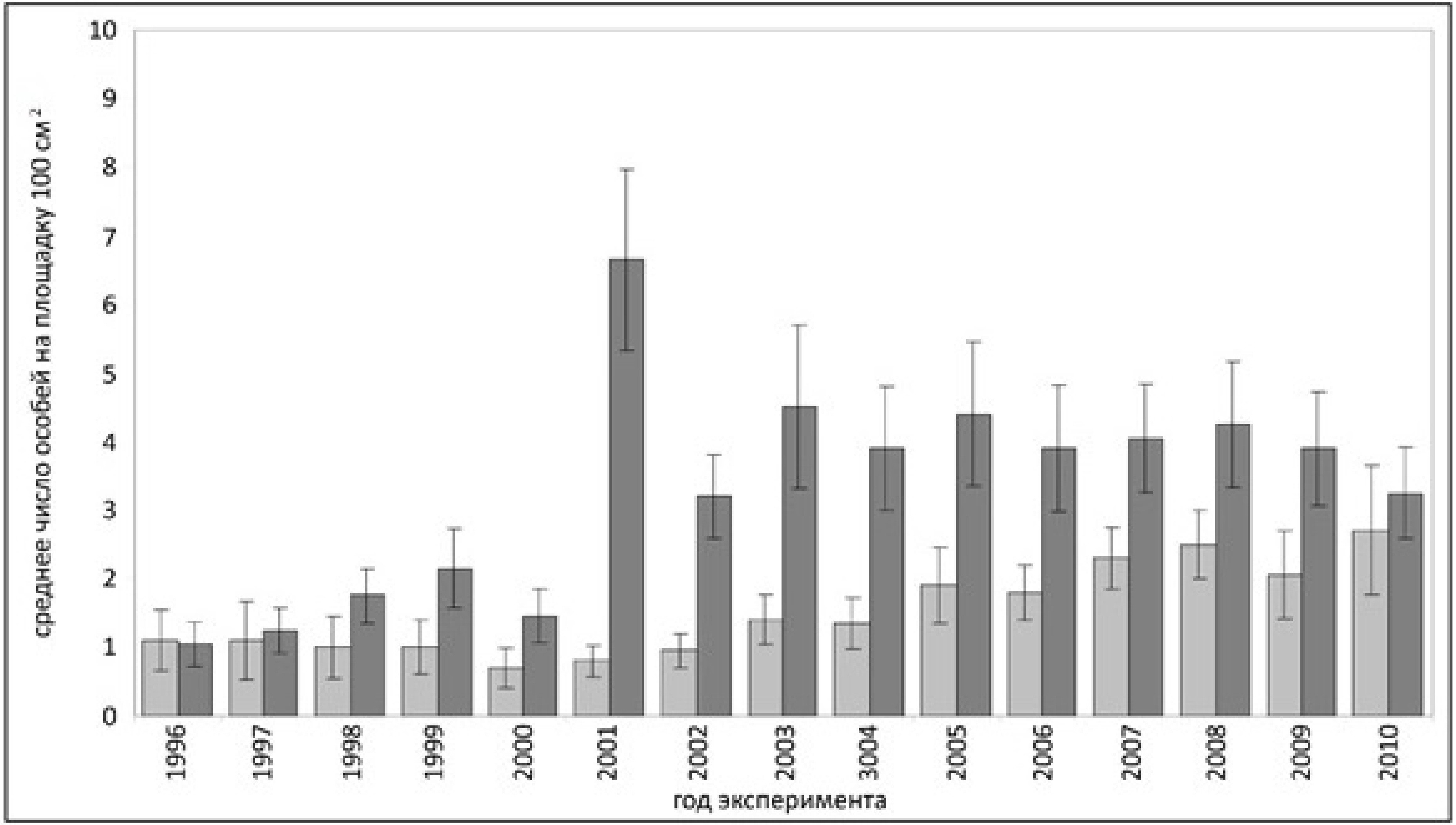

Рисунок 5.6. Изменение числа особей *Campanula tridentata* на участках с экспериментальными нарушениями за 15 лет эксперимента. Столбцы показывают среднее число особей на площадку 0,01м^2 и его ошибку. Светлые столбцы – контрольные площадки без подсева, темные столбцы – площадки с подсевом.

На участке с подсевом на площадках без нарушений в первый год наблюдений были отмечены 1,5±0,4 особи *Campanula tridentata,* после пяти лет подсева, в 2001 году было отмечено значительное увеличение числа особей до 7,1±1,7. На нарушенных площадках с подсевом нами отмечено сходное увеличение числа побегов с 1,1±0,3 в первый год до 6,7±1,3 в 2001 году. В 2002 году среднее число особей на нарушенных и ненарушенных площадках синхронно уменьшилось и далее в течении семи лет оставалось на уровне около 4 особей на площадку. К 2010 году на обоих вариантах подсева среднее число особей на площадку стало 3,3±0,7. Так, к концу эксперимента, в обоих вариантах экспериментального подсева число особей *Campanula tridentata* стало в 2 раза больше, чем в первый год наблюдений.

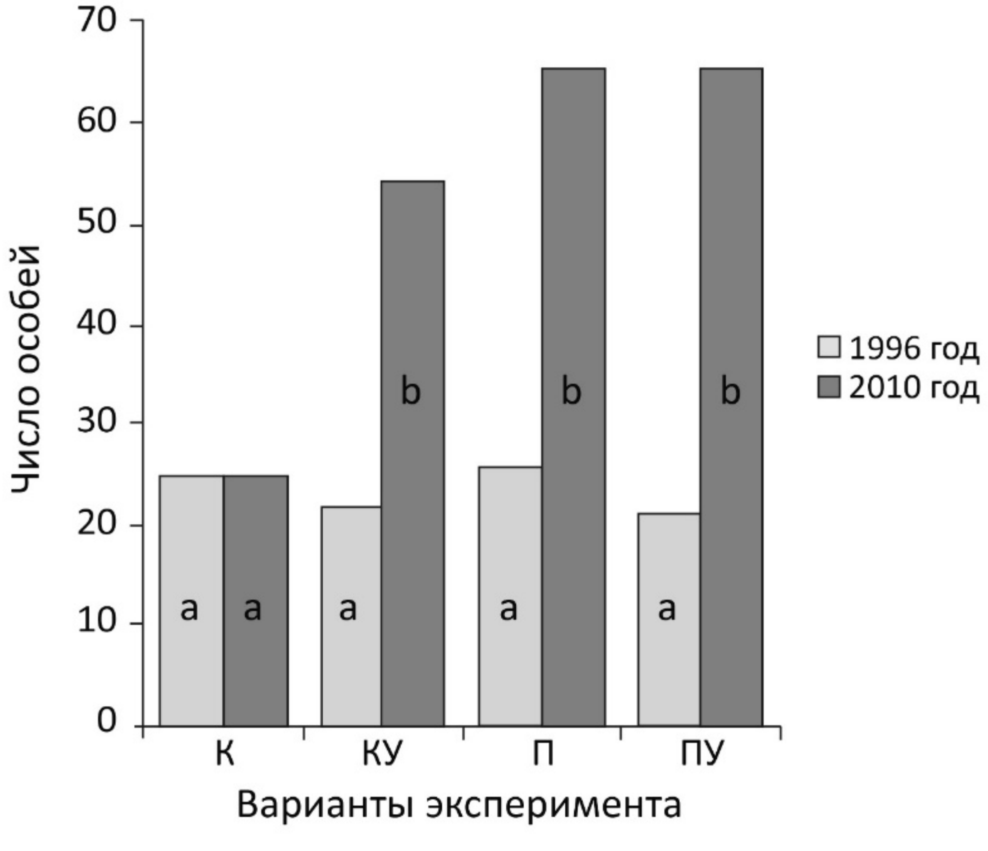

Рисунок 5.7. Общее число особей *Campanula tridentata* в 1996 году (светло-серый столбец) и в 2010 году (тёмно-серый столбец) в четырех вариантах: К - контроль, КY - контроль с нарушениями, П - подсев на ненарушенные площадки, ПY - подсев на нарушенные площадки.

Таким образом, для *Campanula tridentata* нами было отмечено значимо большее число особей в конце эксперимента по сравнению с первым годом в трех вариантах эксперимента: подсев на нарушенные площадки, подсев на ненарушенные площадки, а также контроль с нарушениями (рис. 5.7). Увеличение численности *Campanula tridentata* было в основном связано с увеличением числа его ювенильных особей.

В 2018 году биомасса ювенильных особей *Campanula tridentata* не отличалась между разными вариантами (p=0,2), не отличалась и общая биомасса всех особей (p=0,069) (рис. 5.8). Однако биомасса взрослых особей в варианте с подсевом без нарушений (0,16±0,04) была выше, чем в контроле без нарушений (0,05±0,02; p=0,025) и в контроле с нарушениями (0,04±0,02; p=0,014). Однако если рассматривать суммарную биомассу *Campanula tridentata* в обоих вариантах с подсевом (n=40), по сравнению с биомассой в двух контрольных вариантах (n=40), то большая биомасса взрослых особей определяет и большую общую биомассу на площадках с подсевом по сравнению с площадками без подсева (рис. 5.9).

Итак, превышение естественного семенного дождя в 14 раз привело к появлению незначительного числа всходов *Campanula tridentata*. Только 1,9% семян дали всходы на ненарушенных площадках и 4,83% на нарушенных. Такие результаты согласуются с наблюдениями других авторов, показавших, что в естественных высокогорных сообществах всходит лишь незначительное число семян (Zeiter et al., 2006).

В результате эксперимента мы установили, что *Campanula tridentata* сильнее увеличивает свою численность не при внесении семян, а в нарушенном сообществе, даже если, подсев не производили. В целом, рост численности *Campanula tridentata* происходит с задержкой в несколько лет после первого подсева. Возможно, для успешного семенного возобновления растений, развивающихся в суровых условиях высокогорий, не каждый год подходит по метеорологическим условиям. Так можно объяснить низкую численность всходов и ювенильных особей *Campanula tridentata* в первые годы после начала эксперимента.

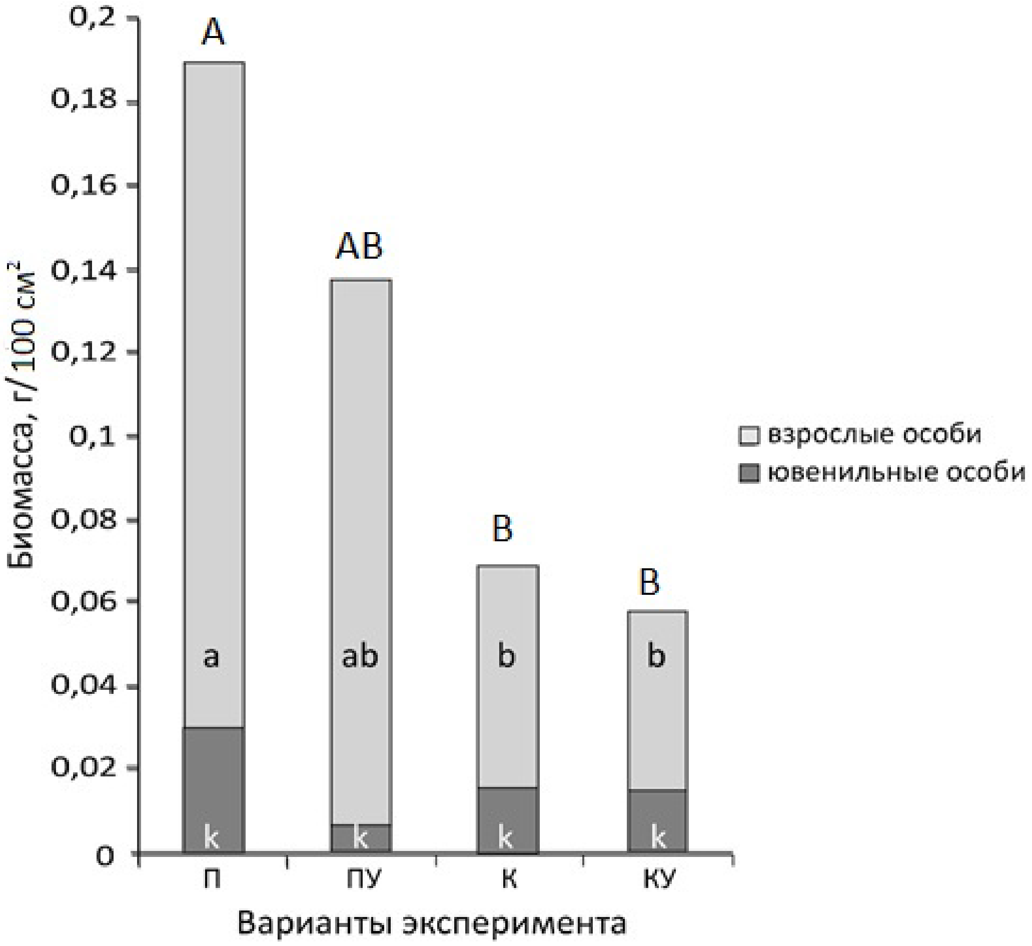

Рисунок 5.8. Биомасса взрослых и ювенильных особей *Campanula tridentata* (среднее на площадку 100 см^2) в четырех вариантах эксперимента: П-подсев в ненарушенное сообщество, ПУ – подсев в нарушенное сообщество, К – без нарушений и подсева, КУ – с нарушениями и без подсева.

На важность метеорологических условий обратила внимание Primack (1996). Автор рекомендует проводить подсев в течение нескольких лет. Другое возможное объяснение задержки в первые годы эксперимента в увеличении численности *Campanula tridentata* после подсева – возможный замедленный процесс разложения, оставшиеся в почве корней удаленных растений, которые могут длительное время оставаться как бы "законсервированными", препятствуя приживаемости всходов *Campanula tridentata*. Отметим, что в другой нашей работе, посвященной изменению состава сообщества после удаления различных групп видов, нами было показано, что в варианте с удалением большинства сосудистых доминантов рост численности ювенильных особей *Campanula tridentata,* происходил также не сразу, а лишь через несколько лет после удаления (Елумеева и др., 2003). Оба эксперимента были начаты в 1996 году, а значимое увеличение участия *Campanula tridentata* было отмечено с 1999-2000 годов. Возможно, что погодные условия 1997 и 1998 годов для приживания всходов были не оптимальны.

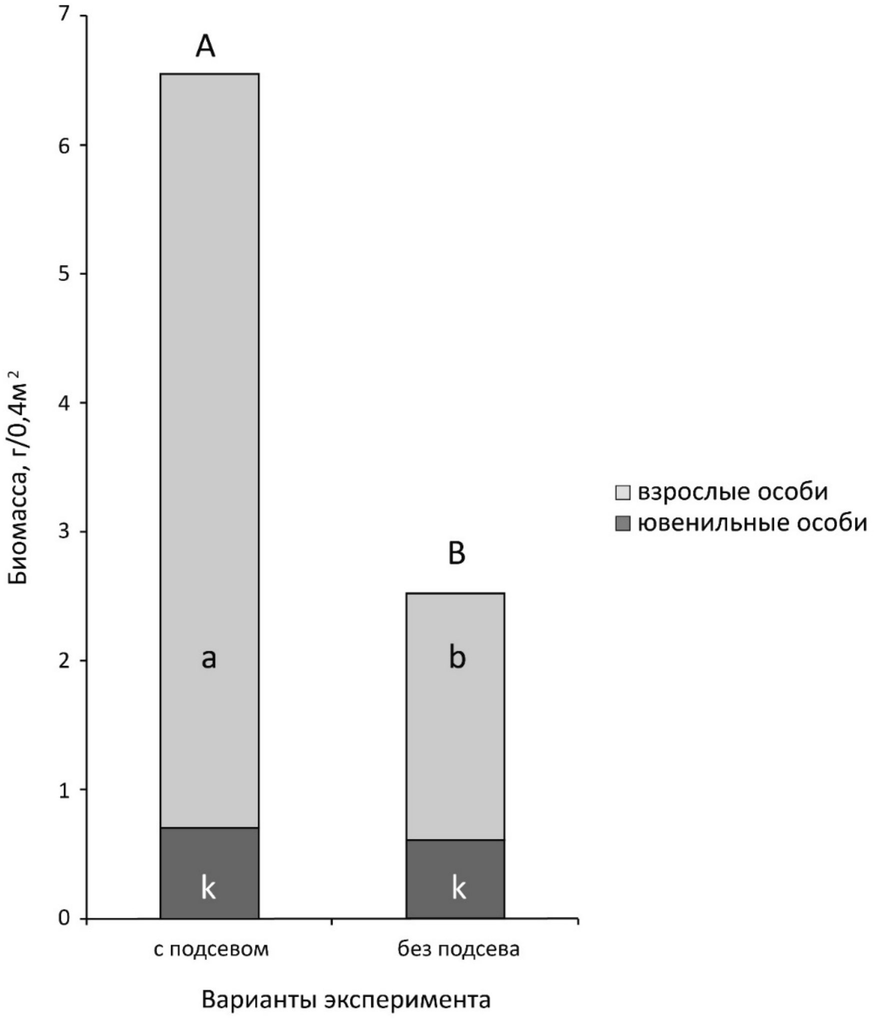

Рисунок 5.9. Биомасса взрослых и ювенильных особей *Campanula tridentata* на участках с экспериментаным подсевом и на участках без подсева.

Большое количество мелких семян, которые сохраняют всхожесть не более 2 лет; повышенное число всходов в нарушенных местообитаниях, указывает на рудеральную стратегию этого вида. Возможно, *Campanula tridentate* – вид, характерный для более ранних сукцессионых стадий альпийских пустошей. *Campanula tridentata* имеет конкурентно-рудеральный тип жизненной стратегии (Онипченко и др., 2020). Вклад конкурентной стратегии составляет 39%, а вклад рудеральной – 61%. Возможность этого вида входить в состав сообщества вероятно, определяется наличием нарушенных участков (рис. 5.6, 5.7), для прорастания семян и дальнейшего развития его всходов. Однако спустя 18 лет после последнего добавления семян, биомасса особей *Campanula tridentata* на нарушенных участках значимо не отличались от контрольных вариантов, хотя в вариантах с подсевом и остается немного выше контрольных (рис. 5.9).

5.2.3. Экспериментальный подсев Carum caucasicum

В контроле за 15 лет эксперимента нами были отмечены 30 всходов на площадках с нарушениями и 20 всходов на ненарушенных участках. Таким образом, процент всходов вследствии естественного семенного дождя составил 1,4% и 0,9% соответственно. Значительно больше всходов появилось на участках с подсевом. 652 всхода появилось на участках с удаленными растениями, что значимо больше, чем на ненарушенных – 353 всхода (табл. 5.1).

В течение 15 лет эксперимента в обоих контрольных вариантах число особей *Carum caucasicum* в целом оставалось неизменной и варьировало в пределах 1-2 особи на площадку (рис. 5.10, 5.11).

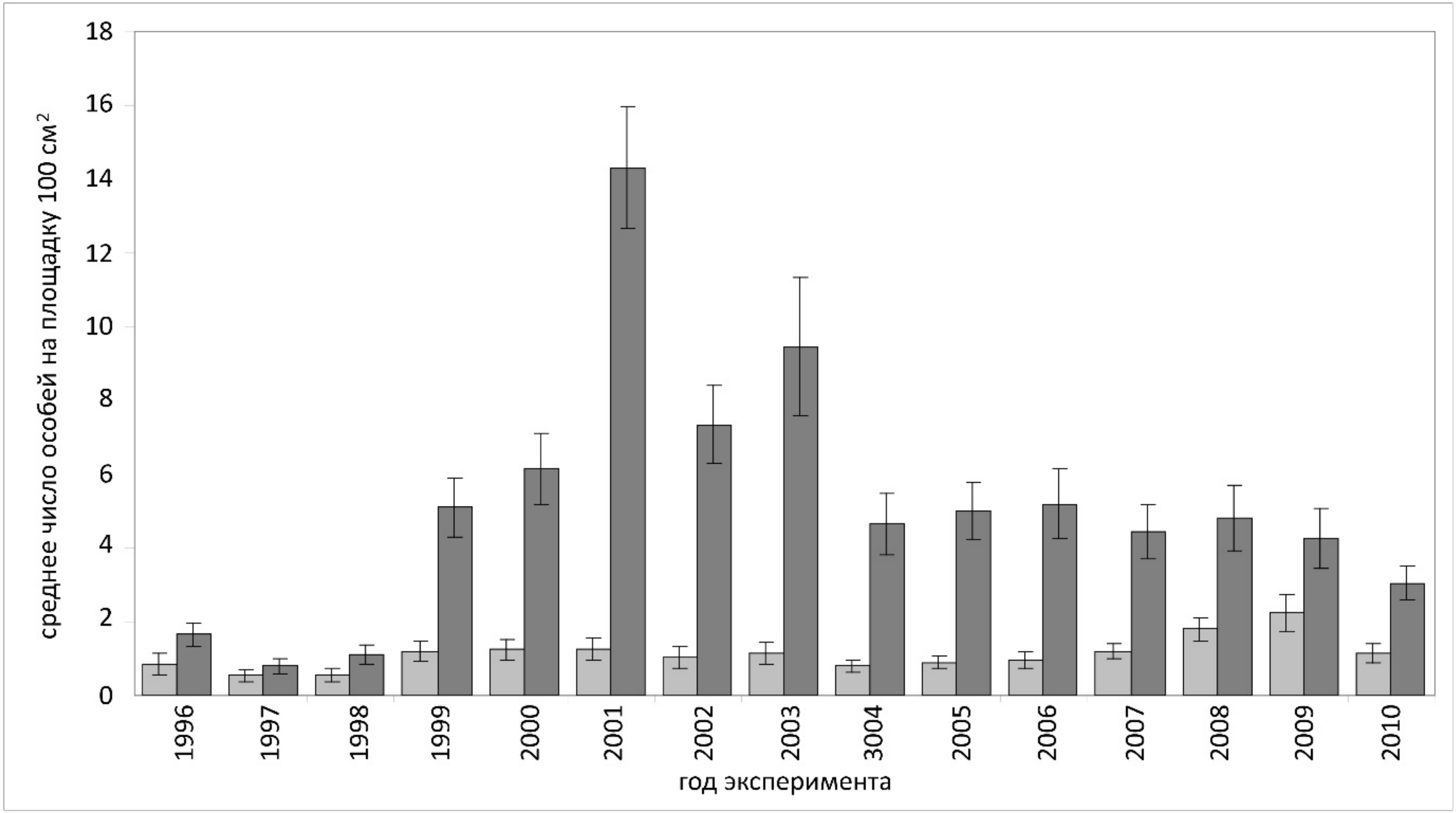

Рисунок 5.10. Изменение числа особей *Carum caucasicum* на участках без нарушений за 15 лет эксперимента. Столбцы показывают среднее число особей на площадку 0,01м^2 и его ошибку. Светлые столбцы - контрольные площадки без подсева, темные столбцы - площадки с подсевом.

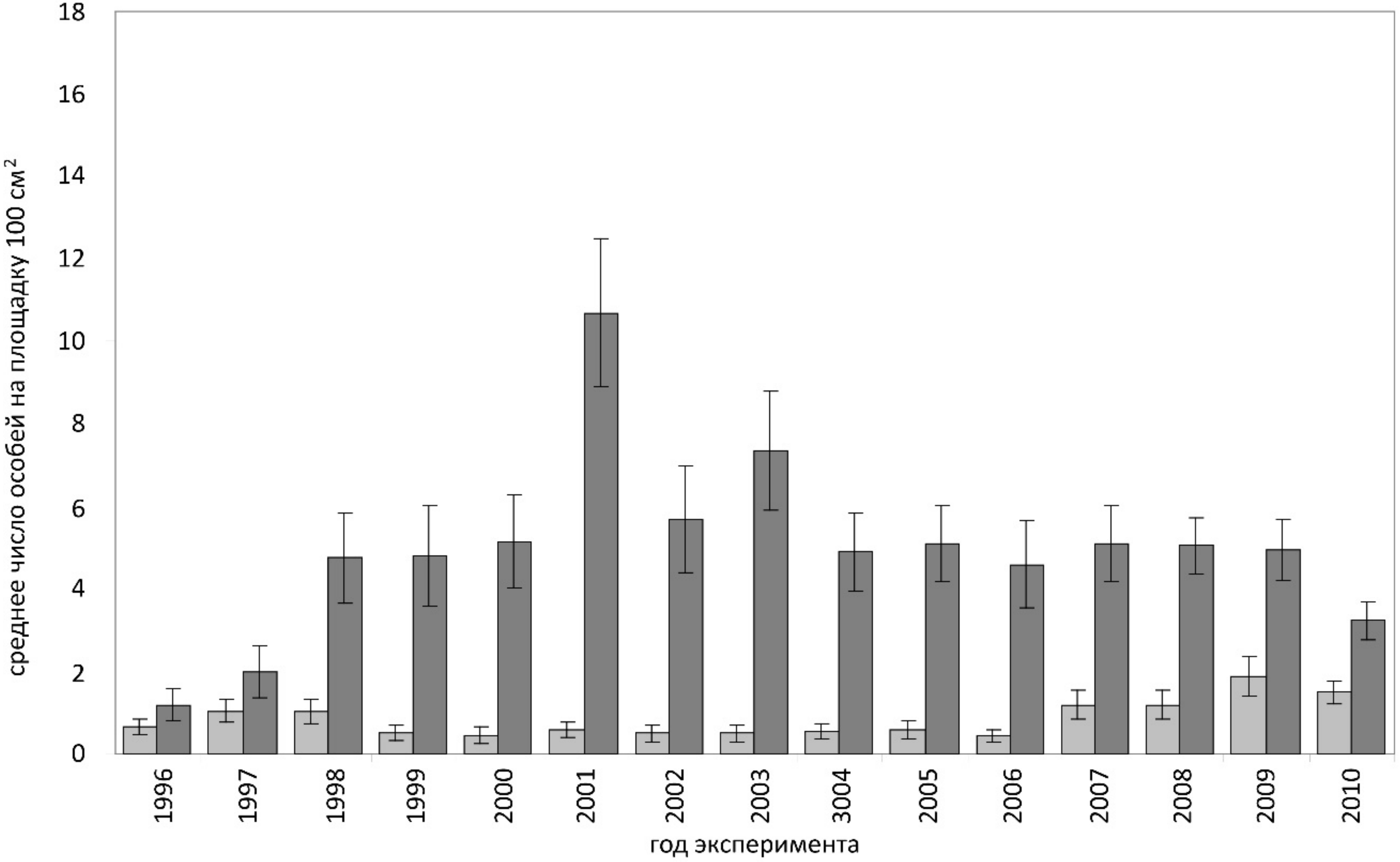

Рисунок 5.11. Изменение числа особей *Carum caucasicum* на участках с экспериментальными нарушениями за 15 лет эксперимента. Столбцы показывают среднее число особей на площадку 0,01м^2 и его ошибку. Светлые столбцы – контрольные площадки без подсева, темные столбцы – площадки с подсевом.

До подсева, в 1996 году, на экспериментальных площадках без нарушений было в среднем 0,9±0,3 особи *Carum caucasicum* на площадку, а на нарушенных 1,2±0,4 особи (рис. 5.10,5.11). После подсева численность *Carum caucasicum* значимо увеличилась и в 2001 году достигла максимума. В этом году на нарушенных площадках мы отметили в среднем 10,7±1,8 особей на площадку, а на ненарушенных – 14,3±1,6. К 2004 году численность *Carum caucasicum* упала до 4 особей на площадку и далее, в течении 5 лет оставалась на таком же уровне. Однако к 2010 году на площадках осталось в среднем по 3,1±0,5 особи на ненарушенных площадках и по 3,3±0,5 на нарушенных. Таким образом, на площадках с подсевом произошло увеличение числа особей *Carum caucasicum* примерно в 2 раза как при нарушениях, так и без (Рис. 5.11, 5.12).

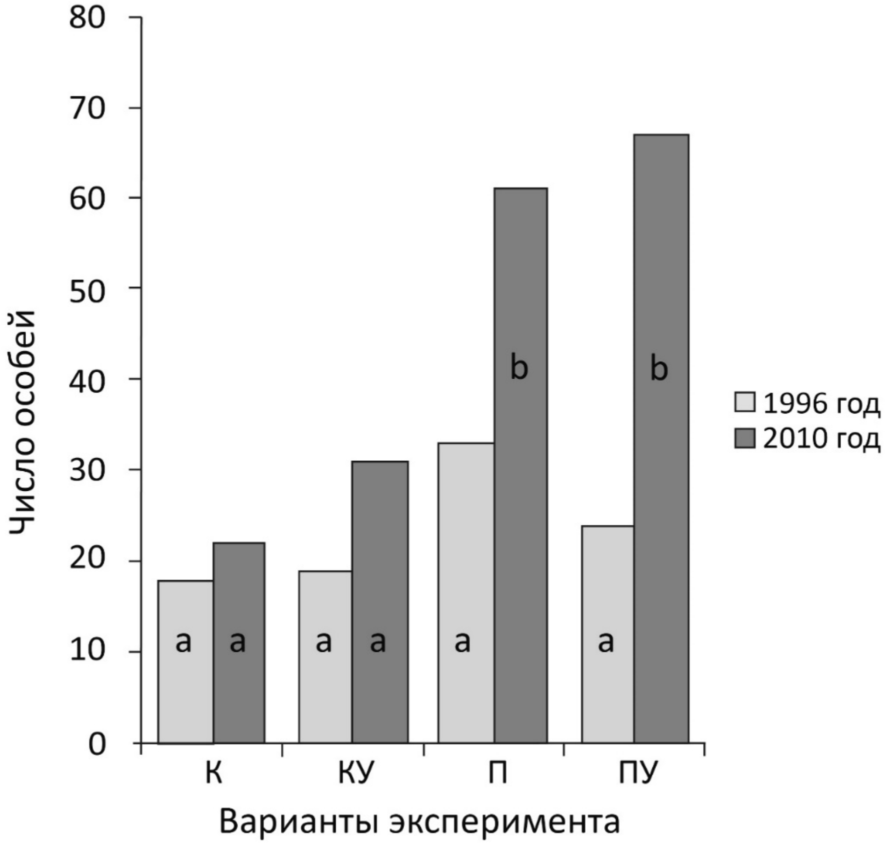

Рисунок 5.12. Общее число особей *Carum caucasicum* в 1996 году (светло-серый столбец) и в 2010 году (тёмно-серый столбец) в четырех вариантах: К - контроль, КУ - контроль с нарушениями, П - подсев на ненарушенные площадки, ПУ - подсев на нарушенные площадки.

Анализ биомассы *Carum caucasicum* в разных вариантах эксперимента, который мы провели в 2018 году, показал, что биомасса ювенильных особей между вариантами значимо не отличается (p=0,56) (рис. 5.13). Однако масса взрослых особей в варианте с подсевом в ненарушенное сообщество (0,14±0,04) была значимо выше, чем в контрольном варианте без нарушений (0,06±0,02; p=0,028) и контрольном варианте с удаленными растениями (0,03±0,01; p=0,002). Однако, если рассматривать биомассу *Carum caucasicum* в обоих вариантах с подсевом в целом (n=40), по сравнению с биомассой на двух контрольных вариантах (n=40), то мы отмечаем большую биомассу взрослых особей, которая определяет и большую биомассу в целом на площадках с подсевом, по сравнению с площадками без подсева (рис 5.13).

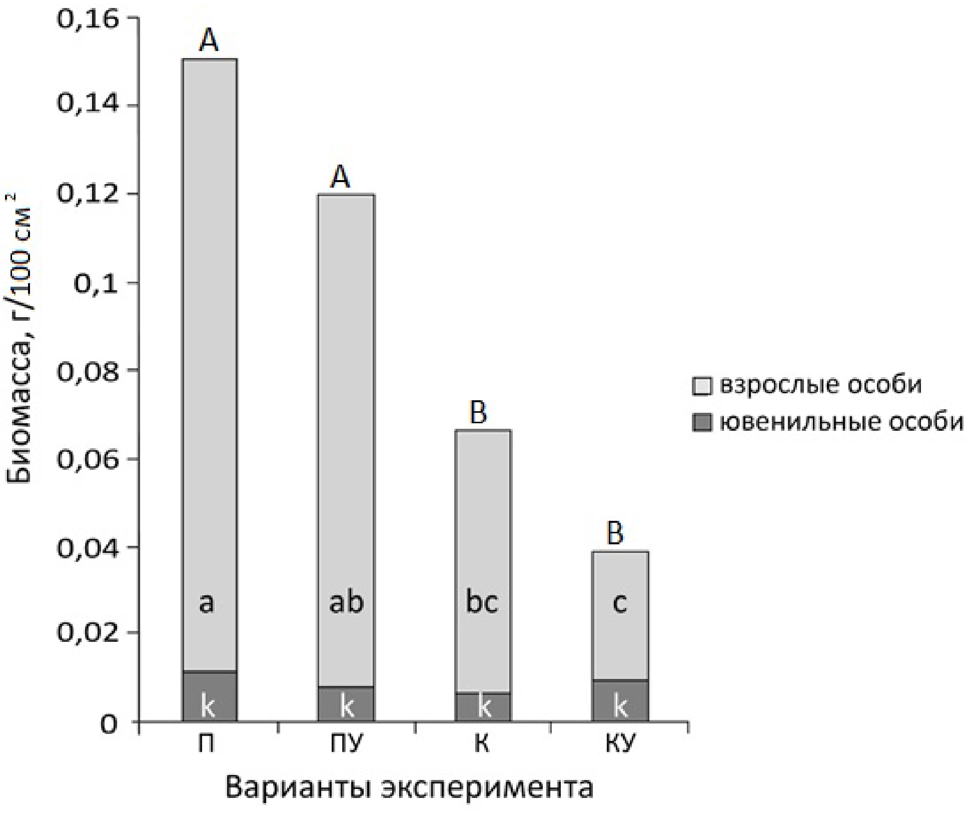

Рисунок 5.13. Биомасса взрослых и ювенильных особей *Carum caucasicum* (среднее на площадку 100 см²) в четырех вариантах эксперимента: П-подсев в ненарушенное сообщество, ПУ – подсев в нарушенное сообщество, К – без нарушений и подсева, КУ – с нарушениями и без подсева.

Превышение семенного дождя в 14 раз привело к прорастанию небольшого числа семян. Лишь 2,9% семян дали всходы на ненарушенных участках и 5,3% на нарушенных. Почти в два раза большее число всходов *Carum caucasicum* на экспериментально нарушенных участках по сравнению с числом всходов на ненарушенных участках может указывать на то, что хорошо освещенные места благоприятны для прорастания семян этого вида.

Так как мы не наблюдаем в конце эксперимента значимо большего числа особей на нарушенных участках, то, вероятно, условия, которые сложились на площадках с удаленными растениями, не оптимальны для развития молодых особей *Carum caucasicum*. Молодая особь *Carum caucasicum* имеет тонкий вертикально вытянутый побег с вынесенными наверх тонкими листьями. Скорее всего, такое растение, находясь на совершенно открытом месте, будет больше подвергаться негативному влиянию ветра и будет более привлекательно для фитофагов. Таким образом, вероятно, оптимальными условиями для развития молодой особи *Carum caucasicum* являются условия разреженного сообщества, в котором *Carum caucasicum* получает достаточного солнечного света, но при этом не повреждается. *Carum caucasicum* имеет в целом стресс-толерантный (67%) тип жизненной стратегии, вклад остальных типов стратегии составил 11% для конкурентной стратегии, а вклад рудеральной – 22% (Ониченко и др., 2020).

К концу эксперимента, значимо увеличив число побегов в два раза, *Carum caucasicum* в целом продемонстрировал зависимость успешного семенного возобновления от наличия в сообществе большего количества семян.

Через 8 лет после окончания нарушающего воздействия и через 18 лет после последнего добавления семян в почву у *Carum caucasicum* была повышенная биомасса в варианте с подсевом в ненарушенное сообщество. В варианте с подсевом в нарушенное сообщество его биомасса также была несколько повышенной по сравнению с контролем, хотя такая разница оказалась статистически не значима. В заключении отметим, что увеличение семенного дождя привело к увеличению участия *Carum caucasicum* и, вероятно, является более важным сдерживающим фактором участия этого вида в сообществе, чем наличие особых нарушенных участков, на которых влияние окружающих растений ослаблено.

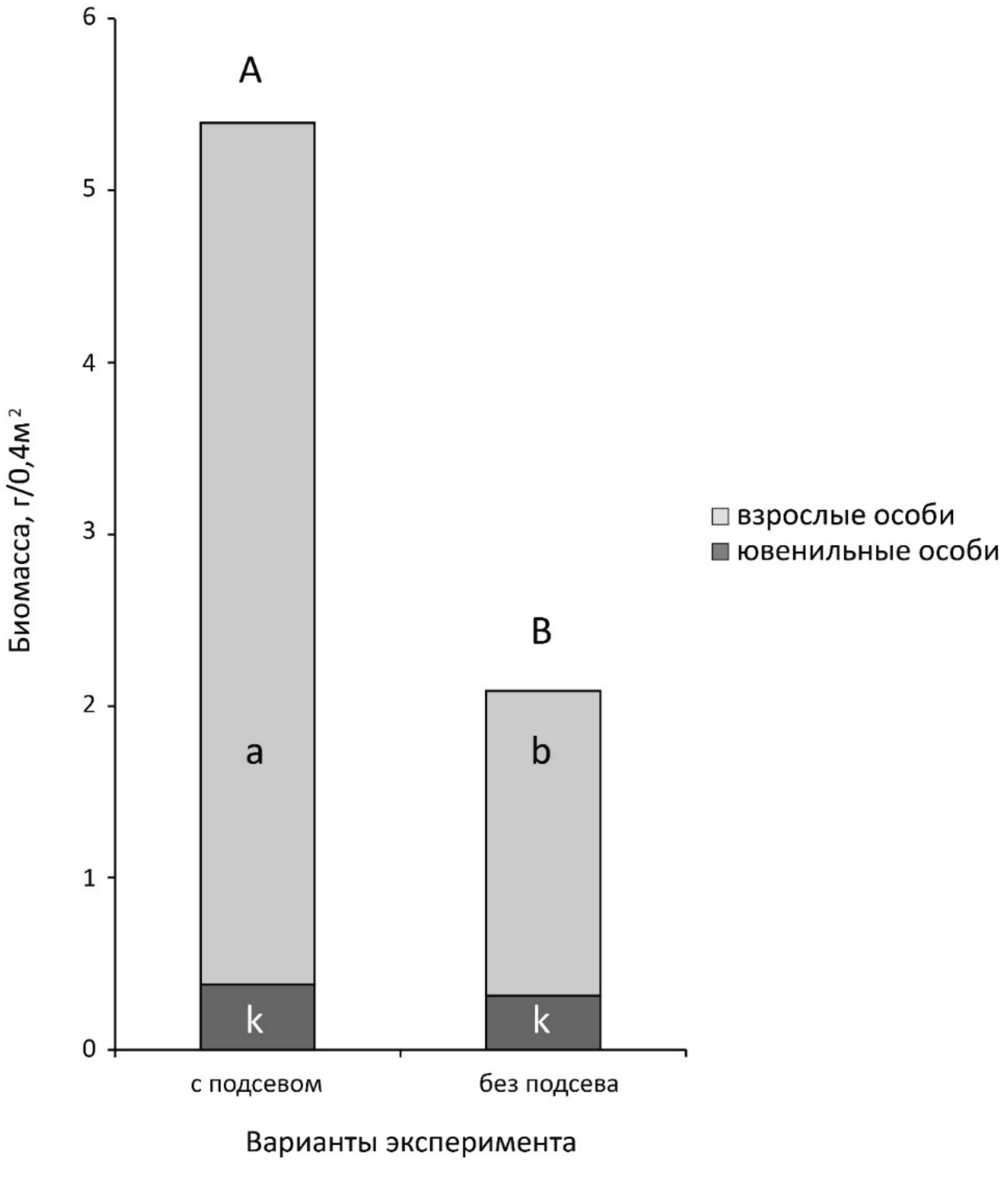

Рисунок 5.14. Биомасса взрослых и ювенильных особей *Carum caucasicum* на участках с экспериментаным посевом и на участках без посева.

В целом, можно разделить весь эксперимент на 3 этапа. Первый этап, проходящий с 1996 до 2003 год, включает в себя первые пять лет, на протяжении которых мы проводили экспериментальный подсев, а также последующие три года, на протяжении которых мы ожидали, что высеянные семена смогут дать всходы. Анализ данных этого этапа показал значимое влияние подсева на численность всходов и ювенильных особей *Anemone speciosa, Campanula tridentata* и *Carum caucasicum.* На этом начальном этапе еще отсутствовало влияния подсева на численность взрослых особи этих видов. На протяжении второго этапа (с 2004 по 2010 год) продолжалось экспериментальное удаление отрастающих побегов на площадках с нарушениями. В конце этого периода наблюдается значимое влияние подсева на численность *Campanula tridentata* и *Carum caucasicum* и значимое влияние нарушения на численность *Campanula tridentate* (рис. 5.7, 5.12).

На третьем, заключительном этапе (2010-2018 годы) мы не удаляли отрастающие побеги других видов на экспериментальных площадках с нарушениями в сообществе. Молодые растения развивались в условиях восстанавливающегося после нарушений сообщества альпийских пустошей. Анализ данных третьего этапа в 2018 году показал значимые различия в биомассе *Campanula tridentata* и *Carum caucasicum* между участками с подсевом и участками без подсева. Влияние нарушений производимых на первых этапах эксперимента сохраняется как тенденция, но значимых различий между вариантами с нарушениями и без не выявлено.

В заключении отметим, что увеличение семенного дождя для двух вегетативно неподвижных видов альпийских пустошей *Campanula tridentata* и *Carum caucasicum* привело к увеличению их участия в сообществе. Через 20 лет после проведения экспериментального подсева его влияние сохранилось. На площадках с подсевом биомасса взрослых особей этих видов в два раза выше, чем на участках без подсева. Биомасса ювенильных особей между вариантами не различается.

ГЛАВА 6. ВЛИЯНИЕ БОБОВЫХ НА СТРУКТУРУ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ АЛЬПИЙСКОЙ ПУСТОШИ[4]

6.1. Методика

Мы заложили площадки округлой формы, площадью 0.03 м^2 на участках с *Oxytropis kubanensis (*n=19, далее АС), *Trifolium polyphyllum (*n=20, далее КМ) и где нет ни одного из этих видов бобовых (n=27, далее К) и в 2007 году сделали на них укосы. Контрольные площадки закладывали на расстоянии 60 см строго выше по склону относительно площадки с *Trifolium polyphyllum* или площадки с *Oxytropis kubanensis*. Так, чтобы на них не попали эти виды, для каждого вида сосудистых растений мы проанализировали общую биомассу и массу отдельного побега, а также учли общую биомассу мхов, лишайников и ветоши прошлых лет.

На 30 площадках были отобраны образцы почв (по 10 для каждого варианта: с *Oxytropis kubanensis,* с *Trifolium polyphyllum* и без бобовых. Образца брали с глубины 5-10 см. Образцы были разложены в бумажные пакетики и высушены до воздушно-сухого состояния. В образцах определили содержание аммонийного азота ($N\text{-}NH_4^+$) и нитратного азота ($N\text{-}NO_3$) колориметрическим методом. Описание методики проведения химических анализов дано в статье Soudzilovskaia et al. (2012).

Распределение всех переменных отличалось от нормального, поэтому данные были подвержены нормализующей трансформации: ln(x+1), где x – зависимая переменная. Для логарифмированных данных с приближенным к нормальному распределению (содержание аммонийного и нитратного азота) мы провели

---

[4] Основные положения данного раздела изложены в статье автора диссертационной работы:
Soudzilovskaia N.A., **Aksenova A.A.**, Makarov M.I., Onipchenko V.G., Logvinenko O.A., ter Braak C.J., Cornelissen J.H. Legumes affect alpine tundra community composition via multiple biotic interactions // Ecosphere. – 2012. – Vol. 3. – №. 4. – P. 1-15.

однофакторный дисперсионный анализ (независимый фактор — вариант эксперимента, зависимый — содержание аммонийного N (N-NH_4^+) и нитратного N (N-NO_3). При значимом влиянии варианта эксперимента, для того чтобы выявить, какие именно варианты различаются между собой, применяли апостериорный Tukey HSD тест. Для всех остальных данных, у которых и после логарифмирования распределение отличалось от нормального, мы провели непараметрический дисперсионный анализ (Kruskal-Wallis ANOVA), а для сравнения отдельных вариантов применяли Mann-Whitney U-test.

6.2. Результаты и обсуждение

Надземная фитомасса на участках с *Oxytropis kubanensis* составила 659±35,5 г/м^2. Её значение значимо выше, чем на площадках с *Trifolium polyphyllum* (549±33 г/м^2; Mann-Whitney U Test*:* p=0,02), и выше, чем на контрольных площадках (535,5±31 г/м^2; p=0,014) (рис. 6.1).

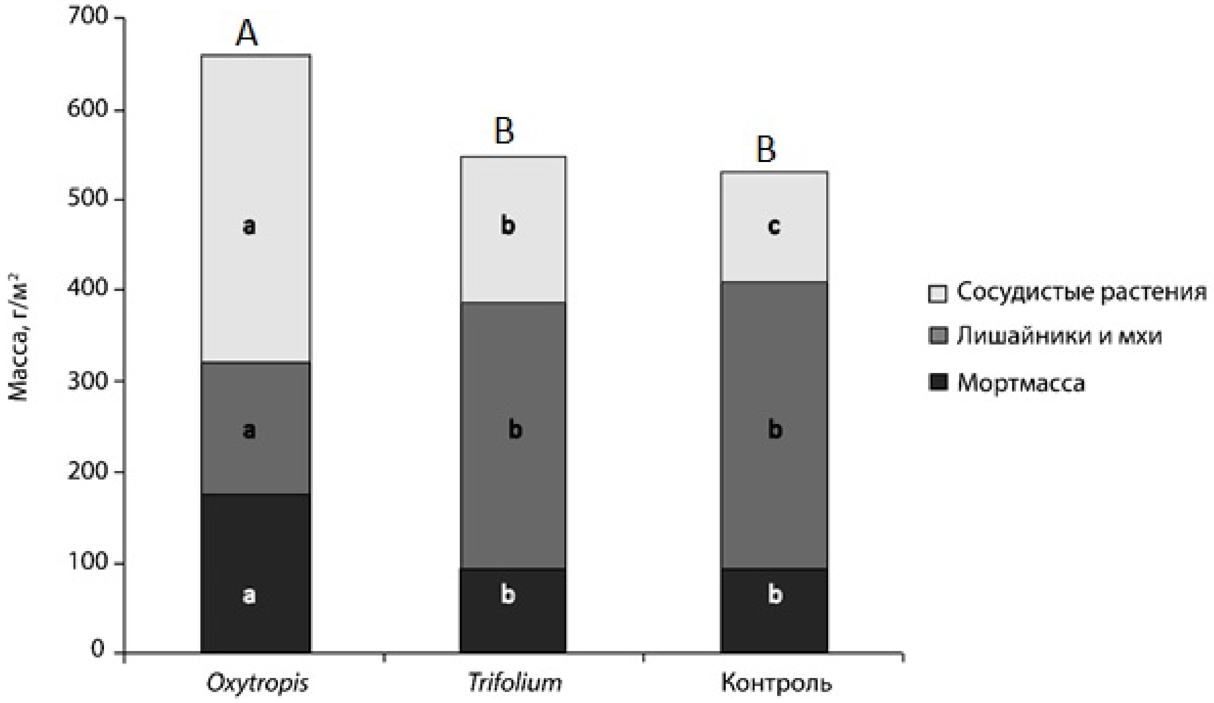

Рисунок 6.1. Структура фитомассы на площадках с *Oxytropis kubanensis* (Oxytropis), *Trifolium polyphyllum* (Trifolium), без бобовых (Конthjkm). Разные буквенные индексы показывают значимые различия между разными вариантами внутри каждой группы растений.

Мортмасса на площадках с *Oxytropis kubanensis* составила 175,5±18,6 г/м^2. Это в два раза больше, чем на площадках с *Trifolium polyphyllum* (92±11 г/м^2; p=0,002) и в два раза больше чем на контрольных площадках (89±10 г/м^2; p<0,001).

Биомасса лишайников и мхов на площадках с *Oxytropis kubanensis* составила 145,5±35 г/м^2. Это в два раза меньше чем на площадках с *Trifolium polyphyllum* (294±35 г/м^2; p=0,001) и в 2,2 раза меньше чем на контроле (323,5±27,5 г/м^2; p <0,001).

Биомасса сосудистых растений на площадках с *Oxytropis kubanensis* составила 337,8±17,9 г/м^2. Это в два раза больше чем биомасса сосудистых растений на площадках с *Trifolium polyphyllum* (162±9 г/м^2; p <0,001) и в 2,8 раза больше чем биомасса сосудистых растений на контрольных площадках (123±7 г/м^2; p <0,001). Отметим, что общая биомасса сосудистых растений и на площадках с *Trifolium polyphyllum* была значимо выше контрольных значений (p= <0,001).

Надземная биомасса *Oxytropis kubanensis* на площадках с ним была начимо больше (213,6±15,7 г/м^2; p <0,001), чем масса *Trifolium polyphyllum* (79±5 г/м^2) на клеверовых площадках.

Биомасса сосудистых растений без участия бобовых растений на площадках с *Trifolium polyphyllum* (83±7 г/м^2) была значимо меньше чем на площадках с *Oxytropis kubanensis* (124±8 г/м^2; $p=0,0012$) и меньше по сравнению с контрольными площадками (123,5±7 г/м^2; p<0,001) (рис. 6.2).

Были выявлены различия в группах растений (бобовые, осоковые с ситниковыми, разнотравье, брусника *Vaccinium vitis-idaea*) между исследованными участками. Биомасса брусники на площадках с *Oxytropis kubanensis* (27±4 г/м^2) была больше, чем на контрольных площадках без бобовых (12±3 г/м^2; $p=0,028$). На площадках с *Trifolium polyphyllum* брусника имела промежуточное значение биомассы (20±4 г/м^2), и значимо не отличалась от других двух вариантов: с *Oxytropis kubanensis* (Mann-Whitney U Test: *p=0,3*) и контрольного (*p=0,1*). Биомасса осоковых вместе с ситниковыми была значимо выше на участках с *Oxytropis kubanensis* (26±4 г/м^2), чем на контрольных участках (15±3 г/м^2; *p=0,005*) и на участках с *Trifolium polyphyllum* (15±3 г/м^2; *p=0,02*). Растения из группы разнотравья имели самую маленькую биомассу на площадках с *Trifolium polyphyllum* (30±3,5 г/м^2), а самую большую – на контрольных площадках (79±6 г/м^2). Биомасса разнотравья на площадках с *Oxytropis kubanensis* имела промежуточное значение (50 ±7 г/м^2; Mann-Whitney U Test*: p*=0,032*; p*=0,002).

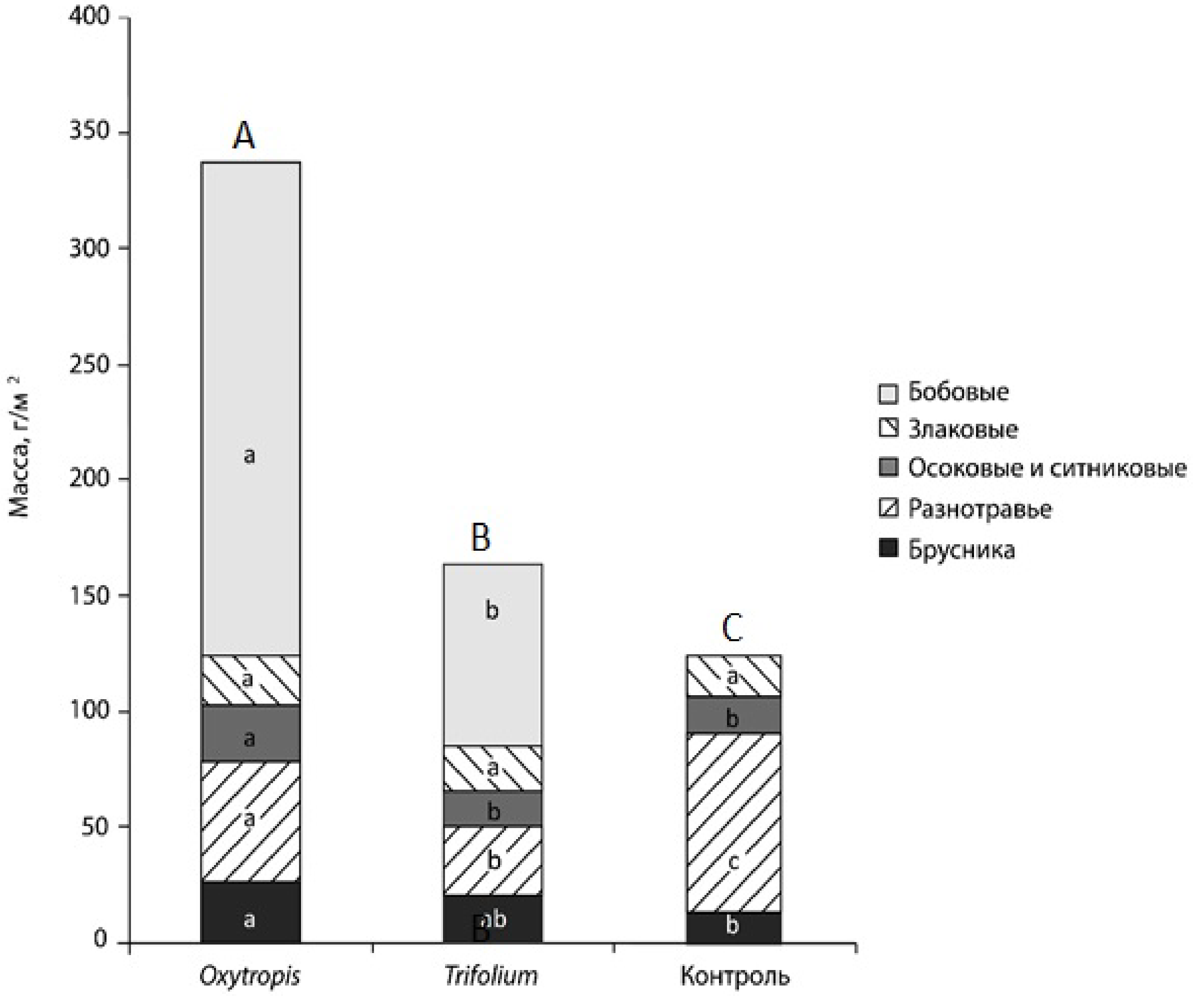

Рисунок 6.2. Структура биомассы на площадках с *Oxytropis kubanensis*, *Trifolium polyphyllum*, без бобовых (Контроль). Разные буквенные индексы показывают значимые различия между разными вариантами внутри каждой группы растений.

Растения из семейства злаковых на разных участках имели близкие значения биомассы побегов: на площадках с *Oxytropis kubanensis* - 22±3 г/м^2, на площадках с *Trifolium polyphyllum* - 18±3 г/м^2 на контрольных площадках - 18±3 г/м^2.

На участках с *Trifolium polyphyllum* не найден ни один вид, участие которого было бы значимо выше, чем в контроле. Более того многие виды на этих участках имели значимо меньшую массу, чем в контроле: *Alchemilla caucasica*, *Antennaria dioica*, *Arenaria lychnidea*, *Campanula tridentata*, *Minuartia circassica* (Приложение Таблица 2).

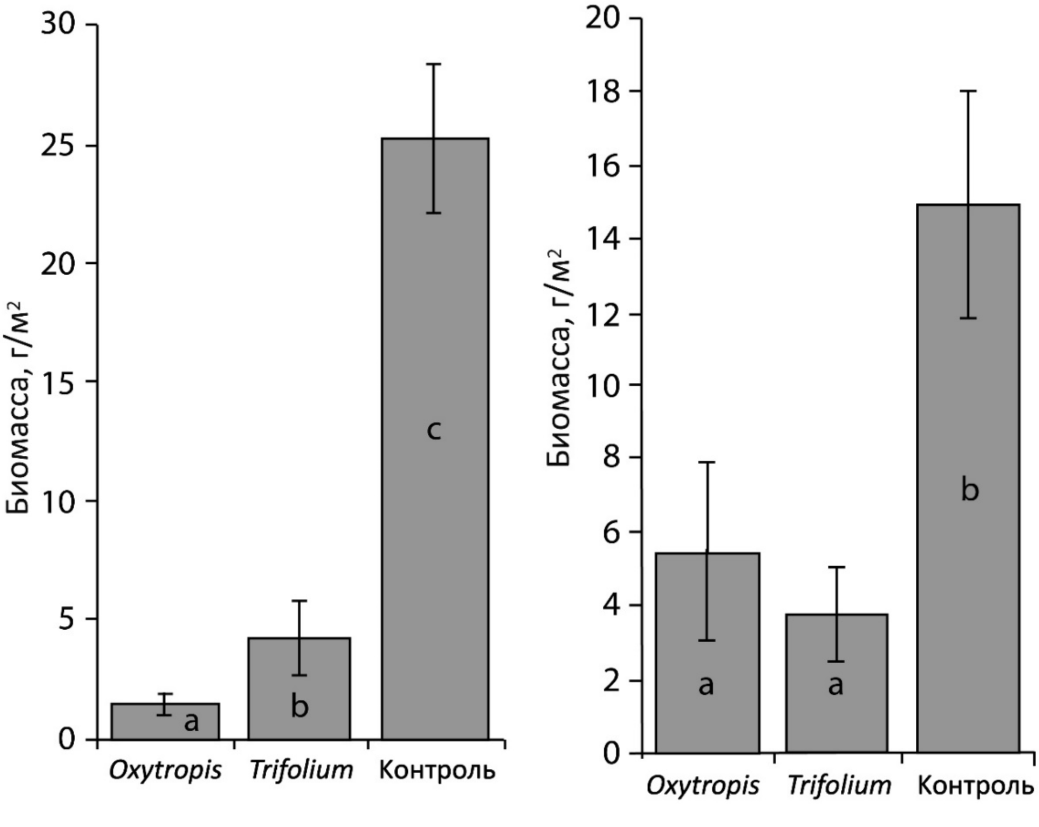

Рисунок 6.3. Биомасса (г/м^2) *Antennaria dioica* (слева) и *Campanula tridentata* (справа) на участках с *Oxytropis kubanensis* (n=19), с *Trifolium polyphyllum* (n=20) и в контроле (n=27).

На участке с *Oxytropis kubanensis* были как виды с меньшей, чем на контроле биомассой: *Antennaria dioica*, *Campanula tridentata*, *Minuartia circassica* (рис. 6.3, 6.4 (слева)), так и виды, биомасса которых в присутствии

Oxytropis kubanensis значимо выше: *Potentilla gelida*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex* spp. (рис. 6.4 (справа), 6.5). Так же были виды, которые имели большую массу отдельного побега на участках с *Oxytropis kubanensis*, чем в контроле – это *Potentilla gelida* и *Vaccinium vitis-idaea* (рис. 6.4 (справа), 6.5 (слева)).

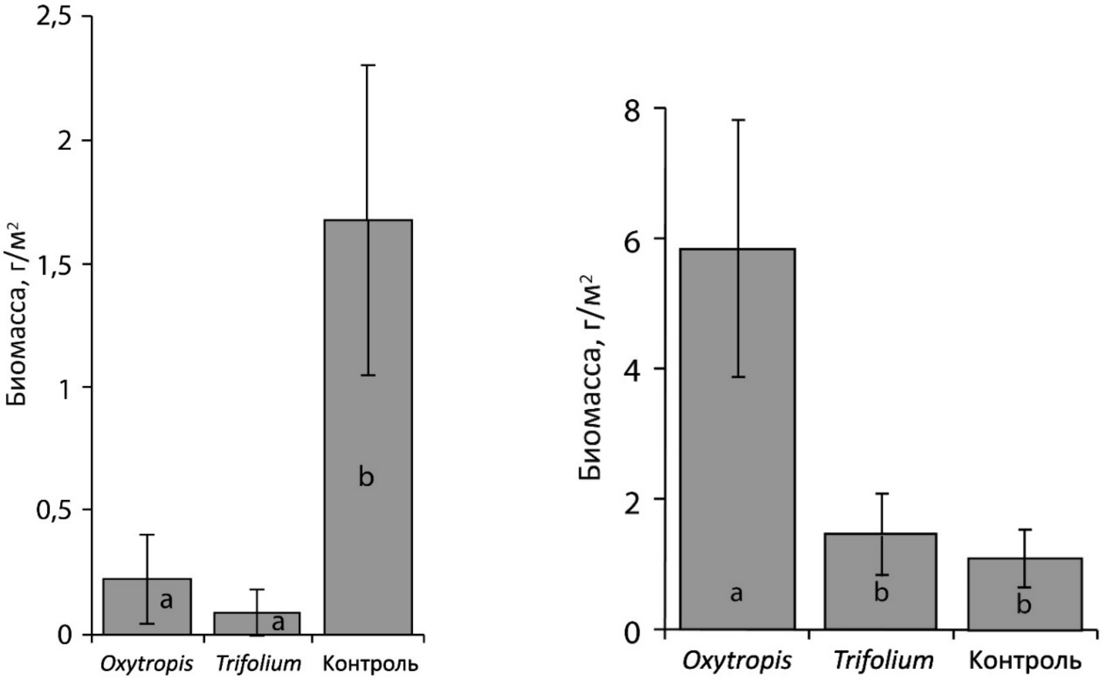

Рисунок 6.4. Биомасска (г/м^2) *Minuartia circassica* (слева) и *Potentilla gelida* (справа) на участках с *Oxytropis kubanensis* (n=19), с *Trifolium polyphyllum* (n=20) и в контроле (n=27).

Многих экспериментальные работы показали, что увеличение доступности элементов минерального питания для растений, испытывающих их недостаток, приводит к снижению видового разнообразия внутри большиннства изученых сообществ. (Ахметжанова, Онипченко, 2005; Press et al., 1998; Работнов, 1982,1998; Chapin et al., 1995; Goldberg, Miller, 1990; Willems et al., 1993; Molau, Alatalo, 1998; Grime, 2001; Huber, 1994). В работе W.K. Cornwell и P.J.Grubb (2003) было высказано предположение, что в растительных сообществах, в которых с одной стороны сильна корневая конкуренция, а с другой надземные части сосудистых растений расположены разреженно, искуственное увеличение трофности почв приводит к аллокации азота в надземные органы и вследствии этого увеличению биомассы и образованию более сомкнутых сообществ сосудистых растений. Но, большая сомкнутость надземных частей растений может не вызывать конкурентного исключения видов, так как конкуренция за свет остается недостаточно высокой.

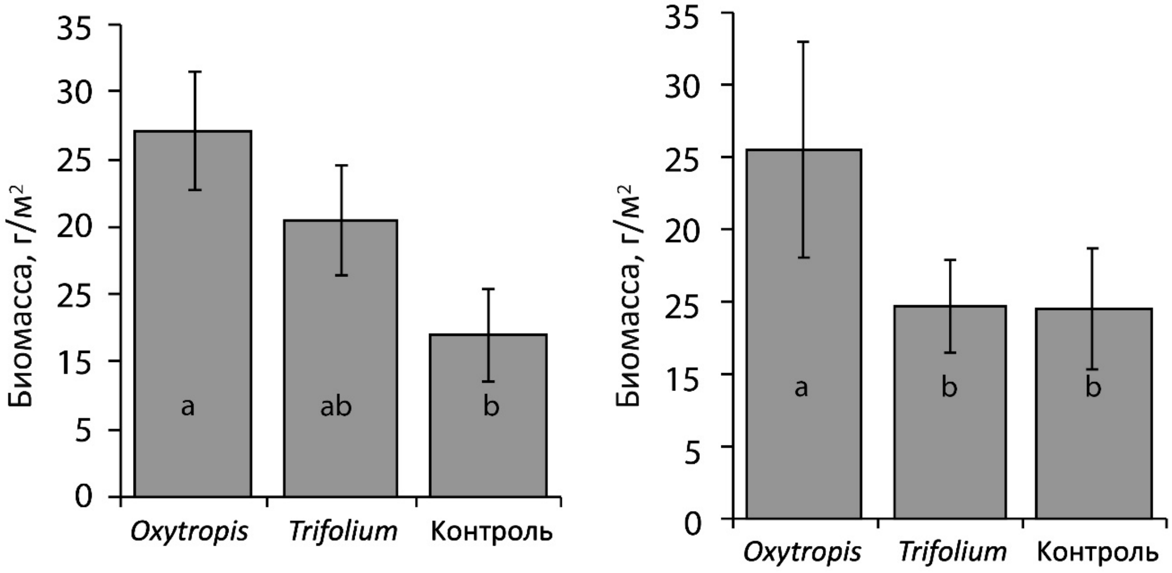

Рисунок 6.5. Биомасска (г/м^2) *Vaccinium vitis-idaea* (слева) и *Carex* spp. (справа) на участках с *Oxytropis kubanensis* (n=19), с *Trifolium polyphyllum* (n=20) и в контроле (n=27).

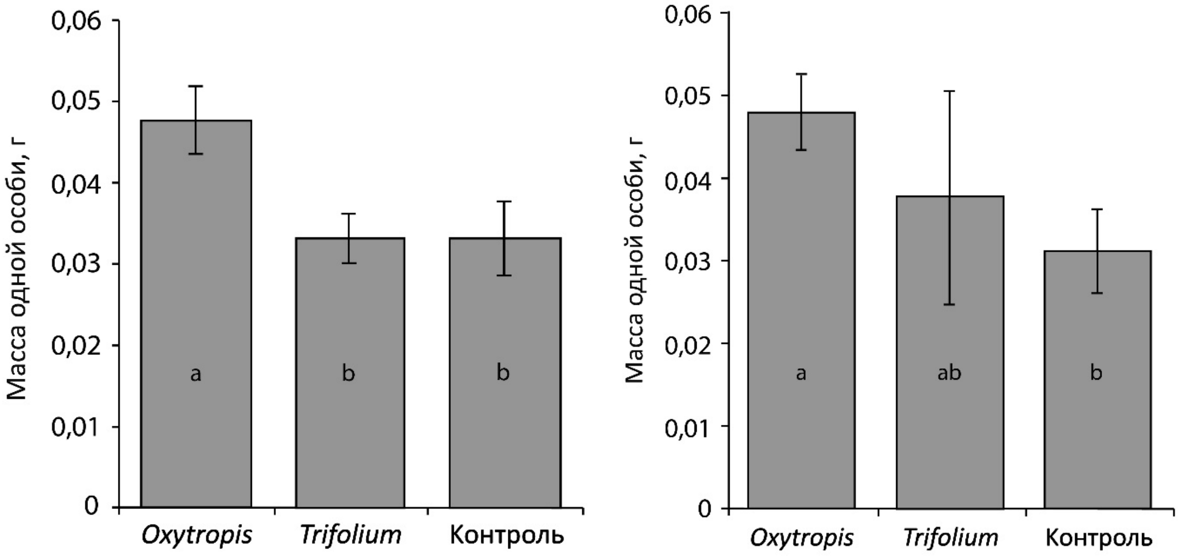

Рисунок 6.6. Масса одной особи *Vaccinium vitis-idaea* (слева) и *Potentilla gelida* (справа), (среднее и её ошибка) на участках с *Oxytropis kubanensis* (n=19), с *Trifolium polyphyllum* (n=20) и в контроле (n=27).

Уменьшение участия лишайников при увеличении биомассы сосудистых растений и одновременно отсутствие изменений общей надземной биомассы было показано в экспериментальных работах с внесением удобрений на лишайниковой пустоши в Северной Швеции (Press et al., 1998) и на кочкарной тундре на Аляске (Chapin et al., 1996). На альпийской лишайниковой пустоши ранее была показана отрицательная корреляция биомассы лишайников и надземной биомассы сосудистых растений. При этом ведущая роль в этих взаимоотношениях принадлежит сосудистым растениям. Так, в ходе экспериментальных удобрений альпийской пустоши, вследствие которых надземная биомасса сосудистых растений увеличивалась, участие лишайников сократись (Элькановa и др., 2016). При этом нельзя исключать возможную роль лишайников в предотвращении быстрого иссушения почвы и сокращения амплитуды перепада температур в течение дня (Nystuen et al., 2019).

Биомасса сосудистых растений на участках с окситрописом была более чем в два раза выше, чем на других участках. Однако эта разница была обусловлена участием самого *Oxytropis kubanensis*, биомасса которого была больше всех других видов на этом участке.

Отметим, что биомасса сосудистых растений без бобовых между участками с *Oxytropis kubanensis* и контролем не отличалась, а на площадках с *Trifolium polyphyllum* была значимо ниже чем на остальных. Такой результат мы можем объяснить тем, что большую часть доступного азота, который образуется в результате деятельности азотфиксаторов, живущих в клубеньках на *Oxytropis kubanesis*, использует он сам. Небольшая часть доступного азота, которая попадает в сообщество не вызывает увеличение общей биомассы остальных сосудистых растений. Однако мы наблюдаем, перераспределение общей биомассы между отдельными видами.

По отношению к освещенности и богатству почв *Vaccinium vitis-idaea* имеет широкую амплитуду толерантности (Тимошок, 2000; Баландина, Вахрамеева, 1978; Работнова, Онипченко, 1992). Судзиловская и Онипченко

(2003), показали, что *Vaccinium vitis-idaea* увеличивает свое участие в ответ на увеличение доступности азота. Схожие с ними результаты были получены для *Vaccinium vitis-idaea* в составе кустарниковой тундры в Северной Швеции (Press et al., 1998), и для тундры на Аляске (Chapin, Shaver, 1989). Н.А. Судзиловская и В.Г. Онипченко (2003) показали, что в результате экспериментального удобрения почв на альпийских пустошах было зафиксировано увеличение концентрации азота и фосфора в тканях *Vaccinium vitis-idaea*. Аналогичное увеличение концентрации азота и фосфора в тканях брусники было отмечено в экспериментальной работе F.S. Chapin и G.R. Shaver (1989). По нашим данным, содержание азота в тканях *Vaccinium vitis-idaea* на всех трех участках значимо не отличалось (Soudzilovskaia et al., 2012). Возможно, это связано с тем, что он уже весь израсходован на построение тела кустарничка (напомним, что масса отдельного побега *Vaccinium vitis-idaea* на участках с *Oxytropis kubanensis* выше) или *Vaccinium vitis-idaea* использует другой источник азота, не связанный с *Oxytropis kubanensis*, а повышенное участие на этих участках связано с уменьшением присутствия других видов. Нельзя исключать и возможной положительной роли эрикоидной микоризы, которая есть у *Vaccinium vitis-idaea*.

На участках с *Oxytropis kubanensis* биомасса осок выше в два раза по сравнению с площадками с клевером и контролем. В экспериментальной работе по внесению удобрений на альпийские пустоши Тебердинского национального парка было показано, что только при увеличении доступнсти азота происходит увеличение биомассы осок (Элькановa и др., 2016). Авторы делают вывод, что азот является одним из главных факторов ограничивающих продуктивность осок на альпийских лишайниковых пустошах.

Во многих экспериментальных работах было показано, что злаки и осоки реагируют на внесение азотсодержащих удобрений, увеличивая как свою массу, так и долю в общей биомассе среди сосудистых растений (Шатворян, 1960; Heer, Körner, 2002; Масалкин, 1977; Bowman et al., 1995;). Вывод о более эффективном поглощение азота злаками и осоками по сравнению с другими растениями, входящими в состав сообщества, делают авторы многих экспериментальных работ (Работнов, 1982; Bowman, 1994).

Отметим, что в нашей работе, значимых отличий между биомассой злаков на разных участках равыявлено не было. Это так же хорошо согласуется с результатами работы Н.А.Судзиловской и В.Г.Онипченко (2003), в которой авторы показывают, что на альпийских лишайниковых пустошах главным фактором, лимитирующим биомассу злаков, является доступный фосфор, а не азот, и они могут конкурировать за фосфор с бобовыми.

На исследованных нами участках на контрольных площадках более половины всей биомассы разнотравья приходится на два доминанта альпийских лишайниковых пустошей: *Antennaria dioica* и *Campanula tridentata* (см. приложение Таблица 2). Участие этих двух видов на участках с *Oxytropis kubanensis* и с *Trifolium polyphyllum* значительно снижено по сравнению с контрольными участками (рис 6.3). В работе Н. А. Судзиловской и В.Г. Онипченко (2003) было показано снижение участия этих видов после внесения азота в почву. По нашим наблюдениям, *Campanula tridentata* увеличивает участие за счет появления всходов и дальнейшего их развития на нарушенных участках или при искусственном увеличении семенного дождя (Глава 5).

При экспериментальном внесении азотосодержащих удобрений *Antennaria dioica* быстро уменьшает участие в сообществе (Судзиловская, 2005; Huber, 1994). Это хорошо согласуется с нашими данными и может объяснить выпадение вида из сообщества при высокой сомкнутости надземных побегов окружающих растений. *Antennaria dioica* и *Campanula tridentata* - виды весьма чувствительны к недостатку освещенности (Onipchenko et al., 2001; Аксенова, Онипченко, 2000).

Арбускулярная микориза может участвовать в передаче азота от растений с азотфиксирующими клубеньками к другим видам в сообществе (Bethlenfalvay et al., 1991; Jalonen et al. 2009;). *Minuartia circassica* и *Arenaria lychnidea* – виды с небольшим участием в общей биомассе среди сосудистых растений альпийской пустоши. У обоих видов отсутствует положительный отклик на присутствие бобовых. Возможно, что это связано с отсутствием микоризы у этих видов (Akhmetzhanova et al., 2012).

Анализ содержания минеральных форм азота показал, что на участках с *Oxytropis kubanensis* содержание аммонийного и нитратного азота выше по сравнению с контрольными участками и участками с *Trifolium polyphyllum* на 20 и 30% ($F_{2,28}$=11,0. p<0,001 и $F_{2,28}$=5,0. p=0,014) (рис. 6.7).

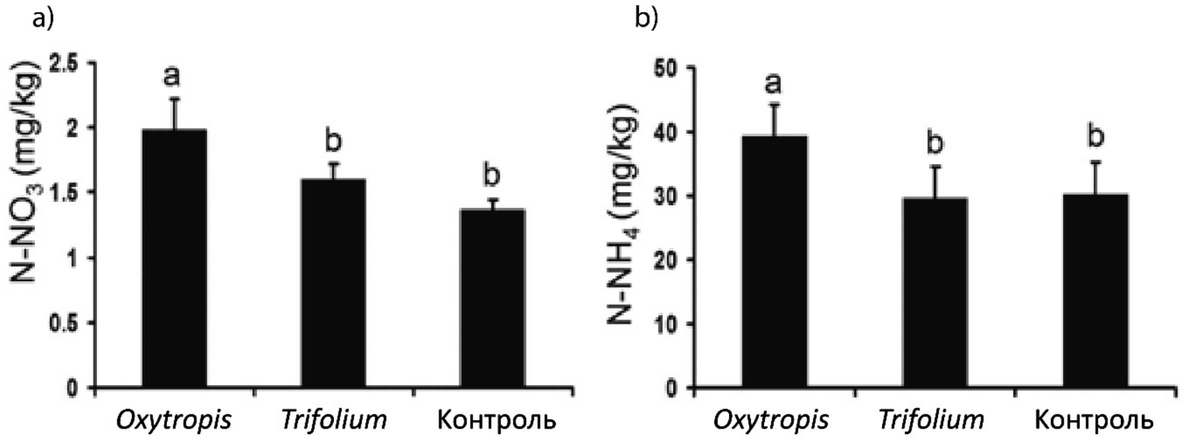

Рисунок. 6.7. Содержание в почве аммонийного ($N\text{-}NH_4^+$) (справа) и нитратного ($N\text{-}NO_3^-$) (слева) азота на участках с *Oxytropis kubanensis*), с *Trifolium polyphyllum* и на участках без бобовых (Контроль), а также среднее и ее ошибка, (мг/кг). Из статьи Soudzilovskaia et al., (2012).

Таким образом, можно предположить, что присутствие азотфиксирующего *Oxytropis kubanensis* увеличивает содержание азота в почве, которым возможно могут воспользоваться отдельные группы растений, таких как *Vaccinium vitis-idaea, Potentilla gelida* и осоки.

ГЛАВА 7. ВЛИЯНИЕ БРУСНИКИ НА СТРУКТУРУ НАДЗЕМНОЙ ФИТОМАССЫ АЛЬПИЙСКОЙ ПУСТОШИ[5]

7.1. Методика

Мы заложили по 48 площадок квадратной формы 25×25см на участках с *Vaccinium vitis-idaea* и без нее. Контрольные площадки закладывали на расстоянии не менее 1м от *Vaccinium vitis-idaea.* На всех площадках срезали все растения на уровне почвы, а также собрали все лишайники и ветошь. Сосудистые растения в укосах разобрали до вида, разложили по бумажным пакетикам и высушили в сушильном шкафу при $t=80^0$С. Для каждого вида сосудистых растений мы проанализировали его биомассу, а также учли общую биомассу мхов и лишайников и массу ветоши прошлых лет. Рядом с этими площадками в 2018 году были взяты образцы почв (Макаров и др., 2020).

Распределение всех переменных отличалось от нормального, поэтому данные были подвержены нормализующей трансформации: $\ln(x+1)$, где x – биомасса отдельных видов и групп растений. Для логарифмированных данных с приближенным к нормальному распределению мы провели однофакторный дисперсионный анализ. Это группы видов: злаки, граминоиды (злаки, осоки и ситниковые), ветошь, лишайники, разнотравье, а также *Festuca ovina, Campanula tridentata.*

---

[5] Основные положения данного раздела изложены в статье по теме диссертационной работы:
Makarov M.I., Sabirova R.V., Kadulin M.S., Malysheva T.I., Zhuravleva A.I., Onipchenko V.G., **Aksenova A.A**. Dependence of Soil Properties under Alpine Lichen Heath Community on the Soil Water Content and the Presence of *Vaccinium vitis-idaea* // Eurasian Soil Science. – 2020. – Vol. 53. – №. 7. – P. 941-949.
Макаров М.И., Кадулин М.С., Турчин С.Р., Малышева Т.И., **Аксенова А.А.**, Онипченко В.Г., Меняйло О.В. Влияние Vaccinium vitis-idaea на свойства горно-луговой почвы альпийской лишайниковой пустоши // Экология. – 2019. – №. 4. – P. 270-275.7.2. Результаты и обсуждение

Для анализа отличий биомассы на участках с *Vaccinium vitis-idaea* и без нее для остальных групп видов (бобовые, осоки, мхи, лишайники) и отдельных видов сосудистых растений мы применили Mann-Whitney U-test

Наземная фитомасса на участках с *Vaccinium vitis-idaea* составила 614±92 г/м2, а на участках без нее – 595±83 г/м2 (рис.7.1). Мортмасса на этих участках составила 150±14 г/м2 и 154±9 г/м2.

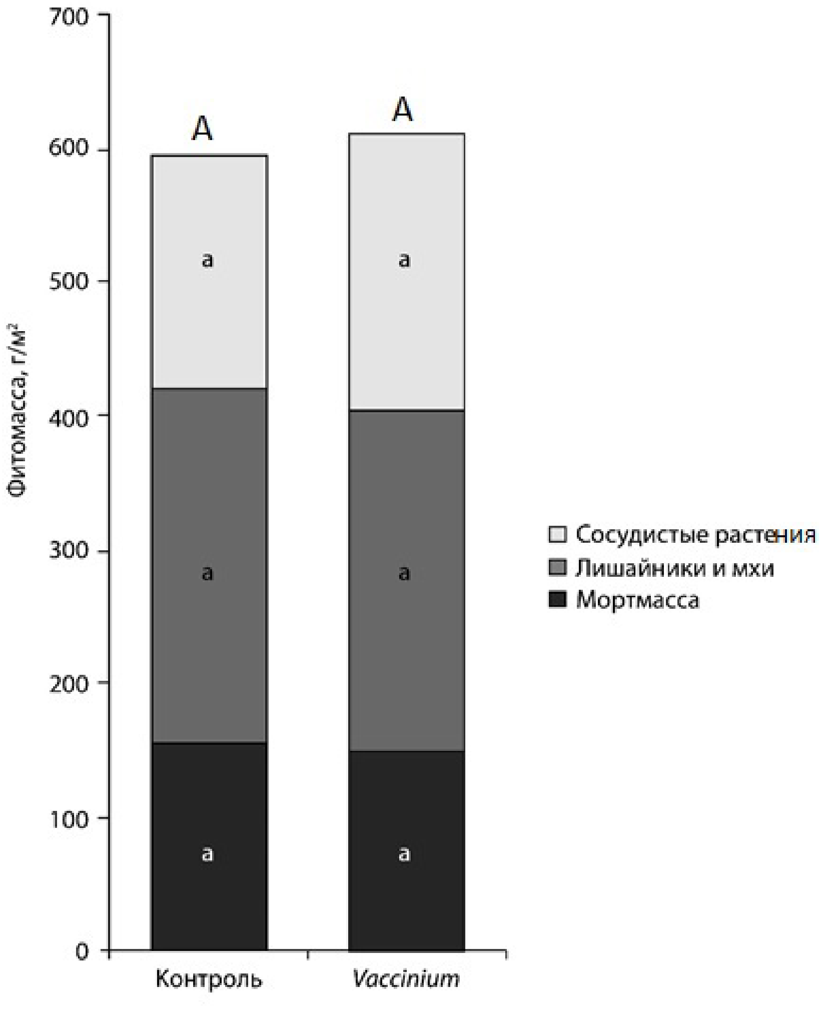

Рисунок 7.1. Структура фитомассы на площадках с *Vaccinium vitis-idaea* (*Vaccinium*) и без нее (Контроль). Разные буквенные индексы показывают значимые различия между разными вариантами внутри каждой группы растений.

Биомасса лишайников на разных участках значимо не отличалась (p=0,686). Так, на участках с *Vaccinium vitis-idaea* она составила 255±25 г/м^2, на участках без нее – 266±23 г/м^2. На участках с *Vaccinium vitis-idaea,* по сравнению с участками без нее, значимо большей была биомасса мхов (3,3±2,0 г/м^2; 0,7±0,4 г/м^2; Mann-Whitney U Test*:* *p*=0,005).

Биомасса сосудистых растений на площадках с *Vaccinium vitis-idaea* составила 205±49 г/м^2, а на участке без брусники биомасса сосудистых растений составила 173±49 г/м^2. На долю *Vaccinium vitis-idaea* приходилось 40% биомассы сосудистых растений (рис.7.2).

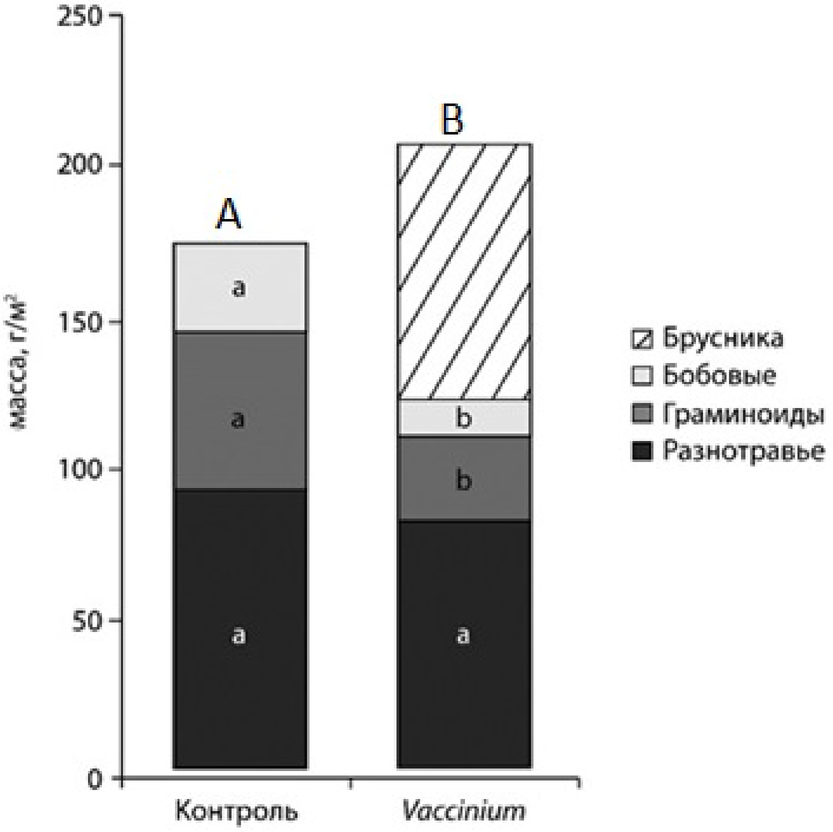

Рисунок 7.2. Структура биомассы на площадках с *Vaccinium vitis-idaea* (*Vaccinium*) и без нее (Контроль). Разные буквенные индексы показывают значимые различия между разными вариантами внутри каждой группы растений.

Были выявлены различия в группах растений (семейства злаки, бобовые, осоковые с ситниковыми) между исследованными участками.

Биомасса злаков на участках с Vaccinium vitis-idaea (25,4±3,0 г/м^2) была значимо меньше, чем на участках без брусники (40±3,9 г/ г/м^2). Отметим, что все виды этого семейства имели биомассу меньше на участках с *Vaccinium vitis-idaea* (табл 7.1). Такие же тенденции продемонстрировали виды рода *Carex*. Биомасса бобовых на участке с *Vaccinium vitis-idaea* (11,2±3,3 г/м^2) была значимо меньше, чем на участках без нее (27,9±6,4 г/м^2; p=0,005).

Биомасса видов, входящих в группу разнотравья между двумя исследованными участками значимо не различалась (p=0,07). На участках с *Vaccinium vitis-idaea* 82±7 г/м^2 и 93±8 г/м^2 на участках без брусники.

Таким образом, не было обнаружено ни одного вида сосудистых растений, биомасса которого была бы выше на участках с *Vaccinium vitis-idaea.*

Анализ почвенных проб с разных исследованных участков показал, что почва в присутствии *Vaccinium vitis-idaea* влажнее, чем под сообществом без брусники (Макаров и др., 2018). Это может быть связано с одной стороны с тем, что *Vaccinium vitis-idaea* занимает более влажные местообитания в условиях альпийских пустошей, с другой стороны большее затенение почвы горизонтально ориентированными листьями брусники может способствовать лучшему сохранению влаги в почве по сравнению с участками без нее.

Кислотность почвы значимо выше на участках с *Vaccinium vitis-idaea* (pH=5,40±0,13; p=0,005), чем на участках без брусники pH=5,62±0,17 (Макаров и др., 2018). Повышенные значения кислотности под брусникой соответствует представлениям о том, что надземный и подземный опад вересковых кустарничков способствует формированию кислых продуктов при его трансформации (Kraus et al. 2003). Кроме того, грибы, образующие эрикоидную микоризу, выделяют в почву органические соединения кислотной природы (Orwin et al. 2011). При этом, по наблюдениям М.И. Макарова и др. (2020) за значениями pH при разной влажности почв, этот фактор не оказывал влияние. То есть, при относительно низкой влажности почв (15%) и при высокой влажности (27%) значения pH были выше для почв под *Vaccinium vitis-idaea.*

В работе М.И. Макарова и др. (2020) было показано, что ассоциированные с *Vaccinium vitis-idaea* грибы, образующие эрикоидную микоризу, а также связанное с ними сапротрофное микробное сообщество, обладают меньшей чувствительностью к почвенной влаге по сравнению с сообществами без брусники. Также было показано, что при повышенной влажности почва под *Vaccinium vitis-idaea* в целом содержит меньше подвижных соединений фосфора, $N\text{-}NH^+_4$ и $N\text{-}NO^-_3$ и демонстрирует меньшие активности N-минерализации и нитрификации, что может указывать на меньшую зависимость брусники от минеральных соединений в азотном питании. Возможно, это определяет значимо меньшее участие группы осок, всех видов злаков, группы видов бобовых, требовательных к содержанию минеральных форм азота и фосфора (Судзиловская, 2006).

Заключение

Структуру фитоценоза альпийской лишайниковой пустоши определяют, как отрицательные отношения – конкуренция, так и положительные отношения между растениями, а баланс между ними важен для формирования состава рассматриваемого сообщества. Так, пять видов цветковых растений с высоким участием находятся в конкурентных взаимоотношениях друг с другом и одновременно оказывают положительное влияние на виды с меньшим участием в сообществе. Анализ результатов экспериментального подсева показал, что большее участие *Carum caucasicum* на лишайниковой пустоши, вероятно, зависит от увеличения количества семян, а не от наличия свободного пространства. Отрицательная реакция *Campanula tridentata* на удаление отдельных доминантов вероятно связана с небольшой площадью освобожденных от побегов участков, которые быстрее занимаются вегетативно подвижными видами, в то время как для развития вегетативно неподвижного *Campanula tridentata* из семени требуется значительно большее время. Так, при освобождении большего пространства после экспериментального удаления групп видов *Campanula tridentata* демонстрирует успешное приживание всходов. Для увеличения участия в сообществе *Campanula tridentata,* необходимы большие открытые участки или большее количество семян, что было продемонстрировано в эксперименте с добавлением семян этого вида. Вегетативно неподвижный доминант альпийских пустошей – *Anemone speciosa* не нуждается в открытых местообитаниях и увеличении числа семян. Только наличие растений-«нянек», таких как *Primula algida,* может играть ключевую роль в успешном возобновлении этого вида. Подтверждена гипотеза о различном влиянии на структуру надземной биомассы альпийской пустоши азотфиксирующего *Oxytropis kubanensis* и неазотфиксирующего *Trifolium polyphyllum*. Также, показано, что на участках с брусникой нет видов цветковых растений, у которых надземная биомасса была бы выше чем на участках без брусники.

Выводы

1. Было показано, что пять удаленных видов альпийских пустошей с высоким участием находятся в конкурентных взаимоотношениях между собой, но одновременно оказывают положительное влияние на многие не доминирующие виды.
2. Не отмечено увеличение участия видов отдельных функциональных групп при удалении доминантов, относящихся к этим же группам. Таким образом, рассмотренные функциональные группы не образуют гильдии плотно конкурирующих между собой видов.
3. Участие *Campanula tridentata* и *Carum caucasicum* ограничено поступлением семян в сообщество. Нарушения оказали временный положительный эффект, в долговременной перспективе биомасса этого вида на нарушенных площадках и на площадках без нарушений значимо не отличалась.
4. В присутствии азотфиксирующего вида *Oxytropis kubanensis* увеличена надземная биомасса видов рода *Carex* и *Vaccinium vitis-idaea.* Не отмечено положительного влияния неазотфиксирующего бобового *Trifolium polyphyllum* на окружающие виды сосудистых растений альпийских пустошей.
5. Наземная биомасса видов бобовых и граминоидов ниже в присутствии *Vaccinium vitis-idaea*.

Список опубликованных работ по теме диссертации

Научные статьи, опубликованные в журналах Scopus, WoS, RSCI, а также в изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности 1.5.15 - Экология:

1. Makarov M.I., Sabirova R.V., Kadulin M.S., Malysheva T.I., Zhuravleva A.I., Onipchenko V.G., **Aksenova A.A**. Dependence of Soil Properties under Alpine Lichen Heath Community on the Soil Water Content and the Presence of *Vaccinium vitis-idaea* // Eurasian Soil Science. – 2020. – Vol. 53. – №. 7. – P. 941-949. DOI: 10.31857/S0032180X20070096; IF(2020)=1,369(Q4), (1,25 п.л./личный вклад – 0,25 п.л.)
2. Макаров М.И., Кадулин М.С., Турчин С.Р., Малышева Т.И., **Аксенова А.А**., Онипченко В.Г., Меняйло О.В. Влияние *Vaccinium vitis-idaea* на свойства горно-луговой почвы альпийской лишайниковой пустоши // Экология. – 2019. – №. 4. – P. 270-275. DOI: 10.1134/S0367059719040115; IF(2019)=1,482(Q4). (0,75 п.л./личный вклад – 0,25 п.л.)
3. Elumeeva T.G., **Aksenova A.A**., Onipchenko V.G., Werger M.J. Effects of herbaceous plant functional groups on the dynamics and structure of an alpine lichen heath: The results of a removal experiment // Plant Ecology. – 2018. – Vol. 219. – №. 12. – P. 1435-1447. DOI: 10.1007/s11258-018-0892-5; IF(2018)=1,789(Q2); (1,47 п.л./личный вклад – 0,74 п.л.)
4. Елумеева Т.Г., **Аксенова А.А.**, Онипченко В.Г. Изучение конкуренции в высокогорных фитоценозах: эксперименты с удалением групп видов на альпийских лишайниковых пустошах Тебердинского заповедника //Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2003. – Т. 108. – №. 2. – С. 55-59. IF(2003)=0,405; (0,95 п.л./личный вклад – 0,9 п.л.)
5. Onipchenko V.G., Blinnikov M.S., **Aksenova A.A.** Experimental evaluation of shading effects in seasonal dynamics of four alpine communities in

Northwestern Caucasus, Russia //Arctic, Antarctic, and Alpine Research. – 2001. – Vol. 33. – №. 3. – P. 330-339. DOI: 10.2307/1552240; IF(2001)=1,214(Q1); (1,75 п.л./личный вклад – 0,5 п.л.)

6. **Aksenova A.A.**, Onipchenko V.G., Blinnikov M.S. Plant interactions in alpine tundra: 13 years of experimental removal of dominant species //Ecoscience. – 1998. – Vol. 5. – №. 2. – P. 258-270. DOI: 10.1080/11956860.1998.11682459; IF(1998)=1,095(Q4); (1,65 п.л./личный вклад – 0,8 п.л.)
7. Павлов, В. Н., Онипченко, В. Г., **Аксенова, А. А.**, Волкова, Е. В., Зуева, О. И., Макаров, М. И. Роль конкуренции в организации альпийских фитоценозов Северо-Западного Кавказа: экспериментальный подход // Журнал общей биологии. – 1998. – Т. 59. – №. 5. – С. 471-476. DOI: 10.1080/15230430.2001.12003437; IF(1998)=0,25 (2,25 п.л./личный вклад – 0,9 п.л.)

Прочие публикации:

1. Volkova E.V., Onipchenko V.G., Blinnikov M.S., **Aksenova A.A.**, Cherednichenko O.V. Experimental study of plant relationships // Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus (ed. V.G. Onipchenko). (Dordrecht, Netherlands, 2004), vol. 29 of Geobotany, pp. 223–262. DOI:10.1007/978-1-4020-2383-5_7 (3,5 п.л./личный вклад – 2,1 п.л.).
2. Soudzilovskaia N.A., **Aksenova A.A.**, Makarov M.I., Onipchenko V.G., Logvinenko O.A., ter Braak C.J., Cornelissen J.H. Legumes affect alpine tundra community composition via multiple biotic interactions // Ecosphere. – 2012. – Vol. 3. – №. 4. – P. 1-15. DOI: 10.1890/ES11-00357.1 (1,55 п.л./личный вклад – 0,8 п.л.)

Иные публикации: полный список имеется на странице соискателя в ИАС «ИСТИНА»: ttps://istina.msu.ru/profile/Axenova-Alexandra

Список литературы

1. Авдошенко А.К. Биология северных брусничных // Ученые записки Ленинградского государственного педагогического института им. А.И.Герцена. – Л. – 1949. – Т.82. – С. 181–217.
2. Аджиев Р.К., Онипченко В.Г., Текеев Д.К. Сохранение жизнеспособности погребенных семян в альпийских фитоценозах северо-западного Кавказа: итоги пятилетнего эксперимента // Журнал общей биологии. – 2012. – Т.73. – № 6. – С. 453–458.
3. Аджиев Р.К., Онипченко В.Г. Всхожесть свежесобранных семян альпийских растений Северного Кавказа как показатель стратегии семенного возобновления // Особь и популяция – стратегии жизни (ответственный редактор А.Р.Ишбирдин и др.). Материалы докладов 9 Всероссийского Популяционного семинара (ч.1). – Уфа, 2006. – С.8-12.
4. Аджиев Р.К., Онипченко В.Г. Экспериментальное изучение всхожести погребенных семян альпийских растений // Юг России. Экология развития, 2011. – № 2. – С.17-23.
5. Акатов В.В. Пятнистое распределение альпийских растений Западного Кавказа // Ботанический журнал. – 1993. – Т. 78. – № 11. – С.34-44.
6. Акатов В.В. Факторы варьирования флористической насыщенности сообществ лишайниковых пустошей Западного Кавказа // Флора Нижнего Дона и Северного Кавказа: структура, динамика, охрана, проблемы использования. Тезисы докладов научно-практической конференции – Ростов на Дону, 1991. – С.7-9.
7. Аксенова А.А., Онипченко В.Г., Блинников М.С. Изучение взаимоотношений между растениями альпийской пустоши: эксперименты с удалением отдельных видов // Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника. – М. 1999. – Вып.15. – С. 73-85.
8. Аксенова, А.А. Влияние взрослых особей Primula algida на приживаемость всходов растений альпийской пустоши. In Комплексные

исследования альпийских экосистем Тебердинского заповедника // Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника. – М., 2004. – Т.21. – С.12–15.

9. Аксенова, А.А., Онипченко, В.Г. Экспериментальная оценка роли светового фактора в сезонной динамике альпийских ковров // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2000. – Т.105. – Вып.6. – С.25–31.
10. Алиев Г.А. Почвы Большого Кавказа. – Баку, 1978. – 158 с.
11. Амирханов А.М., Закономерности высотной поясности растительного покрова в Северо-Осетинском заповеднике // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1978. – Т.83. – № 3. – С.136-142.
12. Ахметжанова А.А. Оценка изменения биомассы растений альпийского гераниево-копеечникового луга после удаления доминантов: результаты 10-летнего эксперимента // Экология. – 2010. – № 1. – С.41-46.
13. Ахметжанова А.А., Онипченко В.Г. Реакция растений альпийского гераниево-копеечникового луга на увеличение доступности почвенных ресурсов: оценка изменения биомассы // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2005. – Т.110. – № 1. – С.52-59.
14. Баландина Т.П., Вахрамеева М.Г. Брусника обыкновенная // Биологическая флора Московской области. М.: Издательство Московского университета. – 1978. – Вып.4. – С.167-179.
15. Барсегян А.М., Зироян А.Н., Африкян К.Г. Биопродуктивность основных растительных сообществ Севанского бассейна // Армянское отделение Всесоюзного ботанического общества. Сборник научных трудов. – Ереван, 1987. – Т.10. – С.143-156.
16. Вертелина О.С., Онипченко В.Г., Макаров М.И. Первичные минералы и процессы выветривания в высокогорных почвах Тебердинского

заповедника // Вестник Московского университета, сер.17, Почвоведение. – 1996. – № 1. – С.3-10.

17. Виелголаски Ф.Е. Типы растительности и биомасса растений тундры. // Экология. – 1973. – № 2. – С.19-36.

18. Воробьева Ф.М., Онипченко В.Г. Сосудистые растения Тебердинского заповедника // Флора и фауна заповедников, под ред. Губанов И.А. – М., 2001. – Вып.99. – С.100

19. Воронина И.Н., Онипченко В.Г., Игнатьева О.В. Компоненты биологического круговорота на альпийских лишайниковых пустошах Северо-Западного Кавказа // Почвоведение. – 1986. – № 1. – С.29-37.

20. Восканян В.Е., Зироян А.Н. Продуктивность и фитомасса основных сообществ южного макросклона горы Арагац // Проблемы ботаники. – Новосибирск, 1979. – Т.14. – №. 1. – С.144-147.

21. Гришина Л.А., Макаров М.И. Почвы альпийских пустошей // Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. – М., 1986. – С.4-8.

22. 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.5-12.

23. Дудова К.В., Атабаллыев Г.Г., Ахметжанова А.А., Гулов Д.М., Дудов С.В., Елумеева Т.Г., Кипкеев А.М., Логвиненко О.А., Семенова Р.Б., Смирнов В.Э., Текеев Д.К., Салпагаров М.С., Онипченко В.Г. Опыт изучения функционального разнообразия альпийских сообществ на примере анализа высоты растений // Журнал Общей Биологии. – 2019. – Т.80. – № 6. –С.439-450.

24. Егоров А.В., Онипченко В. Г., Текеев Д. К. Экологические характеристики высокогорных растений Тебердинского заповедника // Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника. – 2012. – № 52. – С.25-46

25. Елумеева Т.Г., Аксенова А.А., Онипченко В.Г. Изучение конкуренции в высокогорных фитоценозах: эксперименты с удалением групп видов на альпийских лишайниковых пустошах Тебердинского заповедника // Бюллетень МОИП. Отд. биол. – 2003. – Т.108. – Вып.2. – С. 55-59.

26. Захаров С.А. Почвы горных районов СССР // Почвоведение. – 1937. – № 6. – С.810-848.

27. Захаров С.А. К характеристике высокогорных почв Кавказа // Известия Константиновского межевого института. – М., 1914. – т.5. – С.368.

28. Логвиненко О.А., Онипченко В.Г. Семенная продуктивность альпийских растений // Высокогорные экосистемы Тебердинского заповедника: состав структура и экспериментальный анализ механизмов организации, отв. ред. Павлов В.Н. – М., 1999. – Вып.15. – С.51–63.

29. Макаров М.И., Онипченко В.Г., Малышева Т.И., Булатникова И.В., Вертелина О.С. Биологический круговорот и роль растений в формировании свойств почв альпийских экосистем северо-западного Кавказа // Вестник Московского университета, Сер.17. Почвоведение. – 1999. – № 3. –С. 29-37.

30. Макаров М.И., Леошкина Н.А., Ермак А.А., Малышева Т.И. Сезонная динамика минеральных форм азота в горнолуговых альпийских почвах // Почвоведение. – 2010. – № 8. – С. 969-978.

31. Макаров М.И., Лавренов Н.Г., Онипченко В.Г., Тиунов А.В., Малышева Т.И., Сабирова Р.В. Азотное питание растений альпийской лишайниковой пустоши в условиях обогащения почвы элементами минерального питания // Экология. – 2020. – № 2. – С. 83-89.

32. Масалкин К.Н. Минеральные удобрения и ботанический состав травостоя субальпийского луга // Сборник научых трудов Пермской государственной сельскохозяйственной испытательной станции – 1977. – № 5. – С.93-100.

33. Наринян С.Г. О первичной продукции фитомассы биогеоценозов альпийского пояса Армении // Проблемы ботаники. – Баку, 1977. –Т.13. – С.154-158.

34. Нахуцришвили Г.Ш. Особенности структуры и ритма развития высокогорных растений // Жизенные формы, структура, спектры и эволюция / под. ред. Т.И.Серебряковой. – Л.: Наука, 1981. – С.249-264.

35. Нахуцришвили Г.Ш., Чхиквадзе А.К., Хецуриани Л.Д. Продуктивность высокогорных травяных сообществ Центрального Кавказа. Тбилиси, Мецниереба, 1980, 157 с.

36. Нахуцришвили Г.Ш. Экология высокогорных растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Ритмика развития, фотосинтез, экобиоморфы. – Тбилиси: Мецниереба, 1974. – 194 с.

37. Онипченко В. Г. Функциональная фитоценология: Синэкология растений. – М., 2014. – С.576.

38. Онипченко В.Г. Сезонная динамика фитоценоза альпийской пустоши на Северном Кавказе // Бюллетень Московского оющества испытателей природы. Отдел биологический. – 1983. – Т.88. – № 5. – С.106-114.

39. Онипченко В.Г. Структура, фитомасса и продуктивность альпийских лишайниковых пустошей // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1985. – Т.90. – № 1. – С.59-66.

40. Онипченко В.Г. Альпийские лишайниковые пустоши в системе высокогорных сообществ // Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. – М.: Издательство Московского университета, 1986а. – С.4-8.

41. Онипченко В.Г. Структура, фитомасса и продуктивность альпийских лишайниковых пустошей // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1990а. – Т.90. – № 1. – С.59-66.

42. Онипченко В.Г. Структурно-функциональная организация альпийских фитоценозов северо-западного Кавказа. Дисс. на соиск. учен. степ. докт. биол. наук. – М.: 1996. – С.383.

43. Онипченко В.Г. Фитомасса альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1990б. –Т.95. – № 6. –С.52-62.

44. Онипченко В.Г., Онищенко В.В. Климатические особенности альпийских пустошей // Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986в. – С.9-24.

45. Онипченко В.Г., Покаржевская Г.А. Изучение пространственной структуры альпийских сообществ с позиций теории "масс-эффекта" // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1994. –Т.99. – № 3. – С.58-64.

46. Онипченко В.Г., Голиков К.А. Демутационные смены после пороев кабанов на альпийских лишайниковых пустошах в тебердинском заповеднике // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1996. – Т.101. – № 4. С.49.

47. Онипченко В.Г., Дудова К.В., Ахметжанова А.А., Хомутовский М.И., Джатдоева Т.М., Текеев Д.К., Елумеева Т.Г. Какие стратегии растений способствуют их доминированию в альпийских сообществах? // Журнал Общей Биологии. – 2020. – Т.81. – № 2. – С. 37-46.

48. Онипченко В.Г., Минаева Т.Ю., Работнова М.В. К синтаксономии альпийских сообществ Тебердинского заповедника // Рукопись депонирована ВИНИТИ. – М., 1987. – № 1675. – С.32.

49. Покаржевская Г.А., Онипченко В.Г. Биоморфологичский анализ видового состава альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1995. – Т.100. – № 2. – С.50-58.

50. Работнов Т.А. Изучение флюктуаций (разногодичной изменчивости) фитоценозов // Полевая геоботаника / Под ред. Е.М. Лавренко, А.А. Корчагина. – Л. Наука, – 1972. – Т.4. – С.95-136.

51. Работнов Т.А. Влияние долголетнего внесения удобрений на луговой фитоценоз // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1982. – Т.87. – № 4. – С.78-90.

52. Работнов Т.А. Луговедение. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974. – 384 с.

53. Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1998. – 240 с.

54. Работнова М.В., Онипченко В.Г., Устинова Я.А. Влияние экспериментального затенения на фитоценозы альпийских пустошей // Вестник Московского университета. сер. 16 биология. – 1992. – № 1. – С.57-65.

55. Розанова М.А. Обзор литературы по родам Vaccinium L. и Oxycoccus Adans.// Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 1934. – Т.8. – № 2. – С.121-187.

56. Семенова В.Г., Онипченко В.Г. Жизнеспособные семена в почвах альпийских сообществ Тебердинского заповедника (северо-западный Кавказ) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1990. –Т.95. – № 5. – С.77-87.

57. Семенова Г.В., Онипченко В.Г. Опыт изучения семенных банков альпийских сообществ в природных условиях // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1991. – Т.96. – № 4. – С.117-122.

58. Семенова Г.В., Онипченко В.Г. Состав и динамика ценотических популяций доминантов альпийских фитоценозов в Тебердинском заповеднике // Популяционные исследования в заповедниках. – М.: Наука, 1989. – С.105-118.

59. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. – М.:Высшая школа. – 1962. – С.378.

60. Солоневич Н.Г. Материалы к эколого-биологической характеристике болотных трав и кустарничков.// Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение. –М.-Л. Изд-во АН СССР, 1956. – Вып.2. – С.307-498.
61. Справочник по климату СССР. – Л.:Гидрометиздат, – 1967. – Т.13. – № 2-3. – 492 с., 332 с.
62. Судзиловская Н.А., Вагин И.А., Онипченко В.Г. Экспериментальное изучение изменения продукции альпийской лишайниковой пустоши при увеличении доступности почвенных ресурсов // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2006. – Т.111. – Вып.6. – С.41-51.
63. Судзиловская Н.А., Онипченко В.Г. Влияние увеличения доступности почвенных ресурсов на численность побегов растений альпийских пустошей // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2003. –Т.108. – № 5. – С.54-58.
64. Сукачёв В.Н. Избранные труды в трех томах / под ред. Е.М. Лавренко. Проблемы фитоценологии – Ленинград, Наука, 1975– Т.3 – С.543.
65. Тимошок Е.Е. Экология и биология брусничных в Сибири. – Томск, НТЛ, 2006. – С.216.
66. Тимошок Е.Е. Экология черники (Vaccinium myrtillis L.) и брусники (Vaccinium vitis-idaea L.) в Западной Сибири // Экология. – 2000. – № 1. – С.11-16.
67. Тушинский Г.К. Геоморфологический очерк Тебердинского заповедника // Труды Тебердинского государственного заповедника. – Ставрополь, 1957. – Т.1. – С 3-49.
68. Шатворян П.В. Влияние минеральных удобрений на продуктивность пастбищ альпийского пояса // Труды армянского научно-исследовательского института животноводства и ветеринарии. – 1960. – Т.4. – С.191-197.

69. 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.

70. Шифферс Е.В. Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья. – М.-Л.:Изд-во АН СССР, 1953. – 400 с.

71. Эльканова М.Х., Ахметжанова А.А., Елумеева Т.Г., Онипченко В.Г. Изменение структуры надземной фитомассы альпийской пустоши северо-западного Кавказа при долговременном внесении элементов минерального питания // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2016. – Т.121. – № 2. – С.47-58.

72. Adler P.B., Kleinhesselink A., Hooker G., Taylor J.B., Teller B., Ellner S.P. Weak interspecific interactions in a sagebrush steppe? Conflicting evidence from observations and experiments // Ecology. – 2018. – Vol.99. – № 7. – P.1621-1632.

73. Aerts R. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship // Oikos. – 1997. – P.439-449.

74. Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Cornwell W.K., Agafonov V.A., Selivanov I.A., Cornelissen J.H.C. A rediscovered treasure: mycorrhizal intensity database for 3000 vascular plant species across the former Soviet Union // Ecology. – 2012. – Vol.93. – № 3. – P.689.

75. Allen E.B., Forman R.T.T. Plant species removals and old-field community structure and stability // Ecology. – 1976. – Vol.57. – № 6 – P.1233-1243.

76. Anderson M.D., Ruess R.W., Uliassi D.D., Mitchell J.S. Estimating N-2 fixation in two species of Alnus in interior Alaska using acetylene reduction and N-15(2) uptake. Ecoscience. – 2004. – Vol.11. – P.102-112.

77. Aschehoug E.T., Brooker R., Atwater D.Z., Maron J.L., Callaway R.M. The mechanisms and consequences of interspecific competition among plants //Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. – 2016. – Vol.47. – P.263-281.

78. Aschehoug E.T., Callaway R., Newcombe G., Tharayil N., Chen S. Fungal endophyte increases the allelopathic effects of an invasive forb // Oecologia. – 2014. – Vol.175. – № 1 – P.285–291.

79. Azcon, R., J. Ruiz-Lozano, and R. Rodriguez. Differential contribution of arbuscular mycorrhizal fungi to plant nitrate uptake (N-15) under increasing N supply to the soil // Canadian Journal of Botany. – 2001. – Vol.79. – P.1175-1180

80. Baskin C. C., Baskin J. M. Seeds: ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination. – Elsevier, 1998.

81. Bergman P., Molau U., Holmgren B. Micrometeorological impacts on insect activity and plant reproductive successin an alpine environment, Swedish Lapland // Arctic and Alpine Research. – 1996. – V.28. – № 2. – P.196-202

82. Bethlenfalvay G.J., Reyessolis M.G., Camel S.B., Ferreracerrato R. Nutrient transfer between the root zones of soybea n and maize plants connected by a common mycorrhizal mycelium. Physiologia Plantarum. – 1991. – Vol.82. – P.423–432

83. Bliss L.C. Arctic and alpine plant life cycles // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1971. –Vol.2. –P.405-438.

84. Blondel, J. Guilds or functional groups: does it matter? // Oikos. – 2003. – Vol.100. – № 2. – P. 223–231.

85. Bowman W.D. Accumulation and use of nitrogen and phosphorus following fertilization in two alpine tundra communities // Oikos. – 1994. – Vol.70. – № 2. – P.261-270.

86. Bowman W.D., Theodose T.A., Fisk M.C. Physiological and production responses of plant growth forms to increases in limiting resources in alpine tundra: implications for differential community response to environmental change // Oecologia. – 1995. – Vol.101. – № 2. –P.217-227.

87. Brathen K.A., Oksanen J. Reindeer reduce biomass of preferred plant species // Journal of Vegetation Science. – 2001. – Vol.12. – № 4. – P.473-480

88. Braun-Blanquet, J. Die Gattungen Vaccinium, Oxycoccus. // Hegi G. inIllistrierte Flora von Mittel-Europa. – 1975. – Berlin und Hamburg. Bearbeitung 1926. – P.1667–1689.
89. Bret-Harte M.S., Mack M.C., Goldsmith G.R., Sloan D.B., DeMarco J., Shaver G.R., Ray P.M., Biesinger Z., Chapin III F.S. Plant functional types do not predict biomass responses to removal and fertilization in Alaskan tussock tundra // Journal of Ecology. – 2008. – Vol.96. – № 4. – P.713-726.
90. Brooker R. Plant communities, plant-plant interactions and climate change //Positive plant interactions and community dynamics. – 2010. – P.99-123.
91. Brzoska W. Dry matter production and energy utilization of high mountain plants in the Austrian Alps // Oecologia. – Plantarum, 1973. – Vol.8. – № 1. – P.63-70.
92. Buonopane (Day) M., Huenneke L., Remmenga M. Community response to removals of plant functional groups and species from a Chihuahuan Desert shrubland // Oikos. – 2005. – Vol.110. – № 1 – P.67-80.
93. Callaway R.M., Brooker R. W., Choler P., Kikvidze Z., Lortie C.J., Michalet R., Cook B.J. Positive interactions among alpine plants increase with stress //Nature. – 2002. – Vol.417. – № 6891. – P.844-848.
94. Callaway R.M., Thorpe A.S, Aschehoug E.T., Atwater D.Z. Interactions among plants and evolution // Journal of Ecology. – 2011. – Vol.99. – № 3. – P.729-740.
95. Carlsson G., Huss-Danell K., Nitrogen fixation in perennial forage legumes in the field // Plant and Soil, – 2003. – Vol.253. – № 2. – P.353-372.
96. Carlsen S.C.K., Fomsgaard I.S. Biologically active secondary metabolites in white clover (Trifolium repens L.)–a review focusing on contents in the plant, plant–pest interactions and transformation //Chemoecology. – 2008. – Vol.18. – № 3. – P.129-170.
97. Cavieres L., Badano E.I., Sierra-Almaida A., Molina-Montenegro M. Microclimatic modifications of cushion plants and their consequences for seedling survival of native and non-native herbaceous species in the high

Andes of central Chile // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. – 2007. – T.39. – № 2. – P.229-236.

98. Cavieres L.A., Vivas M., Mihoc M.A., Osses D.A., Ortiz-Gutiérrez J.M., Saéz P.L., Bravo L.A. The importance of facilitative interactions on the performance of Colobanthus quitensis in an Antarctic tundra // Journal of Vegetation Science. – 2018. – T.29. – № 2. – P.236-244.

99. Chapin F.S. The mineral nutrition of wild plants // Annual Review of Ecology and Systematic. – 1980. –Vol.11. – P.233-260.

100. Chapin F.S., Korner C. Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences / Ecological Studies. – Vol.113. – Berlin e.a. Springer-Verlag, 1995. – 330 p.

101. Chapin F.S., Korner Ch. Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences // Trends in Ecology and Evolution. – 1994. – Vol.9. – № 2. – P.45-47.

102. Chapin F.S., Shaver G.R. Differences in growth and nutrient use along arctic plant growth forms // Functional Ecology. – 1989. – Vol.3. – № 1. – P.73-80.

103. Chapin F.S., Shaver G.R. Physiological and growth responses of arctic plants to a field experiment simulating climatic change // Ecology. – 1996. – Vol.77. – № 3. –P.822-840.

104. Chapin F.S., Shaver G.R., Giblin A.E., Nadelhoffer K.J., Laundre J.A. Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate // Ecology. – 1995. –Vol.76. – № 3. – P.694-711.

105. Chardon N. I., Rixen, C., Wipf, S., Doak, D. F. Human trampling disturbance exerts different ecological effects at contrasting elevational range limits //Journal of Applied Ecology. – 2019. – Vol.56. – № 6. – P.1389-1399.

106. Choler P., Michalet R., Ragan A., Callaway MR. Facilitation and Competition on Gradients in Alpine Plant Communities // Ecology. – 2001. – Vol.82. – № 12. – P.3295-3308.

107. Cichini K., Schwienbacher E., Marcante S., Seeber G.U., Erschbamer B. Colonization of experimentally created gaps along an alpine successional gradient // Plant Ecology. – 2011. – Vol.212. – № 10. – P.1613-1627.

108. Clarke E., Wiseman J. Effects of extrusion conditions on trypsin inhibitor activity of full fat soybeans and subsequent effects on their nutritional value for young broilers // British poultry science. – 2007. – Vol.48. – № 6. – P.703-712.

109. Clements F.E. Research Methods in Ecology. / Univ. Publ. Co., Lincoln Nebraska. – 1905. – 334 p.

110. Cleveland C.C., Townsend A.R., Schimel D.S., Fisher H., Howarth R.W., Hedin L.O., Perakis S.S., Latty E.F., Von Fischer J.C., Elseroad A., Wasson M.F. Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N2) fixation in natural ecosystems // Global Biogeochemical Cycles. – 1999. – Vol.13. – № 2. – P.623–645.

111. Collins M.D., Hoyles L., Foster G., Falsen E., Weiss N. Arthrobacter nasiphocae sp. nov., from the common seal (Phoca vitulina) // International journal of systematic and evolutionary microbiology. – 2002. – T.52. – № 2. – C.569-571.

112. Copeland S. M., Harrison S. P. Community traits affect plant–plant interactions across climatic gradients // Oikos. – 2017. – Vol.126. – № 2.

113. Cornelissen J.H.C., Callaghan T.V., Alatalo J.M., Michelsen A., Graglia E., Hartley A.E., Hik D.S., Hobbie S.E., Press M.C., Robinson C.H., Henry G.H.R., Shaver G.S., Phoenix G.K., Gwynn J.D., Jonasson S., Chapin F.S. III, Molau U., Neill C., Lee J.A., Melillo J.M., Svenbjörnsson B., Aerts R. Global change and arctic ecosystems: is lichen decline a function of increase in vascular plant biomass? // Journal of Ecology. – 2001. – Vol.89. – № 6. – P.984-994.

114. Cornwell W. K., Grubb P. J. Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability // Oikos. – 2003. –Vol.100. – № 3. – P.417-428.

115. Cross M. S., Harte J. Compensatory responses to loss of warming-sensitive plant species // Ecology. – 2007. – Vol.88. – № 3. – P.740-748.

116. Diemer M., Prock S. Estimates of alpine seed bank size in two Central European and one Scandinavian subarctic plant communities // Arctic and Alpine Research. – 1993. – Vol.25. – № 3. – P.194-200.

117. Edwards K.A., McCulloch J., Kershaw G.P., Jefferies R.L. Soil microbial and nutrient dynamics in a wet Arctic sedge meadow in late winter and early spring // Soil Biology and Biochemistry. – 2006. – V. 38. – P. 2843–2851.

118. Ehrlen J., Münzbergova, Z., Diekmann, M., & Eriksson, O. Long-term assessment of seed limitation in plants: results from an 11-year experiment // Journal of Ecology. – 2006. – Vol.94. – № 6. – P.1224-1232.

119. Elumeeva T. G., Tekeev D. K., Bairamkulova S. U., Onipchenko V. G. Long term natural dynamics of an alpine lichen heath in the Teberda State Biosphere Reserve, Northwestern Caucasus. // Botany. – 2021. – Vol.99. №10. – P.609–618.

120. Eskelinen A. Resident functional composition mediates the impacts of nutrient enrichment and neighbour removal on plant immigration rates // Journal of Ecology. – 2010. – Vol.98. – № 3. – P.540-550.

121. Eskelinen A., Virtanen R. Local and regional processes in low-productive mountain plant communities: the roles of seed and microsite limitation in relation to grazing // Oikos. – 2005. – Vol.110. – № 2. – P.360-368.

122. Falkengren-Grerup U., Schöttelndreier M. Vascular plants as indicators of nitrogen enrichment in soils // Plant Ecology. – 2004. – T.172. – № 1. – C.51-62.

123. Foster B. L., Dickson T. L. Grassland diversity and productivity: the interplay of resource availability and propagule pools //Ecology. – 2004. – Vol.85. – № 6. – P.1541-1547.

124. Fowler N.L. Competition and coexistence in a North Carolina grassland. II. The effects of the experimental removal of species // Journal of Ecology. – 1981. Vol.69 – № 3. – P.843-854.

125. Fowler N.L. The effects of competition and environmental heterogeneity on three coexisting grasses // Journal of Ecology. – 1990. – Vol.78. – P.389-402.

126. Fritch R. A., Sheridan H., Finn J.A., Kirwan L., Ó'Uallacháin D. Methods of enhancing botanical diversity within field margins of intensively managed grassland: a 7-year field experiment // Journal of Applied Ecology. – 2011. – Vol.48. – № 3. – P.551-560.

127. Gerdol R., Anfodillo, T., Gualmini, M., Cannone, N., Bragazza, L., & Brancaleoni, L. Biomass distribution of two subalpine dwarf-shrubs in relation to soil moisture and nutrient content //Journal of Vegetation Science. – 2004. – Vol.15. – № 4. – P.457-464.

128. Giblin A.E., Nadelhoffer K.J., Shaver G.R., Laundre J.A., McKerrow A.J. Biogeochemical diversity along a riverside toposequence in arctic Alaska // Ecological Monographs. – 1991. – Vol. 61. – P.415–435.

129. Gigon, A. Positive Interaktionen in einem alpinen Blumenpolster Ber. d. Reinh.-Tuxen-Ges. Hannover. – 1999. – Vol.11. – P.321–330.

130. Goldberg D.E., Miller T.E. Effects of different resource additions on species diversity in an annual plant community // Ecology. – 1990. –Vol.71. – № 1. – P.213-225.

131. Gonzalez M., Crofts A. L., McLaren J. R. Plant biomass, rather than species composition, determines ecosystem properties: Results from a long-term graminoid removal experiment in a northern Canadian grassland // Journal of Ecology. – 2019. – Vol.107. – № 5. – P.2211-2225.

132. Govindaragulu M., Pfeffer P.E., Jin H.R., Abubaker J., Douds D.D., Allen J.W., Bucking H., Lammers P.J., Shachar-Hill Y. Nitrogen transfer in the arbuscular mycorrhizal symbiosis // Nature. – 2005. – Vol.435. – P.819–823.

133. Graae B.J., Ejrnaes R., Lang S.I., Meineri E., Ibarra P.T., Bruun H.H. Strong microsite control of seedling recruitment in tundra // Oecologia. – 2011. – Vol.166. – № 2. – P.565-576

134. Grabherr G. Produktion und Produktionsstrategien im Krummseggenrasen (Caricetum curvulae) der Silikatalpen und ihre Bedeutung fur die

Bestandesstruktur // Veroff. Osterr. Mass-Programms Osterr. Akad. Wiss. – 1987. – Bd.10. – S.233-241.

135. Grabherr G., Mahr E., Reisigl H. Nettoprimarproduktion und reproduktion in einem Krummseggenrasen (Caricetum curvulae) der Otztaler Alpen, Tirol // Oecologia Plantarum. – 1978. – Bd.13. – № 3. – S.227-252.

136. Grime J.P. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Chichester: John Wiley & Sons. – 2001. – 417 p.

137. Gross K. L., Mittelbach G. G., Reynolds H. L. Grassland invasibility and diversity: responses to nutrients, seed input, and disturbance // Ecology. – 2005. – Vol.86. – № 2. – P.476-486.

138. Gross N. Liancourt, P., Choler, P., Suding, K. N., & Lavorel, S. Strain and vegetation effects on local limiting resources explain the outcomes of biotic interactions // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. – 2010. – Vol.12. – № 1. – P.9-19.

139. Gurevitch J., Unnasch R.S. Experimental removal of a dominant species at two levels of soil fertility // Canadian Journal of Botany. – 2011. –Vol.67. – № 12. – P.3470-3477.

140. Hamback P.A., Ekerholm P. Mechanisms of apparent competition in seasonal environments: an example with vole herbivory // Oikos. – 1997. –Vol.80. – № 2. – P.276-288

141. Havstead, A., Malajczuk N., and T. S. Grove. Underground transfer of nitrogen between pasture plants infected with vesicular arbuscular mycorrhizal fungi // New Phytologist. – 1988. – Vol.108. – P.417–423.

142. Hawkins H.J., Johansen A., George E. Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi // Plant and Soil. – 2000. – Vol.226. – P.275–285.

143. Heer C, Körner C. High elevation pioneer plants are sensitive to mineral nutrient addition // Basic and applied ecology. – 2002. – Vol.3. – № 1. – P.39-47.

144. Henry M., Stevens H., Bunker D.E., Schnitzer S.A., Carson W.P. Establishment limitation reduces species recruitment and species richness as soil resources rise // Journal of Ecology. – 2004. – Vol.92. – № 2. – P.339-347.

145. Hjältén J., Danell K., Lundberg P. Herbivore avoidance by association: vole and hare utilization of woody plants // Oikos. – 1993. – Vol.68. – P.125-131.

146. Hobbie J. E., Hobbie E. A. N-15 in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon fluxrates in Arctic tundra // Ecology. – 2006. –Vol. 87. – № 4. – P. 816–822.

147. Hoelzle T., Jonas J., Paschke M. Twenty-five years of sagebrush steppe plant community development following seed addition // Journal of Applied Ecology. – 2012. – Vol.49. – № 4 – P.911-918.

148. Huber R., Changes in plant species richness in a calcareous grassland following changes in environmental conditions // Folia Geobotanica et Phytotaxonomica. – Praha, 1994. –Vol.29. – № 4. – P.469-482.

149. Iversen C.M., Sloan V.L., Sullivan P.F., Euskirchen E.S., McGuire A.D., Norby R.J., Walker A.P., Warren J.M., Wullschleger S.D. The unseen iceberg: plant roots in arctic tundra // New Phytologist. – 2015. –Vol.205. – № 1. – P.34-58

150. Jacot K.A., Luscher A., Nosberger J., Hartwig U.A. The relative contribution of symbiotic N2 fixation and other nitrogen sources to grassland ecosystems along an altitudinal gradient in the Alps // Plant and Soil. – 2000. – Vol.225. – P.201–211

151. Jacot K.A., Luscher A., Suter M., Nosberger J., Hartwig U.A. Significance of legumes for the distribution of plant species in grassland ecosystems at different altitudes in the Alps // Plant Ecology. – 2005. – Vol.180. – P.1-12

152. Jalonen R., Nygren P., Sierra J. Transfer of nitrogen from a tropical legume tree to an associated fodder grass via root exudation and common mycelial networks // Plant Cell and Environment. – 2009. – Vol.32. – P.1366–1376.

153. Johansen A., Jensen S. Transfer of N and P from intact or decomposing roots of pea to barley interconnected by an arbuscular mycorrhizal fungus // Soil Biology and Biochemistry. – 1996. – Vol.28. – P.73–81.

154. Jonasson S. Plant responses to fertilization and species removal in tundra related to community structure and clonality // Oikos. – 1992. –Vol.63. – № 3. – P.420-429.

155. Kardol P., Fanin N., Wardle D.A. Long-term effects of species loss on community properties across contrasting ecosystems //Nature. – 2018. – Vol.557. – №. 7707. – P.710-713.

156. Karlsson P.S. Leaf longevity in evergreen shrubs: variation within and among European species // Oecologia. – 1992. –Vol.91. – № 3. – P.346-349

157. Keddy, P.A. Competition. / Chapman and Hall, London. – 1989. – 224 p.

158. Kiær L.P., Weisbach A.N., Weiner J. Root and shoot competition: a meta-analysis // Journal of Ecology. – 2013. – Vol.101. – № 5. – P.1298-1312.

159. Kikvidze Z., Khetsuriani L., Kikodze D., Callaway R.M. Facilitation and interference in subalpine meadows of the central Caucasus. // Journal of Vegetation Science. – 2001. – Vol.12. – № 6. – P.833-838.

160. Kikvidze Z., Ohsawa M. Richness of Colchic vegetation: comparison between refugia of south-western and East Asia // BMC ecology. – 2001. – Vol.1. – № 1. – P.1-10.

161. Klanderud K. Species recruitment in alpine plant communities: the role of species interactions and productivity // Journal of Ecology. – 2010. – Vol.98. – № 5. – P.1128-1133.

162. Klanderud K., Totland Ø. The relative role of dispersal and local interactions for alpine plant community diversity under simulated climate warming // Oikos. – 2007. – Vol.116. – № 8. – P.1279-1288.

163. Kolb A., Barsch K. Environmental factors and seed abundance influence seedling emergence of a perennial forest herb // Acta Oecologica. – 2010. – Vol.36. – № 5. – P.507-513.

164. Kopp C., Cleland E. Plant community response to Artemisia rothrockii (sagebrush) encroachment and removal along an arid elevational gradient // Journal of Vegetation Science. – 2018. – Vol.29. – № 5.

165. Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. – 1999.

166. Kraus T.E.C, Dahlgren R.A, Zasoski R.J. Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems — a review // Plant Soil. – 2003. – Vol.256. – P.41-66

167. Kudo G., Suzuki S. Relationships between flowering phenology and fruit-set of dwarf shrubs in alpine fellfields in northern Japan: a comparison with a subarctic heathland in northern Sweden // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. – 2002. –Vol.34. – № 2. – P.185-190

168. Lavorel S., Grigulis K. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services // Journal of Ecology. – 2012. – Vol.100. – № 1. – P.128-140.

169. Ledgard S. F., Steele K.W. Biological nitrogen fixation in mixed legume/grass pastures // Biological nitrogen fixation for sustainable agriculture. – 1992. – P.137-153.

170. Leigh J., Hodge A., Fitter A. H. Arbuscular mycorrhizal fungi can transfer substantial amounts of nitrogen to their host plant from organic material // New Phytologist. – 2009. – Vol.181. – № 1. – P.199–207.

171. Lepš J. Scale-and time-dependent effects of fertilization, mowing and dominant removal on a grassland community during a 15-year experiment // Journal of Applied Ecology. – 2014. – Vol.51. – № 4. – P.978-987.

172. Lipson D.A., Schmidt S.K., Monson R.K. Links between microbial population dynamics and nitrogen availability in an alpine ecosystem // Ecology. – 1999. – Vol. 80. – P.1623–1631.

173. Loehle C., Jones R.H. Adaptive significance of root grafting in trees // Functional Ecology. – 1990. – Vol.4. – № 2. – P.268-271.

174. Lyu S., Liu X., Venail P., Zhou S. Functional dissimilarity, not phylogenetic relatedness, determines interspecific interactions among plants in the Tibetan alpine meadows // Oikos. – 2017. – Vol.126. – № 3. – P.381-388.

175. MacArthur R. H. Geographical ecology: patterns in the distribution of species. N. Y. et al.: Harper and Row. – 1972. – 269 p.

176. Maron J., Marler M. Field-based competitive impacts between invaders and natives at varying resource supply // Journal of Ecology. – 2008. – Vol.96. – P.1187–1197.

177. McKane R.B., Johnson L.C., Shaver G.R. Nadelhoffer K.J., Rastetter E.B., Fry B., Giblin A.E., Kielland K., Kwiatkowski B.L., Laundre J.A., Murray G. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra // Nature. – 2002. – Vol.415. – P.68–71.

178. McLaren J. R., Turkington R. Ecosystem properties determined by plant functional group identity // Journal of Ecology. – 2010. – Vol.98. – № 2. – P.459-469.

179. McLellan A.J., Fitter A.H., Law R. On decaying roots, mycorrhizal colonization and the design of removal experiments // Journal of Ecology. – 1995. – Vol.83. – № 2. – P.225-230.

180. Michalet R., Chen S.Y., An L.Z., Wang X.T., Wang Y.X., Guo P., Xiao S. Communities: are they groups of hidden interactions? // Journal of Vegetation Science. – 2015. – Vol.26. – № 2. – P.207-218.

181. Michalet R. Schöb C., Lortie C.J., Brooker R.W., Callaway R.M. Partitioning net interactions among plants along altitudinal gradients to study community responses to climate change // Functional Ecology. – 2014. – Vol.28. – № 1. – P.75-86.

182. Michelsen A., Quarmby C., Sleep D., Jonasson S. Vascular plant 15N natural abundance in heath and forest tundra ecosystems is closely correlated with presence and type of mycorrhizal fungi in roots // Oecologia. – 1998. – Vol.115. – № 3. – P.406-418.

183. Michelsen A., Schmidt I. K., Jonasson S., Quarmby C., Sleep D. Leaf 15N abundance of subarctic plants provides field evidence that ericoid, ectomycorrhizal and non- and arbuscular mycorrhizal species access different sources of soil nitrogen // Oecologia. – 1996. – Vol.105. – № 1. – P.53–63.

184. Miller A.E., Bowman W.D. Variation in nitrogen-15 natural abundance and nitrogen uptake traits among co-occurring alpine species: do species partition by nitrogen form? // Oecologia. – 2002. – V. 130. – P. 609-616.

185. Miller G.R., Cummins R.P. Soil seed banks of woodland, heathland, grassland, mire and montane communities, Cairngorm Mountains, Scotland // Plant Ecology. – 2003. –Vol.168. – № 2. – P.255-266

186. Moen J. Diffuse competition: a diffuse concept // Oikos. – 1989. –Vol.54. – P.260-263.

187. 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. – № 4. – P.322-329.

188. Moles A. T., Westoby M. Seed addition experiments are more likely to increase recruitment in larger-seeded species // Oikos. – 2002. – Vol.99. – № 2. – P.241-248.

189. Montesinos-Navarro A., Verdu M., Querejeta J.I., Sortibran L., Valiente-Banuet A. Soil fungi promote nitrogen transfer among plants involved in~long-lasting facilitative interactions // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. – 2016. – Vol.18. – № 1. – P.45-51.

190. Morris W.F., Wood D.M. The role of lupine in succession on Mount St. Helens: facilitation or inhibition // Ecology. – 1989. – Vol.70. – P.697–703.

191. Moyer-Henry K. A., Burton J. W., Israel D. W., Rufty T. W. Nitrogen transfer between plants: A15N natural abundance study with crop and weed species // Plant and Soil. – 2006. –Vol.282. – № 1–2. – P.7–20.

192. Munson S. M., Lauenroth W. K. Plant population and community responses to removal of dominant species in the shortgrass steppe // Journal of Vegetation Science. – 2009. – Vol.20. – № 2. – P.224-232.

193. Munzbergova Z., Ward D. Acacia trees as keystone species in Negev desert ecosystems //Journal of Vegetation Science. – 2002. – Т. 3. – № 2. – P.227-236.

194. Myers J.A., Harms K.E. Local immigration, competition from dominant guilds, and the ecological assembly of high-diversity pine savannas // Ecology. – 2009. – Vol.90. – № 10. – P.2745-2754.

195. Myers J. A., Harms K. E. Seed arrival and ecological filters interact to assemble high-diversity plant communities // Ecology. – 2011. – Vol.92. – № 3. – P.676-686.

196. Myers J.A., Harms K.E. Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis // Ecology letters. – 2009. – Vol.12. – № 11. – P.1250-1260.

197. Nakhutsrishvili G., Gagnidze R.I. Die subnivale und nivale Hochgebirgsvegetation des Kaukasus // Phytocoenosis. – 1999. – Vol.11. – № 2. – P.173-183.

198. Newman E. I., Rovira A. D. Allelopathy among some British grassland species // The Journal of ecology. – 1975. – P.727-737.

199. Northup R.R., Yu Z., Dahlgren R.A., Vogt K.A. Polyphenol control of nitrogen release from pinelitter // Nature. – 1995. – Vol.377. – P.227–229.

200. Nystuen K.O., Sundsdal K., Opedal Ø.H., Holien H., Strimbeck G.R., Graae B.J. Lichens facilitate seedling recruitment in alpine heath // Journal of Vegetation Science. – 2019. – Vol.30. – № 5. – P.868-880.

201. Olofsson J. Influence of herbivory and abiotic factors on the distribution of tall forbs along a productivity gradient: a transplantation experiment // Oikos. – 2001. – Vol.94. – № 2. – P.351-357.

202. Olofsson J., Moen J., Oksanen L. Effects of herbivory on competition intensity in two arctic-alpine tundra communities with different productivity // Oikos. – 2002. – Т.96. – № 2. – P.265-272.

203. Olofsson J., Shams H. Determinants of plant species richness in an alpine meadow // Journal of Ecology. – 2007. – Vol.95. – № 5. – P.916-925.

204. Olofsson J., Stark S., Oksanen L. Reindeer influence on ecosystem processes in the tundra // Oikos. – 2004. – Vol.105. –№ 2. – P.386-396.

205. Olofsson J., Torp M., Witzell J., Baxter R. The effect of snow on plant chemistry and invertebrate herbivory: experimental manipulations along a natural snow gradient // Ecosystems. – 2010. – Vol.13. – № 5. – P.741-751.

206. Olsen S. L., Klanderud K. Biotic interactions limit species richness in an alpine plant community, especially under experimental warming // Oikos. – 2014. – Vol.123. – № 1. – P.71-78.

207. Onipchenko V.G., Blinnikov M.S., Gerasimova M.A., Volkova E.V., Cornelissen J.H.C. Experimental comparison of competition and facilitation in alpine communities varying in productivity // Journal of Vegetation Science. – 2009. –Vol.20. – № 4. – P.718–727.

208. Onipchenko V.G., Semenova G. Comparative analysis of the floristic richness of alpine communities in the Caucasus and the Central Alps // Journal of Vegetation Science. – 2009. – Vol.6. – P.299-304.

209. Onipchenko V.G. Alpine Ecosystems in the Northwest Caucasus. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. – 2004. – 407 p.

210. Onipchenko V.G. Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. Zürich: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel. – 2002. – 168 p.

211. 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 Rübel, in Zürich. Onipchenko V.G., Blinnikov M.S. (eds.). Zürich, 1994a, P.6–22.

212. Onipchenko V.G. The spatial structure of the alpine lichen heath (ALH): hypothesis and experiments // Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus / Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, in Zürich. Onipchenko V.G., Blinnikov M.S. (eds.). Zürich, 1994б. P.100–111.

213. Onipchenko V.G., Blinnikov M.S., Aksenova A.A. Experimental evaluation of shading effects in seasonal dynamics of four alpine communities in Northwestern Caucasus, Russia // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. – 2001. – T.33. – № 3. – P.330-339.

214. Onipchenko V.G., Golikov K.A. Microscale revegetation of alpine lichen heath after wild boar digging: fifteen years of observations on permanent plots // Oecologia Montana. – 1996. – Vol.5. – № 1. – P.35-39.

215. Orwin K.H., Kirschbaum M.U.F., St John M.G., Dickie I.A. Organic nutrient uptake by mycorrhizal fungi enhances ecosystem carbon storage: a model-based assessment // Ecology. – 2011 – Vol.114 – № 14, – P.493–502.

216. Paavolainen L., Kitunen V., Smolander A. Inhibition of nitrification in forest soil by monoterpenes // Plant and Soil. – 1998. –Vol.205. – № 2. – P.147–154.

217. Pan Q., Tian D., Naeem S., Auerswald K., Elser J.J., Bai Y., Han X. Effects of functional diversity loss on ecosystem functions are influenced by compensation // Ecology. – 2016. – Vol.97. – № 9. – P.2293-2302.

218. Partzsch M., Faulhaber M., Meier T. The effect of the dominant grass Festuca rupicola on the establishment of rare forbs in semi-dry grasslands // Folia Geobotanica. – 2018. – Vol.53. – P.103-113.

219. Pensa M., Karu H., Luud A., Kund K. Within-species correlations in leaf traits of three boreal plant species along a latitudinal gradient // Plant Ecology. – 2010. –Vol.208. – № 1. –P.155-166

220. Pinto S.M., Pearson D.E., Maron J.L. Seed dispersal is more limiting to native grassland diversity than competition or seed predation // Journal of Ecology. – 2014. – Vol.102. – № 5. – P.1258-1265.

221. Pokarzhevskaya G.V. Morphological analysis of alpine communities // Species coexistence in temperate grasslands // Folia geobotanica et Phytotaxonomia. – 1995. –Vol.30. – № 2. – P.197–210.

222. Poulsen J.R., Osenberg C.W., Clark C.J., Levey D.J., Bolker B.M. Plants as reef fish: fitting the functional form of seedling recruitment // American Naturalist. – 2007. – Vol.170. – № 2. P.167-183.

223. Power S.C., Cramer M.D., Verboom G.A., Chimphango S.B.M. Does phosphate acquisition constrain legume persistence in the fynbos of the Cape Floristic Region? // Plant and Soil. – 2010. – Vol.334. – № 1. – P.33-46.

224. 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. – № 2. – P.315-327.

225. Primack R. Finding the Pot of Gold // Conservation Biology. – 1996. – Vol.10. – P.690-691.

226. Pumpel B. Bestandesstruktur, Phytomassevorrat und Produktion verschiedener Pflanzengesellschaften im Glocknergebiet // Ibid. – 1977. – S.83-101.

227. Raunkiaer C. Statistical researches on plant formations // Life forms of plants and statistical plant geography. Raunkiaer C. (ed.). Oxford: Clarendon Press. – 1934. – P.379-424.

228. Saarinen T., Rasmus S., Lundell R., Kauppinen O.-K., Hänninen H. Photosynthetic and phenological responses of dwarf shrubs to the depth and properties of snow // Oikos. – 2016. – Vol.125. – № 3. – P. 364-373

229. Sammul M., Kull K., Oksanen L., Veromann P. Competition intensity and its importance: results of field experiments with Anthoxanthum odoratum // Oecologia. – 2000. – Vol.125. – P.18–25.

230. Semenova G.V. Soil seed banks // Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus (ed. Onipchenko V.G.). Dordrecht e. a.: Kluwer Academic Publishers. – 2004. – P.194–212.

231. Semenova G.V., Onipchenko V.G. Soil seed banks // Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus / Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel,

in Zürich. Onipchenko V.G., Blinnikov M.S.(eds.). – Zürich, 1994. – P.69–82.

232. Shetekauri Sh. Spatial distribution characteristics of glacial relief flora of the high mountains of the Caucasus // Feddes Repertorium. – 1998. –Vol.109. – № 5-6. – P.465-472

233. Shevtsova A., Ojala A., Neuvonen S., Vieno M., Haukioja E. Growth and reproduction of dwarf shrubs in a subarctic plant community: annual variation and above-ground interactions with neighbours // Journal of Ecology. – 1995. – Vol.83. – №2. – P.263-275.

234. Shmida A., Ellner S. Coexistence of plant species with similar niches // Vegetatio. – 1984. –Vol.58. – № 1. – P.29-55.

235. Soudzilovskaia N.A., Aksenova A.A., Makarov M.I., Onipchenko V.G., Logvinenko O.A., ter Braak C.J., Cornelissen J.H. Legumes affect alpine tundra community composition via multiple biotic interactions // Ecosphere. – 2012. – Vol.3. – № 4. – P.1-15.

236. Stenstrom M., Bergman P. Bumblebees at an alpine site in northern Sweden: temporal development, population size, and plant utilization // Ecography. – 1998. –Vol.21. – № 3. – P.306-316

237. Su F., Wei Y., Wang F., Guo J., Zhang J., Wang Y., Hu S. Sensitivity of plant species to warming and altered precipitation dominates the community productivity in a semiarid grassland on the Loess Plateau // Ecology and evolution. – 2019. – Vol.9. – № 13. – P.7628-7638.

238. Thomas B.D., Bowman W.D. Influence of N2-fixing Trifolium on plant species composition and biomass production in alpine tundra // Oecologia. – 1998. –Vol.115. – № 1. – P.26-31.

239. Tilman D. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2004. – Vol.101. – № 30. – P.10854-61.

240. Totland O., Grytnes J.A., Heegaard E. Willow canopies and plant community structure along an alpine environmental gradient // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. – 2004. – Vol.36. – № 4. – P.428-435

241. Valdés A., García D. Recruitment limitations in Primula vulgaris in a fragmented landscape // Basic and applied ecology. – 2013. – Vol.14. – № 7. – P.565-573.

242. Van Andel J. Intraspecific variability in the context of ecological restoration projects // Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics. – 1998. – Vol.1. – № 2. – P.221-237.

243. Vare H., Vestberg M., Ohtonen R. Shifts in mycorrhiza and microbial activity along an oroarctic altitudinal gradient in Northern Fennoscandia // Arctic and Alpine Research. – 1997. –Vol.29. – № 1. – P.93-104

244. Vitousek P.M., Howarth R.W. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? // Biogeochemistry. – 1991. – Vol.13. – № 2. – P.87-115.

245. Vitousek P.M., Cassman K., Cleveland C., Crews T., Field C.B., Grimm N.B., Howarth R.W., Marino R., Martinelli L., Rastetter E.B., Sprent J.I. Towards an ecological understanding of biological nitrogen fixation // Biogeochemistry. – 2002. – Vol.57. – P.1–45

246. Walker L. R., Vitousek P. M. An invader alters germination and growth of native dominant tree in Hawai'i // Ecology. – 1991. – T.72. – № 4. – P.1449-1455.

247. Walker D., Halfpenny J., Walker M., and Wessman C. Long-term studies of snow-vegetation interactions // Bio-Science – 1993 – T.43 – P.287-301

248. Webber P. J., V. Kamarkova V. An alpine vegetation map of Niwot Ridge, Colorado // Arctic and Alpine Research. – 1978 – T.10 – P.1-29.

249. Welling P., Tolvanen A., Laine K. The alpine soil seed bank in relation to field seedlings and standing vegetation in subarctic Finland // Arctic, Antarctic, and Alpine Research. – 2004. – Vol.36. – № 2. – P.229-238

250. Wheeler J.A., Schnider F., Sedlacek J., Cortés A.J., Wipf S., Hoch G., Rixen C. With a little help from my friends: community facilitation increases

performance in the dwarf shrub Salix herbacea // Basic and Applied Ecology. – 2015. – Vol.16. – № 3. – P.202-209.

251. Willems J.H., Peet R.K, Bik L. Changes in chalk-grassland structure and species richness resulting from selective nutrient additions // Journal of Vegetation Science. – 1993. –Vol.4. – № 2. – P.203-212

252. Yano Y., Shaver G.R., Giblin A.E., Rastetter E.B. Depleted 15N in hydrolysable-N of arctic soils and its implication for mycorrhizal fungi-plant interaction // Biogeochemistry. – 2010. –Vol.97. – № 2-3. –P.183-194

253. Zahran H.H. Rhizobium-legume symbiosis and nitrogen fixation under severe conditions and in an arid climate // Microbiology and molecular biology reviews. – 1999. – Vol.63. – № 4. – P.968-989.

254. Zamin T.J., Grogan P. Caribou exclusion during a population low increases deciduous and evergreen shrub species biomass and nitrogen pools in low A rctic tundra // Journal of Ecology. – 2013. – Vol.101. – № 3. – P671-683.

255. Zeiter M., Stampfli A., Newbery D.M. Recruitment limitation constrains local species richness and productivity in dry grassland // Ecology. – 2006. – Vol.87. – № 4. – P.942-951.

256. Zobel K., Zobel M., Rosen E. An experimental test of diversity maintenance mechanisms, by a species~removal experiment in a species-rich wooded meadow // Folia Geobotanica et Phytotaxonomica. – 1994. – Vol.29. – № 4. – P.449-457.

Приложение

Таблица 1. Динамика численности побегов на контроле и при удалении доминантов (площадь учета 0,625 м^2).

Год наблюдений	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95
Контроль													
Anemone speciosa	27	26	31	29	24	35	33	40	36	35	33	26	41
Antennaria dioica	313	235	271	271	320	288	247	330	250	250	292	295	283
Campanula tridentata	266	337	320	363	222	441	313	281	398	344	305	348	313
Carex spp.	340	405	322	319	347	401	243	398	477	589	431	378	290
Carum caucasicum	62	110	90	83	65	92	89	82	121	119	90	102	153
Euphrasia ossica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eritrichium caucasicum	43	51	46	59	39	75	68	79	81	99	65	86	82
Festuca ovina (x 10)	121	159	69	87	133	119	65	119	131	169	155	132	130
Gentiana pyrenaica	85	122	99	115	136	248	263	167	194	251	209	288	220
Helictotrichon versicolor	185	186	126	149	142	192	151	128	217	219	175	157	140
Luzula spicata	40	41	23	33	25	29	23	22	23	36	22	22	12
Minuartia circassica	19	24	23	21	28	26	28	26	28	34	33	38	43
Trifolium polyphyllum	143	145	117	135	127	129	105	119	129	110	121	113	122
Vaccinium vitis-idaea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Удаление *Antennaria dioica*													
Anemone speciosa	24	38	28	35	28	37	32	48	39	32	26	40	32
Antennaria dioica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Campanula tridentata	142	187	100	117	91	111	115	119	122	92	67	124	92
Carex spp.	218	276	244	274	231	227	196	243	271	291	207	236	191
Carum caucasicum	51	44	24	34	26	49	43	44	50	35	30	64	32
Euphrasia ossica	81	41	58	73	63	68	66	68	42	30	26	41	22
Eritrichium caucasicum	28	26	27	28	32	31	55	55	58	47	33	41	21
Festuca ovina (x 10)	65	69	60	61	33	42	40	72	68	94	75	69	73
Gentiana pyrenaica	76	106	113	123	154	116	165	116	145	116	106	161	121
Helictotrichon versicolor	74	90	80	79	58	69	72	86	96	88	79	107	93
Luzula spicata	13	23	16	13	7	6	16	17	24	13	6	7	1
Minuartia circassica	202	154	205	172	170	134	146	128	154	152	168	248	217
Trifolium polyphyllum	40	43	45	44	53	32	44	39	38	47	38	51	40
Vaccinium vitis-idaea	330	334	322	462	458	414	395	571	529	718	909	704	575

Продолжение таблицы 1.

Год наблюдений	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95
Удаление *Anemone speciosa*													
Anemone speciosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Antennaria dioica	132	124	139	139	153	140	143	141	156	172	194	170	163
Campanula tridentata	75	83	55	62	79	81	90	77	63	58	51	76	59
Carex spp.	330	372	374	352	340	309	316	380	336	320	303	281	222
Carum caucasicum	40	36	24	35	31	35	37	51	46	46	37	73	48
Euphrasia ossica	20	8	31	44	40	20	8	31	44	40	23	98	88
Eritrichium caucasicum	25	16	16	10	20	15	22	22	26	20	10	26	9
Festuca ovina (x 10)	57	65	56	63	52	59	64	76	69	78	80	75	69
Gentiana pyrenaica	106	101	117	83	92	63	95	61	66	59	66	48	17
Helictotrichon versicolor	66	62	51	58	49	46	59	65	56	60	53	61	53
Luzula spicata	8	14	7	11	5	10	11	15	12	17	7	14	8
Minuartia circassica	94	93	91	58	97	60	83	74	73	63	74	106	83
Trifolium polyphyllum	38	46	49	45	40	48	43	39	44	27	47	45	35
Vaccinium vitis-idaea	424	383	406	452	666	550	597	947	726	764	1240	896	660
Удаление *Carex spp.*													
Anemone speciosa	36	48	37	37	46	47	45	52	53	33	30	39	34
Antennaria dioica	174	163	165	145	163	138	128	125	128	166	140	146	126
Campanula tridentata	174	170	110	117	124	124	154	159	170	148	95	177	124
Carex spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carum caucasicum	32	28	13	25	22	25	31	29	31	23	18	33	23
Euphrasia ossica	151	84	52	61	82	66	43	42	22	19	29	57	42
Eritrichium caucasicum	31	26	22	18	44	26	53	63	66	76	84	70	28
Festuca ovina (x 10)	44	47	48	55	42	42	51	88	80	103	71	65	81
Gentiana pyrenaica	134	132	128	130	125	82	93	68	74	57	36	67	49
Helictotrichon versicolor	68	65	61	72	56	57	60	103	130	141	111	146	134
Luzula spicata	15	19	17	19	15	11	16	22	21	18	8	3	0
Minuartia circassica	231	235	337	281	310	196	308	292	305	302	359	518	410
Trifolium polyphyllum	105	125	106	114	112	97	120	103	116	114	109	137	103
Vaccinium vitis-idaea	134	157	168	242	250	293	255	337	347	350	480	515	439

Окончание таблицы 1.

Год наблюдений	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95
Удаление *Festuca ovina*													
Anemone speciosa	35	46	35	39	42	45	36	49	43	35	39	34	44
Antennaria dioica	122	131	121	110	132	110	108	122	112	129	169	182	169
Campanula tridentata	113	104	59	64	111	78	115	112	109	94	87	163	107
Carex spp.	342	434	452	427	391	360	324	504	538	519	437	454	244
Carum caucasicum	52	40	29	32	41	41	46	56	49	40	43	81	25
Euphrasia ossica	57	42	50	111	103	92	119	81	39	30	47	103	43
Eritrichium caucasicum	20	15	17	11	14	11	28	24	22	23	25	56	16
Festuca ovina (x 10)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gentiana pyrenaica	41	55	62	47	68	41	63	60	71	64	66	127	98
Helictotrichon versicolor	31	38	37	33	31	28	43	43	40	51	44	72	49
Luzula spicata	18	18	25	27	26	23	29	47	37	36	25	42	6
Minuartia circassica	20	34	43	41	40	30	55	53	47	42	55	96	96
Trifolium polyphyllum	9	11	9	11	5	9	9	7	9	7	4	15	10
Vaccinium vitis-idaea	209	248	231	236	297	283	289	437	408	575	737	737	589
Удаление *Trifolium polyphyllum*													
Anemone speciosa	33	43	31	37	43	53	42	48	46	32	31	42	39
Antennaria dioica	79	77	67	71	73	68	66	86	99	114	105	142	103
Campanula tridentata	90	94	61	70	78	78	73	73	93	78	51	112	78
Carex spp.	300	355	311	332	314	305	280	384	411	373	327	414	365
Carum caucasicum	52	45	19	43	44	43	48	58	51	46	30	60	42
Euphrasia ossica	137	68	45	114	75	72	113	91	34	52	37	39	37
Eritrichium caucasicum	11	11	5	5	8	5	7	7	6	6	3	8	6
Festuca ovina (x 10)	41	49	42	45	37	43	42	71	74	97	74	75	66
Gentiana pyrenaica	78	112	107	118	123	77	125	66	72	67	55	102	43
Helictotrichon versicolor	50	84	69	66	80	54	76	98	101	98	86	130	100
Luzula spicata	6	6	6	6	7	3	7	7	8	7	2	6	3
Minuartia circassica	40	22	27	22	22	9	30	10	9	0	7	14	17
Trifolium polyphyllum	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Vaccinium vitis-idaea	222	204	188	225	310	287	320	405	352	470	671	414	293

Таблица 2. Биомасса отдельных видов (г/м^2) на альпийских лишайниковых пустошах, на участках с *Oxytropis kubanensis* (АС), с *Trifolium polyphyllum* (КМ) и без этих видов (К), где n – повторность, t – среднее и m_t – ее ошибка. Значимые отличия от контрольных значений выделены жирным шрифтом.

	АС (n=19)		КМ (n=20)		К (n=27)	
	t	m_t	t	m_t	t	m_t
Alchemilla caucasica Buser	4,559	1,313	**0,404**	0,404	3,296	1,157
Androsace albana Stev.	0	0	1,527	1,527	0	0
Anemone speciosa Adams ex G.Pritz.	17,94	6,475	8,181	2,153	14,5	2,492
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	**1,586**	0,415	**4,245**	1,488	25,22	3,16
Anthemis cretica L.	0	0	0	0	0,848	0,509
Anthemis marschalliana Willd.	0,399	0,255	0,391	0,391	0,287	0,128
Arenaria lychnidea Bieb.	2,404	1,082	**0,651**	0,529	3,086	1,685
Aster alpinus L.	1,21	1,003	0,53	0,402	0	0
Bromopsis variegata (Bieb.) Holub	0,353	0,244	0	0	0,136	0,136
Campanula collina Bieb.	0,722	0,549	0,572	0,572	0,493	0,287
Campanula tridentata Schreb.	**5,442**	2,455	**3,762**	1,278	14,9	3,123
Carex umbrosa Host, Carex sempervirens Vill.	**25,36**	7,41	14,68	3,303	14,37	4,371
Carum caucasicum (Bieb.)Boiss.	3,099	1,044	2,197	1,448	0,981	0,362
Cerastium purpurascens Adams	0	0	0	0	0,012	0,012
Erigeron alpinus L.	0,059	0,05	0,201	0,111	0,278	0,131
Eritrichium caucasicum (Albov) Grossh.	1,104	0,476	0,833	0,265	0,692	0,287
Euphrasia ossica Juz.	0,005	0,005	0	0	0,002	0,002
Festuca ovina L.	15,35	1,938	12,42	2,401	13,84	2,939
Fritillaria collina Mill.	0,477	0,326	0,101	0,091	0,011	0,011
Gentiana biebersteinii Bunge	0,005	0,005	0,022	0,013	1,158	1,081
Gentiana pyrenaica L.	0,194	0,127	1,134	1,055	1,129	0,49
Gentiana verna L.	0,34	0,3	0	0	0,775	0,606
Gnaphalium supinum L.	0	0	0	0	0,019	0,019
Helictotrichon versicolor (Vill.)Pilger	5,798	1,392	5,593	1,773	3,891	0,92
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	0,009	0,009	0	0	0	0
Luzula spicata (L.) DC.	0,364	0,295	0,113	0,084	0,227	0,178
Minuartia circassica (Albov) Woronow	**0,222**	0,176	**0,089**	0,089	1,668	0,636
Pedicularis comosa L.	0,103	0,064	0,237	0,237	0,336	0,191
Plantago atrata Hoppe	2,375	1,341	0,007	0,007	3,816	1,735
Polygonum bistorta L.	0	0	0,016	0,016	0	0
Potentilla gelida C.A.Mey.	**5,86**	1,95	1,447	0,631	1,083	0,438
Primula algida Adam	0	0	0	0	0,226	0,161
Ranunculus oreophilus Bieb.	0,003	0,003	0,005	0,005	0	0
Scabiosa caucasica Bieb.	0,23	0,23	0	0	0	0
Scorzonera cana (C.A.Mey.) O.Hoffm.	0,384	0,287	0,749	0,543	2,155	0,973
Taraxacum porphyranthum Boiss.	0,355	0,343	0	0	0,157	0,109
Vaccinium vitis-idaea L.	**27,0**	4,533	20,3	4,283	11,88	3,401
Veronica gentianoides Vahl.	0,31	0,262	0,641	0,398	0,183	0,11

Таблица 3. Масса групп видов и отдельных видов на двух участках: с *Vaccinium vitis-idaea* (*Vaccinium*) и без нее (Контроль). Среднее г/м^2 и ее ошибка.

	Vaccinium		Контроль		П
	ср	ош.ср	ср	ош.ср	
Ветошь	150,0	14,8	154,9	9,4	
Мхи	3,5	2,0	0,7	0,4	**
Лишайники	255,3	25,6	266,4	23,9	
Разнотравье	82,2	7,7	93,9	8,3	
Бобовые	11,2	3,0	27,9	6,4	***
Граминоиды	30,5	3,3	51,3	4,9	***
Злаки	25,4	3,0	40,8	3,9	***
Agrostis vinealis Schreb.	0,06	0,06	0,10	0,07	
Alchemilla caucasica Buser	1,43	0,67	5,23	2,16	
Alchemilla vulgaris L.	0	0	0,20	0,16	
Anemone speciosa Adam ex G.Pritz.	7,17	1,61	10,06	2,31	
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	14,16	3,37	13,50	2,52	
Anthemis cretica L.	1,73	0,98	0,14	0,12	
Anthemis marschalliana Willd.	0,70	0,28	0,50	0,25	
Anthoxanthum odoratum L.	1,53	0,87	0,68	0,29	
Anthyllis vulneraria L.	2,97	0,97	3,18	1,43	
Arenaria lychnidea Bieb.	4,71	1,78	3,45	1,50	
Aster alpinus L.	0,04	0,02	0,52	0,27	
Bromopsis variegata (Bieb.) Holub	4,95	1,47	9,96	2,50	
Campanula collina Bieb.	0,79	0,43	1,25	0,40	
Campanula tridentata Schreb.	18,78	2,60	18,79	3,14	
Carex umbrosa Host, *Carex sempervirens* Vill., *Carex pyrenaica* Wahlenb.	5,02	1,18	10,47	1,99	***
Carum caucasicum (Bieb.)Boiss.	5,36	1,66	4,29	1,25	
Coeloglossum viride (L.) C.Hartm.	0	0	0,02	0,02	
Deschampsia flexuosa (L.) Trin.	0,30	0,22	0	0	
Erigeron alpinus L.	0,05	0,05	0,59	0,31	*
Eritrichium caucasicum (Albov) Grossh.	1,27	0,54	4,62	1,11	***
Euphrasia ossica Juz.	0,96	0,24	0,78	0,16	
Festuca ovina L.	11,72	1,83	15,81	2,14	***
Fritillaria lutea Mill.	0	0	0,08	0,08	
Gagea fistulosa (Ram. ex Lam. et DC.) Ker-Gawl.	0	0	0,05	0,05	
Gentiana aquatica L.	0,05	0,02	0,02	0,01	
Gentiana biebersteinii Bunge	0,13	0,06	0,20	0,14	
Gentiana pyrenaica L.	11,44	2,09	11,63	2,90	
Gentiana septemfida Pall.	0,21	0,17	0,96	0,57	
Gentiana verna L.	0,03	0,02	0,52	0,36	
Helictotrichon versicolor (Vill) Pilger	6,87	1,55	14,27	2,84	***

Продолжение таблицы 3.

Lloydia serotina (L.) Reichenb.	0,14	0,10	0,70	0,22	
Luzula spicata (L.) DC.	0,43	0,23	0,73	0,32	
Minuartia circassica (Albov) Woronow	2,22	1,04	1,19	0,53	
Minuartia recurva (All.)Schinz et Thellung	0,13	0,06	0,79	0,59	
Oxytropis kubanensis Leskov	2,82	1,27	13,62	4,53	**
Pedicularis comosa L.	0,46	0,18	0,86	0,28	
Plantago atrata Hoppe	2,55	1,12	3,73	1,39	
Polygonum bistorta L.	0,05	0,04	0,11	0,11	
Potentilla gelida C.A.Mey.	1,13	0,59	0,55	0,32	
Primula algida Adam	0,09	0,07	0,45	0,29	
*Primula ruprecht*ii Kusn.	0	0	0,02	0,02	
Ranunculus oreophilus Bieb.	0,09	0,06	0,36	0,16	
Scabiosa caucasica Bieb.	4,66	2,88	4,38	4,29	
Scorzonera cana (C.A.Mey.) O.Hoffm.	0,53	0,44	0,61	0,30	
Seseli alpinum Bieb.	0,02	0,02	0,01	0,01	
Sibbaldia procumbens L.	0	0	0,003	0,003	
Taraxacum stevenii DC.	0,18	0,17	0,83	0,72	
*Trifolium polyphyll*um C.A.Mey.	5,36	1,79	11,11	3,62	*
Vaccinium vitis-idaea L.	81,59	14,75	0	0	
Veronica gentianoides Vahl.	0,53	0,25	1,14	0,59	
Сосудистые растения	205,4		173,1		