

УДК 574.34

## ЛИМИТИРУЮТ ЛИ ПОЧВЕННЫЕ РЕСУРСЫ СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ АЛЬПИЙСКИХ РАСТЕНИЙ?

© 2025 г. Ю. В. Софронов<sup>1, 2, \*</sup>, Д. М. Хомяков<sup>1</sup>, Т. Г. Елумеева<sup>1</sup>, В. А. Маханцева<sup>3</sup>,  
А. А. Ахметжанова<sup>1</sup>, В. Г. Онипченко<sup>1, 4, 5</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,  
кафедра экологии и географии растений

Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

<sup>2</sup>Институт физики атмосферы им. А.М. Обухова РАН, Лаборатория математической экологии  
Пыжевский пер., 3, Москва, 119017 Россия

<sup>3</sup>Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН  
ул. Институтская, 2, корп. 2, Пущино, Московская обл., 142290 Россия

<sup>4</sup>Тебердинский национальный парк

пер. Бадукский, 1, Теберда, Карачаево-Черкесская Республика, 369210 Россия

<sup>5</sup>Карачаево-Черкесский государственный университет им. У.Д. Алиева  
ул. Ленина, 29, Карачаевск, 369202 Россия

\*E-mail: sofronovyuriy163@gmail.com

Поступила в редакцию 20.12.2024 г.

После доработки 17.02.2025 г.

Принята к печати 17.03.2025 г.

Элементы минерального питания (ЭМП) часто рассматриваются как важные факторы, лимитирующие приспособленность видов растений через их семенную продукцию. Однако многочисленные эксперименты по влиянию обогащения почвы отдельными ресурсами на семенное размножение растений дают противоречивые результаты и обычно непродолжительны. В настоящей работе мы поставили цель изучить реакцию генеративной сферы (численность генеративных побегов, ЧГП) альпийских растений на долговременное (26 лет) внесение ЭМП и оценить применимость принципа Либиха к природному растительному сообществу. В эксперименте снимали потенциальное лимитирование продукции генеративных побегов отдельными почвенными ресурсами (азот, фосфор, кальций, вода) и их комбинацией на примере альпийской лишайниковой пустоши (АЛП) на Северо-Западном Кавказе. Недостаток ЭМП не лимитировал семенное размножение растений АЛП в целом: сумма генеративных побегов всех видов в ходе эксперимента не увеличивалась, а при внесении фосфора и поливе – уменьшалась. Длительное внесение азота, фосфора и обоих элементов снижало разнообразие видов, образующих генеративные побеги на АЛП. Кальций – единственный из всех изученных ЭМП, вызвавший только увеличение ЧГП отдельных видов за все время проведения эксперимента и спровоцировавший общее увеличение ЧГП за краткосрочный период. Реакция отдельных видов была индивидуальная. ЧГП *Trifolium polyphyllum* (неазотфикссирующее бобовое растение) увеличилась на варианте с внесением азота, что противоречит типичной реакции бобовых растений на азотные удобрения. Реакция около половины видов АЛП подчиняется правилу Либиха (положительная реакция только на один из раздельно вносимых ЭМП); в то время как остальные виды не показали положительного отклика при внесении отдельных ЭМП, что говорит о том, что их ЧГП не лимитируется изученными ресурсами. Только один вид, *Carex umbrosa*, положительно реагировал на внесение как азота, так и фосфора.

DOI: 10.31857/S0044459625020027, EDN: AITAXX

Биологическая приспособленность определяется как вклад родительского генетического материала в следующее поколение (Fisher, 1930). Анализируя влияние изменения доступности элементов минерального питания (ЭМП) на развитие растений в естественных растительных сообществах, чаще всего рассматривают прирост биомассы и изменение функциональных признаков видов, косвенно связанных с приспособленностью растений (Yang et al., 2011; Onipchenko et al., 2012). Однако реакция параметров семенного размножения (числа генеративных побегов (ЧГП), семенной продукции, семенного дождя), которые прямо характеризуют приспособленность, редко исследуется при анализе реакции растений на снятие лимитирования почвенными ресурсами (Burkle, Irwin, 2010; Moulton, Gough, 2011). Можно предположить два направления реакции генеративной сферы растений на внесение ЭМП.

Первое – положительный отклик генеративного размножения на увеличение доступности соединений фосфора. Это предположение построено на известном факте повышенной концентрации (более низкого отношения N/P) фосфора в генеративных органах по сравнению с вегетативными (Güsewell, 2004). Оно хорошо подтверждается для бедных фосфором почв влажных тропических лесов (Fortier, Wright, 2021). В то же время, по данным Петраглия с соавт. (Petraglia et al., 2013, 2014), большинство изученных видов альпийских растений (*Leucanthemopsis alpina*, *Poa alpina*, *Veronica alpina*, *Cardamine alpina* и *Gnaphalium supinum*) имело большую ЧГП при совместном внесении N и P по сравнению с P-вариантом. Последнее может рассматриваться как случай серийного колимитирования (Olde Venterink, 2016). В долговременном эксперименте в альпийских сообществах Кавказа (Лавренов и др., 2017) ни один из изученных доминирующих видов растений не показал увеличения семенной продуктивности при внесении P, N или NP.

Второе вероятное направление отклика семенного размножения основывается на представлении о том, что высокая аллокация в генеративные органы при внесении ЭМП присуща однолетним растениям, в то время как многолетники увеличивают преимущественно вегетативные органы для более эффективного поглощения ресурсов и большего конкурентного успеха (Friedman, Rubin, 2015), а также вкладывают большую часть ассимилятов и ЭМП в зимующие запасающие органы (Körner, 2003). Многолетние растения могут приступить к семенному размножению только после достижения порогового размера (Samson,

Werk, 1986). Следовательно, должно наблюдаться уменьшение семенного и усиление клонального размножения при внесении азота, как, например, у многолетнего доминанта *Leymus chinensis* в степи в Китае (Li et al., 2021). Похожая картина была продемонстрирована для большинства видов альпийских растений в Тибете при внесении азотно-фосфорных удобрений (Niu et al., 2009). Тем не менее во многих исследованиях показано увеличение параметров семенного размножения при обогащении почвы ЭМП. Например, *Solidago virgaurea*, *Erigeron uniflorus* и *Saussurea alpina* лучше образовывали генеративные побеги на участках с внесением азота, фосфора и калия в тундре Финляндии (Eskelinen et al., 2017). По данным Мультона и Гуга (Moulton, Gough, 2011), в тундрах Аляски *Hierochloe alpina* и *Betula nana* имели больше цветков и плодов на удобренных площадках (NP) по сравнению с контролем, что не отмечено для ряда других видов (*Rhododendron tomentosum* и *Kalmia (Loiseleuria) procumbens*). Очень интересную реакцию показала *Chuquiraga oppositifolia* в трехлетнем эксперименте с внесением азота в Андах: в первые два сезона произошло увеличение надземной биомассы на фоне уменьшения численности генеративных побегов, а на третий сезон численность генеративных побегов и семенная продуктивность этого кустарника на удобренных площадках возросла в несколько раз (Munoz et al., 2005).

Высокогорные растительные сообщества представляют собой интересный объект для изучения процессов лимитирования семенной продукции, поскольку являются последними бастионами дикой природы и центром видового разнообразия (Hamilton, McMillan, 2004).

Под альпийской растительностью подразумевается весь комплекс растительных сообществ, находящихся выше верхней границы леса в горах (Körner, 2003). Для понимания реакции высокогорной растительности на снятие лимитирования ЭМП необходимо брать в расчет особенности ее обитания. Самое главное отличие альпийских (и выше расположенных) экосистем от равнинных и низкогорных – замедленный биологический круговорот, обусловленный относительно низкими температурами и коротким вегетационным сезоном. Это определяет невысокую скорость минерализации органических веществ почвенной биотой и, как следствие, недостаток ЭМП для продукции растений. Бедность высокогорных почв минеральным азотом показана неоднократно (см. метаанализ LeBauer, Treseder, 2008). Однако стоит понимать, что валовое содержание ЭМП в почве

не сигнализирует об их недостатке для растений. Напротив, по данным Кёрнера (Körner, 2003), содержание общего азота в почве отрицательно коррелирует с продукцией биомассы сообществ, так как оно не определяет содержание доступных форм азота; а содержание последних, в свою очередь, немногое говорит о скорости его поступления и поглощения.

Медленный биологический круговорот в высокогорных почвах может быть связан еще и с тем, что в них был обнаружен низкий уровень азотфиксации по сравнению с равнинными почвами, что может быть обусловлено низкими температурами (Holzmann, Haselwandter, 1988). Исследование в Гималаях (Kumar et al., 2019) показало снижение численности бактерий (в том числе азотфиксаторов) в почвах с повышением высоты над уровнем моря, а метагеномный анализ выявил доминирование *Proteobacteria*, *Acidobacteria* и *Actinobacteria* в высокогорных почвах против преобладания *Bacteroidetes* и *Firmicutes* в низинных. Однако большое разнообразие прокариот в высокогорных почвах может стимулировать высокую биологическую активность при снятии лимитирования низкими температурами (Kumar et al., 2019). Не стоит забывать и о том, что осадки в горных экосистемах часто имеют пониженную концентрацию ЭМП, так как формируются в более чистых верхних слоях тропосферы (Lafrenière, Sinclair, 2011). Кислотность почв повышается с увеличением высоты над уровнем моря (Smith et al., 2002; Ariina, 2021), что также может снижать усвоение ЭМП растениями.

Произрастание растений в таких условиях может создать проблемы для их семенного размножения: почки генеративных побегов многих видов растений закладываются задолго до цветения (1–4 года) в зависимости от наличия ресурсов на их образование (Friedman, Rubin, 2015). Следовательно, при недостатке ЭМП генеративные побеги могут закладываться в малом числе или не закладываться вовсе. У видов с широким географическим ареалом, обитающих в высокогорьях на высотной границе, могут плохо образовываться генеративные побеги из-за низких температур, вплоть до эволюционного перехода к исключительно клonalному размножению, как у *Decodon verticillatus* в Северной Америке (Eckert, Barrett, 1993).

Доступность ЭМП и их соотношение в поступлении определяют состав и продукцию сообществ (Tilman, 1982). Участие отдельных видов, в том числе их генеративное размножение, может зависеть от одного лимитирующего ресурса (правило Либиха (Liebig, 1842)), а может иметь место

колимитирование (Olde Venterink, 2016). Правило Либиха установлено и проверено для опытов с монокультурами, но его применимость для естественных многовидовых сообществ мало исследована (Harpole et al., 2011). Разные виды в составе сообществ могут быть ограничены разными ресурсами, что имеет большое значение для поддержания видового разнообразия. Снятие важного лимитирующего фактора неизбежно влечет за собой нарушение экологического равновесия в сообществе с последующим уменьшением числа экологических ниш и понижением видового разнообразия (Harpole, Tilman, 2007). Важно отметить и то, что видовое разнообразие при снятии множественного лимитирования может снижаться без увеличения биомассы, т.е. повышенная ассиметрическая конкуренция за свет не является обязательным фактором этого снижения (Harpole et al., 2017). Примечательно, что внесение ЭМП снижает видовое разнообразие как на высоко-, так и на низкопродуктивных участках (Mittelbach et al., 2001).

Как было показано выше, азот часто является наиболее дефицитным элементом для продукции в большинстве изученных наземных экосистем (Kenk, Fischer, 1988; Hooper, Johnson, 1999; Tamm, 2012), в том числе и в высокогорьях (LeBauer, Treseder, 2008). Обычно спустя десятилетия после прекращения экспериментов по внесению азота восстанавливается  $\alpha$ -разнообразие, но намного реже исходный видовой состав (Bowman et al., 2018; Berendse et al., 2021). Однако, согласно работе Верма и Сагар (Verma, Sagar, 2020), умеренные дозы азотных удобрений вплоть до определенного порога (50–60 кг/га) могут и увеличить видовое разнообразие. Помимо снижения продукции вида вследствие конкуренции, может наблюдаться изменение фенологии при внесении азота, как, например, у удобряемой *Vaccinium myrtillus*, которая развертывала почки на 10 дней раньше, чем неудобряемое растение, подвергаясь риску поздних заморозков, и начинала зимовать с зелеными незрелыми почками, страдая от ранних заморозков (Körner, 1984). К прочим часто наблюдаемым последствиям внесения азота относится подавление мутуалистических микроорганизмов с увеличением доли патогенных (Lin et al., 2020; Lekberg et al., 2021), увеличение повреждаемости удобряемых растений фитофагами (Liu et al., 2020), а также изменение свойств почв (снижение содержания обменного Mg и pH, возрастание содержания подвижных Mn и Al), устойчивое даже после прекращения внесения удобрений (Bowman et al., 2018). Несмотря на очевидную первостепенную роль азота в большинстве

высокогорных экосистем, существуют исследования, показывающие отсутствие влияния внесения этого элемента на продукцию (Chen et al., 2021). Стоит отметить, что на внесение азота положительно откликается большинство травянистых растений, но обычно злаки и осоки реагируют на него лучше всего (Körner, 2003; Bassin et al., 2007, 2009; Britton et al., 2018; Yang et al., 2023), причем последнее – при долговременном внесении N (Zheng et al., 2019).

Фосфор – второй по значимости для питания растений элемент. Его недостаток в наземных экосистемах в основном положительно коррелирует с увеличением возраста их почв (Vitousek et al., 2010). Ввиду частого отсутствия факторов компенсационного поступления фосфора из атмосферы, он подвергается постепенному, но постоянному выносу из экосистемы. Влияние фосфора на биомассу и видовой состав альпийских растений сходно с влиянием азота, однако менее выражено (Ma et al., 2019). По данным Петраглия с соавт. (Petraglia et al., 2014), в Альпах внесение фосфора повышало вероятность цветения *Gnaphalium supinum* сильнее прочих вариантов внесения ЭМП. Согласно Дарси с соавт. (Darcy et al., 2018), именно фосфор, а не азот, является лимитирующим элементом для сукцессионных изменений на ранних стадиях при отступлении ледников на Аляске и в Андах. Также стоит отметить, что высокие показатели pH и содержания органического вещества снижают подвижность фосфора (Vitousek et al., 2010). Результаты предыдущих исследований по влиянию кратковременного внесения фосфора в изучаемых в этой работе сообществах альпийской лишайниковой пустоши не показали увеличения ЧГП и семенной продуктивности ни у одного из нескольких видов-доминантов (Лавренов и др., 2017).

Опыты по внесению еще одного важного для растений ЭМП – калия – в альпийские экосистемы совсем немногочисленны и обычно показывают отсутствие эффекта (Ren et al., 2010). Возможно, это связано с тем, что его недостаток встречается намного реже, чем азота с фосфором, в связи с обычно высоким его содержанием в почвообразующей породе. По этой же причине данный вариант внесения отсутствует в настоящей работе. К тому же широко распространенная практика совместного внесения азота, фосфора и калия (Heer, Körner, 2002; Haugwitz, Michelsen, 2011) препятствует пониманию эффектов, оказываемых этими ЭМП по отдельности. Однако есть ряд работ, показывающих усиленное (синергическое) влияние NPK на продукцию растений при совместном

внесении по сравнению с индивидуальным (Bassin et al., 2012).

Внесение кальция не демонстрирует повышения продукции растений напрямую (Ward, 2020), обладая косвенным воздействием. Он способствует снижению кислотности, что сильно влияет на скорость разложения органических веществ в почве и условия питания растений (Barrow, Hartemink, 2023). Хорошо известно, что есть условно кальцефильные и кальцеофобные виды, обитающие на соответствующих субстратах, от участия в сообществе которых и зависит его средняя реакция на внесение Ca. Однако это деление очень условно: кальцефильным видам зачастую не нужно наличие кальциевых субстратов, так как им достаточно небольших доз этого элемента (Körner, 2003). К тому же опыт работ (Gigon, 1987) позволяет предположить, что виды, предпочитающие силикатные субстраты, не растут на карбонатных субстратах по физиологическим причинам, а виды, растущие на карбонатных субстратах, в свою очередь, способны произрастать на силикатных в отсутствие конкуренции с видами исходных сообществ. Предполагается, что внесение кальция на некислых почвах вряд ли сильно изменит продукцию и видовой состав фитоценозов. Стоит также отметить, что повышение доступности Ca косвенно уменьшает участие бобовых, так как он способствует усилию процессов минерализации и высвобождению ЭМП (Körner, 2003), хотя в целом бобовые лучше развиваются на более щелочных почвах (Работнов, 1985; Онищенко, 2014).

Так или иначе, вопрос лимитирования генеративного размножения растений высокогорных экосистем в настоящий момент слабо изучен, а о долговременных проектах в этой области нам и вовсе не известно. Следовательно, целью данной работы является проверка вышеизложенных гипотез и выявление реакций как отдельных видов, так и их экологических групп на различные варианты внесения ЭМП, а ее главными преимуществами – большое число рассматриваемых видов и длительность проведения (27 лет).

Основываясь на вышесказанном, мы сформулировали следующие гипотезы возможной реакции альпийской растительности на долговременное внесение ЭМП.

1. Общее лимитирование генеративной сферы доступными соединениями фосфора.
2. Отрицательное влияние внесения азота на разнообразие видов, образующих генеративные побеги.

3. Отсутствие лимитирования кальцием генеративного размножения альпийских растений.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В работе рассматривается самое верхнее по катене сообщество альпийского пояса Тебердинского национального парка (Карачаево-Черкесская Республика) – альпийские лишайниковые пустоши (АЛП), находящиеся на высоте около 2800 м над ур. м. ( $43^{\circ}26.8' \text{ с.ш.}$ ,  $41^{\circ}41.5' \text{ в.д.}$ ). АЛП характеризуются наиболее продолжительным вегетационным сезоном в альпийском поясе (около 5 мес.) и сильным промерзанием почвы вследствие отсутствия снежного покрова, благодаря деятельности ветра. Эти факторы обуславливают низкую продукцию и диффузную горизонтальную структуру данного сообщества (проективное покрытие сосудистых растений составляет 30–40%, лишайников – 35–50%). К доминантным видам (с массовым участием более 5%) можно отнести *Festuca ovina*, *Carex umbrosa*, *Anemone speciosa*, *Campanula tridentata* (номенклатура растений по: Онипченко, Зернов, 2022). Почва АЛП определена как горнолуговая альпийская легкосуглинистая на элювии биотитового сланца по классификации 1997 г., кислая ( $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}} = 5.5$ ;  $\text{pH}_{\text{KCl}} = 3.9$ ), ненасыщенная основаниями. Сообщество детально описано ранее (Гришина и др., 1986).

Эксперимент по эвтрофикации был заложен в 1998 г. в шести вариантах: N (в виде мочевины, 90 кг N/га), P (в виде двойного суперфосфата или чистого дигидрофосфата кальция, 25 кг P/га), NP (те же вещества и дозы), Ca (мел, 270 кг Ca/га – доза, требующаяся для устранения половины гидролитической кислотности в дерновом горизонте), полив при количестве осадков ниже эвапотранспирации и контроль. Экспериментальные площадки представляют собой квадраты площадью  $1.5 \times 1.5 \text{ м}^2$ . Каждый вариант имеет повторность по четыре площадки, итого 24 площадки на все сообщество. Подробное описание эксперимента приведено в ранних работах (Onipchenko et al., 2012). В ходе исследования ежегодно на учетных квадратах размером  $50 \times 50 \text{ см}^2$ , расположенных по три на каждой экспериментальной площадке, подсчитывали численность генеративных побегов (ЧГП), анализу которой и посвящена данная работа.

Для обработки результатов эксперимента были выбраны следующие показатели:

- 1) число видов, образующих генеративные побеги по годам;
- 2) суммарная ЧГП всех видов на площадках по годам;
- 3) ЧГП отдельных видов по годам.

Поскольку ЧГП подвержена сильной разногодичной динамике, а также общим сукцессионным трендам в естественных условиях, для выявления реакции видов на внесение ЭМП мы используем не только наблюдаемую ЧГП, а преимущественно относительную, которая рассчитывается как отношение числа побегов на экспериментальном варианте к числу побегов в контроле в год наблюдения. В целом рассмотрены все встречающиеся в сообществе виды (36). Для оценки реакции отдельных видов были взяты часто встречающиеся виды (26–32 для разного типа анализов). Для выявления соответствия реакции видов правилу Либиха рассмотрены только варианты эксперимента с внесением отдельных ЭМП (N, P, Ca) в сравнении с контролем.

Статистическую обработку данных осуществляли с помощью модели линейного тренда (Excel) для нахождения возрастающей или убывающей тенденции как числа видов, образующих генеративные побеги, так и ЧГП каждого вида за весь период. Ряды наблюдений разбиты на интервалы в 3 года (первые и последние годы наблюдений) или в 5 лет (остальной период) для снижения эффекта разногодичных флюктуаций. Для выявления значимых отличий динамики числа видов, образующих генеративные побеги, по временным интервалам применяли непараметрический дисперсионный анализ в программе Statistica 12.0. Значения для каждого интервала были проверены на значимость различий между вариантами по критерию Краскела–Уоллиса, а затем варианты были попарно сравнены по критерию Колмогорова–Смирнова. Аналогичный непараметрический дисперсионный анализ и поиск корреляций были проведены с ЧГП каждого отдельного вида для обнаружения их кратковременного отклика на внесение того или иного ЭМП. Для выявления реакций отдельных экологических групп видов эти данные были совмещены с результатами кластерного анализа, проведенного для нормированных на размах данных ЧГП 45 видов с использованием евклидова расстояния по методу Варда (Ward, 1963) в программе Statistica.

С целью выяснения степени влияния функциональных признаков видов на отклик их ЧГП при внесении ЭМП был осуществлен многомерный

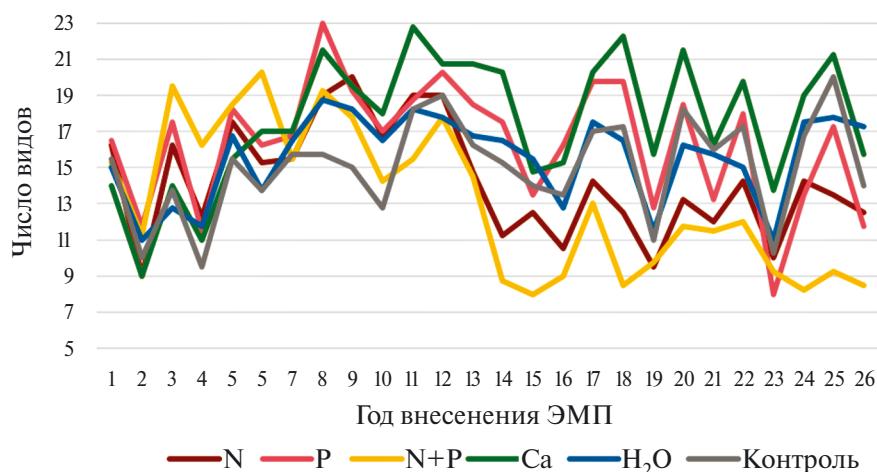
статистический анализ (fourthcorner analysis) в пакете ade4 (Dolédec et al., 1996) в среде R, данные по функциональным признакам для которого были взяты из предыдущих работ (Шидаков, Текеев, 2009). По значениям площади и массы листьев во влажном и сухом состоянии был расчитан вклад CSR-стратегий Грайма (С – конкуренты, S – стресс-толеранты, R – рудералы) (Grime, 2006) по методу Пирса с соавт. (Pierce et al., 2017). Уровень значимости во всех видах анализов был принят  $p = 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ

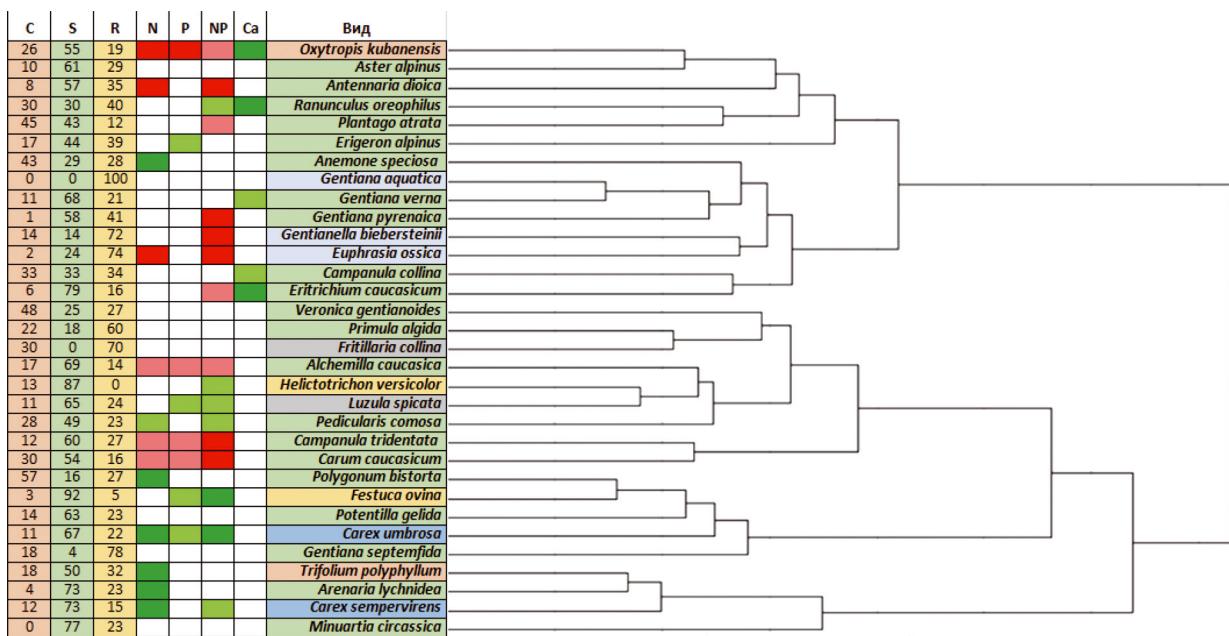
Из 32 изученных видов положительную реакцию на внесение только одного из отдельных ЭМП (N, P, Ca) показали 15 видов растений, при этом такую реакцию на два ЭМП имел всего один вид – *Carex umbrosa* (на раздельное внесение N и P). Численность 16 видов не увеличилась ни на одном из индивидуальных вариантов внесения (табл. 1).

**Таблица 1.** Число видов с различной реакцией на внесение ЭМП (результаты линейной регрессии по динамике относительной ЧГП внутри отдельных видов для 26 наиболее массовых видов сообщества; для анализа взят период от начала до конца эксперимента)

Вариант	Увеличение ЧГП		Уменьшение ЧГП	
	$p < 0.05$	$0.05 < p < 0.1$	$p < 0.05$	$0.05 < p < 0.1$
N	4	1	6	2
P	0	1	6	2
NP	0	0	13	4
Ca	2	3	0	2
H <sub>2</sub> O	2	1	1	2



**Рис. 1.** Изменение числа видов, образующих генеративные побеги, по годам внесения ЭМП.



**Рис. 2.** Кластерный анализ видов. Цветом ячеек показана положительная (зеленый) и отрицательная (красный) реакция видов, яркостью окраски – продолжительность этой реакции. Цветом в ячейке вида отмечены виды разнотравья (зеленым), злаки (желтым), осоки (синим), прочие однодольные (серым), бобовые (оранжевым) и однолетники (голубым). Слева указаны доли стратегий по Грайму (С – конкуренты, S – стресс-толеранты, R – рудералы), рассчитанные по методике Пирса с соавт. (Pierce et al., 2017). Были отмечены все положительные или отрицательные реакции видов на внесение ЭМП, устойчивые в течение пяти лет в какой-либо период эксперимента.

фосфора не изменилось (рис. 1), но относительное уменьшилось с  $1.1 \pm 0.1$  до  $0.8 \pm 0.1$ .

Внесение фосфора вызвало снижение суммы относительной ЧГП всех видов в течение всего эксперимента.

Влияние фосфора на ЧГП отдельных видов отрицательное (рис. 2): ЧГП уменьшалась у *Oxytropis kubanensis*, *Alchemilla caucasica*, *Campanula tridentata* и *Carum caucasicum*.

**Совместное влияние азота и фосфора.** Эти два элемента при совместном внесении вызывают наиболее сильное снижение как числа видов, образующих генеративные побеги, так и ЧГП отдельных видов. Так, абсолютное число видов, образующих генеративные побеги на NP-площадках, начало значимо уменьшаться с 12-го года эксперимента, достигая минимума  $\bar{x} = 8 \pm 0.4$  по сравнению с контролем  $\bar{x} = 14 \pm 0.6$  (рис. 1). Относительная ЧГП в этом варианте уменьшилась с  $1.0 \pm 0.1$  в начале до  $0.6 \pm 0.1$  в конце эксперимента.

Несмотря на негативное влияние азота и фосфора на видовое разнообразие, этот вариант внесения не показал изменений суммарной ЧГП за все время проведения эксперимента, так как отдельные виды немного повышали свою ЧГП.

Совместное внесение азота и фосфора сильно снизило ЧГП отдельных видов (рис. 2), приведя к исчезновению генеративных побегов у *Oxytropis kubanensis* и *Antennaria dioica* и сильному снижению их числа у *Carum caucasicum*, *Alchemilla caucasica*, *Campanula tridentata* и *Gentiana pyrenaica* в данном варианте, но крайне положительно повлияв на граминoidы (*Carex umbrosa* и *Festuca ovina*).

**Влияние кальция.** Число видов, образующих генеративные побеги, за весь период в этом варианте не изменилось. Однако, как и в случае с фосфором, при внесении кальция наблюдалось повышение этого числа (до  $\bar{x} = 18 \pm 0.7$ ) относительно контроля ( $\bar{x} = 12.5 \pm 0.5$ ) в середине эксперимента (рис. 1).

Вариант с внесением кальция – единственный вариант, на котором замечено значимое положительное изменение суммарной относительной ЧГП вплоть до 11-го года эксперимента.

Реакция ЧГП отдельных видов на кальций за весь период преимущественно положительная (рис. 1). Такой отклик наблюдался у *Eritrichium caucasicum*, *Campanula collina*, *Gentiana verna*, *Ranunculus oreophilus* и *Oxytropis kubanensis*.

**Влияние полива.** Воздействия на число видов, образующих генеративные побеги, этот вариант не оказывал, но вместе с тем он отрицательно влиял на суммарную ЧГП всех видов за весь период. Наблюдалась как положительная (например, у *Alchemilla caucasica* и *Eritrichium caucasicum*), так и отрицательная реакция (*Arenaria lachnidea*).

**Дендрограмма видов по реакции на внесение ЭМП.** Виды растений в результате анализа резко разделились на два основных кластера по реакции на внесение кальция, в связи с чем их предложено называть кальцефильными и некальцефильными. Кальцефильные виды скорее отрицательно реагировали на N, P и NP, а некальцефильные виды имели различную реакцию на внесение этих элементов.

При делении дендрограммы на четыре кластера обнаружились следующие группы видов:

1. Устойчиво положительно реагирующие на N.
2. Устойчиво положительно реагирующие на N и NP.
3. Некальцефильные виды, скорее отрицательно реагирующие на N, P и NP.
4. Кальцефильные виды, скорее отрицательно реагирующие на N, P и NP.

**Связь функциональных признаков видов и их реакции на внесение ЭМП.** Нами не было обнаружено многочисленных случаев влияния изученных функциональных признаков на реакцию видов (по изменению ЧГП). Отмечены четыре случая положительной связи между реакцией вида на внесение ЭМП и признаками растений. Содержание воды в листьях было положительно коррелировано с реакцией на известкование и полив ( $p = 0.004$  и  $p = 0.037$  соответственно). Кроме того, растения с преобладанием S- и R-стратегий по Грайму (Grime, 2006) положительно реагировали на внесение азота ( $p = 0.009$  и  $p = 0.027$  соответственно). Также, независимо от варианта эксперимента, уменьшалась ЧГП видов, имеющих большую высоту распространения на территории национального парка (Егоров и др., 2012). Это указывает на большую роль климатических изменений в динамике численности генеративных побегов изученного сообщества.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты долговременного эксперимента говорят об отсутствии общего лимитирования генеративного размножения почвенными

ресурсами у растений альпийской лишайниковой пустоши. Более того, во всех вариантах внесения ЭМП, помимо кальция и полива, показана тенденция уменьшения тех или иных параметров генеративного размножения: разнообразия видов, образующих генеративные побеги, суммы ЧГП по всем видам, а также ЧГП отдельных видов.

Стоит отметить, что полученные нами результаты довольно уникальны, поскольку охватывают анализ реакции индивидуальных видов на долговременное (26 лет) внесение ЭМП, что крайне редко встречается в других работах. Однако кратковременная реакция сообществ на те или иные воздействия часто сильно отличается от долговременной (Tilman, 1988).

Уменьшение видового разнообразия предлагалось в N- и NP-вариантах, однако оно стало неожиданностью при индивидуальном внесении фосфора. Эти результаты, в совокупности с понижением суммы ЧГП всех видов в P-варианте, позволяют отвергнуть первую гипотезу о глобальной лимитированности генеративной сферы альпийских растений фосфором, что впервые продемонстрировано при долговременном внесении в рамках нашей работы. Нам неизвестны схожие или отличающиеся результаты других авторов в отношении лимитации альпийских растений фосфором, за исключением *Gnaphalium supinum* в Альпах, ЧГП которого увеличилась при его внесении (Petraglia et al., 2014).

Снижение числа видов, образующих ЧГП при обогащении почвы азотом, равно как и синергическое усиление этого эффекта на NP-площадках, согласуется со второй гипотезой и совпадает с результатами других авторов (Niu et al., 2009) для большинства альпийских растений в Тибете.

Примечательно то, что кальций стал единственным элементом, вызвавшим исключительно положительную реакцию генеративной сферы у видов АЛП, а кластерный анализ и вовсе разделил все виды по отклику на внесение именно этого элемента, что отвергает третью гипотезу и впервые показано для высокогорий. Подобные результаты интересны еще и тем, что АЛП – наименее кислые из всех сообществ альпийского пояса данной местности (Гришина и др., 1993).

Реакция большинства изученных видов на внесение отдельных ЭМП хорошо соответствует закону Либиха, который должен выполняться преимущественно для видов, произрастающих на границах своих экологических ареалов по богатству почвы ЭМП (Л. В. Полищук,

личные сообщения). Наши результаты показывают, что реакция примерно половины видов АЛП соотносится с правилом Либиха, в то время как другая половина не показала положительного отклика при внесении отдельных ЭМП, т.е. их ЧГП не лимитируется изученными ресурсами. И лишь в одном случае (*Carex umbrosa*) вид положительно реагировал на внесение как азота, так и фосфора.

Мы также установили значительную роль климатических факторов в динамике численности генеративных побегов, проявляющуюся независимо от варианта внесения ЭМП. Наши наблюдения подтверждают усиление роли более теплолюбивых видов в высокогорных сообществах (Elumeeva et al., 2013).

**Влияние азота.** Несмотря на отрицательное воздействие азота на семенное размножение растений в сообществе АЛП в целом, линейный тренд для каждого вида индивидуален. Кластерный анализ и ANOVA демонстрируют сравнимое присутствие как отрицательной, так и положительной реакции видов на азот, что подтверждает дивергенцию видов по этому признаку.

Самый легкоинтерпретируемый негативный отклик на внесение азота имеет вид сем. Fabaceae *Oxytropis kubanensis*, поскольку виды с симбиотической азотфиксацией отрицательно реагируют на внесение доступных форм азота (Работнов, 1985). Причины отрицательной реакции *Carum caucasicum*, *Antennaria dioica*, *Alchemilla caucasica* и *Campanula tridentata* уже не так очевидны. Она может быть обусловлена как повышением роли вегетативного размножения этих видов при повышении доступности азота (*Antennaria*, *Alchemilla*), так и увеличением вероятности повреждаемости фитофагами, влиянием конкуренции за свет и непрямой конкуренции в почвенной толще. Снижение участия полупаразита однолетника *Euphrasia ossica* может быть вызвано повышением конкуренции за свет или деградацией его хозяина.

Положительный отклик на внесение азота наблюдался у обоих видов осок – *Carex umbrosa* и *C. sempervirens*, что согласуется с показанной ранее преимущественно положительной реакцией осок на внесение азота (Blanke et al., 2012; Britton et al., 2018; Zheng et al., 2019), особенно в холодных условиях (Wüst-Galley et al., 2021). Хотя по данным Янга с соавт. (Yang et al., 2023), подобная реакция более характерна для злаков. Очень показательным является увеличение

ЧГП у неазотфикссирующего бобового *Trifolium polypodium*.

Многомерный анализ (рис. 2) показал, что при внесении азота в сообществе повышается доля видов как S-, так и R-стратегий по Грайму (Grime, 2006), хотя по данным Боумена и коллег (Bowman et al., 2003), отношение N/P в тканях растений выше у видов S-стратегий.

**Влияние фосфора.** Площадки с внесением доступного фосфора показывают уменьшение как суммарной ЧГП, так и видового разнообразия. Отклик отдельных видов на внесение фосфора по данным линейного тренда строго отрицательный, возможно, подобная реакция у *Oxytropis kubanensis*, *Alchemilla caucasica*, *Campanula tridentata* и *Carum caucasicum* обусловлена теми же факторами, что и при внесении азота.

Тем не менее результаты ANOVA показывают, что число видов, образующих генеративные побеги, возрастало в середине периода в этом варианте, и, действительно, однодольные *Carex umbrosa*, *Festuca ovina*, *Luzula spicata*, а также *Erigeron alpinus* имели краткосрочный положительный отклик. Основываясь на вышеизложенном, можно предположить, что фосфор способен увеличивать вероятность цветения некоторых видов, но только в краткосрочной перспективе.

**Влияние азота и фосфора.** Данный вариант внесения ЭМП оказался наиболее отрицательным для ЧГП большинства видов, что говорит о синергически негативном влиянии NP. Причины этого, по всей видимости, те же, что и в случае с азотом, но при добавлении фосфора их влияние только усиливается.

Однако есть и очень резко и устойчиво положительно реагирующие виды *Carex umbrosa* и *Festuca ovina*, причем последний реагирует подобным образом только на NP, что можно описать как случай одновременного колимитирования по Олде Вентеринк (Olde Venterink, 2016).

**Влияние кальция.** Кальций не оказывает эффекта на число видов, образующих ЧГП, за всю длительность эксперимента, однако, как и в случае с фосфором, все-таки вызывает краткосрочное увеличение через 5–10 лет после начала внесения.

По индивидуальной реакции на Ca выделяются несколько кальцефильных видов: *Eritrichium caucasicum*, *Campanula collina*, *Gentiana verna*, *Ranunculus oreophilus* и *Oxytropis kubanensis*. Видимо, их экологический оптимум для формирования генеративных побегов лежит в условиях

более высокого рН почвы, чем у остальных видов. Возможно, что эти виды находятся на краю своего экологического ареала по кислотности почвы, не распространяясь далее. Все они широко распространены на карбонатных почвах, например Скалистого хребта. Интересно, что все эти виды входят в отдельный кластер дендрограммы кальцефильных видов, отрицательно реагирующих на NP, даже при делении на два кластера, причем отрицательной реакции видов на Ca не обнаружено.

По всей видимости, несмотря на самую низкую кислотность АЛП из всех сообществ альпийского пояса Северо-Западного Кавказа, Ca является важным (возможно, не прямым, а через изменение рН и скорости разложения) лимитирующим ресурсом для генеративного размножения многих видов.

## ВЫВОДЫ

1. Показано, что на альпийских лишайниковых пустошах вносимые ЭМП не лимитируют образование генеративных побегов растений. Общая численность генеративных побегов не увеличивалась на всем промежутке времени, а на вариантах Р и H<sub>2</sub>O уменьшалась в сравнении с контролем.

2. Длительное (26 лет) внесение больших доз ЭМП не увеличивало числа видов, образующих генеративные побеги, а на вариантах N, P, NP снижало.

3. Показана важность кальция как единственного элемента с сугубо положительным воздействием на семенное размножение видов альпийских пустошей, а также вызывающего краткосрочное повышение общей численности генеративных побегов в сообществе.

Реакция отдельных видов была индивидуальна: **в варианте с N** отмечена положительная реакция у видов с более выраженной стресс-толерантной стратегией – *Arenaria lychnidea* и *Carex* spp., и отрицательная – у *Oxytropis kubanensis* и *Antennaria dioica*. Уникальной и показательной является резкая и устойчивая положительная реакция на N-варианте у неазотфикссирующего бобового *Trifolium polypullum*;

**внесение Р** положительно влияло на ЧГП граминеоидов (*Festuca ovina* и *Carex umbrosa*), отрицательно – на *Oxytropis kubanensis* и *Alchemilla caucasica*;

**в варианте с NP** у *Festuca ovina* и *Carex umbrosa* отмечена положительная динамика, а у *Carum*

*caucasicum*, *Campanula tridentata* и *Euphrasia ossica* – отрицательная;

**в Са-варианте** наблюдался сугубо положительный отклик у видов разнотравья (*Eritrichium caucasicum*, *Campanula collina*, *Ranunculus oreophilus*);

**H<sub>2</sub>O-вариант** (полив) значимого влияния на ЧГП не показал.

Многие виды разнотравья не показали изменения ЧГП ни в одном из вариантов эксперимента: *Aster alpinus*, *Minuartia circassica*, *Gentiana aquatica*.

Долговременная реакция большинства изученных видов на внесение отдельных ЭМП хорошо соответствует закону Либиха, проявляясь в ответ на внесение только одного ЭМП.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ им. М. В. Ломоносова.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов в финансовой или какой-либо другой области.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гришина Л.А., Ониченко В.Г., Макаров М.И., 1986. Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. М.: Изд-во МГУ. С. 24–37.

Гришина Л.А., Ониченко В.Г., Макаров М.И., Ванясин В.А., 1993. Изменения свойств горно-луговых альпийских почв северо-западного Кавказа в различных экологических условиях // Почвоведение. № 4. С. 5–13.

Егоров А.В., Ониченко В.Г., Текеев Д.К., 2012. Экологические характеристики высокогорных растений Тебердинского заповедника. М.: МИЛ. 255 с.

Лавренов Н.Г., Заузанова Л.Д., Ониченко В.Г., 2017. Параметры семенного размножения альпийских растений в зависимости от обогащения почвы // Экология. № 6. С. 454–460.

Ониченко В.Г., 2014. Функциональная фитоценология. Синэкология растений. Изд. 2-е. М.: КРАСАНД. 576 с.

Ониченко В.Г., Зернов А.С., 2022. Сосудистые растения Тебердинского национального парка / Флора и фауна заповедников. Вып. 99Б. М.: Изд. Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия и ИПЭЭ РАН. 177 с.

- Работнов Т.А., 1985. Экология луговых трав. М.: Изд-во МГУ. 176 с.
- Шидаков И.И., Текеев Д.К., 2009. Экологоморфологические особенности листьев альпийских растений Тебердинского заповедника Башкирский государственный университет. Кисловодск: МИЛ. 104 с.
- Ariina M.S., 2021. Properties of soil in relation to altitude // *Just Agric.* V. 1. № 12. Art. 035.
- Barrow N.J., Hartemink A.E., 2023. The effects of pH on nutrient availability depend on both soils and plants // *Plant Soil.* V. 487. № 1–2. P. 21–37.
- Bassin S., Schalajda J., Vogel A., Suter M., 2012. Different types of sub-alpine grassland respond similarly to elevated nitrogen deposition in terms of productivity and sedge abundance // *J. Veg. Sci.* V. 23. № 6. P. 1024–1034.
- Bassin S., Volk M., Suter M., Buchmann N., Fuhrer J., 2007. Nitrogen deposition but not ozone affects productivity and community composition of subalpine grassland after 3 yr of treatment // *New Phytol.* V. 175. № 3. P. 523–534.
- Bassin S., Werner R.A., Sörgel K., Volk M., Buchmann N., Fuhrer J., 2009. Effects of combined ozone and nitrogen deposition on the in situ properties of eleven key plant species of a subalpine pasture // *Oecologia.* V. 158. № 4. P. 747–756.
- Berendse F., Geerts R.H.E.M., Elberse W.T., Bezemer T.M., Goedhart P.W., et al., 2021. A matter of time: Recovery of plant species diversity in wild plant communities at declining nitrogen deposition // *Divers. Distrib.* V. 27. № 7. P. 1180–1193.
- Blanke V., Bassin S., Volk M., Fuhrer J., 2012. Nitrogen deposition effects on subalpine grassland: The role of nutrient limitations and changes in mycorrhizal abundance // *Acta Oecologica.* V. 45. P. 57–65.
- Bowman W.D., Ayyad A., Bueno De Mesquita C.P., Fierer N., Potter T.S., Sternagel S., 2018. Limited ecosystem recovery from simulated chronic nitrogen deposition // *Ecol. Appl.* V. 28. № 7. P. 1762–1772.
- Bowman W.D., Bahn L., Damm M., 2003. Alpine landscape variation in foliar nitrogen and phosphorus concentrations and the relation to soil nitrogen and phosphorus availability // *Arctic Antarctic Alpine Res.* V. 35. № 2. P. 144–149.
- Britton A.J., Mitchell R.J., Fisher J.M., Riach D.J., Taylor A.F.S., 2018. Nitrogen deposition drives loss of moss cover in alpine moss–sedge heath via lowered C : N ratio and accelerated decomposition // *New Phytol.* V. 218. № 2. P. 470–478.
- Burkle L.A., Irwin R.E., 2010. Beyond biomass: Measuring the effects of community-level nitrogen enrichment on floral traits, pollinator visitation and plant reproduction // *J. Ecol.* V. 98. № 3. P. 705–717.
- Chen Y., Liu X., Hou Y., Zhou S., Zhu B., 2021. Particulate organic carbon is more vulnerable to nitrogen addition than mineral-associated organic carbon in soil of an alpine meadow // *Plant Soil.* V. 458. № 1–2. P. 93–103.
- Darcy J.L., Schmidt S.K., Knelman J.E., Cleveland C.C., Castle S.C., Nemergut D.R., 2018. Phosphorus, not nitrogen, limits plants and microbial primary producers following glacial retreat // *Sci. Adv.* V. 4. № 5. Art. eaq0942.
- Dolédec S., Chessel D., Ter Braak C.J.F., Champely S., 1996. Matching species traits to environmental variables: A new three-table ordination method // *Environ. Ecol. Stat.* V. 3. № 2. P. 143–166.
- Eckert C.G., Barrett S.C.H., 1993. Clonal reproduction and patterns of genotypic diversity in *Decodon verticillatus* (Lythraceae) // *Am. J. Bot.* V. 80. № 10. P. 1175–1182.
- Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Egorov A.V., Khubiev A.B., Tekeev D.K., et al., 2013. Long-term vegetation dynamic in the Northwestern Caucasus: Which communities are more affected by upward shifts of plant species? // *Alpine Bot.* V. 123. № 2. P. 77–85.
- Eskelinen A., Kaarlejärvi E., Olofsson J., 2017. Herbivory and nutrient limitation protect warming tundra from lowland species invasion and diversity loss // *Global Change Biol.* V. 23. № 1. P. 245–255.
- Fisher R.A., 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: At The Clarendon Press. 308 p.
- Fortier R., Wright S.J., 2021. Nutrient limitation of plant reproduction in a tropical moist forest // *Ecology.* V. 102. № 10. Art. e03469.
- Friedman J., Rubin M.J., 2015. All in good time: Understanding annual and perennial strategies in plants // *Am. J. Bot.* V. 102. № 4. P. 497–499.
- Gigon A., 1987. A Hierarchic Approach in Causal Ecosystem Analysis The Calcifuge–Calcareous Problem in Alpine Grasslands // *Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis.* V. 61 / Eds Schulze E.-D., Zwölfer H. Berlin: Springer. P. 228–244.
- Grime J.P., 2006. Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties. Hoboken: John Wiley & Sons. 464 p.
- Güsewell S., 2004. N : P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance // *New Phytol.* V. 164. № 2. P. 243–266.
- Hamilton L.S., McMillan L., 2004. Guidelines for Planning and Managing Mountain Protected Areas. Gland; Cambridge: IUCN. 83 p.
- Harpole W.S., Ngai J.T., Cleland E.E., Seabloom E.W., Borer E.T., et al., 2011. Nutrient co-limitation of primary producer communities // *Ecol. Lett.* V. 14. № 9. P. 852–862.
- Harpole W.S., Sullivan L.L., Lind E.M., Firn J., Adler P.B., et al., 2017. Out of the shadows: Multiple nutrient limitations drive relationships among biomass, light and plant diversity // *Funct. Ecol.* V. 31. № 9. P. 1839–1846.
- Harpole W.S., Tilman D., 2007. Grassland species loss resulting from reduced niche dimension // *Nature.* V. 446. № 7137. P. 791–793.
- Haugwitz M.S., Michelsen A., 2011. Long-term addition of fertilizer, labile carbon, and fungicide alters the biomass of plant functional groups in a subarctic-alpine community // *Plant Ecol.* V. 212. № 4. P. 715–726.

- Heer C., Körner C.*, 2002. High elevation pioneer plants are sensitive to mineral nutrient addition // *Basic Appl. Ecol.* V. 3. № 1. P. 39–47.
- Holzmann H.-P., Haselwandter K.*, 1988. Contribution of nitrogen fixation to nitrogen nutrition in an alpine sedge community (*Caricetum curvulae*) // *Oecologia*. V. 76. № 2. P. 298–302.
- Hooper D.U., Johnson L.*, 1999. Nitrogen limitation in dryland ecosystems: Responses to geographical and temporal variation in precipitation // *Biogeochemistry*. V. 46. № 1–3. P. 247–293.
- Kenk G., Fischer H.*, 1988. Evidence from nitrogen fertilisation in the forests of Germany // *Environ. Pollut.* V. 54. № 3–4. P. 199–218.
- Körner C.*, 1984. Auswirkungen von Mineraldünger auf alpine Zwergsträucher // *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*. V. 12. P. 123–136.
- Körner C.*, 2003. Alpine Plant Life. 2nd ed. Berlin: Springer. 344 p.
- Kumar S., Suyal D.C., Yadav A., Shouche Y., Goel R.*, 2019. Microbial diversity and soil physicochemical characteristic of higher altitude // *PLoS One*. V. 14. № 3. Art. e0213844.
- Lafrenière M.J., Sinclair K.E.*, 2011. Snowpack and precipitation chemistry at a high altitude site in the Canadian Rocky Mountains // *J. Hydrol.* V. 409. № 3. P. 737–748.
- LeBauer D.S., Treseder K.K.*, 2008. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed // *Ecology*. V. 89. № 2. P. 371–379.
- Lekberg Y., Arnillas C.A., Borer E.T., Bullington L.S., Fierer N., et al.*, 2021. Nitrogen and phosphorus fertilization consistently favor pathogenic over mutualistic fungi in grassland soils // *Nat. Commun.* V. 12. № 1. P. 34–84.
- Li Z., Wu J., Han Q., Nie K., Xie J., et al.*, 2021. Nitrogen and litter addition decreased sexual reproduction and increased clonal propagation in grasslands // *Oecologia*. V. 195. № 1. P. 131–144.
- Liebig J., von*, 1842. Animal Chemistry, or Organic Chemistry in its Application to Physiology and Pathology. N.-Y.: Johnson Reprint Corporation. 347 p.
- Lin C., Wang Y., Liu M., Li Q., Xiao W., Song X.*, 2020. Effects of nitrogen deposition and phosphorus addition on arbuscular mycorrhizal fungi of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) // *Sci. Rep.* V. 10. Art. 12260.
- Liu X., Lu Y., Zhang Z., Zhou S.*, 2020. Foliar fungal diseases respond differently to nitrogen and phosphorus additions in Tibetan alpine meadows // *Ecol. Res.* V. 35. № 1. P. 162–169.
- Ma B., Zhou X., Zhang Q., Qin M., Hu L., et al.*, 2019. How do soil micro-organisms respond to N, P and NP additions? Application of the ecological framework of (co-) limitation by multiple resources // *J. Ecol.* V. 107. № 5. P. 2329–2345.
- Mittelbach G.G., Steiner C.F., Scheiner S.M., Gross K.L., Reynolds H.L., et al.*, 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity // *Ecology*. V. 82. № 9. P. 2381–2396.
- Moulton C.A., Gough L.*, 2011. Effects of soil nutrient availability on the role of sexual reproduction in an Alaskan tundra plant community // *Arctic Antarctic Alpine Res.* V. 43. № 4. P. 612–620.
- Munoz A.A., Celedon-Neghme C., Cavieres L.A., Arroyo M.T.*, 2005. Bottom-up effects of nutrient availability on flower production, pollinator visitation, and seed output in a high-Andean shrub // *Oecologia*. V. 143. P. 126–135.
- Niu K., Choler P., Zhao B., Du G.*, 2009. The allometry of reproductive biomass in response to land use in Tibetan alpine grasslands // *Funct. Ecol.* V. 23. № 2. P. 274–283.
- Olde Venterink H.*, 2016. Productivity increase upon supply of multiple nutrients in fertilization experiments: co-limitation or chemical facilitation? // *Plant Soil*. V. 408. № 1–2. P. 515–518.
- Onipchenko V.G., Makarov M.I., Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Aibazova F.U., et al.*, 2012. Alpine plant functional group responses to fertiliser addition depend on abiotic regime and community composition // *Plant Soil*. V. 357. № 1–2. P. 103–115.
- Petraglia A., Carbognani M., Tomaselli M.*, 2013. Effects of nutrient amendments on modular growth, flowering effort and reproduction of snowbed plants // *Plant Ecol. Divers.* V. 6. № 3–4. P. 475–486.
- Petraglia A., Tomaselli M., Mondoni A., Brancaleoni L., Carbognani M.*, 2014. Effects of nitrogen and phosphorus supply on growth and flowering phenology of the snowbed forb *Gnaphalium supinum* L. // *Flora: Morphol. Distrib. Funct. Ecol. Plants*. V. 209. № 5–6. P. 271–278.
- Pierce S., Negreiros D., Cerabolini B.E.L., Kattge J., Diaz S., et al.*, 2017. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes worldwide // *Funct. Ecol.* V. 31. № 2. P. 444–457.
- Ren Z., Li Q., Chu C., Zhao L., Zhang J., et al.*, 2010. Effects of resource additions on species richness and ANPP in an alpine meadow community // *J. Plant Ecol.* V. 3. № 1. P. 25–31.
- Samson D.A., Werk K.S.*, 1986. Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants // *Am. Nat.* V. 127. № 5. P. 667–680.
- Smith J., Halvorson J., Bolton H.*, 2002. Soil properties and microbial activity across a 500 m elevation gradient in a semi-arid environment // *Soil Biol. Biochem.* V. 34. P. 1749–1757.
- Tamm C.O.*, 2012. Nitrogen in Terrestrial Ecosystems: Questions of Productivity, Vegetational Changes, and Ecosystem Stability. Berlin: Springer Science & Business Media. 116 p.
- Tilman D.*, 1982. Resource Competition and Community Structure. Princeton: Princeton Univ. Press. 296 p.
- Tilman D.*, 1988. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities. Princeton: Princeton Univ. Press. 360 p.
- Verma P., Sagar R.*, 2020. Responses of diversity, productivity, and stability to the nitrogen input in a tropical grassland // *Ecol. Appl.* V. 30. № 2. Art. e02037.

- Vitousek P.M., Porder S., Houlton B.Z., Chadwick O.A., 2010. Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen–phosphorus interactions // Ecol. Appl. V. 20. № 1. P. 5–15.*
- Ward D., 2020. Are there common assembly rules for different grasslands? Comparisons of long-term data from a subtropical grassland with temperate grasslands // J. Veg. Sci. V. 31. № 5. P. 780–791.*
- Ward J.H., 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function // J. Am. Stat. Assoc. V. 58. № 301. P. 236–244.*
- Wüst-Galley C., Volk M., Bassin S., 2021. Interaction of climate change and nitrogen deposition on subalpine pastures // J. Veg. Sci. V. 32. № 1. Art. e12946.*
- Yang X., Chen Y., Zhang T., Zhang P., Guo Z., et al., 2023. Different responses of functional groups to N addition increased synchrony and shortened community reproductive duration in an alpine meadow // J. Ecol. V. 111. № 10. P. 2231–2244.*
- Yang Z., Ruijven J., van, Du G., 2011. The effects of long-term fertilization on the temporal stability of alpine meadow communities // Plant Soil. V. 345. № 1–2. P. 315–324.*
- Zheng Z., Bai W., Zhang W.-H., 2019. Root trait-mediated belowground competition and community composition of a temperate steppe under nitrogen enrichment // Plant Soil. V. 437. № 1–2. P. 341–354.*

## Are soil resources a limiting factor of alpine plants' seed reproduction?

**Yu. V. Sofronov<sup>a, b, \*</sup>, D. M. Khomyakov<sup>a</sup>, T. G. Elumeeva<sup>a</sup>, V. A. Makhantseva<sup>c</sup>,  
A. A. Akhmetzhanova<sup>a</sup>, V. G. Onipchenko<sup>a, d, e</sup>**

<sup>a</sup>*Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty, Department of Plants Ecology and Geography  
Leninskie Gory, 1, Bld. 12, Moscow, 119234 Russia*

<sup>b</sup>*Institute of Atmospheric Physics, RAS, Laboratory of Mathematical Ecology  
Pyzhevsky Lane, 3, Moscow, 119017 Russia*

<sup>c</sup>*Institute of Physical-Chemical and Biological Problems of Soil Science, RAS  
Institutskaya, 2, Pushchino, Moscow Region, 142290 Russia*

<sup>d</sup>*Teberda State Biosphere Reserve  
Baduksky Lane, 1, Teberda, Karachay-Cherkess Republic, 369210 Russia*

<sup>e</sup>*Aliyev Karachay-Cherkess State University  
Lenin str., 29, Karachayevsk, Karachay-Cherkess Republic, 369202 Russia*

*\*E-mail: sofronovyuriy163@gmail.com*

Mineral nutrients are often regarded as important factors limiting the fitness of plant species through their seed production. However, numerous studies investigating the effects of soil nutrient enrichment in seed production have contradictory results and usually are short-term. In the present study, we aimed to investigate the response of the reproductive traits (number of generative shoots, NGS) of alpine plants to long-term (26 years) nutrient addition and to assess the applicability of the Liebig's law to a natural plant community. We added individual soil resources (N, P, Ca, water) and their combination (NP) in alpine lichen heath (ALH) to remove potential limitation of generative shoot production. Studied nutrients did not limit NGS of ALH plants in general: the sum of generative shoots of all species from each variant did not increase during the experiment. In contrast, P addition and irrigation decreased it. Species diversity of generative shoots decreased after long-term N, P, and NP additions. Calcium did not decrease NGS in any studied species, but several species increased NGS after liming. The response of individual species was individual. The NGS of *Trifolium polyphyllum* (a non-nitrogen-fixing legume) increased in the N treatment, in contrary to the typical response of legumes to nitrogen fertilizers. The response of about half of the ALH species confirm the Liebig's law (positive response to only one of the separately applied nutrients); while the remaining species did not show a positive response to the addition of individual nutrients. Only *Carex umbrosa* responded positively to both nitrogen and phosphorus applications.