МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Аксенова Александра Александровна

Взаимоотношения между сосудистыми растениями альпийских лишайниковых пустошей Северо-Западного Кавказа

Специальность 1.5.15 - Экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

МОСКВА
2023

Работа выполнена на Кафедре экологии и географии растений Биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова

Научный руководитель – *Онипченко Владимир Гертрудович – доктор биологических наук, профессор*

Официальные оппоненты – *Бобровский Максим Викторович – доктор биологических наук, доцент, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук - обособленное подразделение Федеральное государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный исследовательский центр «Пущинский научный центр биологических исследований Российской академии наук» (ИФХиБПП РАН), лаборатория моделирования экосистем, ведущий научный сотрудник*

– *Решетникова Наталья Михайловна – доктор биологических наук, Главный ботанический сад им. Н.В.Цицина РАН, лаборатория Гербарий, ведущий научный сотрудник*

– *Евстигнеев Олег Иванович – доктор биологических наук, Государственный природный биосферный заповедник «Брянский», главный научный сотрудник*

Защита диссертации состоится «24» октября 2023 г. в 15 часов 00 минут на заседании диссертационного совета МГУ.015.3 Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова по адресу: 119991, ГСП-1, Москва, Ленинские горы, МГУ имени М.В.Ломоносова, Факультет почвоведения, аудитория М-2.

E-mail: *tparamonova@soil.msu.ru*

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на портале: https://dissovet.msu.ru/dissertation/015.3/2617

Автореферат разослан «___» _____ 2023 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук Парамонова Т.А.

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.

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). 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.

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.

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.

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).

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.

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 наздемная 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 – 148 страницы (основной текст – 142 страницы и 3 приложения на 6 страницах), 29 рисунков, 9 таблиц. Список литературы из 256 источника, в том числе 185 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 надземной 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.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Роль положительных и отрицательных взаимоотношений между растениями в формировании сообществ в экстремальных условиях (обзор литературы)

В главе рассмотрены различные варианты взаимоотношений между растениями в фитоценозах. Особое внимание уделено высокогорным растительным сообществам и влиянию различных факторов на изменение баланса положительных и отрицательных отношений между растениями.

Эксперименты в многовидовых сообществах показывают, что конкуренция ведет скорее к поддержанию разнообразия, чем к исключению видов (Aschehoug et al., 2016). В менее продуктивных сообществах влияние экспериментов с удалением прослеживалось дольше, а изменения выражены слабее (Buonopane et al., 2005; Kardol et al., 2018; Gonzalez et al., 2019). В полидоминантных сообществах часто несколько видов одинаково реагируют на экспериментальное воздействие. Это могут быть виды со схожими признаками близких систематических групп, например, бобовые, граминоиды – однодольные с узкими листьями (злаки, осоки, ситниковые), или морфологических групп – кустарники, или видами с близкими функциональными признаками, например, растениями одинаковыми по высоте. Виды со схожими признаками часто объединяются разными авторами в функциональные группы (Fowler, 1981; Adler et al., 2018). Если входящие в одну функциональную группу виды растений конкурируют между собой, то они могут образовывать «гильдию» (Blondel, 2003).

В естественных и близких к естественным сообществах до 50% видов могут быть лимитированы поступлением семян (Lindsay, 2000). Многие авторы отмечали, что 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 участков с нарушением растительного и почвенного покрова (Olofsson, Shams, 2007;

Hoelzie et al., 2012). Возникновение таких участков в природе происходит благодаря деятельности копытных животных, грызунов, эрозионным процессам, и т.д. В целом, для успешного семенного размножения в продуктивных травяных сообществах важнее ослабление конкуренции со стороны окружения, а в сообществах, развивающихся в условиях сурового климата, важнее наличие особых защищенных микроучастков (Körner, 1999).

Наблюдения за участками с экспериментальным добавлением семян необходимо проводить на протяжении нескольких лет, так как со временем влияние подсева может ослабевать (Ehrlen et al., 2006; Kolb, Barsch, 2010). Внесение семян лучше проводить в течении нескольких лет, поскольку условия конкретного года могут не соответствовать требованиям для успешного приживания всходов рассматриваемого вида (van Andel, 1998).

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 потребления фосфора (Power et al., 2010) могут снижать содержание доступных форм этого элемента в почве для других видов растений (Thomas, Bowman, 1998). Травянистые бобовые, формирующие плотные куртины, могут уменьшить доступность света и воды для остальных растений (Gigon, 1999; Jacot et al., 2005).

Было показано, что особи *Vaccinium vitis-idaea* используют азот преимущественно в виде глицина и солей аммония. Брусника потребляет эти формы раньше в вегетационном периоде и из более поверхностных горизонтов почвы, чем остальные растения, входящие в состав сообщества (McKane et al., 2002). Брусника образует эрикоидную микоризу в разных растительных сообществах во многих частях ее ареала (Iversen et al., 2015; Michelsen et al., 1998). Среди основных возможных причин, вызывающих увеличение биомассы брусники в последние годы, авторы рассматривают уменьшение негативного влияния вытаптывания, связанного с сокращением выпаса сельскохозяйственных животных, и изменение климата (Elumeeva et al., 2021).

Глава 2. Физико-географические условия района исследований

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

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

Климат в районе исследования гумидный, с годовым количеством осадков около 1400 мм. Среднегодовая температура: –1,2°С. Самый тёплый месяц – август со средней температурой воздуха +8,3°С. В отдельные дни среднесуточная температура достигает +15°С. Однако, устойчивый период, в который температура воздуха выше +10°С, а также безморозный период в течение вегетационного сезона отсутствуют. Со второй половины августа часты утренние заморозки. Летом возможно выпадение снега, который, впрочем, не образует устойчивый покров (Онипченко, Онищенко, 1986).

Глава 3. Альпийские лишайниковые пустоши как особый тип высокогорной растительности

Альпийские пустоши – это фитоценозы с высоким участием нетравянистых психрофитов, лишайников и кустарничков (Шифферс, 1953, 1960). Участие лишайников в этих сообществах составляет более 10% (Виелголаски, 1973). Альпийские лишайниковые пустоши расположены на самых малоснежных участках склонов, в основном южной экспозиции. Глубина снежного покрова 10–15 см (Онипченко, 1986). Вегетационный сезон длится с мая по октябрь.

К свойствам горно-луговых почв (Umbric Leptosols), которые развиваются в районе исследования, относят высокую каменистость, небольшую мощность почвенного профиля (28-30 см), высокую кислотность (pH 5,06), большое количество органического вещества и азота (11% $C_{общ}$ и 0,97% $N_{общ}$). Однако,

количество подвижных форм азота невелико (Алиев, 1978; Гришина, Макаров, 1986).

На альпийских лишайниковых пустошах среди лишайников наибольшее участие имеет *Cetraria islandica* L. (Онипченко, 1985, 1986). В состав альпийских пустошей входит около пятидесяти видов сосудистых растений (Покаржевская, Онипченко, 1995), среди которых доминируют виды со стресс-толерантной жизненной стратегией (Онипченко и др., 2020).

Глава 4. Экспериментальные удаления на альпийских пустошах

Для проведения эксперимента с удалением отдельных видов были выбраны виды сосудистых растений, участие каждого из которых в суммарной надземной биомассе превышало 5% (Работнов, 1974): (1) *Anemone speciosa* Adam ex G.Pritz; (2) *Antennaria dioica* (L.) Gaertn; (3) *Festuca ovina* L; (4) *Trifolium polyphyllum* C.A.Mey; (5) *Carex* spp. – группа из трех дерновинных видов осок (*Carex sempervirens* Vill., *C. umbrosa* Host и *C. caryophyllea* Latourr.), 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 пяти перечисленных выше видов). Каждый вариант удаления проводился на 10 площадках 25×25 см. 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 оставались на экспериментальной площадке. Такой способ удаления не вызывает нарушений почвенного покрова и не вносит помех в результаты эксперимента (McLellan et al., 1995). Реакция оставшихся видов растений оценивалась на основании изменения численности их побегов. Учет численности проводился ежегодно в конце июля – начале августа. Для проверки различий между численностью особей исследуемых видов в первый год эксперимента и в последующие годы эксперимента применили непараметрический статистический тест Уилкоксона для связанных выборок (Wilcoxon Matched Pairs Test). Для данных с

приближенным к нормальному распределению был применен однофакторный дисперсионный анализ, в котором независимый фактор – это вариант эксперимента.

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 пяти видов. Рассматривая реакцию отдельных видов на удаление каждого из этих пяти (рис. 1), необходимо отметить, что среди видов с высоким участием практически не наблюдалась отрицательная реакция на удаление. Таким образом, можно сделать вывод о том, что между особями видов с высоким участием преобладают конкурентные взаимоотношения.

Отрицательную реакцию на удаление показали виды с меньшим участием в сообществе (рис. 2): *Eritrichium caucasicum* (Albov) Grossh., *Gentiana pyrenaica* L., *Minuartia circassica* (Albov) Woronow, *Euphrasia ossica* Juz., и два вида с высоким участием: *Carum caucasicum* (Bieb.) Boiss., *Campanula tridentata* Schreb.

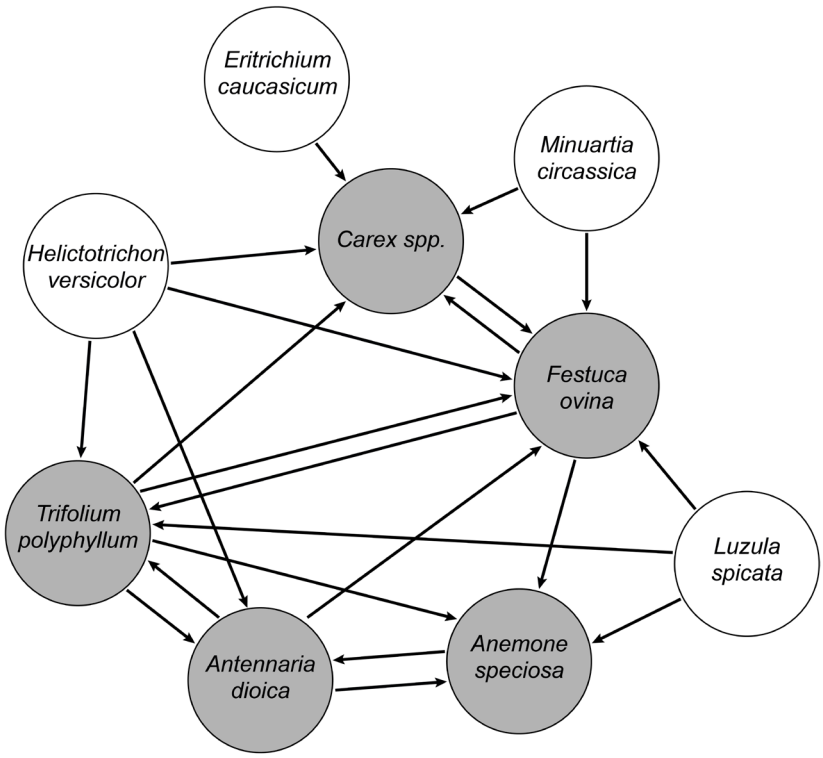

Рисунок 1. Отрицательные связи (положительная реакция на удаление) между видами альпийских пустошей. Стрелки направлены от реагирующего вида к удаленному. Серые кружки обозначают виды, которые были удалены в эксперименте.

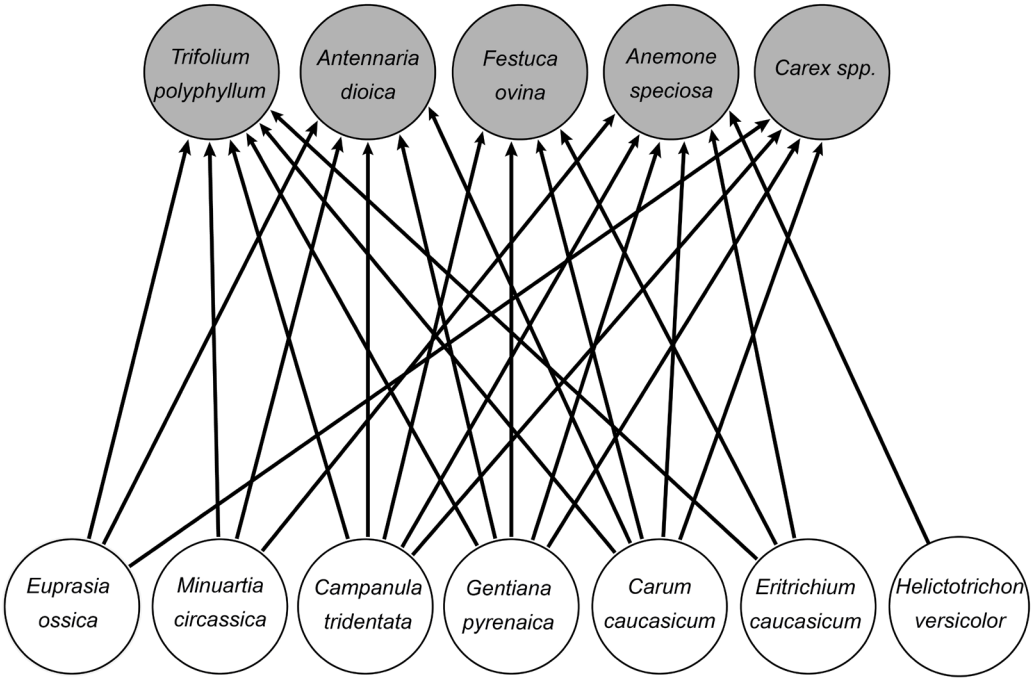

Рисунок 2. Положительные связи (отрицательная реакция на удаление) между видами альпийских пустошей. Стрелки направлены от реагирующего вида к удаленному. Серые кружки обозначают виды, которые были удалены в эксперименте.

Для большинства исследуемых видов цветковых растений с небольшим участием было показано, что на удаление одного вида реагируют сразу многие виды растений, а не какой-либо один (рис. 2), поэтому можно говорить о преобладании в изучаемом сообществе так называемой «диффузной конкуренции» (по MacArthur, 1972).

В 1996 году был заложен эксперимент с одновременным удалением особей сразу нескольких видов растений с взаимной реакцией на удаление друг друга в предшествующем эксперименте (рис. 1).

Эксперимент с удалением групп видов был заложен в шести вариантах: 1) контроль (без удаления); 2) удаление двудольных доминантов (*Antennaria dioica, Anemone speciosa, Trifolium polyphyllum*); 3) удаление однодольных доминантов *Festuca ovina* и осок *Carex umbrosa* и *C. sempervirens*; 4) удаление однодольных доминантов (*Festuca ovina, Carex* spp.) вместе с двудольными (*Antennaria dioica, Anemone speciosa, Trifolium polyphyllum*); 5) удаление однодольных доминантов (*Festuca ovina, Carex* spp.) и брусники *Vaccinium vitis-idaea*; 6) удаление всех доминантов совместно с *Helictotrichon versicolor, Luzula spicata* и *Vaccinium vitis-idaea*.

Каждый вариант эксперимента был выполнен на 12 площадках 25×25 см. В июле 2010 года, на пятнадцатый, последний год эксперимента, с учетных площадок были срезаны все наземные части растений. Для каждого вида сосудистых растений мы проанализировали общую биомассу, учли общую биомассу мхов, лишайников и ветоши прошлых лет.

Итак, в конце эксперимента общая биомасса сосудистых растений во всех вариантах оказалась значимо меньше, чем в контроле. Самой низкой, в 3,5 раза ниже по сравнению с контролем, она была в варианте с удалением всех доминантов совместно с *Vaccinium vitis-idaea*.

В конце эксперимента биомасса большинства видов сосудистых растений не отличалась от биомассы этих видов на контрольных площадках.

Только один вид среди сосудистых растений альпийской пустоши, *Campanula tridentata,* продемонстрировал увеличение биомассы в ответ на удаление соседних растений. Так, она оказалась выше, чем в контроле (6,3±1,7 г/м^2) в вариантах с удалением всех доминантов (23,5±3,7 г/м^2) и при удалении всех доминантов с *Vaccinium vitis-idaea* (16,3±2,5 г/м^2). В этих же вариантах, а также в варианте с удалением однодольных, была выше масса ювенильных особей этого вида.

При сохранении величины общей биомассы на единицу площади произошло её перераспределение между сосудистыми растениями и лишайниками. В то время как биомасса сосудистых растений уменьшилась за счет удаленных видов, биомасса оставшихся видов в целом осталась неизменной, но участие лишайников увеличилось, особенно в тех вариантах, где была удалена большая часть исходной общей биомассы.

Глава 5. Экспериментальный подсев на нарушенные и ненарушенные участки альпийских пустошей

Опыт по искусственному подсеву семян *Campanula tridentata*, *Carum caucasicum* и *Anemone speciosa* проводили в течение 22 лет: с 1996 по 2018 гг. 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 с удалением надземных частей других растений. Размер площадок был 100 см^2 (10×10 см). Каждый вариант эксперимента имел двадцатикратную повторность.

Подсев проводили ежегодно в течение первых 5 лет, с 1996 по 2000 год. На соответствующие варианту площадки вносили по 100 семян *Campanula tridentata* или *Carum caucasicum* и по 50 семян *Anemone speciosa*.

Для оценки изменения участия изученных видов мы проводили учеты числа особей подсеянных видов во всех возрастных состояниях каждый год (1996 – 2010). Численность всходов учитывали 2-5 раз за вегетационный сезон. Для оценки влияния экспериментального подсева в долговременной перспективе, в 2018 году были сделаны укосы на всех площадках.

Участие *Anemone speciosa* не изменяется в ответ на экспериментальные воздействия. Напротив, увеличение количества семян *Campanula tridentata* и *Carum caucasicum* привело к росту их участия в сообществе. Так, *Campanula tridentata* увеличил число особей в среднем с 1,5±0,4 на площадку (до подсева) до 3,3±0,7 (через 10 лет), а *Carum caucasicum* увеличил число особей с 0,9±0,3 до 3,1±0,5. Влияние подсева сохранилось через 20 лет после проведения эксперимента. На площадках с подсевом биомасса взрослых особей этих видов в два раза выше, чем на участках без подсева. Вместе с тем, не было выявлено влияния экспериментального нарушения на участие этих видов в конце эксперимента.

Глава 6. Влияние бобовых на структуру надземной фитомассы альпийской пустоши

Было заложено 66 площадок округлой формы площадью 0,03 м^2 на участках с *Oxytropis kubanensis,* но без *Trifolium polyphyllum;* на участках с *Trifolium polyphyllum,* но без *Oxytropis kubanensis* и без обоих видов этих бобовых (контроль). В 2007 году выполнили на них укосы. Каждая площадка с бобовым имела одну контрольную на расстоянии 60 см так, чтобы на них не попал ни один из этих видов бобовых. Для каждого вида сосудистых растений мы проанализировали общую биомассу и массу отдельного побега, а также

учли общую биомассу мхов, лишайников и ветоши прошлых лет. Для оценки значимости влияния фактора наличия бобовых для данных с приближенным к нормальному распределению был применен однофакторный дисперсионный анализ, в котором независимый фактор – это вариант эксперимента. Если было выявлено влияние определенного эксперимента, для дальнейшего уточнения, 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.

На 30 площадках с глубины 5–10 см были отобраны образцы почв (по 10 для каждого варианта: с *Oxytropis kubanensis,* с *Trifolium polyphyllum* и без бобовых). В образцах определили содержание аммонийного азота ($N\text{-}NH_4^+$) и нитратного азота ($N\text{-}NO^-_3$) (Soudzilovskaia et al., 2012).

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) и в 2,8 раза больше, чем на контрольных площадках (123±7 г/м^2). Однако эта разница была обусловлена участием самого *Oxytropis kubanensis* (213,6±15,7 г/м^2), биомасса которого была больше всех других видов на этом участке (рис. 3).

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.

Были выявлены различия в группах растений (бобовые, осоковые с ситниковыми, разнотравье, брусника *Vaccinium vitis-idaea*) между исследованными участками.

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*.

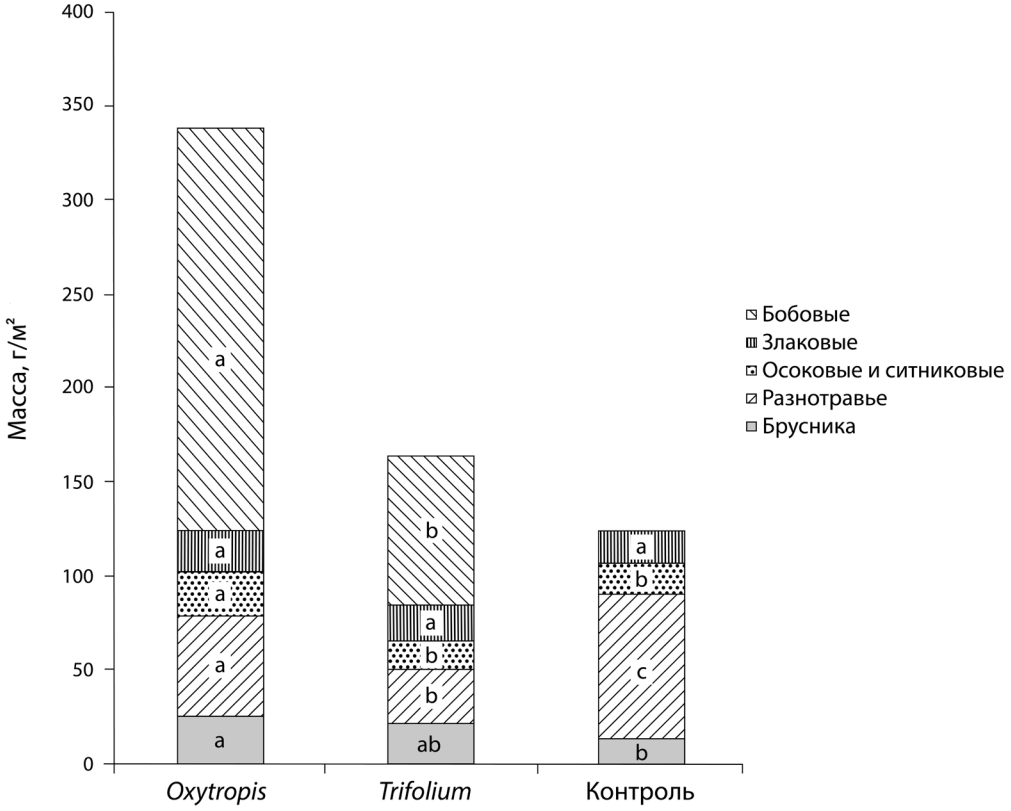

Рисунок 3. Структура биомассы на площадках с *Oxytropis kubanensis*, *Trifolium polyphyllum*, без бобовых (Контроль). Разные буквенные индексы показывают значимые различия между разными вариантами внутри каждой группы растений.

На участке с *Oxytropis kubanensis* были как виды с меньшей, чем на контроле биомассой: *Antennaria dioica*, *Campanula tridentata*, *Minuartia circassica*, так и виды, биомасса которых в присутствии *Oxytropis kubanensis* значимо выше: *Potentilla gelida*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Carex* spp.

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).

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

Было заложено 48 площадок 25×25 см на участках с *Vaccinium vitis-idaea* и 48 площадок без нее в 2018 году. На всех площадках срезали все растения на уровне почвы, а также собрали все лишайники и ветошь. Сосудистые растения в укосах разобрали до вида. Таким образом, были проанализированы биомасса каждого вида сосудистых растений, общая биомасса мхов и общая биомасса всех лишайников, а также масса ветоши прошлых лет. Рядом с этими площадками были взяты образцы почв (Макаров и др., 2020).

Наземная биомасса видов, входящих в группу разнотравья на участках с *Vaccinium vitis-idaea* и на участках без нее, значимо не отличались. На долю *Vaccinium vitis-idaea* приходилось 40% биомассы сосудистых растений (рис. 4). Не было обнаружено ни одного вида сосудистых растений, биомасса которого была бы выше на участках с *Vaccinium vitis-idaea.*

Были выявлены различия в группах растений (семейства: злаки, бобовые, осоковые с ситниковыми) между исследованными участками. Биомасса злаков на участках без брусники (40±3,9 г/м^2) была значимо больше чем на участках с брусникой (25,4±3,0 г/м^2). Отметим, что все виды этого семейства имели биомассу меньше на участках с *Vaccinium vitis-idaea*. Такие же тенденции продемонстрировали виды рода *Carex*. Биомасса бобовых на участке без брусники (27,9±6,4 г/м^2) была больше, чем на участках с брусникой (11,2±3,3 г/м^2).

Почва в присутствии *Vaccinium vitis-idaea* влажнее, чем под сообществом без брусники (Макаров и др., 2019). Это может быть связано, с одной стороны, с тем, что *Vaccinium vitis-idaea* занимает более влажные местообитания в условиях альпийских пустошей, с другой стороны, затенение почвы 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., 2019). Повышенные значения кислотности под брусникой соответствует

представлениям о том, что наземный 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). Также, по наблюдениям М.И. Макарова и др. (2020), и при относительно низкой влажности почв (15%), и при высокой влажности (27%) значения pH были выше для почв под *Vaccinium vitis-idaea.*

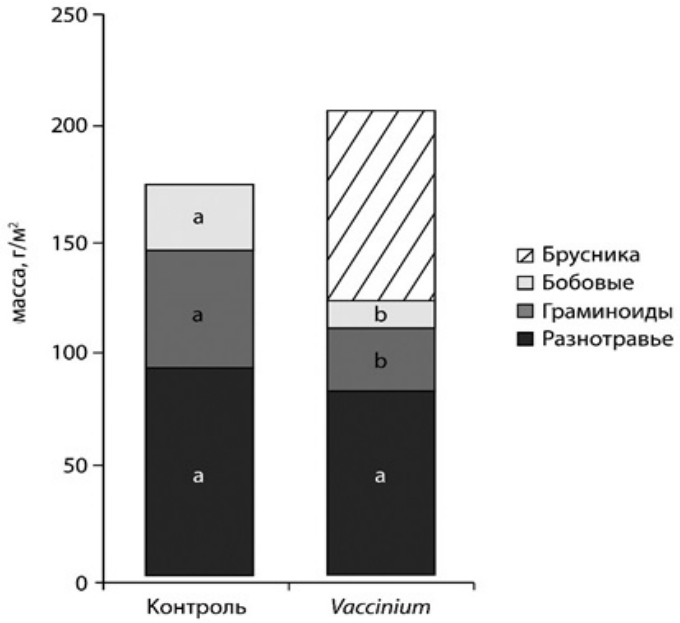

Рисунок 4. Структура биомассы на площадках с *Vaccinium vitis-idaea* (*Vaccinium*) и без нее (Контроль). Разные буквенные индексы показывают значимые различия между вариантами для каждой группы растений.

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 (Макаров и др., 2020). Возможно, это определяет значимо меньшее участие группы осок, всех видов злаков, группы видов бобовых

требовательных к содержанию именно 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*.

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 rem oval 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.)

Иные публикации:

Всего по теме диссертации опубликовано 9 работ, полный список имеется на странице соискателя в ИАС «ИСТИНА»: https://istina.msu.ru/profile/Axenova-Alexandra/