

На правах рукописи



Рафикова Олеся Сергеевна

**АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ЛИСТЬЕВ
ACER NEGUNDO L. И ПОЧВ ИЗ СООБЩЕСТВ
С ЕГО ДОМИНИРОВАНИЕМ**

1.5.15 Экология (биологические науки)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2023

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук

Научный руководитель

Веселкин Денис Васильевич,
доктор биологических наук

Официальные оппоненты:

Виноградова Юлия Константиновна,
доктор биологических наук, доцент, главный научный сотрудник лаборатории природной флоры Федерального государственного бюджетного учреждения науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук;

Панасенко Николай Николаевич

доктор биологических наук, доцент, доцент кафедры биологии Естественно-географического факультета, Брянского государственного университета имени академика И.Г. Петровского

Ведущее учреждение:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук»

Защита состоится 14 ноября 2023 г. в 14-00 часов на заседании Диссертационного ученого совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

Факс: (343) 260-82-56, e-mail: dissovet@ipae.uran.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии растений и животных УрО РАН, <http://ipae.uran.ru>.

Автореферат разослан « _____ » 2023 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Золотарева Наталья
Валерьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Расширение ареалов многих видов, оказывающихся в новых регионах чужеродными, – важный тренд современного этапа эволюции биоты [van Kleunen et al., 2015]. В целом, превалирует мнение, что чужеродные виды негативно влияют на местные виды, сообщества и экосистемы [Vila et al., 2011; Powell et al., 2011; Kumschick et al., 2015], хотя отрицательные эффекты от внедрения каждого чужеродного вида не обязательны [Davis et al., 2011].

Аллелопатия рассматривается как форма отрицательной химической связи между организмами, при которой один участник (донор) производит химические соединения, поступающие в окружающую среду в экологически значимых количествах, что отрицательно влияет на приспособленность других участников (реципиентов); аллелопатические эффекты обычно благоприятствуют приспособленности донора [Weidenhamer, Callaway, 2010]. Инвазионные растения могут получать конкурентное преимущество благодаря высвобождению соединений, которые являются новыми для подвергнувшегося инвазии сообщества [Callaway, Ridenour, 2004; Weidenhamer, Callaway, 2010].

Степень изученности проблемы. Накоплено много сведений о строении, метаболизме и экологических свойствах инвазионных растений. В среднем аллелопатия снижает продуктивность растений на 25%, однако вариабельность аллелопатических эффектов высока [Zhang et al., 2021]. В целом, аллелопатия может способствовать успеху чужеродных растений, так как местные виды больше страдают от экстрактов из тканей натурализованных чужеродных растений, чем от экстрактов из местных видов [Zhang et al., 2021].

Свидетельства прямых аллелопатических эффектов со стороны инвазионных растений на местные растения и сообщества многочисленны [Kumar, Bais, 2010; Cipollini et al., 2012]. Но угнетающее воздействие экстрактов из тканей чужеродных растений на развитие растений-реципиентов наблюдается не всегда. Таким образом, несмотря на преобладание результатов, подтверждающих предположение об аллелопатической активности инвазионных растений, аллелопатия не является универсальным объяснением их экологического успеха.

Аллелопатию исследуют разными методами – в лабораторных биотестах, в том числе, в чашках Петри, в тепличных вегетационных и в полевых экспериментах. С несовершенством экспериментальных методик может быть частично связана неясность относительно реальности аллелопатии как механизма экологического успеха того или иного растения. Это утверждение справедливо для инвазионного дерева *Acer negundo*, клена ясенелистного. Это вид-трансформер, который может преобразовывать аборигенные экосистемы [Виноградова и др., 2010]. В отношении аллелопатической активности *A. negundo* получены результаты широкого спектра: есть подтверждения аллелопатической активности, ингибирующей прорастание семян [Ерёменко, 2012; Александров, Калашников, 2019; Csiszár, 2009; Csiszár et al., 2013]; есть описания неясных эффектов или их отсутствия [Панасенко и др., 2018; Веселкин и др., 2019]; есть случаи стимуляции прорастания семян тест-растений веществами *A. negundo* [Цандекова, Уфимцев, 2018]. При этом часть результатов получены с использованием в качестве контроля только дистиллированной воды [Ерёменко, 2012; Александров, Калашников, 2019] без сравнений с местными растениями [Панасенко и др., 2018]. Таким образом, результаты исследований аллелопатической активности *A. negundo* противоречивы. Для надежного суждения об аллелопатических эффектах *A. negundo* необходимо накопление методически строгих результатов, полученных в экспериментах разного дизайна, включающих сравнение эффектов от *A. negundo* с эффектами от других деревьев.

Цель диссертационной работы: изучить аллелопатическую активность листьев *Acer negundo* и почв из сообществ с его доминированием.

Задачи:

1. Охарактеризовать особенности абиотических условий (освещенности, влажности почв и агрохимических характеристик почв) на исследуемых участках сообществ с доминированием *Acer negundo*.

2. Изучить влияние водных вытяжек из листьев и почв из сообществ с доминированием *A. negundo*, а также влияние собственно почв на прорастание, выживаемость и морфологические характеристики растений-реципиентов в

экспериментах разного дизайна: в экспериментах в чашках Петри, в экспериментах с рулонными культурами, в вегетационных и в полевых экспериментах.

3. Изучить особенности формирования арбускулярной микоризы у растения-реципиента *Festuca rubra* при ее росте на почвах из сообществ с доминированием *A. negundo*.

В результате обобщения опубликованных литературных сведений были сформулированы следующие гипотезы:

1. Под влиянием водных вытяжек из листьев и почв (почвенных суспензий) *Acer negundo* снижается доля проросших семян, выживаемость и показатели морфологических параметров растений-реципиентов.

2. При произрастании на почвах из сообществ с доминированием *Acer negundo* у растения-реципиента снижается успешность формирования арбускулярной микоризы.

Научная новизна. Впервые в экспериментах разного дизайна комплексно изучена аллелопатическая активность листьев инвазионного *Acer negundo* и почв из сообществ с его доминированием. В лабораторных условиях оценено влияние водных вытяжек из летних и осенних листьев *A. negundo*, а также суспензий почв из сообществ с доминированием *A. negundo* на прорастание семян и выживаемость всходов растений-реципиентов. В вегетационных экспериментах проанализировано влияние почв из сообществ с доминированием *A. negundo* на прорастание семян и формирование арбускулярной микоризы у растений-реципиентов. В полевых экспериментах непосредственно в сообществах с доминированием *A. negundo* оценена доля проросших семян и выживаемость модельных видов растений на ранних этапах онтогенеза. Аналогичных комплексных исследований в отношении *A. negundo* ранее не проводилось. Сделан вывод о слабом аллелопатическом влиянии водных вытяжек из листьев и почв из-под полога *Acer negundo* на ранние этапы онтогенеза растений-реципиентов. Это влияние не сильнее, чем аналогичное влияние других видов растений-доноров. Аллелопатическое влияние, обусловленное вымыванием веществ из листьев *A. negundo* и веществами, содержащимися в почвах из сообществ с доминированием *A. negundo*, не является компонентом приспособленности, обеспечивающим инвазионный успех клена ясенелистного.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты расширяют имеющиеся представления о влиянии инвазионных видов растений на сообщества и позволяют лучше понять механизмы инвазий *Acer negundo* и общие способы организации и устойчивости растительных сообществ. Полученные данные создают научную основу для разработок в области экологической безопасности, экологического мониторинга и восстановления (рекультивации) сообществ после вторжения инвазионных видов. Результаты работы использованы в курсе «Методика экологического эксперимента» для студентов Института естественных наук и математики Уральского федерального университета имени первого Президента России Б.Н. Ельцина.

Методология и методы исследования. В работе исследована аллелопатическая активность листьев инвазионного *Acer negundo* и почв из сообществ с его доминированием с помощью нескольких методов с разной степенью приближения к природным условиям: 1) в чашках Петри; 2) в рулонных культурах; 3) в вегетационных экспериментах; 4) в полевых экспериментах.

Разнообразие методов позволило получить новые и надежные оценки. В качестве контроля эффект инвазионного *Acer negundo* сравнивали с воздействием иных, в том числе местных, видов растений, а не только с дистиллированной водой. Еще один важный методический принцип – учет межгодовой изменчивости. Благодаря тому, что каждый эксперимент проведен минимум дважды, а большинство экспериментов – в разные годы, возможно сравнение результатов разных лет и повышение надежности оценок.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Водные вытяжки из листьев *Acer negundo* и почв из сообществ с его доминированием характеризуются слабым аллелопатическим влиянием на ранее развитие растений-реципиентов при сравнении с дистиллированной водой и отсутствием такого аллелопатического влияния при сравнении с другими растениями-донорами.

2. В почвах из сообществ с доминированием *Acer negundo* у растения-реципиента ниже успешность формирования арбускулярной микоризы. Из механизмов обратных связей *A. negundo* с почвой наиболее вероятны эффекты,

сопряженные с изменением активности грибов арбускулярной микоризы или их сообществ.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность результатов, обоснованность выводов и защищаемых положений, представленных в диссертационной работе, обеспечена применением современных методов, в том числе методов планирования исследований и статистического анализа, адекватных поставленным задачам. Проанализирован большой объем данных, полученных автором в ходе экспериментальных исследований разного дизайна. Всего в 2016–2022 гг. проведено: пять экспериментов в чашках Петри, четыре эксперимента методом рулонных культур, два вегетационных и два полевых эксперимента. На экспериментальных участках отобрано и проанализировано 17 смешанных проб почв, сделано 177 замеров освещенности и 1020 измерений влажности почвы. В ходе анализа микоризообразования исследовано 190 образцов корней, просмотрено 14098 полей зрения. Посеяно 32550 семян; длина корня и надземной части измерены у 9063 проростков.

Результаты диссертационной работы были представлены в форме устных и стендовых докладов на 8 конференциях, а также в 16 опубликованных печатных работах.

Личный вклад автора. Автор полностью самостоятельно или лично участвовал в сборе растительного материала, отборе проб почв и измерении всех приведенных в работе показателей, в планировании и проведении экспериментов. Математический анализ данных, интерпретация и обобщение результатов выполнены автором лично или при его непосредственном участии. Соискатель принимал участие в подготовке всех публикаций и представлял полученные результаты на конференциях.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 16 научных работ, в том числе 6 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем диссертационной работы. Работа состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 214 источников, из них 146 на иностранном языке, и двух приложений. Диссертация изложена на 154 страницах, основной текст включает 15 таблиц и 38 рисунков.

Благодарности. Автор выражает благодарности: научному руководителю д.б.н. Д. В. Веселкину; сотрудникам Ботанического сада УрО РАН и лично к.б.н. О. А. Киселевой за предоставленную возможность проведения вегетационных экспериментов в теплице Ботанического сада УрО РАН; к.б.н. А. А. Бетехтиной (УрФУ) за ценные советы и замечания на этапе камеральных работ по изучению микоризообразования; к.б.н. Н. С. Шималиной за обучение методологии рулонных культур и ценные советы; М. А. Конопленко, Е. Д. Екшибарову, Ю. А. Липихиной, Д. П. Дубровиной, Д. И. Дубровину, Г. Ю. Смирнову, Е. В. Жуйковой за помощь в проведении экспериментов; д.б.н. В. Н. Позолотиной и к.б.н. Е. Н. Подгаевской за ценные советы, которые способствовали улучшению рукописи.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. МЕХАНИЗМЫ ВОЗДЕЙСТВИЯ ИНВАЗИОННЫХ РАСТЕНИЙ НА МЕСТНЫЕ СООБЩЕСТВА

Рассмотрены теоретические аспекты понятия «инвазионный вид», обоснование необходимости их изучения и вопросы глобальной интенсификации инвазионных процессов. Приведено понятие обратной связи растение-почва и аллелопатии как части этих процессов. Обсуждается аллелопатическое воздействие чужеродных растений как один из механизмов их инвазионного успеха во вторичном ареале. Приведены примеры инвазионных растений, у которых исследована аллелопатическая активность, как с положительным, так и с отрицательным результатом. Рассмотрена изученность в литературе аллелопатии *Acer negundo* и методические трудности экспериментов по ее исследованию.

Глава 2. ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Клен ясенелистный

Acer negundo L. – клен ясенелистный или американский, листопадное дерево семейства Sapindaceae. Включено в группу с наивысшим инвазионным статусом в 18 регионах европейской части России, 6 регионах Сибири и 2 регионах Дальнего Востока (в том числе на территории Свердловской области) [Третьякова, Куликов, 2014; Третьякова, 2016; Виноградова и др., 2022].

2.2 Растения-доноры

В дополнение к *A. negundo* в качестве растений-доноров были выбраны рябина обыкновенная *Sorbus aucuparia* L., черемуха обыкновенная *Prunus padus* L., ива козья *Salix caprea* L., рябинник рябиннолистный *Sorbaria sorbifolia* (L.) A.Br., орех маньчжурский *Juglans mandshurica* Maxim., борщевик Сосновского *Heracleum sosnowskyi* Manden.

2.3 Растения-реципиенты

В качестве растений-реципиентов (тест-растений) выбраны овсяница красная *Festuca rubra* L., клевер ползучий *Trifolium repens* L., горчица белая *Sinapis alba* L., сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L.

2.4 Характеристика района проведения работ

Все экспериментальные участки располагались на территории городской агломерации Екатеринбурга в Свердловской области.

2.5 Экспериментальные методы

В разных экспериментах было по 3–5 участков. На каждом участке всегда было по два варианта: опытный – в сообществах с доминированием *A. negundo*; контрольный – в сообществах с доминированием других растений. Геоморфологически и эдафически опытный и контрольный варианты на каждом участке были сравнимы. Использовали покупные семена (ГОСТ Р 52325–2005). В экспериментах с чашками Петри и рулонными культурами семена проращивали на столе в растительной комнате либо в климакамере, условия были постоянными в обоих случаях: влажность 60%, температура 23 °С, фотопериод 12 ч (Рисунок 1). Ежедневно чашки/сосуды/ящики переставляли в случайном порядке.

2.5.1 Эксперименты в чашках Петри с водными вытяжками листьев

Использовали свежие листья не менее чем с 5 растений каждого донорного вида. Листья, кроме листьев *Heracleum sosnowskyi*, не измельчали. Вытяжки готовили, смешивая листья с дистиллированной водой в соотношении 1:10 по массе [John et al., 2006]. Вытяжки настаивали 24 часа. Колбы с вытяжками хранили

при +4 °С. Каждые 7 сут готовили свежие вытяжки. Семена поверхностно стерилизовали 0.1% NaOCl 2 мин. В каждую чашку на два слоя фильтровальной бумаги помещали по 50 семян *F. rubra*, *S. alba* или *T. repens*. Число всходов подсчитывали в течение 14 сут.



Слева направо, сверху вниз: проращивание в чашках Петри, в рулонных культурах, вегетационные и полевые эксперименты

Рисунок 1 – Вид разных экспериментов по изучению аллелопатической активности *Acer negundo*

2.5.2 Эксперименты в рулонных культурах с водными вытяжками листьев

Приготовление вытяжек осуществляли так же, как в экспериментах с чашками Петри. Для проращивания использовали прозрачные сосуды объемом 150 мл. По 50 поверхностно стерилизованных семян *F. rubra*, *S. alba*, *T. repens* и по 10 семян *A. negundo* раскладывали на полосы фильтровальной бумаги, прикрывая сверху полосой кальки, и сворачивали в рулон. Один конец рулона опускали в сосуды с 50 мл воды или вытяжек из листьев. На 21 сут определяли: выживаемость, длину надземной части, длину корней.

2.5.3 Эксперименты в рулонных культурах с водной суспензией почв

Отбирали почву из верхних 5–7 см, удалив подстилку, из 10 точек в одном

варианте. Почву в лотках оставляли на зиму на открытом воздухе. Весной почву высушивали на воздухе, просеивали и измельчали. Суспензии готовили в соотношении почвы и дистиллированной воды 1:10. Методика проращивания семян такая же, как в экспериментах с вытяжками листьев.

2.5.4 Вегетационные эксперименты

Эксперименты проводили в теплице. В сосуды размером 40×25×12 см с нестерилизованной почвой высевали по 50 семян *A. negundo* и по 100 семян других растений-реципиентов. Влажность почвы поддерживали на уровне 60% полевой влагоемкости. После выращивания на протяжении 50-56 сут из каждого сосуда отбирали по 10 растений для оценки микоризообразования и морфометрических измерений.

2.5.5 Полевые эксперименты

На 5 участках, в 2 вариантах на каждом участке (в зарослях *A. negundo*, в сообществе с доминированием других видов деревьев) размечали по 8 квадратов 50 × 50 см. Их перекапывали на глубину 3–5 см, очищали от подстилки, сорняков и крупного мусора. В центре квадрата 50 × 50 см обозначали квадрат 25 × 25 см, в который высевали по 50 семян *A. negundo* или по 100 семян других видов в двукратной повторности.

2.5.6 Встречаемость арбускулярной микоризы

Встречаемость арбускулярной микоризы определяли в корнях, зафиксированных в 70% этаноле. Случайно отбирали по 5 растений из каждой повторности. При увеличении ×20 в 5 полях зрения в односантиметровом фрагменте корней фиксировали встречаемость: арбускул, везикул, корневых волосков и всех структур арбускулярной микоризы [Селиванов, 1981].

2.6 Измерение абиотических условий

В сообществах с доминированием *A. negundo* и в контрольных к ним оценили агрохимические свойства почв, влажность почв и освещенность. В смешанных образцах гумусово-аккумулятивного горизонта (по одному образцу из

местообитания) определены: $pH_{\text{водный}}$; содержание поглощенных оснований ($Ca^{2+} + Mg^{2+}$); подвижные соединения К и Р; легкогидролизуемый N (измерения выполнены в ФГБУН «Уральский НИИ сельского хозяйства»). Объемную влажность верхних 5 см почвы измеряли влагомером HH2 Moisturemeter (Великобритания; Delta-T Devices) в начале, середине и конце полевых экспериментов. Люксметром ТКА–ПКМ–42 выполняли по 20–50 измерений освещенности в сообществах на высоте 1.5 и 0.5 м над уровнем почвы.

2.7 Статистический анализ

В основном, использовали разные варианты дисперсионного анализа. Единицей наблюдения было значение показателя в одном сосуде/чашке/засеянном квадрате. Долей проросших семян считали долю живых всходов в день учета по отношению к общему числу посеянных семян.

Глава 3. АБИОТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ В СООБЩЕСТВАХ С ДОМИНИРОВАНИЕМ *ACER NEGUNDO*

В образцах почв из сообществ с доминированием *A. negundo* были несколько выше pH , содержание легкогидролизуемого N, подвижных P_2O_5 и K_2O . Однако статистически эти различия не значимы. На экспериментальных участках в местообитаниях с доминированием *A. negundo* и без него не обнаружено значимой разницы в объемной влажности почв. На экспериментальных участках не обнаружено значимого затенения в зависимости от доминирования *A. negundo* в сообществах. Уровень освещенности под кронами *A. negundo* был даже выше, чем в контрольных местообитаниях.

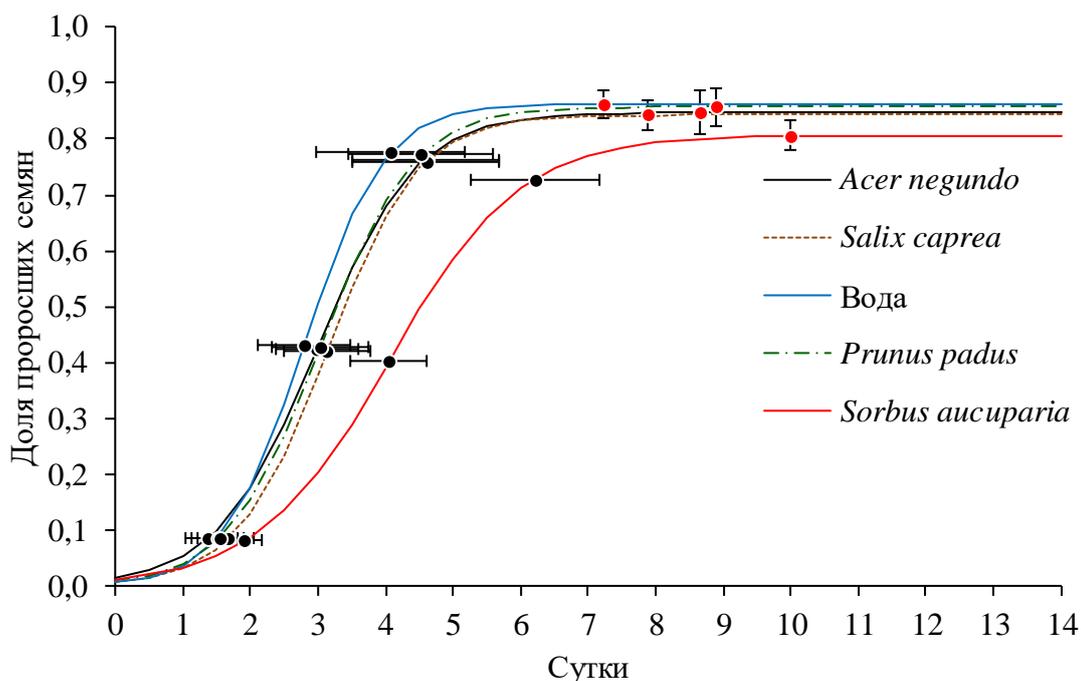
Глава 4. ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ВОДНЫХ ВЫТЯЖЕК ИЗ ЛИСТЬЕВ *ACER NEGUNDO* НА РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ-РЕЦИПИЕНТОВ В СРАВНЕНИИ С ВЫТЯЖКАМИ ИЗ ЛИСТЬЕВ ДРУГИХ РАСТЕНИЙ

4.1 Эксперименты в чашках Петри

Оценивали влияние на прорастание семян водных экстрактов из листьев *A. negundo*, собранных в летний и осенний сезоны, в сравнении с экстрактами из

листьев других растений. Различия между экспериментами 2020, 2021 и 2022 гг. заключались в вариантах вытяжек.

В экспериментах 2020 и 2021 г. были выражены сезонные отличия доли проросших семян; в 2020 г. – во всех вариантах (Рисунки 2 и 3); в 2021 г. – прежде всего в отношении *H. sosnowskyi*. На вытяжках из летних листьев семена прорастали быстрее, чем на вытяжках из осенних листьев.

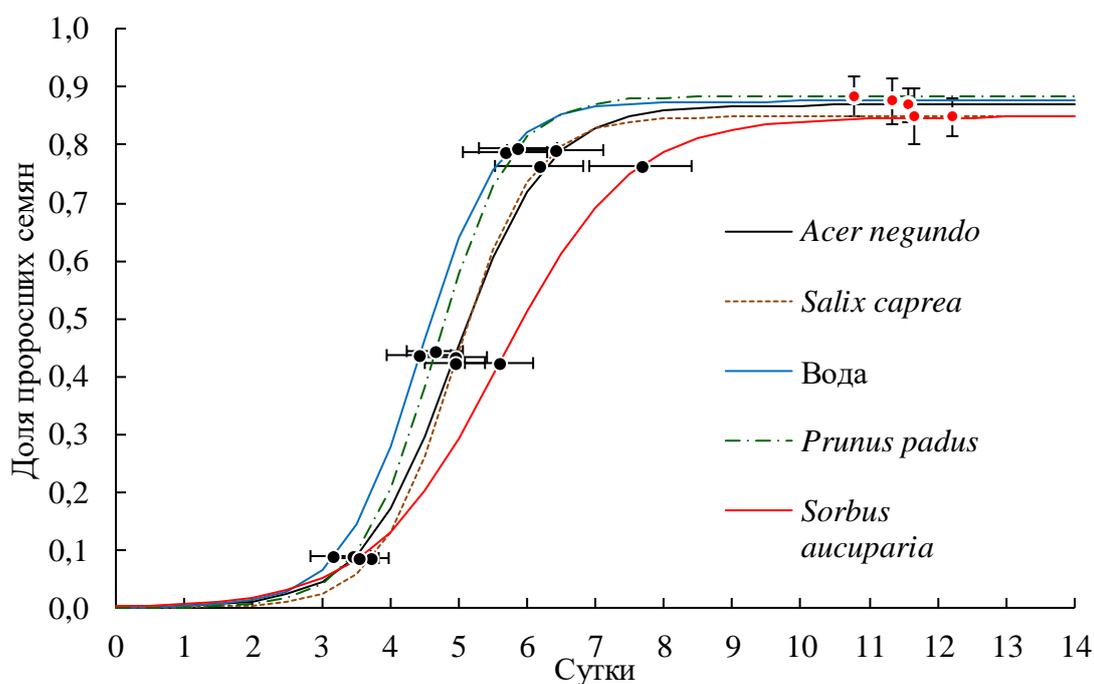


Черные точки – нижние, средние и верхние критические точки; красные точки – точки достижения максимума функции; интервалы – ошибка среднего (SE)

Рисунок 2 – Доля проросших семян при проращивании в чашках Петри на вытяжках из летних листьев растений-доноров (2020 г.)

В экспериментах 2020 г. установлен ингибирующий эффект вытяжек из листьев кустарника *S. aucuparia*. По параметру x_{\max} (сутки достижения максимума проросших семян) быстрее всего прорастали семена на воде (9.3 ± 0.8 сут) и медленнее всего – на вытяжках из *S. aucuparia* (11.1 ± 0.4 сут). По критерию Тьюки значимые различия были только между вариантами «вода» и «*S. aucuparia*» ($P=0.0178$).

В 2021 г. обнаружена задержка достижения максимума проросших семян в варианте с *J. mandshurica* (в среднем 10.7 ± 0.8 сут). На вытяжках из осенних листьев у всех видов наблюдали задержку прорастания в варианте с *J. mandshurica* (значимость фактора «вариант вытяжки» $P < 0.0001$).



Черные точки – нижние, средние и верхние критические точки; красные точки – точки достижения максимума функции; интервалы – ошибка среднего (SE)

Рисунок 3 – Доля проросших семян при проращивании в чашках Петри на вытяжках из осенних листьев растений-доноров (2020 г.)

В 2022 г. вытяжки из летних листьев *H. sosnowskyi* также задерживали прорастание семян. Сутки прорастания 90% семян наступали позднее всего на вытяжках из *H. sosnowskyi*. (8.5 ± 1.7 сут). По критерию Тьюки значимые различия были между вариантом «*H. sosnowskyi*» и всеми остальными вариантами ($P=0.0002$).

Гипотеза об ингибирующем влиянии вытяжек из листьев *A. negundo* на прорастание семян подтверждена частично. Установлено только слабое влияние этих вытяжек на прорастание семян растений-реципиентов.

Если сравнивать воздействие вытяжек листьев и семян *A. negundo* только с водой, то можно получить статистическое подтверждение замедления прорастания. Однако аллелопатическая активность водных вытяжек из листьев *A. negundo* была не сильнее, чем у других растений-доноров, включая местные виды деревьев.

4.2 Влияние вытяжек из летних и осенних листьев *Acer negundo* на раннее развитие растений-реципиентов в сравнении с вытяжками из листьев местных растений в рулонных культурах

В экспериментах, выполненных методом рулонных культур, оценивали влияние водных вытяжек из летних (зеленых) и осенних (расцвеченных) листьев *A. negundo* на раннее развитие травянистых растений-реципиентов и самого *A. negundo* в сравнении с вытяжками из листьев местных растений.

Как и в экспериментах с чашками Петри, заметный ингибирующий эффект на раннее развитие растений-реципиентов оказал не *A. negundo*, а местный кустарник *Sorbus aucuparia*. Выживаемость всех растений-реципиентов, кроме *A. negundo*, была самой низкой на вытяжках из листьев *S. aucuparia* ($P < 0.0001$). Длина корня значимо зависела от варианта вытяжки ($P < 0.0001$) для всех видов-реципиентов, кроме самого *A. negundo* ($P = 0.0755$). У каждого вида-реципиента наименьшая длина корня отмечена на вытяжке из листьев *S. aucuparia* ($P < 0.0001$).

В среднем для всех растений-реципиентов вытяжки из листьев *A. negundo* не показали ингибирующей активности как по сравнению с водой, так и по сравнению с вытяжками из листьев аборигенных деревьев. Таким образом, в экспериментах с рулонными культурами предположение, что аллелопатическое воздействие *A. negundo* может быть убедительным объяснением его способности влиять на местные сообщества, не подтвердилось.

Глава 5. ОЦЕНКА АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКОГО ВЛИЯНИЯ ПОЧВ ИЗ СООБЩЕСТВ С ДОМИНИРОВАНИЕМ *ACER NEGUNDO* НА РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ-РЕЦИПИЕНТОВ

5.1 Эксперименты в рулонных культурах с водными суспензиями почв

Оценили аллелопатическое влияние почв из сообществ с доминированием *A. negundo* на развитие растений-реципиентов. Проверяли гипотезу о специфичности обратного воздействия *A. negundo* на почву, которая предполагала, что под воздействием почв из сообществ с доминированием *A. negundo*: снижается прорастание семян растений-реципиентов; снижается выживаемость всходов; снижается масса растений-реципиентов; уменьшается длина надземной части и корней всходов; снижается успешность микоризообразования.

В эксперименте 2021 г. наименьшие выживаемость и длина надземной части отмечены в варианте с дистиллированной водой. Выживаемость была наименьшей

при выращивании на дистиллированной воде, однако эти отличия не значимы ($P=0.2405$). Длина корней была в среднем наименьшей на почве, загрязненной тяжелыми металлами из импактной зоны СУМЗа ($P=0.0035$).

Водные суспензии почв из сообществ с доминированием *A. negundo* в эксперименте 2022 г. не показали значительного влияния на выживаемость всходов растений-реципиентов. В целом, длина надземной части всходов была меньше при выращивании на дистиллированной воде ($P<0.0001$). Ни почвы под *A. negundo*, ни почвы под *J. mandshurica* значительно не влияли на этот показатель. Длина корней была наибольшей в варианте с дистиллированной водой ($P<0.0001$), что отражает большую нагрузку на корни в отсутствие питательных веществ при выращивании на воде в отличие от суспензий почв.

В обоих экспериментах ни выживаемость, ни морфологические параметры растений при развитии на суспензии почв из сообществ с доминированием *A. negundo* не были минимальными, по сравнению с другими вариантами суспензий.

5.2 Вегетационные эксперименты

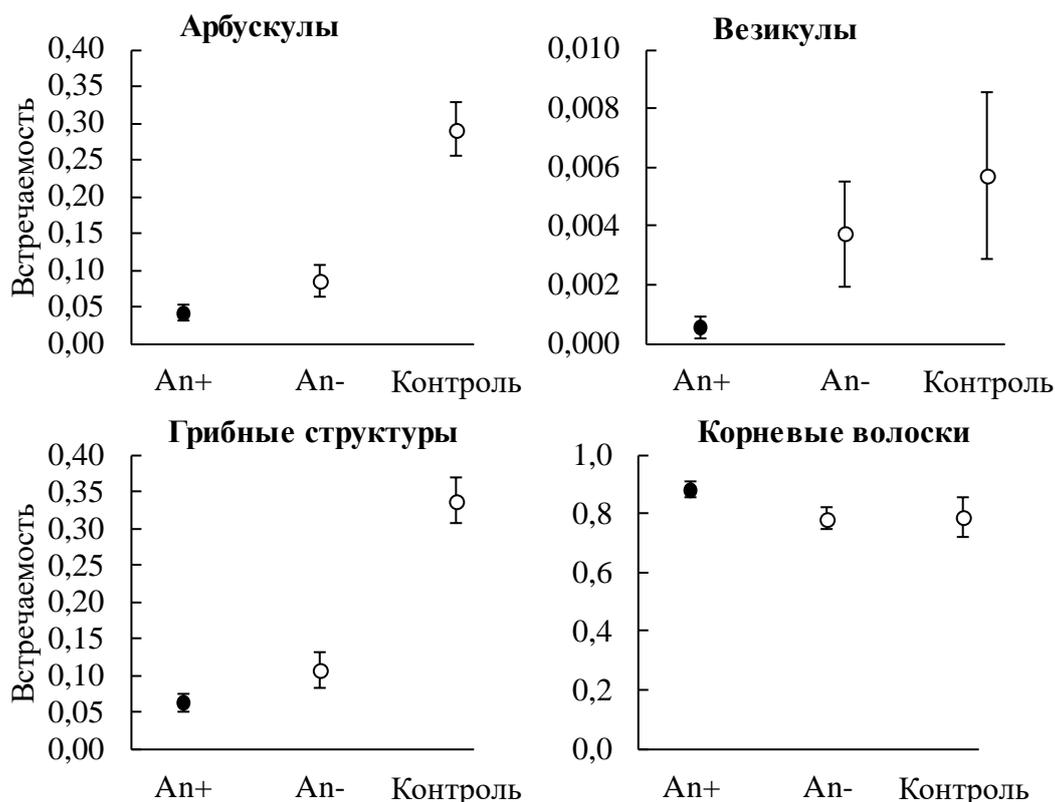
Оценили влияние почв из сообществ с доминированием *A. negundo* в сравнении с почвами из сообществ с доминированием других растений на развитие растений-реципиентов.

В вегетационном эксперименте 2016 г. значимые отклики установлены не для всех характеристик состояния *F. rubra*. Масса всходов *F. rubra* не изменялась в зависимости от доминирования *A. negundo* в месте отбора почвы ($P=0.1867$). Установлено небольшое снижение доли проросших семян на почве из-под *A. negundo* ($P=0.0313$). На почве из сообществ с доминированием *A. negundo* в корнях *F. rubra* уменьшалась встречаемость арбускул ($P=0.0101$) и увеличивалась встречаемость корневых волосков ($P=0.0022$).

В вегетационном эксперименте 2018 г. доля проросших семян на почве из куртин *A. negundo* и в контрольных вариантах не различалась ($P=0.1244$). Масса всходов также не различалась в зависимости от того, выращивались ли они на почвах из-под *A. negundo* или без него ($P=0.8320$). Встречаемость арбускул в корнях *F. rubra* на почвах из местообитаний с *A. negundo* была ниже ($P=0.0339$), а

встречаемость корневых волосков – незначимо, но выше ($P=0.5182$), подтверждая результаты предыдущего вегетационного эксперимента.

Для обобщения проанализировали оценки успешности микоризообразования в объединенном массиве данных за 2 года (Рисунок 4). Выявлено значимое снижение встречаемости всех грибных структур при развитии *F. rubra* в почвах из сообществ с доминированием *A. negundo* (встречаемость всех грибных структур в целом $P=0.0158$, арбускул $P=0.0014$, везикул $P=0.0279$) и повышение встречаемости корневых волосков ($P=0.0286$).



Точка – среднее арифметическое, вертикальные линии – ошибка среднего (SE)

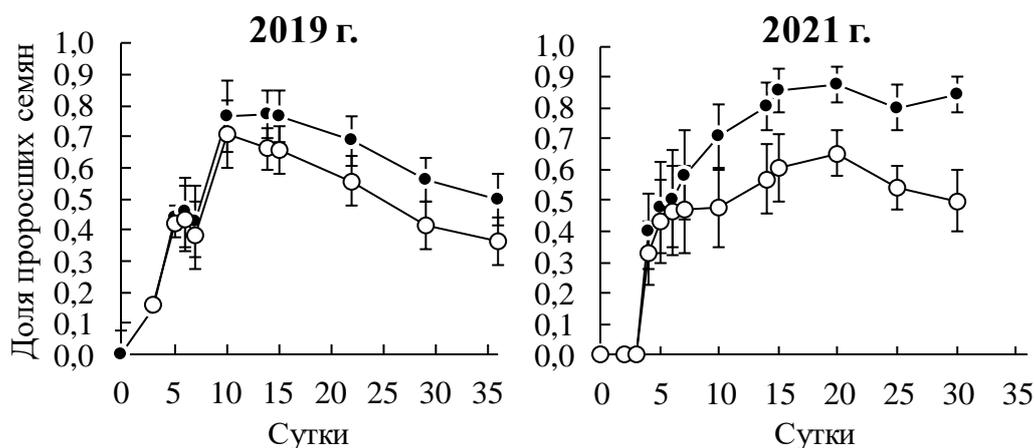
Рисунок 4 – Встречаемость структур арбускулярной микоризы у *Festuca rubra* при выращивании на почвах из местообитаний с *Acer negundo* и без него в вегетационных экспериментах 2016 и 2018 гг.

Глава 6. ОЦЕНКА АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКОГО ВЛИЯНИЯ *ACER NEGUNDO* НА РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ-РЕЦИПИЕНТОВ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ

В полевом эксперименте проверяли гипотезы о снижении доли проросших семян и выживаемости растений-реципиентов в сообществах с доминированием *A. negundo* по сравнению с сообществами с доминированием других деревьев.

В эксперименте 2019 г. выявлено, что при доминировании *A. negundo* доли проросших семян ($P=0.0001$) и выживаемость всходов ($P=0.0136$) у *S. alba*, *F. rubra*, *P. sylvestris* и *A. negundo* были выше, по сравнению с сообществами с доминированием других видов деревьев. Эффекты воздействия условий под пологом *A. negundo* на прорастание семян растений-реципиентов были значимыми, хотя и небольшими по амплитуде.

В эксперименте 2021 г. в сообществах с доминированием *A. negundo* доли проросших семян ($P<0.0001$) и выживаемость всходов ($P<0.0001$) у *S. alba*, *F. rubra* и *T. repens* также были выше, по сравнению с контрольными сообществами. В оба года хорошо видна общая закономерность более успешного прорастания семян в сообществах с *A. negundo* (Рисунок 5). Результаты позволяют сделать вывод о более благоприятных условиях для прорастания семян в сообществах с доминированием *A. negundo*, чем на других урбанизированных участках.



Черные точки – местообитания с доминированием *Acer negundo*; белые точки – местообитания с доминированием других видов деревьев; точки – среднее, вертикальные линии – ошибка среднего (SE)

Рисунок 5 – Доля проросших семян *Sinapis alba* и *Festuca rubra* в полевых экспериментах

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследованы аллелопатическая активность листьев *Acer negundo* и почв из сообществ с его доминированием, а также формирование арбускулярной микоризы у растения-реципиента при росте на почвах из-под *A. negundo*. Всего в 2016–2022

гг. проведено: 5 экспериментов в чашках Петри, 4 эксперимента методом рулонных культур, 2 вегетационных и 2 полевых эксперимента.

Не удалось подтвердить предположение, что аллелопатические воздействия *A. negundo* могут быть убедительным объяснением его способности влиять на местные растения и растительные сообщества. Вместе с тем, из механизмов влияния *A. negundo* на почву наиболее вероятны эффекты, сопряженные с изменением активности грибов арбускулярной микоризы или их сообществ.

От многих исследований по оценке аллелопатической активности листовых вытяжек, в том числе, проведенных на *Acer negundo* [Ерёмченко, 2014; Панасенко и др., 2018; Александров, Калашников, 2019; Csiszár, 2009; Csiszár et al., 2013], работа отличается тем, что, наряду с дистиллированной водой, в качестве контролей использовались вытяжки из листьев других видов растений, как местных, так и чужеродных. Использование большого числа видов растений для приготовления листовых вытяжек показало, что использованные в работе методики достаточно чувствительны и позволяют регистрировать отклики растений-реципиентов, которые можно интерпретировать как указание на аллелопатическую активность. Статистически надежно показано снижение выживаемости и изменение морфологических особенностей всходов при развитии растений-реципиентов на одних вытяжках, по сравнению с другими. Также в работе учтены основные принципы приближения аллелопатических исследований к природным условиям: растительный материал не измельчался, листья для приготовления вытяжек отбирались летом и осенью, что позволило учесть сезонную изменчивость аллелопатической активности. Использование широкого спектра подходов – от лабораторных тестов в чашках Петри до полевых экспериментов в природных сообществах – позволило приблизить условия проведения части экспериментов к природным. Представленные в работе данные связывают лабораторные эффекты с полевыми экспериментами, как рекомендовано в методических руководствах по исследованию аллелопатии [Inderjit, Callaway, 2003]. Все эксперименты повторены минимум дважды, большинство – в разные годы; это повысило надежность выводов и в ряде случаев позволило увеличить мощность анализа.

ВЫВОДЫ

1. В экспериментах, выполненных методом проращивания семян в чашках Петри, на листовых вытяжках из летних и осенних листьев *A. negundo* доля проросших семян растений-реципиентов снижалась только при сравнении с дистиллированной водой. Ингибирующее влияние вытяжек из листьев *A. negundo* было не более сильным, чем аналогичное влияние вытяжек из листьев других видов растений. В экспериментах, выполненных методом проращивания семян в рулонных культурах, на листовых вытяжках из летних и осенних листьев *A. negundo* выживаемость растений-реципиентов не снижалась, а длина корней снижалась только по сравнению с дистиллированной водой, но не с вытяжками из листьев других растений.

2. В экспериментах, выполненных методом проращивания семян в рулонных культурах, на суспензиях почв из сообществ с доминированием *A. negundo* ни выживаемость, ни морфологические параметры развития растений-реципиентов не были минимальными, по сравнению с другими вытяжками.

3. В вегетационных экспериментах при выращивании растений-реципиентов в почвах из сообществ с доминированием *A. negundo* доля проросших семян растений-реципиентов и масса проростков, в том числе самого клена ясенелистного, значимо не изменялись.

4. В двух вегетационных экспериментах при выращивании в почвах из сообществ с доминированием *A. negundo* в корнях растения-реципиента *Festuca rubra* установлено снижение частоты встречаемости арбускулярной микоризы (арбускул и везикул), а также повышение частоты формирования на корнях корневых волосков.

5. В полевых экспериментах доля проросших семян и выживаемость растений-реципиентов, в том числе, выживаемость самого клена ясенелистного, были выше в сообществах с доминированием *A. negundo*, по сравнению с контрольными сообществами.

6. Аллелопатическое влияние, обусловленное вымыванием веществ из листьев *A. negundo* и веществами, содержащимися в почвах из-под *A. negundo*, не является компонентом приспособленности, обеспечивающим инвазионный успех клена ясенелистного. Из механизмов влияния *A. negundo* на почву и механизмов

обратных связей *A. negundo* с почвой наиболее вероятны эффекты, сопряженные с изменением активности грибов арбускулярной микоризы или их сообществ.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК при Минобрнауки РФ:

1. Веселкин, Д. В. Затенение и перехват света в зарослях инвазионных видов *Acer negundo* и *Sorbaria sorbifolia* / Д. В. Веселкин, Д. И. Дубровин, **О. С. Рафикова**, Ю. А. Липихина, Н. В. Золотарева, Е. Н. Подгаевская, Л. А. Пустовалова, А. В. Яковлева // Российский журнал биологических инвазий. — 2021. — № 4. — С. 30.
2. Веселкин, Д. В. Богатство и численность проростков из почвенного банка семян в куртинах инвазивного вида *Acer negundo* L. / Д. В. Веселкин, О. А. Киселева, Е. Д. Екшибаров, **О. С. Рафикова**, А. А. Коржиневская // Российский журнал биологических инвазий. — 2018. — Т. 11. — № 1. — С. 18.
3. Веселкин, Д. В. Влияние водных вытяжек из листьев клена ясенелистного и листьев местных видов деревьев на раннее развитие растений / Д. В. Веселкин, **О. С. Рафикова** // Экология. — 2022. — № 2. — С. 1.
4. Веселкин, Д. В. Почва из зарослей инвазивного *Acer negundo* неблагоприятна для образования микоризы у аборигенных трав / Д. В. Веселкин, **О. С. Рафикова**, Е. Д. Екшибаров // Журнал общей биологии. — 2019. — Т. 80. — №3. — С. 214.
5. Дубровин, Д. И. Влажность почвы в урбанизированных местообитаниях с доминированием чужеродного *Acer negundo* / Д. И. Дубровин, **О. С. Рафикова**, Д. В. Веселкин // Экология. — 2022. — № 5. — С. 334.
6. **Rafikova, O. S.** Leaf water extracts from invasive *Acer negundo* do not inhibit seed germination more than leaf extracts from native species / O. S. Rafikova, D. V. Veselkin // Management of Biological Invasions. — 2022. — V. 13. — №. 4. — P. 705.

В других научных изданиях:

7. Rafikova, O., Kiseleva, O., Veselkin, D. Seed germination of native plants in soil transformed by invasive plants *Acer negundo* and *Heracleum sosnowskyi* / O.

Rafikova, O. Kiseleva, D. Veselkin // E3S Web of Conferences. EDP Sciences. — 2020. — V. 176. — P. 03002.

8. Дубровин, Д. И., Рафикова, О. С., Веселкин, Д. В. Влажность почвы в урбанизированных сообществах с доминированием инвазивного *Acer negundo* / Д. И. Дубровин, О. С. Рафикова, Д. В. Веселкин // Проблемы антропогенной трансформации природной среды. Материалы международной конференции, 14—15 ноября 2019 г.— Пермь, 2019. — С. 14.

9. Рафикова О.С. Влияние инвазивного *Acer negundo* L. на всхожесть травянистых растений в полевых экспериментах / О. С. Рафикова // Материалы V (XIII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт—Петербурге, 25—29 апреля 2022 г. — СПб : БИН РАН, 2022. — С. 82.

10. Рафикова, О. С. Водные вытяжки из листьев инвазивного *Acer negundo* не подавляют прорастание семян больше, чем вытяжки из листьев местных видов / О. С. Рафикова // Экология : факты, гипотезы, модели. Материалы конференции молодых ученых, 12—15 апреля 2021 г. — Екатеринбург : ООО Универсальная Типография «Альфа Принт», 2021. — С. 135.

11. Рафикова, О. С. Всхожесть местных растений не подавляется в почвах из зарослей инвазивного *Acer negundo* // Экология и эволюция : новые горизонты. Материалы Международного симпозиума, 1—5 апреля 2019 г. — Екатеринбург : Гуманитарный университет, 2019. — С. 592.

12. Рафикова, О. С. Выживаемость проростков местных растений под пологом инвазивного *Acer negundo* в полевом эксперименте / О. С. Рафикова // Экология : факты, гипотезы, модели. Материалы конференции молодых ученых, 18—22 апреля 2022 г. — Екатеринбург: Альфа Принт, 2022а. — 181 с.

13. Рафикова, О. С., Веселкин, Д. В. Проверка гипотезы об аллелопатической активности *Acer negundo* в экспериментах разного дизайна / О. С. Рафикова, Д. В. Веселкин // Материалы XI Всероссийской научной конференции с международным участием «Биологическая рекультивация и мониторинг нарушенных земель», 12—16 сентября 2022 г. — Сатка : Издательство «Принтотоника», 2022. — С. 181.

14. Рафикова, О. С., Дубровин, Д. И. Всхожесть семян местных растений в зарослях инвазивного *Acer negundo* не подавляется / О. С. Рафикова, Д. И.

Дубровин // Проблемы антропогенной трансформации природной среды. Материалы международной конференции, 14—15 ноября 2019 г. — Пермь, 2019. — С. 21.

15. Рафикова, О. С., Екшибаров, Е. Д. Plant—soil feedback у инвазивного борщевика *Heracleum sosnowskyi* / О. С. Рафикова, Е. Д. Екшибаров // Экология : факты, гипотезы, модели. Материалы конференции молодых ученых, 10—13 апреля 2018 г. — Екатеринбург : «Резкшен», 2018.— С. 124.

16. Рафикова, О. С., Екшибаров, Е. Д. Развитие *Festuca rubra* L. при выращивании на почве из куртин инвазивного *Acer negundo* L. / О. С. Рафикова, Е. Д. Екшибаров // Экология : факты, гипотезы, модели. Материалы конференции молодых ученых, 27—31 марта 2017 г. — Екатеринбург : ИД «ЛИСИЦА», 2017. — С. 102.

Подписано в печать 04.08.2023

Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс»

Формат 60x84/16. Объем 1 авт. л.

Тираж 100 экз. Заказ №

Отпечатано в копировальном центре «Университетский»

620063, г. Екатеринбург, пер. Университетский, д. 3

Тел: 8 (343) 257 90 50