

ЭФФЕКТ СОМКНУТОСТИ КРОН ИНВАЗИВНОГО *ACER NEGUNDO* L. НА ПЛОТНОСТЬ ВИДОВ И ОБИЛИЕ ТРАВ В УРБАНИЗИРОВАННЫХ СООБЩЕСТВАХ

Введение

Урбанизированные сообщества подвержены биологическим инвазиям – внедрению чужеродных видов. Внедряясь в такие сообщества, инвазивные виды нередко оказываются более конкурентоспособными, чем представители аборигенной флоры. Одним из результатов внедрения инвазивных видов может быть снижение биоразнообразия посредством широкого спектра механизмов инвазивности.

Фитоинвазии древесно-кустарниковых видов часто приводят к повышенному затенению напочвенного покрова [Reinhart et al., 2006; Cusack, McCleery, 2014; Bravo-Monasterio et al., 2016]. В зарослях *A. negundo* также может наблюдаться повышенная сомкнутость кроны [Bottollier-Curtet et al., 2012]. С другой стороны, повышенная сомкнутость кроны аборигенных деревьев может выступать барьером для инвазии некоторых видов [Huebner, 2010].

Инвазия североамериканского клена *Acer negundo* L. на среднем Урале сопровождается снижением разнообразия трав [Veselkin, Dubrovina, 2019]. Установлено, что в урбанизированных сообществах с доминированием *A. negundo* наблюдается немного более высокая относительная влажность почвы [Дубровин и др., 2019]. Аналогичные эффекты наблюдаются в отношении некоторых других инвазивных видов растений [Kuebbing et al., 2014]. Некоторые виды клена создают повышенную сомкнутость кроны в процессе инвазии, трансформируя растительный покров за счет сильного затенения [Schuster, Reich, 2018; Reinhart et al., 2006].

Мы предположили, что одним из факторов инвазивности *A. negundo* может выступать повышенная сомкнутость кроны. Целью работы было оценить эффект сомкнутости кроны инвазивного *A. negundo* на плотность видов и обилие трав в урбанизированных сообществах. Мы проверяли гипотезу, что сомкнутость кроны в сообществах с доминированием *A. negundo* оказывает более сильный эффект на снижение плотности видов и обилия трав, чем в сообществах с доминированием других видов деревьев.

Материалы и методы. Пробные площади (ПП)

Исследование проведено в 2017–2019 гг. В г. Екатеринбурге, пос. Кольцово и г. Арамилы были заложены 12 пар ПП 20 × 20 м. 12 ПП были заложены в сообществах с доминированием *A. negundo* (An+). К каждой ПП An+ была подобрана парная ПП с доминированием другого вида дерева (An–; виды: *Ulmus laevis* Pall., *Pinus sylvestris* L., *Malus baccata* (L.) Borkh., *Padus avium* Mill., *Salix alba* L., *Salix fragilis* L., *Tilia cordata* Mill., *Sorbus aucuparia* L.). На каждой ПП было выполнено геоботаническое описание. Оценивали число видов трав, их обилие в процентах проективного покрытия.

Съемка кроны

На каждой ПП цифровым фотоаппаратом Lumix DMC-FP2 (ПЗС-датчик – 1/2.5"/10.3 млн пикселей/первичный цветовой фильтр; разрешение фото – 3648 × 2736 пикселей) в середине июля, точнее – раз в сезон, выполнялось по 10 цветных снимков вертикально вверх (с высоты 0.8–1.2 м). Общая выборка составила 720 снимков.

Подготовка снимков к анализу

Подготовка снимков проведена в программе Adobe Photoshop 11.0 (Adobe System Inc., 2008). Каждое изображение конвертировалось в бинарное таким образом, чтобы черные пиксели соответствовали кронам, стволам деревьев и другим естественным преградам солнечному свету. Белые пиксели соответствовали открытому небу. Пример исходного фото и фото, готового к анализу сомкнутости кроны, показан на рисунке 1.



Рис. 1. Фотографии крон до обработки в Adobe Photoshop (а) и обработанное бинарное изображение (б).

Анализ сомкнутости крон

Произведен в программе Matlab R2018b (9.5.0.944444, The MathWorks Inc., 2018) с помощью оригинальной программы:

```

dirlist = dir('Путь к файлам\*.jpg');
for k = 1:length(dirlist);
fname = dirlist(k).name;
[path,name,ext] = fileparts(fname);
a = imread(fullfile('Путь к файлам\', fname));
w = 255;
b = 0;
Somk = length(find(a<=b))/(length(find(a>=w))+length(find(a<=b)));
table(k,2) = Somk
alternative{ 1,1 } = 'Somk'
alternative{ 2,1 } = 'fname'
alternative{ 1,k+1 } = Somk
alternative{ 2,k+1 } = fname
end

```

Программа возвращала значения сомкнутости крон, выраженные в отношении числа черных пикселей к общему числу пикселей на изображении. Значения сомкнутости крон усредняли для каждой ПП. Для использования полученных средних значений сомкнутости крон в дисперсионном анализе их подвергли арксинус-трансформации.

Анализ данных

Для сравнения сомкнутости крон в сообществах A_{n+} и A_{n-} применяли однофакторный ANOVA: зависимая переменная – значение сомкнутости крон, предиктор – вариант сообщества (A_{n+} и A_{n-}). Для оценки связи сомкнутости крон с плотностью и обилием трав использовали общие линейные модели (GLM): зависимая переменная – число или обилие видов на ПП; категориальный предиктор – вариант сообщества (A_{n+} и A_{n-}), непрерывный предиктор – сомкнутость крон. Для выявления направления действия эффекта использовали коэффициент корреляции Пирсона. ANOVA и корреляционный анализ выполнены в программе STATISTICA (10.0.228.2, Statsoft Inc., 2010), GLM – в программе JMP Pro (13.2.1, SAS Institute Inc., 2016).

Результаты

Установлено, что в сообществах A_{n+} наблюдается более высокая сомкнутость крон, чем в сообществах A_{n-} (рис. 2). Т.е., в выбранных сообществах инвазивный *Acer negundo* формирует более сомкнутый полог, чем другие виды деревьев.

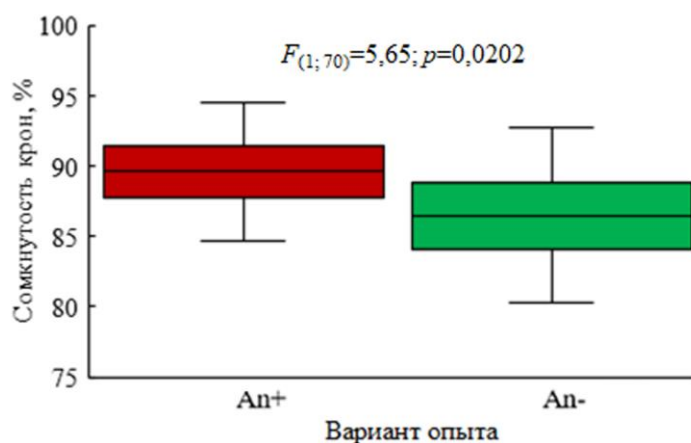


Рис. 2. Сомкнутость крон (среднее, \pm SD, \pm SE) в сообществах с доминированием *Acer negundo* (An+) и доминированием других видов деревьев (An-). Показано значение критерия Фишера (F) и уровень значимости (p).

Эффекты сомкнутости крон на плотность и обилие видов показаны на рисунке 3 и в таблице. Найдена отрицательная связь между числом видов трав и сомкнутостью крон, и при

оценке эффектов с помощью коэффициента корреляции Пирсона она незначима ни в варианте An+, ни в варианте An- (см. рис. 3). При использовании более мощного инструмента анализа – GLM, мы видим, что фактор «сомкнутость крон» значимо влияет на число видов в общей выборке, как и фактор «вариант», а взаимодействие этих факторов незначимо (см. табл.). Снижение видового богатства трав с ростом сомкнутости крон для сообществ An+ и An- имеет одинаковый тренд, при этом линия аппроксимации числа видов трав в сообществах An+ проходит ниже (см. рис. 3а). Таким образом, эффект сомкнутости крон на плотность

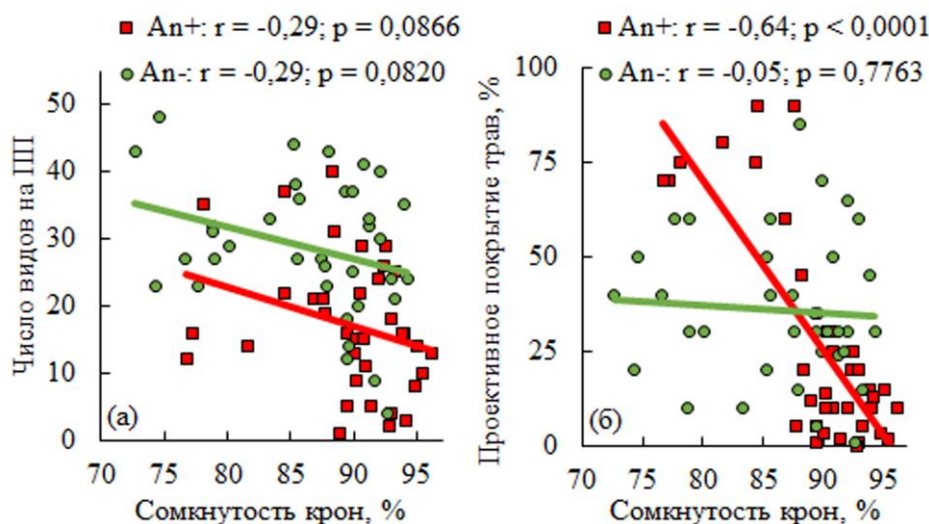


Рис. 3. Связь числа видов (а) и проективного покрытия трав (б) с сомкнутостью крон в сообществах с доминированием *Acer negundo* (An+) и доминированием других видов деревьев (An-). Показаны линейные аппроксимации, коэффициенты корреляции (r) и уровни значимости (p).

Таблица

Результаты GLM (FDR-скорректированные p -уровни значимости), оценивающие эффекты варианта сообщества (категориальный предиктор – An+ и An-) и сомкнутости крон (непрерывный предиктор) на число и обилие видов травянистых растений

Переменная	Объясняемая характеристика	
	Число видов	Обилие
[Вариант]	0.0002*	0.7042
[Сомкнутость крон]	0.0128*	<0.0001*
[Вариант*Сомкнутость крон]	0.8289	<0.0001*
R^2	0.1438	0.2088

видов трав выявлен, но он действует как в сообществах с доминированием *A. negundo*, так и в сообществах с доминированием других видов деревьев, а основной причиной снижения числа видов напочвенного покрова в зарослях клена выступает какой-то другой дополнительный фактор или комплекс факторов.

В разных вариантах эксперимента сомкнутость крон по-разному влияла на изменение проективного покрытия трав (см. рис. 3б; табл.). Для сообществ $Ap-$ значимый эффект сомкнутости крон на общее проективное покрытие трав не установлен. Обилие трав в сообществах $Ap+$ было сильно отрицательно связано с сомкнутостью крон. Однако, устойчивость этой связи необходимо проверить на большем объеме материала, т.к. мала выборка сообществ $Ap+$ с низкой сомкнутостью крон.

Обсуждение. В сообществах с доминированием *Acer negundo* наблюдается более высокая сомкнутость крон, чем в сообществах с доминированием других видов деревьев, что согласуется с опубликованными данными [Bottollier-Curtet et al., 2012]. Повышенная сомкнутость крон неоднократно регистрировалась в сообществах с другими инвазивными видами [Cusack, McCleery, 2014; Bravo-Monasterio et al., 2016], и, в частности, была отмечена в сообществах с доминированием других видов клена – *A. platanoides* L. [Reinhart et al., 2006] и *A. ginnala* Maxim. [Schuster, Reich, 2018] в их вторичном ареале. Возможной причиной более высокой сомкнутости крон под пологом *A. negundo* может быть низкая повреждаемость его листьев фитофагами [Veselkin et al., 2019].

Повышенная сомкнутость крон может быть фактором инвазивности, т.к. снижает доступность света для нижних ярусов [Gioria, Osborne, 2014]. В нашем случае, инвазия *A. negundo*, которая сопровождается снижением α -разнообразия в урбанизированных ландшафтах Среднего Урала [Veselkin, Dubrovin, 2019], в какой-то степени происходит за счет повышенной сомкнутости крон. По-видимому, снижение числа видов трав в сообществах с доминированием *A. negundo* обусловлено также другими дополнительными факторами (аллелопатией [Веселкин и др., 2018; 2019]; изменением содержания элементов минерального питания в почве; давлением всходов и др.) и требует проведения дополнительных исследований.

Связь сомкнутости крон и проективного покрытия трав в сообществах с доминированием *A. negundo* нами установлена: под пологом клена наблюдается снижение обилия трав, а в сообществах с доминированием других видов деревьев оно не зависит от сомкнутости. Таким образом, высокая сомкнутость крон в сообществах с доминированием инвазивного *A. negundo* может выступать фактором снижения обилия травянистых растений. Похожие результаты были получены в исследовании другого клена – *A. ginnala* [Schuster, Reich, 2018], – сомкнутость крон которого не влияла на число видов трав и влияла на их обилие.

Заключение. Наша рабочая гипотеза частично опровергнута и частично требует дополнительной проверки. Растущая сомкнутость крон в сообществах с доминированием клена ясенелистного влияет на число видов трав не сильнее, чем в сообществах с доминированием других видов деревьев. Следовательно, прямое негативное воздействие сомкнутости крон на число видов трав под пологом клена маловероятно. Среди других возможных механизмов инвазивности *Acer negundo*, оказывающих воздействие на видовое богатство сообществ, можно назвать аллелопатические воздействия, изменение физико-химических свойств почвы, а также давление молодых особей клена в нижних ярусах.

Мы показали, что рост сомкнутости крон в сообществах с доминированием инвазивного *Acer negundo* может сопровождаться специфическим отрицательным эффектом для общего проективного покрытия трав. Это свидетельствует об определенной средопреобразующей роли полога клена в формировании структуры травянистого яруса урбанизированных сообществ. Наша работа не исключает, что выявленные эффекты могут флуктуировать во времени, поэтому необходимо убедиться в устойчивости результатов путем проведения аналогичной работы в более широком диапазоне сомкнутостей крон.

Благодарности. Авторы выражают признательность д.б.н. Д.В. Веселкину (ИЭРиЖ УрО РАН) за помощь в анализе и интерпретации данных; асп. О.С. Рафиковой (ИЭРиЖ УрО РАН) за помощь в выполнении полевого этапа исследований.

Работа выполнена в рамках темы госзадания Института экологии растений и животных УрО РАН АААА-А19-119031890084-6; обобщающий анализ выполнен в рамках выполнения проекта РФФИ № 20-44-660013.

Литература

Веселкин Д.В., Киселева О.А., Екишбаров Е.Д., Рафикова О.С., Коржиневская А.А. Богатство и численность проростков из почвенного банка семян в куртинах инвазивного вида *Acer negundo* L. // РЖБИ. 2018. № 1. С. 18–25. DOI: 10.1134/S2075111718020133

Веселкин Д.В., Рафикова О.С., Екишбаров Е.Д. Почва из зарослей инвазивного *Acer negundo* неблагоприятна для образования микоризы у аборигенных трав // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80. № 3. С. 214–225. DOI: 10.1134/S0044459619030084

Дубровин Д.И., Рафикова О.С., Веселкин Д.В. Влажность почвы в урбанизированных сообществах с доминированием инвазивного *Acer negundo* L. // Проблемы антропогенной трансформации природной среды. Мат-лы междунар. конф. (14–15 ноября 2019 г.) Перм. гос. нац. исслед. ун-т. Пермь, 2019. С. 14–16.

Bottollier-Curtet M., Charcosset J.Y., Poly F., Planty-Tabacchi A., Tabacchi E. Light interception principally drives the understory response to boxelder invasion in riparian forests // Biol. Invasions. 2012. V. 14. P. 1445–1458. DOI: 10.1007/s10530-011-0170-0

Bravo-Monasterio P., Pauchard A., Fajardo A. *Pinus contorta* invasion into treeless steppe reduces species richness and alters species traits of the local community // Biol. Invasions. 2016. V. 18. P. 1883–1894. DOI: 10.1007/s10530-016-1131-4.

Cusack D.F., McCleery T.L. Patterns in understory woody diversity and soil nitrogen across native- and non-native-urban tropical forests // Forest Ecology and Management. 2014. № 318 P. 34–43. DOI: 10.1016/j.foreco.2013.12.036

Gioria, M., Osborne, B.A. Resource competition in plant invasions: Emerging patterns and research needs // Front. Plant Sci. 2014. V. 5. № 501. DOI: 10.3389/fpls.2014.00501

Huebner C.D. Spread of an invasive grass in closed-canopy deciduous forests across local and regional environmental gradients // Biol. Invasions. 2010. V. 12. P. 2081–2089. DOI: 10.1007/s10530-009-9610-5

Kuebbing S.E., Classen A.T., Simberloff D. Two co-occurring invasive woody shrubs alter soil properties and promote subdominant invasive species // J. Appl. Ecol. 2014. V. 51. № 1. P. 124–133. DOI: 10.1111/1365-2664.12161

Reinhart K., Gurnee J., Tirado R., Callaway R. Invasion through quantitative effects: intense shade drives native decline and invasive success // Ecological Applications. 2006. V. 16. P. 1821–1831. DOI: 10.1890/1051-0761(2006)016[1821:ITQEIS]2.0.CO;2

Schuster M.J., Reich P.B. Amur maple (*Acer ginnala*): an emerging invasive plant in North America // Biol. Invasions. 2018. V. 20. P. 2997–3007. DOI: 10.1007/s10530-018-1754-8

Veselkin D.V., Dubrovин D.I. Diversity of the grass layer of urbanized communities dominated by invasive *Acer negundo* // Rus. J. Ecol. 2019. V. 50. No 5. P. 413–421. DOI: 10.1134/S1067413619050114

Veselkin D.V., Kuyantseva N.B., Chashchina O.E., Mumber A.G., Zamshina G.A., Molchanova D.A. Levels of leaf damage by phyllophages in invasive *Acer negundo* and native *Betula pendula* and *Salix caprea* // Rus. J. Ecol. 2019. Vol. 50. № 6. P. 511–516. DOI: 10.1134/S1067413619060134