

ГЕОБОТАНИКА

УДК [58.072:581.52]:551.217.2(571.66)

ТРАНСФОРМАЦИЯ МИКРОМЕСТООБИТАНИЙ ПИОНЕРНЫМИ РАСТЕНИЯМИ НА ВУЛКАНИЧЕСКОМ СУБСТРАТЕ

© Е. В. Сандалова^{1,2}, К. А. Арапов^{1,3}, А. В. Ревунова¹, И. В. Дроздова¹, И. Б. Калимова¹,
А. И. Беляева¹, Н. С. Николаев¹, В. А. Хомякова^{1,4}, А. П. Кораблёв¹
E. V. Sandalova^{1,2}, K. A. Arapov^{1,3}, A. V. Revunova¹, I. V. Drozdova¹, I. B. Kalimova¹,
A. I. Belyaeva¹, N. S. Nikolaev^{1,3}, V. A. Khomiakova^{1,4}, A. P. Korablev¹

Amelioration of microhabitats by pioneer plants on volcanic substrate

¹ ФГБУН Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, лаборатория общей геоботаники
197376, Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2, Лутера В.
Тел.: +7 (812) 372-54-43, e-mail: akorablev@binran.ru

² ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова»,
кафедра экологии и географии растений

119991, Россия, г. Москва, Ленинские горы, д. 1. Тел.: +7 (495) 939-43-10, e-mail: cataphyll@list.ru

³ ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет», кафедра геоботаники и экологии растений
199034, Россия, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7–9.

Тел.: +7 (812) 328-14-72, e-mail: voldemartmochalkin@yandex.ru

⁴ ФГБУ «Арктический и антарктический научно-исследовательский институт»

199397 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Беринга, д. 38. Тел.: +7 (812) 337-31-23, e-mail: curcuma162@gmail.com

Аннотация. Рассмотрено влияние пионерных видов растений на микроклиматические характеристики и физико-химические свойства корнеобитаемого слоя примитивных почв в первичной сукцессии. Полевые исследования проведены на плато Толбачинский дол (п-ов Камчатка), на шлаковом поле извержения 1975–1976 гг. на высоте 700 м над ур. м. Характеристики почв были оценены в куртинах трёх пионерных видов, представленных многолетними травами: длиннокорневищная рыхлодерновинная трава *Leymus ajanensis* (Poaceae) и две плотнодерновинные стержнекорневые травы с многоглавым каудексом, характеризующиеся подушковидной формой роста – *Smelowskia parryoides* (Brassicaceae) и *Saxifraga bronchialis* subsp. *funstonii* (Saxifragaceae). Для оценки степени улучшения свойств ювенильного субстрата растениями мы проанализировали биомассу и таксономическое разнообразие грибов в исследуемых грунтах. Результаты показали, что только *L. ajanensis* значительно изменяет микроклиматические условия корнеобитаемого слоя почвы, слегка снижая суточную амплитуду температур. Исследованные пионерные растения не изменяют влажность и влагоёмкость субстрата. Подушковидные формы роста заметно модифицируют физико-химические свойства примитивных почв, стабилизируя мелкозём и увеличивая содержание органического вещества и доступных форм макроэлементов. Однако эти изменения не приводят к увеличению обилия и таксономического разнообразия почвенных грибов в куртинах растений, по сравнению с открытыми местообитаниями. Среди исследованных растений быстрорастущая *S. parryoides* оказывает наиболее сильное влияние на свойства почвы и способствует снижению таксономического разнообразия грибов.

Ключевые слова: преобразование среды растениями, пионерные растения, первичная сукцессия, примитивные почвы, микроклимат, *Leymus ajanensis*, *Smelowskia parryoides*, *Saxifraga bronchialis* subsp. *funstonii*, микромицеты, грибные сообщества.

Abstract. The influence of pioneer plant species on the microclimatic characteristics and physicochemical properties of the root-inhabited layer of primitive soils during primary succession was examined. Field studies were conducted on the Tolbachinsky Dol Plateau (Kamchatka) in a scoria field formed during the 1975–1976 eruption, at an elevation of 700 m above sea level. Soil characteristics were examined within clumps of three pioneer plant species – perennial grasses colonizing the primary substrate. These included one loosely-turfing, long-rhizomatous grass, *Leymus ajanensis* (Poaceae), and two densely-turfing, taprooted cushion grasses with a multibranching caudex: *Smelowskia parryoides* (Brassicaceae) and *Saxifraga bronchialis* subsp. *funstonii* (Saxifragaceae). To evaluate

the degree of amelioration of the primary substrate by plants, we analyzed the biomass and taxonomic diversity of fungi in the studied soils. The results showed that only *L. ajanensis* significantly altered the microclimatic conditions of the root-inhabited substrate layer, slightly reducing the diurnal amplitudes of soil temperature. The pioneer plants studied did not affect the moisture content or water-holding capacity of the substrate. Cushion plants substantially modified the physicochemical properties of primitive soils by stabilizing fine earth and increasing the content of organic matter and available forms of macronutrients. However, these changes did not lead to an increase in the biomass and taxonomic diversity of soil fungi within plant clumps compared to open habitats. Among the plants studied, the fast-growing *S. parryoides* impacted greatly on soil properties and contributed to a reduction in the taxonomic diversity of fungi.

Keywords: amelioration, pioneer plants, primary succession, Vitric Andosols, microclimate, *Leymus ajanensis*, *Smeilowskia parryoides*, *Saxifraga bronchialis* subsp. *funstonii*, micromycetes, soil fungal communities.

DOI: 10.22281/2686-9713-2025-2-46-62

Введение

Изменение среды обитания растениями является основополагающим аспектом первичной сукцессии. Растения влияют на микроклимат (Beugnon et al., 2024; Cutler, 2011), плодородие почвы (Walker et al., 2003) и общую траекторию развития экосистемы (Walker, Moral, 2003). Изменяя физическую среду, ранние колонисты «прокладывают путь» для последующих видов, способствуя гетерогенности и стабильности экосистемы (Connell, Slatyer, 1977). Растения изменяют микробные сообщества, что приводит к альтернативным сукцессионным траекториям в экосистемах (Duhamel et al., 2019). Эти изменения особенно существенны в корнеобитаемом горизонте почв и могут значительно влиять на круговорот питательных веществ и разнообразие видов (Chen et al., 2019). Пионерные растения выступают бенефакторами (эффект растения-«няни») для других видов растений и животных, менее адаптированных к существованию в неблагоприятной среде (Filazzola, Lortie, 2014; Liczner, Lortie, 2014). Таким образом, колонизация растениями первичных и нарушенных местообитаний приводит к каскадному эффекту в биогеоценозе, который выражается в трансформации микроклиматических и почвенных условий экотопа, изменению сообществ живых организмов и увеличению биологического разнообразия и стабильности экосистемы. Выявление этих механизмов имеет решающее значение как для понимания естественных сукцессионных процессов, так и для улучшения методов восстановления нарушенных территорий (Walker, Del Moral, 2009).

Данные мета-анализа показывают, что в наземных экосистемах, как правило, бенефакторами являются кустарники (Gómez-Aparicio, 2009; Filazzola, Lortie, 2014). При этом в отдельных специфических условиях, в частности, в высокогорьях, функцию «нянь» могут выполнять растения и других жизненных форм, например, подушковидные (Arredondo-Núñez et al., 2009). Корневые экссудаты и разлагающиеся отмершие части растений благоприятствуют формированию специфических микробных сообществ в ризосфере. Исследования, проведённые в основном в аридных и полуаридных условиях, показывают, что растения-«няни» способствуют развитию особых почвенных микробных сообществ, характеризующихся более высоким микробным обилием и активностью микроорганизмов, доминированием конкурентных бактерий и более разнообразными микоризными сетями, по сравнению с сосуществующими растениями и с открытыми местообитаниями (Rodríguez-Echeverría et al., 2016). В свою очередь, формируемая растениями ризосфера, сложная микросреда вокруг корней растений, имеет решающее значение для их роста. В ней обитают разнообразные микробные сообщества, состоящие из бактерий, грибов, эукариот и архей, которые преобразуют необходимые питательные вещества в доступные формы, улучшая рост растений и повышая их устойчивость к стрессовым факторам (Hakim et al., 2021).

Вновь возникшие вулканические экотопы, такие как отложения пепла, тефры и лавы, характеризуются отсутствием почвенного органического вещества и критически низким содержанием доступных элементов минерального питания, что существенно ограничивает темпы первичной сукцессии (Crisafulli et al., 2015; Korablev et al., 2018). Хотя роль растений

и микробных сообществ в первичной сукцессии становится всё более понятной, остаются пробелы в знаниях относительно механизмов преобразования материнской породы разными видами и жизненными формами растений и влиянии этого процесса на структуру сообществ почвенных микроорганизмов.

Цель данной работы – установление степени трансформации абиотических условий первичного вулканогенного экотопа пионерными видами растений и оценка их влияния на разнообразие грибов в корнеобитаемом горизонте формирующихся примитивных почв. Мы выдвинули следующие гипотезы.

1) Пионерные растения изменяют микроклимат корнеобитаемого горизонта грунтов, снижая варьирование температуры и влажности по сравнению с незаселённым субстратом (контролем). При этом более эффективны подушковидные формы роста.

2) Пионерные растения способствуют стабилизации и закреплению грунта, что увеличивает долю мелкодисперсного материала в корнеобитаемом слое по сравнению с контролем.

3) Пионерные растения являются источником органического вещества и макроэлементов, накапливающихся в примитивных почвах. Содержание этих веществ в почвах под пологом растений выше, чем в контроле.

4) Пионерные растения увеличивают обилие и видовое богатство грибных сообществ; эти показатели в корнеобитаемом горизонте под растениями выше, чем в контроле.

Мы проверили выдвинутые гипотезы на примере модельных видов пионерных растений, произрастающих в естественных условиях на рыхлом вулканическом субстрате (тефре), возраст которого составляет 48 лет.

Материалы и методы

Район исследования. Исследования проведены на территории вулканического плато Толбачинский дол, входящего в Ключевскую группу вулканов, п-ов Камчатка (55.72621° N, 160.22220° E). Плато расположено примерно на высотах от 200 до 1800 м над ур. м. Оно сформировано лавовыми потоками и отложениями тефры от многочисленных извержений преимущественно голоценового возраста (Churikova et al., 2015). Поскольку на Толбачинском доле почвы подвержены постоянному поступлению пирокластики, почвообразование имеет синлитогенный характер (Bilaya et al., 2022). Эти слаборазвитые почвы на свежих вулканических выбросах по классификации почв России (Vitric Andosols; Shishov, 2004) относятся к типу слоисто-пепловых. Климат умеренно-континентальный; годовая сумма осадков 700 мм.

В 1975–1976 гг. на плато произошло Большое трещинное Толбачинское извержение, в результате которого образовались два лавовых поля и обширная пеплово-шлаковая равнина (Fedosov, 1984). Старые лавовые потоки и пеплово-шлаковые поля прежних извержений в радиусе 6–8 км от эпицентра извержения оказались перекрыты слоем тефры мощностью >15 см. Тефра (вулканический шлак) представляет собой рыхлую породу базальтового состава, выброшенную во время извержения вулкана. Размер отдельных частиц варьирует, в среднем составляет 3 мм. Она легко переносится потоками ветра и воды из-за относительно небольшой плотности пористых частиц. Именно подвижность этого субстрата является в настоящий момент наиболее существенным фактором, тормозящим развитие растительности на территории шлакового поля (Korablev et al., 2024). Район исследования является удачной модельной территорией для изучения развития экосистем и адаптации видов в условиях первичной сукцессии на ювенильном геологическом субстрате.

На плато выражены 3 высотных пояса растительности: лесной (до 800 м), стланиковый (800–1000 м) и горно-тундровый (до 1900 м) (Neshataeva et al., 2014). Обширные территории заняты пионерными и серийными сообществами, находящимися на различных стадиях первичных и вторичных сукцессий (Korablev, Neshataeva, 2016).

Подбор модельных видов. Мы выбрали три модельных вида, исходя из следующих критериев: 1) они должны быть пионерными, то есть способными одними из первых коло-

низировать обнажённый рыхлый субстрат на территории исследования; 2) они должны предположительно иметь возможность преобразовать условия микроместообитания за счёт больших размеров или высокой плотности расположения побегов. Результаты предыдущих исследований и наши собственные наблюдения показали, что этим критериям соответствуют *Leymus ajanensis* (J. J. Vassil.) Tzvelev (*Poaceae*), *Smelowskia parryoides* (Cham.) Polunin (*Brassicaceae*), *Saxifraga bronchialis* subsp. *funstonii* (Small) Hultén (*Saxifragaceae*).

L. ajanensis (далее *Leymus*, рис. 1, а) — длиннокорневищная рыхлодерновинная поликарпическая трава. Это относительно высокое растение, высота вегетативных побегов составляет $33,3 \pm 1,1$ см (здесь и далее приведены средние значения $\pm$ стандартная ошибка среднего). Имеет длинные жёсткие листья и относительно низкую удельную листовую поверхность ($13,6 \pm 0,7$ мм²/мг), что способствует активному накоплению ветоши в его куртине (среднее проективное покрытие ветоши — $42,9 \pm 2,8$ %) и медленному её разложению (Korablev et al., 2024). В данных условиях для него характерна смешанная конкурент-стресс-толерантная экологическая стратегия. Имеет малую плотность расположения побегов в куртине — $2,1 \pm 0,3$ ед./дм². Формирует большие куртины площадью до 4,9 м², а его корневая система эффективно закрепляет грунт и предотвращает эрозию, что приводит к образованию бугров высотой до 80 см. *Leymus* — один из наиболее активных пионеров на плато Толбачинский дол; выступает растением-«няней» для многих других видов растений.

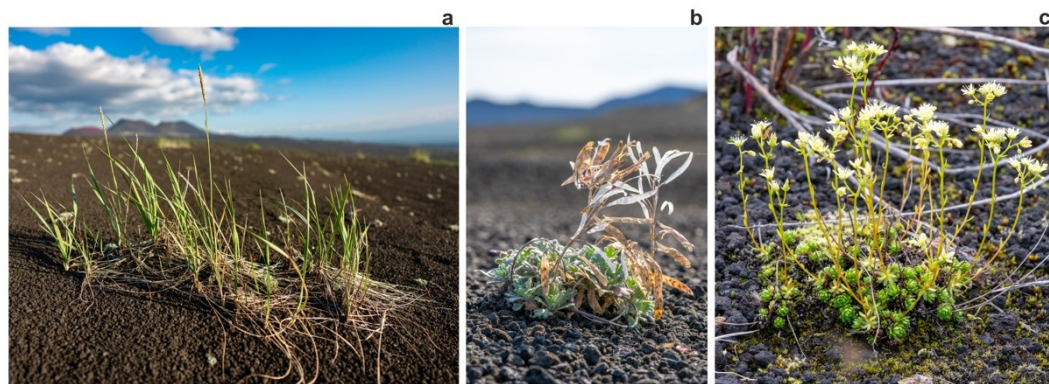


Рис. 1. Модельные пионерные виды, подобранные для проведения данного исследования: *Leymus ajanensis* (а), *Smelowskia parryoides* (b), *Saxifraga bronchialis* subsp. *funstonii* (с).

Fig. 1. Model pioneer species selected for the research: *Leymus ajanensis* (a), *Smelowskia parryoides* (b), *Saxifraga bronchialis* subsp. *funstonii* (c).

S. parryoides (далее *Smelowskia*, рис. 1, b) — длиннокорневищно-стержнекорневая плотнодерновинная поликарпическая трава с многоглавым каудексом. Характеризуется подушковидной формой роста, плотность расположения побегов — $30,2 \pm 0,8$ ед./дм². Это низкое растение, высота вегетативных побегов — $2,3 \pm 0,1$ см, с ажурными мягкими листьями и относительно высокой удельной листовой поверхностью ($17,0 \pm 0,9$ мм²/мг), среднее проективное покрытие ветоши — $9,0 \pm 0,6$ %. Характеризуется стресс-толерант-рудеральной экологической стратегией. *Smelowskia* является самым распространённым пионерным растением на плато. При этом в его куртину очень редко поселяются другие растения, что, вероятно, связано с особенностями его морфологии: подушковидная форма роста, плотное расположение побегов, высокая сомкнутость листьев.

S. bronchialis subsp. *funstonii* (далее *Saxifraga*, рис. 1, c) — стержнекорневая плотнодерновинная поликарпическая трава с многоглавым каудексом. Имеет подушковидную форму роста с очень плотно расположенными побегами; плотность расположения побегов — $97,3 \pm 14,1$ ед./дм². Высота вегетативных побегов $1,0 \pm 0,1$ см, маленькие листья на побегах

скучены в плотную розетку. Листья имеют относительно низкую удельную листовую поверхность $14,7 \pm 0,9 \text{ мм}^2/\text{мг}$, среднее проективное покрытие ветоши $17,1 \pm 2,2 \%$. Характеризуется стресс-толерант-рудеральной экологической стратегией. Это один из часто встречающихся видов на шлаковых полях Толбачинского дола, в куртину к которому могут подсеяться другие растения.

Отбор проб грунта. Исследование проведено в августе 2023 г. на однородной территории шлакового поля, в выровненной его части, на высотах 690–705 м над ур. м. в пределах участка площадью 3,5 га. Мы выбирали особи растений, формирующих одновидовые куртины на отложениях шлака, таким образом, чтобы в пределах как минимум двух метров не росло других видов растений для исключения эффекта взаимодействия корневых систем. Такое расстояние было выбрано на основании данных о максимальном радиусе распространения корневых систем пионерных видов, полученных в ходе нашей работы. Также в исследование мы не включали растения, в которых отмечены муравейники или следы жизнедеятельности животных в целом (ходы муравьев, тропинки, погрызы, помёт). Пробы грунта для выполнения агрохимических анализов отбирали в почвенные бюксы в трёх местах в пределах куртины каждого растения, затем их объединяли в один смешанный образец на каждое растение. Глубина отбора проб – 2–7 см от поверхности. Пробы грунта на исследование грибных сообществ отбирали в стерильные пробирки объёмом 50 мл также в трёх местах с той же глубины. В исследовании участвовало по три биологических повторности на каждый модельный вид. В качестве контроля отбирали пробы грунта с открытого места на расстоянии одного метра от каждого растения вверх по склону, при этом в месте отбора проб контролировали отсутствие корней. Некоторые характеристики изученных куртин приведены в табл. 1.

Характеристика исследованных модельных видов

Таблица 1

Table 1

Characteristics of the studied model species

Вид	Площадь куртины, см ²	Проективное покрытие живых частей, %	Доля ветоши на поверхности, %	Доля голого грунта, %
<i>Smelowskia parryoides</i>	276	90	5	3
	126	85	15	5
	396	80	5	20
<i>Saxifraga bronchialis</i> subsp. <i>funstonii</i>	254	98	2	0
	1186	60	40	10
	552	95	5	0
<i>Leymus ajanensis</i>	15919	75	50	20
	5275	80	40	15
	7143	80	65	30

Почвенные анализы. Лабораторные анализы выполняли в БИН РАН. В образцах грунта потенциометрическим методом определяли актуальную кислотность, а также содержание обменных форм К, Са и Mg, извлекаемых 1 М раствором $\text{CH}_3\text{COONH}_4$. Измерение концентрации макроэлементов проводили на спектрометре «Квант АФА» фирмы «КОРТЭК» (Россия) с использованием государственных стандартных образцов (ГСО № 8062-94, ГСО № 8065-94, ГСО № 7190-95-:-7192-95). Относительные отклонения при измерении на приборе не превышали 5 %. Содержание органического вещества в почве определяли по величине потери при прокаливании (nn%) в муфеле при температуре 750 °С в течение 3 часов (Vorobieva, 1998). Для вычисления nn использовали уравнение:

$$nn\% = m^1 \cdot 100 / m - W,$$

где m^1 – масса летучих компонентов, удалённых из почвы при прокаливании, г; m – навеска воздушно-сухой почвы, г; W – массовая доля (%) гигроскопической влаги. Все измерения выполнены в 2-х кратной аналитической повторности.

Гранулометрический анализ был выполнен ситовым методом без промывки водой согласно (ГОСТ 12536–2014). Сито с диаметром отверстий 0,1 мм не использовалось ввиду минимального содержания глинистых и пылеватых частиц. Полную влагоёмкость определяли по методике, описанной Вадюниной с соавторами (Vadunina, 1973). Анализировали все размерные фракции по причине их литологической однородности. Использовали поликарбонатные трубки диаметром 3 см, длиной 15 см. Масса навески составляла 60–70 г.

Исследование микроклиматических характеристик. Для оценки микроклиматических характеристик в почвенном горизонте на глубину 5–10 см от поверхности были заложены датчики температуры и влажности Inkbird IBS-TH2 (Shenzhen Inkbird Technology Company Limited, Китай), которые фиксировали данные параметры с шагом в 30 минут. Ввиду слабой влагоизоляции датчики проработали в почве в период с 10 августа в течение 9–19 суток. Мы считаем, что данного периода достаточно, чтобы оценить варьирование микроклиматических характеристик в летний сезон, так как за это время была как солнечная, так и пасмурная погода. Датчики были заложены в куртину каждого растения; для контроля использовали три датчика, размещённые в грунте на открытом шлаковом поле. Всего в анализ включены данные с 12 датчиков – по 3 наблюдения в каждой выборке.

Исследование микромицетов. Использовался метод прямого микроскопирования для определения общей численности и биомассы микромицетов, биомассы спор и мицелия, соотношения спор и мицелия в образцах. Применяли модифицированный метод Звягинцева (Polyanskaya, Zvyagintsev, 2005; Zvyagintsev et al., 2005). В качестве люминесцентного красителя был выбран солофенил (Solophenyl Flavine) (Hoch et al., 2005), его использование дает более надёжные и показательные результаты, по сравнению с традиционно применяемым в данных методиках калькофлором (Calcofluor). В анализ включены данные из 12 проб – по 3 наблюдения в каждой выборке.

Исследование метагенома грибов. Таксономическая структура грибного микробиома в образцах грунта получена методом высокопроизводительного секвенирования в центре коллективного пользования научным оборудованием «Геномные технологии, протеомика и клеточная биология» ФГБНУ ВНИИСХМ. Для выделения тотальной ДНК из образцов почвы был использован протокол RIAM (Pinaev et al., 2022). В каждом образце был определен таксономический состав грибного сообщества на основании анализа ампликонных библиотек фрагментов рибосомальных оперонов грибов (ITS2), полученных методом ПЦР с использованием ITS3/ITS4 праймеров (GCATCGATGAAGAACGCAGC / TCCTCCGCTTATTGATATGC) (White et al., 1990). Подготовку библиотек проводили в соответствии с инструкцией производителя MiSeq Reagent Kit Preparation Guide (Illumina, США). Полученные библиотеки очищали от шума, химерных последовательностей, восстанавливали исходные филоциты. Для таксономического анализа грибного сообщества использовалась база данных UNITE (Nilsson et al., 2019). Весь биоинформатический анализ выполнен в центре «Геномные технологии, протеомика и клеточная биология» ФГБНУ ВНИИСХМ. Всего в результате биоинформатического анализа было выявлено 1615 операционных таксономических единиц уровня вида. Среднее число прочтений на один образец составило 15291 ± 1358 , что говорит о малом обилии ДНК. Большинство таксономических единиц было представлено малым числом прочтений, поэтому мы дополнительно рассмотрели разнообразие доминантов грибных сообществ, установив минимальный порог прочтений на уровне 500 для таксономической единицы в каждом образце. Всего проанализировано 12 образцов грунта, по 3 повторности на каждый вариант эксперимента.

Статистический анализ. Анализ и визуализацию данных выполняли в среде статистического программирования R (R Core Team, 2020). Ввиду малого объема выборок и ненормального распределения значимость различий оценивали с помощью пермутационного t-критерия (Borcard et al., 2018). В тех случаях, когда во всех сравниваемых выборках участвовало по три наблюдения, пороговый уровень значимых различий был установлен при $p < 0,1$. Такой уровень p в случае малых выборок и слабой величины эффекта позволяет говорить об умеренном отклонении от нулевой гипотезы (Murtaugh, 2014).

Результаты и обсуждение

Мы рассмотрели влияние синузид модельных видов на микроклиматические параметры корнеобитаемого горизонта, агрохимические свойства грунтов и состав грибных сообществ.

Температура корнеобитаемого горизонта на глубине 5 см от поверхности земли за 19 дней в августе в контроле составляет в среднем $15,2 \pm 0,5$ °C. На графике среднесуточных температур данные, полученные в куртинах *Saxifraga* и *Leymus*, отличаются от остальных (рис. 2, a). Однако сложно с достоверностью говорить про ход среднесуточных температур *Saxifraga*, поскольку, начиная с 20 августа кривая построена без усреднения лишь по одному датчику ввиду выхода к этому моменту из строя остальных. Вероятно, картина этого вида существенно изменяет ход температур, но из-за отсутствия повторностей за длительный период времени мы не можем с уверенностью говорить об этом. Статистический t-критерий не показал значимых отличий по параметрам максимальной, минимальной и суточной амплитуды температур, измеренных в куртинах *Saxifraga* и на контрольных участках (рис. 2, b).

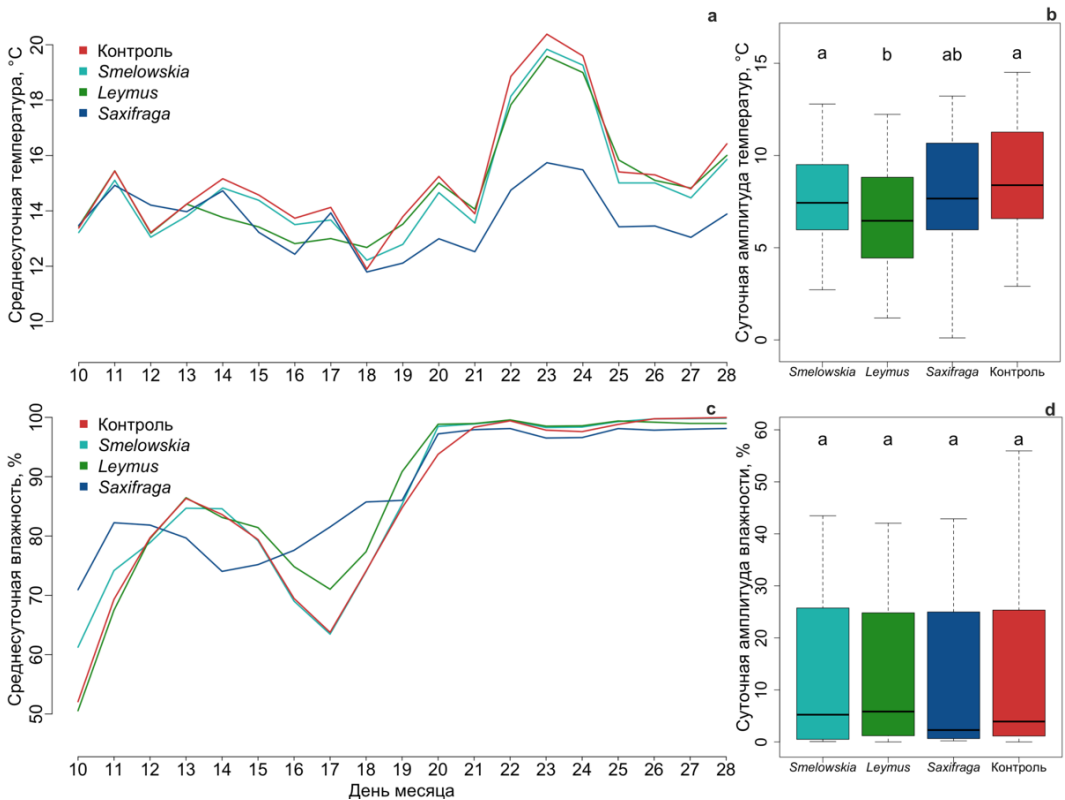


Рис. 2. Суточная температура и влажность корнеобитаемого горизонта на глубине 5 см от поверхности земли за 19 дней в августе. а – ход среднесуточных температур, б – суточная амплитуда температур; с – ход среднесуточной влажности, д – суточная амплитуда влажности.

Здесь и далее «ящики» – межквартильный размах, вертикальные линии – 1,5 межквартильных размаха, горизонтальная линия – медиана, точки – выбросы.

Варианты, значимо ($p < 0,1$) отличающиеся друг от друга, отмечены неповторяющимися буквами.

Fig. 2. Diurnal temperature and humidity of the root-inhabited horizon at a depth of 5 cm from the ground surface measured over 19 days in August. а – average daily temperatures during the period, б – daily temperature amplitude comparison; с – average daily humidity during the period, д – daily humidity amplitude comparison. From here on, the «box» is the interquartile range, the vertical lines are 1,5 interquartile ranges, the bold horizontal line is the median, and the dots are outliers. Variants that differ significantly ($p < 0,1$) from each other are marked with unique letters.

Статистически значимые отличия максимальной, минимальной температур и суточной амплитуды температур от контроля были выявлены только для куртин *Leymus*. Средняя температура в корнеобитаемом горизонте *Leymus* за 19 дней в августе ниже и составляет $14,8 \pm 0,5$ °C по сравнению с $15,2 \pm 0,5$ °C в контроле. Это было неожиданным результатом, так как в отличие от плотных подушковидных стержнекорневых *Saxifraga* и *Smelowskia*, длиннокорневищный *Leymus* образует рыхлые куртины. Вероятно, он эффективно затеняет поверхность за счёт длинных листьев и большого количества сохраняющейся на поверхности, не захораниваемой в грунт ветоши, а разреженное расположение побегов и опад облегчает вентиляцию, что не позволяет быстро нагреваться грунту. Стоит отметить также, что пористая рыхлая тefра сама по себе обладает хорошими теплоизоляционными свойствами. «Подушки» *Saxifraga* и *Smelowskia* плотные, но маломощные (не более 3–5 см толщиной), что может способствовать их лучшему прогреву в течение дня. Так, на примере подушковидной травы *Silene acaulis* (L.) Jacq. в горах центральной Италии было показано, что наибольшая суточная амплитуда температур наблюдались именно в «подушках» растения, а не за его пределами, и эта разница увеличивалась с высотой над ур. м. (Bonanomi et al., 2016).

По влажности субстрата различий между вариантами опыта не выявлено. Минимальная влажность в контроле за 19 дней в августе составляет $74,7 \pm 5,0$ %, максимальная – $93,0 \pm 2,4$ % (рис. 2, c). И, хотя амплитуда значений по влажности за изучаемый период выше в контроле, значимых отличий по этому параметру между вариантами не выявлено (рис. 2, d). Вероятно, на данном этапе сукцессии интенсивность биологического выветривания и его роль в трансформации субстрата всё ещё невелика по сравнению с абиотическим компонентом. В условиях начальных этапов первичной сукцессии на подвижном шлаке процесс почвообразования крайне замедлен и постоянно прерывается добавлением новых продуктов вулканизма, в частности, в результате пеплопадов (Zakharikhina, 2009). В результате заселённый пионерными растениями субстрат представлен частицами тefры, которые подверглись главным образом именно физическому и химическому выветриванию.

Вулканическая тefра демонстрирует различные возможности удержания воды в зависимости от размера частиц (Coello, Mesa, 2023). Шлаковые отложения БТТИ обладают высокой водопроницаемостью, но при этом сравнительно низкой влагоемкостью для грунтов, пригодных к заселению растениями (рис. 3, a). Заселившие этот субстрат пионерные виды обладают по всей видимости низким потенциалом к изменению режима увлажнения, не оказывая значимого влияния на этот параметр. Таким образом, наша первая гипотеза подтверждается лишь частично. По крайней мере некоторые пионерные растения действительно значимо снижают температуру субстрата и сглаживают её колебания в течение суток, но не оказывают влияние на параметры влажности и влагоемкости грунта. Вопреки нашим ожиданиям, большее влияние на эти свойства оказывают не подушковидные растения, а длиннокорневищный злак.

Несмотря на то, что между участками с растениями и без них не было обнаружено существенных различий по влагоемкости (рис. 3, a), образцы, взятые под куртинами *Smelowskia*, значимо отличаются более высоким содержанием мелкозёма – частиц менее 1 мм, которые играют важную роль в удержании влаги и питании растений на рыхлых пирокластических отложениях (рис. 3, b). Содержание мелкозёма в грунтах под куртинами *Saxifraga* также выше, чем в контроле, однако ввиду сильного варьирования значимо не отличается. Медианное значение этого показателя в грунте под *Leymus* примерно на уровне контроля, однако существенно варьирует и не позволяет сделать однозначных выводов. В целом, наша вторая гипотеза частично подтвердилась: плотно растущие подушковидные растения по всей видимости способствуют стабилизации грунта и препятствуют вымыванию мелкодисперсных частиц из его толщи.

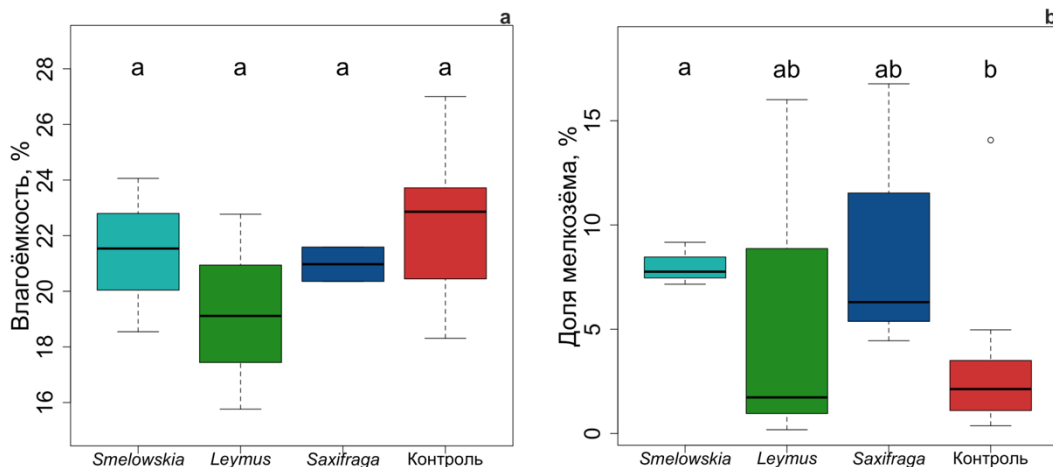


Рис. 3. Полная влагоёмкость субстрата (а) и доля частиц < 1 мм (б) по вариантам.

Fig. 3. Maximum water-holding capacity (a) and the proportion of fine earth particles < 1 mm (b) in sample units.

Помимо взаимосвязи влагоёмкости с гранулометрическим составом грунтов, показано, что увеличение количества удерживаемой влаги обусловлено изменением структуры корнями растений (Lu et al., 2020; Pérez-Bimos et al., 2022) и накоплением в субстрате органического вещества, особенно в грунтах с грубым механическим составом (Minasny, McBratney, 2018; Rawls et al., 2004; Yang et al., 2014). В вулканическом субстрате Толбачинского доля содержание органического вещества, определённое методом потерь при прокаливании, сравнительно низкое, среднее значение в контроле – $0,46 \pm 0,06$ % (рис. 4, а). Кроме этого, в отличие от влагоёмкости содержание органики варьирует в вариантах эксперимента. Тем самым обнаруженные в других исследованиях особенности биотрансформации грунтов с увеличением их влагоёмкости не находят подтверждения на примере пионерных сообществ шлаковых полей Толбачинского дола.

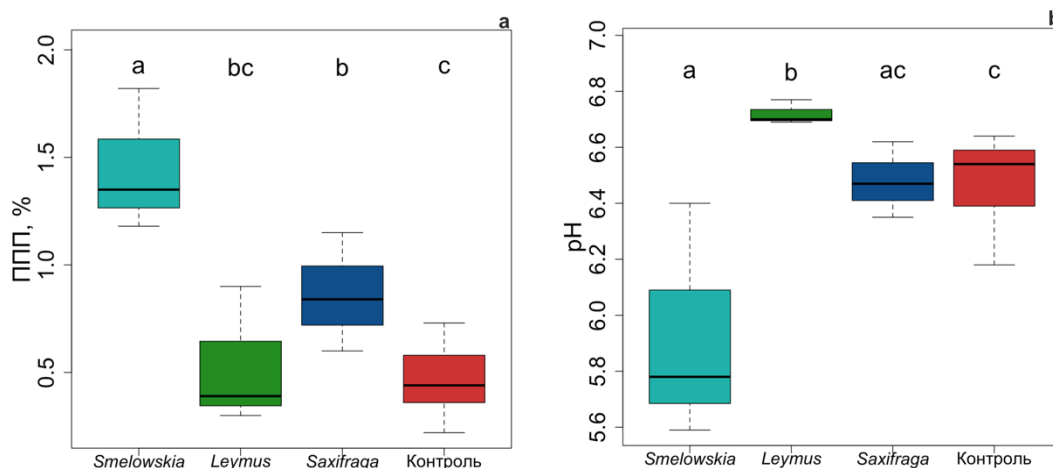


Рис. 4. Содержание органического вещества, выявленное методом ППП – потери при прокаливании (а) – и уровень кислотности (pH) субстрата (б) по вариантам.

Fig. 4. The content of organic matter, determined using the loss-on-ignition (LOI) method (a), and the pH level of the substrate (b) in sample units.

Однако содержание органики под куртинами растений в некоторых случаях всё же выше, чем в контроле (рис. 4, а). Наибольшее содержание органики в субстрате отмечено под куртинами *Smelowskia* ($1,45 \pm 0,19$ nn%). Также статистически значимые отличия (на уровне $p < 0,1$) выявлены для *Saxifraga* ($0,86 \pm 0,16$ nn%). Эти результаты обусловлены особенностями нарастания. И у *Smelowskia*, и у *Saxifraga* листья прошлых лет не сбрасываются, и, оказываясь на поверхности субстрата, эффективно захораниваются в приповерхностных слоях грунта, обнаруживаются при изучении ботанических фрагментов в субстрате под куртинами. В то время как в куртинах *Leymus* ветошь сохраняется на поверхности. Основным источником органического вещества в корнеобитаемом слое в данном случае, вероятно, являются только отмершие корни и прижизненные выделения. Интересно отметить, что из трёх модельных видов *Smelowskia* отличается наибольшим значением удельной листовой поверхности, что отражает её более интенсивную стратегию потребления ресурсов. Это означает также, что скорость круговорота питательных веществ в её куртине выше (Reich, 2014). Соответственно, наблюдаемые большие значения органического вещества и макроэлементов в почве под куртинами *Smelowskia* – результат её быстрой скорости роста и разложения опада.

Значение pH водного раствора в контроле составляет $6,49 \pm 0,05$, что характеризует субстрат как слабокислый, близкий к нейтральному. Наиболее существенно и статистически значимо от контроля отличается pH грунта под куртинами *Smelowskia*, который составляет $5,92 \pm 0,24$ (рис. 4, б). Растения из семейства *Brassicaceae*, коим является *Smelowskia*, могут эффективно понижать pH почвы в ризосфере на 2–4 единицы (Grinsted et al., 1982; Hedley et al., 1982). Снижение pH является важным адаптационным механизмом, поскольку способствует локальному высвобождению фосфора, что особенно важно для вулканогенных субстратов, которые обеднены этим элементом из-за хелатирования соединениями железа и алюминия (Dahlgren et al., 2004; Wilson et al., 2016). Снижение уровня pH в куртинах *Smelowskia* действительно согласуется с значимо более высокой концентрацией фосфора относительно контроля (рис. 4, а). При этом концентрация фосфора ниже в значимо более щелочных по сравнению с контролем субстратах куртин *Leymus*.

Концентрация обменных форм калия, кальция и магния почти во всех вариантах эксперимента значимо ($p < 0,1$) выше в корнеобитаемом заселённом растениями грунте (рис. 5). Это свидетельствует о начавшемся преобразовании потоков элементов минерального питания растениями, что является одним из факторов сукцессионной динамики, идущей по модели благоприятствования (Connell, Slayter, 1977).

Обобщая результаты, полученные при проверке третьей гипотезы, можно заключить, что пионерные растения действительно являются источником органического вещества и макроэлементов, накапливающихся в примитивных почвах. Однако в большей степени это характерно для подушковидных форм роста (*Saxifraga*, *Smelowskia*), в то время как *Leymus* в меньшей степени влияет на эти параметры.

Как показатель качества преобразования растениями примитивных почв мы оценили обилие и видовое разнообразие грибов в исследованных грунтах. В данной работе мы не анализируем таксономическую структуру грибных сообществ, а остановились лишь на их видовом богатстве. Результаты анализа численности и биомассы микромицетов отражают сравнительно низкую активность микроскопических грибов в данных субстратах (рис. 5, табл. 2). Численность микромицетов колеблется от $0,94 \times 10^{-6}$ КОЕ (в образцах грунта куртин *Smelowskia*) до $6,55 \times 10^{-6}$ (в образцах из *Saxifraga*).

Таблица 2

Средние численность и биомасса микроскопических грибов в исследованных субстратах

Table 2

Relative number and biomass of microscopic fungi in the studied substrates

Вариант образцов	Биомасса спор, мг/г	Биомасса мицелия, мг/г	Соотношение спор/мицелий, %	Биомасса общая, мг/г	Общая численность, ед/г $\times 10^6$
<i>Smelowskia</i>	$1,03 \pm 0,14$	–	–	$1,03 \pm 0,14$	$1,21 \pm 0,18$
<i>Leymus</i>	$2,47 \pm 0,20$	–	–	$2,47 \pm 0,20$	$2,96 \pm 0,24$
<i>Saxifraga</i>	$2,52 \pm 0,51$	$1,89 \pm 0,87$	56,6 / 43,4	$3,77 \pm 0,55$	$5,00 \pm 0,97$
Контроль	$3,07 \pm 0,42$	–	–	$3,07 \pm 0,42$	$3,68 \pm 0,50$

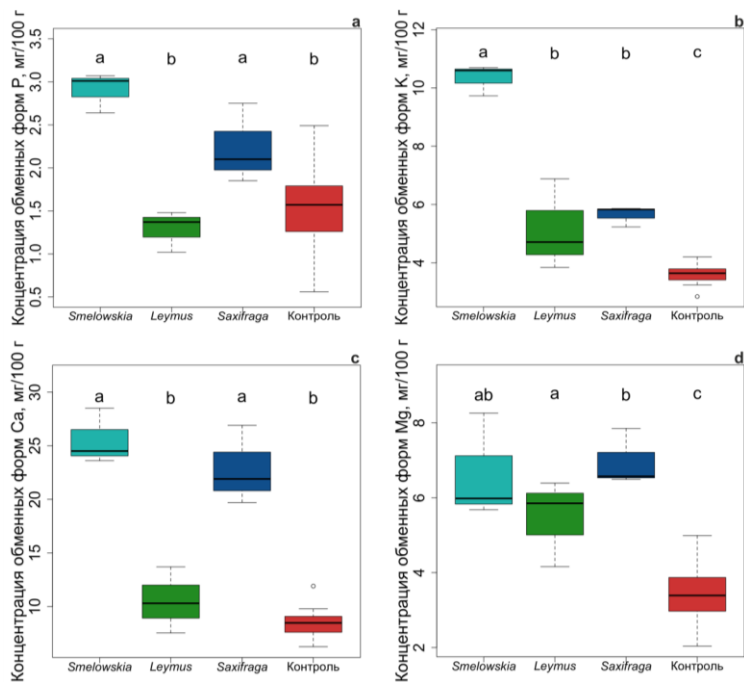


Рис. 5. Содержание макроэлементов в субстратах по вариантам: фосфора (а), калия (б), кальция (с), магния (д).

Fig. 5. The macroelement content in the substrates in sample units: phosphorus (a), potassium (b), calcium (c), and magnesium (d).

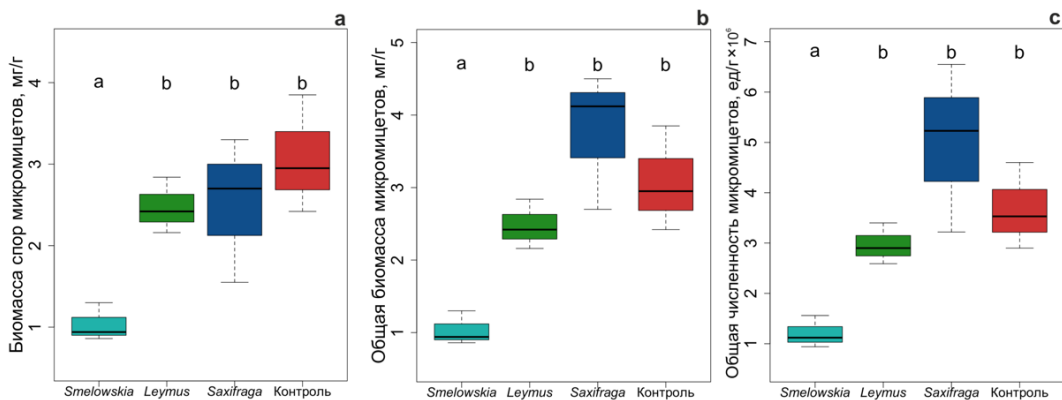


Рис. 6. Обилие и численность микромицетов в вариантах субстратов: биомасса спор (а), общая биомасса (б), общая численность (с).

Fig. 6. The biomass and relative number of micromycetes in the substrate variants: spore biomass (a), total biomass (b), and total abundance (c).

При этом микобионты почти во всех образцах кроме двух (из куртин *Saxifraga*) были представлены спорным материалом (табл. 2). Это может быть связано с тем, что на момент отбора проб условия для развития грибов в этом грунте были неблагоприятными. Однако нельзя однозначно сказать о том, что они являются постоянными и наблюдаемое грибное сообщество сформировано только случайно попавшими сюда спорами. Присутствие грибов в основном в состоянии спор может также отражать тот факт, что к концу августа микромицеты уже готовятся к окончанию вегетационного сезона, переходя к покоящейся споровой стадии для переживания смены сезонов. Важно отметить также, что учтены были жизнеспособные споры.

Интересно, что вопреки изначальному предположению показатели обилия и разнообразия грибов в ризосфере растений не только не превышают значимо контрольные показатели, но в случае со *Smelowskia* оказываются значимо ниже (рис. 6). Закисление субстрата этим растением не может служить объяснением такого результата, так как грибы не восприимчивы к колебаниям pH в пределах 2–3 единиц (Rousk et al., 2010). Но возможно, прижизненные выделения (в частности, глюкозинолаты) и продукты разложения органов *Smelowskia*, как представителя *Brassicaceae*, подавляют развитие грибов в грунте (Majchrzak et al., 2008).

При этом анализ выделенной ДНК грибов показал, что таксономическое разнообразие по общему числу представленных таксонов не имеет значимых отличий между видами растений, а относительно контроля только образцы грунта из куртин *Smelowskia* имеют значимо более низкие значения этого параметра (рис. 7, а). Число доминантов грибных сообществ оказалось неразличимо между всеми вариантами образцов (рис. 7, б), а значит спустя 48 лет первичной сукцессии основные пионерные виды плато не оказывают значительного влияния на обилие грибов в микробных почвенных сообществах. Однако наше исследование не позволяет сделать выводы о микробной активности и обилии бактерий, которые, как было показано, более чувствительны как к наличию растений, так и к их таксономической принадлежности (Rodríguez-Echeverría et al., 2016).

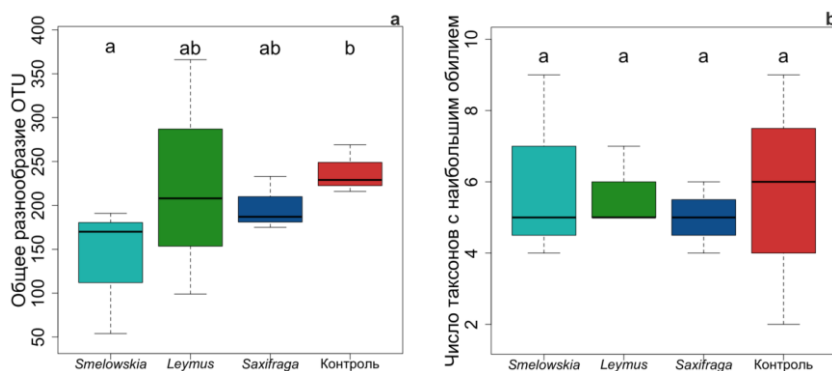


Рис. 7. Таксономическое разнообразие грибов в исследованных вариантах грунтов: общее разнообразие операционных таксономических единиц (а), число таксонов с наибольшим обилием (б).

Fig. 7. The taxonomic diversity of fungi in the studied soil samples: total diversity of operational taxonomic units (OTU) (a) and the number of taxa with the highest abundance (b).

Наша четвёртая гипотеза не подтвердилась. Пионерные растения вулканического плато Толбачинский дол не увеличивают обилие и разнообразие грибных сообществ. Обилие и таксономическое разнообразие грибов в корнеобитаемом горизонте под растениями значимо либо не отличается от контроля, либо некоторые растения (*Smelowskia*) подавляют развитие грибов в ризосфере.

Заключение

Наблюдаемые в нашем исследовании паттерны трансформации субстратов растениями значительно отличаются от традиционных представлений. Микроклиматические характеристики корнеобитаемого слоя примитивных почв под куртинами пионерных растений мало отличаются от незаселённого субстрата. Слабое снижение суточной амплитуды температур было отмечено только для рыхлодерновинного злака *Leymus*. Подушковидные растения существенно преобразовывают физико-химические свойства примитивных почв, стабилизируя мелкозём, увеличивая содержание органического вещества и доступных форм макроэлементов. Однако это не приводит к увеличению обилия и разнообразия почвенных грибных сообществ в куртинах растений по сравнению с открытыми местообитаниями. Наиболее сильно трансформирует свойства почв быстрорастущая *Smelowskia*; также она способствует снижению таксономического разнообразия грибов.

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 23-24-00650, <https://rscf.ru/project/23-24-00650/>. Авторы благодарят д. б. н. И. Ю. Кирицели (БИН РАН) за консультации по микологическим вопросам.

Список литературы

- Arredondo-Núñez A., Badano E., Bustamante R. 2009. How beneficial are nurse plants? A meta-analysis of the effects of cushion plants on high-Andean plant communities // *Community Ecology*. V. 10 (1). P. 1–6. <https://doi.org/10.1556/ComEc.10.2009.1.1>
- Arroyo M. T. K., Cavieres L. A., Peñaloza A., Arroyo-Kalin M. A. 2003. Positive associations between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes // *Plant Ecology*. V. 169 (1). P. 121–129. <https://doi.org/10.1023/A:1026281405115>
- Beugnon R., Le Guyader N., Milcu A., Lenoir J., Puissant J., Morin X., Hättenschwiler S. 2024. Microclimate modulation: An overlooked mechanism influencing the impact of plant diversity on ecosystem functioning // *Global Change Biology*. V. 30 (3). e17214. <https://doi.org/10.1111/gcb.17214>
- Bilaya N. A., Korablev A. P., Zelenkovsky P. S., Chukov S. N. 2022. Ecological and Geochemical Features of Soils of the Tolbachik Dol Volcanic Plateau // *Eurasian Soil Sci.* V. 55 (4). P. 404–412. <https://doi.org/10.1134/S1064229322040044>
- Bonanomi G., Stinca A., Chirico G. B., Ciaschetti G., Saracino A., Incerti G. 2016. Cushion plant morphology controls biogenic capability and facilitation effects of *Silene acaulis* along an elevation gradient // *Functional Ecology*. V. 30 (7). P. 1216–1226. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12596>
- Borcard D., Gillet F., Legendre P. 2018. Numerical Ecology with R. N.-Y.: Springer International Publishing. 440 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-71404-2>
- Chen C., Chen H. Y. H., Chen X., Huang Z. 2019. Meta-analysis shows positive effects of plant diversity on microbial biomass and respiration // *Nature Communications*. V. 10 (1). 1332. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09258-y>
- Churikova T. G., Gordeychik B. N., Edwards B. R., Ponomareva V. V., Zelenin E. A. 2015. The Tolbachik volcanic massif: A review of the petrology, volcanology and eruption history prior to the 2012–2013 eruption // *Journ. of Volcanology and Geothermal Research*. V. 307. P. 3–21. <https://doi.org/10.1016/j.jvolgeores.2015.10.016>
- Coello B., Mesa D. 2023. Physical Properties of the Canary Islands' Volcanic Pyroclastic Materials as Horticultural Substrates // *Horticulturae*. V. 9 (4). 414. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9040414>
- Connell J. H., Slatyer R. O. 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization // *The American Naturalist*. V. 111 (982). P. 1119–1144. <https://doi.org/10.1086/283241>
- Crisafulli C. M., Swanson F. J., Halvorson J. J., Clarkson B. D. 2015. Volcano Ecology / *The Encyclopedia of Volcanoes*. P. 1265–1284. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385938-9.00073-0>
- Cutler N. 2011. Vegetation-environment interactions in a sub-arctic primary succession // *Polar Biology*. V. 34 (5). P. 693–706. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0925-6>
- Dahlgren R. A., Saigusa M., Ugolini F. C. 2004. The Nature, Properties and Management of Volcanic Soils // *Advances in Agronomy*. V. 82 (3). P. 113–182. [https://doi.org/10.1016/s0065-2113\(03\)82003-5](https://doi.org/10.1016/s0065-2113(03)82003-5)
- Duhamel M., Wan J., Bogar L. M., Segnitz R. M., Duncritts N. C., Peay K. G. 2019. Plant selection initiates alternative successional trajectories in the soil microbial community after disturbance // *Ecological Monographs*. V. 89 (3). e01367. <https://doi.org/10.1002/ecm.1367>
- [Fedosov] Федосов С. А. 1984. Большое трещинное Толбачинское извержение (1975–1976 гг., Камчатка). М. 638 с.
- Filazzola A., Lortie C. J. 2014. A systematic review and conceptual framework for the mechanistic pathways of nurse plants // *Global Ecology and Biogeography*. V. 23 (12). P. 1335–1345. <https://doi.org/10.1111/geb.12202>
- Gómez-Aparicio L. 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: A meta-analysis across life-forms and ecosystems // *Journ. of Ecology*. V. 97 (6). P. 1202–1214. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01573.x>
- Grinsted M., Hedley M., White R., Nye P. 1982. Plant induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* cultivar Emerald) seedlings // *New Phytologist*. V. 91. P. 19–29. <https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.1982.TB03289.X>
- Hakim S., Naqqash T., Nawaz M. S., Laraib I., Siddique M. J., Zia R., Mirza M. S., Imran A. 2021. Rhizosphere Engineering With Plant Growth-Promoting Microorganisms for Agriculture and Ecological Sustainability // *Frontiers in Sustainable Food Systems*. V. 5. 617157. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.617157>
- Hedley M., White R., Nye P. 1982. Plant-induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald) seedlings. III. Changes in L value, soil phosphate fractions and phosphatase activity // *New Phytologist*. V. 91. P. 45–56. <https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.1982.TB03291.X>
- Hoch H. C., Galvani C. D., Szarowski D. H., Turner J. N. 2005. Two new fluorescent dyes applicable for visualization of fungal cell walls // *Mycologia*. V. 97 (3). P. 580–588. <https://doi.org/10.3852/mycologia.97.3.580>
- Korablev A. P., Neshataeva V. Yu. 2016. Primary plant successions of forest belt vegetation on the Tolbachinskii Dol volcanic plateau (Kamchatka) // *Biology Bul.* V. 43 (4). P. 307–317. <https://doi.org/10.1134/S1062359016040051>
- Korablev A. P., Sandalova E. V., Arapov K. A., Zaripova K. M. 2024. Biomorphological traits and leaf dry matter content are important to plant persistence in a highly unstable volcanic ground // *Nature Conservation Research*. V. 9 (2). P. 73–89. <https://doi.org/10.24189/ncr.2024.015>
- Korablev A. P., Smirnov V. E., Neshataeva V. Yu., Khanina L. G. 2018. Plant Life-Forms and Environmental Filtering during Primary Succession on Loose Volcanic Substrata (Kamchatka, Russia) // *Biology Bul.* V. 45 (3). P. 255–264. <https://doi.org/10.1134/S106235901803007X>

- Liczner A. R., Lortie C. J. 2014. A global meta-analytic contrast of cushion-plant effects on plants and on arthropods. *PeerJ*. 2. e265. <https://doi.org/10.7717/peerj.265>
- Lozano Y. M., Armas C., Hortal S., Casanoves F., Pugnaire, F. I. 2017. Disentangling above- and below- ground facilitation drivers in arid environments: The role of soil microorganisms, soil properties and microhabitat // *New Phytologist*. V. 216 (4). P. 1236–1246. <https://doi.org/10.1111/nph.14499>
- Lu J., Zhang Q., Werner A. D., Li Y., Jiang S., Tan Z. 2020. Root-induced changes of soil hydraulic properties – A review // *Journ. of Hydrology*. V. 589. 125203. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2020.125203>
- Minasny B., McBratney A. B. 2018. Limited effect of organic matter on soil available water capacity // *European Journ. of Soil Sci.* V. 69 (1). P. 39–47. <https://doi.org/10.1111/ejss.12475>
- Murtaugh P. A. 2014. In defense of P-values // *Ecology*. V. 95 (3). P. 611–617. <https://doi.org/10.1890/13-0590.1>
- [Neshataeva et al] Нешатаева, В. Ю., Кораблёв, А. П., Вяткина, М. П., Нешатаев, В. Ю. 2014. Растительный покров вулканических плато Центральной Камчатки. М. 461 с.
- Nilsson R. H., Larsson K. H., Taylor A. F. S., Bengtsson-Palme J., Jeppesen T. S., Schigel D., Kennedy P., Picard K., Glöckner F. O., Tedersoo L., Saar I., Kõljalg U., Abarenkov K. 2019. The UNITE data-base for molecular identification of fungi: handling dark taxa and parallel taxonomic classifications // *Nucleic Acids Research*. V. 47 (D1). P. D259–D264. <https://doi.org/10.1093/nar/gky1022>
- Páez-Bimos S., Villacis M., Morales O., Calispa M., Molina A., Saldago S., de Bievre B., Delmelle P., Munoz T., Vanacker V. 2022. Vegetation effects on soil pore structure and hydraulic properties in volcanic ash soils of the high Andes // *Hydrological Processes*. V. 36. e14678. <https://doi.org/10.1002/hyp.14678>
- Pinaev A. G., Kichko A. A., Aksenova T. S., Safronova V. I., Kozhenkova E. V., Andronov E. E. 2022. RIAM: A Universal Accessible Protocol for the Isolation of High Purity DNA from Various Soils and Other Humic Substances // *Methods Protoc.* V. 5 (6). 99. <https://doi.org/10.3390/mps5060099>
- [Polyanskaya, Zvyagintsev] Полянская Л. М., Звягинцев Д. Г. 2005. Содержание и структура микробной биомассы как показатели экологического состояния почв // *Почвоведение*. Т. 38. № 6. С. 706–714.
- R Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. URL: <https://www.r-project.org/>. Date of access: 11.12.2024.
- Rawls W. J., Nemes A., Pachepsky Y. 2004. Effect of soil organic carbon on soil hydraulic properties // *Developments in Soil Sci.* V. 30. P. 95–114. [https://doi.org/10.1016/S0166-2481\(04\)30006-1](https://doi.org/10.1016/S0166-2481(04)30006-1)
- Reich P. B. 2014. The world- wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journ. of Ecology*. V. 102 (2). P. 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Rodríguez- Echeverría S., Lozano Y. M., Bardgett, R. D. 2016. Influence of soil microbiota in nurse plant systems // *Functional Ecology*. V. 30 (1). P. 30–40. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12594>
- Rousk J., Bååth E., Brookes P., Lauber C., Lozupone C., Caporaso J., Knight R., Fierer, N. 2010. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil // *The ISME Journ.* V. 4. P. 1340–1351. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.58>
- [Shishov] Шишов Л. Л. 2004. Классификация и диагностика почв России. Смоленск. 342 с.
- [Vadunina] Вадюнина А. Ф. 1973. Методы исследования физических свойств почв и грунтов. Учебное пособие. М. 399 с.
- [Vorobieva] Воробьева Л. А. 1998. Химический анализ почв. М. 272 с.
- Walker L. R., Clarkson B. D., Silvester W. B., Clarkson B. R. 2003. Colonization dynamics and facilitative impacts of a nitrogen-fixing shrub in primary succession // *Journ. of Veg. Sci.* V. 14 (2). P. 277–290. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02153.x>
- Walker L. R., del Moral R. 2003. Primary succession and ecosystem rehabilitation. N.-Y. 456 p. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511615078>
- Walker L. R., Del Moral R. 2009. Lessons from primary succession for restoration of severely damaged habitats // *Appl. Veg. Sci.* V. 12 (1). P. 55–67. i
- White T. J., Burns T., Lee S., Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics / Innis M. A., Gelfand D. H., Sninsky J. J. [ed.]. *PCR Protocols. A guide to methods and applications*. San Diego, Calif. P. 315–322. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-372180-8.50042-1>
- Wilson S. G., Lambert J.-J., Dahlgren R. A. 2016. Seasonal Phosphorus Dynamics in a Volcanic Soil of Northern California // *Soil Sci. Society of America Journ.* V. 80. № 5. P. 1222. <https://doi.org/10.2136/sssaj2016.02.0028>
- Yang F., Zhang G.-L., Yang J.-L., De-Cheng L., Zhao Y.-G., Liu F., Yang R.-M., Yang F. 2014. Organic matter controls of soil water retention in an alpine grassland and its significance for hydrological processes // *Journ. of Hydrology*. V. 519. P. 3086–3093. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.10.054>
- [Zakharikhina] Захарихина Л. В. 2009. Особенности почвообразования в условиях активного вулканизма (на примере Камчатки) // *Вестник Томского гос. ун-та. Биология*. Т. 3. № 7. С. 85–94.
- [Zvyagintsev et al.] Звягинцев Д. Г., Бабьева И. П., Зенова Г. М. 2005. Биология почв. Учебное пособие. М. 445 с.

References

- Arredondo-Núñez A., Badano E., Bustamante R. 2009. How beneficial are nurse plants? A meta-analysis of the effects of cushion plants on high-Andean plant communities // *Community Ecology*. V. 10 (1). P. 1–6. <https://doi.org/10.1556/ComEc.10.2009.1.1>
- Arroyo M. T. K., Cavieres L. A., Peñaloza A., Arroyo-Kalin M. A. 2003. Positive associations between the cushion plant *Azorella monantha* (Apiaceae) and alpine plant species in the Chilean Patagonian Andes // *Plant Ecology*. V. 169 (1). P. 121–129. <https://doi.org/10.1023/A:1026281405115>

- Beugnon R., Le Guyader N., Milcu A., Lenoir J., Puissant J., Morin X., Hättenschwiler S. 2024. Microclimate modulation: An overlooked mechanism influencing the impact of plant diversity on ecosystem functioning // *Global Change Biology*. V. 30 (3). e17214. <https://doi.org/10.1111/gcb.17214>
- Bilaya N. A., Korablev A. P., Zelenkovsky P. S., Chukov S. N. 2022. Ecological and Geochemical Features of Soils of the Tolbachik Dol Volcanic Plateau // *Eurasian Soil Sci.* V. 55 (4). P. 404–412. <https://doi.org/10.1134/S1064229322040044>
- Bonanomi G., Stinca A., Chirico G. B., Ciaschetti G., Saracino A., Incerti G. 2016. Cushion plant morphology controls biogenic capability and facilitation effects of *Silene acaulis* along an elevation gradient // *Functional Ecology*. V. 30 (7). P. 1216–1226. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12596>
- Borcard D., Gillet F., Legendre P. 2018. Numerical Ecology with R. N.-Y.: Springer International Publishing. 440 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-71404-2>
- Chen C., Chen H. Y. H., Chen X., Huang Z. 2019. Meta-analysis shows positive effects of plant diversity on microbial biomass and respiration // *Nature Communications*. V. 10 (1). 1332. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09258-y>
- Churikova T. G., Gordeychik B. N., Edwards B. R., Ponomareva V. V., Zelenin E. A. 2015. The Tolbachik volcanic massif: A review of the petrology, volcanology and eruption history prior to the 2012–2013 eruption // *Journ. of Volcanology and Geothermal Research*. V. 307. P. 3–21. <https://doi.org/10.1016/j.jvolgeores.2015.10.016>
- Coello B., Mesa D. 2023. Physical Properties of the Canary Islands' Volcanic Pyroclastic Materials as Horticultural Substrates // *Horticulturae*. V. 9 (4). 414. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9040414>
- Connell J. H., Slatyer R. O. 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization // *The American Naturalist*. V. 111 (982). P. 1119–1144. <https://doi.org/10.1086/283241>
- Crisafulli C. M., Swanson F. J., Halvorson J. J., Clarkson B. D. 2015. Volcano Ecology / *The Encyclopedia of Volcanoes*. P. 1265–1284. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385938-9.00073-0>
- Cutler N. 2011. Vegetation-environment interactions in a sub-arctic primary succession // *Polar Biology*. V. 34 (5). P. 693–706. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0925-6>
- Dahlgren R. A., Saigusa M., Ugolini F. C. 2004. The Nature, Properties and Management of Volcanic Soils // *Advances in Agronomy*. V. 82 (3). P. 113–182. [https://doi.org/10.1016/s0065-2113\(03\)82003-5](https://doi.org/10.1016/s0065-2113(03)82003-5)
- Duhamel M., Wan J., Bogar L. M., Segnitz R. M., Duncritts N. C., Peay K. G. 2019. Plant selection initiates alternative successional trajectories in the soil microbial community after disturbance // *Ecological Monographs*. V. 89 (3). e01367. <https://doi.org/10.1002/ecm.1367>
- Fedosov S. A. 1984. Bolshoe treshinnoe Tolbachinskoe izverzenie (1975–1976, Kamchatka) [Large Tolbachik fissure eruption (1975–1976, Kamchatka)]. Moscow. 638 p. (In Russian)
- Filazzola A., Lortie C. J. 2014. A systematic review and conceptual framework for the mechanistic pathways of nurse plants // *Global Ecology and Biogeography*. V. 23 (12). P. 1335–1345. <https://doi.org/10.1111/geb.12202>
- Gómez-Aparicio L. 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: A meta-analysis across life-forms and ecosystems // *Journ. of Ecology*. V. 97 (6). P. 1202–1214. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01573.x>
- Grinsted M., Hedley M., White R., Nye P. 1982. Plant induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* cultivar Emerald) seedlings // *New Phytologist*. V. 91. P. 19–29. <https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.1982.TB03289.X>
- Hakim S., Naqqash T., Nawaz M. S., Laraib I., Siddique M. J., Zia R., Mirza M. S., Imran A. 2021. Rhizosphere Engineering With Plant Growth-Promoting Microorganisms for Agriculture and Ecological Sustainability // *Frontiers in Sustainable Food Systems*. V. 5. 617157. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.617157>
- Hedley M., White R., Nye P. 1982. Plant-induced changes in the rhizosphere of rape (*Brassica napus* var. Emerald) seedlings. III. Changes in L value, soil phosphate fractions and phosphatase activity // *New Phytologist*. V. 91. P. 45–56. <https://doi.org/10.1111/J.1469-8137.1982.TB03291.X>
- Hoch H. C., Galvani C. D., Szarowski D. H., Turner J. N. 2005. Two new fluorescent dyes applicable for visualization of fungal cell walls // *Mycologia*. V. 97 (3). P. 580–588. <https://doi.org/10.3852/mycologia.97.3.580>
- Korablev A. P., Neshataeva V. Yu. 2016. Primary plant successions of forest belt vegetation on the Tolbachinskii Dol volcanic plateau (Kamchatka) // *Biology Bul.* V. 43 (4). P. 307–317. <https://doi.org/10.1134/S1062359016040051>
- Korablev A. P., Sandalova E. V., Arapov K. A., Zaripova K. M. 2024. Biomorphological traits and leaf dry matter content are important to plant persistence in a highly unstable volcanic ground // *Nature Conservation Research*. V. 9 (2). P. 73–89. <https://doi.org/10.24189/ncr.2024.015>
- Korablev A. P., Smirnov V. E., Neshataeva V. Yu., Khanina L. G. 2018. Plant Life-Forms and Environmental Filtering during Primary Succession on Loose Volcanic Substrata (Kamchatka, Russia) // *Biology Bul.* V. 45 (3). P. 255–264. <https://doi.org/10.1134/S106235901803007X>
- Liczner A. R., Lortie C. J. 2014. A global meta-analytic contrast of cushion-plant effects on plants and on arthropods. *PeerJ*, 2. e265. <https://doi.org/10.7717/peerj.265>
- Lozano Y. M., Armas C., Hortal S., Casanoves F., Pugnaire, F. I. 2017. Disentangling above- and below-ground facilitation drivers in arid environments: The role of soil microorganisms, soil properties and microhabitat // *New Phytologist*. V. 216 (4). P. 1236–1246. <https://doi.org/10.1111/nph.14499>
- Lu J., Zhang Q., Werner A. D., Li Y., Jiang S., Tan Z. 2020. Root-induced changes of soil hydraulic properties – A review // *Journ. of Hydrology*. V. 589. 125203. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2020.125203>
- Minasny B., McBratney A. B. 2018. Limited effect of organic matter on soil available water capacity // *European Journ. of Soil Sci.* V. 69 (1). P. 39–47. <https://doi.org/10.1111/ejss.12475>
- Murtaugh P. A. 2014. In defense of P-values // *Ecology*. V. 95 (3). P. 611–617. <https://doi.org/10.1890/13-0590.1>

- Neshataeva V. Yu., Korablev A.P., Vyatkina M. P., Neshataeva V. Yu. 2014. Rastitelnyi pokrov vulkanicheskikh plato centralnoy Kamchatki [Plant cover of volcanic plateaus of central Kamchatka]. Moscow. 461 p. (In Russian)
- Nilsson R. H., Larsson K. H., Taylor A. F. S., Bengtsson-Palme J., Jeppesen T. S., Schigel D., Kennedy P., Picard K., Glöckner F. O., Tedersoo L., Saar I., Kõljalg U., Abarenkov K. 2019. The UNITE data-base for molecular identification of fungi: handling dark taxa and parallel taxonomic classifications // *Nucleic Acids Research*. V. 47 (D1). P. D259–D264. <https://doi.org/10.1093/nar/gky1022>
- Páez-Bimos S., Villacís M., Morales O., Calispa M., Molina A., Saldago S., de Bievre B., Delmelle P., Munoz T., Vanacker V. 2022. Vegetation effects on soil pore structure and hydraulic properties in volcanic ash soils of the high Andes // *Hydrological Processes*. V. 36. e14678. <https://doi.org/10.1002/hyp.14678>
- Pinaev A. G., Kichko A. A., Aksenova T. S., Safronova V. I., Kozhenkova E. V., Andronov E. E. 2022. RIAM: A Universal Accessible Protocol for the Isolation of High Purity DNA from Various Soils and Other Humic Substances // *Methods Protoc*. V. 5 (6). 99. <https://doi.org/10.3390/mps5060099>
- [Polyanskaya, Zvyagintsev] Полянская Л. М., Звягинцев Д. Г. 2005. Содержание и структура микробной биомассы как показатели экологического состояния почв // *Почвоведение*. Т. 38. № 6. С. 706–714.
- R Core Team. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. URL: <https://www.r-project.org/>. Date of access: 11.12.2024.
- Rawls W. J., Nemes A., Pachepsky Y. 2004. Effect of soil organic carbon on soil hydraulic properties // *Developments in Soil Sci*. V. 30. P. 95–114. [https://doi.org/10.1016/S0166-2481\(04\)30006-1](https://doi.org/10.1016/S0166-2481(04)30006-1)
- Reich P. B. 2014. The world- wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journ. of Ecology*. V. 102 (2). P. 275–301. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>
- Rodríguez-Echeverría S., Lozano Y. M., Bardgett, R. D. 2016. Influence of soil microbiota in nurse plant systems // *Functional Ecology*. V. 30 (1). P. 30–40. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12594>
- Rousk J., Bååth E., Brookes P., Lauber C., Lozupone C., Caporaso J., Knight R., Fierer, N. 2010. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil // *The ISME Journ*. V. 4. P. 1340–1351. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.58>
- Shishov L. L. 2004. Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of soils in Russia]. Smolensk. 342 p. (In Russian)
- Vadunina A. F. 1973. Metody issledovaniya fizicheskikh svoystv pochv i gruntov [Methods of physical investigations of soils]. Moscow. 399 p. (In Russian)
- Vorobieva L. A. 1998. Khimicheskii analiz pochv [Chemical analysis of soils]. Moscow. 272 p. (In Russian)
- Walker L. R., Clarkson B. D., Silvester W. B., Clarkson B. R. 2003. Colonization dynamics and facilitative impacts of a nitrogen-fixing shrub in primary succession // *Journ. of Veg. Sci*. V. 14 (2). P. 277–290. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02153.x>
- Walker L. R., del Moral R. 2003. Primary succession and ecosystem rehabilitation. N.-Y. 456 p. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511615078>
- Walker L. R., Del Moral R. 2009. Lessons from primary succession for restoration of severely damaged habitats // *Appl. Veg. Sci*. V. 12 (1). P. 55–67. i
- White T. J., Burns T., Lee S., Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics / Innis M. A., Gelfand D. H., Sninsky J. J. [ed.]. PCR Protocols. A guide to methods and applications. San Diego, Calif. P. 315–322. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-372180-8.50042-1>
- Wilson S. G., Lambert J.-J., Dahlgren R. A. 2016. Seasonal Phosphorus Dynamics in a Volcanic Soil of Northern California // *Soil Sci. Society of America Journ*. V. 80. № 5. P. 1222. <https://doi.org/10.2136/sssaj2016.02.0028>
- Yang F., Zhang G.-L., Yang J.-L., De-Cheng L., Zhao Y.-G., Liu F., Yang R.-M., Yang F. 2014. Organic matter controls of soil water retention in an alpine grassland and its significance for hydrological processes // *Journ. of Hydrology*. V. 519. P. 3086–3093. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2014.10.054>
- Zakharikhina L. V. 2009. Osobennosti pochvoobrazovaniya v usloviyakh aktivnogo vulkanizma [Distinctive features of soil formation in the conditions of active volcanism (by the example of Kamchatka)] // *Vestnik Tomskogo gos. un-ta. Biology. Biologia*. V. 3. № 7. P. 85–94. (In Russian)
- Zvyagintsev D. G., Babyeva I. P., Zenova G. M. 2005. Biologiya pochv [Soils biology]. Moscow. 445 p. (In Russian)

Сведения об авторах

Сандалова Елизавета Владимировна

м. н. с. лаборатории общей геоботаники
ФГБУН Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
аспирант кафедры экологии и географии растений
ФГБОУ ВО «Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова», кафедра экологии и географии растений, Москва
E-mail: cataphyll@list.ru

Sandalova Elizaveta Vladimirovna

Junior Researcher of the Laboratory of Vegetation Science
Komarov Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg
Postgraduate student of the Dpt. of Ecology and Geography of Plants
Lomonosov Moscow State University, Moscow
E-mail: cataphyll@list.ru

Арапов Кирилл Алексеевич

лаборант-исследователь лаборатории общей геоботаники
ФГБУН Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
магистрант кафедры геоботаники и экологии растений
ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет»,
Санкт-Петербург
E-mail: voldemarmochalkin@yandex.ru

Arapov Kirill Alekseevich

Laboratory Researcher of the Laboratory of Vegetation Science
Komarov Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg
Master's student of the Dpt. of Geobotany and Plant Ecology
St. Petersburg State University, St. Petersburg
E-mail: voldemarmochalkin@yandex.ru

Ревунова Анна Васильевна

м. н. с. лаборатории общей геоботаники
ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: arevunova@binran.ru

Дроздова Ирина Валерьевна

к. б. н., с. н. с. лаборатории экологии растительных сообществ
ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: IDrozdova@binran.ru

Калимова Ирина Борисовна

к. б. н., н. с. лаборатории экологии растительных сообществ
ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: IKalimova@binran.ru

Беляева Алла Игоревна

к. б. н., м. н. с. лаборатории экологии растительных сообществ
ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: ABelyaeva@binran.ru

Николаев Никита Сергеевич

лаборант-исследователь лаборатории систематики и географии грибов
ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: fungikita@mail.ru

Хомякова Виктория Андреевна

м. н. с. лаборатории общей геоботаники
ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: curcuma162@gmail.com

Кораблёв Антон Павлович

к. б. н., с. н. с. лаборатории общей геоботаники
ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
E-mail: akorablev@binran.ru

Revunova Anna Vasilyevna

Junior Researcher of the Laboratory of Vegetation Science
Komarov Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg
E-mail: arevunova@binran.ru

Drozдова Irina Valeryevna

Ph. D. in Biological Sciences, Senior Researcher of the Laboratory of Ecology
of Plant Communities
Komarov Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg
E-mail: IDrozdova@binran.ru

Kalimova Irina Borisovna

Ph. D. in Biological Sciences, Researcher of the Laboratory
of Ecology of Plant Communities
Komarov Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg
E-mail: IKalimova@binran.ru

Belyaeva Alla Igorevna

Ph. D. in Biological Sciences, Junior Researcher
of the Laboratory of Ecology of Plant Communities
Komarov Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg
E-mail: ABelyaeva@binran.ru

Nikolaev Nikita Sergeevich

Laboratory Researcher of the Laboratory of Systematics
and Geography of Fungi
Komarov Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg
E-mail: fungikita@mail.ru

Khomiakova Victoria Andreevna

Junior Researcher of the Laboratory of Vegetation Science
Komarov Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg
E-mail: curcuma162@gmail.com

Korablev Anton Pavlovich

Ph. D. in Biological Sciences,
Senior Researcher of the Laboratory of Vegetation Science
Komarov Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg
E-mail: akorablev@binran.ru