

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ БОГАТСТВО ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ СМОЛЕНСКО-ПРИВОЛЖСКОГО ШИРОКОЛИСТВЕННО-ХВОЙНОЛЕСНОГО БИОМА

К. В. Дудова^{1,2}

¹ Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, биологический факультет, Москва, Россия

² Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия,

e-mail: k.v.dudova@yandex.ru

FOREST COMMUNITIES FUNCTIONAL RICHNESS OF SMOLENSK-VOLGA DECIDUOUS-CONIFEROUS BIOME

Kseniia V. Dudova

Аннотация. В связи с высокой степенью антропогенного преобразования лесных сообществ европейской территории России актуальным вопросом является восстановление нарушенных или уничтоженных экосистем, а также оценка состояния имеющихся фитоценозов. В настоящее время растет интерес к функциональным показателям состояния сообществ, поскольку они связаны с различными функциями экосистем, в том числе и социально-экономическими («экосистемные услуги»). Один из широко используемых в функциональной экологии индексов — функциональное богатство. Впервые проведена оценка функционального богатства для нескольких типов фитоценозов разной степени нарушенности в пределах Смоленско-Приволжского широколиственно-хвойнолесного биома. Рассматривали пять функциональных признаков: содержание в листьях углерода, азота; удельная листовая поверхность; вегетативная высота растения; масса семян. Подтверждена положительная взаимосвязь между функциональным богатством и числом видов сосудистых растений на пробной площади. Наименьшими значениями функционального богатства из изученных сообществ характеризуются зональные елово-широколиственные леса, в то время как наибольшими — березовые леса с подростом ели, выявленные различия статистически значимы. Не выявлено значимых различий по этому параметру между зональными елово-широколиственными лесами и монокультурными посадками ели.

Ключевые слова: функциональное разнообразие, функциональное богатство, хвойно-широколиственные леса, восстановление лесов, антропогенное влияние, фитоценология, видовое богатство

Abstract. Due to the high level of anthropogenic transformation of forest ecosystems in the European part of Russia, restoration of disturbed or damaged ecosystems and assessment of the current state of existing plant communities is a pressing issue. Currently, there is an increasing interest in functional indicators of community health, as they are linked to various ecosystem processes, including socio-economic functions (“ecosystem services”). One of the most widely used indicators in functional ecology is functional richness. For the first time, we have assessed functional diversity for several types of plant communities with varying degrees of disturbance within the Smolensk-Volga broadleaf-coniferous biome. We considered five functional features: the content of carbon and nitrogen in leaves, specific leaf area, vegetative height, and seed weight. A positive correlation between functional diversity and the number of plant species in a given area has been established. The lowest levels of functional diversity among the studied communities were found in zonal spruce-deciduous forests, while the highest were in birch forests with spruce trees. Significant differences were identified between the communities studied. No significant differences were observed between zonal spruce-deciduous forests and monoculture spruce plantations in terms of the parameter under investigation.

Keywords: functional diversity, functional richness, coniferous-broadleaf forests, forest restoration, anthropogenic impact, plant ecology, species richness

В связи с высокой степенью антропогенного преобразования лесных сообществ европейской территории России актуальным вопросом является восстановление нарушенных или уничтоженных растительных сообществ, а также оценка состояния имеющихся фитоценозов. Для понимания, насколько успешно идет восстановление того или иного фитоценоза, а также для того, чтобы определить, требуется ли проведение каких-либо мероприятий, необходимо проведение оценки различных параметров. Это могут быть как прямые измерения (например, высота древостоя, проективное покрытие кустарникового яруса, влажность почвы и пр.), так и рассчитываемые на основе полевых наблюдений метрики (индекс синантропности флоры, альфа-разнообразие и пр.) (Смирнова, 2004; Левицкая, Черненко, 2012; Eyré et al., 2015). Особенно это важно при разработке и реализации проектов, которые подразумевают регулярный мониторинг восстанавливаемого участка и корректировку планов следующих этапов по итогам мониторинга (Standish et al., 2021).

В настоящее время растет интерес к способам оценки функциональных параметров экосистем (Ahmed et al., 2019; Bonilla-Valencia et al., 2021). Это связано с тем, что, как правило, цель восстано-

ления — получить сообщество, не только схожее с «эталонными» таксономическим составом и структурой, но и выполняющее те же функции (Standish et al., 2021). В частности, рассматривается возможность использования индексов функционального разнообразия фитоценозов как показателей состояния экосистем. Функциональное разнообразие сообществ связано с такими экосистемными процессами, как продуктивность, циклы биогенных элементов, депонирование углерода и др. Экосистемы с более высокими показателями функционального разнообразия считаются более устойчивыми к инвазиям (Ricotta, 2005). Однако, несмотря на широкий спектр исследований, в которых рассматривается функциональное разнообразие, лишь некоторые из них посвящены непосредственно этому вопросу. Для смешанных хвойно-широколиственных лесов России практически отсутствуют исследования функционального разнообразия.

Одним из часто рассматриваемых индексов является функциональное богатство (Legras et al., 2018). Он отражает объем пространства функциональных признаков, занимаемого растительным сообществом. Расчет этого показателя не требует информации об участии отдельных видов в сообществе, что упрощает сбор полевых данных и позволяет привлекать больший объем архивных данных, чем в случаях других индексов. При этом в большинстве случаев показана положительная корреляция между таксономическим богатством и богатством функциональным, однако также известны случаи, когда эта закономерность не подтверждена (Standish et al., 2021).

Целью исследования является оценка функционального богатства нескольких типов лесных фитоценозов Смоленско-Приволжского широколиственно-хвойнолесного биома и рассмотрение этого показателя в качестве параметра оценки состояния лесных экосистем. Мы предполагаем, что функциональное богатство будет наименьшим для старовозрастных зональных елово-широколиственных лесов и наибольшим во вторичных сообществах. Кроме того, ожидаем выявить значимые различия показателя между выбранными для изучения типами фитоценозов.

Материалы и методы. Полевые исследования проводили в 2023–2024 гг. в летние месяцы. Было выбрано четыре участка исследований: Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник (Тверская обл.), заказник «Озеро Глубокое» (Московская обл.), Куньинский район Псковской области, особо охраняемые зеленые территории Троицкого и Новомосковского административных округов Москвы. На каждом участке заклады-

вали по 6 пробных площадей в каждом из 5 типов фитоценозов: малонарушенные хвойно-широколиственные леса («зональные»), рекреационные хвойно-широколиственные леса («рекреационные»), еловые монокультурные посадки («монокультуры»), березовые леса («березняки») и сообщества на вырубках 8–10 лет («вырубки»). Пробные площади закладывали на суглинистых водоразделах. Всего выполнено 120 геоботанических описаний.

Для расчета функционального богатства использовали несколько функциональных признаков: содержание углерода и азота в листе, вегетативная высота растения, удельная листовая поверхность, масса семян. В ходе полевых исследований измеряли вегетативные высоты растений и отбирали листья для элементного анализа (Cornelissen et al., 2023). Полученные пробы подготавливали согласно протоколу измерений и определяли содержание углерода и азота с помощью элементного анализатора CN802, VELP Scientifica (Италия). По остальным количественным признакам в исследовании использованы значения из международной базы данных TRY (Kattge et al., 2020). Анализ данных проводили с использованием языка R версии 4.3.3 (R Core Team, 2024) в программной среде RStudio версии 2023.12.1 (RStudio Team, 2024). Многомерные показатели функционального богатства оценивали с помощью пакета *mFD* (Magneville et al., 2022). Средневзвешенные значения рассчитывали в пакете *FD* (Laliberté et al., 2014).

Для проверки случайности распределения функциональных признаков в исследуемых сообществах провели рандомизацию значений признаков между видами. При этом структура сообществ и наборы видов на пробных площадях оставались неизменными. Выполнен 1 млн перестановок внутри каждого признака (пакет «*rsample*» (Frick et al., 2024)). На основе рандомизированной матрицы повторно выполнен расчет показателя функционального богатства.

Результаты. Полученные значения функционального богатства (Fric) варьируют от 0,002 до 0,323 (табл. 1). Показатели флористического богатства (на пробную площадь 400 м²) варьируют от 15 до 63 видов. Показана положительная корреляция между таксономическим богатством ($r = 0,79$, $p < 0,001$) и функциональным. Наибольшие показатели функционального богатства отмечены для березняков, наименьшие — для зональных елово-широколиственных лесов. При сравнении средних значений по типам сообществ (ANOVA) получено 2 группы сообществ (рис. 1Б). В первую (выделена серым цветом на графике) входят березняки и вырубки, во вторую — «зональные» и рекреационные елово-широ-

лиственные леса, а также монокультурные еловые посадки. Функциональное богатство сообществ первой группы значимо выше, чем второй. Между сообществами внутри групп значимых различий не выявлено. Флористическое богатство значимо не отличается между сообществами второй группы (рис. 1А). Березняки и сообщества вырубок значимо различаются по этому показателю. При анализе данных только по травяно-кустарничковому ярусу сохраняются те же закономерности, только в случае функционального богатства березняки и сообщества вырубок значимо различаются (средние для березняков выше). Исключение из анализа тех или иных признаков не привело к значимым изменениям результата.

Таблица 1. Средние значения флористического и функционального богатства разных типов лесных фитоценозов Смоленско-Приволжского широколиственно-хвойнолесного биома

№	ТФ	Регион	Все ярусы		ТКЯ	
			ФлБ	ФцБ	ФлБ	ФцБ
1	Б	Московская обл.	40	0,183	31	0,064
2		Псковская обл.	37	0,241	28	0,069
3		ТиНАО Москва	43	0,200	34	0,078
4		Тверская обл.	21	0,039	13	0,004
5	В	Московская обл.	48	0,218	33	0,054
6		Псковская обл.	28	0,146	19	0,024
7		ТиНАО Москва	32	0,103	23	0,037
8		Тверская обл.	32	0,152	23	0,039
9	М	Московская обл.	29	0,073	22	0,010
10		Псковская обл.	31	0,130	21	0,025
11		ТиНАО Москва	28	0,082	18	0,014
12		Тверская обл.	26	0,026	18	0,002
13	РЛ	Московская обл.	28	0,043	19	0,006
14		Псковская обл.	34	0,091	24	0,014
15		ТиНАО Москва	26	0,055	18	0,011
16		Тверская обл.	26	0,059	19	0,008
17	Л	Московская обл.	35	0,135	26	0,033
18		Псковская обл.	23	0,028	15	0,002
19		ТиНАО Москва	27	0,046	19	0,006
20		Тверская обл.	27	0,020	19	0,002

Примечание. Показатели рассчитаны для пробных площадей размером 400 м². ТФ — тип фитоценоза: Б — березняки, В — вырубки 5–10 лет, М — еловые монокультуры, РЛ — хвойно-лиственные леса под воздействием рекреации, Л — хвойно-широколиственные леса, близкие к зональным; ТКЯ — травяно-кустарничковый ярус; ФлБ — флористическое богатство, ФцБ — функциональное богатство.

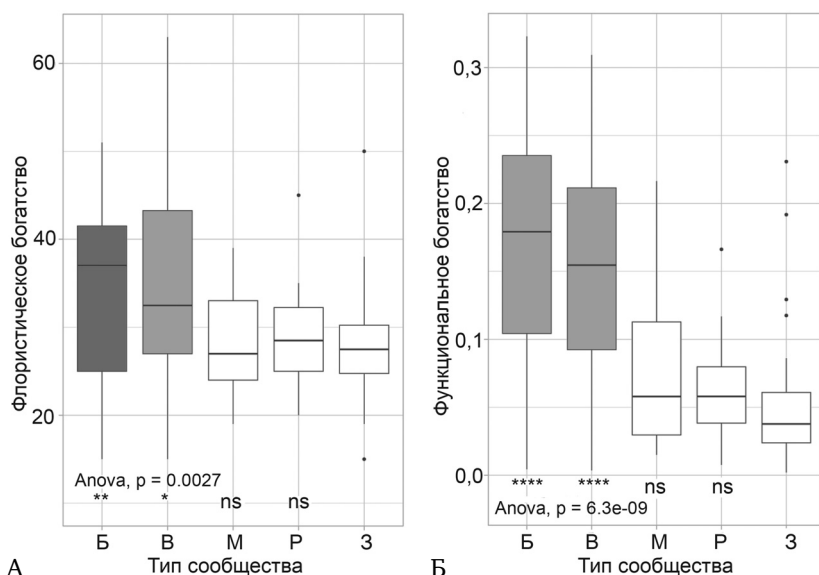


Рис. 1. Сравнение средних значений параметров для разных типов фитоценозов: А — флористическое богатство, Б — функциональное богатство

Тип сообщества: Б — березовые леса, В — сообщества вырубок 9–12 лет, М — монокультурные еловые посадки, Р — рекреационные елово-широколиственные леса, З — зональные елово-широколиственные леса. Anova — дисперсионный анализ, p — p -значение, ns — среднее для сообществ значимо не отличается от референсной группы (З), звездочками (*) показана значимость различий между группами сообществ

При сравнении средних значений функционального богатства по региональным участкам полевых работ, наименьшее значение получено для сообществ территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ) и его окрестностей ($Fric = 0,059$). Затем в ряду возрастания располагаются лесные сообщества Троицкого и Новомосковского административных округов Москвы ($Fric = 0,097$). Далее — фитоценозы Псковской области (Куньинский р-н) ($Fric = 0,127$) и наибольшее значение получено для лесов в окрестностях гидробиологической станции «Озеро Глубокое» (заказник «Озеро Глубокое с прилегающими к нему массивами леса») ($Fric = 0,131$). Значимы различия между лесами ЦЛГПБЗ и оз. Глубокое ($p < 0,005$), а также между ЦЛГПБЗ и фитоценозами Псковской области ($p < 0,001$).

Для каждой пробной площади была выявлена мода по ценотическим группам видов сосудистых растений. Показано, что функциональное богатство на пробных площадях с наибольшей представленностью видов лесной ценотической группы ($Fric = 0,096$) значительно ниже ($p < 0,001$), чем на пробных площадях с наибольшей представленностью видов лесо-болотной группы ($Fric = 0,179$).

Также для всех пробных площадей были рассчитаны средневзвешенные значения экологических шкал Г. Элленберга. Показана значимая корреляция функционального богатства со шкалой освещенности ($r = 0,51$, $p < 0,001$). То есть с увеличением проективного покрытия «полностью световых растений» возрастает и функциональное богатство. С другими шкалами (влажности, реакции почв, богатства почвы минеральным азотом) значимые корреляции либо не выявлены, либо их значения менее 0,3. Если проанализировать значения только для травяно-кустарничкового яруса, то корреляция со шкалой освещенности также сохраняется ($r = 0,51$, $p < 0,001$). Кроме того, выявлена слабая отрицательная взаимосвязь функционального богатства со шкалой реакции почв ($r = -0,49$, $p < 0,001$).

Полученные средние значения функционального богатства для рандомизированных сообществ значимо отличались от значений, полученных для всех пяти типов природных сообществ в большую сторону ($p < 0,05$). Таким образом, распределение признаков в изучаемых сообществах отлично от случайного, а сами выбранные признаки значимы для отбора видов при формировании сообществ.

Обсуждение. Было подтверждено предположение, что для зональных елово-широколиственных лесов функциональное богатство является наименьшим среди всех изученных сообществ. Однако вместе с этим не удалось выявить значимых различий функционального богатства между монокультурными посадками ели (с их выраженной рядностью деревьев, небольшими расстояниями между стволами, практически отсутствующими ярусами подроста и подлеска, зачастую с крайне низкими показателями проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса) и малонарушенными лесами (с выраженными ярусами подроста и подлеска, проективными покрытиями травяно-кустарничкового яруса более 35 %, значительными расстояниями между стволами и другими отличающимися структурными показателями). Рассмотрение этого вопроса будет продолжено в дальнейшем с привлечением количественных параметров древостоя, дендрохронологических показателей, флористической классификации изученных сообществ и других имеющихся материалов.

Ожидаемо была подтверждена связь между функциональным богатством и числом видов на пробной площади, как для сообществ в целом, так и для травяно-кустарничкового яруса.

Если сравнивать средние значения функционального богатства по региональным участкам полевых работ, то неожиданным результатом является отсутствие значимых различий по этому показателю между сообществами ЦЛГПБЗ и ТиНАО Москвы и одновременно наличие значимых различий сообществ ЦЛГПБЗ с сообществами Псковской области и заказника «Озеро Глубокое». Леса Центрально-Лесного заповедника были взяты как «эталонные». В нем с 1931 г. сохраняются коренные старовозрастные сообщества лесов южной тайги с характерной структурой и видовым составом. Кроме того, территория находится в стороне от крупных населенных пунктов и скоростных магистралей. Участки исследований в ТиНАО Москвы находятся под влиянием крупного мегаполиса, располагаются неподалеку от жилья и крупных магистралей и можно было бы ожидать более высоких значений функционального богатства, например, за счет адвентивных видов. В то же время изученные сообщества Псковской области расположены в малонаселенных на настоящий момент районах, территориально гораздо ближе к ЦЛГПБЗ, чем фитоценозы ТиНАО, но значительно отличаются по среднему функциональному богатству от изученных лесов ЦЛГПБЗ. Исходя из полученных результатов на настоящем этапе не представляется возможным использовать функциональное богатство как индикатор состояния растительных сообществ на рассматриваемой территории. Во многих случаях не выявлено значимых различий между исследованными сообществами, которые специально были выбраны как контрастные по видовому составу и структуре и различимые физиономически. В перспективе нами будет продолжено рассмотрение этого вопроса с привлечением новых данных.

Закключение. Впервые было рассчитано многомерное функциональное богатство для ряда лесных фитоценозов Смоленско-Приволжского широколиственно-хвойнолесного биома на 120 пробных площадях (400 м²) по 5 признакам. Рассматривали как сообщества в целом, так и отдельно травяно-кустарничковый ярус. Полученные значения функционального богатства варьируют от 0,002 до 0,323. Показана положительная корреляция между таксономическим и функциональным богатством. Выявлены значимые различия по среднему функциональному богатству между сообществами с доминированием *Picea abies* (L.) Н. Karst. и сообществами с доминированием мелколиственных пород

в древесном ярусе (либо в ярусе подроста, в случае сообществ на вырубках). На данном этапе исследования не представляется возможным рекомендовать функциональное богатство как индикатор состояния лесов рассматриваемой территории.

Благодарность. Выражаю искреннюю благодарность коллегам из лаборатории изучения экологических функций почв ИПЭЭ РАН имени А. Н. Северцова без которых была бы невозможна реализация этого проекта.

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-74-01143, <https://rscf.ru/project/23-74-01143/>».

ЛИТЕРАТУРА

- Левицкая Н. Н., Черненко Т. В. Применение системы индикаторов для оценки состояния лесов Московской области // Лесоведение. 2012. Т. 6. С. 14–29.
- Смирнова О. В. Методологические подходы и методы оценки климаксового и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение. 2004. Т. 3. С. 15–27.
- Ahmed D. A., van Bodegom P. M., Tukker A. Evaluation and selection of functional diversity metrics with recommendations for their use in life cycle assessments // The International Journal of Life Cycle Assessment. 2019. Vol. 24. P. 485–500. <https://doi.org/10.1007/s11367-018-1470-8>.
- Bonilla-Valencia L., Castillo-Agüero S., Zavala-Hurtado J. A., Espinosa García F. J., Lindig-Cisneros R., Martínez-Orea Y. Linking functional diversity to ecological indicators: a tool to predict anthropogenic effects on ecosystem functioning // Environmental Reviews. 2022. Vol. 30. No 2. P. 175–183. <https://doi.org/10.1139/er-2021-0093>.
- Cornelissen J. H., Lavorel S., Garnier E. et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide // Australian journal of Botany. 2003. Vol. 51. No 4. P. 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>.
- Eyre T. J., Kelly A. L., Neldner V. J. et al. BioCondition: A condition assessment framework for terrestrial biodiversity in Queensland. Assessment manual. Version 2.2. Brisbane: Information Technology, Innovation and Arts. 2015. 82 p.
- Frick H., Chow F., Kuhn M. et al. Rsample: General Resampling Infrastructure. Rpackage version 1.2.1. 2024. Accessed at: <https://github.com/tidymodels/rsample>, <https://rsample.tidymodels.org>.
- Kattge J., Bönnisch G., Díaz S. et al. TRY plant trait database—enhanced coverage and open access // Global change biology. 2020. Vol. 26. No 1. P. 119–188. <https://doi.org/10.1111/gcb.14904>.
- Laliberté E., Legendre P., Shipley B., Laliberté M. E. Package ‘FD’. Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional

- ecology. 2014. Accessed at: <https://cran.r-project.org/web/packages/FD/FD.pdf>.
- Legras G., Loiseau N., Gaertner J. C.* Functional richness: Overview of indices and underlying concepts // *Acta Oecologica*. 2018. Vol. 87. P. 34–44. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.02.007>.
- Magneville C., Loiseau N., Albouy C. et al.* mFD: mFD: an R package to compute and illustrate the multiple facets of functional diversity // *Ecography*. 2022. Vol. 2022. No 1. <https://doi.org/10.1111/ecog.05904>.
- R Core Team R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2012. Accessed at: <https://www.R-project.org/>.
- Ricotta C.* A note on functional diversity measures // *Basic and Applied Ecology*. 2005. Vol. 6. No 5. P. 479–486. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.02.008>.
- RStudio Team RStudio: Integrated Development for R. Rstudio. PBC, Boston, MA. 2024. Accessed at: <http://www.rstudio.com/>.
- Standish R. J., Gove A. D., Grigg A. H., Daws M. I.* Beyond species richness and community composition: using plant functional diversity to measure restoration success in jarrah forest // *Applied Vegetation Science*. 2021. Vol. 24. No 3. P. 1–15. <https://doi.org/10.1111/avsc.12607>.