



Лаборатория изучения
экологических функций почв

Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН



Влияние возраста древостоя на функциональное разнообразие сообществ хвойно-широколиственных лесов и их сукцессионных стадий

Ксения Вячеславовна Котельникова
к.б.н.



Актуальность и новизна

- При оценке состояния экосистем, прогнозировании изменений, планировании природоохранных мероприятий **важно учитывать не только видовой состав, но и функционирование разных компонентов экосистем**
- Показано, что растительность и почвенная фауны по-разному реагируют на изменения факторов среды (Bardgett, Wardle, 2010; Yu et al., 2024)
- Актуальной задачей является количественная оценка ответа каждой группы

ЦЕЛЬ

Оценить, как возраст древостоя влияет на функциональное разнообразие растительности и почвенной макрофауны в хвойно-широколиственных лесах и их сукцессионных стадиях

Decoupled responses of plants and soil biota to global change across the world's land ecosystems

[Qingshui Yu](#), [Chenqi He](#), [Mark A. Anthony](#), [Bernhard Schmid](#), [Arthur Gessler](#), [Chen Yang](#), [Danhua Zhang](#), [Xiaofeng Ni](#), [Yuhao Feng](#), [Jiangling Zhu](#), [Biao Zhu](#), [Shaopeng Wang](#), [Chengjun Ji](#), [Zhiyao Tang](#), [Jin Wu](#), [Peter Smith](#), [Lingli Liu](#), [Mai-He Li](#), [Marcus Schaub](#) & [Jingyun Fang](#) 

[Nature Communications](#) **15**, Article number: 10369 (2024) | [Cite this article](#)

 [Save article](#)

20k Accesses | **40** Citations | **33** Altmetric | [Metrics](#)

Abstract

Understanding the concurrent responses of aboveground and belowground biota compartments to global changes is crucial for the maintenance of ecosystem functions and biodiversity conservation. We conduct a comprehensive analysis synthesizing data from 13,209 single observations and 3223 pairwise observations from 1166 publications across the world terrestrial

ЗАДАЧИ

- 1 Рассчитать метрики функционального разнообразия
- 2 Сопоставить чувствительность классических индексов и новых метрик к возрастному градиенту
- 3 Оценить эффект древесного яруса в значениях индексов для растительности
- 4 Сравнить направленность ответа растительности и почвенной макрофауны на один и тот же градиент

Место исследования в научных направлениях лаборатории изучения экологических функций почв



Выделенные ячейки — направления, в рамках которых проведено исследование: связь «трейты → процессы → функции», пространственная неоднородность и временная изменчивость почвенной мультифункциональности



ДИЗАЙН ИССЛЕДОВАНИЯ

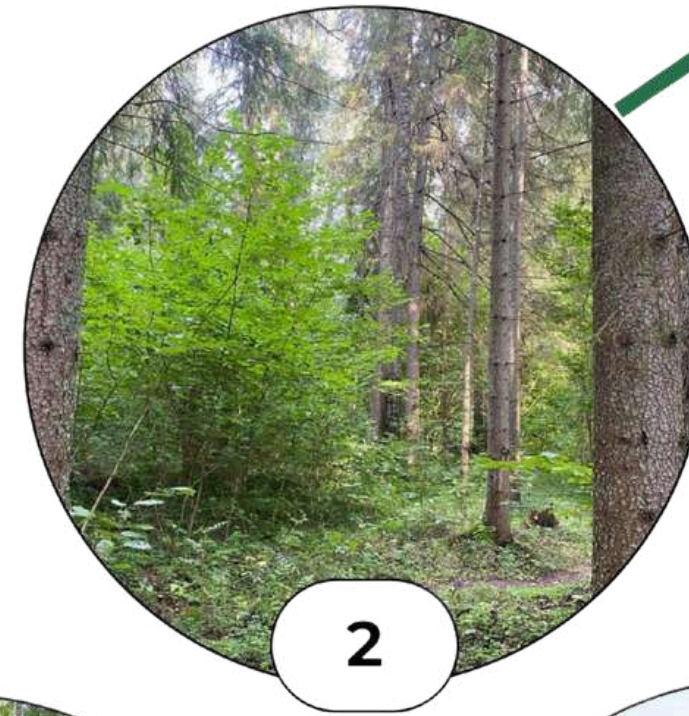
- 60 сдвоенных пробных площадей (2 x 400 м²)
- 4 региона: ЦЛГЗ (Тверская обл.), Псковская область, Московская область (заказник оз. Глубокое), Москва (ТИНАО, "Новая Москва")
- В каждом регионе: 5 типов фитоценозов (А) × 3 локалитета (В) × 2 ПП

Материалы и методы

ФИТОЦЕНОЗЫ:

А

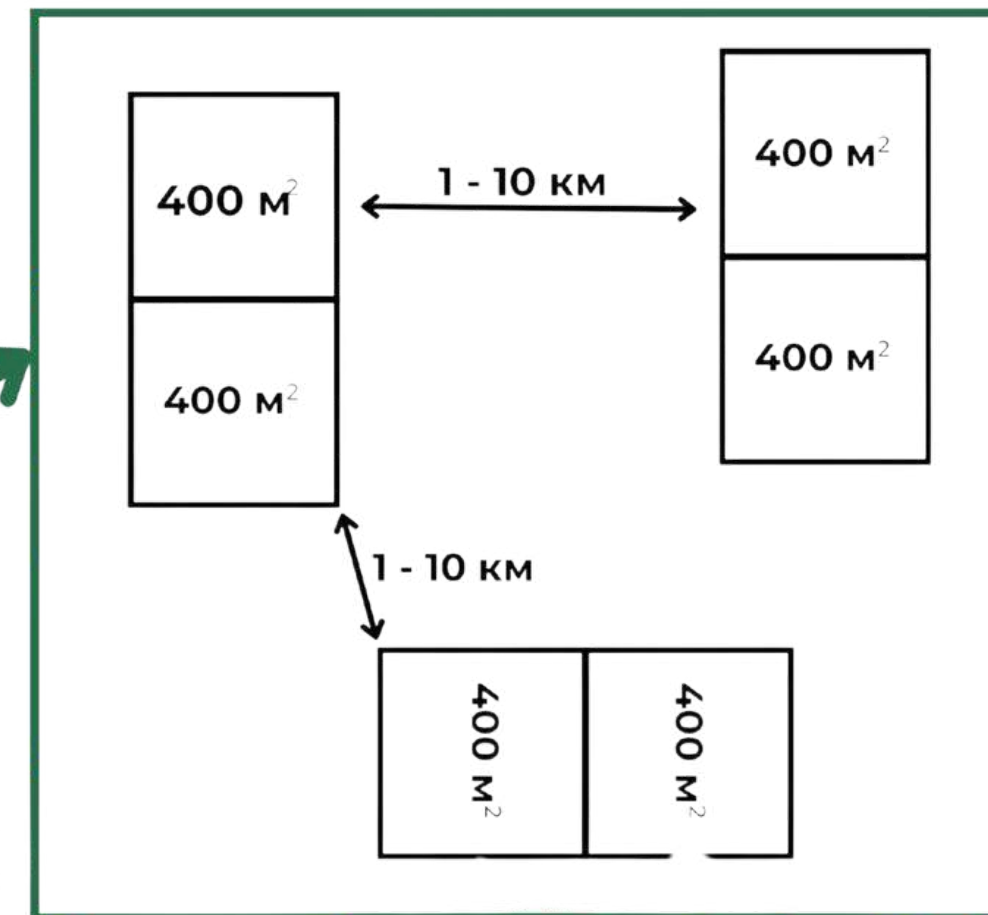
1. зональный елово-широколиственный лес
2. рекреационный елово-широколиственный лес
3. еловая монокультура
4. березовый лес
5. сообщества на вырубках 9-12 лет



В

> 80 лет

n = 13



ПОЛЕВОЙ ЭТАП

На пробных площадях выполнены:

- полные геоботанические описания
- отбор проб для измерений функциональных признаков
- отбор почвенных проб на беспозвоночных
- маркировка всех деревьев
- измерение диаметров всех деревьев
- измерение высот (10 деревьев для каждого вида)
- отбор возрастных кернов (10 деревьев первого яруса на пробную площадь)



Материалы и методы ЛАБОРАТОРНЫЙ ЭТАП

- определение C:N в листьях растений
- обработка почвенных зоологических проб (экстракция из почвы с использованием эклекторов Тульгрена в 96% спирт в течение 7 дней, разбор и определение проб)
- монтировка дендрохронологических кернов, подсчет годовичных колец

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРИЗНАКИ

- **РАСТЕНИЯ:** удельная листовая поверхность, масса семян, содержание C/N в листьях, вегетативная высота видов
- **МАКРОФАУНА:** отношение к влажности, стадия во время зимовки, мобильность, горизонт обитания, трофический уровень



АНАЛИЗ ДАННЫХ

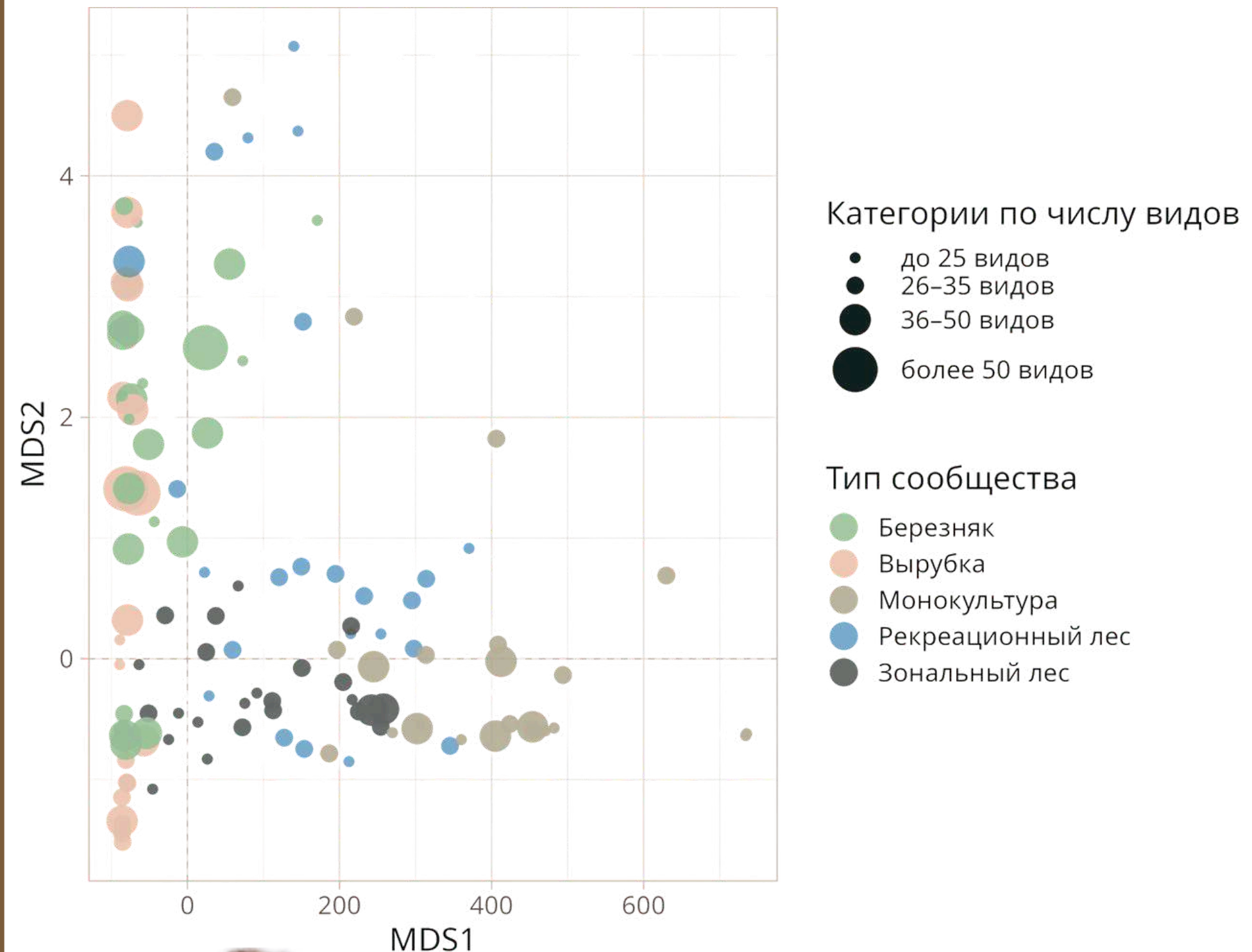
ПОКАЗАТЕЛИ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ

- **FRic** - функциональное богатство (A)
- **FEve** - функциональная выравненность (B)
- **FDiv** - функциональная дивергенция (Б)
- **FDis** - функциональная дисперсия
- **RaoQ** - энтропия Rao



- **Функциональные числа Хилла** -- интерпретируемая шкала «эквивалентного числа разных видов» (Chao et al. 2019)
- **Моменты признаков CWM/CWV/CWS** -- среднее, разброс и асимметрия распределения признака в сообществе (Gross et al. 2017)
- **Функциональная редкость (D_i/U_i)** -- непохожесть вида на «соседей» в сообществе и в региональном пуле (Violle et al. 2017)
- **SES на основе нулевых моделей** — стандартизованный размер эффекта (через рандомизацию значений признаков в матрицах)

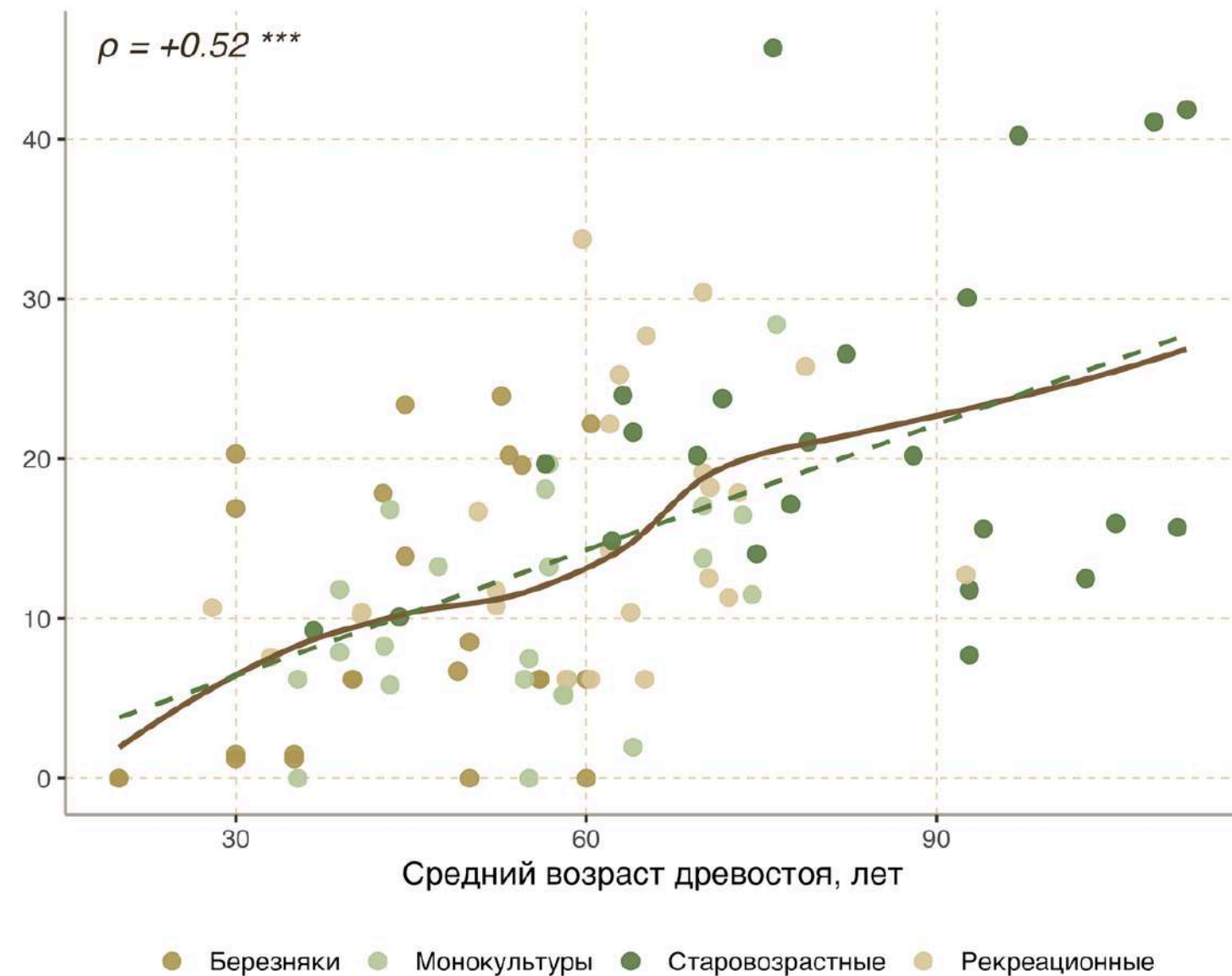
Структура фитоценозов между разными вариантами лесов различается, при этом все изученные сообщества относятся к одному типу фитоценозов



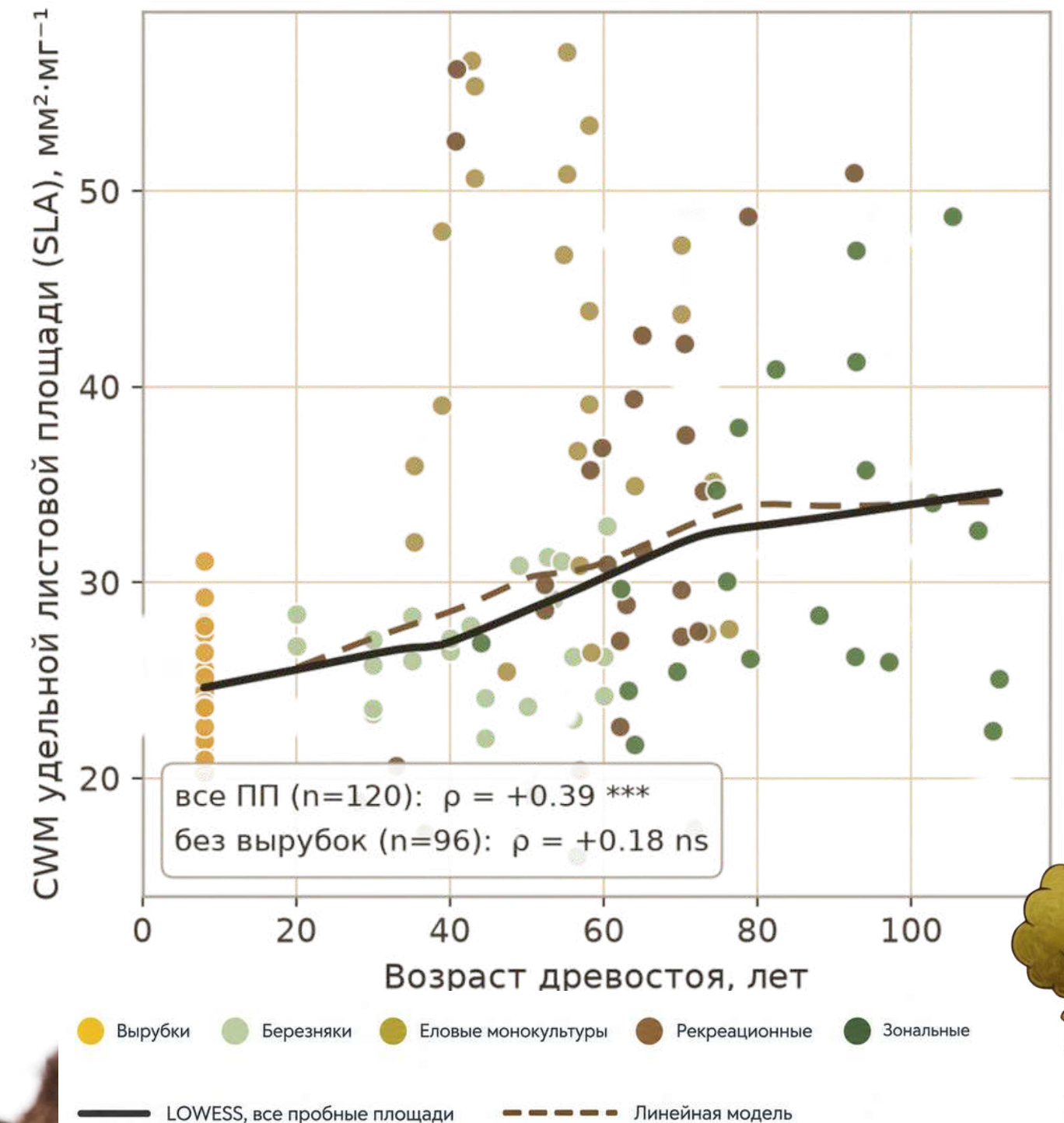
ОСНОВНОЙ ВКЛАД В ИЗМЕНЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПАРАМЕТРОВ ФИТОЦЕНОЗОВ ВНОСЯТ ДРЕВЕСНЫЕ ПОРОДЫ

С ВОЗРАСТОМ МЕНЯЕТСЯ ЭФФЕКТИВНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ДРЕВОСТОЯ И ПОДЛЕСКА, НО НЕ ОБЪЁМ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО ПРОСТРАНСТВА СООБЩЕСТВА

Функциональное число Хилла $q1$

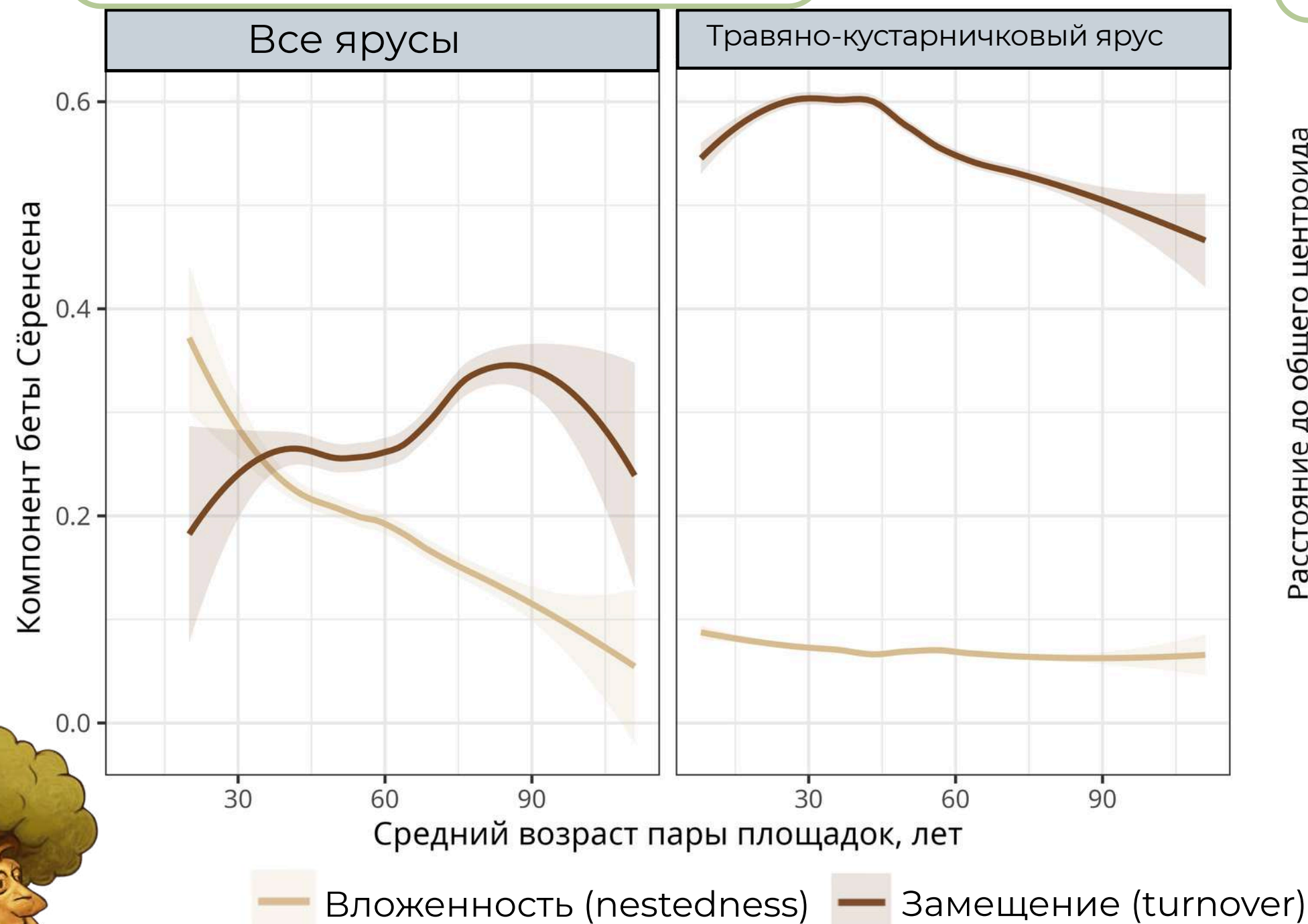


CWM удельной листовой поверхности

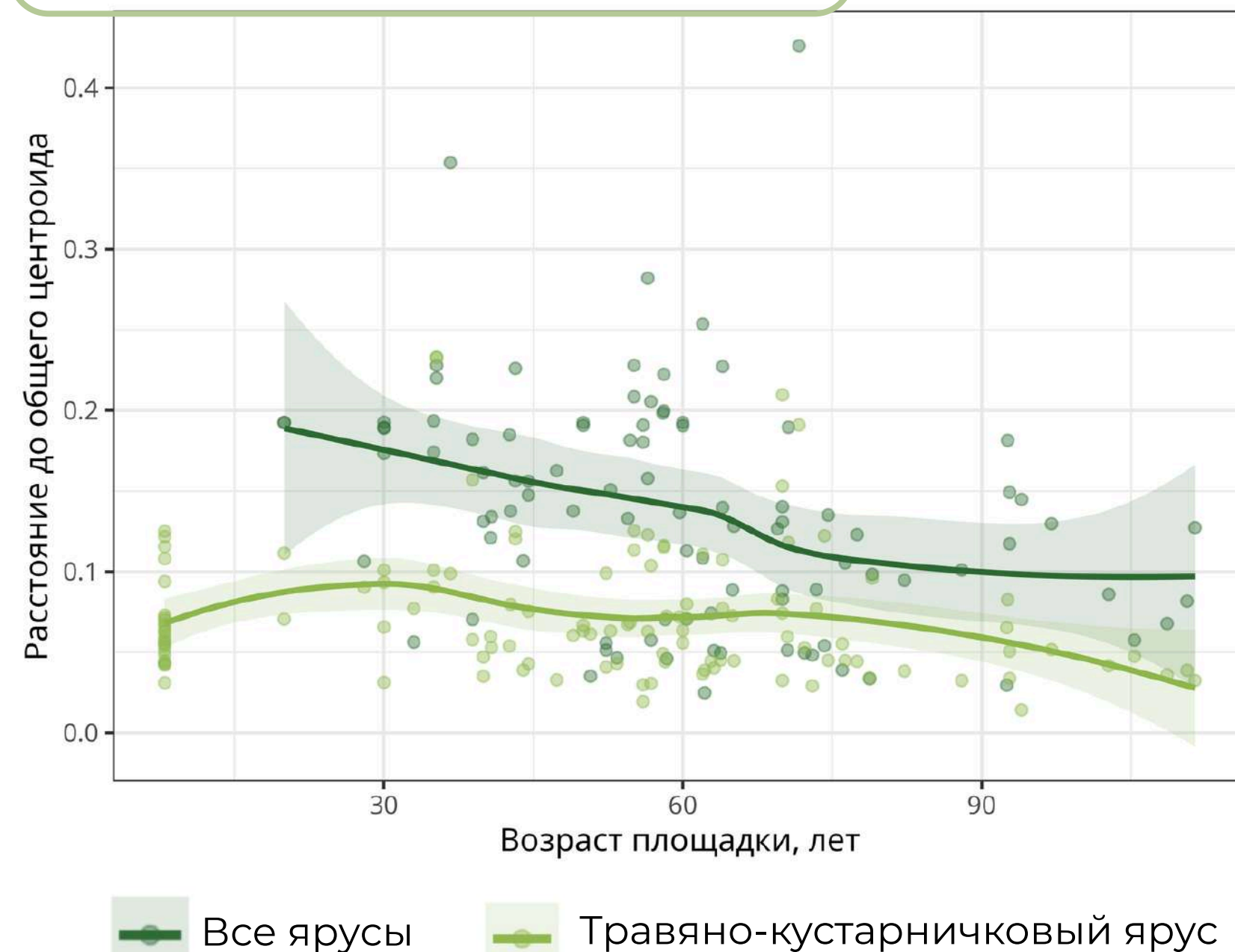


Старовозрастные леса функционально и таксономически гомогенизированы: разные старые площадки похожи друг на друга сильнее, чем разные молодые

Разложение таксономической беты

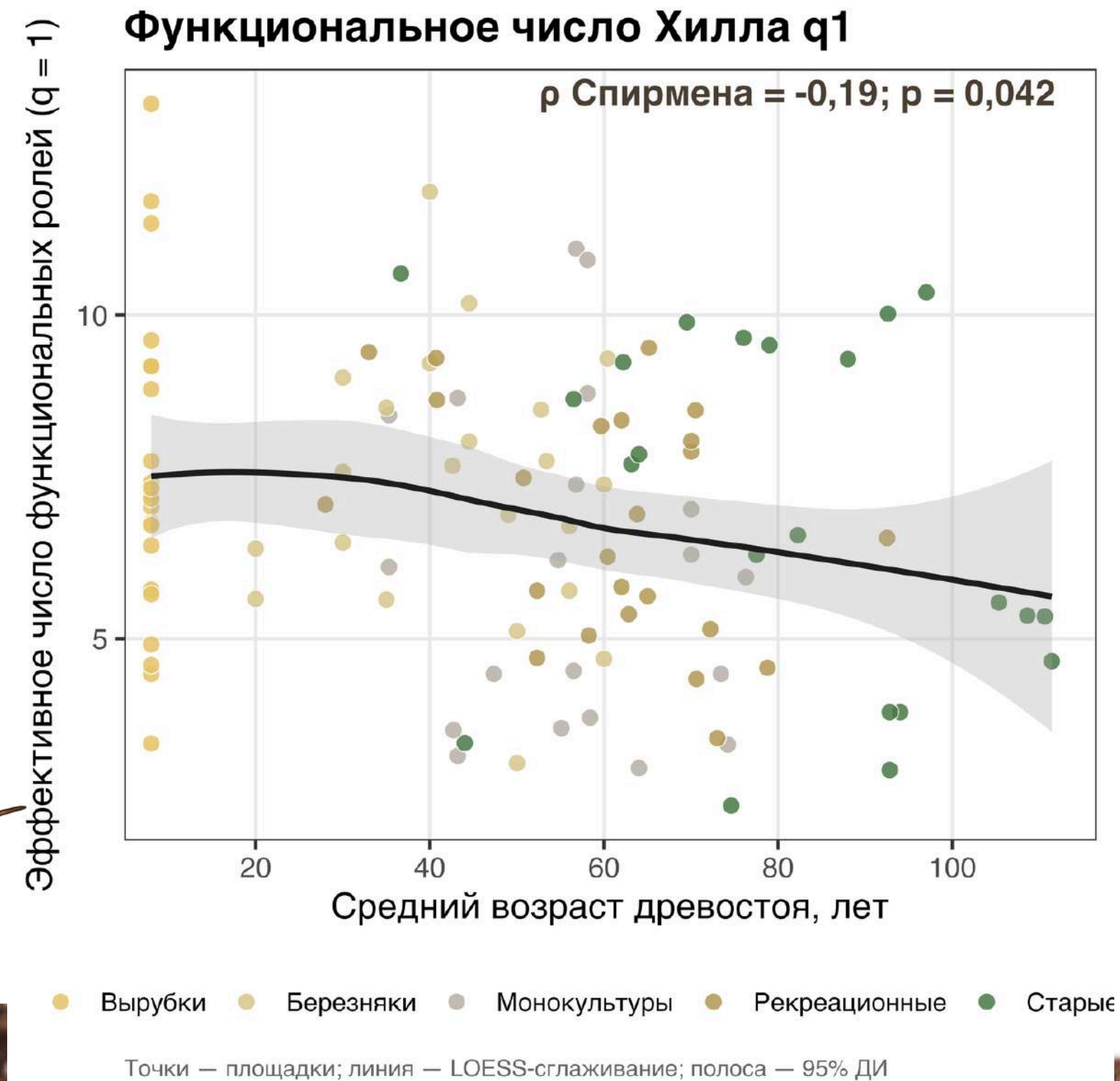


Функциональная гомогенизация

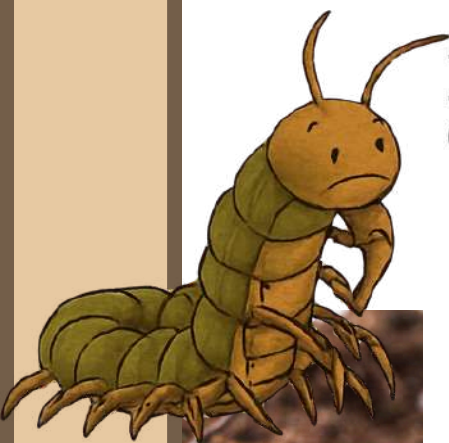
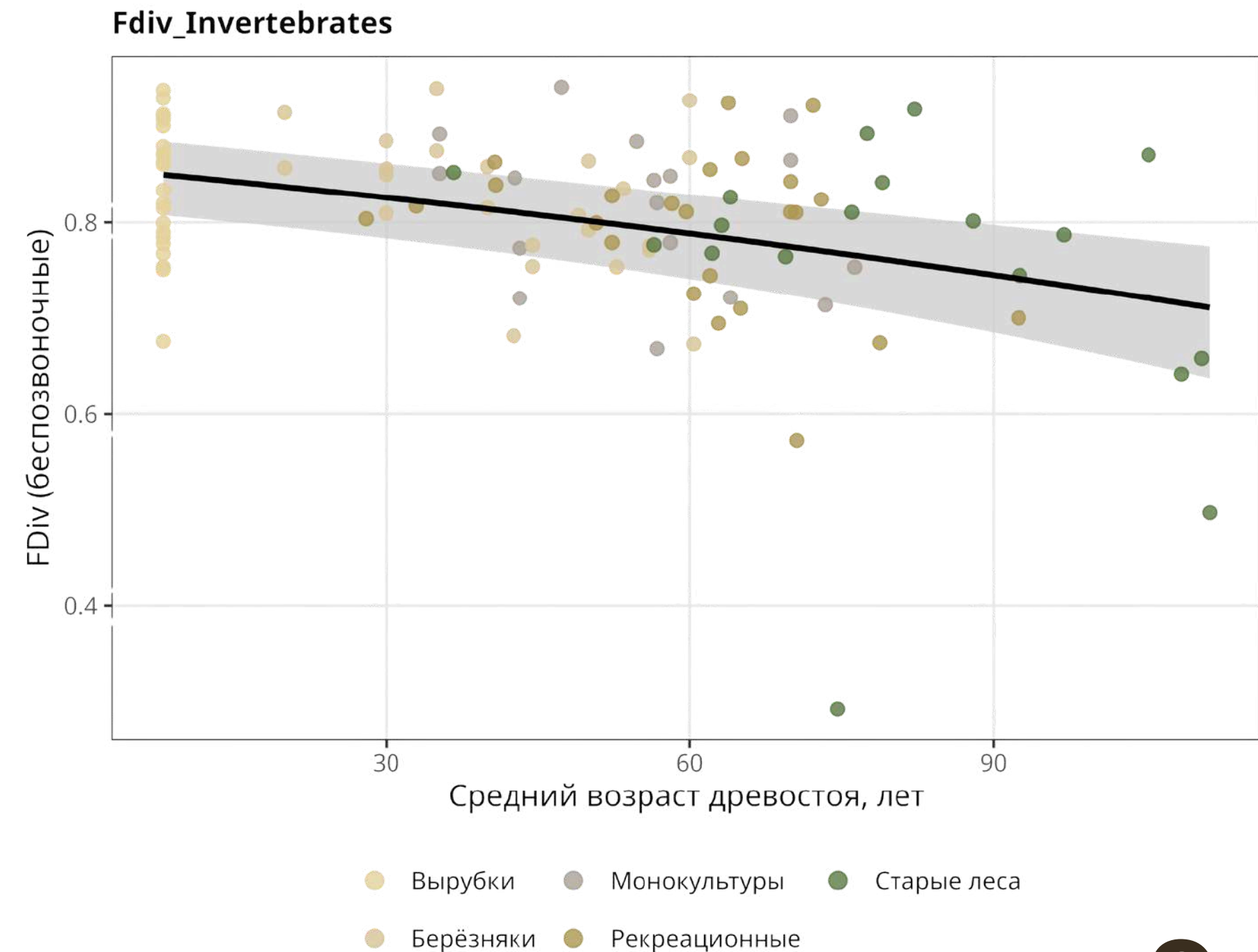


ДЛЯ МАКРОФАУНЫ ПОЧТИ НЕ ВЫЯВЛЕНО ЗНАЧИМЫХ ВЗАИМОСВЯЗЕЙ МЕЖДУ МЕТРИКАМИ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ И ВОЗРАСТОМ ДРЕВОСТОЯ

LOESS-ТРЕНД ДЛЯ ПЕРВОГО ФУНКЦИОНАЛЬНОГО
ЧИСЛА ХИЛЛА



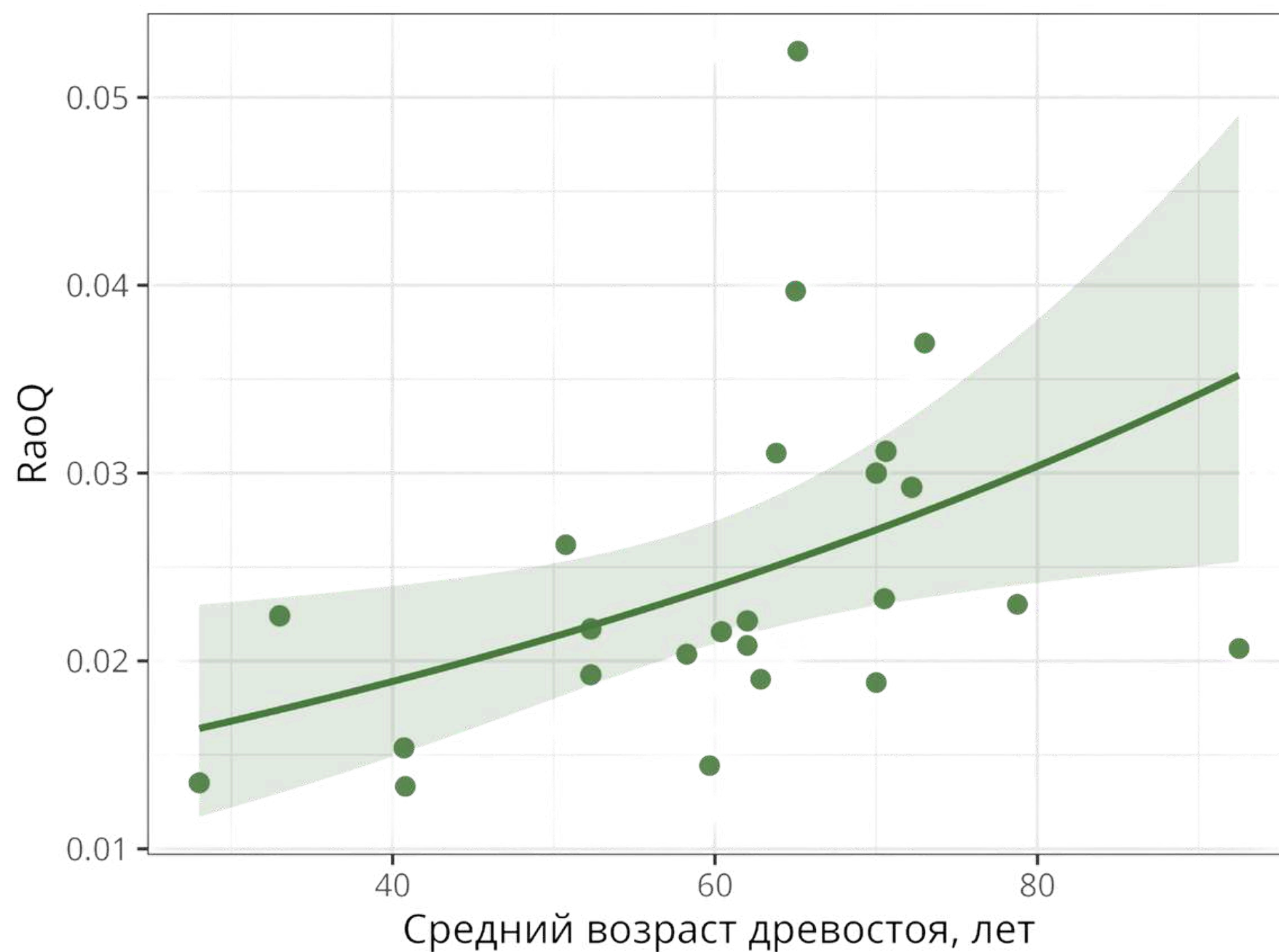
ОБОБЩЁННАЯ АДДИТИВНАЯ МОДЕЛЬ (ГАММ) ДЛЯ
ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ



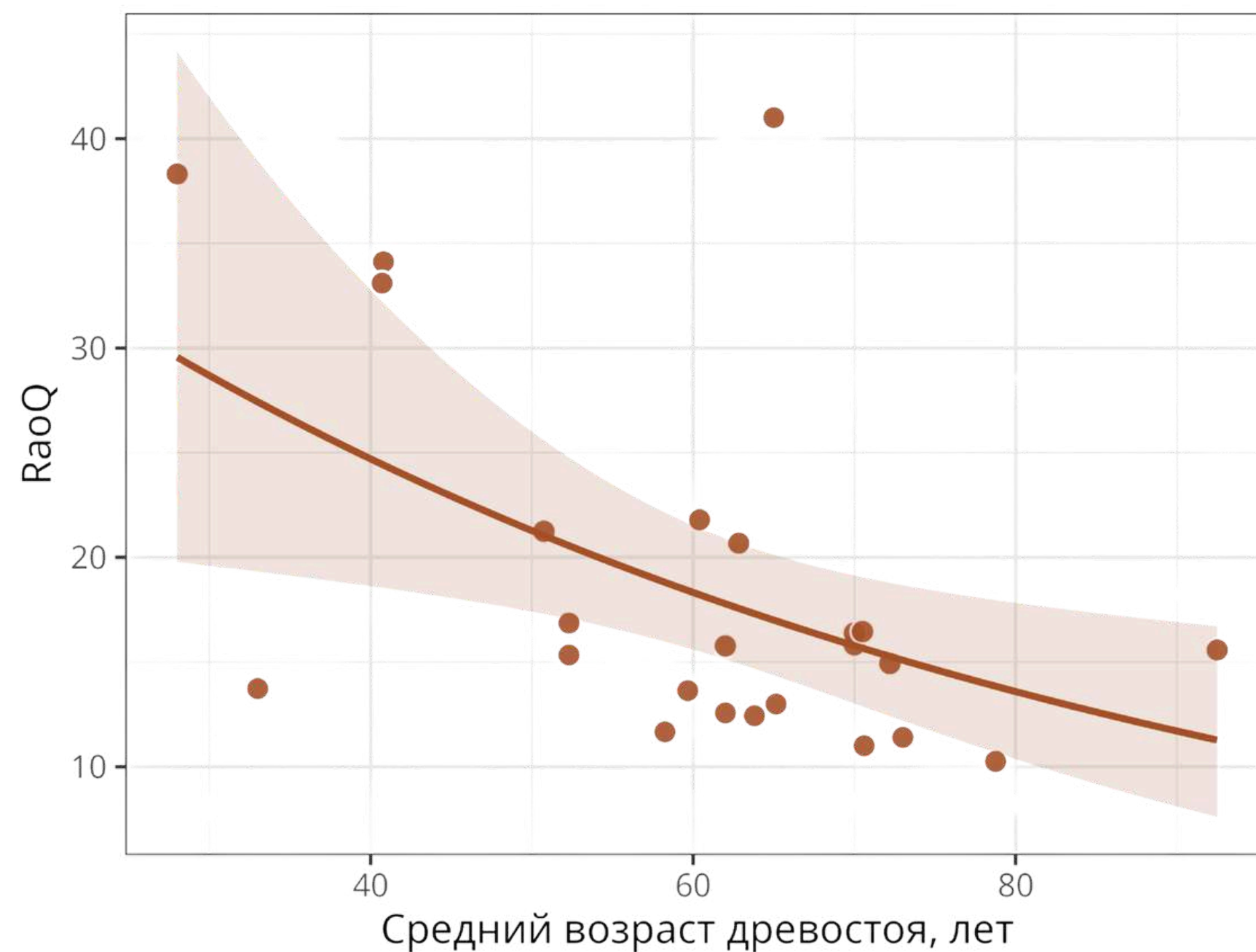
ИНДЕКС РАО ИМЕЕТ РАЗНОНАПРАВЛЕННЫЙ ТРЕНД ДЛЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ И МАКРОФАУНЫ В РЕКРЕАЦИОННЫХ ЛЕСАХ

На общей выборке значимой связи не показано

Растения ($\beta = +0.011$, $p = 0.047$)



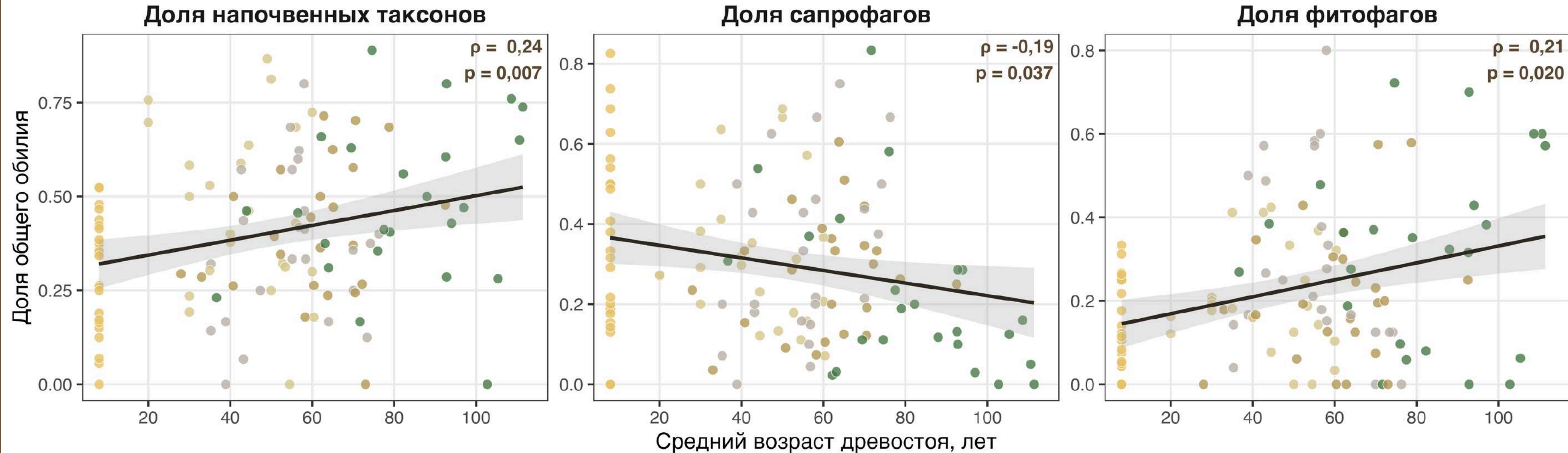
Беспозвоночные ($\beta = -0.012$, $p = 0.011$)



Линии — предсказания GLMM (Gamma, log-связь), тени — 95% ДИ

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ СОСТАВ ГРУПП МАКРОФАУНЫ ИЗМЕНЯЕТСЯ

Доли функциональных групп рассчитаны по относительному обилию таксонов



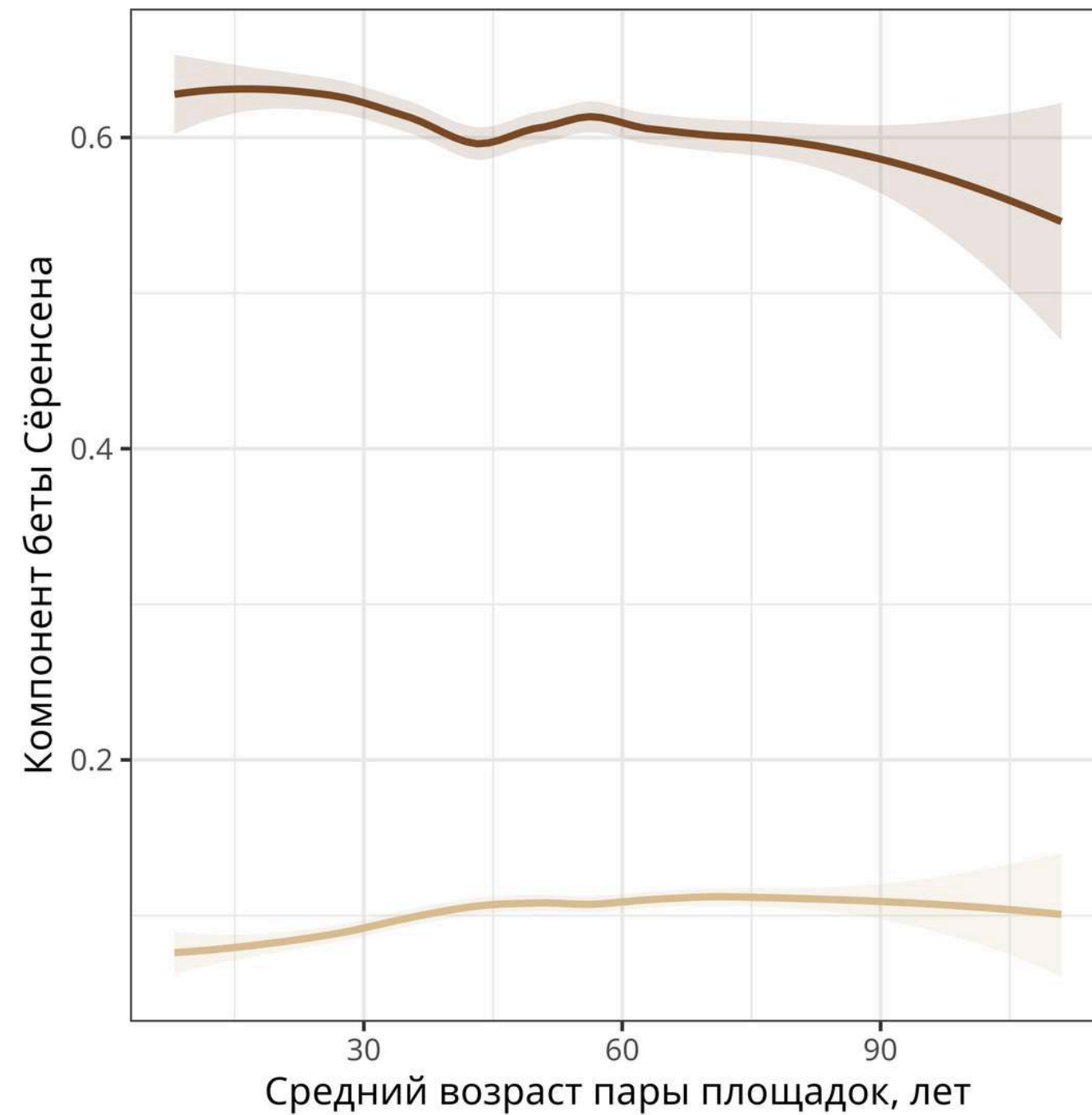
Вырубки Березняки Монокультуры Рекреационные Старые леса

Точки — площадки; линия — линейный тренд; полоса — 95% ДИ

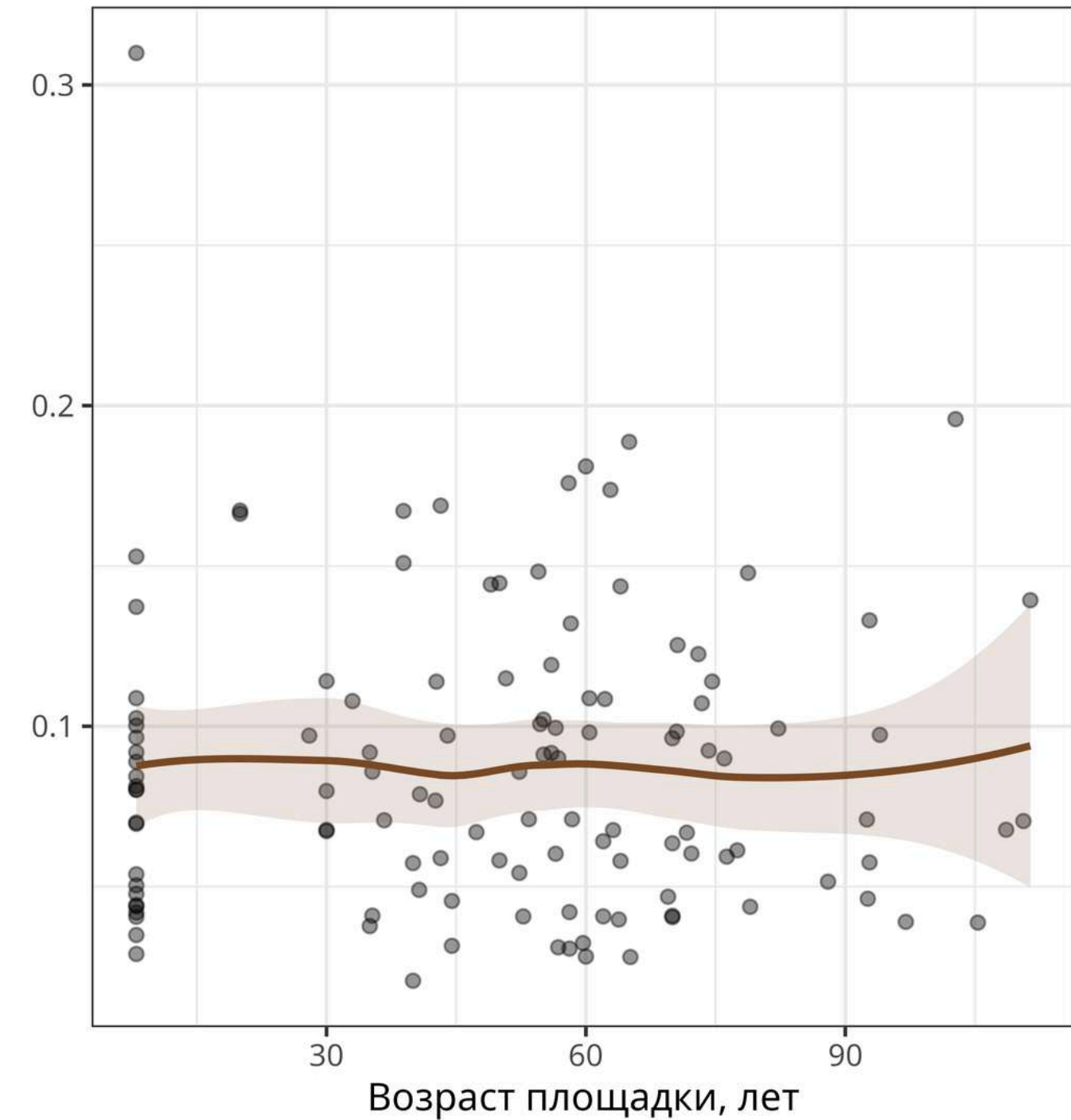


БЕТА-РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВ МАКРОФАУНЫ ЗНАЧИМО НЕ ИЗМЕНЯЕТСЯ С УВЕЛИЧЕНИЕМ ВОЗРАСТА ДРЕВОСТОЯ

Разложение таксономической беты



Функциональная гомогенизация



— Вложенность (nestedness) — Замещение (turnover)

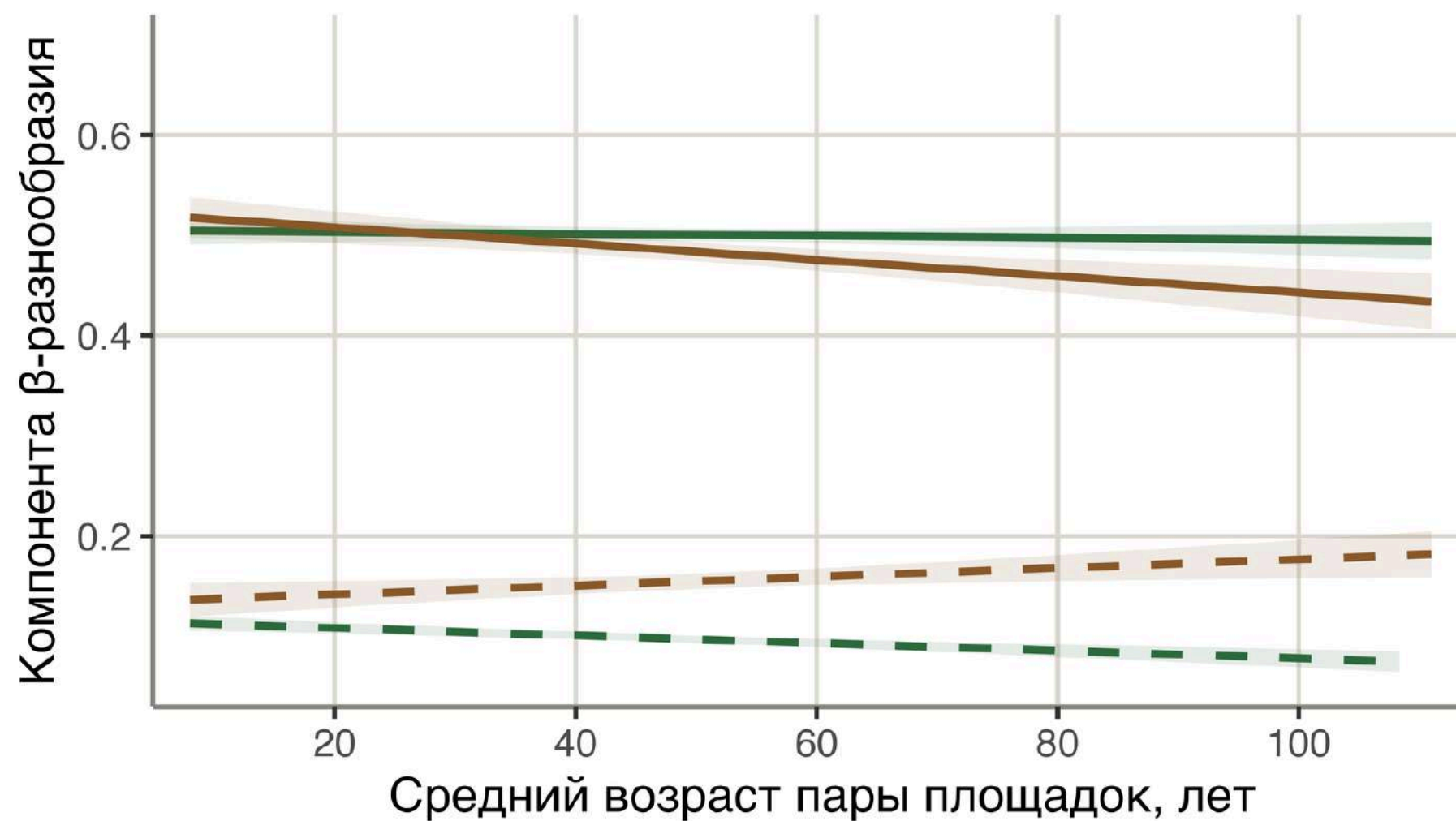


Растительность становится функционально более однородной, а сообщества макрофауна — более разнообразными и специализированными

Таксономическое β -разнообразие

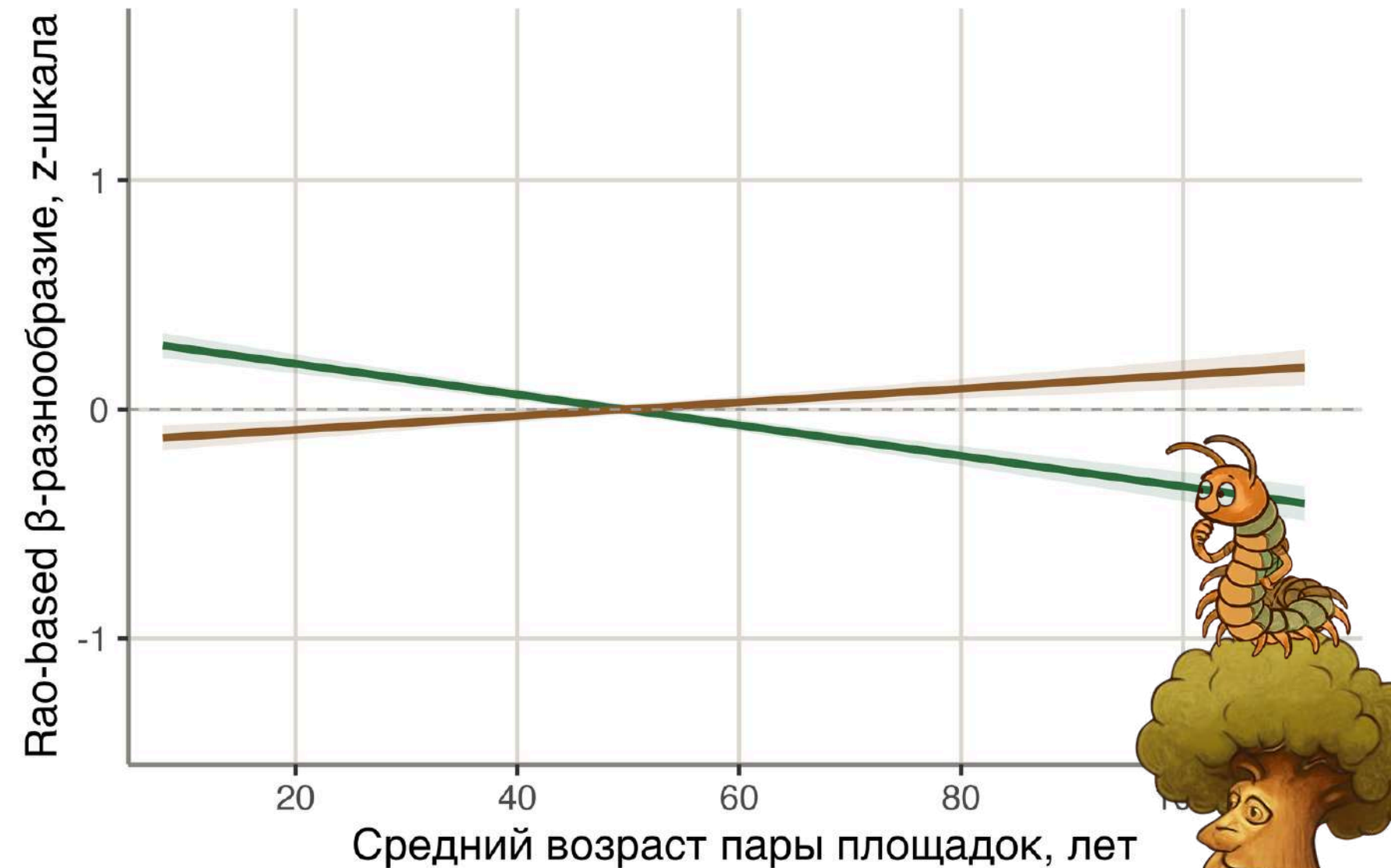
— Замещение (turnover) - - Вложенность (nestedness)

Сообщество Растительность Макрофауна



Функциональная β -разнообразие по Rao

Сообщество Растительность: все ярусы Макрофауна



Линии — линейные тренды



ВЫВОДЫ

- “Классические” индексы (FRic/FEve/FDiv/FDis) почти не “реагируют” на возраст
- Число эффективных функциональных ролей в фитоценозах значительно увеличивается с возрастом за счет древесно-кустарниковой компоненты
- Функциональный состав макрофауны при увеличении возраста экосистем смещается: становится больше фитофагов, увеличивается доля почвенных видов
- При воздействии рекреации функциональное разнообразие растительности растет, а макрофауны - падает
- Функциональное бета-разнообразие растительности падает при увеличении возраста древостоя, а макрофауна - напротив, увеличивается





СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ!

Искренняя благодарность коллегам-соисполнителям проекта
к.б.н. Коробушкину Д.И., Прониной Н.А., Гусевой П.А., Панченкову А.А., к.б.н.
Сайфутдинову Р.А.

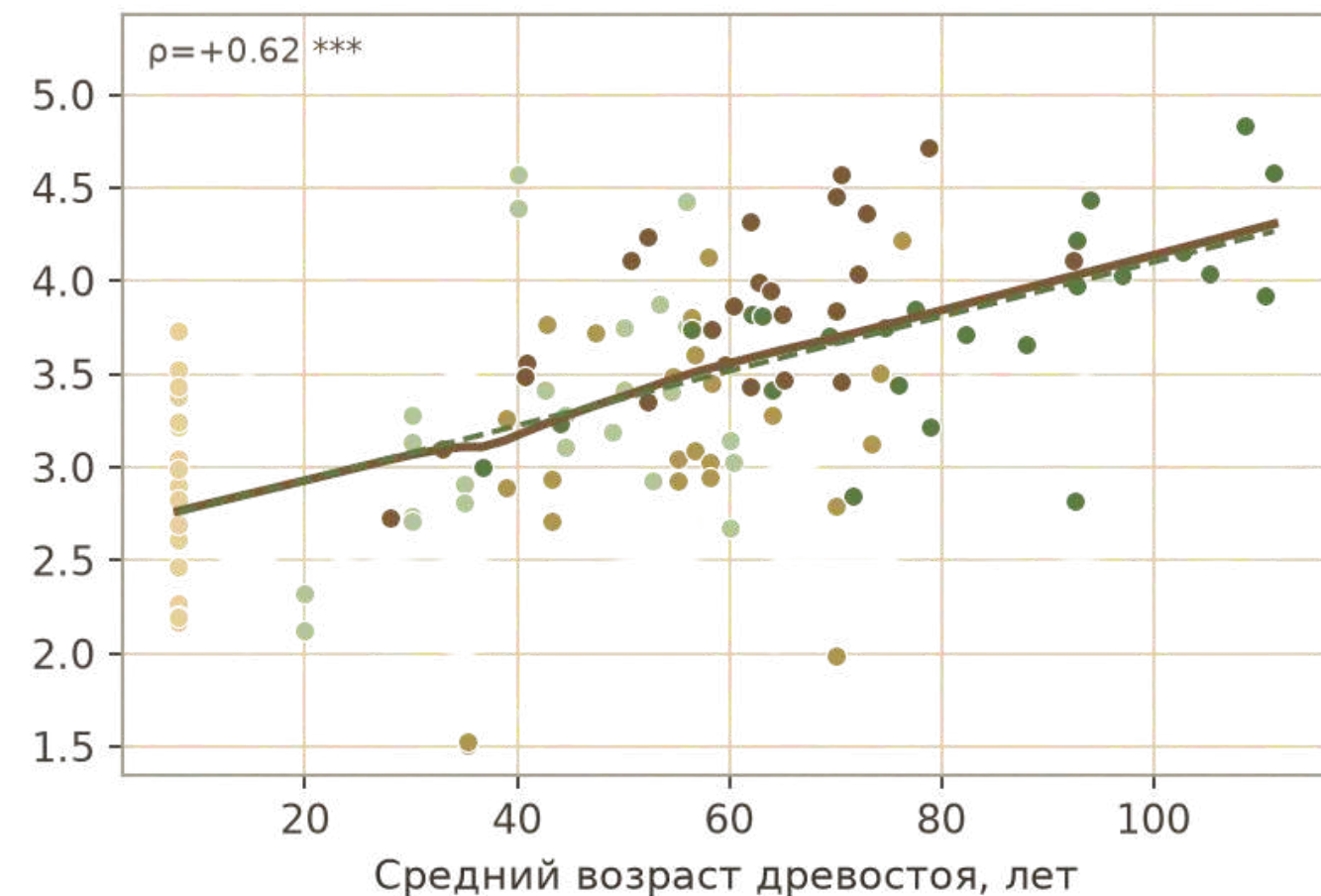
Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда № 23-74-01143



ОСНОВНОЙ ВКЛАД В ИЗМЕНЕНИЕ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПАРАМЕТРОВ ФИТОЦЕНОЗОВ ВНОСЯТ ДРЕВЕСНЫЕ ПОРОДЫ

ПО ВСЕМ ЯРУСАМ ФИТОЦЕНОЗОВ

Функц. число Хилла ${}^1D(\bar{d})$



- к.к.Спирмена более 0,6 показан для квадратичной энтропии Rao и функц. число Хилла ${}^1D(d)$
- Для 10 параметров показана значимая корреляция более 0,4

● Вырубки
● Березняки

● Еловые монокультуры
● Рекреационные

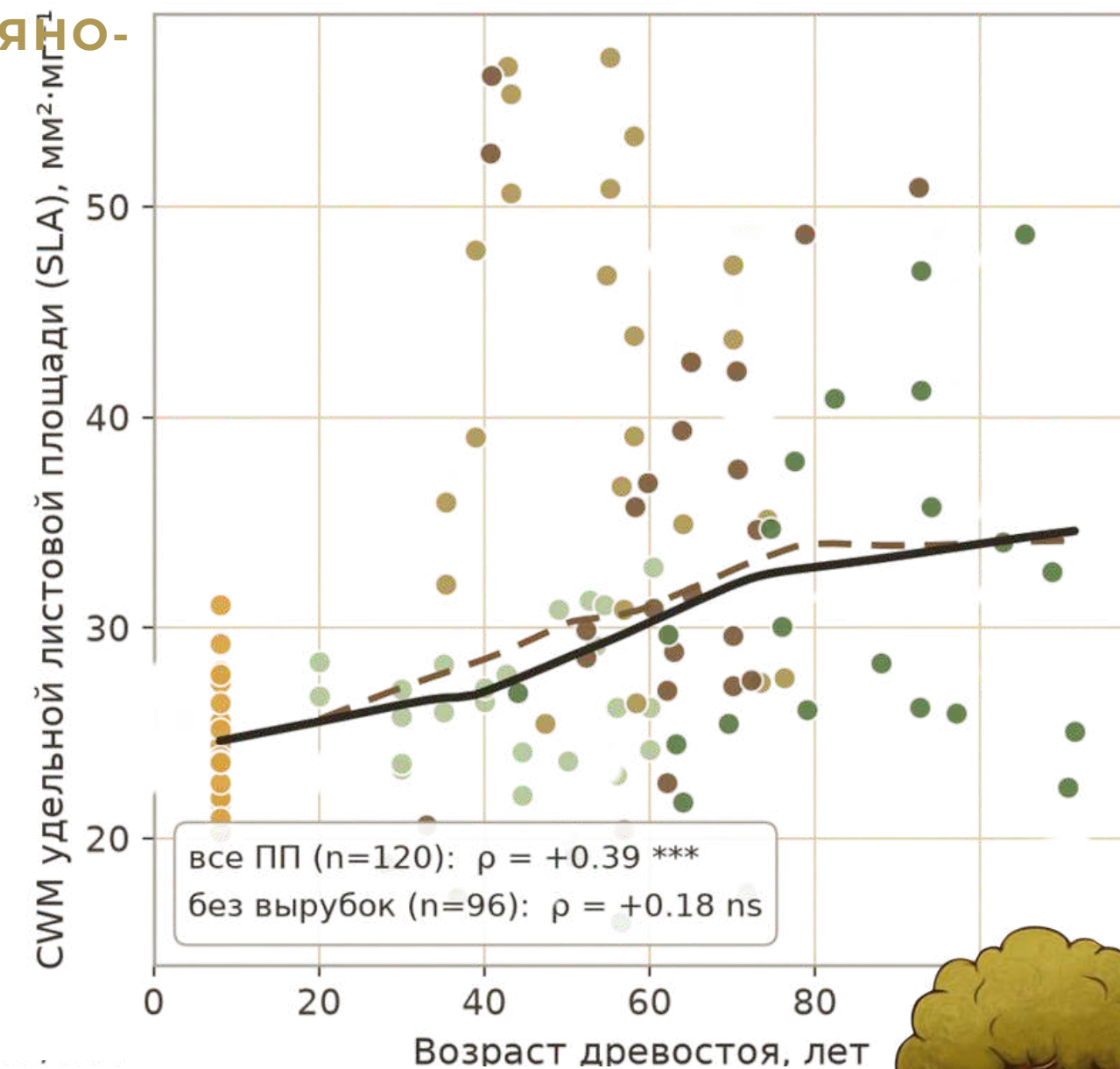
● Зональные ел.-широколиств.
— LOWESS, все пробные площади

ИНДЕКСЫ FRic, FEve, FDiv, FDis не показали значимых связей, или они крайне слабые

ЕСЛИ ОСТАВИТЬ ТОЛЬКО ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВЫЙ ЯРУС

- Связь с RaoQ и ${}^1D(d)$ не значима (RaoQ $+0.65 *** \rightarrow +0.20$ (KW ns), число Хилла ${}^1D +0.62 *** \rightarrow -0.04$ (ns))
- Травяно-кустарничковый ярус в старовозрастных лесах ниже (CWM высоты $\rho = -0.43 ***$) и имеет более тонкие нежные листья большей площади (SLA $\rho = +0.39 ***$)

Листья становятся тоньше



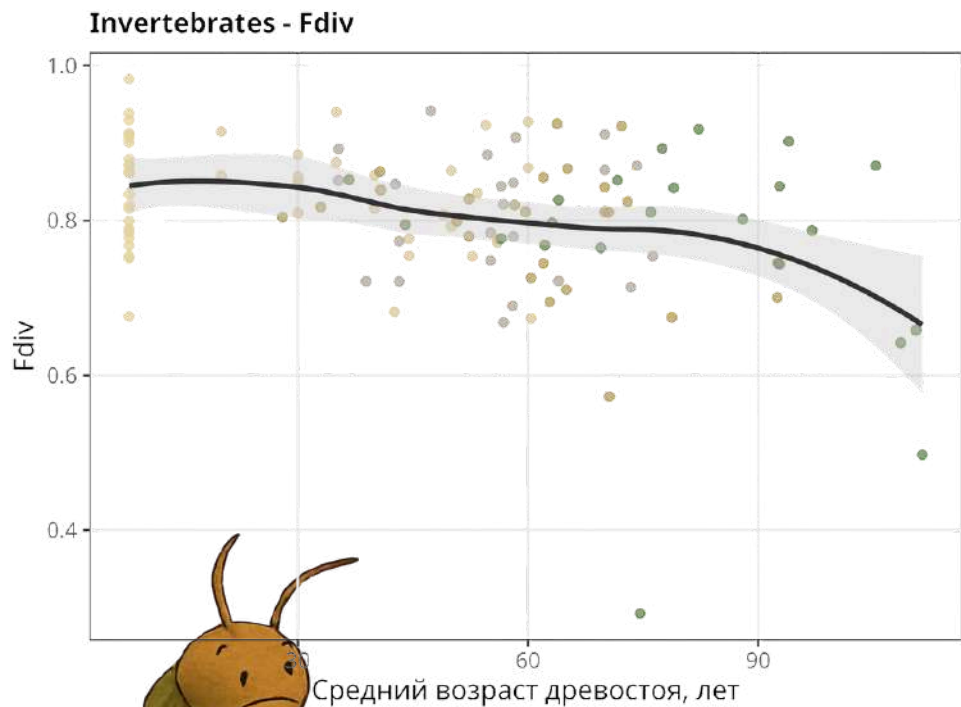
ДЛЯ МАКРОФАУНЫ ПОЧТИ НЕ ВЫЯВЛЕНО ЗНАЧИМЫХ ВЗАИМОСВЯЗЕЙ МЕЖДУ МЕТРИКАМИ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО РАЗНООБРАЗИЯ И ВОЗРАСТОМ ДРЕВОСТОЯ

120 ПЛОЩАДОК × 71 ТАКСОН, 6 КАТЕГОРИАЛЬНЫХ
ПРИЗНАКОВ, N = 104

Исключения:

- функциональная избыточность (q=2) $\rho = -0.20$, $p = 0.039$
- функциональная дивергенция
- индекс Рао для рекреационных лесов

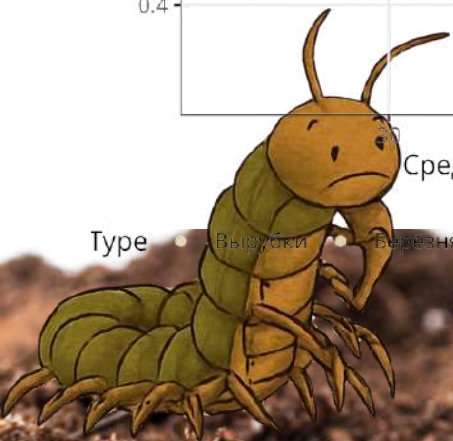
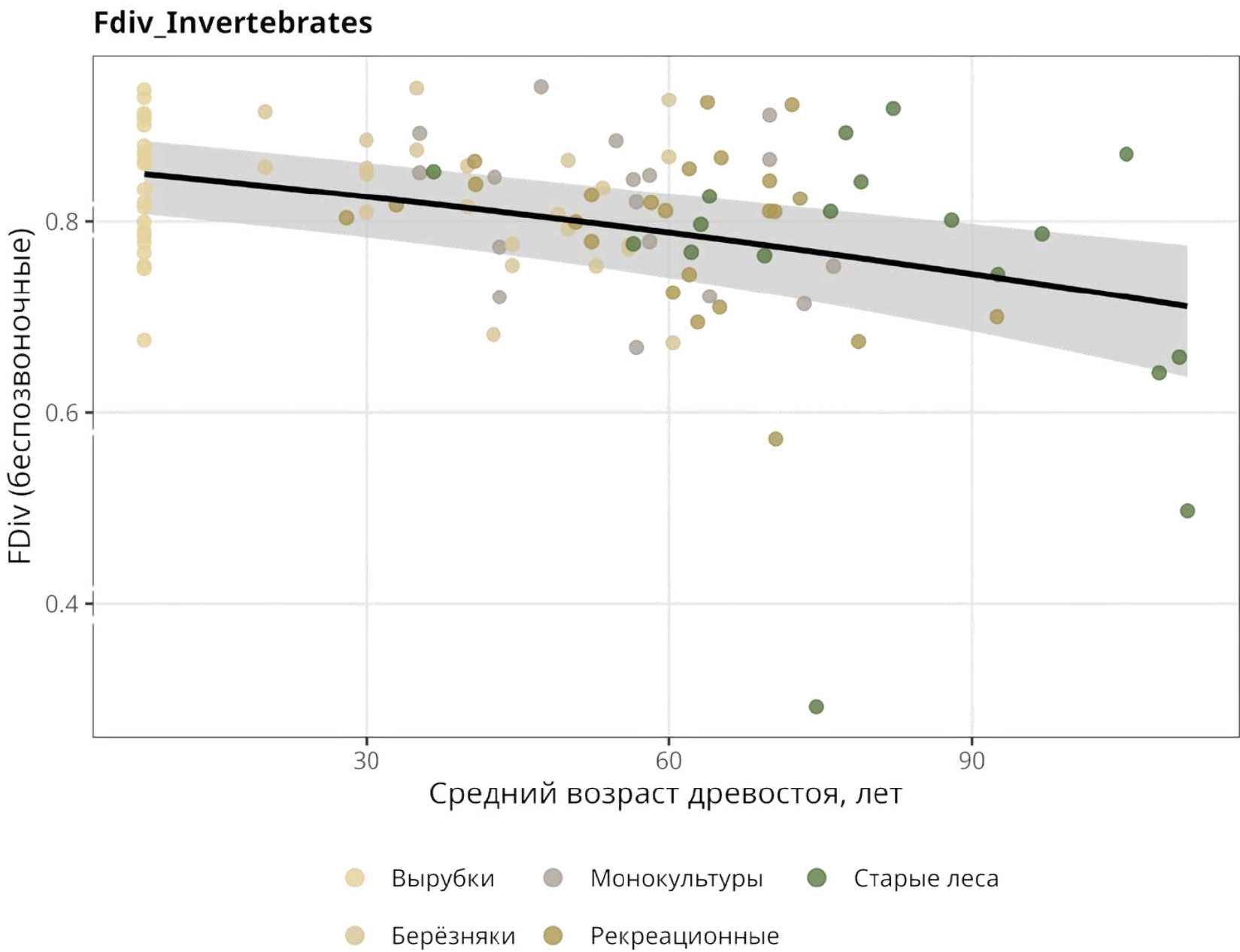
ЛИНИЯ ТРЕНДА МЕТОДОМ ЛОКАЛЬНОЙ РЕГРЕССИИ (LOESS)



Типы: Вырубки Берёзняки Монокультуры Рекреационные Старые леса

- Для функциональной дивергенции показана нелинейная связь с возрастом древостоя (edf = 1,33, p-value = 0,00049, равномерность остатков $p = 0.4$, дисперсия dispersion = 1.1, $p = 0.6$)

ОБОБЩЁННАЯ АДДИТИВНАЯ МОДЕЛЬ (ГАММ)

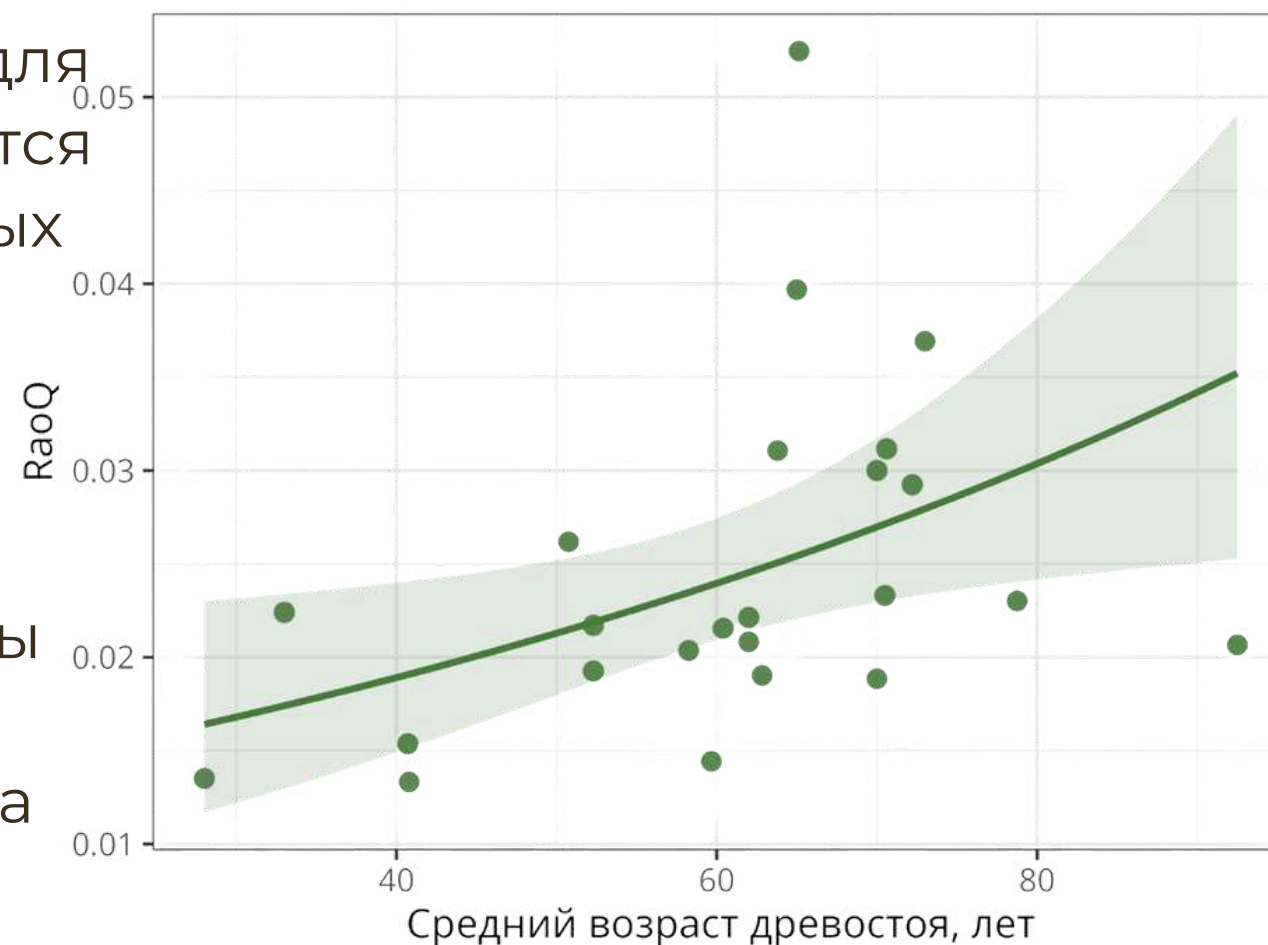


ИНДЕКС РАО ПРИ РАЗБИЕНИИ ИМЕЕТ ЛИНЕЙНЫЙ* ТРЕНД В РЕКРЕАЦИОННЫХ ЛЕСАХ

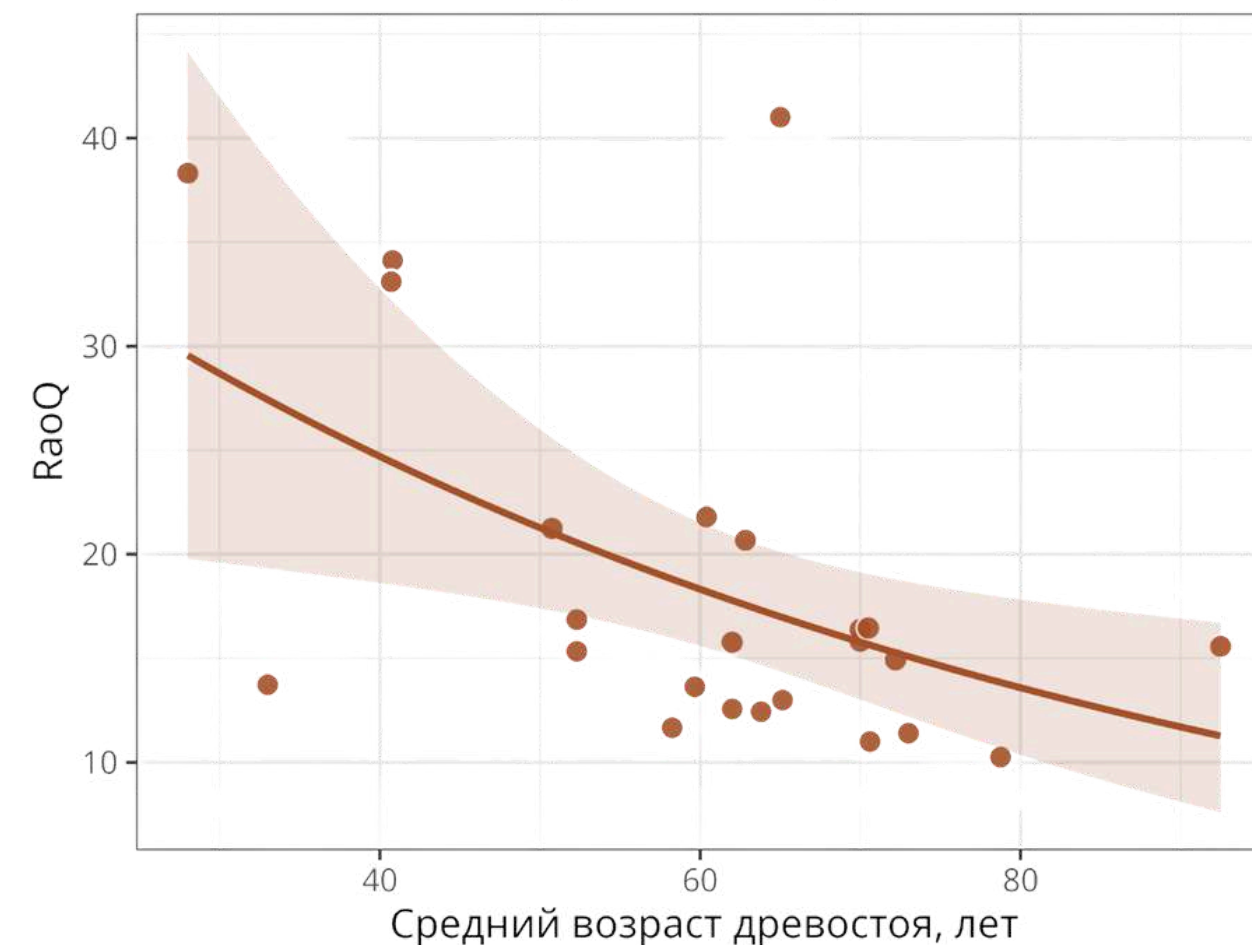
На общей выборке значимой связи не показано, для других параметров пакета FD значимых связей не выявлено

- Можно предположить, что для растений RaoQ увеличивается из-за внедрения чужеродных видов и местных с рудеральной стратегией с контрастными функциональными признаками, а у макрофауны снижается из-за рекреационного влияния на почву (вытапывание, уплотнение верхних горизонтов, разрушение подстилки)

Растения ($\beta = +0.011$, $p = 0.047$)



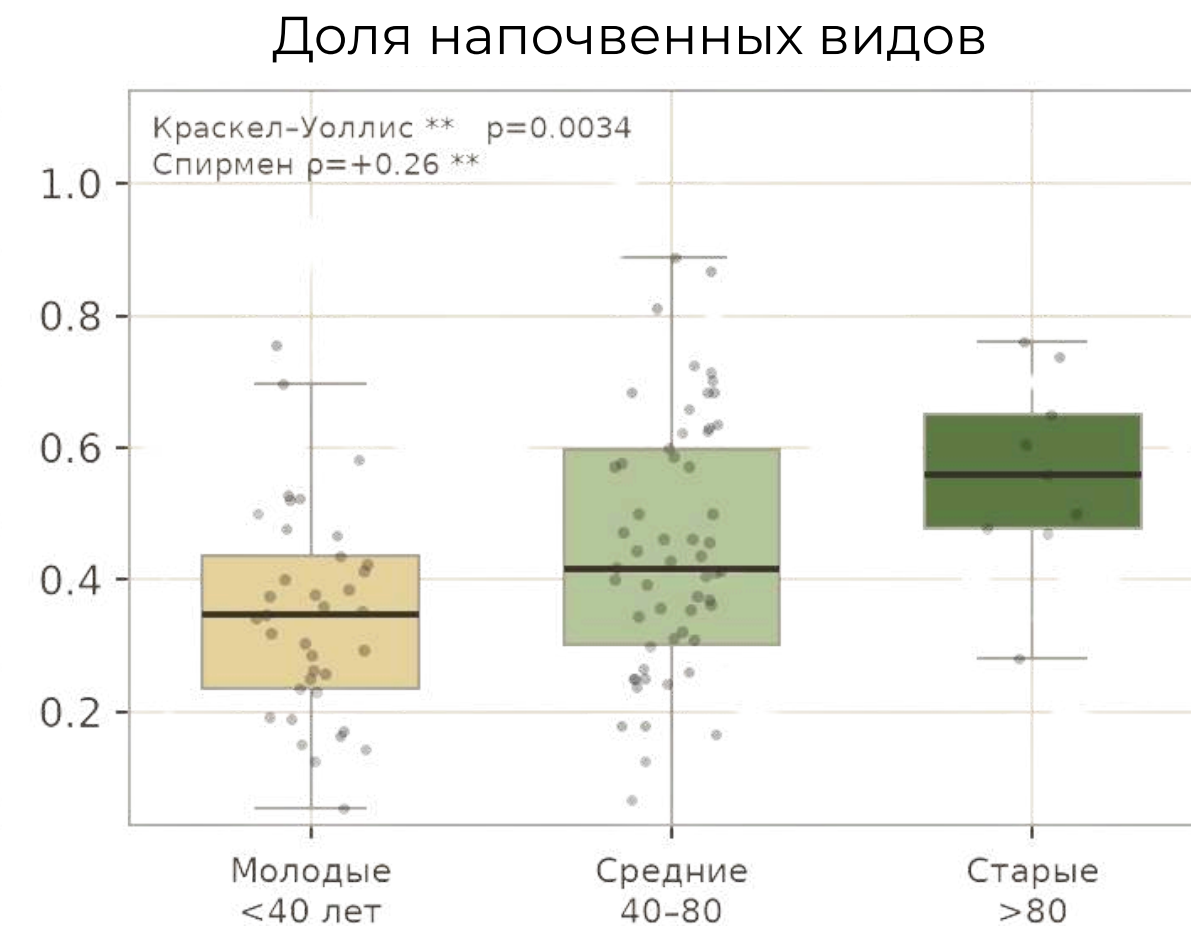
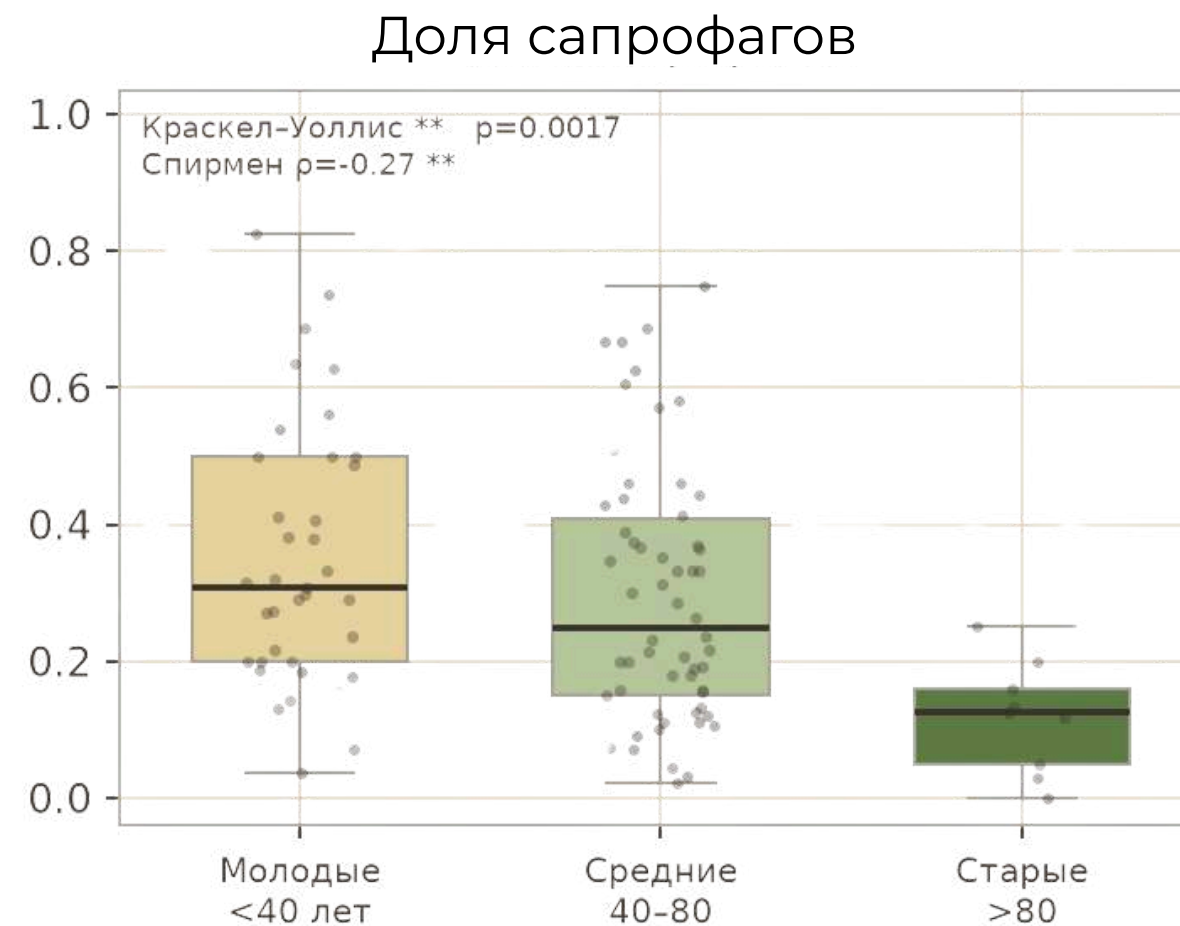
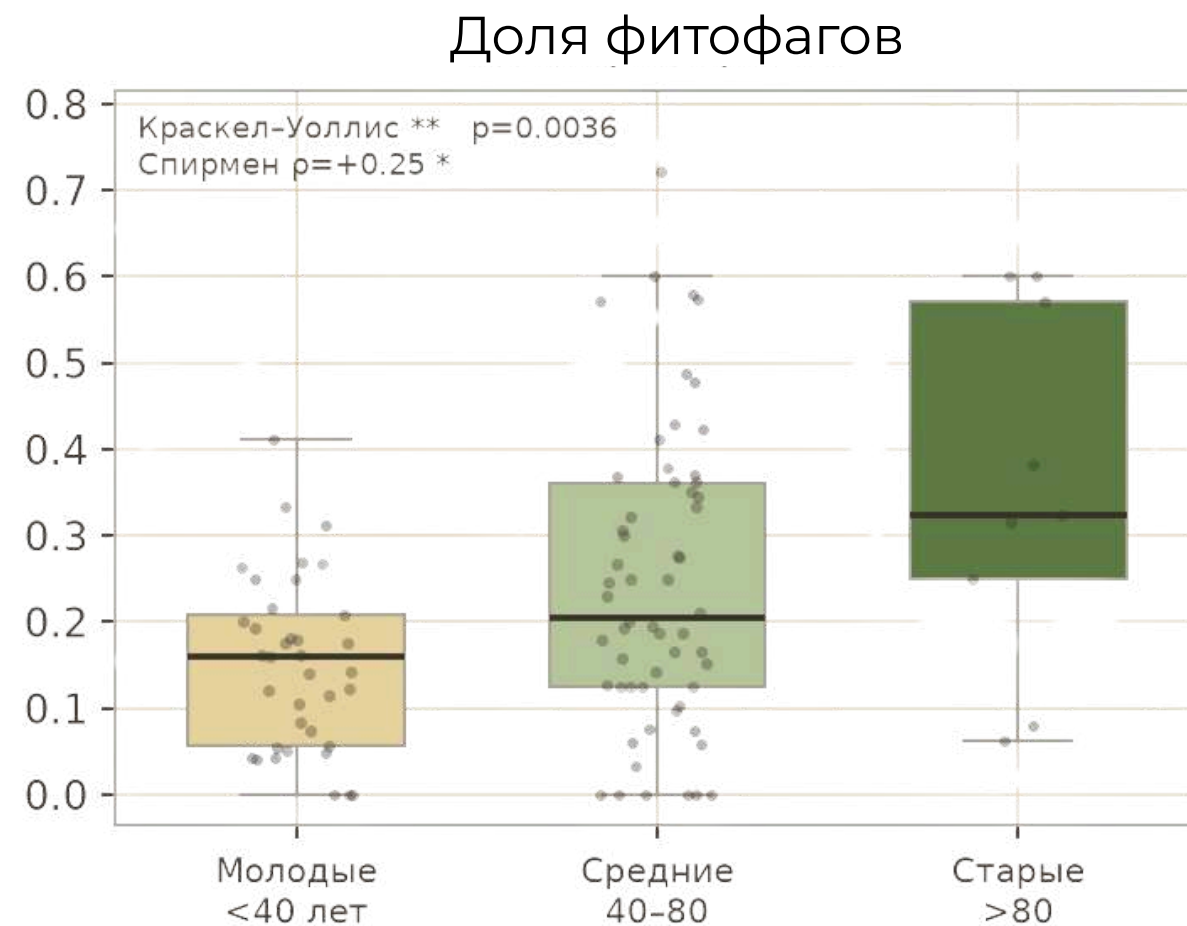
Беспозвоочные ($\beta = -0.012$, $p = 0.011$)



Линии — предсказания GLMM (Gamma, log-связь), тени — 95% ДИ

*Для растений REML: $edf = 1,98$ ($p=0.058$)), для макрофауны $edf = 1$; ML для растений $edf=1$, $p\text{-value}=0.023$, но 65.8% бутстреп-выборок показали $edf > 1.5$, Форма кривой (REML-модель): пик прироста RaoQ около 56 лет (макс. наклон $+0.00038/\text{год}$), выход на плато к 90 годам

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ СОСТАВ ГРУПП МАКРОФАУНЫ ИЗМЕНЯЕТСЯ



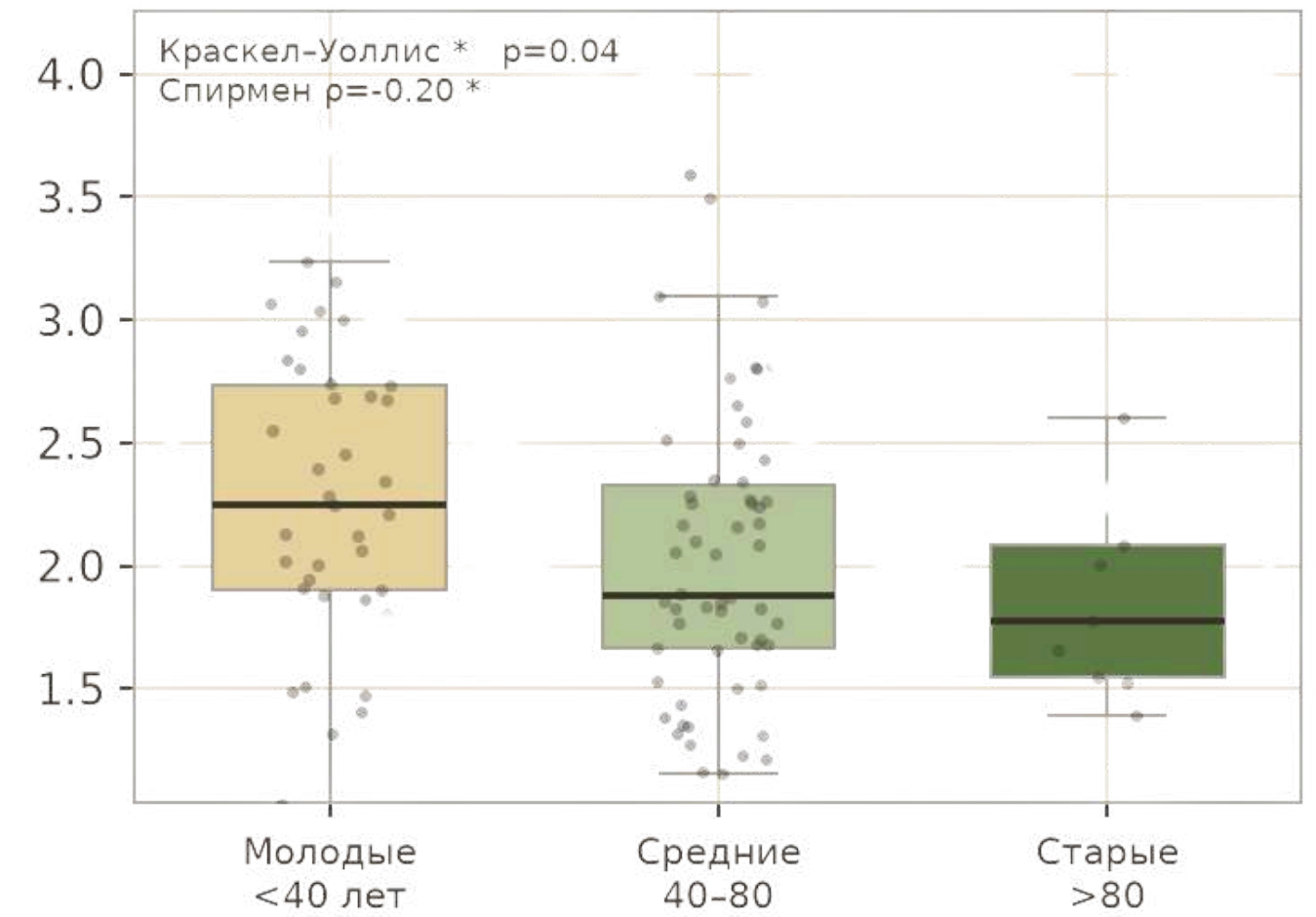
Смещение “вверх” и от сапрофагии к фитофагии

Доля фитофагов растёт ($\rho=+0.25^{**}$, $0.16 \rightarrow 0.20 \rightarrow 0.32$), доля сапрофагов падает ($\rho=-0.27^{**}$, $0.31 \rightarrow 0.25 \rightarrow 0.13$), доля напочвенных видов растёт ($\rho=+0.26^{**}$, $0.35 \rightarrow 0.42 \rightarrow 0.56$)



МАКРОФАУНА

Функциональная избыточность (q=2)



ПАКЕТЫ в R

**FD, mFD,
multifunc**

**ПАКЕТЫ в
R**

iNEXT.3D, hillR

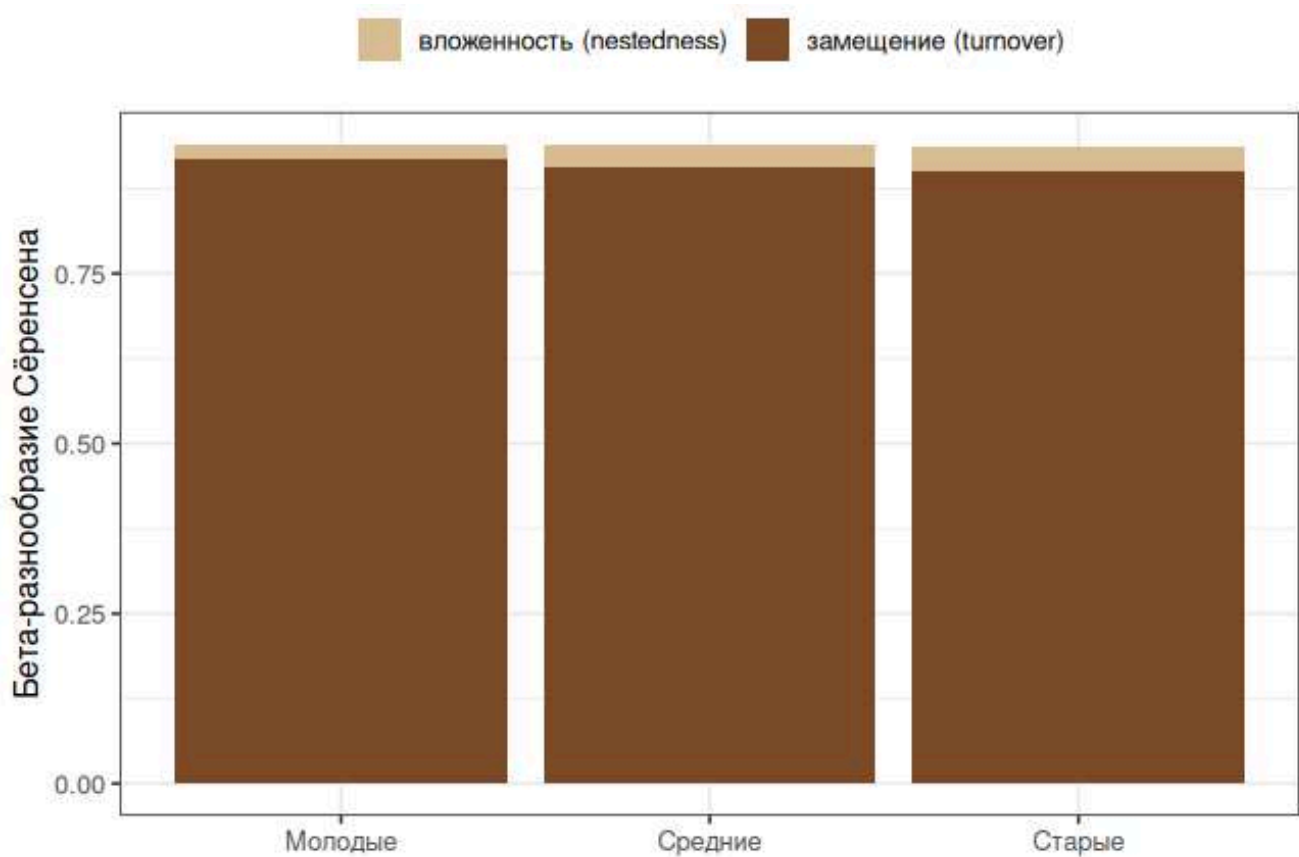
**tidytmoment,
ecolottery**

funrar

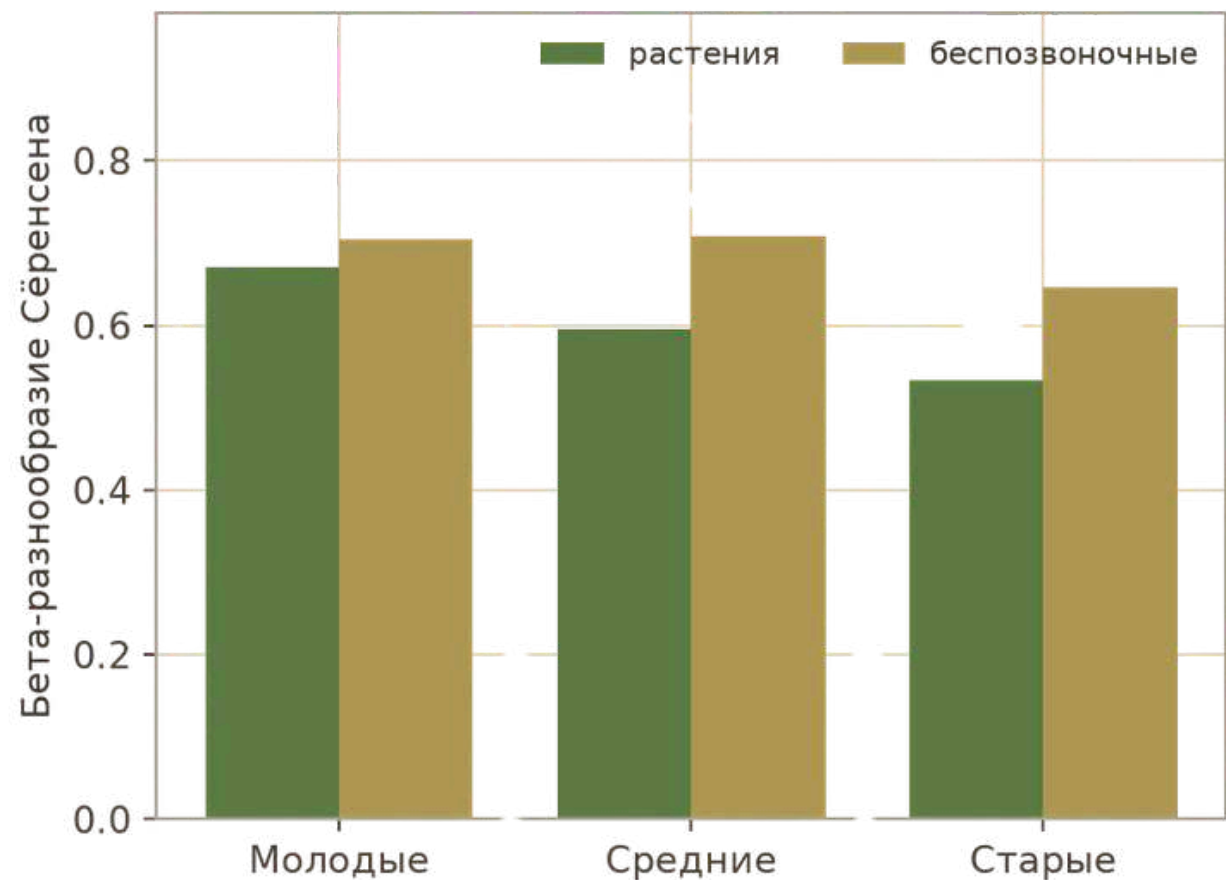
**picante,
funrar,
vegan и др**

ТРЕНД БЕТА-РАЗНООБРАЗИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ОТЛИЧАЕТСЯ ОТ ТРЕНДА ДЛЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

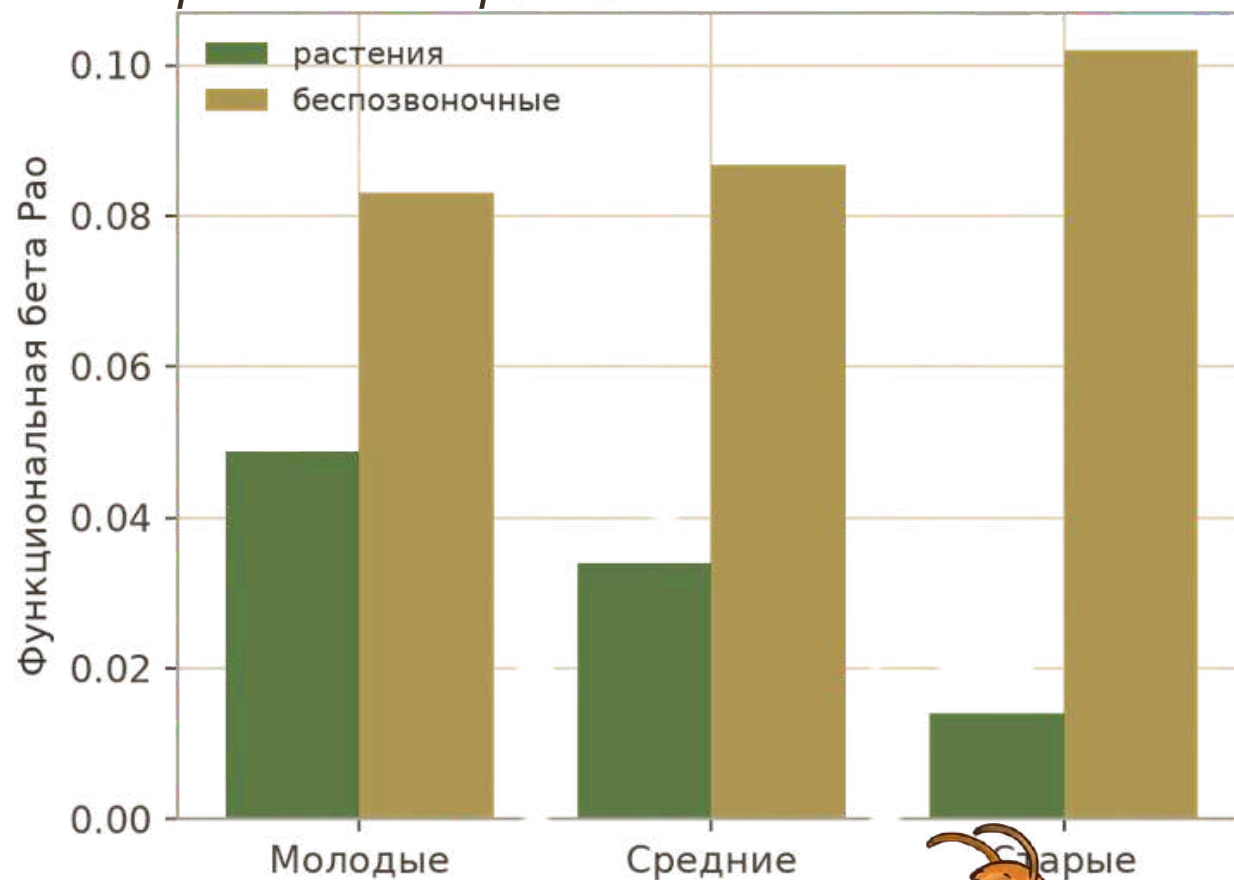
Разложение таксономической беты



Таксономическое бета-разнообразие



Функциональное бета-разнообразие Pao

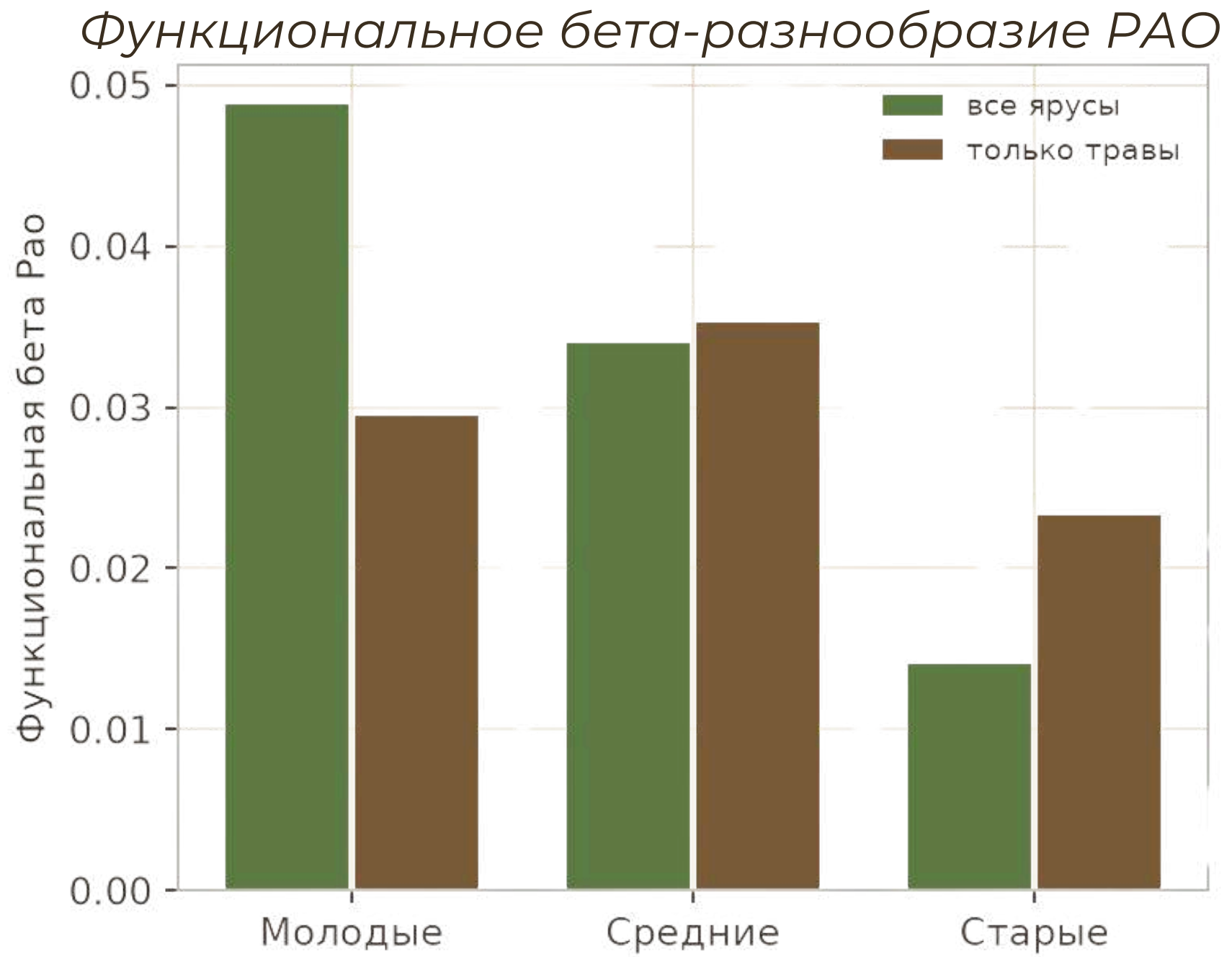
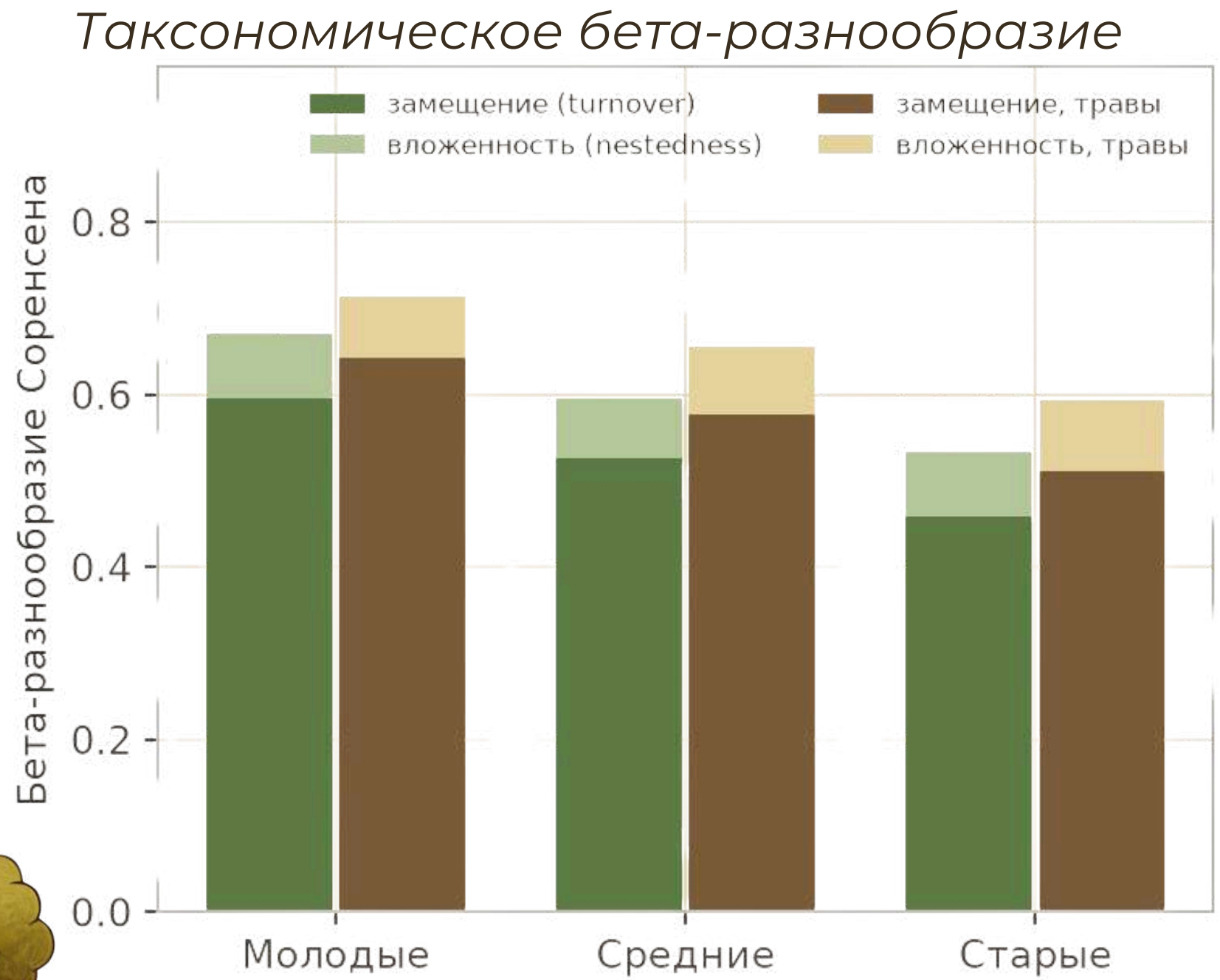


- Бета Сёренсена: 0.705 → 0.646 (слабо ↓) — у растений 0.671 → 0.533
- Функциональное бета-разнообразие Pao: 0.083 → 0.102 (РОСТ) — у растений 0.049 → 0.014 (↓↓)
- Betadisper: F=0.13, p=0.886 — гомогенизации НЕТ (у растений F=4.87, p=0.013)

Виды растений при увеличении класса возраста “гомогенизируются”, беспозвоночные — расходятся функционально



Старовозрастные леса функционально и таксономически гомогенизированы: разные старые площадки похожи друг на друга сильнее, чем разные молодые



- Бета-разнообразие Сёрнсена: 0.671 → 0.595 → 0.533
- Функциональное бет-разнообразие по индексу Pao: 0.049 → 0.034 → 0.014
- PERMANOVA (внутри региона): F=7.82, p=0.0002; Betadisper: F=20.88, p=0.0002



ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПАРАМЕТРЫ РАСТЕНИЙ И МАКРОФАУНЫ ПО-РАЗНОМУ ИЗМЕНЯЮТСЯ С УВЕЛИЧЕНИЕМ ВОЗРАСТА ДРЕВОСТОЯ

