

УДК 574.4:58.05

doi: 10.26907/2542-064X.2019.2.293-306

АДАПТАЦИЯ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ К ФАКТОРУ УВЛАЖНЕНИЯ В ГОРАХ СРЕДНЕГО УРАЛА

Н.С. Иванова¹, Е.С. Золотова²

¹*Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, 620144, Россия*

²*Институт геологии и геохимии им. академика А.Н. Заварицкого УрО РАН,
г. Екатеринбург, 620016, Россия*

Аннотация

Для условно-коренных лесов Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала выявлены особенности видовой структуры и продуктивности нижних ярусов как проявление адаптации к различным режимам увлажнения. Изучены три типа сосновых лесов (согласно принципам генетической типологии): брусничниковый, разнотравный, кустарничково-сфагновый. Пробные площади составляют обобщенный топоэкологический профиль. Видовой состав нижних ярусов изученных сосняков резко различается. Видовая насыщенность в экстремальных (периодически сухих и устойчиво сырых) и оптимальных (свежих, периодически влажных) местообитаниях отличается статистически достоверно, а увлажнение является значимым фактором. Продуктивность нижних ярусов поддерживается достаточно стабильной вне зависимости от условий увлажнения. Это свидетельствует о том, что адаптивная способность экосистем превосходит адаптивную способность отдельных видов растений. Для исследования механизмов поддержания продуктивности построены ранговые распределения надземной фитомассы травянистой растительности для трёх типов сосновых лесов. Выявлено, что при поддержании уровня продуктивности травяно-кустарничкового яруса статистически достоверное увеличение параметра β экспоненциальной аппроксимирующей функции происходит при ухудшении условий увлажнения почв.

Ключевые слова: тип леса, адаптация лесных экосистем, условно-коренной лес, биоразнообразие, фактор увлажнения, факторы среды, Средний Урал

Введение

Изменение климата признано самой насущной проблемой современности, от решения которой зависит будущее человечества [1, 2]. Глобальное потепление приводит к увеличению вероятности локальных и глобальных экологических кризисов; перестройке водного режима рек [3]; падению стабильности и регулирующих функций природных комплексов; снижению стабильности сельского и лесного хозяйства [4, 5].

Большинство исследователей полагают, что изменение климата отразится на устойчивости и распространении видов, трансформирует биоразнообразие, структуру и функции экосистем [6–8].

Важным фактором, определяющим устойчивость растений, является способность адаптироваться к условиям среды. Поэтому исследования по этой проблеме

приобретают большое значение для понимания механизмов стабилизации биосферы. Доля статей по адаптации, смягчению последствий глобального потепления была сравнительно невелика, но после 2005 г. экспоненциально возрастает, а сами статьи имеют высокое цитирование [9].

На сегодняшний день доказано, что устойчивость растений к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам обеспечивается функционированием большого числа разнообразных механизмов, действующих на разных уровнях организации [10, 11]. Предполагается, что соотношение $N : P : K$ – гомеостатический показатель функционального состояния растительного организма [12], а изменения в интенсивности поглощения элементов минерального питания могут говорить об адаптации к экстремальным условиям среды [13, 14]. Большую роль для адаптации растений к различным стрессовым воздействиям абиотической и биотической природы имеет изменчивость биохимических показателей [15–17].

Наибольшее количество исследований по проблемам адаптации растений посвящено древесным видам. Как правило, исследуется адаптация к одному из факторов, чаще к температуре [18, 19], реже увлажнению [20, 21]. Особое внимание уделяется адаптации древесных растений к городским условиям и промышленным загрязнениям [22–25]. Популяционный подход оставляет нерешенными много вопросов, в том числе не выяснены механизмы поддержания устойчивости, видового разнообразия и продуктивности природных комплексов, особенно при исчезновении ряда видов. Кроме того, исследование адаптации фитоценозов чрезвычайно актуально в связи с пониманием важности их экосистемных функций для человечества [26]. Однако можно отметить лишь отдельные исследования, посвященные рассматриваемой проблеме [27, 28].

Исследования, проведенные в горных районах, показали, что данные экосистемы особенно уязвимы к изменению климата, эффекты действия факторов здесь проявляются в первую очередь и выражены наиболее сильно. Наряду с этим признается исключительное значение горных экосистем в регуляции климата и водных ресурсов [29]. Их изучение крайне актуально для целей устойчивого управления биоресурсами.

Целью настоящей работы является исследование особенностей видовой структуры и продуктивности нижних ярусов условно-коренных лесов Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала как проявление адаптации к различным режимам увлажнения. Предполагается, что изменение режима увлажнения почв приводит к перестройке видовой структуры фитоценозов, однако уровень продуктивности травяно-кустарничкового яруса сохраняется.

1. Объекты и методы исследования

Исследования проведены в горах Среднего Урала между $57^{\circ}00'$ с.ш., $60^{\circ}15''$ в.д. и $57^{\circ}05'$ с.ш., $60^{\circ}25''$ в.д. Регион относится к Зауральской холмисто-предгорной провинции согласно принципам генетической типологии и кадастру типов леса Свердловской области [30]. Район исследования является расчлененным предгорьем, образованным чередованием меридиональных возвышенностей и гряд с широкими межгорными вытянутыми понижениями, в которых расположены крупные озера, окруженные торфяниками. Абсолютные высоты

200–500 м над ур. м. Климат относится к умеренно холодному и умеренно влажному. Безморозный период длится 90–115 дней [30].

Изучены три типа леса Зауральской холмисто-предгорной провинции, которые составляют обобщенный топоэкологический профиль: вершины и верхние половины склонов (периодически сухие местообитания), пологие склоны с мощными почвами (свежие, периодически влажные местообитания) и межувальные западины (устойчиво-сырые местообитания).

Для вершин и верхних частей склонов характерны маломощные (15 см, местами до 40 см) сильно щебнистые, преимущественно неполноразвитые бурые горно-лесные почвы. Здесь влажность в наибольшей степени зависит от погодных условий и сильно варьирует. В данных условиях произрастают сосняки брусничниковые. Согласно эколого-флористической классификации они принадлежат к классу *Vaccinio-Piceetea* (бореальные темнохвойные и светлохвойные леса), к союзу *Dicrano-Pinion* (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962.

При понижении рельефа и увеличения увлажнения на делювии тех же пород, элювий которых служит почвообразующими породами для бурых горно-лесных почв, формируются дерново-палево-подзолистые почвы. Для почв свежих, периодически влажных местообитаний характерен оподзоленный горизонт палевого цвета с бурым или серым оттенком мощностью 20–30 см. Мощность почвенного профиля около 90 см. Механический состав верхних горизонтов преимущественно супесчаный, для горизонтов В – средне- и тяжелосуглинистый, для ВС – супесчаный. Сложение плотное. В этих условиях распространены сосняки разнотравные, в них выражены признаки класса *Brachypodio Pinnati-Betuletea* (гемибореальных светлохвойно-мелколиственных травяных мезофитных лесов Западной, Центральной Сибири и Урала) союза *Trollio europaea-Pinion sylvestris* Fedorov ex Ermakov et al. 2000 (мезофитных сосново-березовых травяных лесов на плодородных и хорошо обеспеченных влагой почвах).

Межувальные западины относятся к устойчиво-сырым местообитаниям для них характерны болотные верховые торфяные почвы с мощностью профиля свыше 70 см, относящиеся к перегнойно-подзолистым грунтово-глеевым почвам. Сфагновый очес мощностью 10–15 см и темно-бурый торфяной горизонт со слоями, различающимися по цвету и плотности. В данных условиях произрастают сосняки кустарничково-сфагновые. Их следует относить к классу *Vaccinietea uliginosi* Tüxen 1955. Этот класс объединяет мезотрофные, олиго-мезотрофные и олиготрофные лесные болота (заболоченные редколесья со сфагновыми мхами) и занимает промежуточное положение между бореальными зеленомошными лесами класса *Vaccinio-Piceetea* и олиготрофными болотами класса *Oxycocco-Sphagneta*. В составе класса один порядок *Vaccinietalia uliginosi* Tüxen 1955 и два союза. Изученные нами сосняки кустарничково-сфагновые следует отнести к союзу *Ledo-Pinion* Tüxen 1955.

К сожалению, для каждого типа леса удалось найти только по одному участку старовозрастных лесов, близких к коренным. Остальные фитоценозы не включены в анализ из-за антропогенной трансформации. Ввиду уникальности исследуемых объектов пробные площади заложены большого размера (0.25–0.5 га), на которых выполнены детальные комплексные исследования. Изучен древостой [31], естественное возобновление видов-эдификаторов и травяно-кустарничковый

ярус [32]. Для определения продуктивности травяно-кустарничкового яруса на каждой пробной площади заложены 10–20 учетных площадок 1×1 м в период максимального развития трав (июль). Количество учетных площадок варьирует, исходя из мозаичности растительного покрова. Растения срезали на уровне почвы, сортировали по видам, сушили до абсолютно сухого состояния при температуре 105 °С до постоянной массы и затем взвешивали.

Зависимость видовой насыщенности и общей надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса от фактора увлажнения анализировалась методом дисперсионного анализа (One-way ANOVA) в STATISTICA 6.0 [33]. Для анализа видовой структуры растительных сообществ использованы ранговые распределения. Аппроксимация проведена с помощью экспоненциальной и степенной функций [34]. Построены ранговые модели. Анализируемые данные проверялись на однородность внутригрупповых дисперсий (тест Левена) и на нормальность распределений (*W*-критерий Шапиро – Уилка).

2. Результаты и их обсуждение

Эдификатором во всех изученных условиях местопроизрастания является *Pinus sylvestris* L. Из сопутствующих видов в древостое встречаются *Betula pubescens* Ehrh., *B. pendula* Roth. и *Larix sibirica* Ledeb. в сосняках брусничниковых (С бр.) и разнотравных (С ртр.). Для сосняков кустарничково-сфагновых (С кс.сф.) отмечена *Betula pubescens*. Несмотря на достаточное сходство видового состава древостоя, в составе и структуре нижних ярусов выявлены различия (табл. 1). В сосняках брусничниковых общее число видов травяно-кустарничкового яруса составляет 15. Доминируют *Vaccinium myrtillus* и *Calamagrostis arundinacea*, а диагностическим видом для данного типа леса можно считать *Antennaria dioica*. В травяно-кустарничковом ярусе сосняков разнотравных мы отметили 47 видов. Это максимальные показатели для изученных лесов. *Vaccinium myrtillus* имеет достаточное обилие (табл. 1), но в число доминирующих видов уже не входит. В качестве доминантов выступают *Calamagrostis arundinacea* и *Brachypodium pinnatum*. Сосняки кустарничково-сфагновые по видовому составу отличаются как от сосняков брусничниковых, так и от разнотравных (табл. 1). Наблюдается не только смена доминантов, но и исчезновение многих видов, а общее число видов в травяно-кустарничковом ярусе всего 10. В данном типе леса наиболее обильны *Eriophorum vaginatum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*. Эти же виды можно считать диагностическими для данного типа леса.

Кроме динамики продуктивности отдельных видов мы исследовали и трансформацию кумулятивных показателей: видовой насыщенности, общей продуктивности яруса и особенности ранговых распределений обилий видов.

Видовая насыщенность в экстремальных (периодически сухих и устойчиво сырых) и оптимальных (свежих, периодически влажных) местообитаниях различается статистически достоверно, что подтверждает гипотезу о том, что увлажнение почв является фактором, определяющим структуру фитоценоза ($F(2,27) = 119.96, p = 0.0000$) (рис. 1, табл. 2). В экстремальных условиях увлажнения видовая насыщенность резко снижается, так как число видов способных произрастать в крайних условиях обитания невелико.

Табл. 1

Надземная фитомасса доминирующих видов травяно-кустарничкового яруса трех типов сосновых лесов Зауральской холмисто-предгорной провинции

Виды	Сосняк брусничниково-ый		Сосняк разнотравный		Сосняк кустарничково-сфагновый	
	А	В	А	В	А	В
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	54.8	110.93	1.64	123.61	–	–
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	11.59	104.45	30.21	46.69	–	–
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	5.67	68.47	0.8	172.23	0.17	135.06
<i>Linnaea borealis</i> L.	4.32	63.24	0.11	291.43	–	–
<i>Rubus saxatilis</i> L.	1.12	143.34	6.6	51.17	–	–
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv	–	–	16.04	52.7	–	–
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	–	–	6.34	74.21	–	–
<i>Galium boreale</i> L.	–	–	2.54	61.28	–	–
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	–	–	–	–	40.9	46.8
<i>Chamaedaphne calyculata</i> (L.) Moench	–	–	–	–	13.33	39.87
<i>Ledum palustre</i> L.	–	–	–	–	12.83	36.69
<i>Oxycoccus palustris</i> Pers.	–	–	–	–	2.35	59.19
<i>Rubus chamaemorus</i> L.	–	–	–	–	0.55	125.31

Примечание: А – надземная фитомасса в абсолютно-сухом состоянии (г/м²); В – коэффициент вариации (%); “–” – вид не встречен.

Табл. 2

Результаты Тьюки HSD-теста (видовая насыщенность и фитомасса) для трех типов леса Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала

	С бр.	С ртр.	С кс.сф.
Для видовой насыщенности			
С бр.		0.0001*	0.2058
С ртр.	0.0001*		0.0001*
С кс.сф.	0.2058	0.0001*	
Для надземной фитомассы			
С бр.		0.633	0.871
С ртр.	0.633		0.401
С кс.сф.	0.871	0.401	

* Статистически значимые различия

Совершенно иной результат дал сравнительный анализ общей продуктивности травяно-кустарничкового яруса. Нами установлено, что общая продуктивность нижних ярусов поддерживается достаточно стабильной вне зависимости от условий увлажнения. Дисперсионный анализ не выявил достоверных различий между сосняками, произрастающими в различных условиях увлажнения ($F(2.27) = 0.98$, $p = 0.39$) (рис. 2). Это свидетельствует об адаптации экосистем к экстремальным условиям. Результаты исследований позволяют сделать вывод о том, что адаптивная способность экосистем превосходит адаптивную способность отдельных видов растений. О механизмах поддержания продуктивности

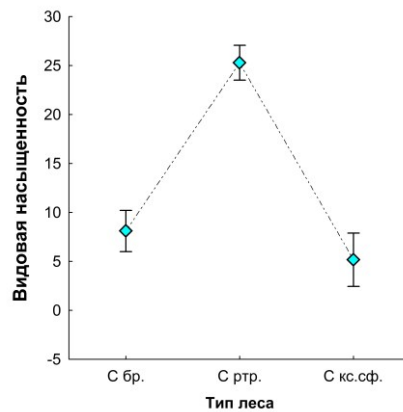


Рис. 1. Видовая насыщенность травяно-кустарничкового яруса (на 1 м²) трех типов леса Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала: среднее значение и 95%-ный интервал, результаты дисперсионного анализа: $F(2.27) = 119.96$, $p = 0.0000$. Обозначения: С бр. – сосняк брусничниковый; С ртр. – сосняк разнотравный; С кс.сф. – сосняк кустарничково-сфагновый

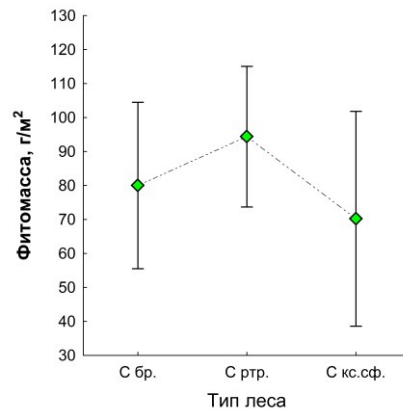


Рис. 2. Надземная фитомасса (в абсолютно сухом состоянии, г/м²) травяно-кустарничкового яруса трех типов леса Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала: среднее значение и 95%-ный интервал, результаты дисперсионного анализа: $F(2.27) = 0.97893$, $p = 0.38866$. Обозначения см. на рис. 1

в различных условиях произрастания можно судить по ранговым распределениям обилий видов, которые признаны важным способом отображения структуры сообществ [35].

Нами изучены ранговые распределения для надземной фитомассы видов травяно-кустарничкового яруса трех типов леса Зауральской холмисто-предгорной провинции. Для аппроксимации использованы экспоненциальная и степенная функции. В настоящее время признано, что параметр β (значение степени) может быть использован в качестве характеристики видовой структуры [36–38].

Дисперсионный анализ показал, что параметры аппроксимирующих функций при изменении режима увлажнения изменяются статистически значимо $F(2.21) = 5.9077$, $p = 0.00921$ для степенной функции (рис. 3) и $F(2.21) = 30.449$, $p = 0.00000$ – для экспоненциальной (рис. 4).

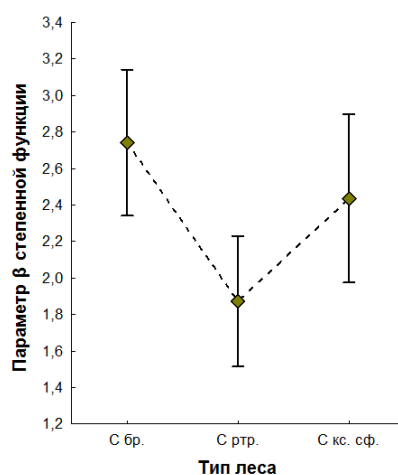


Рис. 3. Значения параметра β (значение степени) аппроксимирующей степенной функции для изученных типов леса: среднее значение и 95%-ный интервал, результаты дисперсионного анализа: $F(2.21) = 5.9077$, $p = 0.00921$. Обозначения см. на рис. 1

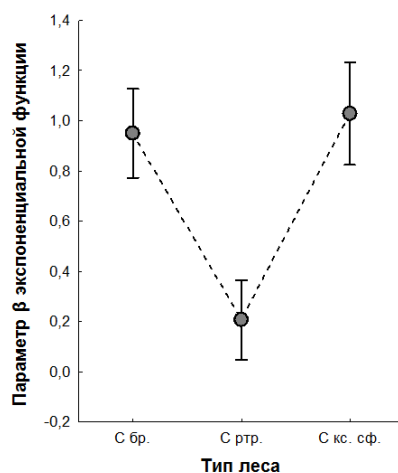


Рис. 4. Значения параметра β (значение степени) аппроксимирующей экспоненциальной функции для изученных типов леса: среднее значение и 95%-ный интервал, результаты дисперсионного анализа: $F(2.21) = 30.449$, $p = 0.00000$. Обозначения см. на рис. 1

Для аппроксимации полученных нами данных обе функции дают удовлетворительный результат. В среднем R^2 составляют для степенной функции 0.85, 0.83 и 0.85 для брусничникового, разнотравного и кустарничково-сфагнового типов леса соответственно; для экспоненциальной функции 0.92, 0.94 и 0.95. Поэтому можно сделать вывод, что применение экспоненциальной функции предпочтительней. Известно, что эта модель распределения (ранговое распределение Гиббса или Мотомуры [36, 37]) реализуется при линейной зависимости состояния системы от ресурса [38].

Нами выявлено, что в оптимальных условиях увлажнения (сосняки разнотравные) параметр β экспоненциальной аппроксимирующей функции достоверно меньше, чем при экстремальном увлажнении (как в крайне сухих, так и переувлажненных экотопах) (рис. 4, табл. 3).

Табл. 3

Результаты Тьюки HSD теста (для степенной и экспоненциальной функций) для трех типов леса Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала

	С бр.	С ртр.	С кс.сф.
Для степенной функции			
С бр.		0.008*	0.563
С ртр.	0.008*		0.135
С кс.сф.	0.563	0.135	
Для экспоненциальной функции			
С бр.		0.000*	0.820
С ртр.	0.000*		0.000*
С кс.сф.	0.820	0.000*	

* Статистически значимые различия.

Таким образом, при ухудшении условий увлажнения происходит статистически достоверное увеличение параметра β экспоненциальной аппроксимирующей функции.

Заключение

Для условно-коренных лесов Зауральской холмисто-предгорной провинции Среднего Урала выявлены особенности видовой структуры и продуктивности нижних ярусов как проявление адаптации к различным режимам увлажнения. Изучены три типа сосновых лесов, которые выделены согласно принципам генетической типологии Б.П. Колесникова и представляют разные местообитания: от периодически сухих до устойчиво сырых. Установлены отличия видового состава, видовой насыщенности, продуктивности доминирующих видов травяно-кустарничкового яруса для сосняков брусничникового, разнотравного и кустарничкового-сфагнового. Однако общая продуктивность нижних ярусов поддерживается достаточно стабильной вне зависимости от условий увлажнения, дисперсионный анализ не выявил достоверных различий между сосняками, произрастающих в различных местообитаниях. Это свидетельствует о том, что адаптивная способность экосистем превосходит адаптивную способность отдельных видов растений.

Анализ ранговых распределений надземной фитомассы видов травяно-кустарничкового яруса для трех типов сосновых лесов выявил, что при поддержании уровня продуктивности травяно-кустарничкового яруса статистически достоверное увеличение параметра β экспоненциальной аппроксимирующей функции происходит при ухудшении условий увлажнения почв. Таким образом, наша нулевая гипотеза подтвердилась: изменение режима увлажнения почв приводит к перестройке видовой структуры фитоценозов, однако уровень продуктивности травяно-кустарничкового яруса сохраняется.

Полученные нами результаты инициируют развитие нового подхода к анализу структуры и динамики лесных фитоценозов, основанного на исследовании ранговых распределений обилий видов, которому до настоящего времени уделялось чрезвычайно мало внимания. Полученные результаты могут быть полезными при анализе региональных и ландшафтных проявлений динамики растительности под воздействием глобальных климатических изменений.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН, а также в рамках темы государственного задания ИГГ УрО РАН (гос. регистрации № АААА-А18-118052590028-9).

Литература

1. Global Biodiversity Outlook 2. Montreal: Secr. Conv. Biol. Diversity. – 2006. – URL: <https://www.cbd.int/doc/gbo/gbo2/cbd-gbo2-en.pdf>.
2. Maiti R., Rodriguez H.G., Ivanova N.S. Autoecology and Ecophysiology of Woody Shrubs and Trees: Concepts and Applications. – John Wiley & Sons, 2016. – 352 p.
3. Сафина Г.П., Голосов В.Н. Влияние изменений климата на внутригодовое распределение стока малых рек южной половины Европейской территории России // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2018. – Т. 160, кн. 1. – С. 111–125.
4. Battisti D.S., Naylor R.L. Historical warnings of future food insecurity with unprecedented seasonal heat // Science. – 2009. – V. 323, No 5911. – P. 240–244. – doi: 10.1126/science.1164363.
5. Maiti R., Rodriguez H.G. Kumari Ch.A. Applied Biology of Woody Plants. – Am. Acad. Press, 2016. – 367 p.
6. Kellomäki S. Managing Boreal Forests in the Context of Climate Change: Impacts, Adaptation and Climate Change Mitigation. – CRC Press, 2016. – 365 p. – doi: 10.1201/9781315166063.
7. Schaphoffa S., Reyera Ch.P.O., Schepaschenko D., Gertena D., Shvidenko A. Tamm Review: Observed and projected climate change impacts on Russia's forests and its carbon balance // For. Ecol. Manage. – 2016. – V. 361, No 1. – P. 432–444. – doi: 10.1016/j.foreco.2015.11.043.
8. Murray D.L., Peers M.J.L., Majchrzak Y.N., Wehtje M., Ferreira C., Pickles R.S.A. Continental divide: Predicting climate-mediated fragmentation and biodiversity loss in the boreal forest // PLoS ONE. – 2017. – V. 12, No 5. – Art. e0176706, P. 1–20. – doi: 10.1371/journal.pone.0176706.
9. Haunschild R., Bornmann L., Marx W. Climate change research in view of bibliometrics // PLoS ONE. – 2016. – V. 11, No 7. – Art. e0160393, P. 1–19. – doi: 10.1371/journal.pone.0160393.
10. Федулов Ю.П., Котляров В.В., Доценко К.А. Устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды. – Краснодар: КубГАУ, 2015. – 64 с.
11. Maiti R. Essence of plants or crops for adaptation: Learning lessons for sustainable use // Bioresource and Stress Management / R.K. Maiti et al. (Eds.). – Springer, 2016. – P. 165–177. – doi: 10.1007/978-981-10-0995-2_10.
12. Придача В.Б. Соотношение N:P:K как гомеостатический показатель функционального состояния растений в различных экологических условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Петрозаводск. 2002. – 24 с.
13. Горбунова В.Д. Анализ содержания макроэлементов в листьях белых берез и в почве вдоль высотного градиента на Южном Урале // Изв. ОГАУ. – 2012. – № 6. – С. 193–196.
14. Хабарова Е.П., Феклистов П.А., Кошелева А.Е. Содержание минеральных элементов в отмирающей хвое сосны на осушенных площадях // Лесной вестн. – 2015. – Т. 19, № 2. – С. 15–20.
15. Рахманкулова З.Ф. Соотношение фотосинтеза и дыхания как энергетическая основа адаптации растений к неблагоприятным внешним условиям: Дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2002. – 317 с.

16. Пономарев А.Г., Татарина Т.Д., Алексеев В.А., Перк А.А., Бубякина В.В. Физиолого-биохимические особенности адаптации *Betula platyphylla* к экстремальным условиям криолитозоны // Лесной вестн. – 2009. – №2. – С. 12–15.
17. Аганина Ю.Е., Тарханов С.Н. Изменчивость биохимических показателей и адаптация краснопыльничковой и желтопыльничковой форм сосны (*Pinus Sylvestris* L.) в условиях избыточного увлажнения // Изв. Сам. науч. центра РАН. – 2016. – Т. 18, № 1. – С. 10–14.
18. Ghannoum O., Way D.A. On the role of ecological adaptation and geographic distribution in the response of trees to climate change // Tree Physiol. – 2011. – V. 31, No 12. – P. 1273–1276. – doi: 10.1093/treephys/tpr115.
19. Hänninen H. Climatic adaptation of boreal and temperate tree species // Boreal and Temperate Trees in a Changing Climate. Biometeorology. – Springer, 2016. – P. 1–13. – doi: 10.1007/978-94-017-7549-6_1.
20. Eilmann B., Zweifel R., Buchmann N., Fonti P., Rigling A. Drought-induced adaptation of the xylem in Scots pine and pubescent oak // Tree Physiol. – 2009. – V. 29, No 8. – P. 1011–1020. – doi: 10.1093/treephys/tpp035.
21. Guerin G.R., Lowe A.J. Multi-species distribution modelling highlights the Adelaide Geosyncline, South Australia, as an important continental-scale arid-zone refugium // Austral Ecol. – 2013. – V. 38, No 4. – P. 427–435. – doi: 10.1111/j.1442-9993.2012.02425.x.
22. Баженов А.В., Шавнин С.А. Оценка степени поражения фотосинтеза сосны обыкновенной аэротехногенными выбросами // Экология. – 1994. – № 4. – С. 89–91.
23. Васфилов С.П. Возможные пути негативного влияния кислых газов на растения // Журн. общ. биол. – 2003. – Т. 64, № 2. – С. 146–159.
24. Бухарина И.Л., Двоеглазова А.А. Биоэкологические особенности травянистых и древесных растений в городских насаждениях. – Ижевск: Изд-во «Удм. ун-т», 2010. – 184 с.
25. Сухарева Т.А. Пространственно-временная динамика микроэлементного состава хвойных деревьев и почвы в условиях промышленного загрязнения // Лесной журн. – 2013. – № 6. – С. 19–28.
26. Mumba M., Kutegeka S., Nakangu B., Munang R., Sebukeera C. Ecosystem-based Adaptation (EbA) of African mountain ecosystems: Experiences from Mount Elgon, Uganda // Climate Change Adaptation Strategies. – An Upstream-downstream Perspective. – Springer, 2016. – P. 121–140. – doi: 10.1007/978-3-319-40773-9_7.
27. Humphreys L.R. Plant interrelations: Competition and interference // Environmental Adaptation of Tropical Pasture Plants. – London: Palgrave, 1981. – P. 185–210. – doi: 10.1007/978-1-349-04719-2_9.
28. Maiti R, Rodriguez H.G. Mystery of coexistence and adaptation of trees in a forest ecosystem // For. Res. – 2015. – V. 4, No 4. – Art. 1000e120, P. 1–2. – doi: 10.4172/2168-9776.1000e120.
29. Werners S.E., Szalai S., Zingstra H., Kőpataki É., Beckmann A., Bos E., Civic K., Hlásny T., Hulea O., Jurek M., Koch H., Kondor A.C., Kovbasko A., Lakatos M., Lambert S., Peters R., Trombik J., van de Velde I., Zsuffa I. Climate change adaptation in the Carpathian mountain region // Climate Change Adaptation Strategies – An Upstream-Downstream Perspective / N. Salzman, C. Huggel, S. Nussbaumer, G. Ziervogel (Eds.) – Springer, Cham, 2016. – P. 79–99. – doi: 10.1007/978-3-319-40773-9_5.
30. Колесников Б.П., Зубарева П.С., Смолоногов Е.П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области. Практическое руководство. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1973. – 176 с.
31. Анучин Н.П. Лесная таксация. – М.: Лесн. пром-сть, 1982. – 552 с.

32. Методы изучения лесных сообществ / Под ред. В.Т. Ярмишко, И.В. Лянгузовой. – СПб.: НИИ Химии СПбГУ, 2002. – 240 с.
33. *Халафян А.А.* STATISTICA 6. Статистический анализ данных. – М.: Бином-Пресс, 2010. – 528 с.
34. *Кудрин Б.И.* Математика ценозов: видовое, ранговидовое, ранговое по параметру гиперболические Н-распределения и законы Лотки, Ципфа, Парето, Манделъброта // Математический аппарат структурного описания ценозов и гиперболические Н-ограничения. Ценологические исследования. – М.: Центр сист. исслед., 2002. – Вып. 19. – С. 357–412.
35. *Пузаченко Ю.Г.* Ранговые распределения в экологии и неэкстенсивная статистическая механика // Сб. тр. Зоол. музея МГУ им. М. В. Ломоносова. – 2016. – Т. 54. – С. 42–71.
36. *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
37. *Яблонский А.И.* Математические модели в исследовании науки. – М.: Наука, 1986. – 352 с.
38. *Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С.* Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. – Тольятти: Кассандра, 2011. – 255 с.

Поступила в редакцию
19.01.19

Иванова Наталья Сергеевна, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник лаборатории популяционной биологии и динамики леса

Ботанический сад УрО РАН
ул. 8 марта, д. 202а, г. Екатеринбург, 620144, Россия
E-mail: i.n.s@bk.ru

Золотова Екатерина Сергеевна, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории геохимии и рудообразующих процессов

Институт геологии и геохимии им. академика А.Н. Заварицкого УрО РАН
ул. Академика Вонсовского, д. 15, г. Екатеринбург, 620016, Россия
E-mail: afalinakate@gmail.com

doi: 10.26907/2542-064X.2019.2.293-306

Adaptation of Forest Ecosystems to the Humidity Factor in the Middle UralsN.S. Ivanova^{a*}, E.S. Zolotova^{b**}^aBotanical Garden, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia^bZavaritsky Institute of Geology and Geochemistry, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620016 Russia

E-mail: *i.n.s@bk.ru, **afalinakate@gmail.com

Received January 19, 2019

Abstract

For nominally indigenous forests of the Trans-Urals hilly piedmont province of the Middle Urals, the species composition and productivity of the lower layers – as an adaptation to different humidity regimes – were studied. The research is based on three forest types (by the principles of genetic typology): cowberry pine forest, grass pine forest, and dwarf shrub-sphagnum pine forest. The investigated plots constitute a generalized topoecological profile. In the lower layers of the studied pine forests, the species composition differs considerably. The species richness differs significantly between the extreme (periodically dry and permanently humid) and optimal (fresh, periodically humid) habitats. The humidity factor is important. The productivity of the lower layers is stable regardless of the humidification conditions. This indicates that ecosystems have a higher adaptive capacity than individual plant species. To study the mechanisms by which the productivity is maintained, we constructed the rank distributions of the above-ground phytomass of grass species in the all three types of pine forests. We found that a statistically significant increase takes place in the β parameter of the exponential approximating function when the soil humidity decreases as the productivity level of the grass-dwarf shrub layer is maintained.

Keywords: forest type, adaptation of forest ecosystems, nominally indigenous forest, biodiversity, humidity factor, environmental factors, Middle Urals

Acknowledgments. The study was performed as part of the state assignment for the Botanical Garden, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, as well as within the framework of the state assignment for the Zavaritsky Institute of Geology and Geochemistry, Ural Branch, Russian Academy of Sciences (state regist. no. AAAA-A18-118052590028-9).

Figure Captions

- Fig. 1. The species richness of the grass-dwarf shrub layer (per 1 m²) of three forest types in the Trans-Urals hilly piedmont province of the Middle Urals: mean value and 95% interval, results of the analysis of variance: $F(2,27) = 119.96$, $p = 0.0000$. Designations: S br. – cowberry pine forest, S rtr. – grass pine forest; S ks.sf. – dwarf shrub-sphagnum pine forest.
- Fig. 2. The above-ground phytomass (in absolutely dry condition, g/m²) of the grass-dwarf shrub layer in three forest types in the Trans-Urals hilly piedmont province of the Middle Urals: mean value and 95% interval, results of the analysis of variance: $F(2,27) = 0.97893$, $p = 0.38866$. See Fig. 1 for designations.
- Fig. 3. The values of the β parameter (degree value) of the approximating power function for the studied forest types: mean value and 95% interval, results of the analysis of variance: $F(2,21) = 5.9077$, $p = 0.00921$. See Fig. 1 for designations.
- Fig. 4. The values of the β parameter (degree value) of the approximating exponential function for the studied forest types: mean value and 95% interval, results of the analysis of variance: $F(2,21) = 30.449$, $p = 0.00000$. See Fig. 1 for designations.

References

1. *Global Biodiversity Outlook 2*. Montreal, Secr. Conv. Biol. Diversity. 2006. Available at: <https://www.cbd.int/doc/gbo/gbo2/cbd-gbo2-en.pdf>.
2. Maiti R., Rodriguez H.G., Ivanova N.S. *Autoecology and Ecophysiology of Woody Shrubs and Trees: Concepts and Applications*. John Wiley & Sons, 2016. 352 p.
3. Safina G.R., Golosov V.N. The effect of climate change on the annual flow distribution of small rivers in the southern half of the European territory of Russia. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2018, vol. 160, no. 1, pp. 111–125. (In Russian)
4. Battisti D.S., Naylor R.L. Historical warnings of future food insecurity with unprecedented seasonal heat. *Science*, 2009, vol. 323, no. 5911, pp. 240–244. doi: 10.1126/science.1164363.
5. Maiti R., Rodriguez H.G. Kumari Ch.A. *Applied Biology of Woody Plants*. Am. Acad. Press, 2016. 367 p.
6. Kellomäki S. *Managing Boreal Forests in the Context of Climate Change: Impacts, Adaptation and Climate Change Mitigation*. CRC Press, 2016, 365 p. doi: 10.1201/9781315166063.
7. Schaphoffa S., Reyera Ch.P.O., Schepaschenko D., Gertena D., Shvidenko A. Tamm Review: Observed and projected climate change impacts on Russia's forests and its carbon balance. *For. Ecol. Manage.*, 2016, vol. 361, no 1, pp. 432–444. doi: 10.1016/j.foreco.2015.11.043.
8. Murray D.L., Peers M.J.L., Majchrzak Y.N., Wehtje M., Ferreira C., Pickles R.S.A. Continental divide: Predicting climate-mediated fragmentation and biodiversity loss in the boreal forest. *PLoS ONE*, 2017, vol. 12, no. 5, art. e0176706, pp. 1–20. doi: 10.1371/journal.pone.0176706.
9. Haunschild R., Bormmann L., Marx W. Climate change research in view of bibliometrics. *PLoS ONE*, 2016, vol. 11, no. 7, art. e0160393. doi: 10.1371/journal.pone.0160393.
10. Fedulov Yu.P., Kotlyarov V.V., Dotsenko K.A. *Ustoichivost' rastenii k neblagopriyatnym faktoram sredy* [Resistance of Plants to Adverse Environmental Factors]. Krasnodar, KubGAU, 2015. 64 p. (In Russian)
11. Maiti R. Essence of plants or crops for adaptation: Learning lessons for sustainable use. In: *Bioresource and Stress Management*. Maiti R.K. et al. (Eds.). Springer, 2016, pp. 165–177. doi: 10.1007/978-981-10-0995-2_10.
12. Pridacha V.B. 2002. The ratio of N: P: K as a homeostatic indicator of the functional state of plants in various environmental conditions. *Extended Abstract of Cand. Biol. Sci. Diss.* Petrozavodsk, 2002. 24 p. (In Russian)
13. Gorbunova V.D. Analysis of macroelements content in the leaves of white birch trees and soils along the high gradient in the South Urals. *Izv. OGAU*, 2012, no. 6, pp. 193–196. (In Russian)
14. Khabarova E.P., Feklistov P.A., Kosheleva A.E. Contents of mineral elements in the dying off needles of Scots pine on drained areas. *Lesn. Vestn.*, 2015, vol. 19, no. 2, pp. 15–20. (In Russian)
15. Rakhmankulova Z.F. The ratio of photosynthesis and respiration as an energy basis for plant adaptation to adverse environmental conditions. *Doct. Biol. Sci. Diss.* Moscow, 2002. 317 p. (In Russian)
16. Ponomarev A.G., Tatarinova T.D., Alekseev V.A., Perk A.A., Bubyakina V.V. Physiological and biochemical characteristics of *Betula platyphylla* in connection with the growth conditions on permafrost grounds. *Lesn. Vestn.*, 2009, no 2, pp. 12–15. (In Russian)
17. Aganina U.E. Tarkhanov S.N. Variability of biochemical indicators and adaptation of f. (var.) *sulfurifera* Kozubow forms of the pine (*Pinus Sylvestris* L.) in the conditions of excess humidification. *Izv. Samar. Nauchn. Tsentra Ross. Akad. Nauk*, 2016, vol. 18, no. 1, pp. 10–14. (In Russian)
18. Ghannoum O., Way D.A. On the role of ecological adaptation and geographic distribution in the response of trees to climate change. *Tree Physiol.*, 2011, vol. 31, no 12, pp. 1273–1276. doi: 10.1093/treephys/tpr115.
19. Hänninen H. Climatic adaptation of boreal and temperate tree species. In: *Boreal and Temperate Trees in a Changing Climate. Biometeorology*. Springer, 2016, pp. 1–13. doi:10.1007/978-94-017-7549-6_1.
20. Eilmann B., Zweifel R., Buchmann N., Fonti P., Rigling A. Drought-induced adaptation of the xylem in Scots pine and pubescent oak. *Tree Physiol.*, 2009, vol. 29, no. 8, pp. 1011–1020. doi: 10.1093/treephys/tpp035.
21. Guerin G.R., Lowe A.J. Multi-species distribution modelling highlights the Adelaide Geosyncline, South Australia, as an important continental-scale arid-zone refugium. *Austral. Ecol.*, 2013, vol. 38, no. 4, pp. 427–435. doi: 10.1111/j.1442-9993.2012.02425.x.

22. Bazhenov A.V., Shavnin S.A. Assessment of damage to photosynthesis from aerotechnogenic emissions in Scots pine. *Ekologiya*, 1994, no 4, pp. 89–91. (In Russian)
23. Vasfilov S.P. Possible ways of negative influence of acid gases on plants. *Zh. Obshch. Biol.*, 2003, vol. 64, no. 2, pp. 146–159. (In Russian)
24. Bukharina I.L., Dvoeglazova T.M. *Bioekologicheskie osobennosti travyanistykh i drevesnykh rastenii v gorodskikh nasazhdeniyakh* [Bioecological Features of Herbaceous and Woody Plants in Urban Plantations]. Izhevsk, Izd. Udmurt. Univ., 2010. 184 p. (In Russian)
25. Sukhareva T.A. Spatio-temporal dynamics of microelement composition of conifers and soils under industrial pollution. *Lesn. Zh.*, 2013, no. 6, pp. 19–28. (In Russian)
26. Mumba M., Kutegeka S., Nakangu B., Munang R., Sebukeera C. Ecosystem-based Adaptation (EbA) of African mountain ecosystems: Experiences from Mount Elgon, Uganda. *Climate Change Adaptation Strategies. – An Upstream-downstream Perspective*. Springer, 2016, pp. 121–140. doi: 10.1007/978-3-319-40773-9_7.
27. Humphreys L.R. Plant interrelations: Competition and interference. *Environmental Adaptation of Tropical Pasture Plants*. London, Palgrave, 1981, pp. 185–210. doi: 10.1007/978-1-349-04719-2_9.
28. Maiti R, Rodriguez H.G. Mystery of coexistence and adaptation of trees in a forest ecosystem. *For. Res.*, 2015, vol. 4, no. 4, art. 1000e120, pp. 1–2. doi:10.4172/2168-9776.1000e120.
29. Werners S.E., Szalai S., Zingstra H., Kőpataki É., Beckmann A., Bos E., Civic K., Hlásny T., Hulea O., Jurek M., Koch H., Kondor A.C., Kovbasko A., Lakatos M., Lambert S., Peters R., Trombik J., van de Velde I., Zsuffa I. Climate change adaptation in the Carpathian mountain region. In: *Climate Change Adaptation Strategies – An Upstream-Downstream Perspective*. Springer, Cham, 2016, pp. 79–99. doi: 10.1007/978-3-319-40773-9_5.
30. Kolesnikov B.P., Zubareva R.S., Smolonogov E.P. *Lesorastitel'nye usloviya i tipy lesov Sverdlovskoi oblasti. Prakticheskoe rukovodstvo* [Forest Growing Conditions and Types of Forests in Sverdlovsk Region. A Practical Guide]. Sverdlovsk, UNTs Akad. Nauk SSSR, 1973. 176 p. (In Russian)
31. Anuchin N.P. *Lesnaya taksatsiya* [Forest Taxation]. Moscow, Lesn. Prom., 1982. 552 p. (In Russian)
32. *Metody izucheniya lesnykh soobshchestv* [Methods of Studying Forest Communities]. Yarmishko V.T., Lianguzova I.V. (Eds.). St. Petersburg, NII Khim. SpbGU, 2002. 240 p. (In Russian)
33. Khalafyan A.A. *STATISTICA 6. Statisticheskii analiz dannykh* [STATISTICA 6. Statistical Analysis of Data]. Moscow, Binom-Press, 2010. 528 p. (In Russian)
34. Kudrin B.I. Mathematics of coenoses: Species, rank-type, rank-by-parameter hyperbolic H-distributions and the laws of Lotka, Tsipfa, Pareto, Mandelbrot. *Matematicheskii apparat strukturnogo opisaniya tsenozov i giperbolicheskie N-ogranicheniya. Tsenologicheskie issledovaniya* [Mathematical Tool for Structural Description of Coenoses and Hyperbolic H-Constraints. Coenological Studies]. Moscow, Tsent. Sist. Issled., 2002, no. 19, pp. 357–412. (In Russian)
35. Puzachenko Yu.G. Rank distributions in ecology and nonextensive statistical mechanics. *Sb. Tr. Zool. Muz. MGU*, 2016, vol. 54, pp. 42–71. (In Russian)
36. Whittaker R. *Communities and Ecosystems*. Macmillan, 1975. 385 p. (In Russian)
37. Yablonskii A.I. *Matematicheskie modeli v issledovanii nauki* [Mathematical Models in the Study of Science]. Moscow, Nauka, 1986. 352 p. (In Russian)
38. Shitikov V.K., Zinchenko T.D., Rozenberg G.S. *Makroekologiya rechnykh soobshchestv: kontseptsii, metody, modeli* [Macroecology of River Communities: Concepts, Methods, and Models]. Togliatti, Cassandra, 2011. 255 p. (In Russian)

Для цитирования: Иванова Н.С., Золотова Е.С. Адаптация лесных экосистем к фактору увлажнения в горах Среднего Урала // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2019. – Т. 161, кн. 2. – С. 293–306. – doi: 10.26907/2542-064X.2019.2.293-306.

For citation: Ivanova N.S., Zolotova E.S. Adaptation of forest ecosystems to the humidity factor in the Middle Urals. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2019, vol. 161, no. 2, pp. 293–306. doi: 10.26907/2542-064X.2019.2.293-306. (In Russian)