

УДК 574 551.4 634.1

## ЗАВИСИМОСТЬ СОСТАВА СПЕКТРОВ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОТ ФАКТОРОВ СРЕДЫ В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

© 2019 П.А. Шарый<sup>1</sup>, Л.С. Шарая<sup>2</sup>, А.В. Иванова<sup>2</sup>, Н.В. Костина<sup>2</sup>, Г.С. Розенберг<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, г. Пушкино

<sup>2</sup> Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

Статья поступила в редакцию 05.03.2019

В статье анализируются закономерности пространственной изменчивости видового богатства, а также относительного видового богатства жизненных форм сосудистых растений в Среднем Поволжье. Выявлено, что доли жизненных форм в их спектрах следуют геометрической прогрессии с показателем отношения  $d$ , характеризующим доминирование различных жизненных форм. Поскольку спектры жизненных форм зависят от условий среды, показатель  $d$  также зависит от экологических факторов. Рассчитано уравнение множественной регрессии, показывающее зависимость  $d$  от особенностей рельефа, климатических характеристик и типов почв. Анализ полученного уравнения показал, что показатель  $d$  зависит от влагообеспеченности региона, средних зимних осадков и температур. Показано, что доли доминирующих жизненных форм сосудистых растений в Среднем Поволжье - гемикриптофитов и однолетних трав (терофитов) - связаны с освещенностью склонов. Отмечено, что видовое богатство, а также показатель  $d$  не зависят от освещенности.

**Ключевые слова:** видовое богатство сосудистых растений, климат, жизненные формы, геометрическая прогрессия, множественная регрессия.

*Работа выполнена в соответствии с Программой фундаментальных научных исследований государственных академий наук согласно тематическому плану Института экологии Волжского бассейна РАН по темам с регистрационными номерами в ЕГИСУ НИОКТР АААА-А17-117112040039-7 и АААА-А17-117112040040-3.*

### ВВЕДЕНИЕ

Закономерности пространственного распределения видового богатства (ВБ) сосудистых растений давно привлекают внимание исследователей [1-4]. Такие исследования велись в основном в глобальном и континентальном масштабе [5-9] с разрешением ~100 км. Связь ВБ с климатом и необходимой для фотосинтеза энергией на этих масштабах была тесной ( $R^2$  обычно более 0,8), при общей тенденции уменьшения ВБ от экватора к полюсам. Энергию на этом масштабе описывали потенциальной эвапотранспирацией [6]. При интерпретации возникали некоторые проблемы. Например, в регионах с

*Шарый Петр Александрович, доктор биологических наук, старший научный сотрудник.*

*E-mail: p\_shary@mail.ru*

*Шарая Лариса Станиславовна, доктор биологических наук, старший научный сотрудник.*

*E-mail: l\_sharaya@mail.ru*

*Иванова Анастасия Викторовна, кандидат биологических наук, научный сотрудник.*

*E-mail: nastia621@yandex.ru*

*Костина Наталья Викторовна, доктор биологических наук, старший научный сотрудник.*

*E-mail: knva2009@yandex.ru*

*Розенберг Геннадий Самуилович, член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, главный научный сотрудник. E-mail: genarozenberg@yandex.ru*

близкими условиями климата ВБ деревьев существенно зависело от региона (наибольшее в Восточной Азии, меньшее в США, наименьшее в Европе). Полагали, что это связано с различием эволюционной истории регионов, а причину тесной связи ВБ с современным климатом и энергией видели в связи между историей и климатом [10], а также в большом диапазоне изменения как ВБ, так и характеристик климата и энергии [11].

В региональном масштабе разрешение обычно ~10 км [12] и интерес исследователей сосредоточен не столько на абсолютных значениях ВБ, сколько на причинах его изменения в пространстве [13, 14 и др.], то есть на специфике влияния климата, энергии и гетерогенности рельефа на ВБ растений. Однако это влияние может также зависеть от специфики самих растений, поэтому иногда рассматривали отдельные группы растений, такие как деревья, кустарники, многолетние и однолетние травы [13]. На региональном уровне связь ВБ с факторами среды обычно слабее, чем в глобальном или континентальном по причине меньшего диапазона изменения условий среды. Например,  $R^2 = 0.50$  в Австрийских Альпах [14], но меняется от 0,62 до 0,88 (в зависимости от группы растений) в предгорьях и горах Калифорнии [13]. Влияние эволюционной истории на ВБ в этом масштабе

не изучали, так как оно обычно проявляется при сравнении регионов.

В локальном масштабе, где разрешение обычно от 10 до 100 м, изучать влияние климата на ВБ практически невозможно из-за его малых изменений на участке исследования. Однако в этом масштабе можно детально изучать влияние других характеристик местообитаний, таких как заметно меняющийся рельеф, освещенность, сомкнутость крон деревьев и свойства почв [15].

Помимо ВБ всех растений или их групп, изучают также относительное видовое богатство (ОВБ) определенной группы растений, которое определяется как процент ВБ этой группы от ВБ всех сосудистых растений. Карты ВБ и ОВБ в общем случае не совпадают [16].

Настоящая работа посвящена изучению закономерностей влияния факторов среды на ВБ и ОВБ различных жизненных форм (ЖФ) сосудистых растений Среднего Поволжья (региональный масштаб). Поскольку это влияние различно для разных групп растений, сосудистые растения разделены здесь на ЖФ, определенные по К. Раункиеру [17]. Принцип деления растений автор основывает на рассмотрении морфологических приспособлений для переживания неблагоприятных условий зимы и/или засухи, которые определяются расположением почек возобновления взрослых особей относительно поверхности почвы или воды. Им выделены следующие основные ЖФ: фанерофиты (почки выше 25 см над землей), хамефиты (почки над землей, но не выше 25 см), гемикриптофиты (почки на земле), криптофиты (почки под землей и/или под водой) и терофиты (проводят неблагоприятный период только в виде семян: однолетние травы). Для учета относительной роли ЖФ он предложил использовать их спектры, то есть ОВБ каждой ЖФ. Как известно [17, 1, 3], наибольшее значение ОВБ среди этих пяти основных ЖФ в зоне умеренного климата достигается для гемикриптофитов. По данным Уиттекера [3], доля фанерофитов максимальна во влажных тропиках (96%), терофитов – в пустыне (73%), гемикриптофитов – в сухом злаковнике (63%).

Отметим следующую закономерность спектров ЖФ сосудистых растений. Их ОВБ, упорядоченные по убыванию, обычно следуют геометрической прогрессии [18]. То есть, если обозначить ОВБ доминирующей ЖФ как  $p_1$ , то ОВБ жизненных форм  $p_i$  будут описываться как  $p_i = p_1 d^{i-1}$ , где  $d$  есть показатель (отношение) геометрической прогрессии. Это имеет следующий экологический смысл [2]: доминирующая ЖФ занимает долю  $k$  объема экологической ниши сообщества. Следующая по доминированию ЖФ занимает такую же долю от оставшейся части ниши  $(1-k)$ , следующая – от  $(1-k)^2$  и так далее. Этим и реализуется геометрическая прогрессия  $p_i = p_1(1-k)^{i-1}$ . Обозначая  $1-k$  как  $d$ , получаем

формулу  $p_i = p_1 d^{i-1}$ . Такое явление впервые обнаружил И. Мотомура [19, см. 20, с.12] при изучении числа особей видов моллюсков, иглокожих и других обитателей приливно-отливной зоны. Его называют захватом ниши [2]. Показатель  $d$  позволяет оценить весь спектр ЖФ одним числом, характеризующим доминирование ЖФ (меньшим  $d$  отвечает большее доминирование).

В качестве характеристики энергии мы используем не потенциальную эвапотранспирацию, а освещенность склонов. В отличие от работы [14], где авторы ограничились рассмотрением среднегодовых показателей климата, мы используем (наряду с ними) характеристики климата разных месяцев из-за возможного влияния зимне-весеннего периода на выживание различных видов. При этом возможна ситуация, когда влияние энергетического фактора на ОВБ ЖФ носит противоположный характер для разных ЖФ. Поэтому изучаются закономерности пространственной изменчивости в регионе ВБ всех видов сосудистых растений, а также ОВБ различных ЖФ. Такое сравнительное изучение и является целью настоящей работы.

## ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследуемый регион включает в себя Самарскую область и восточную часть Ульяновской области. Юго-восток региона занимают степи, севернее лежит лесостепная зона и местами леса (от сосновых и сосново-широколиственных до дубрав). Покрываемость лесами низкая. Почвы меняются от черноземов на юге и серых лесных в середине до дерново-подзолистых на севере.

Видовое богатство сосудистых растений подсчитывали на 25 квадратных площадках со стороной 10 км каждая, расположение которых показано на рисунке 1. Флористические описания проводили в 2004–2018 гг. [21]. Учитывались также и адвентивные виды, которые на данной староосвоенной территории успели распространиться и не сосредоточены в местах начала их заселения.

Жизненные формы (ЖФ) определяли по К. Раункиеру [17], выделяя семь наиболее важных для региона ЖФ, причем, криптофиты разделены на геофиты, гелофиты и гидрофиты (табл.).

Видовое богатство сосудистых растений на площадках менялось от 394 до 690, составляя в среднем  $512 \pm 80$ . Температуры и осадки каждого месяца взяты из базы данных WorldClim [22], где они усреднены за 50 лет (1950–2000 гг.) и представлены с разрешением 900 м. Распределение температур и осадков по месяцам показано на рисунке 2.

Наибольшее количество осадков выпадает в Среднем Поволжье в июне и июле, а наименьшее – в феврале и марте. Наиболее холодные месяцы – январь и февраль. Среднегодовая температура

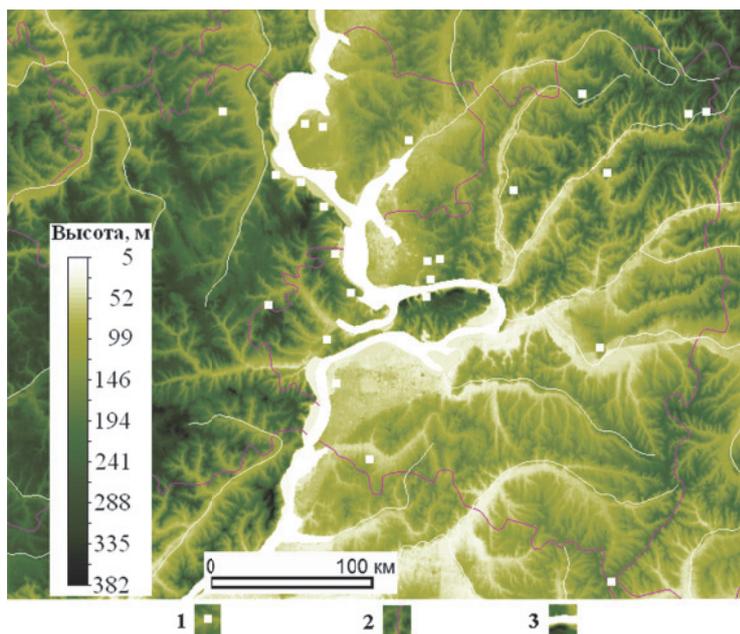


Рис. 1. Положение площадок наблюдения на карте высот региона: 1 – центры площадок наблюдения, 2 – границы областей, 3 – водные объекты

Таблица. Выделяемые в работе жизненные формы

Жизненная форма	Краткое описание
Гемикриптофиты	Почки возобновления на поверхности почвы: многолетние травы и др.
Терофиты	Зимуют только в виде семян: однолетние травы.
Фанерофиты	Почки возобновления выше 25 см над землей: деревья, кустарники и др.
Геофиты	Почки возобновления под землей: луковичные, корневищные и другие многолетние травы.
Хамефиты	Почки возобновления над землей, но не выше 25 см: полукустарники и другие малые формы.
Гелофиты	Почки под водой и под землей, растут на мелководье: многолетние травы.
Гидрофиты	Почки под водой: плавающие в воде многолетние травы.

ра в регионе составляет  $4,5 \pm 0,5^\circ\text{C}$ , а количество осадков –  $514 \pm 30$  мм. Такое распределение считается неблагоприятным для растительности, поскольку снижению температур отвечает снижение осадков, создающее условия для большей вероятности гибели видов из-за вымерзания.

Гетерогенность рельефа оценивалась с помощью матрицы высот разрешения 600 м. Для этого внутри каждой площадки  $100 \text{ км}^2$  брали 100 клеток со стороной 600 м. Стандартное отклонение высоты  $sdZ$  в этих 100 клетках характеризовало гетерогенность рельефа [13]. Доли ЖФ также могут зависеть от относительной освещенности склонов  $F(a,b)$ , то есть от перпендикулярности падения солнечных лучей на земную поверхность:  $F(a,b)$  равна 100% для перпендикулярного падения лучей и нулю на теневых склонах [23]. Освещенность зависит от двух углов,

определяющих положение Солнца: склонения над горизонтом  $a$  и азимута  $b$ . Зависимость ОВБ от  $a$  обычно слабая, поэтому угол  $a$  брали постоянным,  $35^\circ$ . Эффективный азимут  $b$  (от  $95^\circ$  до  $265^\circ$ ) находили из статистических сравнений. Наиболее теплыми (в Северном полушарии) оказываются обычно юго-западные склоны [1], для которых  $b \sim 225^\circ$ . По 100 клеткам находили максимальную освещенность  $Fx(a,b)$ . ВБ растет с увеличением освещенности, как показано в локальном масштабе для участка в Самарской области [15], поэтому наибольший вклад в ВБ дает максимальная освещенность. Для краткости записываем азимут  $b$  числом после  $Fx$ . Например,  $Fx230$  есть максимальная освещенность с юго-запада  $Fx(35^\circ, 230^\circ)$ .

Статистические методы описаны в работе [24], поэтому ограничимся здесь краткими

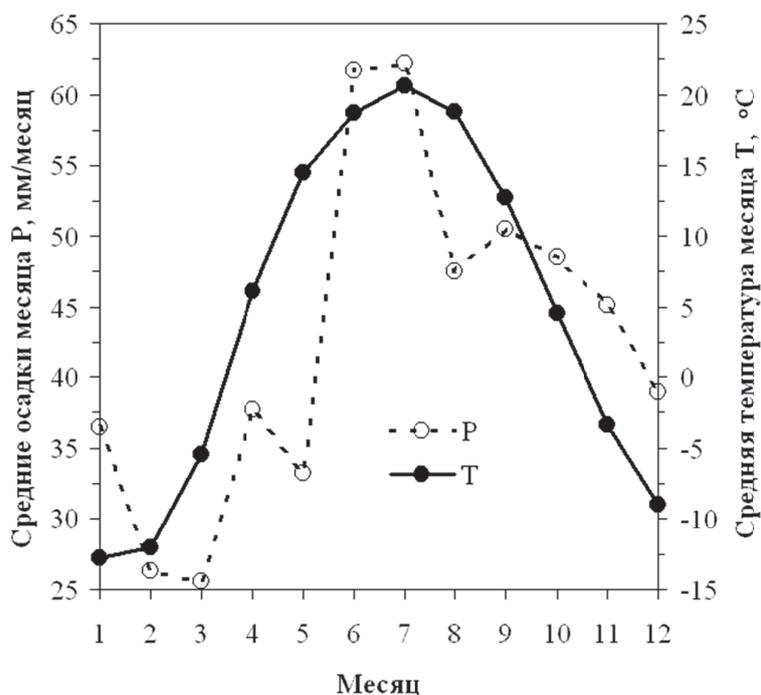


Рис. 2. Распределение осадков и температур по месяцам (усреднение не только за 50 лет (1950–2000 гг.), но и по площадкам)

пояснениями. Факторы среды (предикторы) отбирали перебором всех комбинаций из четырех независимых предикторов (пятый обычно не значим в модели); отбиралась та модель, для которой коэффициент детерминации ( $R^2$ ) был наибольшим. Поэтому выбор предикторов не зависел от предпочтений авторов. Значимость предикторов оценивалась с помощью  $t$ -статистик Стьюдента; в приводимых ниже уравнениях предикторы расположены в порядке убывания их значимости. Квадратичные члены центрировались для уменьшения возможной зависимости предикторов, то есть, вместо

$X^2$  использовалась величина  $(X - X_{AV})^2$ , где  $X_{AV}$  есть среднее по площадкам значение  $X$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Спектр ЖФ региона хорошо описывается геометрической прогрессией, которой отвечает показатель  $d = 0,582$  (рис. 3).

Отсюда видно также, что доминирующей ЖФ в регионе являются гемикриптофиты (доля которых в спектре составляет 55,9%), что обычно для умеренного климата (см. введение). Показатель  $d$  можно рассчитать не только для всего

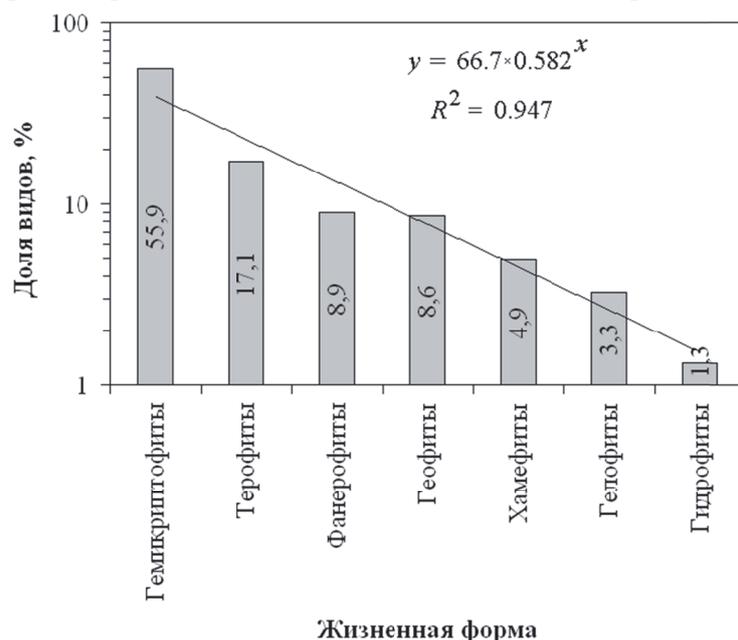


Рис. 3. Спектр жизненных форм сосудистых растений региона

региона, но и для каждой площадки. Он менялся на площадках от 0,472 до 0,669.

Путем сравнения с долями гидрофитов показано, что показатель  $d$  на площадках увеличивается с их влагообеспеченностью. Для сравнения, расчет по региональным данным [3] показывает, что  $d$  увеличивается в ряду сухой злаковник (0,422) – дубовое редколесье (0,573) – лес умеренно холодной зоны (0,630), то есть с влагообеспеченностью региона и падением температуры. Значение  $d = 0,582$  для изучаемого региона близко к  $d$  дубового редколесья.

Ясно, что показатель  $d$  должен зависеть от факторов среды. Поскольку он известен для каждой площадки, можно построить уравнение множественной регрессии для этой зависимости. Это уравнение (без учета почв) выглядит следующим образом:

$$d = -0,0009510 \times Z + 0,01485 \times Pfeb - 0,003111 \times (Pfeb - Pfeb_{AV})^2 + 0,000005296 \times (Z - Z_{AV})^2 + 0,2998; R^2 = 0,579; P < 10^{-2}. \quad (1)$$

Модель объясняет 58% дисперсии  $d$  квадратичной связью с двумя факторами среды, высотой  $Z$  и осадками февраля  $Pfeb$ . Здесь  $Z_{AV} = 128,9$  м и  $Pfeb_{AV} = 26,35$  мм есть средние по площадкам значения. Уравнение описывает поверхность  $d(Z, Pfeb)$ , которую удобно представить графически (рис. 4).

Рассмотрим интерпретацию полученного результата. В низинах чаще встречаются водоемы (больше доли гидрофитов и гелофитов), поэтому влагообеспеченность здесь выше. Соответственно, показатель  $d$ , низкие значения которого указывают на сильное доминирование, а высокие – на более слабое, увеличивается при малых высотах, то есть доминирование гемикриптофитов в низинах меньше из-за возросших долей других ЖФ. Однако при больших высотах чаще встречаются плоские водораздельные области, где вода может застаиваться и влагообеспеченность снова немного возрастает, а с ней вместе и  $d$ . Для любой фиксированной высоты показатель  $d$  максимален, что отвечает наиболее слабому доминированию, при средних по площадкам осадках февраля ( $Pfeb_{AV} = 26,35$  мм), но уменьшение осадков относительно  $Pfeb_{AV}$  приводит к меньшей влагообеспеченности, поэтому  $d$  уменьшается и доминирование растет. Интересно, что  $d$  уменьшается также с ростом осадков относительно  $Pfeb_{AV}$ , то есть избыток осадков февраля влияет на  $d$  так же, как и их недостаток. Подчеркнем, что речь идет о климате, а не о погоде, то есть о средних за 50 лет осадках. Но и разнообразие растительности в региональном масштабе зависит скорее не от погоды, а от климата.

Для учета почв используем индикаторную переменную  $CHERN$ , равную 1 для черноземов и 0 для остальных почв. Полученное уравнение регрессии с учетом почв имеет вид:

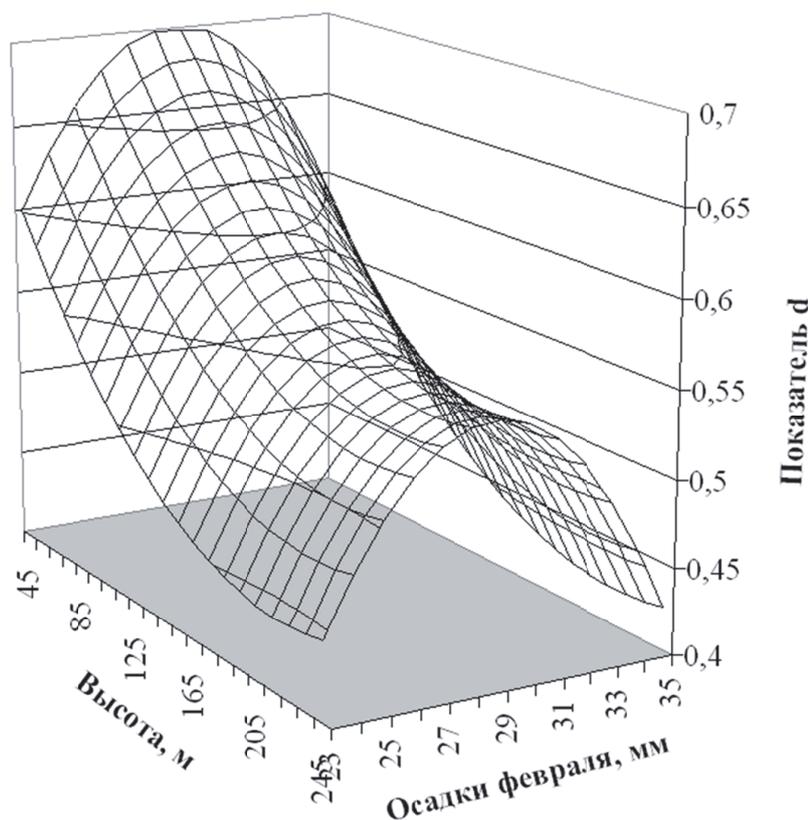


Рис. 4. Зависимость показателя  $d$  геометрической прогрессии от высоты и средних многолетних осадков февраля в модели (1)

$$d = -0,001084 \times Z - 0,0006920 \times (Pwin - Pwin_{AV})^2 - 0,0008267 \times CHERN \times Fx230 - 0,04524 \times TminFeb + 0,02713; \\ R^2 = 0,661; P < 10^{-5}. \quad (2)$$

Учет почв увеличивает тесноту связи, объясняя 66% дисперсии  $d$  факторами среды вместо 58% в модели (1). Здесь  $Pwin$  – осадки зимы,  $TminFeb$  – минимальная температура февраля, одного из двух наиболее холодных месяцев года (см. рис. 2). В черноземах существенна максимальная освещенность с юго-запада  $Fx230$ . Поскольку они расположены на юго-востоке региона, в степной зоне, для них характерна меньшая влагообеспеченность и меньшие  $d$ , особенно на относительно хорошо прогреваемых юго-западных склонах. Это описано в модели (2) отрицательным знаком связи с предиктором  $CHERN \times Fx230$ . Как и в модели (1), связь  $d$  с высотой  $Z$  отрицательна, отражая увеличенную влагообеспеченность низин. Отрицательная связь в модели (2) с квадратом зимних осадков  $(Pwin - Pwin_{AV})^2$  аналогична таковой в модели (1) с квадратом осадков февраля. Наконец, отрицательная связь с  $TminFeb$  указывает на некоторое увеличение  $d$  в более холодных условиях.

Таким образом, влияние факторов среды на показатель (отношение)  $d$  геометрической прогрессии долей ЖФ демонстрирует с одной стороны тенденцию роста  $d$  с влагообеспеченностью площадок, с другой – наличие максимума по средним значениям зимних осадков, при постоянных других факторах среды; кроме того,  $d$  растет с уменьшением минимальной температуры февраля, что согласуется с результатами приведенных выше расчетов по данным Р. Уиттекера.

Можно предположить, что этот максимум связан с общей адаптацией ЖФ к климатическим нормам. Отклонение от средних зимних осадков в любую сторону уменьшает  $d$ , то есть увеличивает долю  $k$  ( $k = 1 - d$ ) объема экологической ниши сообщества, захватываемую жизненными формами. Уменьшению  $d$  отвечает рост доминирования долей ЖФ, то есть более крутая прямая на рис. 3. Роль доли доминирующей в регионе ЖФ, гемикриптофитов, в этом процессе становится больше при близких к средним осадкам из-за их лучшей приспособленности к условиям климата региона.

Для отдельных ЖФ связь с освещенностью как характеристикой энергии оказывалась имеющей разные знаки. Например, для долей гемикриптофитов и терофитов получены следующие уравнения регрессии:

$$\text{Доля гемикриптофитов} = 0,07158 \times Z + 0,4853 \times |Pmar - Pmar_{AV}|^2 + 1,791 \times Fx240 - 0,1261 \times sdZ - 60,44; \\ R^2 = 0,696; P < 10^{-4}. \quad (3)$$

$$\text{Доля терофитов} = -1,367 \times Pjan - 1,788 \times Fx220 - 1,898 \times |Pmar - Pmar_{AV}|^{3/2} + 0,03637 \times (Pwin - Pwin_{AV})^2 + 178,2; \\ R^2 = 0,765; P < 10^{-5}. \quad (4)$$

Отсюда видно, что связь с максимальной освещенностью с юго-запада положительна для гемикриптофитов и отрицательна для терофитов. Возникает вопрос о том, не приводит ли это к тому, что для ВБ всех ЖФ связь с освещенностью нейтрализуется, и ВБ не зависит от освещенности. Следующая модель подтверждает это.

$$\text{ВБ} = -135,0 \times |Pmar - Pmar_{AV}|^{1/2} + 98,46 \times Toct + 0,4115 \times (Pwin - Pwin_{AV})^2 + 95,11 \times (Tmar - Tmar_{AV})^2 + 193,5; \\ R^2 = 0,742; P < 10^{-4}. \quad (5)$$

Эта модель не включает освещенность в качестве предиктора. Октябрь и март являются переходными месяцами в регионе, когда температура меняет знак (см. рис. 2). В модели для показателя  $d$  освещенность также либо вообще не входит (модель (1)), либо играет в ней минорную роль (модель (2)). Малую роль освещенности в модели (2) можно видеть из того, что замена в этой модели предиктора  $CHERN \times Fx230$  на  $CHERN$  дает близкое  $R^2$ , равное 0,653 (вместо 0,661).

Для гемикриптофитов положительная связь с освещенностью с юго-запада может быть понята как естественная реакция их разнообразия на солнечную энергию вследствие того, что эта ЖФ в регионе является доминирующей, то есть наиболее конкурентоспособной: она захватывает долю  $k = 1 - d = 0,418$  экологической ниши сообщества. В спектре ЖФ доля гемикриптофитов составляет 55,9%. В лесных регионах, где лимитирующим фактором является недостаток света, например на севере Калифорнии, доля терофитов составляет около 2% [1]. Покрытие лесами в Среднем Поволжье низкое и доля терофитов здесь существенно выше, 17,1% (см. рис. 3), то есть они светолюбивы. Поэтому их отрицательная связь с освещенностью является скорее результатом вытеснения терофитов гемикриптофитами с юго-западных склонов на другие (северо-восточные), а их заметная доля в спектре является следствием их теневыносливости. Модели (3) и (4) описывают разделение этих двух ЖФ в пространстве, уменьшающее конкуренцию между ними вследствие различной их адаптации к факторам среды. Реальное (наблюдаемое в поле в локальном масштабе) разделение еще больше по той причине, что в региональном масштабе реально разделенные ЖФ (например, растущие на суше терофиты и растущие в воде гидрофиты) часто наблюдаются на одной площадке площадью 100 км<sup>2</sup> (Шарый и др., 2019а).

Доли гемикриптофитов и терофитов на площадках в регионе отрицательно связаны между собой ( $R^2 = 0,684$ ;  $P < 10^{-6}$ ). Это можно интерпретировать как результат конкуренции между этими ЖФ за свет, тепло и влагу. Отметим, однако, что сравнение значений ВБ (вместо долей) этих двух ЖФ не дает значимой корреляции между ними. В этом смысле ВБ ЖФ не всегда является подходящим показателем для выявления некоторых закономерностей, иногда использование их долей в анализе, то есть ОВБ, может быть более информативным. Все значимые связи между значениями ВБ различных ЖФ оказываются положительными. Это говорит о том, что различная адаптация ЖФ и разделение их в пространстве ведут к уменьшению конкуренции между ними. При этом предполагаемые механизмы конкуренции, такие как конкурентное исключение, уже играют достаточно малую роль, не проявляющуюся при сравнении видового богатства различных ЖФ.

Исключение освещенности из моделей (1) и (2) для показателя  $d$  и модели (5) для ВБ всех ЖФ является следствием разной адаптации различных ЖФ к энергии солнечной радиации: знаки связи различны для разных ЖФ. Однако это не означает малой роли этой энергии. В формальном анализе ВБ всех ЖФ или  $d$  эта роль скрыта, проявляясь лишь при раздельном рассмотрении жизненных форм. Этот результат является одним из главных полученных в результате анализа сосудистых растений, разделенных на ЖФ.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Имеются различные определения ЖФ. Наиболее популярна система К. Раункиера, в России употребительна также система И.Г. Серебрякова [25]. Иногда доли ЖФ представляют в обеих этих системах [26]. Однако построение гистограмм такого типа как на рис. 3 для основных ЖФ Серебрякова не позволяет выявить тенденции долям этих ЖФ и формировать геометрическую прогрессию, а сам принцип их введения не столь явно связан с климатом. Это затрудняет экологическую интерпретацию жизненных форм Серебрякова, не позволяя, в частности, оперировать их спектрами с помощью единого для спектра показателя, такого как  $d$ . Поэтому в настоящей работе мы выбрали систему Раункиера.

В некоторых случаях показатели обилия отдельных видов сосудистых растений также следуют геометрической прогрессии, но в основном в ранней стадии сукцессии, когда видов мало и доминирование определенных видов хорошо выражено [2]. В поздней стадии сукцессии, когда видов много и доминирование не всегда хорошо выражено, геометрическая прогрессия

не всегда подходит. Например, распределение обилия при слабом доминировании видов и одновременном действии многих факторов среды может быть близким к логнормальному [2]. Известны и другие распределения [27]. Для обилия ЖФ Раункиера, описываемого их долями в спектрах, однако, распределение очень часто близко к геометрической прогрессии. Эти доводы поясняют, почему выше использовались именно доли ЖФ Раункиера.

Степень доминирования, а с ней вместе и отражающий ее показатель прогрессии  $d$  (чем он меньше, тем больше доминирование, то есть круче прямая на рис. 3) оказывается различной для разных условий окружающей среды, особенно климата. Характер этой зависимости ранее не изучался, и полученные выше результаты проливают свет на определенные ее аспекты.

Влияние энергии солнечной радиации на разные ЖФ оказалось различным, а связи с ней характеризовались разными знаками для разных ЖФ. В результате для интегральных характеристик разнообразия сосудистых растений (ВБ всех ЖФ и показателя  $d$ ) явная связь с освещенностью склонов может отсутствовать в регрессионных моделях, как показано выше. Однако она неявно присутствует в виде зависимости долей ЖФ от максимальной освещенности склонов с юго-запада. Отсутствие учета этих зависимостей, по-видимому, снижает тесноту связи. Нахождение более тесной связи ВБ всех ЖФ с факторами среды связано, возможно, с использованием описывающих доминирующие ЖФ индикаторных переменных.

Учет климатических характеристик отдельных месяцев позволил найти тесную связь ВБ сосудистых растений с факторами среды ( $R^2 = 0,742$ ), также тесные связи с факторами среды долей гемикриптофитов ( $R^2 = 0,696$ ) и терофитов ( $R^2 = 0,765$ ). При использовании в Австрийских Альпах среднегодовых показателей климата в региональном масштабе без учета влияния, возможно, наиболее важного для формирования разнообразия растительного покрова зимне-весеннего периода [14], связи ВБ сосудистых растений с факторами среды были менее тесными ( $R^2 = 0,50$ ).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что показатель  $d$  (отношение геометрической прогрессии долей жизненных форм в спектрах или показатель выраженности доминирования) тесно связан с факторами окружающей среды ( $R^2 = 0,661$ ), из которых ведущими являются высота, квадрат отклонения зимних осадков от среднего значения, тип почв и минимальная температура февраля. Эти факторы среды характеризуют влагообеспе-

ченность участков региона, влияние морозов конца зимы и адаптацию сосудистых растений к усредненным по времени климатическим условиям региона, которыми в целом обусловлен набор обнаруживаемых в Среднем Поволжье видов растений.

Показано, что доли доминирующих жизненных форм сосудистых растений в Среднем Поволжье, гемикриптофитов и однолетних трав (терофитов), связаны с освещенностью склонов с юго-запада, но видовое богатство всех жизненных форм, а также показатель  $d$  не зависят от освещенности. Это вызвано нейтрализацией противоположного по знакам влияния освещенности на различные жизненные формы, которую можно пытаться обойти использованием индикаторных переменных, отражающих доминирующие жизненные формы.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Whittaker R.H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // *Ecological Monographs*. 1960. V. 30. P. 279-338.
2. Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity // *Taxon*. 1972. V. 21. P. 213-251.
3. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
4. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем, 2012. 488 с.
5. Currie D.J. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness // *The American Naturalist*. 1991. V. 137. P. 27-49.
6. O'Brien E.M., Field R., Whittaker R.J. Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography // *Oikos*. 2000. V. 89. P. 588-600.
7. Mutke J., Barthlott W. Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales // *Biologiske Skrifter*. 2005. V. 55. P. 521-531.
8. Barthlott W., Hostert A., Kier G., Küper W., Kreft H., Mutke J., Rafiqpoor M.D., Sommer J.H. Geographic patterns of vascular plant diversity at continental to global scales // *Erdkunde*. 2007. V. 61. P. 305-316.
9. Hawkins B.A., Rodríguez M.Á., Weller S.G. Global angiosperm family richness revisited: linking ecology and evolution to climate // *Journal of Biogeography*. 2011. V. 38. P. 1253-1266.
10. Ricklefs R.E. Historical and ecological dimensions of global patterns in plant diversity // *Biologiske Skrifter*. 2005. V. 55. P. 583-603.
11. Морозова О.В. Пространственные тренды таксономического богатства флоры сосудистых растений // *Биосфера*. 2011. Т. 3. С. 190-207.
12. Csörgő A.M., Salguero-Gómez R., Broennimann O., Coutts S.R., Guisan A., Angert A.L., Welk E., Stott I., Enquist B.J., McGill B., Svenning J.-C., Violle C., Buckley Y.M. Less favourable climates constrain demographic strategies in plants // *Ecology Letters*. 2017. V. 20. P. 969-980.
13. Richerson P.J., Lum K.-L. Patterns of plant species diversity in California: relation to weather and topography // *The American Naturalist*. 1980. V. 116. P. 504-536.
14. Moser D., Dullinger S., Englisch T., Niklfeld H., Plutzar C., Sauberer N., Zechmeister H.G., Grabherr G. Environmental determinants of vascular plant species richness in the Austrian Alps // *Journal of Biogeography*. 2005. V. 32. P. 1117-1127.
15. Шарый П.А., Шарая Л.С., Сидякина Л.В., Саксонов С.В. Влияние солнечной энергии и сомкнутости крон деревьев на богатство видов травянистой растительности юга лесостепи // *Сибирский экологический журнал*. 2017. № 5. С. 539-552.
16. Kreft K., Jetz W., Mutke J., Barthlott W. Contrasting environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity // *Ecography*. 2010. V. 33. P. 408-419.
17. Raunkiaer C. *Plant Life Forms*. Oxford: Clarendon Press, 1937. 104 p.
18. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
19. Motomura I. A statistical treatment of associations // *Japanese Journal of Zoology*. 1932. V. 44. P. 379-383.
20. Левич А.П. Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1980. 182 с.
21. Аристова М.А., Розенберг Г.С., Кудинова Г.Э., Розенберг А.Г., Иванова А.В., Васюков В.М., Костина Н.В., Саксонов С.В. База данных «Флористические описания локальных участков Самарской и Ульяновской областей» (FD SUR) свидетельство о регистрации базы данных RUS 2018621983 12.11.2018.
22. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // *International Journal of Climatology*. 2005. V. 25. P. 1965-1978.
23. Shary P.A., Sharaya L.S., Mitusov A.V. Fundamental quantitative methods of land surface analysis // *Geoderma*. 2002. V. 107. P. 1-32.
24. Шарый П.А., Пинский Д.Л. Статистическая оценка связи пространственной изменчивости содержания органического углерода в серой лесной почве с плотностью, концентрацией металлов и рельефом // *Почвоведение*. 2013. № 11. С. 1344-1356.
25. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // *Полевая ботаника*. Том 3. М.-Л.: Наука, 1964. С. 146-205.
26. Айнеусова С.А. Анализ жизненных форм растений флористических комплексов Актюбинского флористического округа // *Acta Biologica Sibirica*. 2017. Т. 3. № 1. С. 46-51.
27. McGill B.J., Etienne R.S., Gray J.S., Alonso D., Anderson M.J., Benecha H.K., Dornelas M., Enquist B.J., Green J.L., He F., Hurlbert A.H., Magurran A.E., Marquet P.A., Maurer B.A., Ostling A., Soykan C.U., Ugland K.I., White E.P. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework // *Ecology Letters*. 2007. V. 10. P. 995-1015.

**DEPENDENCE OF THE COMPOSITION OF THE SPECTRA OF LIFE FORMS  
OF VASCULAR PLANTS FROM ENVIRONMENTAL FACTORS IN THE MIDDLE VOLGA REGION**

© 2019 P.A. Shary<sup>1</sup>, L.S. Sharaya<sup>2</sup>, A.V. Ivanova<sup>2</sup>, N.V. Kostina<sup>2</sup>, G.S. Rozenberg<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science  
of the Russian Academy of Sciences, Pushchino

<sup>2</sup> Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences, Togliatti

In the article, the authors analyze the patterns of spatial variability of species richness, as well as the relative species richness of the life forms of vascular plants in the Middle Volga region. It is revealed that the shares of life forms in their spectra follow a geometric progression with the ratio  $d$ , characterizing the dominance of various life forms. Since the spectra of life forms depend on environmental conditions, the index  $d$  also depends on environmental factors. The equation of multiple regressions is calculated, showing the dependence of  $d$  on terrain features, climatic characteristics and soil types. Analysis of the obtained equation showed that the index  $d$  depends on the moisture supply of the region, average winter precipitation and temperatures. We have shown that the shares of the dominant life forms of vascular plants in the Middle Volga region - hemicryptophytes and annual grasses (therophytes) —are associated with the light level of the slopes. The authors note that the species richness as well as the indicator  $d$  does not depend on the light intensity.

---

*Petr Shary, Doctor of Biological Sciences, Senior Researcher.  
E-mail: p\_shary@mail.ru*

*Larisa Sharaya, Doctor of Biological Sciences, Senior  
Researcher. E-mail: l\_sharaya@mail.ru*

*Anastasia Ivanova, Cand.Biol.Sci., Research Fellow.  
E-mail: nastia621@yandex.ru*

*Natalya Kostina, Doctor of Biological Sciences, Senior  
Researcher. E-mail: knva2009@yandex.ru*

*Gennady Rozenberg, Corresponding Member of the Russian  
Academy of Sciences, Doctor of Biological Sciences, Chief  
Researcher. E-mail: genarozenberg@yandex.ru*