Сибирский экологический журнал, 4 (2019) 383–396

УДК 574 551.4 634.1
DOI 10.15372/SEJ20190402

Сравнительный анализ видового богатства жизненных форм сосудистых растений в Среднем Поволжье

П. А. ШАРЫЙ[1], Л. С. ШАРАЯ[2], А. В. ИВАНОВА[2], Н. В. КОСТИНА[2], Г. С. РОЗЕНБЕРГ[2]

[1]*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН*
142290, Пущино, ул. Институтская, 2
E-mail: p_shary@mail.ru

[2]*Институт экологии Волжского бассейна РАН*
445003, Тольятти, ул. Комзина, 10

Статья поступила 19.12.2018

После доработки 10.01.2019

Принята к печати 10.01.2019

АННОТАЦИЯ

Введен единый количественный показатель d для спектра семи жизненных форм (ЖФ), который характеризует пропорции их видового богатства (ВБ) в Среднем Поволжье на 25 площадках 100 км^2 каждая. Обосновано, что d растет с влагообеспеченностью. Все значимые связи между ВБ разных ЖФ положительны. Однако между долями числа видов каждой ЖФ от общего числа видов или относительным видовым богатством (ОВБ) выявлены связи разного знака. Например, между ОВБ доминирующих в регионе ЖФ гемикриптофитов и однолетних трав (терофитов) найдена тесная отрицательная связь. С помощью регрессионных моделей показана специфика связей для ВБ и ОВБ семи ЖФ с климатом и рельефом. Установлено, что для одних ЖФ в регионе важнее осадки, для других – температура. Связи теснее при учете освещенности склонов, но знаки связей с ней ВБ разных ЖФ могут быть разными. По регрессионным моделям рассчитаны карты ВБ и ОВБ гемикриптофитов и терофитов, на которых видно разделение этих ЖФ в пространстве: приуроченность гемикриптофитов к плоским водораздельным областям, а терофитов – к северо-восточным склонам. В изучаемом регионе основными дифференцирующими в пространстве эти ЖФ факторами среды являются энергия солнечной радиации, а также осадки марта и зимы. Это разделение ЖФ потенциально приводит к снижению конкуренции между ними.

Ключевые слова: видовое богатство сосудистых растений, спектры жизненных форм, климат, энергия, освещенность склонов, множественная регрессия.

В экологии информативно изучение пространственной вариабельности видового богатства (ВБ) сосудистых растений [Уиттекер, 1980]. Хотя понимание ее причин неполно [Миркин, Наумова, 2012], ВБ связывают с климатом и необходимой для фотосинтеза энергией, которые в глобальном масштабе объясняют более 80 % дисперсии ВБ [Currie, 1991]. Энергию в этом масштабе описывают потенциальной эвапотранспирацией, используют также показатели гетерогенности рельефа [O'Brien et al., 2000]. Для объяснения причин ВБ на глобальном уровне современные факторы среды рассматривают как недостаточные, обращаясь к факторам эволюционной истории. Полагают, что эти факторы и современный климат взаимообусловлены, что является одной из причин тесной связи ВБ с климатом

© Шарый П. А., Шарая Л. С., Иванова А. В., Костина Н. В., Розенберг Г. С., 2019

и энергией [Ricklefs, 2005; Qian et al., 2014]; другая причина – большой диапазон изменений климата в глобальном масштабе [Морозова, 2011]. Для глобальных исследований выбирают ячейки с длиной стороны ~100 км, по которым строят глобальные карты ВБ растений [Mutke, Barthlott, 2005; Barthlott et al., 2007]. Для отдельных групп растений используют также относительное видовое богатство (ОВБ), т. е. процент ВБ данной группы от ВБ всех сосудистых растений. Узоры карт ВБ и ОВБ различны, поэтому для групп растений приводят обе карты [Kreft et al., 2010].

В региональном масштабе обычно выбирают ячейки с длиной стороны ~10 км [Csergö et al., 2017]. В этом масштабе закономерности пространственной вариации ВБ имеют свою специфику: меньшую тесноту связей из-за меньшего диапазона изменения характеристик климата [Морозова, 2011]; меньшую роль гетерогенности рельефа [Moser et al., 2005; Richerson, Lum, 1980]; эволюционную историю на этом масштабе не изучают, она проявляется при сравнении регионов [Ricklefs, 2005].

В локальном масштабе длина стороны ячейки обычно лежит в интервале от 10 до 100 м. В этом случае лучше учитываются характеристики местообитаний: рельеф [Шарый и др., 2015], освещенность склонов, сомкнутость крон, свойства почв [Шарый и др., 2017] и др.

Эколого-морфологические характеристики флористического состава изучаемой территории часто описывают с помощью спектра жизненных форм (ЖФ) [Уиттекер, 1980; Миркин, Наумова, 2012]. К. Раункиер [Raunkiaer, 1937] предложил определять ЖФ по положению относительно поверхности почвы почек возобновления, обеспечивающих переживание растениями неблагоприятного периода (зимы или сухости). Он выделил пять основных ЖФ: фанерофиты (почки высоко: деревья, кустарники, лианы, эпифиты), хамефиты (почки до 25 см над почвой), гемикриптофиты (почки на уровне почвы), криптофиты (почки под землей и/или под водой: луковичные, корневищные и др.) и терофиты (сохраняются только семена: однолетние травы). Им предложено использовать спектры ЖФ, т. е. их ОВБ, выраженные в процентах.

Спектры ЖФ сосудистых растений любой территории отражают ее экологические условия, прежде всего климат. Можно проследить, как условия различных природных зон влияют на спектры ЖФ произрастающих здесь сосудистых растений. Так, по суммированным в работе [Уиттекер, 1980] региональным данным, доля терофитов возрастает в ряду мезофитный лес умеренной зоны (2 %) – дубовое редколесье (6 %) – лес умеренно-холодной зоны (7 %) – сухой злаковник (14 %) – полупустыня (27 %) – пустыня (73 %), отражая их адаптацию к сухости. В том же ряду доля гемикриптофитов сначала растет (33–36 – 54–63 %), а затем падает в полупустыне (14 %) и пустыне (17 %), отражая существование для них оптимальных условий в умеренной зоне. В этом ряду доля сравнительно слабо защищенных от холода и сухости фанерофитов падает (34–30–10–1 %), становясь близкой к нулю в полупустыне и пустыне, а также в тундре (1 %), но большой во влажных тропиках (96 %), субтропиках (65 %) и умеренно-теплых лесах (54 %). В трех последних доля более защищенных от неблагоприятных условий криптофитов, наоборот, растет (2–5 – 9 %), увеличиваясь в лесу умеренно-холодной зоны (12 %) и в тундре (15 %), где велика доля гемикриптофитов (60 %), наибольшая – в сухом злаковнике (63 %).

Хотя в региональном масштабе диапазон изменения факторов среды меньше, чем в глобальном, подобные тенденции отмечены и в этих условиях [Whittaker, 1960; Айпеисова, 2017]. Для пяти основных ЖФ К. Раункиером [Raunkiaer, 1937] определены также подтипы (макро-, мезо-, микро- и нанофанерофиты, гео-, гидро- и гелофиты и др.), которые полезно учитывать, когда они существенны при рассмотрении региональных особенностей экологических условий. В работе [Richerson, Lum, 1980] рассматриваются регрессионные модели для четырех форм роста в Калифорнии (деревья, кустарники, многолетние и однолетние травы), но особенности связи спектра ЖФ с условиями среды не изучены, хотя показано, что ВБ разных форм роста связано с факторами среды в различной степени.

Сравнению влияния факторов среды на ОВБ и ВБ различных ЖФ сосудистых растений, а также сопоставлению их ВБ и ОВБ посвящено очень мало работ. Кроме того, от ячейки к ячейке меняется важная для фо-

тосинтеза освещенность склонов; роль последней в региональном масштабе практически не изучалась. Цель данного исследования – сравнительное изучение влияния факторов среды на разнообразие различных ЖФ сосудистых растений в региональном масштабе, особенностей изменения их спектров, а также выявление роли климата, высоты, освещенности склонов и гетерогенности рельефа для различных ЖФ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Число видов сосудистых растений всех жизненных форм в Среднем Поволжье подсчитывали на 25 квадратных площадках со стороной 10 км. На юго-востоке этого региона располагаются степи, севернее – лесостепная зона и местами леса, от сосновых и сосново-широколиственных до дубрав. Покрытие лесами в регионе низкое. Почвы меняются от черноземов на юге и серых лесных в средней части до дерново-подзолистых на севере. Положение площадок показано на рис. 1.

Флористические описания проводили в 2004–2018 гг. [Саксонов и др., 2007; Сенатор и др., 2015; и др.]. Для максимального выявления флористического состава площадки, каждую посещали несколько раз, включая сезонные повторы. В каждой закладывали от трех до шести лагерей (пунктов исследования) с серией маршрутов до 5–7 км от них для охвата максимального числа экотопов. Положение ряда площадок и лагерей показано в работе [Иванова и др., 2017]; для данной ра-

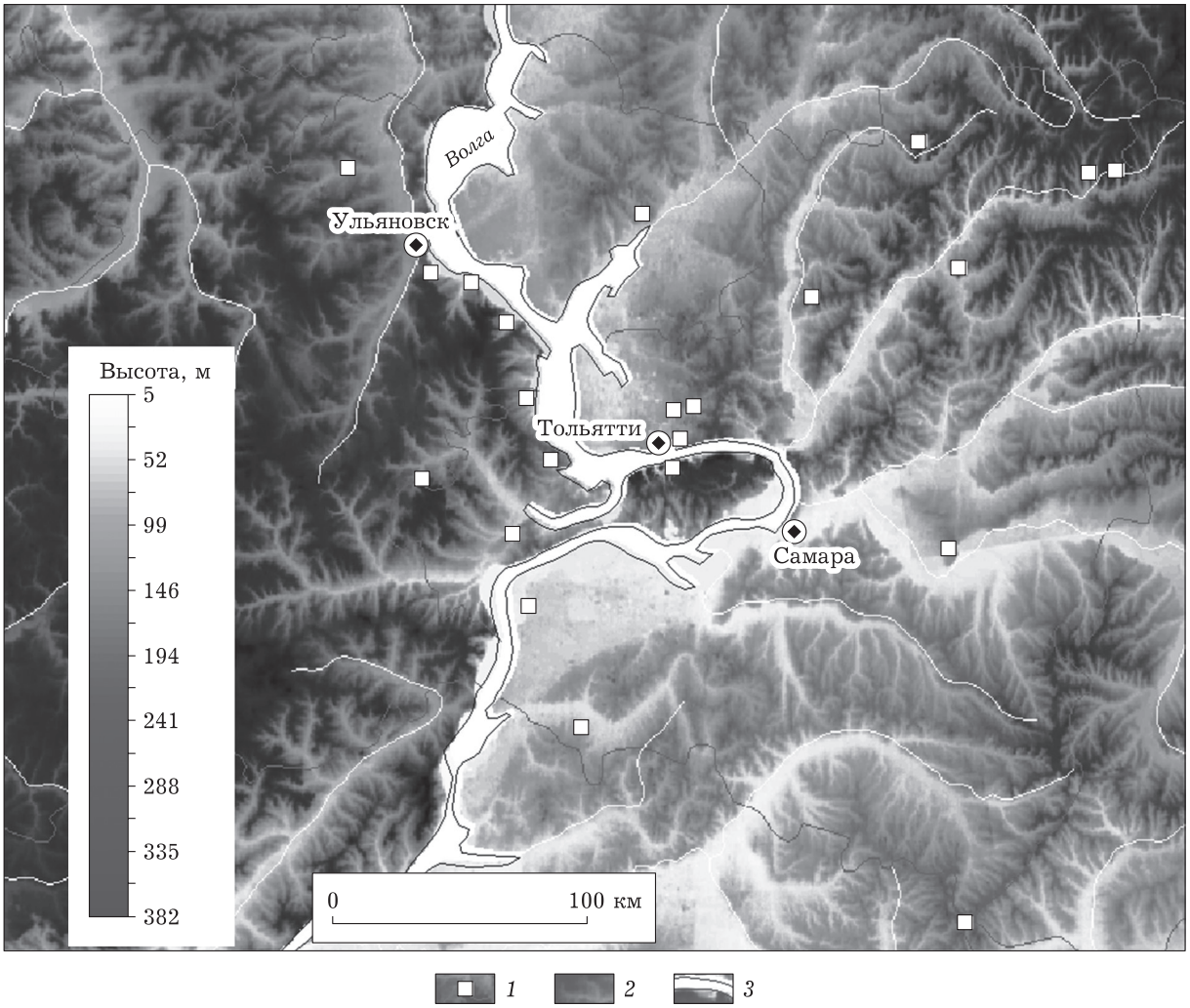

Рис. 1. Положение площадок наблюдения на карте высот региона: *1* – центры площадок наблюдения, *2* – границы областей, *3* – водные объекты

Таблица 1

Выделяемые в работе жизненные формы (ЖФ)

ЖФ	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

боты их отобрано 25 с наиболее полным описанием флоры.

В число видов включали также и адвентивные, которые на данной староосвоенной территории успели распространиться и не сосредоточены в местах начала их заселения. Жизненные формы (ЖФ) определяли по К. Раункиеру [Raunkiaer, 1937], табл. 1. Принадлежность вида к той или иной ЖФ оценивали согласно существующим конспектам флоры по исследуемой территории [Саксонов, Сенатор, 2012; Раков и др., 2014].

Число видов сосудистых растений на площадках менялось от 394 до 690, составляя в среднем по площадкам 512 ± 80. Средние многолетние значения осадков и температур каждого месяца, а также 19 других показателей климата, таких как среднегодовая сумма осадков и ее коэффициент вариации, взяты из базы данных WorldClim [Hijmans et al., 2005], где они усреднены за 50 лет (1950–2000 гг.) и представлены с разрешением 900 м. Среднегодовая температура воздуха в регионе составляла 4,5 ± 0,5 °С, а количество осадков – 514 ± 30 мм.

Для оценки гетерогенности рельефа использовали матрицу высот разрешения 600 м. Внутри площадки брали подрешетку 100 клеток со стороной 600 м каждая. Величину dZ определяли как разность максимальной и минимальной высот в этих 100 клетках. Стандартное отклонение sdZ по этим клеткам служило другой мерой гетерогенности рельефа [Richerson, Lum, 1980].

Спектр ЖФ региона показан на рис. 2. Вклады ЖФ в нем убывают в геометрической

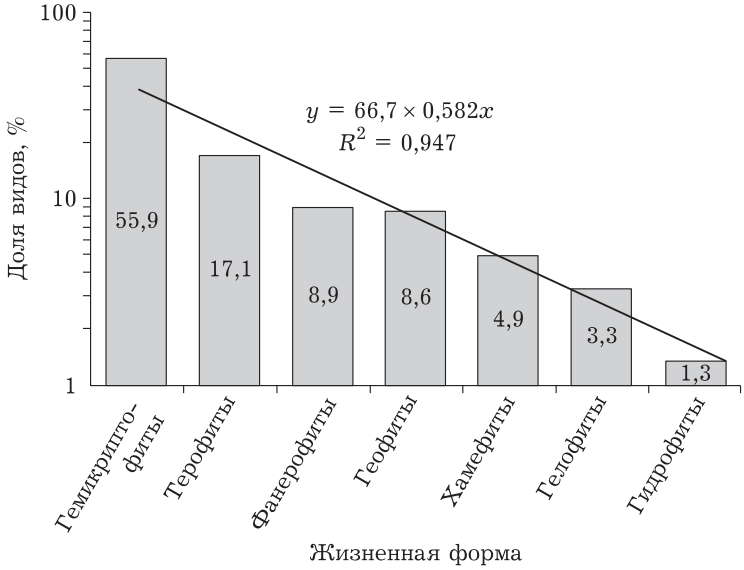

Рис. 2. Спектр жизненных форм. Прямолинейный тренд отвечает убыванию доли жизненных форм с порядковым номером x (рангом), возрастающим слева направо от 1 (гемикриптофиты) до 7 (гидрофиты)

прогрессии с отношением $d = 0{,}582$ ($d = e^{-b}$ при использовании экспоненциального тренда $y = ae^{-bx}$). Эта прогрессия типична для большинства упорядоченных по убыванию спектров ЖФ [Whittaker, 1972], а введенный при расчетах нами параметр d полезен как единый показатель для спектра.

Связь между долями ЖФ можно также выразить степенной зависимостью $y = 60{,}787x^{-1{,}701}$ ($R^2 = 0{,}940$). Заметим, что степенной закон можно интерпретировать как математическое выражение самоподобия: если переменные y и x в выражении $y = cx^d$ подвергнуть преобразованию подобия путем умножения на некоторую константу, то функция $y(x)$ по-прежнему будет пропорциональной x^d, хотя и с другим коэффициентом пропорциональности [Гелашвили и др., 2013]. А самоподобие является необходимым (но не достаточным) условием фрактальности, в приведенном случае, спектра ЖФ. Мультифрактальный анализ в последнее время все шире применяется в биоэкологических исследованиях, особенно при оценке биоразнообразия экосистем.

Разнообразие ЖФ может также зависеть от относительной освещенности склонов $F(a, b)$, описываемой в данной работе как перпендикулярность падения солнечных лучей на земную поверхность: $F(a, b)$ равна 100 % для перпендикулярного падения лучей и нулю на теневых склонах [Shary et al., 2002]. Освещенность зависит от двух углов, определяющих положение Солнца, – склонения над горизонтом a и азимута b. Зависимость растительности от a обычно слабая [Шарый и др., 2011], поэтому угол a фиксировали значением 35°. Эффективный азимут b определяли из статистических сравнений: выбирали угол b, дававший наибольший коэффициент детерминации R^2 во множественной регрессии. Поскольку прогрев почвы происходит с задержкой из-за ее конечной теплопроводности, наиболее теплыми в Северном полушарии оказываются обычно юго-западные склоны [Whittaker, 1960], для которых $b \sim 225°$.

По подрешетке 100 клеток находили также следующие связанные с освещенностью величины: максимальную освещенность $Fx(a, b)$, минимальную $Fn(a, b)$ и среднюю $F(a, b)$. Если ВБ возрастает с увеличением освещенности, как показано в локальном масштабе для участка в Самарской области [Шарый и др., 2017], то наибольший вклад в ВБ можно ждать от максимальной освещенности $F(a, b)$. Условимся для краткости обозначать азимут b числом после Fx. Например, $Fx230$ есть максимальная освещенность с юго-запада – $Fx(35, 230°)$.

Статистические методы описаны в работе [Шарый, Пинский, 2013], поэтому ограничимся здесь краткими пояснениями. Предикторы отбирали перебором всех комбинаций из четырех независимых предикторов (пятый обычно не значим в модели); отбиралась та модель, для которой коэффициент детерминации (R^2) оказался наибольшим. Поэтому выбор предикторов не зависел от предпочтений авторов.

Оценку значимости предиктора в модели проводили с помощью t-статистик Стьюдента. Если модуль t-статистики был меньше рассчитанного по статистическим таблицам значения 2,086, то предиктор считали статистически незначимым. Предикторы в моделях расположены в порядке убывания значимости. Процент вклада i-го предиктора в объясненную моделью дисперсию оценивали как $100|t_i|/\Sigma|t_i|$, где t_i есть t-статистика i-го предиктора. Эти проценты подписаны нижними индексами.

Для проведения расчетов и построения карт использовали разработанную П. А. Шарым программу “Аналитическая ГИС Эко”, версия 1.08r.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Показатель d, характеризующий уменьшение долей ЖФ в спектрах, изменялся на изучаемых площадках от 0,472 до 0,682. Увеличение d отвечало росту ВБ гидрофитов; связь между этой ЖФ и d положительная, $R^2 = 0{,}806$ ($p < 10^{-6}$) для ВБ и $R^2 = 0{,}839$ для ОВБ. Поэтому предположено, что показатель d увеличивается с влагообеспеченностью площадок. Этот результат согласуется также с результатами расчета авторов по данным Р. Уиттекера [1980]: d увеличивается в ряду сухой злаковник (0,422) – дубовое редколесье (0,573) – лес умеренно-холодной зоны (0,630), т. е. с влагообеспеченностью региона и падением температуры. Значение d для изучаемого региона (0,582) близко к d дубового редколесья.

Ниже рассмотрены как ВБ, так и ОВБ изучаемых на территории спектров ЖФ. Между этими показателями в общем случае имеются

зависимости, описываемые парными связями, приведенными в табл. 2.

Для ВБ все значимые связи положительны. Это значит, что увеличение ВБ одной ЖФ не уменьшает ВБ других ЖФ, например, за счет конкурентного исключения, а, наоборот, связано с ростом другой. Однако рост ВБ одной ЖФ может приводить к уменьшению ВБ ряда других ЖФ, а не какой-либо одной. Для выявления этого сравнивались ОВБ различных ЖФ (см. табл. 2). Связи между долями ЖФ в сообществах на площадках имеют разные знаки. Так, спектры ЖФ показывают, что в умеренной зоне ОВБ терофитов растет с сухостью региона, а гемикриптофитов – падает, что согласуется с известными данными (см. начало статьи).

Сравнение ОВБ и ВБ каждой данной ЖФ (см. табл. 2) показывает тесную связь между ними для гидрофитов, гелофитов и терофитов, но значимая связь между параметрами гемикриптофитов отсутствует. Эти данные полезны при сравнении карт ОВБ и ВБ, узоры которых меньше различаются при тесной положительной связи ОВБ с ВБ (см. ниже).

Чтобы получить информацию о возможных механизмах формирования разнообразия ЖФ, необходимо изучить связи ВБ и ОВБ ЖФ с факторами среды. Например, если в регионе водных объектов больше в низинах, то следует ожидать отрицательной связи ВБ или ОВБ гидрофитов с высотой.

На разнообразие ЖФ может влиять не только климат, но и солнечная энергия. Не всегда ее влияние положительно. Например, адаптация гидрофитов к воде может давать им преимущества в относительно затененных местах, с которыми связаны водоемы. Кроме того, одни ЖФ могут лучше адаптироваться к местообитаниям с низкой гетерогенностью рельефа, таким как плоские водораздельные области, а другие – наоборот. Поэтому рассчитано два набора моделей: один с учетом освещенности и гетерогенности рельефа, второй – без них. То, насколько больше дисперсии ВБ или ОВБ, объясняет первый набор моделей, дает информацию о влиянии освещенности на ВБ или ОВБ различных ЖФ. Приведены модели и R^2 первого набора, а второй характеризует его R^2. Результаты использования этого подхода представлены в табл. 3.

Разнообразие гидрофитов и гелофитов отрицательно связано с высотой Z, а гемикриптофитов – положительно. Однако при ВБ это актуально только для гидрофитов, а при ОВБ это выявляется для всех этих трех ЖФ, причем высота оказывается главным

Таблица 2

Коэффициенты детерминации со знаками связи

ЖФ	Гемикриптофиты	Терофиты	Фанерофиты	Геофиты	Хамефиты	Гелофиты
Между видовым богатством различных жизненных форм						
Терофиты	*					
Фанерофиты	$+0{,}185^1$	$+0{,}258^2$				
Геофиты	$+0{,}612^5$	*	*			
Хамефиты	$+0{,}515^4$	*	*	$+0{,}283^2$		
Гелофиты	*	$+0{,}310^2$	*	*	*	
Гидрофиты	*	$+0{,}247^1$	*	*	*	$+0{,}577^4$
Между относительным видовым богатством различных жизненных форм						
Терофиты	$-0{,}684^6$					
Фанерофиты	*	*				
Геофиты	*	$-0{,}246^1$	*			
Хамефиты	$+0{,}494^4$	$-0{,}478^3$	*	*		
Гелофиты	$-0{,}612^5$	$+0{,}188^1$	*	*	$-0{,}259^2$	
Гидрофиты	$-0{,}465^3$	$+0{,}193^1$	*	$-0{,}192^1$	$-0{,}169^1$	$+0{,}491^4$

Между относительным и абсолютным видовым богатством жизненной формы

Гемикриптофиты	Терофиты	Фанерофиты	Геофиты	Хамефиты	Гелофиты	Гидрофиты
*	$+0{,}857^6$	$+0{,}452^3$	$+0{,}490^4$	$+0{,}507^4$	$+0{,}902^6$	$+0{,}945^6$

Примечание. * – связь незначима, $^1p < 0{,}05$, $^2p < 10^{-2}$, $^3p < 10^{-3}$, $^4p < 10^{-4}$, $^5p < 10^{-5}$, $^6p < 10^{-6}$.

Таблица 3

Модели регрессии видового богатства и относительного видового богатства различных жизненных форм с учетом и без учета освещенности F

Жизненная форма	Факторы среды (предикторы) при учете освещенности F	R^2 с учетом F, %	R^2 без учета F, %	Разность ΔR^2, %
	Модели для видового богатства			
Гемикриптофиты	$-\lvert Pmar - Pmar_{\mathrm{AV}}\rvert^{1/2}_{32}$, $+Fx26025$, $+(Pwin - Pwin_{\mathrm{AV}})^2_{23}$, $+Poct_{20}$	75,1	66,6	8,5
Терофиты	$-\lvert Pmar - Pmar_{\mathrm{AV}}\rvert_{33}$, $-Pjan_{27}$, $-Fx220_{20}$, $+(Pwin - Pwin_{\mathrm{AV}})^2_{20}$	69,9	68,5	1
Фанерофиты	$-\lvert Pmar - Pmar_{\mathrm{AV}}\rvert^{1/4}_{30}$, $+(Pwin - Pwin_{\mathrm{AV}})^2_{27}$, $-Pdec_{24}$, $+(Fx230 - Fx230_{\mathrm{AV}})^2_{19}$	73,8	65,0	8,8
Геофиты	$-\lvert Pmar - Pmar_{\mathrm{AV}}\rvert^{1/4}_{34}$, $+dT_{23}$, $+(Twin - Twin_{\mathrm{AV}})^2_{22}$, $+Fx260_{21}$	81,6	76,9	4,7
Хамефиты	$+Fx220_{34}$, $-Pyear_{31}$, $+Pwin_{24}$, $+\lvert Twin - Twin_{\mathrm{AV}}\rvert^{1/2}_{11}$*	70,5	55,2	15,3
Гелофиты	$-\lvert Pmar - Pmar_{\mathrm{AV}}\rvert^{1/4}_{27}$, $+Tfeb_{27}$, $+(Tfeb - Tfeb_{\mathrm{AV}})^2_{25}$, $+(T' - T'_{\mathrm{AV}})^2_{21}$	58,5	58,5	0
Гидрофиты	$-\lvert Pmar - Pmar_{\mathrm{AV}}\rvert^{1/2}_{29}$, $-Z_{28}$, $-Fx190_{24}$, $+(T' - T'_{\mathrm{AV}})^2_{19}$	71,4	67,3	4,1
Среднее		71,5	65,4	6,1
	Модели для относительного видового богатства			
Гемикриптофиты	$+Z30$, $+\lvert Pmar - Pmar_{\mathrm{AV}}\rvert^2_{26}$, $+Fx240_{26}$, $-sdZ_{18}$	69,6	61,1	8,5
Терофиты	$-Pjan_{28}$, $-Fx220_{27}$, $-\lvert Pmar - Pmar_{\mathrm{AV}}\rvert^{3/2}_{27}$, $+(Pwin - Pwin_{\mathrm{AV}})^2_{18}$	76,5	62,5	14
Фанерофиты	$-Taug_{37}$, $+Tdec_{35}$, $+(Pmar - Pmar_{\mathrm{AV}})^2_{18}$, $+F240_{10}$*	68,2	66,9	1,3
Геофиты	$-Tmar_{36}$, $+Fx250_{23}$, $-\lvert Tmar - Tmar_{\mathrm{AV}}\rvert_{22}$, $+Toct_{19}$	76,7	72,4	4,3
Хамефиты	$+Tyear_{30}$, $+sdF260_{25}$, $+(Pwin - Pwin_{\mathrm{AV}})^2_{24}$, $-(cvP - cvP_{\mathrm{AV}})^2_{21}$	69,7	62,6	7,1
Гелофиты	$-Z_{32}$, $+(Tmay - Tmay_{\mathrm{AV}})^2_{28}$, $-(Pwin - Pwin_{\mathrm{AV}})^2_{24}$, $-\ln\lvert Pmar - Pmar_{\mathrm{AV}}\rvert_{16}$*	55,7	55,7	0
Гидрофиты	$-(Pwin - Pwin_{\mathrm{AV}})^2_{29}$, $-cvP_{27}$, Z_{23}, $-Fx210_{21}$	75,9	72,4	3,5
Среднее		70,3	64,8	5,5

Примечание. * Предиктор не значим в модели; ΔR^2 – разность между R^2 с учетом и без учета F (%); P – количество осадков (напр., $Pjan$ – осадки января); T – температура; Z – высота; dT – усредненная разность максимальных и минимальных температур месяца; T' – температура наиболее сухого времени года (в данном регионе зимы или весны); cvP – коэффициент вариации осадков.

предиктором для ОВБ гемикриптофитов ($+Z$, "+" отвечает знаку связи) и гелофитов ($-Z$), а ОВБ гемикриптофитов отрицательно связано с гетерогенностью рельефа ($-sdZ$). Это значит, что доля гемикриптофитов в спектре ЖФ больше в плоских водораздельных областях, а гелофитов и гидрофитов – в низинах.

Влияние энергетической характеристики, максимальной освещенности склонов с юго-запада на ВБ или ОВБ в региональном масштабе относительно невелико по сравнению с влиянием климата, как видно из того, что без учета освещенности R^2 снижается ненамного: в среднем на 6,1 % для ВБ и на 5,5 % для ОВБ (см. табл. 3).

Локальный масштаб, исключающий учет климата из-за его малых изменений в пространстве, позволяет подробнее описать характеристики местообитаний (pH и влажность почв, сомкнутость крон, рельеф) и изучить связи ВБ с ними. Анализ в этом масштабе показал, что освещенность склонов в Самарской обл. на ВБ трав является основным фактором среды, с которым в свою очередь тесно связаны также pH и влажность почв, сомкнутость крон и зеленая масса трав [Шарый и др., 2017].

При описании влияния климата в регионе учтена нелинейная связь ВБ ЖФ с осадками марта $Pmar$, а также очень тесная связь $Pmar$ с осадками зимы (рис. 3). Поэтому использован предиктор $\lvert Pmar - Pmar_{\mathrm{AV}}\rvert^c$, который хорошо описывает эту нелинейность (для параметра c тестировались следующие значения: 1/4, 1/2, 1, 3/2 и 2). Отрицательная связь ВБ с этим предиктором отвечает наличию максимума в зависимости ВБ с $\lvert Pmar - Pmar_{\mathrm{AV}}\rvert^c$, положительная – минимума (см. рис. 3, *а*). Средняя температура марта в регионе еще отрицательна ($Tmar_{\mathrm{AV}} = -5{,}5 \pm 0{,}4$ °C), и снеж-

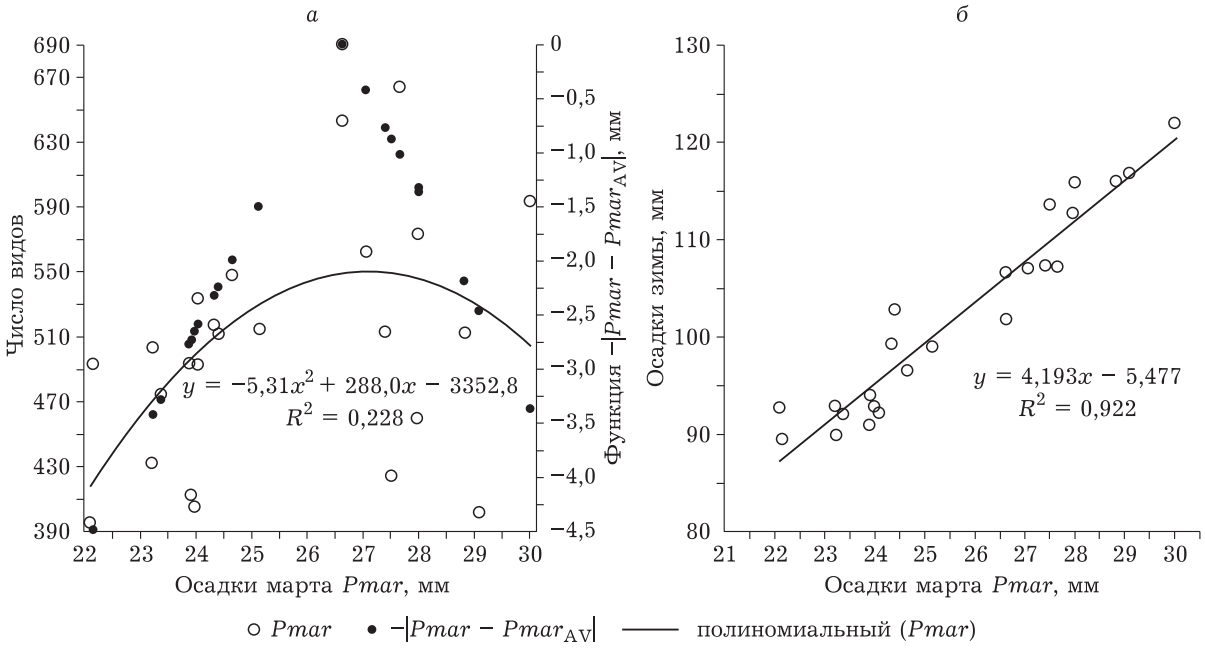

Рис. 3. Нелинейная, в том числе с изломом, связь видового богатства сосудистых растений с осадками марта $Pmar$ хорошо описывается функцией $|Pmar - Pmar_{AV}|^c$ при $1/4 \le c \le 2$ (*а*). Осадки марта в регионе очень тесно связаны с осадками зимы (*б*)

ный покров защищает почву от потери тепла. К тому же осадки марта очень тесно связаны с количеством зимних осадков (см. рис. 3, *б*), что делает эту потерю еще меньше. Можно сказать, что отрицательной связи ВБ с этим предиктором отвечает согревание почв снежным покровом в марте и зимой. Поэтому условно будем рассматривать далее действие этого фактора как влияние “температуры почв”.

В марте $Pmar$ и $Tmar$ значимо не связаны, что делает растительность в регионе особо чувствительной к осадкам этого месяца. Поэтому этот предиктор вошел почти во все модели связи ВБ ЖФ с факторами среды. ВБ и ОВБ ЖФ различаются также по связи с осадками, температурами, высотой, гетерогенностью рельефа и освещенностью склонов. Учитывая это, с помощью приведенных в табл. 2 и 3 данных получаем следующую картину для разнообразия ЖФ изучаемого региона.

Гемикриптофиты, доминирующая в регионе ЖФ, имеют наибольшее ОВБ в плоских водораздельных областях и наименьшее – в долинах рек и низинах. Их ВБ и ОВБ положительно связаны с максимальной освещенностью Fx, а ВБ чувствительно к температуре почв и осадкам, но не к температуре воздуха. Их ОВБ отрицательно связано с ОВБ терофитов, при этом первое положительно связано с освещенностью, а второе – отрицательно.

Гидрофиты, наоборот, имеют наибольшие ОВБ и ВБ в низинах, их ВБ и ОВБ отрицательно связаны с освещенностью, что, по-видимому, отражает бóльшую вероятность встретить водоемы на менее прогреваемых северо-восточных склонах. Их ВБ слабо зависит от осадков и температуры почв, но чувствительно к температуре воздуха зимой. ОВБ гидрофитов отрицательно связано с сезонностью (коэффициентом вариации) осадков. ВБ гелофитов аналогично, но не связано с освещенностью. ВБ гидрофитов и гелофитов положительно связаны между собой, как и их ОВБ, так как обе эти ЖФ адаптированы к влажным условиям.

Терофиты (вторая по ОВБ ЖФ) отрицательно связаны с освещенностью, по-видимому, потому, что их ОВБ отрицательно связано с ОВБ гемикриптофитов, хамефитов и геофитов. Как и для гемикриптофитов, ВБ терофитов чувствительно к температуре почв и зимним осадкам, но не к температуре воздуха.

Геофиты положительно связаны с освещенностью как для ВБ (в этом случае она – главный

фактор среды), так и для ОВБ. Их ВБ чувствительно к температуре почвы и воздуха, а также к сезонности последней, но не к осадкам.

ВБ фанерофитов чувствительно к температуре почв и осадкам, но не к температуре воздуха. Их ВБ нелинейно связано с освещенностью, однако связь ОВБ фанерофитов с ней незначима. Примечательно, что ОВБ фанерофитов не связано с ОВБ какой-либо другой ЖФ, к чему близко и их ВБ (см. табл. 2).

Хамефиты демонстрируют положительную связь с максимальной освещенностью с юго-запада ($+Fx220$), являющейся главным предиктором для их видового богатства. Их ВБ чувствительно к осадкам, но не к температурам почв и воздуха и не к сезонности. ОВБ хамефитов тесно положительно связано с ОВБ гемикриптофитов, но отрицательно – с ОВБ терофитов.

Отметим, что в регионе ВБ любой ЖФ связано с осадками и/или температурами зимы и ранней весны, но не лета. Предполагаем, что это вызвано бóльшим влиянием зимне-весеннего периода на их выживание.

Разные знаки связи между ВБ разных ЖФ и освещенностью приводят к тому, что в общую модель для ВБ всех ЖФ не входит освещенность, а связь с осадками и температурами не дает выраженного преобладания влияния тех или других.

Сравним карты ОВБ и ВБ гемикриптофитов и терофитов (рис. 4). Их ОВБ отрицательно связаны (см. табл. 2); выясним, какие факторы среды определяют это.

Необычные значения на юго-западе региона, где не находилось площадок наблюдения, связаны с увеличением здесь высоты и осадков, которые выходят далеко за пре-

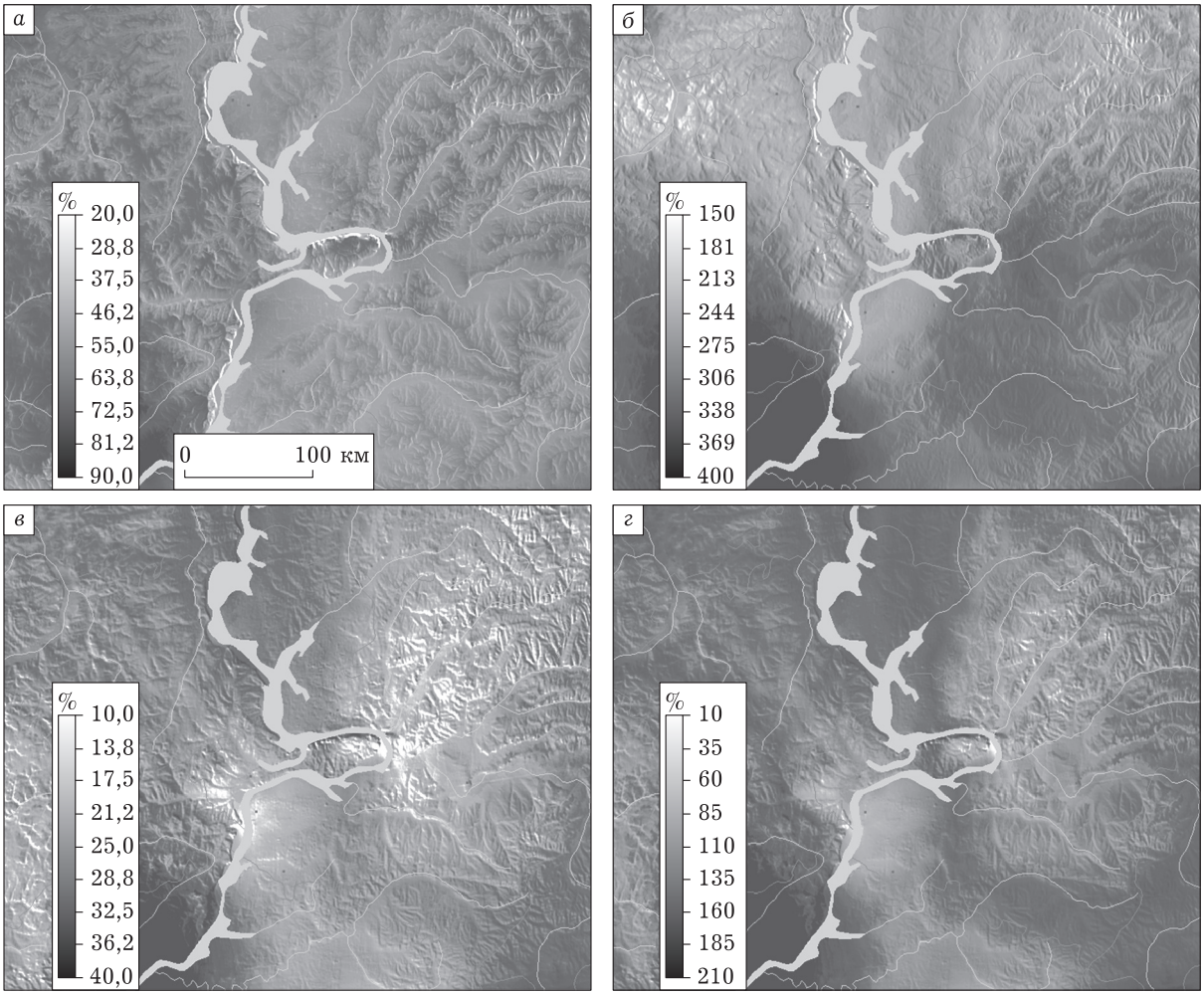

Рис. 4. Карты относительного видового богатства (*а*) и видового богатства гемикриптофитов (*б*), относительного видового богатства (*в*) и видового богатства терофитов (*г*), построенные по моделям табл. 3

делы использовавшихся для построения моделей значений, что ведет к значительным ошибкам. Поскольку ОВБ и ВБ в этом месте сильно увеличены, они заменены на максимум по остальной части региона.

В узоре карты ОВБ терофитов видны плавные тренды, поскольку три предиктора для нее – осадки с их длинноволновым характером изменения в пространстве. Еще один предиктор – это освещенность с юго-запада ($-Fx220$), отрицательная связь с которой приводит к снижению ОВБ терофитов на хорошо освещенных юго-западных склонах и возрастанию на северо-восточных. Этот компонент узора имеет коротковолновый характер, отражая локальное влияние форм рельефа.

Для карты ОВБ гемикриптофитов предикторами являются три характеристики рельефа: высота ($+Z$), освещенность ($+Fx240$) и гетерогенность рельефа ($-sdZ$). Две последние описывают коротковолновые вариации на локальных формах рельефа. Положительная связь с высотой и отрицательная с sdZ свидетельствует о возрастании их ОВБ в плоских водораздельных областях и уменьшению в долинах рек и низинах, а связь с освещенностью – к росту ОВБ на более прогреваемых юго-западных склонах. Длинноволновый компонент узора этой карты связан с осадками марта и высотой.

Поскольку два близких предиктора входят в модели для ОВБ гемикриптофитов и терофитов с противоположными знаками ($+Fx240$, $-Fx220$ и $+|Pmar - Pmar_{\mathrm{AV}}|^2$, $-|Pmar - Pmar_{\mathrm{AV}}|^{3/2}$), это может отражать и одновременно объяснять отрицательную связь между их долями в спектре ЖФ. Этот эффект лучше виден в коротковолновом узоре из-за действия освещенности на локальных формах рельефа. Поэтому узоры карт ОВБ гемикриптофитов и терофитов не выглядят как позитив и негатив, хотя некоторую тенденцию этого рода можно заметить. Например, в зоне степи, на юго-востоке региона, ОВБ терофитов увеличено, а гемикриптофитов – нет. Отрицательная связь между их ОВБ реализуется посредством противоположной связи данных растений с освещенностью, а также с функцией осадков марта.

Причина пространственного разделения ЖФ – их различная адаптация к условиям среды, способная снизить конкуренцию между ними за ресурсы. Видимо, это является одной из причин положительности всех значимых связей между ВБ ЖФ. В региональном масштабе пространственное разделение меньше реального, так как даже явно разделенные в локальном масштабе ЖФ, например терофиты на суше и гидрофиты в воде, нередко находятся на одной площадке площадью 100 км^2.

Связь между ОВБ и ВБ гемикриптофитов незначима (см. табл. 2), поэтому узоры их карт различны (ср. рис. 4, *а* и *б*), причем узор карты ВБ гемикриптофитов близок к таковому ВБ всех ЖФ, поскольку ВБ гемикриптофитов составляет 56 % от общего ВБ растений. ОВБ и ВБ терофитов, напротив, тесно связаны, поэтому узоры их карт сравнительно близки (ср. рис. 4, *в* и *г*). Сравнение карт ВБ и ОВБ других ЖФ также подтверждает их согласованное распределение, т. е. разделение в пространстве, по сути приводящее к уменьшению конкуренции за ресурсы между ЖФ. Адаптация к наиболее влиятельным факторам среды у них имеет противоположный характер, как это можно видеть из приведенного в табл. 2 и 3 описания связей разнообразия ЖФ с факторами среды и связи между ОВБ и ВБ различных ЖФ.

Рост доли гемикриптофитов и уменьшение доли терофитов с высотой можно также видеть в спектрах ЖФ для диапазонов высот 48–100, 100–150, 150–200 и 200–240 м, где первая растет на 7,1 %, а вторая падает на 7,5 %. Доля гидрофитов снижается на 1,6 % в первых трех диапазонах, но снова растет в последнем, поскольку ему отвечают водораздельные области, где из-за малой крутизны вода может застаиваться. При этом показатель d падает от 0,610 до 0,495 в первых трех диапазонах и снова растет в последнем до 0,553, соответственно водообеспеченности.

ОБСУЖДЕНИЕ

Геометрическая прогрессия хорошо описывает зависимость показателей относительного обилия (годового прироста фитомассы, проективного покрытия и т. п.; для ЖФ – числа видов) от ранга вида сосудистых растений в ранней стадии сукцессии, когда видов мало и доминирование определенных из них хорошо выражено [Whittaker, 1972]. В поздней стадии сукцессии, когда видов много, она

не всегда подходит. Для отдельных групп растений, таких как ЖФ, и для характеристик различных ярусов растительности она часто дает удовлетворительные результаты [Джиллер, 1988]. Кроме того, она имеет следующий экологический смысл.

Геометрическая прогрессия отвечает тому, что доминирующий вид (или группа видов, как в случае жизненных форм) занимает долю k объема экологической ниши сообщества. Следующий по относительному обилию вид занимает такую же долю от оставшейся части ниши $(1 - k)$, следующий – от $(1 - k)^2$ и так далее. Этим реализуется геометрическая прогрессия вида $p_i = p_1(1 - k)^{i - 1}$, где p_i – относительное обилие вида или ЖФ ранга i, а p_1 – обилие доминирующего вида ($1 - k = d$; для изучаемого региона $d = 0{,}582$, поэтому $k = 0{,}418$). Впервые это явление обнаружил Мотомура [Motomura, 1932] при изучении числа особей видов моллюсков, губок, иглокожих и т. д. в приливно-отливной зоне. Это явление называют захватом ниши [Whittaker, 1972]. Здесь имеется в виду не хронологическая последовательность захвата, а конечный результат. Такая модель описывает существенное доминирование видов или ЖФ [Джиллер, 1988]. В ней предполагается, что занимаемая доля оставшейся части ниши одна и та же для всех видов или ЖФ. Последнее, однако, не всегда верно. Например, две ЖФ могут являться близкими по ОВБ доминантами [Whittaker, 1965]. Тогда наблюдаются отклонения от геометрической прогрессии, т. е. тренд хуже описывается прямой, чем в приведенном случае. Например, для ЖФ, по данным С. А. Айпеисова [2017], для региона на северо-западе Казахстана такая ситуация наблюдается на засоленных почвах в степной зоне, где доли гемикриптофитов и терофитов становятся близкими.

Как показано выше, все значимые связи между ВБ ЖФ положительны, а между ОВБ ЖФ знаки связей различны. Поясним это различие. Оно отчасти вызвано тем, что, согласно определению, для каждой площадки $\Sigma ОВБ_i = 100$ %, где i нумерует ЖФ. Для ВБ подобная связь ниоткуда не следует. Поэтому в гипотетическом случае, когда ЖФ только две, $ОВБ_1 = 100 - ОВБ_2$, т. е. они связаны отрицательно с коэффициентом корреляции $r = -1$, независимо от знака связи между $ВБ_1$ и $ВБ_2$. В региональном масштабе случай только двух ЖФ нереалистичен. Тем не менее для рассматриваемых здесь семи ЖФ $ОВБ_1 = (100 - \Sigma ОВБ_i) - ОВБ_2$, где суммирование ведется от 3 до 7. Если индекс единица обозначает гемикриптофиты, а двойка – терофиты, то из-за их относительно большого обилия величина $100 - \Sigma ОВБ_i$ может относительно приближаться к постоянной, приводя к наблюдаемой отрицательной связи между ОВБ гемикриптофитов и терофитов.

Известны и другие методы описания распределения ЖФ [McGill et al., 2007]. Например, при слабом доминировании и одновременном действии многих факторов среды распределение может быть близко к логнормальному, которому отвечает S-образная кривая [Whittaker, 1972]. Среди этих методов заметное место занимают упоминавшиеся выше фрактальные модели [Гелашвили и др., 2013].

Однако связанные с распределениями теории посвящены изучению внутренних свойств сообществ без учета их зависимости от факторов среды, таких как климат и энергия солнечной радиации. В то же время ВБ сосудистых растений тесно связано с ними, поэтому показатели α в степенной зависимости или d в геометрической прогрессии должны зависеть от них. По этой причине авторы статьи считали важным найти связь параметра d с условиями среды, которая раньше не устанавливалась. Выше показана связь d с влагообеспеченностью для умеренной зоны. Подобные связи выявлялись и для спектров ЖФ в работах других авторов [Raunkiaer, 1937; Whittaker, 1960; Уиттекер, 1980; Айпеисова, 2017], когда рассчитывалось d для опубликованных ими данных.

Модели распределения видов или ЖФ еще не дают информации об их связи с факторами среды. Для этого используют модели множественной регрессии [Richerson, Lum, 1980; Currie, 1991; Moser et al., 2005; Шарый и др., 2015, 2017], как это сделано выше. Регрессионные модели наиболее популярны, но используются также и другие [Guisan, Zimmermann, 2000]. Можно также рассчитать регрессионную модель для d или α, т. е. выявить их связь с факторами среды.

Показанное выше пространственное разделение двух ЖФ с наибольшей долей видов в изучаемом регионе, гемикриптофитов и терофитов, ведет к снижению конкуренции между ними. Установлено, что в изуча-

емом регионе основными факторами среды, обеспечивающими это разделение, являются энергия солнечной радиации, а также осадки марта и зимы. Освещенность склонов реализует разделение гемикриптофитов и терофитов в пространстве, при котором гемикриптофиты захватывают более освещенные и теплые юго-западные склоны, а терофитам остаются слабо освещенные северо-восточные склоны. Уменьшение ВБ на площадках имеет тенденцию вызывать явления компенсации, т. е. оно может возмещаться повышением ВБ, обилия других ЖФ и другими способами. На это указывает и обнаруженный факт положительности всех значимых связей между ВБ ЖФ в изучаемом регионе.

Выявленное здесь различное влияние освещенности на спектры ЖФ качественно отмечалось для горных лесов севера Калифорнии [Whittaker, 1960]. В лесных сообществах умеренной зоны с недостатком света под пологом леса доля терофитов сравнительно мала (~2 %), в отличие от 17 % в изучаемом регионе с его малым покрытием лесами. Относительно малая доля терофитов под пологом леса и большая в лесостепи и степи свидетельствуют о том, что представители, имеющие эту ЖФ, в целом светолюбивы. Поэтому отрицательная связь их доли с освещенностью, в противоположность гемикриптофитам, указывает на то, что это, скорее, результат конкуренции между этими ЖФ, что выражается в теневыносливости терофитов, при большей конкурентоспособности гемикриптофитов в умеренной зоне.

По сравнению с ВБ, ОВБ слабо зависит от площади ячеек (площадок) или региона из-за примерно одинаковой зависимости ВБ данной ЖФ и всех сосудистых растений от нее. Это позволяет в первом приближении сравнивать спектры ЖФ, полученные на разных региональных масштабах. Из-за этой зависимости сравнение значений ВБ, в отличие от ОВБ, для сильно различающихся по площади регионов имеет небольшой смысл.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Значения видового богатства (ВБ) разных жизненных форм (ЖФ) сосудистых растений в их спектре для Среднего Поволжья следуют геометрической прогрессии с показателем $d = 0{,}582$, который отвечает промежуточному положению между дубовым редколесьем и лесостепью, по данным Р. Уиттекера [1980]. Расчет показателя d для каждой площадки в регионе показал, что его значение уменьшается со снижением влагообеспеченности. Использование методов множественной регрессии позволило выявить и сравнить наиболее влиятельные факторы среды на ВБ разных ЖФ в региональном масштабе. Анализ показал, что разные ЖФ имеют разный характер адаптации к климату, гетерогенности рельефа и освещенности склонов. Например, ЖФ имеют разные знаки связи с освещенностью склонов с юго-запада. Рассчитанные на основе связей ВБ каждой ЖФ с факторами среды карты показывают тенденцию ЖФ к разделению в пространстве, которое, по мнению авторов статьи, приводит к уменьшению конкуренции между разными ЖФ.

ЛИТЕРАТУРА

Айпеисова С. А. Анализ жизненных форм растений флористических комплексов Актюбинского флористического округа // Acta Biol. Sibirica. 2017. Т. 3, № 1. С. 46–51.

Гелашвили Д. Б., Иудин Д. И., Розенберг Г. С., Якимов В. Н., Солнцев Л. А. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. Нижний Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 2013. 370 с.

Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.

Иванова А. В., Костина Н. В., Кузнецова Р. С. Взаимосвязь флористического и ландшафтного разнообразия территории на примере физико-географического района лесостепной зоны // Изв. Сарат. ун-та. Нов. сер.: химия, биология, экология. 2017. Вып. 4. С. 481–485.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: Гилем, 2012. 488 с.

Морозова О. В. Пространственные тренды таксономического богатства флоры сосудистых растений // Биосфера. 2011. Т. 3, № 2. С. 190–207.

Раков Н. С., Саксонов С. В., Сенатор С. А., Васюков В. М. Сосудистые растения Ульяновской области // Флоры Волжского бассейна. Тольятти: Кассандра, 2014. Т. 2. 295 с.

Саксонов С. В., Савенко О. В., Иванова А. В., Конева Н. В. Флора Сусканского заказника в Самарской области (Низменное Заволжье, Мелекесско-Ставропольский флористический район) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2007. № 2. С. 125–156.

Саксонов С. В., Сенатор С. А. Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011) // Флоры Волжского бассейна. Тольятти: Кассандра, 2012. Т. 1. 512 с.

Сенатор С. А., Саксонов С. В., Раков Н. С., Васюков В. М., Иванова А. В., Сидякина Л. В. Сосудистые растения Тольятти и окрестностей (Самарская область) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2015. Т. 9. С. 32–101.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

Шарый П. А., Рухович О. В., Шарая Л. С. Методология анализа пространственной изменчивости характеристик урожайности пшеницы в зависимости от условий агроландшафта // Агрохимия. 2011. № 2. С. 57–81.

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 [Shary P. A., Pinskii D. L. Statistical evaluation of the relationships between spatial variability in the organic carbon content in gray forest soils, soil density, concentrations of heavy metals, and topography // Eurasian Soil Sci. 2013. Vol. 46, N. 11. P. 1076–1087].

Шарый П. А., Шарая Л. С., Коротков В. Н. Роль зон аккумуляции в пространственном распределении почв и эколого-ценотических групп // Лесоведение. 2015. № 5. С. 346–358.

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 // Сиб. экол. журн. 2017. № 5. С. 539–552. [Shary P. A., Sharaya L. S., Sidyakina L. V., Saksonov S. V. Influence of solar energy and tree-crown closure on the species richness of grasses at the south of forest steppe // Contemporary Problems of Ecology. 2017. Vol. 10, N. 5. P. 464–475].

Currie D. J. Energy and large-scale patterns of animal- and plant- species richness // The American Naturalist. 1991. Vol. 137. P. 27–49.

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. Vol. 61. P. 305–316.

Csergö 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 // Ecol. Lett. 2017. Vol. 20. P. 969–980.

Guisan A., Zimmermann N. E. Predictive habitat distribution models in ecology // Ecol. Modelling. 2000. Vol. 135. P. 147–186.

Hijmans R. J., Cameron S. E., Parra J. L., Jones P. G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // Int. Journ. Climatol. 2005. Vol. 25. P. 1965–1978.

Kreft K., Jetz W., Mutke J., Barthlott W. Contrasting environmental and regional effects on global pteridophyte and seed plant diversity // Ecography. 2010. Vol. 33. P. 408–419.

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 // Ecol. Lett. 2007. Vol. 10. P. 995–1015.

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 // J. Biogeog. 2005. Vol. 32. P. 1117–1127.

Motomura I. A statistical treatment of associations // Japanese Journ. Zool. 1932. Vol. 44. P. 379–383.

Mutke J., Barthlott W. Patterns of vascular plant diversity at continental to global scales // Biologiske Skrifter. 2005. Vol. 55. P. 521–531.

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. Vol. 89. P. 588–600.

Qian H., Wiens J. J., Zhang J., Zhang Y. Evolutionary and ecological causes of species richness patterns in North American angiosperm trees // Ecography. 2014. Vol. 37. P. 1–10.

Raunkiaer C. Plant Life Forms. Oxford: Clarendon Press, 1937. 104 p.

Richerson P. J., Lum K.-L. Patterns of plant species diversity in California: Relation to weather and topography // The American Naturalist. 1980. Vol. 116. P. 504–536.

Ricklefs R. E. Historical and ecological dimensions of global patterns in plant diversity // Biologiske Skrifter. 2005. Vol. 55. P. 583–603.

Shary P. A., Sharaya L. S., Mitusov A. V. Fundamental quantitative methods of land surface analysis // Geoderma. 2002. Vol. 107. P. 1–32.

Whittaker R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // Ecol. Monographs. 1960. Vol. 30. P. 279–338.

Whittaker R. H. Dominance and diversity in land plant communities // Science. 1965. Vol. 147. P. 250–260.

Whittaker R. H. Evolution and measurement of species diversity // Taxon. 1972. Vol. 21. P. 213–251.

Comparative analysis of life forms specias richness of vascular plants in the middle Volga region

P. A. SHARY[1], L. S. SHARAYA[2], A.V. IVANOVA[2], N. V. KOSTINA[2], G. S. ROZENBERG[2]

[1]*Institute of Physiochemical and Biological Problems in Soil Science of RAS*
142290, Pushchino, Institutskaya str., 2
E-mail: p_shary@mail.ru

[2]*Institute of Volga Basin Ecology of RAS*
445003, Tolyatti, Komzina str., 10

A single quantitative parameter, d, is introduced for the spectrum of seven life forms (LFs) that characterizes proportions of their species richness (SR) in the Middle Volga region for 25 plots of 100 km^2 each. It is substantiated that d grows with moisture. All significant links between SRs of various LFs were positive. However, links of different signs were found between proportions of species numbers of each LF from the total SR, or relative species richness (RSR). For example, a strong negative link was observed between RSR of dominant in the region LF, hemicryptophytes, and annual grasses (therophytes). Using regression models, we describe specific relations between SR and RSR of the seven LFs and climate and topography. Within the region, precipitation was more important for some LFs, and temperature for others. The links were stronger when insolation was taken into account, but links with it may have different signs for SR of various LFs. Maps of SR and RSR for hemicryptophytes and therophytes were calculated using regression models. These maps demonstrated subdivision of these LFs in space: hemicryptophytes are related to flat areas near water divides, while therophytes are related to northeastern slopes. The main factors that differentiate these LFs in space were solar energy and precipitation in March and in winter. The subdivision of these LFs potentially results in diminishing of competition between them.

Key words: species richness of vascular plants, life form spectrum, climate, energy, slope insolation, multiple regression.