

Влияние солнечной энергии и сомкнутости крон деревьев на богатство видов травянистой растительности юга лесостепи

П. А. ШАРЫЙ¹, Л. С. ШАРАЯ², Л. В. СИДЯКИНА², С. В. САКСОНОВ²

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 26.12.16

Принята к печати 03.03.17

АННОТАЦИЯ

Перпендикулярность падения солнечных лучей на земную поверхность, называемая освещенностью склонов, рассчитывается как нелинейная функция крутизны и экспозиции. Эта величина наиболее эффективно описывает световой и тепловой режимы склонов. Показано, что освещенность травяного покрова под пологом леса можно оценить по освещенности склонов и сомкнутости полога леса. Для территории на южной границе лесостепи найдено, что богатство видов и зеленая масса травянистой растительности тесно связаны с рельефом и освещенностью под пологом леса ($R^2 = 0,77$ и $0,83$ соответственно), а сомкнутость полога – с рельефом и освещенностью полога с юга ($R^2 = 0,85$). Влажность почв в целом отрицательно коррелирует с освещенностью полога леса. Установлен критический уровень его сомкнутости (15 %), ниже которого лимитирующим фактором для травянистой растительности является влага, а выше – свет. Показано, что освещенность под пологом леса, близкая к средней (400 Вт/м²), дифференцирует изучаемый участок на области малых и больших значений характеристик фитоценозов и почв.

Ключевые слова: пространственная изменчивость, освещенность склонов, множественная регрессия, предсказательное моделирование.

Для формализации предположения о том, что число видов в данном типе местообитания связано с общим числом видов региона, введено понятие пула видов [Taylor et al., 1990]. Выделяют несколько его уровней [Pärtel et al., 1996]: пул целевого сообщества (отвечающий данному типу растительности), локального (в отдельных местообитаниях, та-

ких как долины, болота или леса) и регионального (отвечающий примерно однородным общим условиям среды), но основой является определяемое на измерительных площадках число видов [Wisheu, Keddy, 1996; Zobel et al., 1998]. Считается, что главными факторами окружающей среды, влияющими на число видов, являются свет, влага, pH и

питательные вещества почв [Zobel et al., 1998]. К этому добавляют еще фрагментацию ландшафта [Henle et al., 2004] и климатические условия, изменение которых существенно для местности большой протяженности (~1000 км) [Currie, 1991] или на больших временах (~10 тыс. лет) [Poschlod, 2015]. На крупных масштабах (разрешение ~50 м) часто важен микроклимат, который создается рельефом (ср. северные и южные склоны) и/или деревьями (ср. под пологом леса и без него). Рассматривают и другие факторы, такие как высота полога деревьев [Kull, Zobel, 1991], концентрации питательных веществ в почвах [Vetaas, 1997] и неоднородность их распределения [Duncan et al., 1998], расстояние до лесных массивов [Cantero et al., 1999], частота и суровость засух [Wellstein et al., 2017] и повреждений растительности [Vetaas, 1997]. Понятие пула видов особенно полезно для оценок воздействия на экосистему [Zobel et al., 1998].

Региональный пул видов растет с площадью рассматриваемого региона [MacArthur, Wilson, 1963; Duncan et al., 1998; Weiher, Howe, 2003], что гипотетически рассматривают также как его зависимость от доступной региону энергии солнечной радиации [Currie, 1991; Davies et al., 2004; Storch et al., 2005]. Иногда число видов на площадках имеет максимум близ средней биомассы видов [Wisheu, Keddy, 1996].

Для травянистой растительности под пологом леса главным фактором может выступать свет [Kull, Zobel, 1991; Zobel et al., 1996], отмечалась также важность pH [Vetaas, 1997]. Богатство видов травянистой растительности уменьшается с ростом сомкнутости крон деревьев под пологом леса [Zobel et al., 1996; Gillet et al., 1999; Weiher, Howe, 2003]. Однако сама она может зависеть от доступного деревьям света, например, на склонах разной экспозиции; такие двойные связи изучены недостаточно. Зависимость между числом видов травянистых растений и совместным действием света, влаги, pH и сомкнутости крон деревьев также изучены недостаточно [Vetaas, 1997; Cantero et al., 1999; Миркин, Наумова, 2012]. При этом на больших территориях рельеф перераспределяет свет, тепло, влагу, растворимые соли и частицы почв [Sharaya, Shary, 2011].

Для изучения перераспределения солнечной энергии склонами используют взятые порознь экспозицию и крутизну склонов [Vetaas, 1997; Gillet et al., 1999]. Однако они действуют вместе, в нелинейном сочетании, которое описывает перпендикулярность падения солнечных лучей на земную поверхность. Это сочетание является относительной освещенностью склонов [Shary et al., 2002], которая редко используется в литературе [Shary, Sharaya, 2014].

Для выявления закономерностей, определяющих изменение числа видов в пространстве, целесообразно изучение фитоценозов в условиях, где растительность существенно зависит от лимитирующих факторов. В полуаридном климате под пологом леса на травянистую растительность влияют одновременно недостаток солнечной радиации и дефицит влаги. Интересен вопрос о лидерстве лимитирующих факторов и критических условиях их смены. Такие цели поставлены при крупномасштабных исследованиях в данной работе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Участок исследования площадью 382 га расположен в Жигулевском низкогорном массиве на горе Могутовой, Самарская обл. (рис. 1). Гора – куполообразный эрозионный останец [Могутова гора..., 2013], 79 % участка покрыто лиственными и сосновыми лесами. Здесь, на южной границе лесостепи, климат полуаридный и резко континентальный: средняя температура в январе -10°C , в июле $+20^{\circ}\text{C}$; среднегодовая сумма осадков 566 мм, среднегодовая температура воздуха $+4,8^{\circ}\text{C}$ [Кудинов, 2001].

На горе преобладают кленовники липовые, приуроченные к платообразной вершине горы и верхним частям склонов, дубравы разнотравные; сосняки сложные дубово-кленовые встречаются рядом с приводораздельными областями, а рядом с вершинами – сосновки кустарниковые [Могутова гора..., 2013].

Доломиты являются основной подстилающей породой на 85–92 % до 1,5 м [Могутова гора..., 2013], увеличенное содержание магния в породе приводит к высоким значениям pH почв [Почвоведение..., 1988]. На изучае-

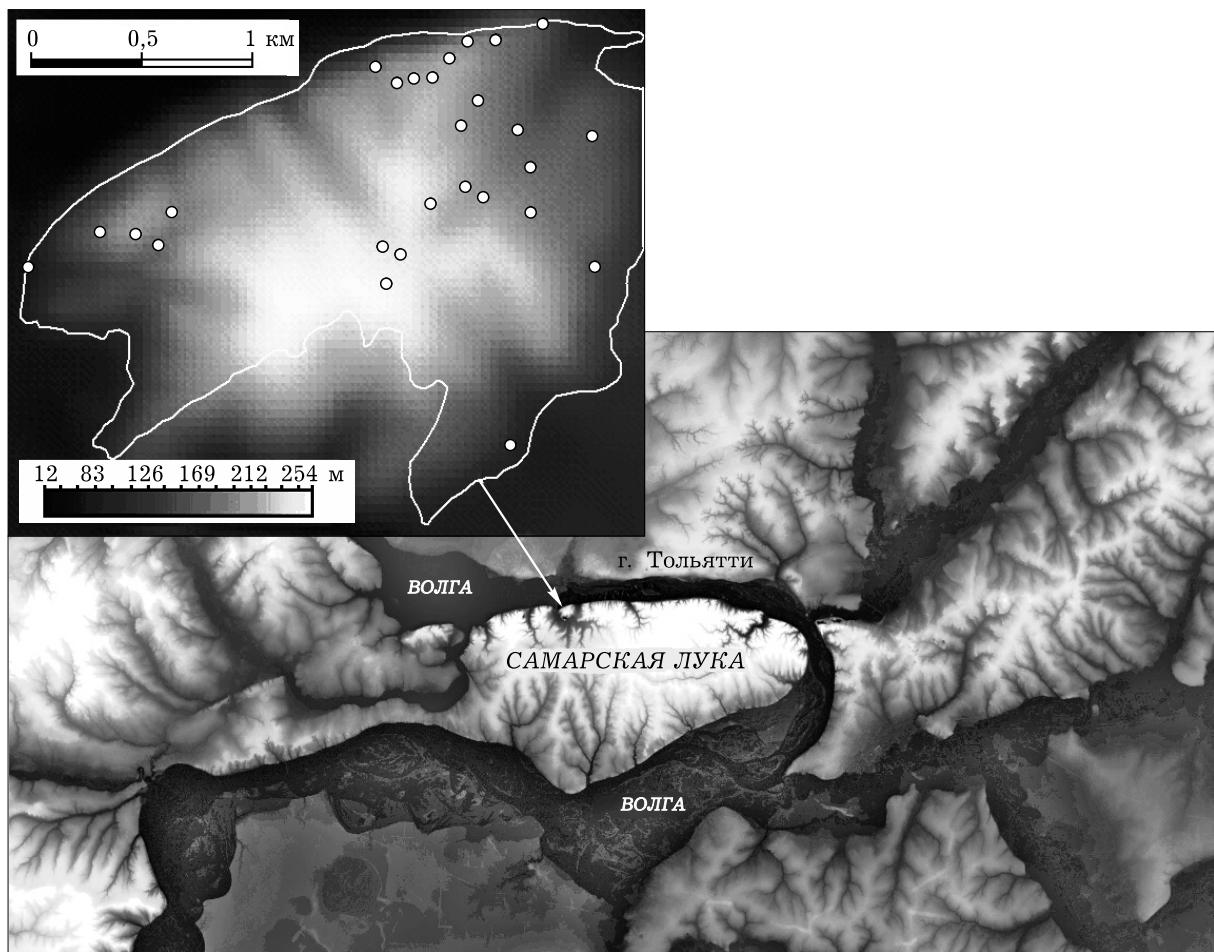


Рис. 1. Карты высот горы Могутова (слева) и Самарской Луки (справа). Участок исследования показан контуром, точками – 27 площадок наблюдения

мом участке присутствуют в основном дерново-карбонатные почвы, в местах выхода доломитов – слаборазвитые литосоли или немногим более мощные rendzины.

Полевые измерения. На участке выбрано 27 площадок, 23 из которых представляли лесные и четыре – открытые сообщества луговой и каменистой степи. На каждой из них, размером 20×20 м для лесных и 10×10 м для открытых сообществ, случайно отбирали четыре квадрата со стороной 0,5 м. На площадках с конца июля до начала августа подсчитывали число видов травянистых растений, собирали зеленую массу, визуально оценивали сомкнутость полога (как площадь проекции крон деревьев). Растения собирали однократно, разделяли на виды и высушивали в темном помещении до воздушно-сухого состояния. В слое 0–10 см измеряли влажность высушиванием почвы при

105 °C в течение 5 ч, pH – в водной вытяжке потенциометрическим методом на ионометре “Мультитест ИПЛ-113” с надлежащим учетом разбавления. Образцы почв отбирали каждый месяц вегетационного периода (май – август 2014 г.); для анализа эти характеристики почв усредняли по этим месяцам (табл. 1).

Освещенность и экспозиция склонов. Перпендикулярность падения солнечных лучей на земную поверхность описывается освещенностью склонов $F_0(a,b)$, зависящей от углов склонения a Солнца над горизонтом, и азимута Солнца b [Shary et al., 2002]. Она выражается в процентах: 100 % для перпендикулярного падения лучей и 0 % – для теневых склонов или в единицах энергии по формуле $F(a,b) = \tau F_0(a,b)/100$, где $\tau = 1250 \text{ Вт}/\text{м}^2$ – солнечная постоянная на земной поверхности, а $F_0(a,b)$ – освещенность (%) [Shary et al.,

Т а б л и ц а 1
Характеристики травянистого покрова в изучаемых сообществах

Номер	Число видов, 1/м ²	Сухая зеленая масса, г/м ²	Влажность почв, %	pH почв	Сомкнутость полога, %	Освещенность склонов, %	Освещенность под пологом, %
1	6	28,138	46,45	7,609	70	28,7	8,6
2	13	140,27	31,04	7,544	40	42,5	25,5
3	11	369,05	22,63	7,862	10	21,5	19,4
4	10	124,93	36,74	7,598	75	35,0	8,8
5	9	145,32	29,13	7,666	35	49,6	32,3
6	7	76,59	30,91	7,604	65	44,9	15,7
7	9	124,42	29,26	7,691	30	54,9	38,4
8	18	207,48	24,78	8,003	15	23,2	19,7
9	19	185,5	18,53	8,131	0	66,8	66,8
10	10	83,06	19,33	8,286	20	56,3	45,0
11	20	127,92	21,95	7,650	20	69,2	55,4
12	16	69,99	15,19	8,349	70	60,7	18,2
13	9	51,34	29,75	7,579	65	46,7	16,3
14	13	131,91	28,59	8,107	20	53,6	42,9
15	11	59,66	27,00	7,751	50	55,3	27,6
16	8	89,29	29,65	7,635	70	47,7	14,3
17	3	21,01	31,30	7,715	80	48,1	9,6
18	11	64,76	32,83	7,869	60	53,5	21,4
19	7	73,29	32,33	7,741	80	50,7	10,1
20	12	52,95	30,75	7,738	65	50,8	17,8
21	10	131,27	31,49	7,854	40	52,7	31,6
22	5	84,96	21,53	7,714	35	50,0	32,5
23	21	220,85	19,69	8,138	0	44,4	44,4
24	26	221,3	17,05	7,974	0	53,5	53,5
25	11	61,24	26,50	7,855	50	58,6	29,3
26	26	277,06	11,55	8,204	0	58,3	58,3
27	7	49,87	35,81	7,635	60	52,0	20,8
Среднее	12,1	121,24	27,1	7,833	47,1	49,2	29,0

П р и м е ч а н и е. Всего на изученных площадках найдено 138 видов травянистых растений; средняя зеленая масса в открытых сообществах (сомкнутость = 0) в 2,1 выше, чем в лесных; влажность почвы в слое 0–10 см усреднена за четыре месяца измерений, с мая по август; pH почвы на площадках в слое 0–10 см взято как среднее за те же четыре месяца измерений.

2002]. Число пасмурных дней летом на юге лесостепи невелико, и рассеянное излучение играет небольшую роль, только снижая общий контраст карты освещенности склонов [Pierce et al., 2005]. Показано, что связь между зеленой массой травянистой растительности и $F(a,b)$ слабо зависит от a , но обычно имеет максимум при определенном азимуте b [Шарый и др., 2011]. Поэтому угол a брали 35° , а b изменяли таким образом, чтобы он отвечал максимально тесной связи с изучаемым свойством фитоценоза.

Величину, оценивающую проникающую под полог леса солнечную радиацию, рассчи-

тивали как $Fg(a,b) = F(a,b) \cdot [1 - (\text{Сомкнутость}/100)]$. Для открытых сообществ она совпадает с $F(a,b)$, уменьшаясь под пологом леса тем больше, чем выше сомкнутость полога.

Из-за цикличности экспозиции склонов A_0 (0 и 360° – одно и то же) ее нельзя непосредственно использовать в статистическом анализе. Поэтому эту величину преобразовывали в нециклические функции от A_0 , такие как $\sin A_0$, $\cos A_0$, $\sin A_{45}$ и $\cos A_{45}$, где $A_{45} = A_0 + 45^\circ$ [Shary, Smirnov, 2013]. Использовались все четыре функции, поскольку вопреки утверждению, что в северном полушарии обычно больше прогреваются юго-за-

падные склоны [Beers et al., 1966], не всегда именно они оказываются наиболее прогретыми [Shary, Smirnov, 2013]. На основании статистических сравнений выбирали ту функцию, для которой связь с изучаемым свойством фитоценоза оказалась наиболее тесной. Влияние экспозиции крутых и пологих склонов на изучаемый показатель можно учесть, используя произведение или частное функции от A_0 на крутизну GA ($GA \cdot \cos A_0$ или $\cos A_0/GA$) соответственно.

Другие характеристики рельефа. Систему 18 морфометрических величин (МВ), описанную в [Shary et al., 2002], использовали для описания рельефа. Все МВ рассчитывали по цифровой модели рельефа (ЦМР), полученной из ЦМР ASTER (Advanced Space-borne Thermal Emission and Reflection Radiometer) и преобразованной в проекцию Гаусса – Крюгера для 9-й зоны с разрешением 40 м.

Статистический анализ. Разработанную П. А. Шарым программу “Аналитическая ГИС Эко” версии 1.08г использовали для расчета МВ и статистического анализа. Часть МВ преобразовывали для приближения их статистического распределения к нормальному, как описано в [Shary, Pinskii, 2013]. Такие МВ помечены ниже верхним индексом “Т”. Для учета совместного действия факторов среды использовали множественную регрессию. Проверка регрессионных моделей велась кросс-валидацией по методу Аллена [Montgomery, Peck, 1982], при использовании показателя деградации $Degr$ и эмпирического кри-

терия успешности проверки $Degr < 50\%$ [Shary, Pinskii, 2013].

Индикаторная переменная [Montgomery, Peck, 1982] очень полезна в анализе и позволяет использовать неколичественные признаки, индикатор ЛЕС служил для различия лесных и открытых сообществ: 1 – лес, 0 – степь. Для каждого предиктора рассчитывали его статистическую значимость, определявшуюся по t -статистикам Стьюдента [Montgomery, Peck, 1982]. Ниже в уравнениях регрессии предикторы расположены в порядке убывания значимости. Их независимость оценивали по факторам вспухания дисперсии [Montgomery, Peck, 1982] с помощью критерия, наибольший из них $< 5,15$ [Shary, Pinskii, 2013]. Любая комбинация предикторов, для которой этот критерий нарушился, исключалась из рассмотрения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

С ростом сомкнутости крон деревьев линейно растет и влажность почв ($R^2 = 0,468$; $p < 10^{-4}$), но для травянистой растительности уменьшается доступность света, что приводит к снижению ее видового богатства и зеленой массы под пологом леса. Поэтому зеленая масса и число видов травянистой растительности отрицательно связаны с сомкнутостью крон. Из сравнения коэффициентов детерминации для линейного и квадратичного трендов видно, что эти связи близки к линейным (табл. 2). Все они значимы, объяс-

Т а б л и ц а 2
Коэффициенты детерминации парных связей между характеристиками фитоценозов

Характеристика фитоценоза	Число видов трав, лог. ед.*	Зеленая масса трав, лог. ед.	pH почв	Влажность почв, %
Сомкнутость крон, %	$-0,482; p < 10^{-4}$ (0,505)**	$-0,654; p < 10^{-6}$ (0,658)	$-0,293; p < 10^{-2}$ (0,365)	$+0,468; p < 10^{-4}$ (0,504)
Число видов трав, лог. ед.	1	$+0,505; p < 10^{-4}$ (0,519)	$+0,323; p < 10^{-2}$ (0,327)	$-0,408; p < 10^{-3}$ (0,435)
Зеленая масса трав, лог. ед.		1 $+0,147; p < 10^{-1}$ (0,195)	$-0,342; p < 10^{-2}$ (0,346)	
pH почв			1 $-0,529; p < 10^{-4}$ (0,590)	

* Перед коэффициентом детерминации линейной связи указан знак этой связи.

** Число в скобках – коэффициент детерминации для квадратичного тренда.

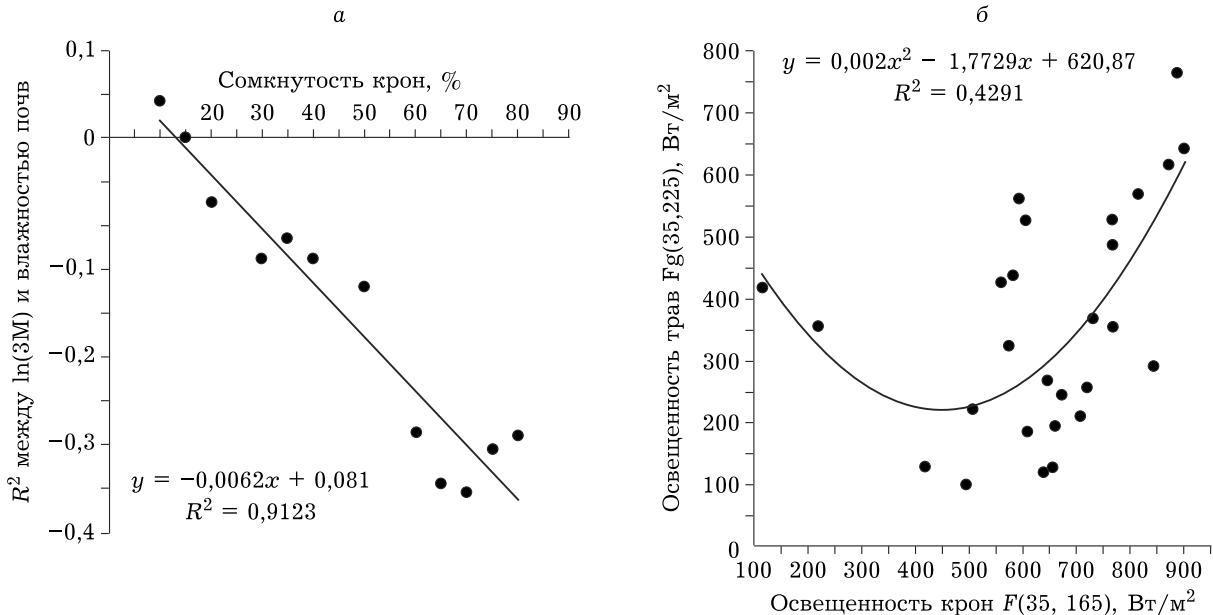


Рис. 2. Коэффициент детерминации R^2 , наделенный знаком связи между логарифмом зеленой массы травянистой растительности и влажностью почв как функция сомкнутости крон (а); параболическая связь между освещенностью травяного покрова $Fg(35,225)$ и освещенностью склонов $F(35,165)$ (б). Пояснения в тексте

ня, например, 65 % изменчивости зеленой массы травянистой растительности сомкнутостью крон.

В то же время зеленая масса и число видов травянистой растительности отрицательно связаны с влажностью почв (см. табл. 2), что можно истолковать так, что травы на южной границе лесостепи невлаголюбивы, и влага для них не является лимитирующим фактором. Однако отрицательная связь между ними не может служить обоснованием негативной роли влаги, здесь нужен другой подход. Действительно, с ростом сомкнутости крон растут как влажность почв, так и затенение, и в условиях, когда свет важнее влаги для травянистой растительности, ее зеленая масса падает с ростом сомкнутости, а в обратном случае – растет.

Предлагаемый здесь подход состоит в следующем. Пусть R^2 – коэффициент детерминации связи между зеленой массой травянистой растительности и влажностью почв, причем знак R^2 возьмем такой же, как и знак связи между ними. Рассмотрим зависимость R^2 от сомкнутости крон, т. е. будем рассчитывать R^2 для выборок (подмножеств общей выборки из 27 площадок) с различной наибольшей сомкнутостью крон в них. Для каж-

дой такой выборки имеется свой коэффициент детерминации R_i^2 связи между зеленой массой травянистых растений и влажностью почв и свое значение сомкнутости крон S_i , наибольшее в i -й выборке. Построим график со значениями R_i^2 по оси ординат и значениями S_i по оси абсцисс (рис. 2, а).

Он хорошо описывается линейным трендом с отрицательным наклоном и коэффициентом детерминации 0,912 между R_i^2 и S_i . Прямая этого тренда пересекает ось абсцисс в точке, где сомкнутость крон равна 15 %, левее которой значения R_i^2 положительны, правее – отрицательны.

Дадим следующую интерпретацию этого тренда. Точка пересечения дает критическое значение сомкнутости крон, которое определяет, что при сомкнутости менее 15 % R_i^2 положительны. Это значит, что они положительны в редколесьях, где влажность почв непосредственно позитивно влияет на зеленую массу травянистых растений и становится лимитирующим фактором, преобладая над негативным влиянием недостатка света, уже неактуальным в редколесьях.

Для сомкнутости крон больше критического значения R_i^2 отрицательны, чего не существовало бы без негативного влияния

недостатка света. Действительно, в сомкнутых лесах влажность почв по-прежнему позитивно влияет на зеленую массу травянистых растений, о чем говорит отрицательный наклон прямой тренда, но негативное влияние затенения сильнее, что подтверждают отрицательные значения R^2_i .

Скажем несколько слов об устойчивости этого анализа. При малых объемах выборки (5–7) трудно судить о положительности R^2_i непосредственно по их знаку из-за возросшей роли случайности. Однако основной вклад в критическое значение сомкнутости крон (и в положительность значений тренда при сомкнутости крон меньше критической) дают не эти малые выборки, а средняя часть графика, где объем выборки уже больше 10.

Естественно предположить, что и сама сомкнутость крон деревьев зависит от освещенности склонов, а вместе с ней – богатство видов и зеленая масса травянистой растительности, влажность и pH почв. Это действительно так, хотя ситуацию осложняет то, что связи этих характеристик фитоценозов с освещенностью склонов оказываются параболическими (табл. 3). Максимумы или минимумы парабол при этом согласованы друг с другом, так что максимуму сомкнутости крон отвечает минимум богатства видов трав, при освещенности склонов 450–520 Вт/м² (рис. 3).

На характеристики травянистой растительности и почв непосредственно влияет не освещенность склонов $F(a,b)$, а травяного покрова $Fg(a,b)$. При этом максимум коэффициента корреляции между богатством видов травянистой растительности и $Fg(a,b)$ достигается при азимуте $b = 225^\circ$, т. е. при эффективном положении Солнца на юго-западе.

Линейная связь между $Fg(35,225)$ и $F(35,165)$ незначима, поскольку она имеет квадратичный характер по параболе с минимумом при 450 Вт/м² (см. рис. 2, б). Параболические связи характеристик фитоценозов с освещенностью крон $F(35,165)$ вызваны именно этим (см. табл. 3). Действительно, связи богатства видов и зеленой массы травянистой растительности, влажности и pH почв с освещенностью травяного покрова $Fg(35,225)$ оказываются практически линейными (табл. 4). Сами они оказываются более тесными, чем с освещенностью склонов (ср. табл. 3 и 4). В среднем по площадкам наблюдения освещенность под пологом леса $Fg(35,225)$ оказалась почти в 2 раза меньше, чем в открытых сообществах (см. табл. 1), а освещенность склонов $F(35,165)$ для лесов – в 1,3 раза больше, чем для открытых сообществ.

Теперь рассмотрим влияние факторов среды на свойства фитоценозов с учетом других характеристик рельефа и индикатора ЛЕС. Для сомкнутости крон этому отвечает уравнение множественной регрессии

$$\begin{aligned} \text{Сомкнутость} = & 194,3 \cdot \text{ЛЕС} \cdot \sin A_{45}/GA + \\ & + 0,05165 \cdot \text{ЛЕС} \cdot F(35,225) + 18,34 \cdot \text{ЛЕС} \cdot K^T + \\ & + 0,002540 \cdot \text{ЛЕС} \cdot (Z - Z_{cp})^2; \\ R^2 = & 0,830 \quad (Degr = 4,2\%), \quad p < 10^{-6}. \quad (1) \end{aligned}$$

В отличие от параболы парной связи сомкнутости крон с освещенностью склонов, объяснявшей 41 % дисперсии (см. табл. 3), эта модель объясняет 83 % пространственной изменчивости сомкнутости крон. Первый предиктор описывает влияние пологих склонов северо-восточной экспозиции, второй – освещенности с юго-запада, третий (K) – полная гауссова кривизна, отличающая эллип-

Таблица 3

Коэффициенты детерминации парных связей ряда характеристик фитоценозов с квадратичным трендом освещенности склонов $F(35,165)$

Характеристика фитоценоза	Сомкнутость крон, %	Число видов трав, лог. ед.	Зеленая масса трав, лог. ед.	pH почв	Влажность почв, %
Освещенность склонов, Вт/м ²	0,405; $p < 10^{-3}$	0,355; $p < 10^{-2}$	0,298; $p < 10^{-2}$	0,196; $p < 10^{-1}$	0,405; $p < 10^{-4}$
Максимум* при $F = 510$ Вт/м ²	Минимум при $F = 500$ Вт/м ²	Минимум при $F = 563$ Вт/м ²	Минимум при $F = 475$ Вт/м ²	Максимум при $F = 475$ Вт/м ²	

* Имеются в виду экстремумы описываемых квадратичными трендами парабол.

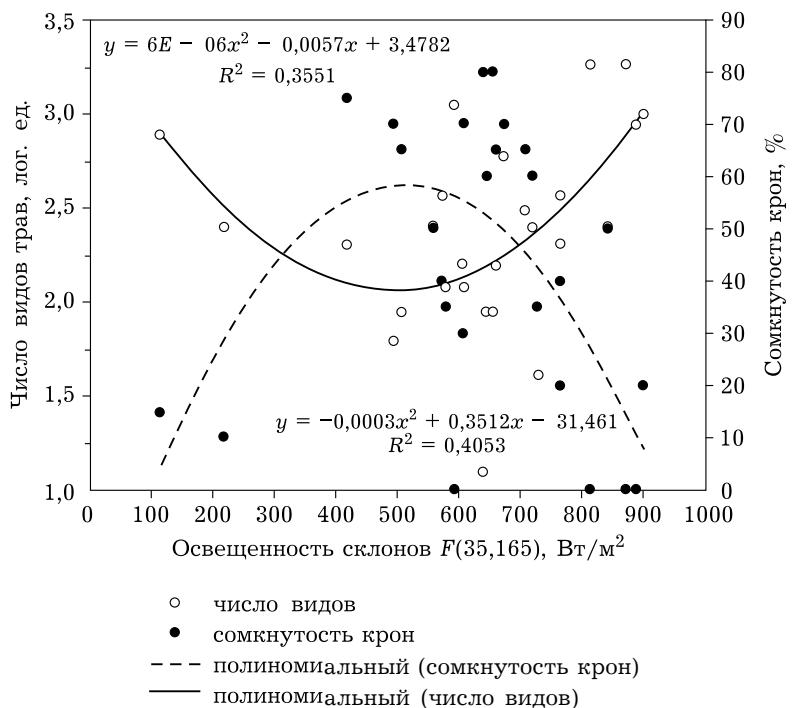


Рис. 3. Зависимость числа видов травянистой растительности и сомкнутости крон деревьев от освещенности склонов с юга

тические формы рельефа ($K > 0$) от седловин ($K < 0$), четвертый – рост сомкнутости крон выше и ниже средней высоты участка (174 м). Два главных предиктора в этой модели описывают влияние энергии солнечной радиации.

Для влажности почв учет рельефа и положения площадок на участке дает уравнение регрессии:

$$\begin{aligned} \text{Влажность} = & 0,01678 \cdot Fg(35, 200) + \\ & + 2,017 \cdot (kh^T)^2 - 4,508 \cdot 10^{-6} \cdot (X - X_{cp})^2 - \\ & - 8,552 \cdot SPI + 42,70; R^2 = 0,827 \\ & (Degr = 8,5\%), p < 10^{-6}. \end{aligned} \quad (2)$$

Данная модель объясняет 83 % пространственной изменчивости влажности почв. Ее отрицательная связь с освещенностью с юго-запада под пологом леса $Fg(35,200)$ вполне ожидаема, так как описывает негативное влияние солнечной радиации на влажность почв. Величина kh – горизонтальная кривизна поверхности, представляющая долины ($kh < 0$) и отроги ($kh > 0$), так что влажность возрастает в тех и других. Предиктор – $(X - X_{cp})^2$ описывает некоторое падение влажности на востоке и западе участка, а SPI – индекс мощности потоков, пропорциональный умноженной на крутизну площасти сбора ($SPI =$

Таблица 4

Коэффициенты детерминации парных связей ряда характеристик фитоценозов с освещенностью под пологом леса $Fg(35,225)$

Характеристика фитоценоза	Сомкнутость крон, %	Число видов трав, лог. ед.	Зеленая масса трав, лог. ед.	pH почв	Влажность почв, %
Освещенность под пологом леса, Bt/m^2	-0,833; $p < 10^{-6}$ (0,851)	+0,467; $p < 10^{-4}$ (0,468)	+0,451; $p < 10^{-3}$ (0,486)	+0,291; $p < 10^{-1}$ (0,291)	-0,498; $p < 10^{-4}$ (0,509)

* Перед коэффициентом детерминации линейной связи указан знак этой связи. ** Число в скобках – коэффициент детерминации для квадратичного тренда.

$= \ln(1 + MCA \cdot \text{tg}GA)$, где MCA – площадь сбора, GA – крутизна) и описывает влияние гидрологии местности. Средняя влажность почв в открытых сообществах (17 %) оказалась в 1,7 раза меньше, чем в лесных (29 %).

Рассмотрим связь зеленой массы травянистой растительности с освещенностью под пологом, рельефом и индикатором ЛЕС. Уравнение регрессии имеет следующий вид:

$$\begin{aligned} \ln(\text{Зеленая масса}) = & 0,003718 \cdot Fg(35,200) - \\ & - 0,003493 \cdot F(35,180) - 0,1600 \cdot (kh^T)^2 + \\ & + 0,2859 \cdot \text{ЛЕС} \cdot KA^T + 5,531; \\ R^2 = & 0,853 \quad (\text{Degr} = 5,5\%), \quad p < 10^{-6}. \end{aligned} \quad (3)$$

Данная модель объясняет 85 % пространственной изменчивости зеленой массы травянистой растительности. В ней главные предикторы – освещенность травяного покрова с юго-запада и склонов с юга. Как и следовало ожидать, связь с освещенностью травяного покрова положительна, а с освещенностью склонов – отрицательна. Величина KA является полной аккумуляционной кривизной, различающей локальные зоны аккумуляции и сноса ($KA > 0$) от зон транзита ($KA < 0$). Средняя величина зеленой массы травянистой растительности в открытых сообществах ($226 \text{ г}/\text{м}^2$) оказалась в 2,2 раза больше, чем в лесных ($103 \text{ г}/\text{м}^2$), что близко к аналогичному отношению 2,3 для освещенности травяного покрова.

Сомкнутость крон объясняла немного, 29 % пространственной изменчивости pH почв (см. табл. 2). Учитывая индикатор ЛЕС и рельеф, получаем:

$$\begin{aligned} \text{pH} = & -0,3267 \cdot \text{ЛЕС} \cdot \cos^2 A_0 + \\ & + 3,233 \cdot 10^{-5} \cdot (Z - Z_{cp})^2 + 0,06333 \cdot (E^T)^2 + \\ & + 4,322 \cdot 10^{-4} \cdot Fg(35,235) + 7,687; \\ R^2 = & 0,793 \quad (\text{Degr} = 8,3\%), \quad p < 10^{-6}. \end{aligned} \quad (4)$$

Эта модель объясняет значительно больше – 79 % изменчивости pH. Здесь E – разностная кривизна, положительная при преобладании эффектов профиля склона над таковыми в плане, и отрицательная в противоположном случае [Shary et al., 2002]. Предиктор $\cos^2 A_0$ описывает рост pH на северных и южных склонах. Связь с освещенностью под пологом леса с юго-запада $Fg(35,235)$ положительна. Средние pH в открытых сообществах

($8,1 \pm 0,1$) и под лесом ($7,8 \pm 0,2$) различались ненамного.

Одна только сомкнутость крон объясняла 48 % богатства видов травянистой растительности (см. табл. 2). Учитывая освещенность под пологом, рельеф и индикатор ЛЕС, получаем уравнение

$$\begin{aligned} \ln(\text{Число видов}) = & 0,001263 \cdot Fg(35,200) - \\ & - 0,005159 \cdot Z - 0,1774 \cdot kh^T + 0,6939 \cdot M^T + \\ & + 2,217; \quad R^2 = 0,769 \quad (\text{Degr} = 9,2\%), \\ p < & 10^{-5}. \end{aligned} \quad (5)$$

Данная модель объясняет 77 % пространственной вариации числа видов трав. Главный предиктор – это освещенность травяного покрова с юго-запада, далее идут высота Z , горизонтальная кривизна kh и несферичность M , которая описывает вытянутые (отличные от сферической) формы рельефа. Число видов растет с освещенностью травяного покрова, падает с высотой, возрастает в долинах (и уменьшается на отрогах), а также увеличивается на вытянутых формах рельефа. Среднее число видов травянистой растительности в открытых сообществах (23,0) оказалось в 2,3 раза больше, чем в лесных (10,2).

Для всех этих моделей критерий успешности проверки $Degr < 50\%$ выполнен с большим запасом, а связь тесная, поэтому по ним можно достаточно уверенно строить карты, которые называют предсказательными картами [Guisan, Zimmermann, 2000; Sharaya, Shary, 2011].

ОБСУЖДЕНИЕ

Для участка исследования освещенность склонов (от 116 до $901 \text{ Вт}/\text{м}^2$) и под пологом леса (от 99 до $766 \text{ Вт}/\text{м}^2$) в точках наблюдения менялась на порядок при средних 642 и $360 \text{ Вт}/\text{м}^2$ соответственно. Эти резкие изменения светового и теплового режима склонов, наряду с недостатком влаги, – причина тесной связи характеристик фитоценозов с рельефом (в первую очередь, с зависящими от солнечной радиации переменными) и сомкнутостью полога леса, существенно влияющей на радиационный режим под пологом. При этом ведущим фактором для травянистой растительности является освещенность

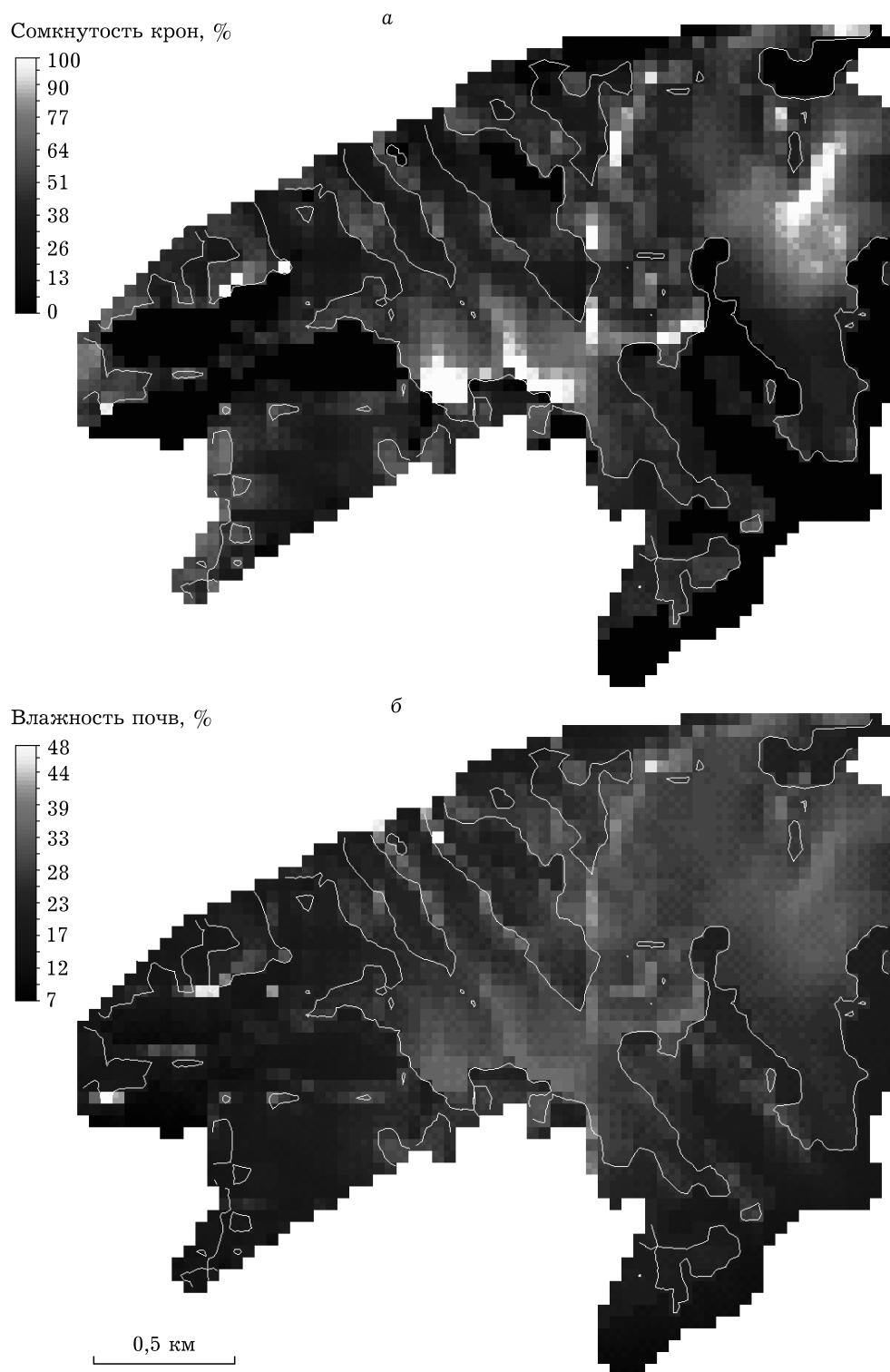


Рис. 4. Карты сомкнутости крон деревьев (а) и влажности почв (б), построенные по моделям (1) и (2) соответственно. Показана изолиния $400 \text{ Вт}/\text{м}^2$ освещенности травяного покрова, разделяющая области увеличенных и уменьшенных значений сомкнутости крон и влажности почв

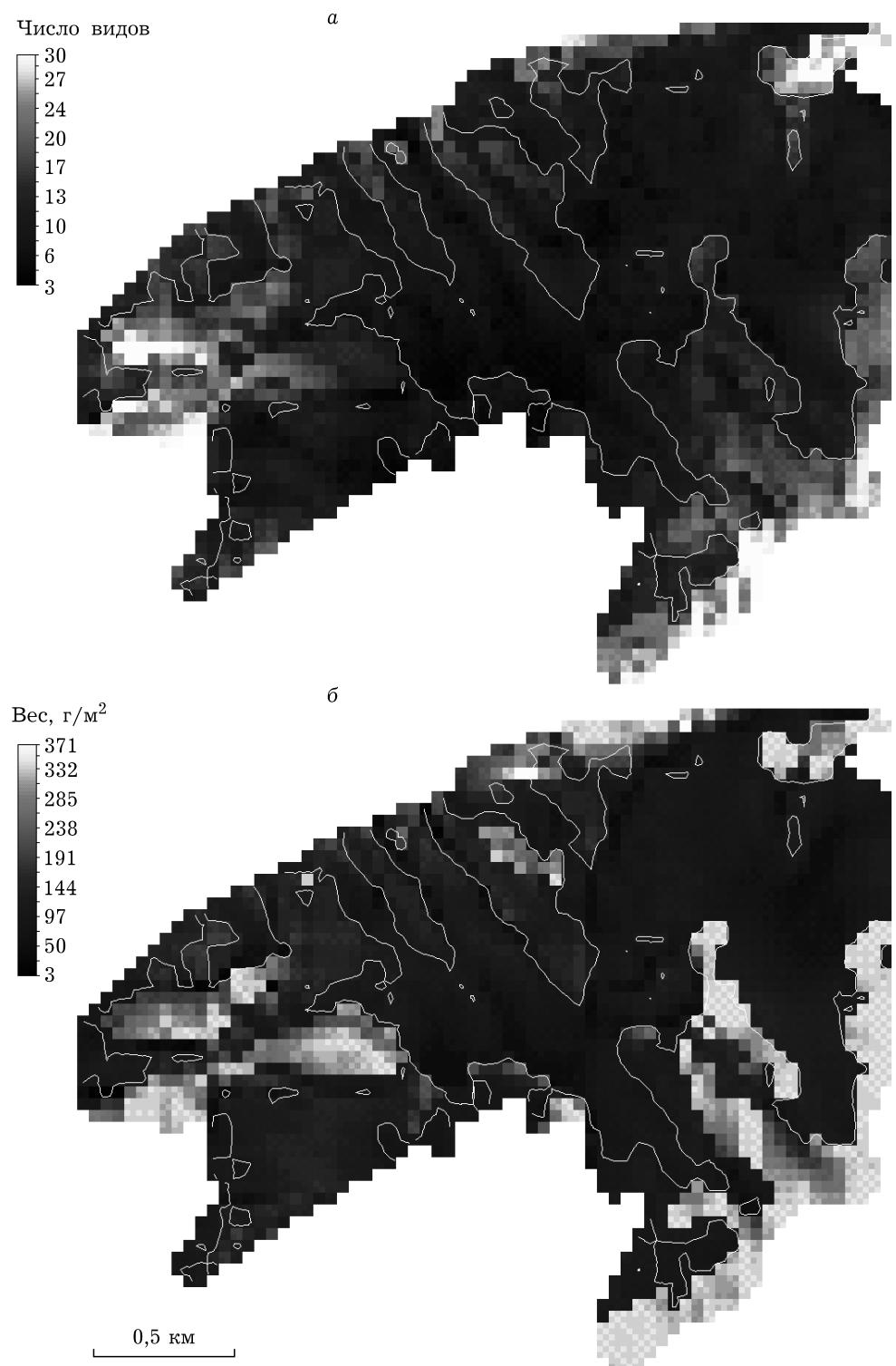


Рис. 5. Карты числа видов на измерительных площадках (а) и зеленой массы трав (б), построенные по моделям (5) и (3) соответственно. Показана изолиния $400 \text{ Вт}/\text{м}^2$ освещенности травяного покрова, разделяющая области увеличенных и уменьшенных значений богатства видов и зеленой массы трав

под пологом, которая при тесной линейной связи с сомкнутостью крон характеризуется параболической связью с освещенностью склонов (см. рис. 2, б), что и приводит к параболической зависимости характеристик фитоценозов от сомкнутости крон (см. рис. 3). Такой характер ряда связей этого рода отмечался в литературе [Weiher, Howe, 2003].

Мы предлагаем простой способ выделения на картах сомкнутости крон, числа видов, зеленой массы, pH и влажности почв областей увеличенных и уменьшенных значений этих характеристик. Для этого построим изолинию освещенности под пологом, выбрав для нее близкое к среднему значение $400 \text{ Вт}/\text{м}^2$. Из-за тесной связи освещенности трав с сомкнутостью крон этому отвечает также изолиния 40–45 % сомкнутости крон, которая разделяет изучаемые фитоценозы на две группы: открытые сообщества с редколесьем и лесные сообщества (рис. 4, а). Поскольку 50 % пространственной изменчивости влажности почв объясняется освещенностью под пологом леса, то эта же изолиния отделяет менее увлажненную почву от более увлажненной (см. рис. 4, б). Богатство видов и зеленая масса травянистой растительности также линейно и значимо связаны с освещенностью травяного покрова, из-за чего та же изолиния разделяет на горе Могутовой фитоценозы с увеличенными и уменьшенными значениями этих характеристик (рис. 5). Различие в средних значениях для числа видов, зеленой массы травянистой растительности и влажности почвы составляет примерно 1,5 раза.

Можно также определить “приведенную влажность” почв формулой $\text{Влажность} \cdot [1 - (\text{Сомкнутость}/100)]$. Данная величина имеет близкие значения в степи и под пологом леса, причем зеленая масса травянистого покрова линейно и положительно связана с ней ($R^2 = 0,372$; $p < 10^{-3}$), в противоположность отрицательной связи с измеренной влажностью почв. В этом смысле приведенная влажность почв непосредственно описывает позитивное влияние влаги на травянистую растительность под пологом леса, но создает трудности сравнений из-за ее параболических или слабых связей с другими характеристиками фитоценоза.

Сомкнутость крон может характеризоваться критическим значением, 15 %, выше которого лимитирующим фактором для зеленой массы травянистой растительности является свет, а ниже – влага. Оба показателя, в конечном счете, – функция энергии солнечной радиации и осадков: нагрев почв связан с инфракрасной областью спектра, а фотосинтез – с видимой.

Богатство видов связывают с доступностью солнечной энергии и способностью превращать ее в биомассу; энергетический аспект биоразнообразия неоднократно обсуждался в литературе [Currie, 1991; Davies et al., 2004; Storch et al., 2005], но на крупных масштабах он оставался лишь гипотезой. Авторы показали, что богатство видов травянистой растительности для юга лесостепи тесно связано с освещенностью под пологом леса, а сомкнутость крон – с освещенностью склонов. В этом смысле энергия солнечной радиации на юге лесостепи является определяющим фактором для изменения в пространстве числа видов (на измерительных площадках). Однако в изучавшихся условиях влажность и pH почв, сомкнутость крон также тесно связаны с энергией солнечной радиации. Для других лесных экосистем при крупномасштабном рассмотрении справедливость применения энергетического подхода требует дополнительных исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ясно, что количество фотосинтетически активной радиации (ФАР), доступной растительности, различается на южных и северных склонах. Для ее расчета требуется специальное сочетание крутизны и экспозиции склонов, которые порознь не подходят для статистических сравнений при изучении небольших участков. Относительная освещенность склонов, определяющаяся перпендикулярностью падения солнечных лучей, учитывает их крутизну и экспозицию [Shary et al., 2002], и очень близка по смыслу и определению к ФАР, перераспределенной по рельефу. Но освещенность характеризует также поступление тепловой энергии, влияющей на термо- и гидрорежим склонов. Из значений солнечной радиации, достигающей полога

леса, может рассчитываться радиация под этим пологом или освещенность травянистой растительности, которая оказывает существенное влияние на ее функциональные и структурные свойства. Заметим, что такой расчет охватывает всю местность (не только площадки с измерениями), и в этом смысле более информативен по сравнению с приборными измерениями радиации под пологом.

Показано, что основным фактором, влияющим на богатство видов и зеленую массу травянистой растительности, влажность и pH почв, является энергия освещенности травяного покрова, тесно связанная с сомкнутостью полога леса, которая, в свою очередь, зависит от освещенности склонов. Предложен метод нахождения критической сомкнутости крон, определяющей смену лидирующих лимитирующих факторов, света и влаги – 15 % для участка исследования, такой, что ниже нее лимитирующим фактором является влага, а выше – свет.

Сомкнутость крон, богатство видов и зеленая масса травянистой растительности, влажность и pH почв квадратично связаны с освещенностью склонов, но линейно – с освещенностью под пологом леса. Эта параболическая связь вызвана квадратичной зависимостью освещенности под пологом леса от освещенности склонов.

Регрессионные модели показали тесные связи с рельефом пространственной изменчивости сомкнутости крон (83 %), богатства видов (77 %) и зеленой массы травянистой растительности (85 %), влажности (83 %) и pH почв (79 %). Это позволило рассчитать предсказательные карты этих характеристик экосистемы. С помощью одной изолинии постоянной энергии солнечной радиации, получаемой травянистой растительностью, удалось выделить на этих картах области существенно различающихся значений этих свойств.

ЛИТЕРАТУРА

- Почвоведение / под ред. В. А. Ковды, Б. Г. Розанова. Ч. 1: Почва и почвообразование. М.: Вышш. шк., 1988. 400 с.
- Кудинов К. А. Локальные особенности климата в районе Жигулевского заповедника по данным метеорологических наблюдений за 25 лет (1974–1998 гг.) // Самарская Лука. 2001. № 11. С. 67–99.

- Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 488 с.
- Могутова гора и ее окрестности. Подорожник / под ред. С. В. Саксонова, С. А. Сенатора. Тольятти: Изд-во Кассандра, 2013. 134 с.
- Шарый П. А., Рухович О. В., Шарай Л. С. Методология анализа пространственной изменчивости характеристик урожайности пшеницы в зависимости от условий агроландшафта // Агрохимия. 2011. № 2. С. 57–81.
- Beers T. W., Press P. E., Wensel L. C. Aspect transformation in site productivity research // J. Forestry. 1966. Vol. 64. P. 691–692.
- Cantero J. J., Pärtel M., Zobel M. Is species richness dependent on the neighbouring stands? An analysis of the community patterns in mountain grasslands of central Argentina // Oikos. 1999. Vol. 87. P. 346–354.
- Currie D. J. Energy and large-scale patterns of animal- and plant-species richness // The American Naturalist. 1991. Vol. 137. P. 27–49.
- Davies T. J., Savolainen V., Chase M. W., Moat J., Barraclough T. J. Environmental energy and evolutionary rates in flowering plants // Proc. Royal Soc. London. Ser. B. 2004. Vol. 271. P. 2195–2200.
- Duncan R. P., Buckley H. L., Urlich S. C., Stewart G. H., Geritzlehner J. Small-scale species richness in forest canopy gaps: the role of niche limitation versus the size of the species pool // J. Vegetation Sci. 1998. Vol. 9. P. 455–460.
- Gillet F., Murisier B., Buttler A., Gallandat J.-D., Gobat J.-M. Influence of tree cover on the diversity of herbaceous communities in subalpine wooded pastures // Appl. Vegetation Sci. 1999. Vol. 2, N 1. P. 47–54.
- Guisan A., Zimmermann N. E. Predictive habitat distribution models in ecology // Ecol. Modelling. 2000. Vol. 135. P. 147–186.
- Henle K., Lindenmayer D. B., Margules C. R., Saunders D. A., Wissel C. Species survival in fragmented landscapes: where are we now? // Biodiversity and Conservation. 2004. Vol. 13. P. 1–8.
- Kull K., Zobel M. High species richness in an Estonian wooded meadow // J. Vegetation Sci. 1991. Vol. 2. P. 711–714.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. An equilibrium theory of insular zoogeography // Evolution. 1963. Vol. 17. P. 373–387.
- Montgomery D. C., Peck E. A. Introduction to Linear Regression Analysis. N.Y.: John Wiley & Sons, 1982. 504 p.
- Pärtel M., Zobel M., Zobel K., van der Maarel E. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities // Oikos. 1996. Vol. 75. P. 111–117.
- Pierce Jr. K. B., Lookingbill T., Urban D. A simple method for estimating potential relative radiation (PRR) for landscape-scale vegetation analysis // Landscape Ecol. 2005. Vol. 20. P. 137–147.
- Poschlod P. The origin and development of the Central European man-made landscape, habitat and species diversity as affected by climate and its changes – a review // Interdisciplinaria Archaeologica. 2015. Vol. 6. P. 197–221.

- Sharaya L. S., Shary P. A. Geomorphometric study of the spatial organization of forest ecosystems // Rus. Journ. Ecol. 2011. Vol. 42. P. 1–8.
- Shary P. A., Sharaya L. S., Mitusov A. V. Fundamental quantitative methods of land surface analysis // Geoderma. 2002. Vol. 107. P. 1–32.
- 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. P. 1076–1087.
- Shary P. A., Smirnov N. S. Mechanisms of the effects of solar radiation and terrain anisotropy on the vegetation of dark conifer forests in the Pechora-Ilych State Biosphere Reserve // Rus. Journ. Ecol. 2013. Vol. 44. P. 9–17.
- Shary P. A., Sharaya L. S. Change of NDVI in Northern Caucasus as related to topography and climate // Contemporary Problems of Ecology. 2014. Vol. 7. P. 687–693.
- Storch D., Evans K. L., Gaston K. J. The species-area-energy relationship // Ecol. Lett. 2005. Vol. 8. P. 487–492.
- Taylor D. R., Aarssen L. W., Loehle C. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat template for plant life history strategies // Oikos. 1990. Vol. 58. P. 239–250.
- Vetaas O. R. The effect of canopy disturbance on species richness in a central Himalayan oak forest // Plant Ecol. 1997. Vol. 132. P. 29–38.
- Weiher E., Howe A. Scale-dependence of environmental effects on species richness in oak savannas // J. Vegetation Sci. 2003. Vol. 14. P. 917–920.
- Wellstein C., Poschlod P., Gohlke A., Beierkuhnlein C. Effects of extreme drought on specific leaf area of grassland species: a meta-analysis of experimental studies in temperate and sub-Mediterranean systems // Global Change Biol. 2017. DOI: 10.1111/gcb.13662.
- Wisheu I. C., Keddy P. Three competing models for predicting the size of species pools: a test using eastern North American wetlands // Oikos. 1996. Vol. 76. P. 253–258.
- Zobel M., Suurkask M., Rosén E., Pärtel M. The dynamics of species richness in an experimentally restored calcareous grassland // J. Vegetation Sci. 1996. Vol. 7. P. 203–210.
- Zobel M., van der Maarel E., Dupré C. Species pool: the concept, its determination and significance for community restoration // Appl. Vegetation Sci. 1998. Vol. 1. P. 55–66.

Influence of Solar Energy and Tree Crown Closure on Species Richness of Herbage in the South of Forest-Steppe

P. A. SHARY¹, L. S. SHARAYA², L. V. SIDYAKINA², S. V. SAKSONOV²,

¹ Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, RAS
142290, Pushchino, Institutskaya str., 2

² Institute of Volga Basin Ecology, RAS
445003, Toliatti, Komzina str., 10
E-mail: l_sharaya@mail.ru

Perpendicularity of solar rays incidence on land surface, termed slope insolation, is calculated as non-linear function of slope steepness and exposure. This variable better describes light and thermal regime of slopes. We demonstrate that grass cover insolation can be evaluated from slope insolation and tree crown closure. It was found for a terrain at the southern boundary of the forest-steppe that species richness and green mass of herbage were closely related to topography and insolation ($R^2 = 0.77$ and 0.83 , respectively), and crown closure – to topography and slope insolation from the south ($R^2 = 0.85$). Soil moisture was in general negatively related to slope insolation. A critical level of crown closure (15 %) was determined, the limiting factor for herbaceous plants was soil moisture below this level, and light was above it. Grass cover insolation close to its average value (400 W/m^2) differentiated phytocoenotic characteristics onto areas of increased and diminished values.

Key words: Spatial variability, slope insolation, multiple regression, predictive modeling.