

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЗЕЛЕННОЙ МАССЫ ТРАВЯНИСТОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГОРЫ МОГУТОВА (САМАРСКАЯ ЛУКА)

Л.С. Шарая, Л.В. Сидякина

Ключевые слова

пространственная изменчивость
множественная регрессия
зеленая масса
кислотность почв
рельеф
предсказательная карта

Аннотация. Изучены пространственные закономерности распределения зеленой массы травянистой растительности основных сообществ горы Могутовой в Жигулевском низкогорье методами множественной регрессии. Показано, что 81% этой изменчивости объясняется прямыми факторами среды – кислотностью и влажностью почв. В тоже время 77% вариабельности зеленой массы объясняется рельефом, как и сами прямые факторы среды (от 69 до 83%). Обоснована роль рельефа в пространственной дифференциации прямодействующих факторов.

Поступила в редакцию 03.09.2018

При моделировании пространственного распределения травянистой растительности основное внимание в литературе уделялось числу видов (Franklin, 1995; Guisan, Zimmermann, 2000; Elith, Leathwick, 2009) или условным ассоциациям (Ferrier et al., 2002a, 2002b). Построение моделей пространственной изменчивости зеленой массы травянистой растительности не получило достаточного распространения, в частности, по той причине, что измерение показателей прямых факторов, влияющих на показатель в течение вегетационного сезона, затруднительно. Если добавить к этому «чрезвычайную динамичность» этих систем, показанную на примере изучения широкого спектра эталонных заповедных лугов и степей из разных зон на территории России (Титлянова и др., 1988), то может возникнуть впечатление, что моделирование пространственной изменчивости зеленой массы травянистой растительности встречает немалые трудности. Между тем показано, что изменение зеленой массы травянистого покрова на изучаемых территориях может зависеть от крутизны и экспозиции склонов, от поступления прямой солнечной радиации на склоны (Овсянников, 2002),

от гидротермических условий, условий водно-минерального питания и теплообеспеченности (Титлянова, 2007). Например, урожай озимой пшеницы возрастает в 2 раза только за счет изменения освещенности склонов, определяемой рельефом (Шарый и др., 2012). Известно, что рельеф является перераспределителем тепла, влаги, света (Неуструев, 1930), растворимых солей и частиц почвы (Польнов 1934). Поэтому, во-первых, мы можем использовать его при моделировании характеристик экосистем, если у нас недостаточно данных о прямодействующих факторах, и полученные связи с рельефом будут отражать влияние этих факторов. Во-вторых, с помощью модели, основанной на связях с рельефом, может быть рассчитана более обоснованная, чем при использовании интерполяции данных без рельефа, вероятностная карта изменения зеленой массы травянистых растений. Отметим также, что гипотеза о важной роли рельефа в пространственном перераспределении прямых факторов на сегодняшний день не является обоснованной.

Целью настоящей работы является построение модели пространственного распре-

© 2018 Шарая Л.С., Сидякина Л.В.

Шарая Лариса Станиславовна, докт. биол. наук, с.н.с. лаб. ландшафтной экологии, Институт экологии Волжского бассейна РАН; 445003, Россия, Тольятти, ул. Комзина, 10; l_sharaya@mail.ru; Сидякина Лариса Валериевна, инженер-исследователь лаб. проблем фиторазнообразия; Институт экологии Волжского бассейна РАН; larasidyakina@mail.ru

деления зеленой массы травянистых растений в зависимости от изменения свойств почв и рельефа, а также исследование роли рельефа в формировании пространственного распределения прямых факторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследуемый участок протяженностью 2.8 км с востока на запад и 2.3 км – с юга на север находится на Могутовой горе, расположенной на берегу р. Волги вблизи западной границы Жигулевского заповедника и обособленной от основного горного массива глубокими долинами (рис. 1). Лиственные и сосновые леса занимают 85% площади участка, степная растительность – 15%. Для Могутовой горы характерны дерново-карбонатные почвы, в местах выхода доломитов – слабо-развитые литосоли или немногим более мощ-

ные рендзины (Саксонов, Сенатор, 2012). На исследуемом участке равномерно располагались 27 пробных площадок размером 20 м × 20 м для лесных сообществ и 10 × 10 м для открытых, где изучались характеристики почв и травянистого покрова (рис. 1).

На каждой изучаемой площадке 1 раз в месяц в течение 4 месяцев вегетационного периода отбирались образцы почвы из двух слоев 0–5 см и 5–10 см; зеленая масса была собрана однократно в период максимального развития растений – с конца июля до начала августа 2014 года. Для сбора использовали традиционные методы: внутри пробных площадок равномерно закладывали 4 учётные площадки 0.5 × 0.5 м. Измерения зеленой массы, влажности и кислотности почв проводились общепринятыми методами.

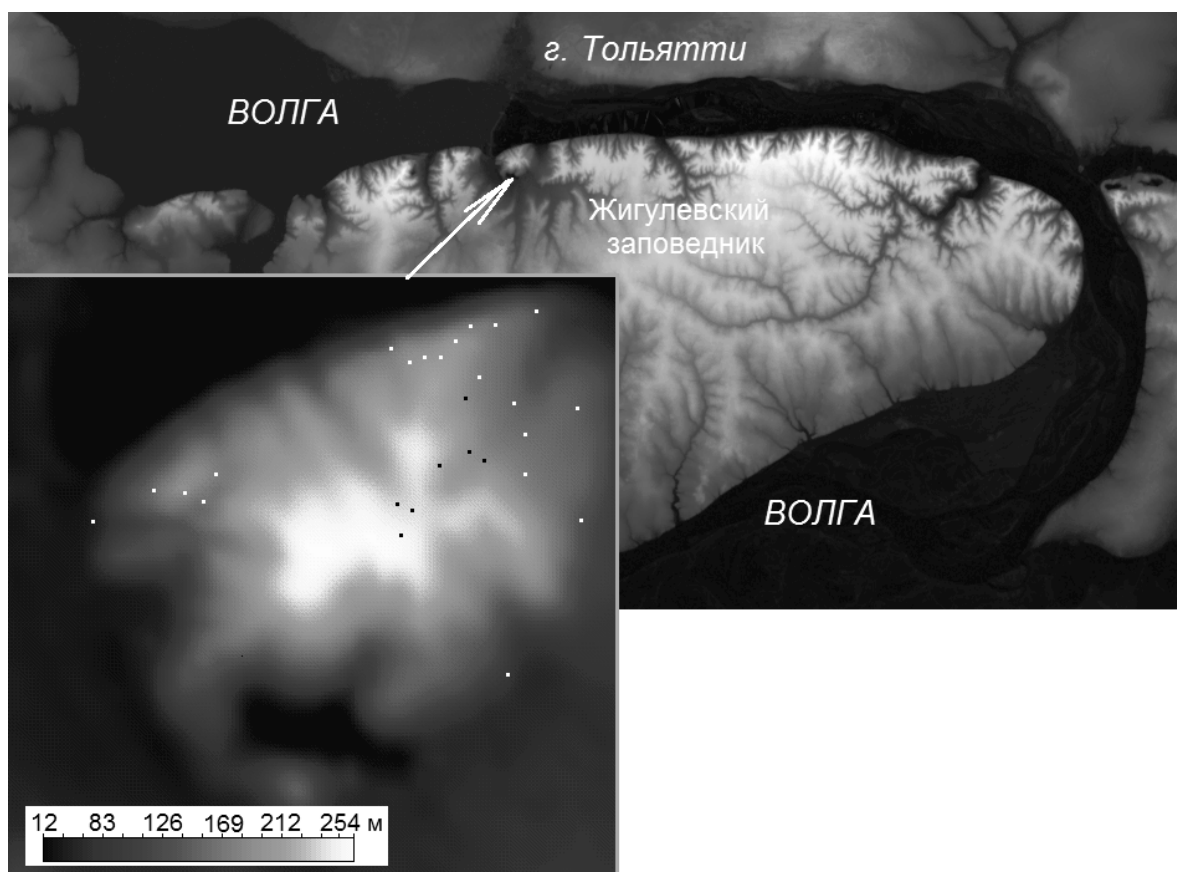


Рис. 1. Могутова гора – куполообразный останец, окруженный двумя долинами, которые отделяют его от Жигулевского горного массива, площадки исследования показаны светлыми и темными точками

Mount Mogutova is a dome-shaped outcrop surrounded by two valleys that separate it from Zhiguli mountain range, research sites are shown with light and dark dots

Статистический анализ, данные. Для получения моделей пространственного распределения зеленой массы травянистых растений и свойств почв использовалась множественная регрессия с тестированием независимости предикторов друг от друга по критерию, описанному в (Шарый, Пинский, 2013). Для верификации (проверки) модели использовалась методика кросс-валидации Аллена, описанная в (Montgomery, Peck, 1982). Успешность верификации оценивалась с помощью эмпирического критерия $Degr < 50\%$, где $Degr$ есть показатель деградации модели при использовании ее в новых точках, не совпадающих с точками наблюдения. Процедура регрессионного анализа, учитывающая особенности анализа экологических систем, описана в (Шарый, Пинский, 2013). Отбор факторов в модель с четырьмя предикторами осуществлялся перебором всех комбинаций без предварительного предпочтения по максимуму коэффициента детерминации R^2 . С помощью t -статистик, которые подписывались нижним индексом в уравнениях регрессии, оценивалась значимость каждого предиктора. В уравнениях регрессии, приведенных ниже, предикторы расположены в порядке убывания модуля t -статистик.

В качестве характеристик почв были использованы влажность и кислотность почв, измеренные каждый месяц с мая по август и обозначенные далее в уравнениях в нижнем индексе. Эти характеристики относились к верхнему (0–5 см) и нижнему (5–10 см) почвенным слоям, а также – к объединенному (0–10 см). В ряд факторов, из которых были выбраны предикторы, вошли также средние значения кислотности и влажности почв за 4 месяца для этих же трех слоев. Значимая парная корреляция зеленой массы с центрированным квадратом рН привела к необходимости использовать не только значения рН, но и их центрированные квадраты. Это значит, что вместо pH^2 использовались $(pH - pH_{cp})^2$, что уменьшает эффекты линейной зависимости рН и pH^2 (Montgomery, Peck, 1982). В анализе использовалась индикаторная переменная для описания неколичественной характери-

стики – тип растительного сообщества: ЛЕС, принимающая значение 1 в лесном сообществе и 0 – в открытом. Использовали в качестве предиктора как сам индикатор, так и его произведение на вышеперечисленные характеристики. Для расчета карты матрицу индикаторной переменной получали из оцифрованных ареалов лесных и открытых сообществ по космоснимку местности.

Матрица рельефа с шагом 40 м в проекции Гаусса-Крюгера зона 9 для изучаемого участка получена из данных ASTER GDEM (Tachikawa et al., 2011) с исходным пространственным разрешением 30 м. В анализе использовался описанный в работе (Shary et al., 2002) расширенный набор 18 базовых количественных характеристик рельефа – морфометрических величин (МВ), а также составные, описывающие терморегим склонов (компоненты экспозиции) и анизотропию местности (Шарый, Смирнов, 2013). Преобразованные для приближения распределения МВ к нормальному обозначены ниже в уравнениях верхним индексом «II» (МВ^{II}). Также как и характеристики почв и по тем же причинам, использовались центрированные квадраты МВ и произведение полученного набора МВ на индикаторную переменную.

Расчет карт. На основе полученных в результате регрессионного анализа уравнений связи зеленой массы с характеристиками рельефа рассчитывались матрицы или предсказательные карты изменения зеленой массы травянистых растений и характеристик почв на исследуемый участок. Предсказательные карты рассчитывались только по моделям, для которых показана успешная верификация. Для расчета всех МВ, построения регрессионных моделей и карт зеленой массы, свойств почв использовалась разработанная П.А. Шарым программа «Аналитическая ГИС Эко» версии 1.08r, для построения трехмерной картограммы использовалась программа визуализации географических объектов Surfer 8.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Связь изменения зеленой массы травянистых растений лесных и открытых сообществ

$$\ln(ZM) = -3.996 \cdot AEC \cdot (pH_{МАЙ,0-10} - pH_{СР})^2_{-7.11} + 1.760 \cdot (pH_{АВГУСТ,0-10})_{+4.32} - 0.04512 \cdot (В_{ИЮЛЬ,0-5})_{-4.10} - 0.6164 \cdot (pH_{МАЙ,0-5})_{-2.53} - 3.318, \\ R^2 = 0.810 (Degr = 8.4\%), P < 10^{-6}, \quad (1)$$

где ZM – зеленая масса травянистых растений, ее значения преобразованы с помощью натурального логарифма $\ln(ZM)$ для того, чтобы распределение переменной стало ближе к нормальному. В правой части уравнения – факторы окружающей среды или *предикторы*, изменение которых в пространстве влияет на значение зеленой массы: $(pH_{МАЙ,0-10} - pH_{СР})^2$ – центрированный квадрат рН почвы в мае для слоя 0–10 см (слой указан в нижнем индексе), $В_{ИЮЛЬ,0-5}$ – влажность почвы в июле для верхнего слоя 0–5 см. В модели (1) все факторы являются значимыми и линейно независимыми. В целом модель (1) объясняет 81% ($R^2 = 0.810$) пространственной изменчивости зеленой массы травянистых растений при достаточно низком значении показателя деградации ($Degr = 8.4\%$), что является очень хорошим результатом для подобных моделей.

Рассмотрим подробнее факторы, вошедшие в уравнение (1). Ведущим фактором изменения зеленой массы среди всех проверенных прямых факторов является $AEC \cdot (pH_{МАЙ,0-10} - pH_{СР})^2$ или квадратичное выражение почвенной кислотности объединенного слоя 0–10 см в начале вегетационного периода, в мае. Индикаторная переменная AEC описывает связь ведущего фактора с зеленой массой травянистых растений только в лесных сообществах, поскольку в анализе AEC равна 1 для лесных сообществ и 0 – для открытых. Следует отметить, что значения $pH_{МАЙ,0-5}$ для лесных фитоценозов характеризовались диапазоном от 7.17 до 8.42 со средним значением 7.70, для фитоценозов открытых сообществ – еще большими значениями (среднее составляло 8.21). Отрицательная квадратичная связь зеленой массы с этим фактором означает, что ее распределение имеет оптимум – узкий диапазон значений

на горе Могутовой от характеристик почв описывается следующим уравнением регрессии:

рН почвы, при которых зеленая масса принимает максимальные значения, а вне его – снижается. Такой оптимум определялся достаточно высоким значением рН 7.85 ± 0.08 ; и среднее значение зеленой массы в районе оптимума возрастает на 46% (163.1 г/м^2) по сравнению со средним по всей выборке для лесов (111.7 г/м^2).

Вторым предиктором в уравнении (1) является рН объединенного слоя почвы 0–10 см в августе для всех изученных сообществ ($pH_{АВГУСТ,0-10}$). Следует отметить, что значения почвенного рН в 10 см слое несколько возрастают к августу, до 7.94. Связь зеленой массы травянистой растительности со значениями почвенного рН характеризуется положительным линейным трендом. Эта закономерность справедлива для всех изученных сообществ, поскольку предиктор входит в уравнение (1) без индикаторной переменной. Среднее значение зеленой массы исследованных площадок с $pH_{АВГУСТ,0-10} > 8.0$ составляет 180.6 г/м^2 при среднем значении по всем площадкам 127.2 г/м^2 .

Июльская влажность в верхнем почвенном слое 0–5 см ($В_{ИЮЛЬ,0-5}$) является третьим предиктором в модели (1). Отметим, что значение июльской почвенной влажности в верхнем слое $В_{ИЮЛЬ,0-5}$ было наименьшим (19.0%) за весь период вегетации (среднее значение для слоя почвы 0–5 см составляет 29.3%). Заметим также, что парные связи зеленой массы травянистых растений с показателями влажности для других месяцев и для разных слоев характеризуются также отрицательной корреляцией. На первый взгляд, полученная связь, описывающая снижение значений зеленой массы при возрастании почвенной влажности в условиях полуаридного климата, кажется противоречащей здравому

смыслу. Отрицательная связь противоречит также результатам сравнения значений зеленой массы травянистого покрова и почвенной влажности на горе Могутовой в относительно дождливый и сухой вегетационный периоды. Так, среднее значение зеленой массы на горе Могутовой в 2013 г. (сумма осадков за период май-август составляла 278 мм) превышало в 2.7 раза показатели 2014 г. (сумма осадков за период май-август составляла 137 мм). Нами показано, что на Могутовой горе снижение сумм осадков за период вегетации в 2 раза приводит к уменьшению влажности почвенного слоя 0–10 см на 13.43%; при этом почвы открытых сообществ теряют почти до 40% влаги. Эти факты показывают, что в условиях региона Самарской Луки возрастание суммы осадков за вегетационный период, приводит к большему увлажнению почвы и к увеличению значений зеленой массы травянистого покрова. Чем может быть объяснено полученное в модели (1) противоречие? Отметим, что парные связи почвенных влажности и рН для разных слоев и месяцев отрицательны, т.е. с возрастанием влажности падают значения рН в почве. В уравнении (1) три из четырех предикторов являются характеристиками почвенной кислотности (в том числе и ведущий), из чего можно предположить, что величина зеленой массы травянистых растений на г. Могутовой сильнее зависит от рН, чем от влажности. Поэтому уравнение множественной регрессии, как и результаты парного сравнения, могут отражать не прямую связь влажность – зеленая масса, а опосредованную: чем выше влажность, тем ниже рН и тем меньше зеленая масса. Прямую связь зеленой массы с влажностью можно было бы рассмотреть, когда значение рН фиксировано, мы же рассматриваем результирующую связь, возникающую при одновременном изменении и влажности и рН. Модель (1) является ярким примером «замаскированной» связи зеленой массы с важным для пространственной дифференциации предиктором.

Четвертым фактором в модели множественной регрессии является характеристика

кислотности верхнего почвенного слоя 0–5 см в мае ($pH_{МАЙ,0-5}$). Связь зеленой массы с этим предиктором в модели отрицательна. Как отмечено выше, нелинейный характер связи зеленой массы с $pH_{МАЙ,0-10}$ справедлив и для слоя 0–5 см. Линейная форма такого фактора может в уравнениях регрессии присутствовать с разными знаками, т.к. при отклонении в любую сторону от значений оптимума $pH_{МАЙ,0-10}$ зеленая масса снижается. Следует отметить, что значения кислотности в верхнем слое $pH_{МАЙ,0-5}$ меньше, чем в нижнем слое $pH_{МАЙ,5-10}$.

Полученная модель пространственной дифференциации зеленой массы травянистых растений на горе Могутовой (1), где в качестве предикторов используются характеристики почвенных кислотности и влажности, объясняет 81% ($R^2 = 0.810$) пространственной изменчивости зеленой массы с очень низким показателем деградации при предсказаниях в новых точках наблюдения ($Degr = 8.4\%$, при критерии $Degr < 50\%$). Модель показывает, что главными факторами пространственной изменчивости зеленой массы травянистых растений на горе Могутовой являются показатели кислотности почвы. Характеристики кислотности почв в начале и при завершении вегетационного периода являются наиболее влиятельными. Для распределения зеленой массы, собранной в конце июля и начале августа, показан экологический оптимум, связанный с пространственным изменением кислотности почвы в мае. В модели (1) связь зеленой массы с наиболее важным для полуаридного региона фактором – влажностью почвы – «замаскирована» более сильной зависимостью ее от почвенного рН.

Модель изменения зеленой массы травянистых растений, рассчитанная с использованием одних характеристик рельефа (МВ) в качестве предикторов выражается уравнением регрессии

$$\ln(ЗМ) = - 0.1655 \cdot (kH^{II})^2_{-4.73} - 0.01416 \cdot AEC \cdot F(35,160)_{-4.36} - 4.028 \cdot \sin A_{45} / GA_{3.94} -$$

$$0.00009147 \cdot AEC \cdot (Z - Z_{CP})^2_{-3.93} + 5.794, \\ R^2 = 0.767 (Degr = 22.7\%), P < 10^{-5}, \quad (2)$$

где обозначения зеленой массы, индикаторной переменной и статистик такие же, как в уравнении (1); а $(kh^I)^2$ есть квадрат горизонтальной кривизны, которая была преобразована по принятым правилам (Шарый, Пинский, 2013), $F(35,160)$ – освещенность склонов при положении Солнца практически на юге (азимут 160° , склонение над горизонтом 35°), $\sin A_{45}/GA$ – северо-восточная компонента экспозиции пологих склонов и $(Z - Z_{CP})^2$ есть центрированный квадрат высоты. Все предикторы в уравнении статистически значимы (модуль t -статистик для всех > 2.074). МВ, вошедшие в модель (2) характеризуют определенные условия окружающей среды, пространственное изменение которых влияет на зеленую массу травянистых растений. В целом модель (2) объясняет 77% пространственной вариабельности зеленой массы при хорошей предсказательной силе в других точках наблюдения ($Degr = 22.7\%$).

Приведем далее более подробное описание МВ – предикторов уравнения (2) при прогнозировании зеленой массы травянистых растений. Горизонтальная кривизна kh^I , квадрат которой является главным предиктором в модели (2), описывает создаваемые формами рельефа предпосылки процессов сближения и расхождения потоков на земной поверхности (Shary et al., 2002). Значение кривизны по модулю отражает «силу этих предпосылок»: более глубокий овраг характеризуется большими по модулю отрицательными значениями kh ; хорошо выраженный водораздельный гребень описывается более высокими положительными значениями kh . Квадрат этой величины со знаком «минус» в уравнении отвечает снижению зеленой массы травянистых растений с возрастанием kh по абсолютной величине. Иными словами, в условиях Могутовой горы выраженность процессов сноса и аккумуляции потоков одинаково негативно влияет на зеленую массу, а ослабление их проявления в рельефе способствует ее увеличению.

Освещенность склонов лесных сообществ с юга $AEC \cdot F(35,160)$ является вторым по значимости фактором. Освещенность склонов характеризует перпендикулярность падения солнечных лучей на земную поверхность и выражается в %. При равной 100% освещенности лучи падают на склон точно под углом 90° , при близкой к 0% освещенности – скользят параллельно поверхности. Знак «минус» у этого предиктора означает, что возрастание освещенности при южном азимуте Солнца приводит к снижению значений зеленой массы травянистого яруса в лесных сообществах. Так, среднее значение зеленой массы площадок, характеризуемых освещенностью от 8% до 40%, составляет 245.8 г/м^2 , а при освещенности от 40% до 72% – 88.9 г/м^2 . Сильная освещенность склонов в полуаридных условиях изучаемого региона может приводить к снижению влажности почвы – важного для зеленой массы растений фактора, несмотря на то, что полог леса защищает почву от высушивания. Следует отметить, что при значениях освещенности склонов от 40% до 72% в несколько раз уменьшается влажность почв ($V_{МАЙ,0-5}$), которая является объясняющим предиктором в модели (1).

Северо-восточный компонент экспозиции пологих склонов $\sin A_{45}/GA$ есть третий предиктор модели (2). Угол A_{45} связан с экспозицией A_0 соотношением $A_{45} = A_0 + 45^\circ$ (Шарый, Смирнов, 2013). Для каждой экспериментальной площадки на горе может быть выделен северный, северо-восточный, северо-западный компоненты от ее экспозиции. Значение компонента определяется близостью экспозиции площадки к этим направлениям. Например, если $\sin A_{45} = 1$, то экспозиция определена как совпадающая с направлением на северо-восток, если $\sin A_{45} = 0$, то экспозиция точно имеет перпендикулярное направление – северо-западное или юго-восточное. Фактор $\sin A_{45}/GA$ выделяет не только северо-западный компонент, но учитывает степень выполаживания склонов. Другими словами, в модели этот предиктор указывает на снижение зеленой массы травянистых растений, когда возрастает их близость к ориентации на

северо-запад при одновременном их выполаживании.

Нелинейная отрицательная связь в модели (2) зеленой массы травянистых растений в лесах с высотой $AEC \cdot (Z - Z_{CP})^2$ означает, что для нее имеется экологический оптимум и он находится вблизи 160 м. Среднее значения зеленой массы в диапазоне высот 160–170 м составляет 159.2 г/м^2 , для высот, расположенных выше и ниже – 93.7 г/м^2 .

Пространственная модель (2), основанная только на характеристиках рельефа, объясняет 77% ($R^2 = 0.767$) пространственной изменчивости зеленой массы травянистых растений в разных растительных сообществах горы Могутовой. Все факторы в модели являются значимыми, она имеет хороший показатель деградации ($Degr = 22.7\%$). Поэтому эту модель корректно использовать для по-

строения предсказательной карты. Матрица высот горы Могутовой, полученная из дистанционных данных, дает возможность рассчитать матрицы всех МВ. Итоговая карта изменения зеленой массы травянистых растений (рис. 2) является экспонентой от суммы предикторов, умноженных на коэффициенты регрессии, определенные моделью (2). На карте светлые пятна отвечают локальному положению на г. Могутовой открытых сообществ, среднее значение зеленой массы которых близко к среднему значению по выборке открытых сообществ, 229.5 г/м^2 . На карте также заметно снижение зеленой массы травянистых растений в лесах в положениях, близких к тальвегам долин и водоразделам горы.

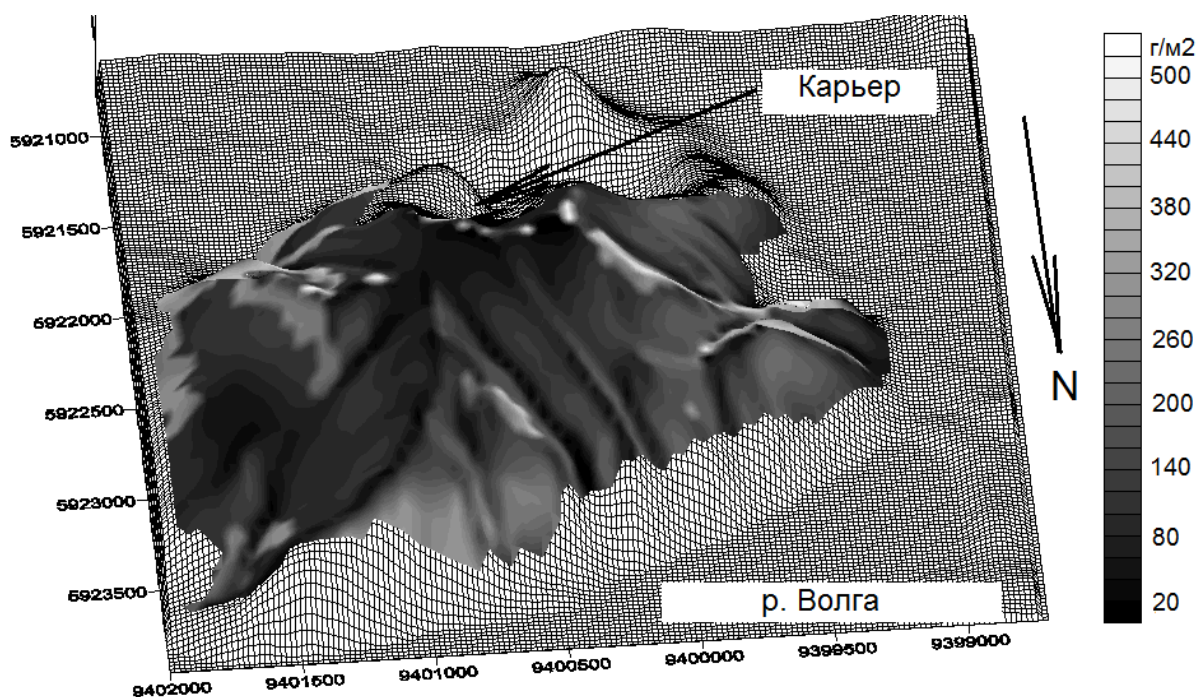


Рис. 2. Предсказательная карта распределения зеленой массы травянистых растений лесных и открытых сообществ г. Могутовой

Predictive map of changes in the green mass of herbaceous plants of forest and open communities of Mount Mogutova

Рассмотрим теперь связь между почвенной влажностью верхнего (0–5 см) слоя, измеренной в мае, и рельефом:

$$V_{МАЙ,0-5} = 108.1 \cdot \cos A_0 / GA_{+6.93} + 4.269 \cdot (kh^{II})^2_{+6.32} + 0.3841 \cdot AEC \cdot F(35,100)_{+5.51} - 14.15 \cdot AEC \cdot khe^{II}_{-3.54} + 10.35, \quad R^2 = 0.826 (Degr = 6.3\%), P < 10^{-6}. \quad (3)$$

Модель (3) объясняет рельефом 83% пространственной изменчивости влажности $V_{\text{МАЙ},0-5}$, которая для лесных и открытых сообществ связана, в первую очередь, с относительно пологими склонами северной экспозиции $\cos A_0/GA$. Как и следовало ожидать, почва на этих склонах имеет относительную влажность более 40%, на противоположных – менее 20%. Положительная связь с $(kh^I)^2$ показывает, что влажность возрастает вблизи водораздельных участков и в долинах. Третий и четвертый предикторы описывают для лесных сообществ возрастание влажности на крутых склонах с экспозицией, близкой к восточной ($AEC \cdot F(35,100)$) и снижение ее на сильно расчлененных в формах рельефа ($AEC \cdot khe^I$). Отметим, что почти так же хорошо рельеф описывает пространственную изменчивость почвенной влажности, усредненной за весь вегетационный период и по двум изученным слоям ($R^2 = 0.790$, $P < 10^{-6}$). Аналогично и для характеристики кислотности $pH_{\text{МАЙ},0-10}$, являющейся главным предиктором в модели (1).

Этим обоснована важность роли рельефа как перераспределителя вышеприведенных прямых факторов среды. В конечном счете, рельеф как перераспределитель этих факторов определяет и значение зеленой массы травянистых растений, объясняя 77% их пространственной изменчивости, согласно модели (2).

Заметим, что даже измерив прямые факторы среды наилучшим образом только в точках наблюдения, мы не получим знаний о закономерностях пространственной организации системы, о значениях в других точках, о средних значениях для всей экосистемы. За это ответственна перераспределяющая роль рельефа, знание которой позволяет рассчитывать значения, как самих прямых факторов, так и биотических характеристик экосистемы. Поскольку эта перераспределяющая роль немала, как показано выше, то пренебрежение ею существенно ограничивает наше знание об экосистеме.

Наш интерес к значениям рН и влажности в слоях почвы был вызван следующим. Развитые на доломитах почвы, в отличие от развитых на известняках и на многих других породах, вследствие повышенного содержания Mg в них обладают свойством набухать при выпадении осадков. Как известно из химической термодинамики почв (Спозито, 1984), это приводит к увеличению влажности верхнего слоя почвы по сравнению с нижним, так называемому обводненному профилю почв. Почвы большинства других почв обычно имеют осушенный профиль. Потенциально, это могло влиять и на травянистую растительность.

В работе (Шарый и др., 2017) для того же участка исследования показано, что влажность, зеленая масса, рН и сомкнутость крон зависят от освещенности склонов, а также как разделены главные лимитирующие факторы: недостаток влаги при сомкнутости крон ниже 15% и недостаток света при сомкнутости выше 15%.

В то время как измеренные на ближайшей метеостанции температуры воздуха за май, июнь, июль и август 2014 г. менялись слабо (17.1, 18.2, 19.8 и 20.2°C), осадки менялись более существенно (15, 52, 3 и 66 мм). Это отражалось и на влажности объединенного слоя 0–10 см, составлявшей в среднем по участку исследования 26.6, 28.1, 18.5 и 35.1%, соответственно. Поэтому в модель (1) для зеленой массы вошла именно влажность наиболее сухого месяца – июля. Она вошла в модель (1) для наиболее влажного слоя 0–5 см, что естественно для почв с обводненным профилем, к которому наиболее чувствительна зеленая масса травянистых растений.

Работа частично выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 18-05-00024-а «Структурно-функциональная организация, устойчивость и углеродный баланс лесных геосистем Волжского бассейна при глобальных изменениях климата: прогнозные эмпирико-статистическое моделирование».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Неуструев С.С. (1930). Элементы географии почв. *Генезис и география почв*. М.: Наука, 1977, с. 149–314.
- Овсянников Р.И. Влияние рельефа и лесонасаждений на видовой состав и продуктивность травянистых фитоценозов в условиях северной части Среднерусской возвышенности. Дисс. ... канд. биол. наук. Орел, 2002, 24 с.
- Польнов Б.Б. Кора выветривания. Часть I. Процессы выветривания. Основные фазы и формы коры выветривания и их распределение. Л.: Изд-во АН СССР, 1934, 243 с.
- Саксонов С.В., Сенатор С.А. (ред.) Могутова Гора: взаимоотношения человека и природы. Тольятти: Кассандра, 2012, 107 с.
- Слюзито Г. Термодинамика почвенных растворов. Л.: Гидрометеиздат, 1984, 240 с.
- Титлянова А.А., Базилавич Н.И., Снытко В.А., Дубынина С.С., Кополева Т.А., Магомедова А.Н., Мироньчева-Токарева Н.П., Нефедьева Л.Г., Семенюк Н.В., Тишков А.А., Ти Гран, Хакимзянова Ф.И., Шатохина Н.Г., Шмакова Е.И. Биологическая продуктивность травянистых экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. Новосибирск: Наука, 1988, 134 с.
- Титлянова А.А. Чистая первичная продукция травяных и болотных экосистем. *Сибирск. экологический журн.*, 2007, т. 14, № 5, с. 763–771.
- 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.А. Статистическая оценка связи пространственной изменчивости содержания органического углерода в серой лесной почве с плотностью, концентрацией металлов и рельефом. *Почвоведение*, 2013, № 11, с. 1344–1356.
- Шарый П.А., Смирнов Н.С. Механизмы влияния солнечной радиации и анизотропии местности на растительность темнохвойных лесов Печоро-Ильчского заповедника. *Экология*, 2013, № 1, с. 11–19.
- 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. *Сибирск. экологический журн.*, 2017, № 5, с. 539–552.
- Austin M.P. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modeling. *Ecological Modelling*, 2002, vol. 157, pp. 101–118.
- Elith J., Leathwick J.R. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. Annual Reviews. Palo Alto, 2009, pp. 677–697.

REFERENCES

- Austin M.P. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modeling. *Ecological Modelling*, 2002, vol. 157, pp. 101–118.
- Elith J., Leathwick J.R. Species distribution models: Ecological explanation and prediction across space and time. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. Annual Reviews. Palo Alto, 2009, pp. 677–697.
- Ferrier S., Drielsma M., Manion G., Watson G. Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. II. Community-level modeling. *Biodiversity and Conservation*, 2002b, vol. 11, no. 12, pp. 2309–2338.
- Ferrier S., Watson G., Pearce J., Drielsma M. Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. I. Species-level modeling. *Biodiversity and Conservation*, 2002a, vol. 11, no. 12, pp. 2275–2307.
- Franklin J. Predictive vegetation mapping: geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography*, 1995, vol. 19, pp. 474–499.
- Guisan A., Zimmermann N.E. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 2000, vol. 135, pp. 147–186.
- Montgomery D.C., Peck E.A. Introduction to Linear Regression Analysis. New York: John Wiley & Sons, 1982, 504 p.
- Neustruev S.S. (1930). Elements of soil geography. *Genesis and geography of soil*. Moscow: Nauka, 1977, pp. 149–314. (in Russian)
- Ovsyannikov R.I. The influence of topography and forest plantations on the species composition and productivity of grassy phytocoenoses in the northern part of the Central Russian Upland. Abstract of Diss. Cand. Biol. sci. Orel, 2002, 24 p. (in Russian)
- Polynov B.B. Weathering crust. Part I. Weathering Processes. The main phases and forms of weathering crust and their distribution. Leningrad: Publishing House of the Academy of Sciences of USSR, 1934, 243 p.
- Saksonov S.V., Senator S.A. (eds.) Mogutova Mountain: the relationship between man and nature. Togliatti: Cassandra, 2012, 107 p. (in Russian)
- Shary P.A., Pinskiy 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 Science*, 2013, vol. 46, no. 11, pp. 1076–1087. (in Russian)
- Shary P.A., Rukhovich O.V., Sharaya L.S. Methodology of analysis of the spatial variation in wheat yield depending on agricultural landscape conditions. *Agrochemistry*, 2011, no. 2, pp. 57–81. (in Russian)
- Shary P.A., Sharaya L.S., Mitusov A.V. Fundamental quantitative methods of land surface analysis. *Geoderma*,

- Ferrier S., Watson G., Pearce J., Drielsma M.* Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. I. Species-level modeling. *Biodiversity and Conservation*, 2002a, vol. 11, no. 12, pp. 2275–2307.
- Ferrier S., Drielsma M., Manion G., Watson G.* Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. II. Community-level modeling. *Biodiversity and Conservation*, 2002b, vol. 11, no. 12, pp. 2309–2338.
- Franklin J.* Predictive vegetation mapping: geographic modelling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography*, 1995, vol. 19, pp. 474–499.
- Guisan A., Zimmermann N.E.* Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 2000, vol. 135, pp. 147–186.
- Montgomery D.C., Peck E.A.* Introduction to Linear Regression Analysis. New York: John Wiley & Sons, 1982, 504 p.
- Shary P.A., Sharaya L.S., Mitusov A.V.* Fundamental quantitative methods of land surface analysis. *Geoderma*, 2002, vol. 107, no. 1–2, pp. 1–32.
- Tachikawa T., Kaku M., Iwasaki A., Gesch D., Oimoen M., Zhang Z., Danielson J., Krieger T., Curtis B., Haase J., Abrams M., Crippen R., Carabaja C.* ASTER Global Digital Elevation Model Version 2 – Summary of Validation Results. 2011. METI & NASA, 26 p.
- 2002, vol. 107, no. 1–2, pp. 1–32.
- 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, no. 5, pp. 539–552. (in Russian)
- 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. *Russian Journal of Ecology*, 2013, vol. 44, no. 1, pp. 9–17. (in Russian)
- Tachikawa T., Kaku M., Iwasaki A., Gesch D., Oimoen M., Zhang Z., Danielson J., Krieger T., Curtis B., Haase J., Abrams M., Crippen R., Carabaja C.* ASTER Global Digital Elevation Model Version 2 – Summary of Validation Results. 2011. METI & NASA, 26 p.
- Titlyanova A.A.* Net primary production of grass and marsh ecosystems. *Contemporary Problems of Ecology*, 2007, vol. 14, no. 5, pp. 763–771. (in Russian)
- Titlyanova A.A., Bazilevich N.I., Snytko V.A., Dubynina S.S., Kopoteva T.A., Magomedova L.N., Mironycheva-Tokareva N.P., Nefed'eva L.G., Semenyuk N.V., Tishkov A.A., Ti Tran, Khakinzyanova F.I., Shatokhina N.G., Shmakova E.I.* Biological productivity of grassy ecosystems. Geographical patterns and ecological peculiarities. Novosibirsk: Nauka, 1988, 134 p. (in Russian)

SPATIAL VARIABILITY OF GREEN MASS OF HERBACEOUS PLANTS ON MOUNT MOGUTOVA (SAMARSKAJA LUKA)

Sharaya Larisa Stanislavovna

Doctor of Biology, Senior Researcher, Dept. of Landscape ecology, Institute of Ecology of the Volga river basin of Russian Academy of Sciences; 10, Komzina Str., Toglyatti, 445003, Russia; l_sharaya@mail.ru

Sidyakina Larisa Valerievna

Research Engineer, Dept. of problems of phytodiversity, Institute of Ecology of the Volga river basin of Russian Academy of Sciences; larasidyakina@mail.ru

Key words

spatial variability
multiple regression
green mass
acidity of soils
topography
predictive map

Abstract. Spatial regularities in distribution of the green mass of herbaceous plants main communities at Mount Mogutova within the Zhiguli low mountains are studied using multiple regression methods. It is shown that 81% of this variability is due to direct environmental factors - soil acidity and humidity. At the same time, 77% of the green mass variability is explained by topography, as well as the direct environmental factors themselves (from 69 to 83%). The role of topography in spatial differentiation of direct-acting factors is substantiated.

Received for publication 03.09.2018