

УДК 574;551.4;634.1

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТА НА ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

© 2023 г. Л. С. Шарая^а, *, А. В. Иванова^а, П. А. Шарый^б, Н. В. Костина^а, Г. С. Розенберг^а

^аИнститут экологии Волжского бассейна РАН, Россия 445003 Самарская обл., Тольятти, ул. Комзина, 10

^бИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, Россия 142290 Московская обл., Пущино, ул. Институтская, 2

*e-mail: l_sharaya@mail.ru

Поступила в редакцию 27.04.2022 г.

После доработки 01.02.2023 г.

Принята к публикации 06.02.2023 г.

Анализ связей между богатством трех таксономических рангов сосудистых растений в Среднем Поволжье и климатом показал, что климатом объясняется 74% дисперсии числа видов и семейств, 76% – родов. Таксономические показатели флористической выборки на 25 исследовательских площадках по 100 км² сравнивали с характеристиками климата и функциями от них. Построены модели множественной регрессии для трех таксономических рангов (число семейств, родов и видов), по ним рассчитаны карты. Ведущими предикторами были климатические показатели начала весны и зимних месяцев. Выявлена существенная зависимость богатства видов, родов и семейств от некоторых функций климатических показателей, обычно не используемых в анализах. Смысл этих функций обсуждается в контексте их влияния на процессы снеготаяния ранней весной.

Ключевые слова: видовое богатство, богатство родов, богатство семейств, связь с климатом, множественная регрессия

DOI: 10.31857/S0367059723040108, **EDN:** RSQJYU

При изучении таксономического разнообразия используются как абсолютные показатели (число видов, родов, семейств), так и относительные (отношение долей разных таксонов друг к другу). Значения таксономических показателей применяют для исследования зависимости состава флор от экологических факторов. Таким образом накапливаются знания по экологии флористического богатства.

Пространственные распределения числа видов (ЧВ), числа родов (ЧР) и числа семейств (ЧС) сосудистых растений могут не совпадать. Например, число видов растений во Флориде меньше, чем в Калифорнии (2654 против 5100), но ЧС больше – 173 против 146 [1]. В литературе чаще рассматривают связь ЧВ растений с факторами среды, в то время как количество исследований по связи числа надвидовых таксонов растений с факторами среды значительно меньше [1–4]. Исключение составляет глобальный масштаб, в котором трудно подсчитать ЧВ растений на площадках ~10⁴ км² и здесь обычно ограничиваются ЧС [5, 6]. Обзоры по пространственным градиентам разнообразия представлены в работах [3, 6–9].

Связь ЧВ или ЧС с климатом и рельефом обычно является более тесной в глобальном и

континентальном масштабах, чем в региональном [6, 9, 10], хотя Калифорния с ее высоким разнообразием условий среды составляет известное исключение [11]. В полярном поясе преобладающим является термический фактор, а в умеренном и субтропическом – увлажнение [3, 12].

При изучении связи ЧВ с факторами среды иногда используют только аборигенные виды, поскольку появление адвентивных видов в регионе связано с деятельностью человека, однако это делается не всегда [3]. Анализ связи адвентивных видов растений с факторами среды и построение соответствующих карт составляет предмет отдельных исследований, посвященных проблемам инвазии [13–15], на которых мы здесь не останавливаемся.

Согласно одной из концепций, биологические системы в той или иной степени обладают модульной организацией, т.е. состоят из блоков или модулей [3]. Речь идет о композиции таксонов, а блочный принцип организации подразумевает наличие свойств целостности у таксонов надорганизменного уровня [3]. Поэтому ЧВ, ЧР и ЧС могут различно откликаться на факторы среды. Так, для Восточной Европы показано [16], что максимальная скорость изменения ЧС конкретных

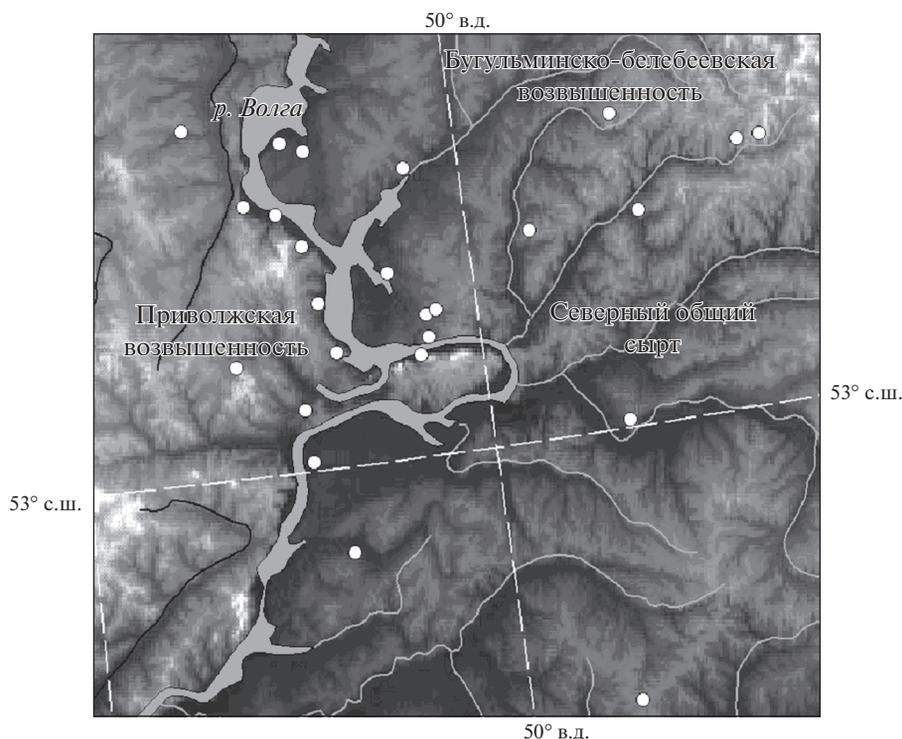


Рис. 1. Положение 25 исследовательских полигонов в Среднем Поволжье.

флор с широтой лежит на 3.5–4.4° севернее, чем ЧР и ЧВ.

Цель настоящей работы – сравнительное изучение влияния климата в регионе Среднего Поволжья на богатство разных таксономических рангов сосудистых растений, построение пространственных моделей и на их основе – карт. Помимо этого, ставилась задача рассмотреть некоторые нелинейные функции климатических показателей, поскольку нелинейные связи оказывают существенное влияние на разнообразие рангов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Число видов, родов и семейств сосудистых растений в Среднем Поволжье подсчитывали на 25 квадратных полигонах со стороной 10 км. Доля адвентивных видов составляла 16%, аборигенные и адвентивные виды при подсчете ЧВ, ЧР и ЧС не разделяли. Изучаемые полигоны располагались на территории протяженностью 9.5° с востока на запад и 4.3° с юга на север. На юго-востоке региона располагаются степи, на севере – леса. Покрываемые лесами в регионе низкое. Почвы меняются от черноземов на юге до дерново-подзолистых на севере. Положение полигонов представлено на рис. 1.

Флористические описания проводили в 2004–2020 гг. [26, 27], способы выявления флористиче-

ского состава на изучаемой территории приведены в работе [19]. Номенклатура таксонов стандартизирована по Plants of the World online (POWO) [28].

Основными критериями для выбора площадок являлись максимальная изученность видового состава, а также представленность основных физико-географических подразделений. На Приволжской возвышенности, которая представляет собой отдельную физико-географическую провинцию лесостепной зоны, расположены 8 полигонов, особенность ее рельефа – ярусное строение водораздельных плато, природные условия которых отличаются более холодным и влажным климатом.

В Заволжье, в состав которого входят лесостепные провинции Низменного и Высокого Заволжья, а также степные провинции Низменного и Сыртового Заволжья, расположены 17 полигонов. Рельеф Низменного Заволжья представлен типичной низменностью, что определяет сравнительную простоту почвенно-растительного покрова, а выровненность служит причиной высокой хозяйственной освоенности. Территория Высокого Заволжья отличается грядово-увалистым рельефом: возвышенная равнина пересечена густой сетью глубоко врезанных речных долин. Здесь сохранились участки сосновых и смешанных лесов, а также сравнительно большие участки естественной степной растительности, кото-

рые расположены на крутых склонах речных долин с обнажениями материнских пород.

Природа южной части района наших исследований — степной провинции, претерпела существенные антропогенные изменения. Леса приурочены к поймам рек.

Значения осадков и температур каждого месяца, усредненные за 50 лет (1950–2000 гг.), брали из базы данных WorldClim [29], где они представлены с пространственным разрешением 1 км. Среднегодовая температура в регионе составляла 4,5°C (от 3,1 до 5,3°C), а количество осадков — 514 мм (от 417 до 556 мм). Испаряемость РЕТ, испарение АЕТ и дефицит воды WD рассчитывали по методикам [30].

При исследованиях в локальном масштабе, когда ЧВ относительно мало, нередко используют логарифм ЧВ, что приближает распределение ЧВ к нормальному. Однако в случае полигонов площадью 100 км² ЧВ больше (~500), распределение близко к нормальному, и в этом случае нет необходимости в логарифмировании.

При построении уравнений множественной регрессии следовали методологии работы [31]. Проверку базовых предположений регрессионного анализа (нормальность распределения остатков и др.) проводили по известным методикам [32]. Остановимся на некоторых важных моментах. Перед анализом все доступные факторы среды вводим в анализ на “равных правах” без предварительного предпочтения какого-либо фактора. Предикторы для моделей множественной регрессии отбирали перебором всех комбинаций из четырех независимых предикторов, выбирая ту модель, для которой коэффициент детерминации (R^2) являлся наибольшим. Независимость предикторов проверяли по методике [31], исключая из рассмотрения все четверки зависимых предикторов. Оценку значимости предиктора в модели проводили с помощью t -статистик Стьюдента [32]. Предикторы в моделях располагали в порядке убывания их статистической значимости.

В качестве потенциальных предикторов брали ночные, дневные и среднесуточные температуры и осадки каждого месяца, сезона и среднегодовые, плюс 19 доступных в WorldClim биоклиматических переменных (таких, как коэффициент вариации осадков), а также квадраты каждого из них и модули тех показателей, с которыми обнаруживалась выраженная нелинейная связь. Всего таких величин было около 150. Описанная процедура объективно выбирает из них те четыре, которые дают наибольший R^2 .

Проверку моделей осуществляли по методике кросс-валидации Аллена [32] с помощью показателя деградации *Degr*. При *Degr* < 50% модель считалась успешно прошедшей проверку [31].

Поскольку все предикторы (факторы среды) известны в каждом элементе климатических матриц, то полученное уравнение регрессии может служить основой для построения карт зависимой переменной, называемых в этом случае предсказательными картами (predictive maps) [33]. При расчете карт числа видов, родов и семейств суммировали матрицы предикторов, полученных в уравнении, учитывая знак и регрессионные коэффициенты при них. Карты нелинейных функций климата рассчитывали по климатическим матрицам WorldClim.

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

РЕЗУЛЬТАТЫ

Число видов ЧВ сосудистых растений на площадках менялось от 394 до 690, составляя в среднем по площадкам 512, число родов ЧР — от 217 до 391 (среднее 308), число семейств ЧС — от 61 до 97 (среднее 75). Связи между ЧВ и ЧС в рамках рассматриваемой выборки линейные ($R^2 = 0.534$), между ЧВ и ЧР, ЧР и ЧС — нелинейные и характеризуются $R^2 = 0.452$ и $R^2 = 0.426$ соответственно. Однофакторные (парные) связи ЧВ, ЧР и ЧС с климатом различаются. Например, связи со среднемесячными температурами для ЧВ и ЧР носят противоположный характер (рис. 2): зависимость ЧВ от температур в вегетационный период имеет тенденцию к возрастанию, а ЧР — к снижению; зависимость ЧС от температур практически отсутствует на протяжении года. В нашем предыдущем исследовании [20] показано, что в изучаемом регионе зависимости трех таксономических уровней от географических направлений (т.е. от расстояний на север, восток и т.п.), климата и рельефа различаются не только теснотой, но и знаком связей.

При использовании ~100 климатических показателей без предварительного предпочтения по принципу максимального значения коэффициента детерминации были отобраны наиболее влиятельные факторы, определяющие изменения в пространстве богатства рангов сосудистых растений.

Ниже приведены модели множественной регрессии для ЧВ, ЧР и ЧС:

$$\begin{aligned} \text{ЧВ} = & -135|P_{\text{мар}} - 26.65|^{1/2} + 98.5T_{\text{окт}} + \\ & + 0.411(P_{\text{зим}} - P_{\text{зим}_{\text{AV}}})^2 + \\ & + 95.1(T_{\text{мар}} - T_{\text{мар}_{\text{AV}}})^2 + 193, \\ R^2 = & 0.742 \text{ (Degr} = 26\%), P < 10^{-4}; \end{aligned} \quad (1)$$

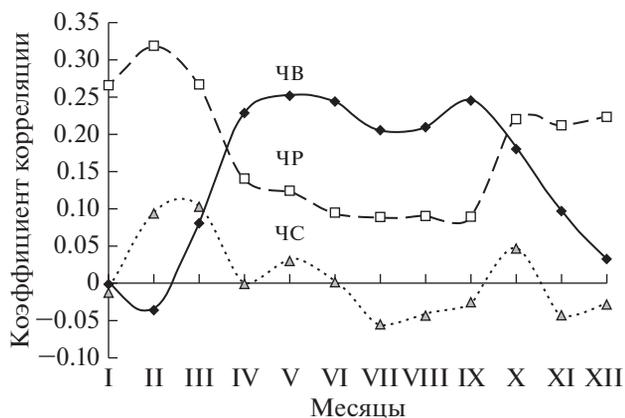


Рис. 2. Связи числа видов (ЧВ), родов (ЧР) и семейств (ЧС) со среднемесячными температурами региона.

$$\begin{aligned} \text{ЧР} = & -11.2(P_{\text{мар}} - P_{\text{мар}_{\text{AV}}})^2 + 106|T_{\text{мар}} + 5.9|^{1/2} + \\ & + 1.07(T_{\text{вес}} - T_{\text{вес}_{\text{AV}}})^2 + \\ & + 0.316(P_{\text{зим}} - P_{\text{зим}_{\text{AV}}})^2 + 246, \end{aligned} \quad (2)$$

$$R^2 = 0.756 (Degr = 8\%), P < 10^{-4};$$

$$\begin{aligned} \text{ЧС} = & 0.267(T_{\text{вес}} - T_{\text{вес}_{\text{AV}}})^2 - \\ & - 7.15|P_{\text{мар}} - 26.65|^{1/2} + 13.7|T_{\text{мар}} + 5.9|^{1/2} - \\ & - 0.585(P_{\text{фев}} - P_{\text{фев}_{\text{AV}}})^2 + 74.2, \end{aligned} \quad (3)$$

$$R^2 = 0.737 (Degr = 47\%), P < 10^{-4}.$$

Здесь $P_{\text{мар}}$ – осадки марта, $T_{\text{окт}}$ – температура октября, $P_{\text{зим}}$ – осадки зимы, $T_{\text{мар}}$ – температура марта, $T_{\text{вес}}$ – температура весны, $P_{\text{фев}}$ – осадки февраля; $P_{\text{мар}_{\text{AV}}}$, $P_{\text{зим}_{\text{AV}}}$, $T_{\text{мар}_{\text{AV}}}$, $T_{\text{вес}_{\text{AV}}}$, $P_{\text{фев}_{\text{AV}}}$ – средние по полигонам наблюдения для осадков марта, зимних осадков и температуры марта, температуры весны и осадков февраля соответственно. Первая модель для богатства видов (1) объясняет 74% дисперсии числа видов вариацией независимых переменных, показатель деградации меньше 50% ($Degr = 26\%$), что отвечает успешной верификации модели и позволяет построить карту. Модель ЧР (2) объясняет 76% дисперсии вариацией приведенных в уравнении факторов, показатель деградации меньше 50% ($Degr = 8\%$). Для ЧС 74% дисперсии объясняется вариацией предикторов в уравнении (3), показатель деградации для модели на пределе допустимого, но все же меньше 50% ($Degr = 47\%$).

Все регрессионные уравнения (1–3) включают один и тот же климатический показатель – осадки марта. В уравнения (1) и (3) осадки входят в виде модуля разности между осадками марта и константой, близкой к среднему значению по выборке, т.е. $|P_{\text{мар}} - 26.65|^{1/2}$. Константа в процессе анализа уточнялась эмпирически по максималь-

ному коэффициенту детерминации. Предиктор $|P_{\text{мар}} - 26.65|^{1/2}$ по значимости находится на первом месте в модели (1) для ЧВ и на втором – в модели (3) для ЧС (рис. 3). Этот модуль по сути описывает резкое изменение характера зависимости ЧВ и ЧС от осадков марта [19]: нулевому значению модуля отвечает максимальное значение разнообразия, при возрастании модуля показатели разнообразия снижаются, так как знак связи с модулем отрицательный. Для ЧР в уравнении (2) осадки марта первый предиктор, зависимость нелинейная $(P_{\text{мар}} - P_{\text{мар}_{\text{AV}}})^2$, что отвечает более плавному снижению ЧР при отклонении от близкого к среднему значения.

В уравнениях для числа родов (2) и семейств (3) присутствует модуль разности между температурой марта и средним значением по выборке $|T_{\text{мар}} + 5.9|^{1/2}$. По значимости модуль находится на втором месте для ЧР и на третьем – для ЧС. Зависимость богатства родов и семейств от этого модуля обратная той, что от модуля осадков: с его увеличением растут значения ЧР и ЧС. Отметим, что связь между температурой и осадками марта отрицательная ($r = -0.45$). Замена модуля на квадратичное выражение для температуры марта заметно снижает коэффициенты детерминации в моделях, что свидетельствует о резком изменении характера зависимости ЧР и ЧС от $T_{\text{мар}}$ подобно $P_{\text{мар}}$. На картах (рис. 4) видно, что пологий главный водораздел Бугульминско-Белебеевской возвышенности характеризуется относительно высокими значениями $|T_{\text{мар}} + 5.9|^{1/2}$, в то время как температура марта на водоразделе относительно низкая; в пойме р. Волги находится область повышенной температуры марта, но пониженных значений $|T_{\text{мар}} + 5.9|^{1/2}$. Мозаики карт модулей осадков и температуры марта заметно различаются – модуль температуры имеет более мелкую и изрезанную структуру.

Рассмотрим другие предикторы, входящие в модели. В уравнении (1) для ЧВ вторым по значимости предиктором является температура октября $T_{\text{окт}}$. Положительная связь с $T_{\text{окт}}$ отвечает позитивному влиянию температуры воздуха на прогрев почвы в октябре, который предшествует снижению температуры ниже нуля в ноябре. В уравнениях для ЧР и ЧС такой предиктор и подобные ему отсутствуют. Отметим, что связь между $T_{\text{окт}}$ и ЧВ, ЧР и ЧС слабые, однако перепад между температурами октября и ноября ($T_{\text{окт}} - T_{\text{ноя}}$) в однофакторной связи определяет 25% дисперсии ЧВ и 24% ЧС: большой прогрев воздуха перед снижением температуры ниже нуля в октябре способствует возрастанию богатства видов и семейств.

Нелинейное выражение для суммы осадков зимы $(P_{\text{зим}} - P_{\text{зим}_{\text{AV}}})^2$ со знаком “+” входит в уравнения для ЧВ (1) и ЧР (2). Предиктор объяс-

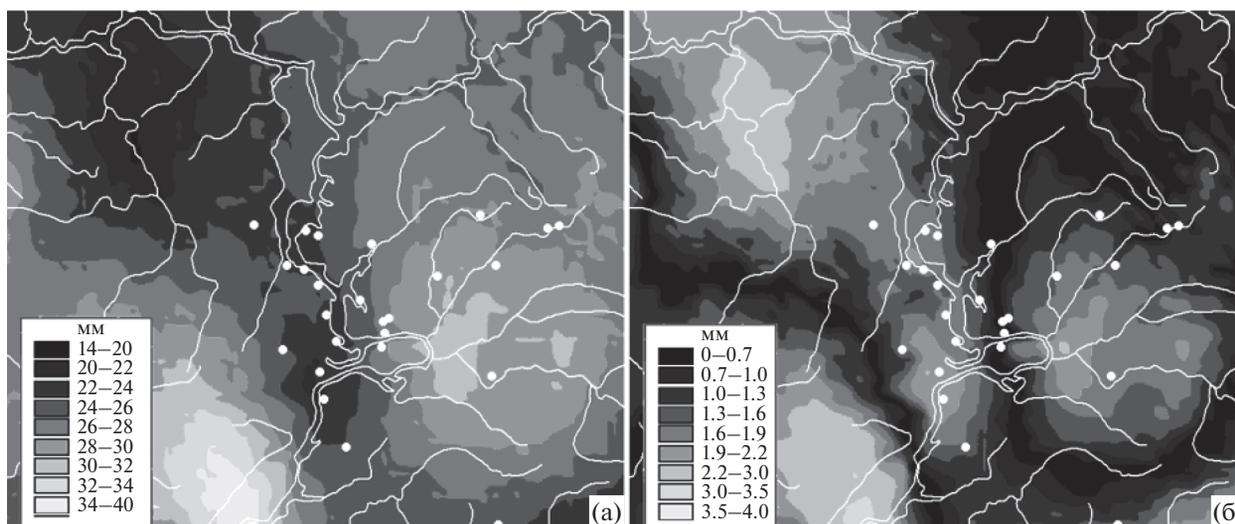


Рис. 3. Карта осадков марта (а) и карта $|P_{\text{Мар}} - 26.65|$ (б); малые значения модуля отвечают увеличению таксономического разнообразия, в первую очередь видов. На картах показаны гидросеть и 25 исследовательских полигонов.

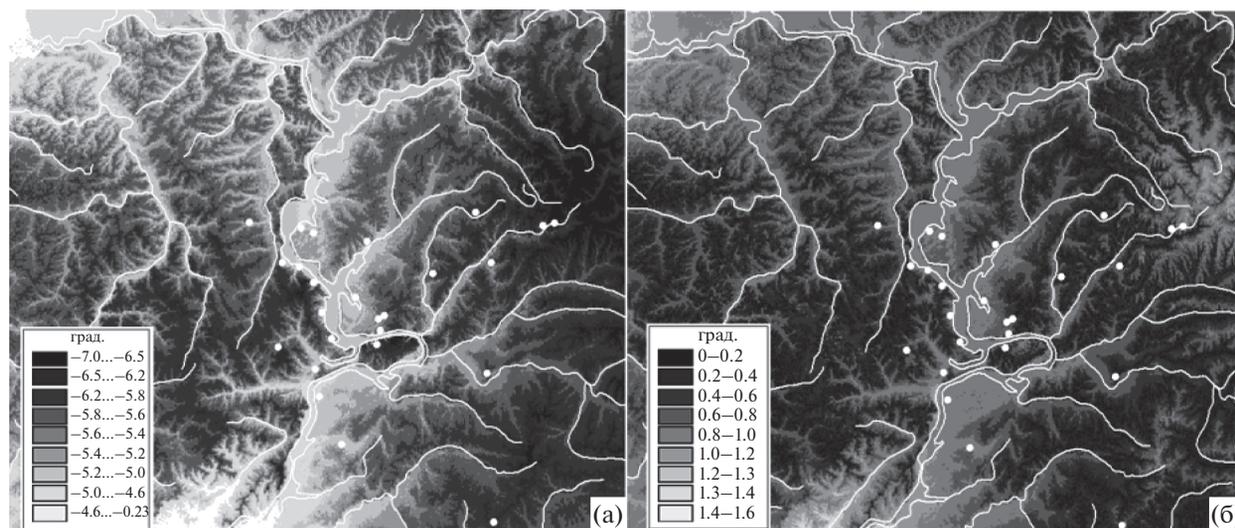


Рис. 4. Карта температуры марта (а) и карта $|T_{\text{Мар}} + 5.9|$ (б); малые значения модуля отвечают увеличению таксономического разнообразия, в первую очередь родов.

няет 17% дисперсии ЧВ. Осадки зимы можно рассмотреть в двух диапазонах, которые выбраны потому, что ЧВ и ЧР в них различно связаны с осадками: в диапазоне 90–107 мм с ростом осадков ЧВ и ЧР снижаются, в диапазоне 107–121 мм – возрастают. Такая зависимость от осадков зимы может быть объяснена тем, что большому снежному покрову в регионе локально на полигонах отвечают более низкие температуры в апреле. Сравнение диапазонов осадков зимы и температуры апреля показывает, что для диапазона с большими осадками температура апреля снижается в среднем на 1.5°C . Такое соотношение влияет на условия снеготаяния: при малых осадках и повышен-

ной температуре можно ожидать подсушивания почвы, в противоположном случае – избыточного увлажнения.

Квадратичная связь с температурой весны $(T_{\text{Вес}} - T_{\text{Вес}_{\text{AV}}})^2$ входит со знаком “+” в уравнения для ЧР (2) и ЧС (3). Это подобно связи с квадратичным выражением температуры марта $(T_{\text{Мар}} - T_{\text{Мар}_{\text{AV}}})^2$, поскольку $T_{\text{Вес}}$ и $T_{\text{Мар}}$ связаны достаточно тесно (коэффициент корреляции $r = 0.79$). В уравнении (3) для числа семейств температура весны $(T_{\text{Вес}} - T_{\text{Вес}_{\text{AV}}})^2$ со знаком “+” является самым влиятельным предиктором.

Модель для ЧС (3) содержит квадратичное выражение для осадков февраля ($P_{фев} - P_{фев_{AV}}$)² со знаком “-”. Осадки февраля характеризуются тесной связью с осадками зимы ($R^2 = 0.87$). Однако влияние осадков февраля в уравнении (3) отличается от влияния осадков зимы в уравнениях (1) и (2). Возможно, что $(P_{фев} - P_{фев_{AV}})^2$ является корректирующим предиктором, который несколько снижает учет влияния осадков марта на ЧС, поскольку $P_{фев}$ и $P_{мар}$ тесно связаны друг с другом ($R^2 = 0.90$).

Сравнение моделей для ЧВ (1), ЧР (2) и ЧС (3) показывает, что их сходство состоит в том, что факторы среды, определяющие изменение рангов в пространстве, представляют зимний и весенний сезоны. По-видимому, климатические условия начала весны и предшествующие ей условия периода вегетационного покоя оказываются наиболее критичными для разнообразия растительности. Модели различаются статистической значимостью сходных факторов. Так, для ЧВ (1) наиболее важны условия, определяемые модулем осадков марта, для ЧР (2) важнее связь с модулем температуры марта. На более заметную зависимость ЧР от температуры по сравнению с ЧВ указывают и однофакторные связи (см. рис. 2). Уравнение для числа семейств (3) включает оба описанных выше модуля, объединяя зависимости, характерные и для ЧВ, и для ЧР. При этом наиболее важной для ЧС оказывается нелинейная зависимость от температуры весны, которая интегрирует условия начала вегетации, включая влияние показателей отдельных месяцев. При сравнении моделей следует отметить различия ведущих предикторов: для ЧВ наиболее важен модуль $|P_{мар} - 26.65|^{1/2}$, для ЧР — квадратичное выражение для $P_{мар}$ ($P_{мар} - P_{мар_{AV}}$)², описывающее более плавное изменение ЧР с осадками марта; для ЧР также характерна нелинейная связь с температурой весны ($T_{вес} - T_{вес_{AV}}$)². Различия в пространственном изменении богатства трех таксономических уровней видны на картах, рассчитанных по моделям (1), (2) и (3) и показанных на рис. 5.

На карте ЧВ (рис. 5а) видна светлая полоса, огибающая Общий северный сырт и Бугульминско-Белебеевскую возвышенность — область высоких значений ЧВ и низких — модуля осадков марта (см. рис. 3). Светлой области на северо-востоке изучаемого региона отвечает изрезанный рисунок из чередующихся больших и малых значений ЧВ, что отвечает нелинейной связи с температурой марта. На карте ЧР (рис. 5б) возрастание богатства происходит на возвышенностях Общий северный сырт и Бугульминско-Белебеевской, а также в Самарской Луке и на Приволжской возвышенности на широте Самарской Луки. На карте ЧС (рис. 5в) видно увеличение богатства

на меньшей площади, охватывающей обе возвышенности, что близко к карте ЧР и снижению ЧС в области, огибающей эти возвышенности, подобно снижению ЧВ.

Рассмотрим факторы среды в виде модулей $|P_{мар} - 26.65|$ и $|T_{мар} + 5.9|$ (рис. 6), не используемые обычно в анализах пространственного изменения таксонов. Несмотря на то, что модуль $|P_{мар} - 26.65|$ характеризуется малыми значениями — от 0 до 4.5 мм (см. рис. 6а), он объясняет 41% дисперсии ЧВ и 20% ЧС. Изменение модуля на 1 мм приводит в среднем к снижению богатства видов на 94 и богатства семейств на 7 единиц. В уравнениях (1) и (3) использован корень квадратный из модуля $|P_{мар} - 26.65|^{1/2}$, поскольку он дает наибольший коэффициент детерминации в уравнениях. Модуль температуры марта $|T_{мар} + 5.9|$ также является малой величиной: весь диапазон модуля на изучаемой территории составляет 1.2°C. Наиболее сильно от этого модуля зависит ЧР — его вариацией объясняется 21% дисперсии ЧР. Увеличение модуля на 1°C приводит к росту богатства родов на 94 единицы (см. рис. 6б). Зависимость от модуля температуры противоположна зависимости от модуля осадков, поскольку $P_{мар}$ и $T_{мар}$ связаны отрицательно.

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно [17], что ЧВ возрастает с ростом площади S участков наблюдения. Для региональных исследований рекомендовано выбирать $S \sim 100$ км² [18]. При этом значении S связь ЧВ с климатом и рельефом в Среднем Поволжье для 25 полигонов изучалась нами ранее [19, 20], в том числе для различных жизненных форм сосудистых растений [21, 22]. Связи ЧР и ЧС с факторами среды в этих работах не изучали. Для этих полигонов связи ЧР и ЧС с климатом описаны в работе [23], однако такие существенные характеристики климата, как испаряемость РЕТ, испарение АЕТ и дефицит воды WD, в ней не рассматривались, а главное не были учтены важные нелинейные связи с климатом; то и другое впервые использовано в настоящей работе.

Логарифмический характер возрастания ЧВ с ростом S позволяет оценить то значение площади полигонов, при котором ее увеличение в два раза увеличивает ЧВ не более чем на 20%, т.е. S определяет конкретную флору региона. Для Среднего Поволжья это S оценено нами как 400 км² [24]. Первые результаты работы с полигонами 400 км² описаны в работе [25], но в них не учтены важные нелинейные связи с климатом.

Результаты нашего исследования показали, что изменения богатства всех таксономических рангов в регионе зависят от некоторых оптимальных значений осадков марта. Почему для флор

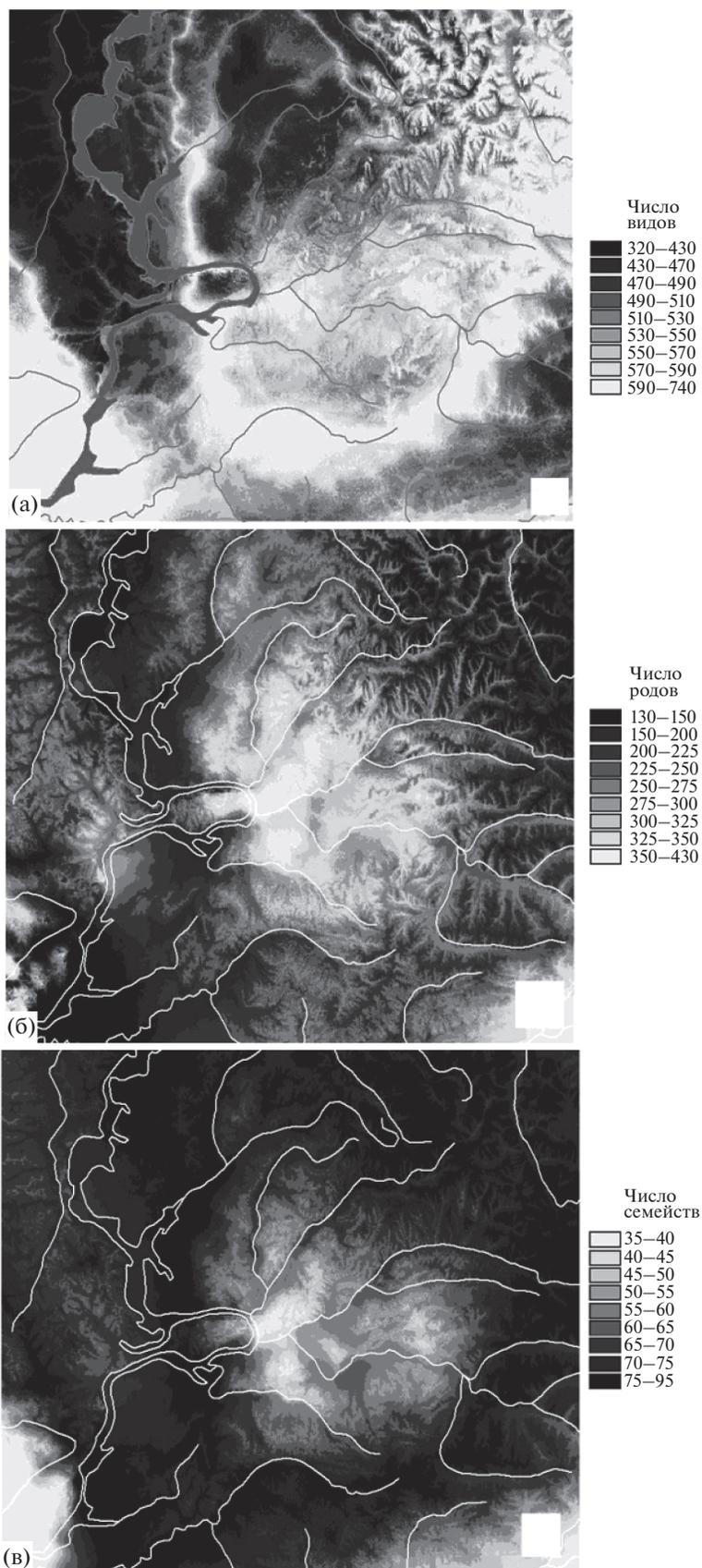


Рис. 5. Карта числа видов (а), рассчитанная по модели (1), карта числа родов (б), рассчитанная по модели (2), и карта числа семейств (в), рассчитанная по модели (3).

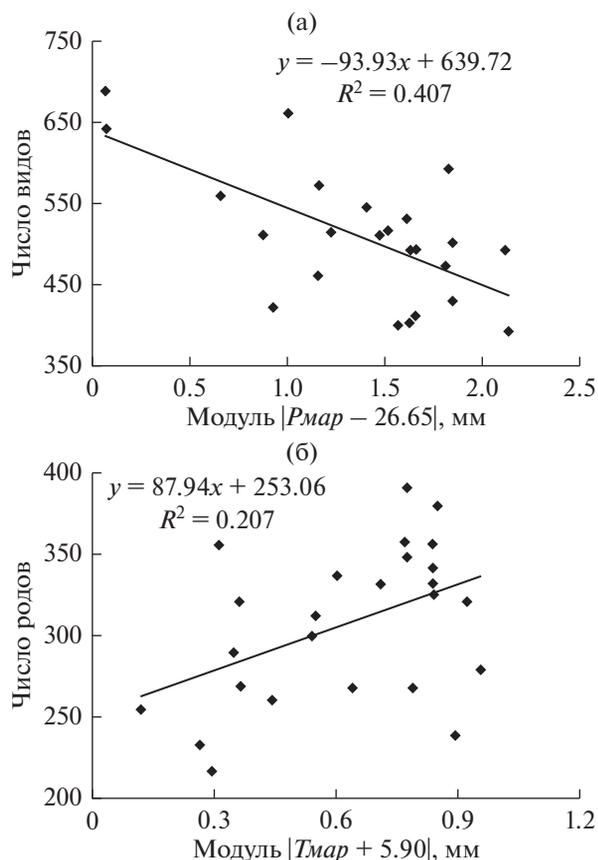


Рис. 6. Связь числа видов с $|P_{\text{мар}} - 26.65|$ (а) и числа родов с $|T_{\text{мар}} + 5.9|$ (б).

изучаемого региона важны осадки марта? Отметим, что в марте при средней температуре -5.5°C средние значения осадков являются минимальными в году (25.6 мм). Сильная зависимость от осадков марта может быть связана с условиями снеготаяния в регионе. Так, осадки марта тесно связаны с осадками зимы ($R^2 = 0.92$), что отвечает большей прибавке снега в марте при больших зимних снежных запасах. Сумма осадков зимы и марта может защищать почву и растения не только от охлаждения, но и от проникновения весеннего тепла. Активное снеготаяние в регионе происходит в апреле, но температура апреля отрицательно связана с осадками марта: увеличенному зимнему покрову и мартовской добавке снега отвечает меньшая апрельская температура, и наоборот. В первом случае снеготаяние может быть медленным и приводить к переувлажнению, во втором — быстрым и приводить к подсушиванию почвы. Поэтому между двумя такими крайними случаями появляется пространственная область оптимального соотношения осадков и температуры, в которой обеспечены наиболее благоприятные условия снеготаяния. На картах (см. рис. 3) видны различия в пространственных структурах,

сформированных распределением осадков марта и модуля $|P_{\text{мар}} - 26.65|$. На северо-востоке Приволжской возвышенности и в пойме р. Волги на широте Самарской Луки осадки в регионе заметно снижаются, в этих же областях значения модуля возрастают. Низкие значения модуля, где увеличиваются ЧВ и ЧС, темной полосой огибают с юга Северный общий сырт, с востока — Бугульминско-Белебеевскую возвышенность и пересекают Приволжскую возвышенность. Отметим, что связь таксономических богатств с осадками и температурой марта характеризуется резким переломом — сменой знаков зависимости числа таксонов вблизи среднего значения показателя климата.

Модули осадков и температуры начала весны имеют очень малые значения: $|P_{\text{мар}} - 26.65|$ — от 0.1 до 2.1 мм и $|T_{\text{мар}} + 5.9|$ — от 0.2° до 1.0°, и находятся на пределе ошибок измерений показателей. Однако они оказывают существенное влияние на пространственное распределение богатства всех таксономических уровней. Приведем следующий пример выявленного влияния малых изменений климатических показателей на растительность. В горах на северо-востоке Америки изучали изменение положения границы между лиственными и хвойными лесами с ростом температуры [34]. Выявлено, что после возрастания среднегодовой температуры на 1°C за 40 лет граница сдвинулась вверх на 100 м. Это означает, что малый односторонний и постоянно действующий температурный сигнал в среднем 0.025°C в год оказался достаточно влиятельным на фоне более значительных вариаций межгодовых температур. Можно предположить, что модули температуры и осадков марта уподоблены постоянно действующим в пространстве малым сигналам. Отметим здесь также влияние еще одной малой величины — перепада температур конца осени (*Токт* — *Тноя*), описанной выше; в тенденции при возрастании этой разницы на каждые 0.1°C число видов увеличивается на 88 единиц и число семейств — на 8.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты нашего анализа флористических выборок территории Среднего Поволжья на 25 полигонах размером 100 км^2 показали, что выявленные закономерности не воспроизводят результаты прежних исследований сильной зависимости таксономического разнообразия от широты и температур. Возможно, это объясняется тем, что исследовали территории большой протяженности: например, богатство разных таксономических уровней сосудистых растений изучали в европейской части России на протяжении 26° по широте, в Арктике и Субарктике — 19° . Перепады температур и осадков на таких территориях суще-

ственно больше, чем в изучаемом нами регионе. В Среднем Поволжье более существенны резкие нелинейные зависимости таксономических уровней от температур и осадков зимнего и весеннего периодов. Эти зависимости описываются модулями $|P_{мар} - 26.65|$ и $|T_{мар} + 5.9|^2$, которые отражают “переломы” в связях. Таким образом, в изученном регионе с небольшими климатическими градиентами изменение таксономического богатства следует условиям, которые определяют специальные показатели — модули, описывающие резкую нелинейность и смену знаков в связях. Карты модулей представлены более сложной и тонкой, чем фоновый климат, структурой (см. рис. 3, 4) и проявляют особенности рельефа. Влиятельность этих предикторов мы связываем с описанными выше особенностями условий влагообеспечения.

Модели, описывающие изменение в пространстве богатства трех таксономических уровней, объединяет сходство факторов среды, которые представляют климат зимнего и весеннего сезонов. Наиболее статистически влиятельные факторы обнаруживают различия моделей: для богатства видов — модуль осадков марта, для родов — квадрат осадков марта, для семейств — квадрат температуры марта.

Модули показателей климата ранее не применяли при анализах пространственных изменений флоры. Несмотря на малые значения модулей, все три изученных таксономических уровня находятся в существенной зависимости от них. Поэтому мы рассматриваем такие модули как специфические региональные климатические показатели, организующие таксономическое богатство в пределах относительно небольшого региона в большей степени, чем фоновые климатические показатели.

Авторы благодарны сотрудникам лаборатории проблем фиторазнообразия и фитоценологии Института экологии Волжского бассейна РАН за помощь в полевых исследованиях.

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Qian H., Ricklefs R.E. Taxon richness and climate in angiosperms: is there a globally consistent relationship that precludes region effect? // *The American Naturalist*. 2004. V. 163. № 5. P. 773–779.
2. Juárez A., Ortega-Baes P., Sühling S. et al. Spatial patterns of dicot diversity in Argentina // *Biodiversity and Conservation*. 2007. V. 16. P. 1669–1677.
3. Морозова О.В. Пространственные тренды таксономического богатства флоры сосудистых растений // *Биосфера*. 2011. Т. 3. № 2. С. 190–207.
4. Чиненко С.В., Зверев А.А., Королева Т.М. и др. Градиенты параметров биоразнообразия локальных флор Российской Арктики и Субарктики / Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: Мат-лы III Всероссийской научной конф. Екатеринбург, 2018. С. 118–125.
5. Francis A.P., Currie D.J. A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms // *The American Naturalist*. 2003. V. 161. № 4. P. 523–536.
6. Hawkins B.A., Rodríguez M.Á., Weller S.G. Global angiosperm family richness revisited: linking ecology and evolution to climate // *J. of Biogeography*. 2011. V. 38. P. 1253–1266.
7. Hawkins B.A., Field R., Cornell H.V. et al. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness // *Ecology*. 2003. V. 84. № 12. P. 3105–3117.
8. Hillebrand H. On the generality of the latitudinal diversity gradient // *The American Naturalist*. 2004. V. 163. № 2. P. 192–211.
9. Field R., Hawkins B.A., Cornell H.V. et al. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis // *J. of Biogeography*. 2009. V. 36. P. 132–147.
10. Moser D., Dullinger S., Englisch T. et al. Environmental determinants of vascular plant species richness in the Austrian Alps // *J. of Biogeography*. 2005. V. 32. P. 1117–1127.
11. Richerson P.J., Lum K.-L. Patterns of plant species diversity in California: relation to weather and topography // *The American Naturalist*. 1980. V. 116. P. 504–536.
12. Whittaker R.J., Nogués-Bravo D., Araújo M.B. Geographical gradients of species richness: a test of the water-energy conjecture of Hawkins et al. (2003) using European data for five taxa // *Global Ecology and Biogeography*. 2007. V. 16. P. 76–89.
13. Dullinger I., Wessely J., Bossdorf O. et al. Climate change will increase the naturalization risk from garden plants in Europe // *Global Ecology and Biogeography*. 2017. V. 26. P. 43–53.
14. Adhikari P., Jeon J.-Y., Kim H.W. et al. Potential impact of climate change on plant invasion in the Republic of Korea // *J. of Ecology and Environment*. 2019. V. 43. P. 36.
15. Shrestha U.B., Shrestha B.B. Climate change amplifies plant invasion hotspots in Nepal // *Diversity and Distributions*. 2019. V. 25. P. 1599–1612.
16. Шмидт В.М. Зависимость количественных показателей конкретных флор европейской части СССР от географической широты // *Ботан. журн.* 1979. Т. 64. № 2. С. 172–183.
17. Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1984. 288 с.
18. Csergő A.M., Salguero-Gómez R., Broennimann O. et al. Less favourable climates constrain demographic strategies in plants // *Ecology Letters*. 2017. V. 20. № 8. P. 969–980.
19. Шарый П.А., Иванова А.В., Шарая Л.С., Костина Н.В. Влияние внутригодового распределения характеристик климата на разнообразие сосудистых растений в Среднем Поволжье // *Экология*. 2019. № 3. С. 163–171. [Shary P.A., Ivanova A.V., Sharaya L.S., Kostina N.V. The influence of the intra-annual distribution of climate characteristics on the diversity of vascu-

- lar plants in the Middle Volga Region // Russ. J. of Ecology. 2019. V. 50. № 3. P. 209–217. <https://doi.org/10.1134/S1067413619010089> <https://doi.org/10.1134/S0367059719010086>
20. Шарая Л.С., Шарый П.А., Иванова А.В. и др. Сравнительное изучение связей богатства видов, родов и семейств сосудистых растений от климата и рельефа в Среднем Поволжье // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2021. Т. 30. № 3. С. 47–51.
 21. Шарый П.А., Шарая Л.С., Иванова А.В. и др. Зависимость состава спектров жизненных форм сосудистых растений от факторов среды в Среднем Поволжье // Изв. Самарского научного центра РАН. 2019. Т. 21. № 2. С. 26–34.
 22. Шарый П.А., Шарая Л.С., Иванова А.В. и др. Сравнительный анализ видового богатства жизненных форм сосудистых растений в Среднем Поволжье // Сибирский экологич. журн. 2019. № 4. С. 383–396. [Shary P.A., Ivanova A.V., Sharaya L.S. et al. Comparative analysis of the species richness of life forms of vascular plants in the Middle Volga // Contemporary Problems of Ecology. 2019. V. 12. № 4. P. 310–320. <https://doi.org/10.1134/S1995425519040103> <https://doi.org/10.15372/SEJ20190402>
 23. Sharaya L.S., Shary P.A., Ivanova A.V. et al. Changes in species richness of vascular plants under climate and solar radiation in the Middle Volga River region (Russia) // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2020. V. 607. P. 012010.
 24. Иванова А.В., Костина Н.В. Выявление площади минимум-ареала конкретной флоры с учетом антропогенной трансформации территории // Изв. Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. № 4. С. 77–80.
 25. Sharaya L.S., Ivanova A.V., Aristova M.A. et al. Dependence of diversity of floras on climate in the Middle Volga region // IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 2021. V. 818. P. 012047.
 26. Саксонов С.В., Савенко О.В., Иванова А.В., Конева Н.В. Флора Сусканского заказника в Самарской области (Низменное Заволжье, Мелекесско-Ставропольский флористический район) // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2007. № 2. С. 125–156.
 27. Сенатор С.А., Саксонов С.В., Раков Н.С. и др. Сосудистые растения Тольятти и окрестностей (Самарская область) // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2015. Т. 9. № 1. С. 32–101.
 28. POWO: Plants of the World Online. 2022. <http://plantsoftheworldonline.org> (Дата обращения: 15.01.2022).
 29. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // International J. of Climatology. 2005. V. 25. № 15. P. 1965–1978.
 30. Шарый П.А., Шарая Л.С., Сидякина Л.В. Связь NDVI лесов и характеристик климата Волжского бассейна // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2020. Т. 17. № 4. С. 154–163.
 31. 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., 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. V. 46. № 11. P. 1076–1087. <https://doi.org/10.1134/S1064229313090044> <https://doi.org/10.7868/S0032180X13090104>
 32. Montgomery D.C., Peck E.A. Introduction to linear regression analysis. New York: John Wiley & Sons, 1982. 504 p.
 33. Guisan A., Zimmermann N.E. Predictive habitat distribution models in ecology // Ecological Modelling. 2000. V. 135. № 2-3. P. 147–186.
 34. Beckage B., Osborne B., Gavin D.G. et al. A rapid upward shift of a forest ecotone during 40 years of warming in the Green Mountains of Vermont // Proceedings of the National Academy of Sciences (USA). 2008. V. 105. № 11. P. 4197–4202.
 35. Хитун О.В., Чиненко С.В., Зверев А.А. и др. Градиенты таксономического разнообразия локальных флор Российской Арктики // Экология и география растений и растительных сообществ: Мат-лы IV Междун. научн. конф. Екатеринбург: ИЭВБ РАН, 2018. С. 1001–1006.