

УДК 574551.4634.1

ВЛИЯНИЕ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ГАЛОФИТОВ В РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ

© 2020 г. П. А. Шарый^{a, *}, Л. С. Шарая^b, Т. М. Лысенко^{b, c, d}

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

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

^cБотанический институт им. В.Л. Комарова РАН,
Россия 197376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2

^dТобольская комплексная научная станция УрО РАН,
Россия 626152 Тобольск, Тюменская обл., ул. Академика Юрия Осипова, 15

*e-mail: p_shary@mail.ru

Поступила в редакцию 10.10.2019 г.

После доработки 06.12.2019 г.

Принята к публикации 09.01.2020 г.

Проанализирована связь долей жизненных форм (ЖФ) галофитов с освещенностью склонов в засоленных почвах Самарской области. Многолетние травы (гемикриптофиты) являются доминантами в растительных сообществах на слабо засоленных почвах и на незасоленных. В этих условиях они имеют преимущество в борьбе за свет и тепло, вытесняя однолетние травы (терофиты). С ростом степени засоленности почв экотопа в растительном сообществе увеличивается доля терофитов, которые в этих условиях успешно конкурируют за свет с гемикриптофитами. Показано, что даже в пределах одного исследуемого участка гемикриптофиты и терофиты меняют характер связей с показателем радиации в зависимости от засоленности почвы. Регрессионные модели, использующие в качестве предикторов освещенность склонов и характеристики рельефа, объясняют более 74% дисперсии числа видов ЖФ.

Ключевые слова: засоленные почвы, галофиты, солнечная радиация, видовое богатство, жизненные формы

DOI: 10.31857/S0367059720040101

Галофитами, или солелюбивыми, называют растения, способные нормально развиваться при степени засоленности почв 0.5% (5 г/л) и более; не способные к этому растения носят имя гликофитов [1]. Число видов галофитов составляет 2% от количества видов наземных покрытосеменных растений; половина семейств высших растений содержит виды галофитов; более половины из 550 видов семейства Chenopodiaceae являются галофитами [2]; семейства Asteraceae, Poaceae и Fabaceae также включают большое число видов галофитов, однако они представляют менее 5% видов в этих семействах [2]. Известно использование галофитов в сельском хозяйстве и промышленности [3].

В то время как гликофиты имеют мало средств для противостояния засоленности почв [4], галофиты накапливая соли в вакуолях клеток листьев, поддерживая в них осмотическое давление в 2–3 раза выше, чем в почве [2]. Тем не менее повышение засоленности почв более чем на 6% приводит к снижению фотосинтеза у большин-

ства галофитов [5, 6]. Поэтому солнечная радиация может играть особую роль для выживания галофитов на засоленных почвах.

Попытка ранжировать галофиты по способам уменьшения влияния солей оказалась малоэффективной [2]. Галофиты относятся к разным жизненным формам (ЖФ) [7], но и в этом случае явных закономерностей найдено мало, за исключением того, что доля однолетних трав (терофитов) несколько возрастает в засоленных почвах, что сближает спектр ЖФ засоленных почв со спектром ЖФ пустыни [8]. Это связано и с тем, что галофиты обычно устойчивы также и к сухим условиям [2, 6].

В спектрах ЖФ на незасоленных почвах умеренного климата доминируют гемикриптофиты [9], а на засоленных показано увеличение доли терофитов, которые при высокой степени засоления почвы могут становиться доминирующей по числу видов жизненной формой [8]. В раститель-

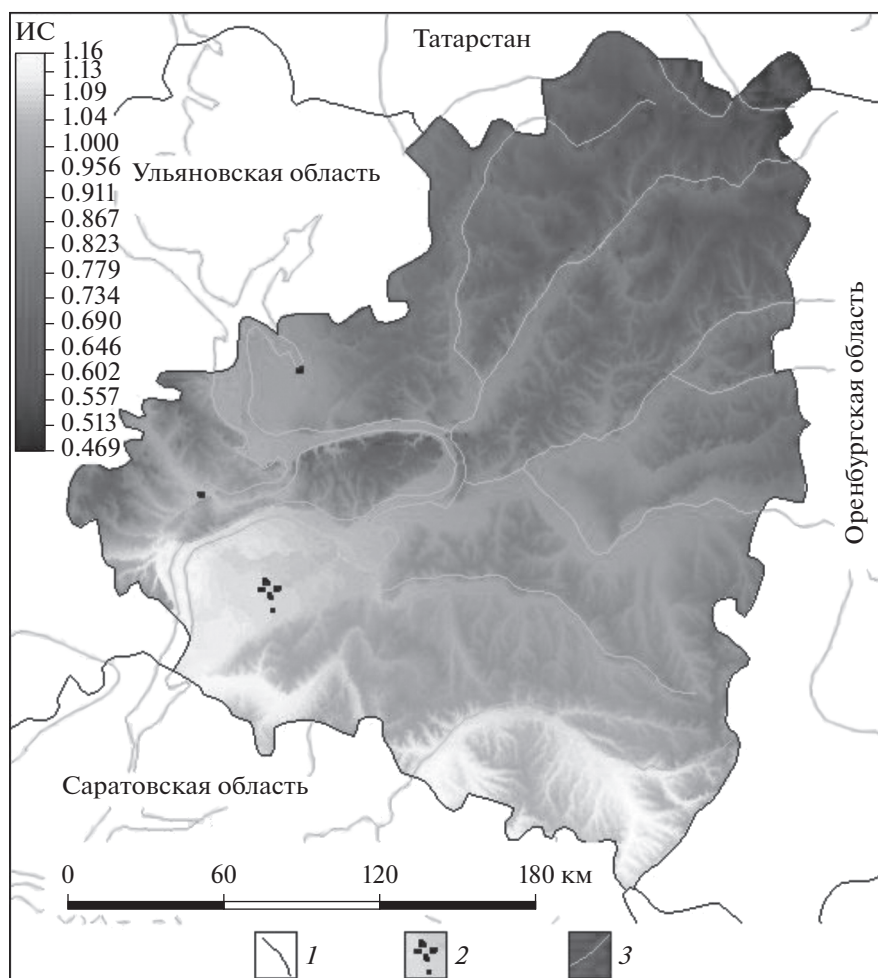


Рис. 1. Положение участков на карте индекса сухости $IS = 100 \times T_{year}/P_{year}$ (отношение среднегодовых температуры и осадков) Самарской области ($IS > 1.04$ отвечают степной зоне): 1 – границы административных областей, 2 – участки, 3 – реки.

ных сообществах на незасоленных почвах Самарской области доминируют гемикриптофиты, которые вытесняют терофитов с более освещенных юго-западных склонов в борьбе за свет [10]. Использование таких показателей в прежних исследованиях позволило выявить тесные связи количественных характеристик растительных сообществ с солнечной радиацией в разных масштабах [11, 12].

В регионе (Самарская обл.) и на локальных участках незасоленных почв терофиты проигрывают гемикриптофитам в борьбе за солнечную радиацию. Цель настоящей работы – изучение доминирования ЖФ при изменении солнечной радиации на засоленных почвах в этом же регионе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Площадь засоленных почв в Самарской области составляет 3.1% от сельскохозяйственных земель, занимающих 75.5% площади области [13]. Среднегодовая температура равна $+5^{\circ}\text{C}$, осадки –

490 мм [13]. Выбраны три участка с засоленными почвами, где в 1995–1997 гг. на 170 квадратных площадках со стороной 3–16 м каждая определяли виды галофитов и оценивали общее проективное покрытие (ОПП). Всего на этих площадках найдено 95 видов. Участки названы северный (N-55, число означает количество площадок), средний (M-60) и южный (S-55). Два первых расположены в зоне лесостепи, третий – в зоне степи. Площадь первых двух около 1 км^2 , площадки южного участка расположены на площади около 80 км^2 . Положение участков в Самарской области показано на рис. 1.

Засоленность измеряли на нескольких выбранных площадках каждого участка, пробы почв отбирали с помощью бура с интервалом 25 см до глубины 100 см в четырехкратной повторности. В лабораторных условиях в пробах почвы определяли содержание ионов водорастворимых солей: HCO_3^- , Cl^- , CO_3^{2-} , SO_4^{2-} , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ [14].

Таблица 1. Данные о растительности субучастков, участков и множества всех площадок (их обозначения описаны в тексте)

Характеристики растений	Субучастки							
	ML-29	MT-31	NC-10	NI-22	NP-23	SWD-15	SED-22	SOD-18
Число видов	52	53	6	29	35	24	23	21
Среднее видовое богатство	11.38	11.42	2.90	6.68	8.83	7.60	6.64	5.72
Общее проективное покрытие, %	84.5	66.5	43.0	50.7	57.4	63.3	52.7	61.1
Доля однодольных, %	32.7	32.1	16.7	24.3	25.7	20.8	34.8	28.6
Доля гемикриптофитов, %	91.8	80.0	51.0	54.9	65.7	58.1	55.7	42.9
Доля терофитов, %	7.3	15.9	47.0	31.6	24.4	36.6	37.3	51.3
Доля хамефитов, %	0.9	4.0	2.0	13.5	9.8	5.2	7.1	5.8
Характеристики растений	Участки и весь набор площадок							
	M-60		N-55		S-55		G-170	
Число видов	70		39		38		95	
Среднее видовое богатство	11.40		6.89		6.60		8.39	
Общее проективное покрытие, %	75.2		52.1		58.4		62.3	
Доля однодольных, %	31.4		25.6		23.7		27.4	
Доля гемикриптофитов, %	85.8		58.7		52.2		66.1	
Доля терофитов, %	11.7		31.4		41.7		27.8	
Доля хамефитов, %	2.5		9.9		6.1		6.1	

Примечание. Среднее видовое богатство определено как число видов в расчете на площадку, усредненное по площадкам.

В работе мы оперируем интегральной характеристикой засоленности — содержанием солей (в %), которое измеряли по сухому остатку водного раствора. Для приближенной оценки засоленности субучастков использовали известное эмпирическое правило, согласно которому видовое богатство галофитов в среднем уменьшается с ростом засоленности. Это позволило нам выделить субучастки и приближенно охарактеризовать их как слабо-, средне- и сильнозасоленные.

Из-за сильных вариаций характеристик растительности (и засоленности почв) мы разделили каждый участок на 2–3 субучастка по свойствам растительности или по рельефу. Поскольку количество площадок различалось для субучастков, мы оценивали видовое богатство (ВБ) как среднее по площадкам число видов в расчете на площадку. Характеристики участков и субучастков приведены в табл. 1.

Северный участок N-55 (ВБ = 6.89) представляет собой древнюю погребенную ложбину (старичу), где пермские породы (пески) покрыты осадками акчагыльского моря, состоящими из темно-серых и зеленоватых глин, которые характеризуются высоким содержанием сернистого натрия. Выступая на поверхность из-под смытого чехла покровных глин, они вызывают засоление почв. Засоленные почвы здесь встречаются в виде отдельных пятен или более обширных массивов,

расположенных как на повышенных элементах рельефа, так и в понижениях. Засоление на этом участке отличается большим разнообразием как по степени, так и по типу; чаще всего отмечается хлоридно-сульфатный тип засоления. Из токсичных солей преобладают сульфаты натрия и магния, реже — хлориды магния. Из-за сильной неоднородности участок был разбит на три субучастка: центральный NC-10 (ВБ = 2.90), промежуточный NI-22 (ВБ = 6.68) и периферийный NP-23 (ВБ = 8.83). Засоленность почв здесь часто была около 2.0%, но принимала также более высокие (в центральном субучастке) и низкие (в периферийном) значения.

Средний участок M-60 частично расположен в пойме р. Усы, частично — на террасе, лежащей выше поймы на 7.4 м. На участке в целом наблюдаются относительно высокое ВБ (11.40) и сравнительно низкая засоленность почв. Засоление на террасе более сильное. Пойма лежит на 1 м выше р. Усы и во время половодья затопляется обычно на срок не более 30 дней. Глубина грунтовых вод здесь менялась от 17 см в апреле 1995 г. до 91 см в сентябре 1995 г. В пойме ОПП = 84.5%, а на террасе ОПП = 66.5%. Субучасток поймы (ВБ = 11.38) среднего участка обозначим как ML-29, террасы (ВБ = 11.42) — MT-31.

Южный участок S-55 (ВБ = 6.60) относится к Майтуганской депрессии, включающей две круп-

ные мезодепрессии: западную, называемую Большая Майтуга (площадь 85.8 км², средняя глубина 2.30 м, максимальная 6.42 м, площадь водосбора 408 км²), и восточную, Малая Майтуга (площадь 41.0 км², средняя глубина 1.63 м, максимальная 3.98 м, площадь водосбора 137 км²). Здесь подстилающие четвертичные отложения — акчагыльские глины морского происхождения — содержат большое количество сернокислого натрия, способствуя засолению почв в местах выхода солей на поверхность; в четвертичном аллювии развит единый водоносный горизонт, гидравлически связанный с р. Волгой [15]. Засоленность почв здесь достигает 10.8%. В мезодепрессиях и в области вне мезодепрессий ВБ существенно различается. Поэтому на южном участке выделены три субучастка: западная мезодепрессия SWD-15 (ВБ = 7.60), восточная SED-22 (ВБ = 6.64) и область вне мезодепрессий SOD-18, где наблюдали сравнительно низкое ВБ (5.72) и относительно высокую засоленность почв.

Жизненные формы (ЖФ) растений определяли по Раункиеру [16]. На площадках встречались три ЖФ: гемикриптофиты (многолетние растения с почками возобновления на почве), терофиты (однолетние травы) и хамефиты (почки возобновления над землей, но не выше 25 см). Доли этих ЖФ определяли для каждой площадки, а для субучастков или участков находили доли ЖФ как средние значения по принадлежащим им площадкам. Для всех участков и большинства субучастков доминирующей по числу видов ЖФ были гемикриптофиты, что обычно для незасоленных почв в умеренном климате [9]. Данные о растительности, включая спектры ЖФ и процент однодольных растений, для всех участков и субучастков, а также для всего множества площадок G-170 приведены в табл. 1. Видно, что в степном субучастке SOD-18 терофиты становятся доминирующей ЖФ, что сравнимо с засоленными почвами степного участка на северо-западе Казахстана [8].

Для построения моделей использовали расширенный набор 18 характеристик рельефа — морфометрических величин (МВ), описанных в [17, 18], которые рассчитывали из матрицы высот SRTM разрешения 30 м [19]. Округление высоты до целого числа метров в этих данных вносит наибольшие ошибки в расчет характеристик рельефа, зависящих от вторых производных, т.е. в расчет различных характеристик кривизны [18]. Однако из 12 таких характеристик только одна вошла в одну из регрессионных моделей. Крутизна и освещенность склонов зависят от первых производных и менее чувствительны к ошибкам. Описание смысла каждой МВ в контексте ландшафтных явлений и процессов можно найти в работах [17, 18]. Однако в регрессионные модели вошли только

высота, крутизна, освещенность склонов и горизонтальная избыточная кривизна khe .

Освещенность склонов $F(a,b)$ описывает перпендикулярность падения солнечных лучей на земную поверхность и меняется от нуля (теневые склоны) до 100% (перпендикулярное падение); она зависит от двух углов — склонения Солнца над горизонтом a и азимута Солнца b , отсчитываемого от севера по часовой стрелке. Угол a брали равным 35°, для нахождения угла b (эффективного азимута) перебирали все значения азимутов от 90° до 270° с интервалом в 5° в статистических сравнениях, выбирая то, для которого коэффициент детерминации R^2 максимален. Освещенность рассчитывали из матрицы высот по методике [18].

Методы построения моделей множественной регрессии описаны в [20, 21]. Верхним индексом T обозначены характеристики рельефа, нелинейно преобразованные для приближения их распределения к нормальному, как описано в [20]. Поскольку в используемой нами картографической проекции координаты X и Y описываются большими числами и коэффициенты регрессии при них малы, делая уравнение громоздким, мы отсчитываем координаты от центра участка, где они равны средним значениям для выборки. Смысл использования координат в моделях связан с определенной зависимостью засоленности почв от места на участке: например, на северном участке засоленность убывает с удалением от его центра. Поскольку точное распределение засоленности в пространстве (по площадкам) нам неизвестно, мы использовали функции координат X и Y , а именно X , Y , $X+Y$, $X-Y$, $|X|$, $|Y|$, $|X+Y|$, $|X-Y|$ и $(X^2 + Y^2)^{1/2}$. Для каждого предиктора каждой модели мы оценивали его значимость путем расчета t -статистик Стьюдента (Student) [20]; в каждой модели предикторы упорядочены по убыванию их значимости, т.е. первым идет наиболее значимый предиктор.

Связь квадрата высоты Z^2 с самой высотой Z иногда близка к линейной, поэтому для обеспечения возможности использовать их совместно в уравнении (а это бывает необходимо), мы используем центрированный квадрат, т.е. $(Z - Z_{\text{среднее}})^2$, для которого не характерна линейная связь с Z .

Множественная регрессия позволяет оценить тесноту и значимость связи видового богатства галофитов с факторами среды (характеристиками рельефа), выбрать главные из них и найти эффективный азимут Солнца, которому отвечает наибольшее влияние освещенности на разнообразие галофитов. Однако она не оценивает спектры жизненных форм галофитов, что важно для понимания различия распределения жизненных форм растений на засоленных и незасоленных почвах. Поэтому дополнительно мы использовали спек-

тры ЖФ [9, 16], дающие необходимую для этого информацию.

На незасоленных почвах спектры жизненных форм обычно следуют геометрической прогрессии [22], экологический смысл которой заключается в следующем: доминирующая по числу видов ЖФ занимает долю k объема экологической ниши сообщества, следующая за ней занимает такую же долю от оставшейся части ниши $(1 - k)$, следующая — от $(1 - k)^2$ и так далее. Это и дает геометрическую прогрессию вида $p_i = p_1(1 - k)^{i-1}$, где p_i — доля ЖФ ранга i , а p_1 — доля доминирующей ЖФ. Это явление называют захватом ниши (niche pre-emption) [22]. При выполнении геометрической прогрессии зависимость p_i от i дает прямую в полулогарифмических координатах ($\lg p_i, i$). Однако для засоленных почв выполнение модели геометрической прогрессии не проверялось.

Мы также приводим головную часть спектра видового богатства ведущих семейств наиболее засоленного южного участка, важную для сравнения с известными аналогичными спектрами.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для засоленных почв характер связи ВБ гемикриптофитов и терофитов с освещенностью был обычно менее определен, когда рассматривался каждый из участков в целом, однако сохранялось одно общее свойство — противоположные знаки их связи с освещенностью для терофитов и гемикриптофитов. Это свойство указывало на конкуренцию между этими ЖФ за свет в пределах изучаемых участков. Разделение каждого участка на субучастки делало связи более определенными, но проявилась новая особенность — знак связи гемикриптофитов и терофитов с освещенностью мог отличаться для разных субучастков. Примеры таких связей, когда меняются и знаки, и теснота связи, для субучастков террасы (MT-31) и поймы (ML-29) среднего участка показаны на рис. 2.

Эффективный азимут Солнца этими графиками не определяется, его можно найти с помощью регрессии; как показано ниже, он равен 220° , что указывает на ведущую роль освещенности с юго-запада. На незасоленных почвах Самарской области связь долей гемикриптофитов с освещенностью склонов с юго-запада положительна, т.е. в умеренной зоне, где гемикриптофиты доминируют, они выигрывают в борьбе за свет и тепло, вытесняя терофиты на менее освещенные склоны. Поэтому связь освещенности с юго-запада с долями терофитов для незасоленных почв отрицательна [10]. Однако из рис. 2 следует, что для засоленных почв связь долей гемикриптофитов с освещенностью с юго-запада может быть как положительна (в пойме), так и отрицательна (на террасе). При этом знаки связи освещенности с

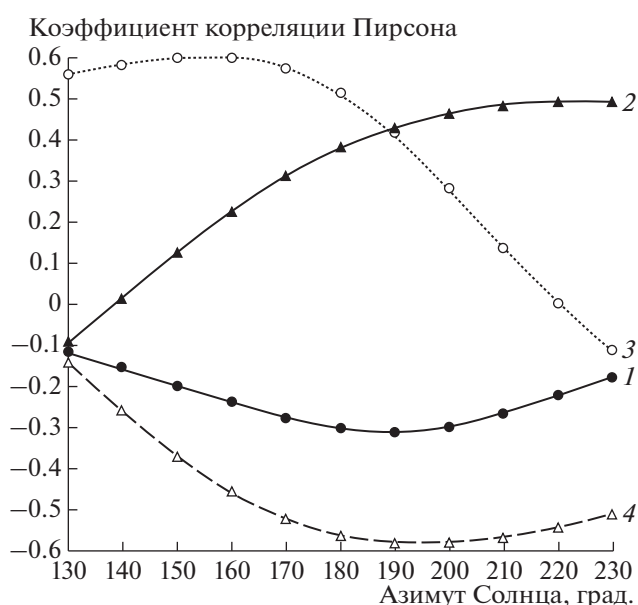


Рис. 2. Связь между освещенностью склонов $F(35, b)$ и долями гемикриптофитов и терофитов как функцией азимута Солнца b средnezасоленного (террасы) и слабозасоленного (поймы) субучастков среднего участка: 1 — гемикриптофиты террасы, 2 — гемикриптофиты поймы, 3 — терофиты террасы, 4 — терофиты поймы.

терофитами и в пойме, и на террасе являются противоположными тем, что характерны для гемикриптофитов. Различие в знаках, по-видимому, вызвано конкуренцией между этими ЖФ за свет и тепло. Изменение знаков связи освещенности с юго-запада и гемикриптофитами зависит от того, какая ЖФ выигрывает в конкуренции на террасе или в пойме. Во влажной пойме гемикриптофиты побеждают в конкуренции, на сухой террасе их доля уменьшается, а доля терофитов увеличивается вдвое по сравнению с поймой (см. табл. 1). Это указывает на более высокую засоленность почв на террасе. Здесь терофиты-галофиты имеют наиболее благоприятные условия для существования и выигрывают в конкуренции с гемикриптофитами за свет и тепло, а в пойме проигрывают. Это объясняет положительную связь терофитов с освещенностью на террасе и отрицательную — гемикриптофитов.

Если это явление воспроизводимо и при более высокой засоленности, то последняя должна приводить к отрицательной связи гемикриптофитов с освещенностью с юго-запада и положительной — терофитов. Проверим это предположение для субучастка SOD-18, определенного как сильно засоленный по наиболее низкому значению ВБ.

Полученный результат (рис. 3) подтверждает высказанное предположение о том, что высокая засоленность почв делает терофиты более конкурентоспособными в борьбе за свет и тепло, чем



Рис. 3. Связь между освещенностью склонов $F(35, b)$ и долями гемикриптофитов (1) и терофитов (2) как функция азимута Солнца b для сравнительно сильно-засоленного субучастка SOD-18.

гемикриптофиты. Такой результат прямо противоположен тем, которые выявлены для относительно слабо засоленных почв, в частности в пойме среднего участка, и для выявленных ранее для незасоленных почв Самарской области [10]. Таким образом, можно заключить следующее: при низкой засолённости в конкуренции за тепло и свет выигрывают гемикриптофиты, а при высокой — терофиты, доля которых увеличивается с ростом засолённости.

Для долей терофитов $Nst\%$ наиболее засоленного субучастка SOD-18 при использовании характеристик рельефа и координат в качестве предикторов уравнение регрессии имеет следующий вид:

$$Nst\% = 27.8F(35^\circ, 220^\circ) + 59.6(GA - GA_{AV})^2 + 1.42(Z - Z_{AV})^2 - 0.0298|X| - 1543, \quad (1)$$

$$R^2 = 0.740, \quad P < 0.001.$$

Модель объясняет 74% дисперсии долей терофитов. Положительная связь $Nst\%$ с главным предиктором — освещенностью с юго-запада $F(35^\circ, 220^\circ)$, означает возрастание долей терофитов на юго-западных склонах террас рек и мезодепрессий. Такое положение вызвано их успешной конкуренцией с гемикриптофитами за свет и тепло в условиях сильной засолённости субучастка. Заметим, что доля терофитов (51.3%) превышает здесь долю гемикриптофитов (42.9%). Положительная связь со вторым предиктором, центрированным квадратом крутизны склонов $(GA - GA_{AV})^2$,

означает возрастание долей терофитов как на крутых (выше средней крутизны $GA_{AV} = 0.70^\circ$), так и на пологих (крутизна меньше GA_{AV}) склонах. По-видимому, на пологих склонах террас рек и мезодепрессий весной влаги, необходимой семенам терофитов, больше, а на крутых склонах водорастворимые соли лучше смываются. Положительная связь с третьим предиктором, центрированным квадратом высоты $(Z - Z_{AV})^2$, означает возрастание долей терофитов в высоких местах субучастка. Заметим, что все площадки субучастка имеют высоту $48 < Z < 51$ м, а $Z_{AV} = 44$ м определено для всего участка, и на субучастке нет площадок с высотой меньше Z_{AV} . Такая связь может быть объяснена большим засолением положительных форм рельефа из-за большего испарения с них; на таких площадках увеличиваются доли терофитов, и конкурентоспособность последних дополнительно усиливается в сильно засоленных почвах. Отрицательная связь с четвертым предиктором, модулем координаты $|X|$, могла бы означать убывание долей терофитов в западной части субучастка, но этот предиктор незначим в модели.

Для долей гемикриптофитов $Nsh\%$ того же субучастка SOD-18 при использовании рельефа уравнение множественной регрессии имеет следующий вид:

$$Nsh\% = -21.6F(35^\circ, 220^\circ) - 1.59(Z - Z_{AV})^2 - 24.8khe^T - 28.0(GA - GA_{AV})^2 + 1318, \quad (2)$$

$$R^2 = 0.815, \quad P < 0.001.$$

Эта модель объясняет 82% дисперсии долей гемикриптофитов. Знаки связей с тремя предикторами противоположны таковым для долей терофитов в модели (1), что еще раз указывает на конкуренцию между гемикриптофитами и терофитами, которая способна уменьшаться за счет их разделения в пространстве. Отрицательная связь с третьим предиктором, горизонтальной избыточной кривизной khe , означает уменьшение долей гемикриптофитов с ростом локальной расчлененности рельефа (извилистости потоков).

Таким образом, на засоленных почвах терофиты становятся успешно конкурирующей за свет и тепло жизненной формой. Данные рис. 2 показывают, что это происходит задолго до того, как терофиты становятся доминирующей по отношению к числу видов ЖФ.

Рост засолённости почв, определенной по видовому богатству, происходит от среднего участка ($BB = 11.40$) при промежуточном значении на северном участке (6.89) к южному (6.60) и приводит к нарушению наблюдаемой для незасоленных почв закономерности в связях между долями ЖФ в их спектрах. Закономерность выражается в том,

что доли ЖФ в спектре следуют геометрической прогрессии [22]. В полулогарифмических координатах она выражается прямой линией экспоненциального тренда; например, для относительно слабозасоленного (ВБ = 8.83) субучастка NP-23 этот тренд хорошо приближается к данным ($R^2 = 0.9997$, $P < 0.05$) (рис. 4); для сильно засоленного (ВБ = 5.72) субучастка SOD-18 тренд сравнительно плохо приближается к данным ($R^2 = 0.655$, $P > 0.1$), демонстрируя нарушение геометрической прогрессии (рис. 5).

ОБСУЖДЕНИЕ

Множественная регрессия показывает, что главным фактором среды, влияющим на пространственное распределение основных жизненных форм галофитов – терофитов и гемикриптофитов, является освещенность склонов с юго-запада. При этом с ростом засоленности почв меняется их доминирование: если при низкой засоленности доминируют гемикриптофиты, то при высокой доминантами (по числу видов) становятся терофиты. Выполнение геометрической прогрессии при этом нарушается (см. рис. 5).

Следовательно, с ростом засоленности почв захват ниши все в большей степени осуществляется терофитами, причем они захватывают в первую очередь наиболее освещенные юго-западные склоны, где у них больше возможности осуществлять необходимый для жизни фотосинтез. Это соответствует представлению о негативном влиянии солей на фотосинтез галофитов [5, 6], дополняя его тем, что при высокой засоленности для терофитов это влияние меньше, чем для гемикриптофитов. Поскольку галофиты нередко приспособлены также и к сухим условиям [2, 5], сближение их спектра жизненных форм с таковым пустыни при высокой засоленности почв [8] представляется ожидаемым.

Возрастание долей терофитов с ростом засоленности почв вызвано рядом причин, одной из которых является замена гликофитов галофитами. Особенно убедительно в нашем исследовании это проявляется на примере видов семейства *Chenopodiaceae*. Более половины видов этого семейства являются галофитами [2]. Так, в спектре семейств незасоленных почв Самарской области *Chenopodiaceae* занимает десятое место по числу видов [23], а в спектре семейств засоленных почв южного участка – второе место (рис. 6). При этом все девять видов этого семейства, найденные на засоленных почвах, относятся к терофитам. Доля видов *Chenopodiaceae* растет от относительно слабозасоленного среднего участка (7.1%) к средnezасоленному северному (15.4%) и сильнозасоленному южному (21.1%) участкам. В этой последовательности участков доли терофитов в спек-

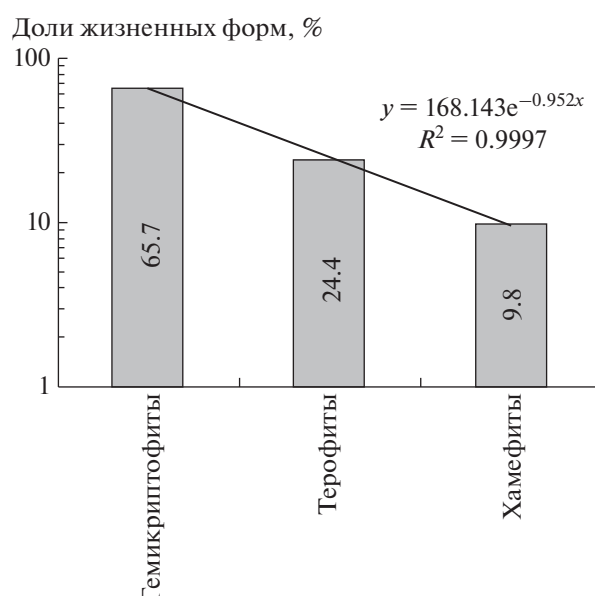


Рис. 4. Спектр жизненных форм (ЖФ) для относительно слабо засоленного субучастка NP-23. Связь между долями жизненных форм описывается законом экспоненциального убывания $p_i = p_1(1 - k)^{i-1}$, где p_i – доля ЖФ ранга i , а p_1 – доля доминирующей ЖФ ($y = 168.14e^{-0.952x}$, x – номер ранга после упорядочивания долей жизненных форм по их уменьшению), $R^2 = 0.9997$, $P < 0.05$.

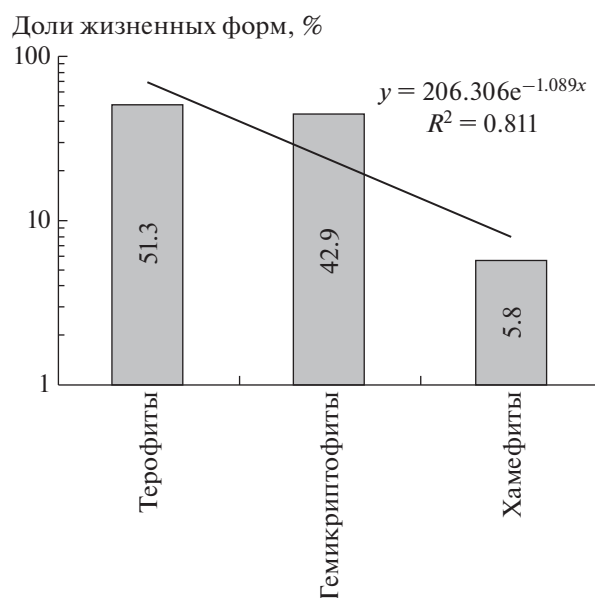


Рис. 5. Спектр жизненных форм для относительно сильно засоленного субучастка SOD-18. Комментарии к графику те же, что и к рис. 4, $y = 206.31e^{-1.089x}$, $R^2 = 0.655$, связь незначима.

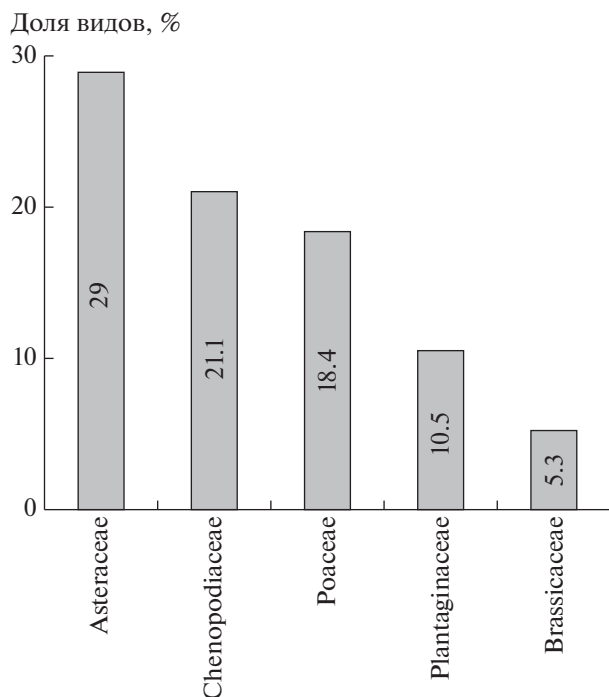


Рис. 6. Головная часть спектра семейств южного участка. Семейства расположены в порядке убывания долей видов в % от их общего числа на участке.

трах ЖФ возрастают значительно быстрее: 11.7, 31.4 и 41.7%. Возрастание участия Chenopodiaceae на засоленных почвах связано как с большой долей видов галофитов в этом семействе, так и с тем, что при высокой засолённости терофиты получают преимущества в борьбе за свет и тепло. Это видно на примере наиболее засоленного южного субучастка SOD-18, где в спектре жизненных форм преобладают терофиты (см. рис. 5), которые положительно связаны с освещённостью с юго-запада в модели (1) при отрицательной связи гемикриптофитов с освещённостью в модели (2) для того же субучастка.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Brown J.J., Glenn E.P., Smith S.E. Feasibility of halophyte domestication for high-salinity agriculture // Khan M.A. et al. Eds. *Sabkha Ecosystems*. V. IV: Cash Crop Halophyte and Biodiversity Conservation, Tasks for Vegetation Science 47. 2014. P. 73–80.
2. Glenn E.P., Brown J.J., Blumwald E. Salt tolerance and crop potential of halophytes // *Critical Reviews in Plant Sciences*. 1999. V. 18. P. 227–255.
3. Chinnusamy V., Jagendorf A., Zhu J.-K. Understanding and improving salt tolerance in plants // *Crop Science*. 2005. V. 45. P. 437–448.
4. Flowers T.J., Muscolo A. Halophytes in a changing world // *AoB PLANTS*. 2015. V. 7. P. plv020. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv020>
5. Medina E. Physiological ecology of psammophytic and halophytic plant species from coastal plains in Northern South America // Khan M.A. et al. Eds. *Sabkha Ecosystems*. V. V: The Americas, Tasks for Vegetation Science 48, 2016. https://doi.org/10.1007/978-3-319-27093-7_3
6. Kachout S.S., Mansoura A.B., Jaffel K. et al. The effect of salinity on the growth of the halophyte *Atriplex hortensis* (Chenopodiaceae) // *Applied Ecology and Environmental Research*. 2009. V. 7. P. 319–332.
7. Khan M.A., Qaiser M. Halophytes of Pakistan: characteristics, distribution and potential economic usages // Khan M.A. et al. Eds. *Sabkha Ecosystems*. V. II. Netherlands: Springer, 2006. Chapter 11. P. 129–153.
8. Айнеусова С.А. Анализ жизненных форм растений флористических комплексов Актюбинского флористического округа // *Acta Biologica Sibirica*. 2017. Т. 3. № 1. С. 46–51.
9. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
10. 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., Sharaya L.S., Ivanova A.V. 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. P. 310–320. doi 10.1134/S1995425519040103] <https://doi.org/10.15372/SEJ20190402>
11. Шарый П.А., Шарая Л.С., Сидякина Л.В., Саксонов С.В. Влияние солнечной энергии и сомкнутости крон деревьев на богатство видов травянистой растительности юга лесостепи // *Сибирский экологич. журн.* 2017. № 5. С. 539–552. [Shary P.A., Sharaya L.S., Sidiyakina 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. V. 10. P. 464–475. doi 10.1134/S1995425517050134] <https://doi.org/10.15372/SEJ20170502>
12. 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 vascular plants in the Middle Volga Region // *Rus. J. of Ecology*. 2019. V. 50. P. 209–217. doi 10.1134/S1067413619010089] <https://doi.org/10.1134/S0367059719010086>
13. Засоленные почвы России. М.: ИКЦ “Академкнига”, 2006. 854 с.
14. Методы определения катионно-анионного состава водной вытяжки: ГОСТ 26423-85 – ГОСТ 26428-85. М.: Изд-во стандартов, 1985. 41 с.
15. Каюков П.Н. Отчет Средне-Волжской гидрогеологической станции по теме “Геологическое районирование орошаемых земель по условиям применения вертикального дренажа”. Куйбышев, 1965. 92 с.
16. Raunkiaer C. Plant Life Forms. Oxford: Clarendon Press, 1937. 104 p.

17. Шарая Л.С., Шарый П.А. Изучение пространственной организации лесных экосистем с помощью методов геоморфометрии // Экология. 2011. № 1. С. 3–10. [Sharaya L.S., Shary P.A. Geomorphometric study of the spatial organization of forest ecosystems // Rus. J. of Ecology. 2011. V. 42. P. 1–8. doi 10.1134/S1067413610061025]
18. Shary P.A., Sharaya L.S., Mitusov A.V. Fundamental quantitative methods of land surface analysis // Geoderma. 2002. V. 107. P. 1–32.
19. Rodriguez E., Morris C.S., Belz J.E. et al. An assessment of the SRTM topographic products, Technical Report JPL D-31639. Pasadena, California: Jet Propulsion Laboratory, 2005. 143 p.
20. 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. P. 1076–1087. doi 10.1134/S1064229313090044] <https://doi.org/10.7868/S0032180X13090104>
21. 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 vascular plants in the Middle Volga Region // Rus. J. of Ecology. 2019. V. 50. P. 209–217. doi 10.1134/S1067413619010089] <https://doi.org/10.1134/S0367059719010086>
22. Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity // Taxon. 1972. V. 21. P. 213–251.
23. Иванова А.В., Костина Н.В. Характеристика флоры Самарского Заволжья по семейственному спектру // Самарский научный вестник. 2015. № 2(11). С. 86–88.