

УДК 581.1:574.2:57.087

## **СВЯЗЬ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ РАСТЕНИЙ С УСТОЙЧИВОСТЬЮ К ЗАСУХЕ: МЕТААНАЛИЗ ПО ДАННЫМ МЕЖДУНАРОДНЫХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ СЕТЕЙ**

Федькаев М.Ю.

*аспирант научной специальности 1.5.15. «Экология» СамГТУ*

e-mail: m.fedkaev@yandex.ru

### **Аннотация**

Рассмотрены возможности количественного синтеза данных о связи функциональных признаков растений с устойчивостью к засухе на основе международных баз признаков, сетей растительных описаний и опубликованных экспериментов. Разграничены показатели засухоустойчивости, устойчивости функционирования при водном дефиците и восстановления после засухи. Предложены критерии включения исследований, система извлечения данных, способы приведения различных исходов к сопоставимым размерам эффекта и модель метаанализа со случайными эффектами. Сопоставлены удельная площадь листа, сухое вещество листа, плотность древесины и гидравлические признаки. В литературе выявляются закономерности, зависящие от таксономической принадлежности, интенсивности засухи и выбранного показателя ответа; поэтому универсальное ранжирование признаков не обосновано. Отдельно рассмотрены псевдорепликация, пропуски в матрицах признаков и смещение опубликованных выборок. Работа представляет обзорно-методический синтез с анализом опубликованных количественных результатов; новые объединенные оценки эффекта без исходных таблиц наблюдений не заявляются.

**Ключевые слова:** засуха, функциональные признаки, метаанализ, удельная площадь листа, плотность древесины, гидравлическая уязвимость, TRY, экспериментальные сети.

## **THE RELATIONSHIP BETWEEN PLANT FUNCTIONAL TRAITS AND DROUGHT RESISTANCE: META-ANALYSIS BASED ON DATA FROM INTERNATIONAL EXPERIMENTAL NETWORKS**

Fedkaev M.Yu.

*Postgraduate student in the scientific specialty 1.5.15 «Ecology» at Samara State Technical University*

e-mail: m.fedkaev@yandex.ru

### **Abstract**

The article evaluates how international plant trait databases, vegetation-plot networks and published drought experiments can support quantitative synthesis of relationships between plant traits and drought resistance. Resistance, resilience and recovery are treated as distinct response variables. Explicit study eligibility criteria, data extraction fields, standardized effect sizes and multilevel random-effects meta-analysis are proposed. Specific leaf area, leaf dry matter content, wood density and xylem hydraulic traits are considered, together with ecological and methodological moderators. Published evidence indicates context-dependent associations that vary with drought intensity, species composition and the measured response; a universal trait ranking is therefore not warranted. Risks of pseudoreplication, missing trait values, publication bias and non-independent datasets are described. This is a literature-based methodological synthesis; no newly calculated pooled effect estimates or original experiments are claimed.

**Keywords:** drought resistance, plant functional traits, meta-analysis, specific leaf area, wood density, hydraulic vulnerability, TRY database, ecological networks.

### **Введение**

Возрастание частоты и выраженности дефицита влаги усиливает интерес к признакам, по которым можно заранее оценить реакцию растений на водный стресс. В функциональной

экологии такими характеристиками служат морфологические, анатомические и физиологические признаки, измеряемые на уровне особи или вида. К числу наиболее распространенных относят удельную площадь листа (SLA), содержание сухого вещества листа (LDMC), высоту растения, плотность древесины, характеристики проводящей системы и пороги потери гидравлической проводимости. Международная база TRY обеспечивает доступ к разнообразным измерениям, но само наличие большого массива признаков не означает наличия сопоставимого экспериментального показателя засухоустойчивости [1].

При сопоставлении публикаций принципиально разграничивать три характеристики: устойчивость к воздействию (*resistance*), способность к последующему восстановлению (*recovery*) и устойчивость во времени в широком смысле – *resilience*. Так, растения способны сохранять зеленую биомассу при кратковременной засухе, однако в последующие несколько лет у них фиксируется заметное снижение роста; у других видов, напротив, наблюдается глубокий спад активности, но после увлажнения восстановление происходит быстро. Если сводить такие наблюдения к одному интегральному ответному показателю, экологическая интерпретация неизбежно искажается – прежде всего из-за смешения разных аспектов реакции.

Материалы по глобальной функциональной экологии позволяют выдвинуть проверяемые гипотезы. Спектр «быстрой» и «медленной» листовой экономики описывает согласованные изменения ряда листовых свойств [2]. Синтез работ по древесным растениям выявляет связь плотности древесины, SLA и тяжести засухи с вероятностью гибели деревьев [3], а глобальная компиляция гидравлических характеристик указывает на значимость водного потенциала и запаса гидравлической безопасности [4]. Однако эти результаты получены на разных выборках, в неодинаковых единицах анализа и при несопоставимых критериях ответа; по этой причине цель настоящей статьи – разработать прозрачную схему метааналитического сопоставления функциональных признаков с устойчивостью растений к засухе и установить границы выводов, которые допускают опубликованные данные.

### **Методы и методики**

Источниками сведений могут быть три взаимодополняющие группы ресурсов. Первая – базы функциональных признаков, прежде всего TRY, объединяющая значения, измеренные разными коллективами, на разных участках и в неодинаковых условиях [1]. Вторая – сети геоботанических описаний, включая sPlotOpen, где содержатся сведения о сообществах и агрегированные значения признаков [5]. Третья – исследования с контролируемым водным дефицитом и наблюдения последствий естественных засух, в которых имеются измерения отклика растений. Первые две группы обеспечивают ковариаты и экологический контекст, но не должны автоматически трактоваться как экспериментальные оценки эффекта засухи.

Наиболее предпочтительная единица включения – независимое сравнение «засуха – контроль» в пределах конкретного опыта, вида и измеряемого исхода. Наличие нескольких уровней водного дефицита, дат повторного учета и органов растения требует сохранения иерархической структуры. В противном случае извлечение десятков коррелированных строк из одной публикации создает впечатление высокой точности, не подкрепленной количеством независимых опытов. Для наблюдательных рядов, где контроль не выделен, может оцениваться стандартизированная связь между непрерывным климатическим индексом и откликом, но такой эффект нельзя смешивать с экспериментальным логарифмом отношения средних без дополнительной модели.

Международные сети различаются доступностью первичных измерений и режимом лицензирования. TRY позволяет выполнять запросы признаков, однако полнота пространственно привязанных полей неодинакова. sPlotOpen содержит стандартизированные данные о растительности и расчетные характеристики сообщества, что полезно для оценки фона, но не заменяет измерение индивидуальной физиологической реакции на засуху. При подготовке воспроизводимого проекта требуется документировать версию выгрузки, условия лицензии, дату получения и правила согласования таксономии.

Информационная роль международных ресурсов показана в табл. 1. Сопоставимость повышается при извлечении идентификатора наблюдения, региона и исследовательского проекта; данные из баз и отдельных статей следует сверять на пересечения.

Таблица 1 – Информационная роль международных ресурсов

| Ресурс                                     | Содержание                                      | Основное ограничение                  |
|--------------------------------------------|-------------------------------------------------|---------------------------------------|
| TRY [1]                                    | Индивидуальные и видовые признаки               | Неодинаковая полнота данных           |
| sPlotOpen [5]                              | Растительные описания и агрегированные признаки | Нет экспериментального эффекта засухи |
| Полевые и лабораторные исследования [3, 4] | Отклик на дефицит влаги                         | Различие протоколов и исходов         |

Для систематического поиска целесообразно использовать словосочетания drought, water deficit, rainfall exclusion, plant functional traits, specific leaf area, wood density и hydraulic vulnerability с дополнением по интересующим таксономическим группам. Даты охвата, поисковые системы и полный список запросов необходимо фиксировать до отбора работ. На первом этапе удаляют дубликаты, затем проверяют название и аннотацию, после чего изучают полный текст потенциально подходящих исследований. Причины исключения регистрируют для каждой работы. Схема PRISMA полезна как стандарт прозрачности отчетности, но применение этой схемы само по себе не превращает обзор в выполненный метаанализ [6].

В основную количественную выборку целесообразно включать только те исследования, которые отвечают нескольким критериям. Они должны:

- определять уровень дефицита воды или сопоставимый климатический индекс;
- сообщать исходный показатель отклика;
- позволять идентифицировать растение хотя бы на уровне вида или функциональной группы;
- давать значения признака или допускать их привязку к надежному источнику;
- содержать выборочные объемы и меру вариабельности либо коэффициент с неопределенностью.

Если дисперсия отсутствует, соответствующий эффект допустимо использовать лишь в качественном обзоре, но произвольный статистический вес ему присваивать нельзя – это нарушает сопоставимость оценок. Отсюда следует и практическое ограничение: неполные по статистическому описанию данные – при всей их содержательности – не включаются в количественное взвешивание.

Исключению подлежат публикации, повторно анализирующие одну и ту же серию опытов без независимых наблюдений. Аналогично, не следует включать эксперименты, где засуха неотделима от одновременного изменения температуры или питания и при этом отсутствует факторный контроль. Если совместное воздействие само составляет предмет интереса, его можно выделить в отдельную подгруппу, сохранив сведения о взаимодействиях; такой подход, как представляется, позволяет не смешивать разные типы причинности. Отдельно кодируются ключевые характеристики исследования – жизненная форма, биом, длительность засухи, метод ее задания и показатель исходного увлажнения (табл. 2).

Таблица 2 – Обязательные поля карты извлечения

| Блок         | Параметры                                   |
|--------------|---------------------------------------------|
| Исследование | DOI, место, год, дизайн, источник данных    |
| Объект       | Вид, жизненная форма, возраст или стадия    |
| Засуха       | Продолжительность, интенсивность, контроль  |
| Признаки     | SLA, LDMC, плотность древесины, P50         |
| Эффект       | Средние, SD/SE, n или коэффициент с ошибкой |

Кодировочная карта заполняется двумя независимыми оценщиками или, как минимум, проходит вторичную проверку; возникающие разногласия разрешаются по заранее

установленным правилам. Такая процедура снижает риск произвольного кодирования и делает воспроизводимость отбора выше – особенно в случаях, когда интерпретация описаний в публикациях допускает несколько чтений. И при первичном внесении данных, и при последующей верификации важно сохранять единый порядок решений: это позволяет сопоставлять записи без смещения, связанного с различиями в экспертной оценке.

### **Результаты**

Листовые признаки отражают компромисс между скоростью накопления биомассы и длительностью использования тканей. Высокая SLA нередко связана с относительно тонкими листьями и ускоренным обменом ресурсов, тогда как более низкая SLA может сопровождаться большей структурной инвестицией – прежде всего в долговечность тканей. Однако SLA нельзя рассматривать как универсальный измеритель засухоустойчивости: вклад толщины и плотности листа неодинаков, а сама реакция определяется конкретным режимом дефицита воды. LDMC, в свою очередь, также зависит от анатомической организации и уровня гидратации ткани, поэтому сопоставление его значений требует единых процедур подготовки образцов [2].

Для древесных растений особую роль играют ксилемные характеристики. Показатель P50, обозначающий водный потенциал при потере 50% гидравлической проводимости, связан с уязвимостью проводящих элементов к эмболии. Запас безопасности описывают разностью между минимальным полевым водным потенциалом и порогом потери проводимости; важно фиксировать знак и определение этой разности. Компиляция Choat и соавторов показывает значимость запаса безопасности в разных лесных биомах [4]. При этом P50 не равен фактической вероятности гибели растения: выживаемость определяется также состоянием корней, запасами углерода и продолжительностью стресса.

Плотность древесины нередко используется как доступная функциональная характеристика. В опубликованном метаанализе Greenwood и соавторов повышенная плотность древесины и сниженная SLA ассоциировались с более слабой реакцией смертности деревьев на засуху [3]. Такое статистическое соотношение не доказывает, что механическое увеличение плотности древесины улучшит гидравлическую устойчивость каждого вида. Требуется учитывать филогенетическую структуру, видовой состав участка, размер деревьев и интенсивность события, вызвавшего гибель.

Для экспериментальных исследований с положительными величинами биомассы, роста или физиологической активности удобен логарифм отношения средних засушливого и контрольного вариантов. Он интерпретируется как относительная реакция, а не абсолютное изменение единиц измерения. Для смертности, выраженной долей погибших растений, целесообразнее использовать логарифм отношения рисков или логарифм отношения шансов при наличии числа событий и полного числа особей. Объединять такие показатели в одной общей оценке без преобразования и предметного обоснования нельзя.

Когда анализируется связь непрерывного признака с интенсивностью засухи, допустимо извлекать коэффициенты регрессии или корреляции. Коэффициенты корреляции переводят преобразованием Фишера и агрегируют отдельно от парных экспериментов. Для каждого эффекта рассчитывают выборочную дисперсию по опубликованным стандартным отклонениям и объемам групп; если в распоряжении имеются только доверительные интервалы, дисперсию восстанавливают при явном указании предпосылок. Подменять отсутствующее SD стандартной ошибкой без учета выборочного объема нельзя – такая замена искажает статистический вес эффекта.

Если один эксперимент включает несколько видов, допустимо применять многомерную модель с зависимыми эффектами. Более осторожный альтернативный вариант – агрегировать данные до уровня опыта по заранее выбранным правилам, хотя при этом утрачивается часть межвидовой вариации. Выбор метода определяется степенью доступности исходных данных; кроме того, размер эффекта и ожидаемое направление должны быть заданы заранее: отрицательный логарифм отношения биомасс обозначает снижение биомассы в

засухе, тогда как для доли погибших растений положительный эффект означает усиление повреждения.

$$\ln RR = \ln \frac{\bar{X}_{\text{засуха}}}{\bar{X}_{\text{контроль}}}, \quad (1)$$

Для независимых групп приближенная выборочная дисперсия  $\ln RR$  при положительных средних задается следующим выражением:

$$v(\ln RR) \approx SD^2_z / (n_z \cdot \bar{X}^2_z) + SD^2_k / (n_k \cdot \bar{X}^2_k), \quad (2)$$

При парном дизайне необходимо учитывать ковариацию между измерениями, поскольку применение формулы для независимых групп может некорректно оценить вес эффекта. Для корреляции, в свою очередь, используется отдельная шкала:

$$z = 0,5 \cdot \ln \left[ \frac{1+r}{1-r} \right], \quad (3)$$

Указанные формулы применимы к разным типам данных; состав итоговой аналитической подвыборки определяется тем, какая из них обоснована протоколом исходного исследования. Иными словами, выбор расчетной схемы не произволен – он должен следовать дизайну и способу получения исходных наблюдений. Если протокол допускает только один корректный вариант, именно он и задает структуру дальнейшего объединения эффектов.

При наличии полной таблицы эффектов рекомендована многоуровневая модель со случайными эффектами. Она разделяет неопределенность отдельного эксперимента и реальную вариацию между исследованиями, что особенно важно при неоднородном корпусе данных. Фиксированное среднее оправдано лишь при сильном допущении об общем истинном эффекте, малореалистичном для материалов с различными биомами, длительностью засухи и таксономическим составом. В саму модель следует включать случайные компоненты для публикации и, когда это возможно, для лаборатории, площадки или вида – такая спецификация согласует статистическую структуру с устройством источников данных.

Для мета-регрессии могут использоваться SLA, плотность древесины, P50, продолжительность стресса, индекс аридности и тип эксперимента. При этом число предикторов должно соответствовать числу независимых исследований: при малой выборке сложная модель дает нестабильные оценки и ложное ощущение точности. Если объемы выборок распределены выраженно неравномерно, необходимо оценить влияние крупных исследований с помощью анализа чувствительности – иначе их вклад может непропорционально определять итоговый вывод. Модераторы, измеряемые на уровне сообщества, не следует без оговорок интерпретировать как внутривидовые закономерности.

Степень гетерогенности оценивают через межисследовательскую дисперсию  $\tau^2$  и показатель  $I^2$ , хотя последний зависит от точности включенных оценок. Доверительный интервал для среднего эффекта описывает неопределенность объединенной оценки, тогда как предсказательный интервал отражает диапазон вероятных эффектов в новом исследовании. При высокой гетерогенности второе описание часто оказывается информативнее – по сравнению с одним сводным коэффициентом, который сглаживает различия между исследованиями.

$$y_{ij} = \beta_0 + \beta_1 T_{ij} + \beta_2 D_{ij} + u_j + \varepsilon_{ij}, \quad (4)$$

где  $u_j$  – размер эффекта;

$T$  – нормированный функциональный признак;

$D$  – характеристика засухи;

$\varepsilon_j$  – случайный эффект исследования, а дисперсия ошибки  $\varepsilon$  включает известную выборочную составляющую.

При нескольких эффектах на вид вводится дополнительная иерархия и, по возможности, моделируется ковариация.

$$I^2 = 100 \% \cdot \max\{0; (Q - df)/Q\}, \quad (5)$$

Показатель  $I^2$  служит ориентиром неоднородности, но не заменяет проверку экологических источников различий.

Наиболее определенный опубликованный количественный результат относится к древесным растениям. Greenwood и соавторы выполнили метаанализ 58 исследований

смертности лесных растений при засухе и обнаружили увеличение логарифмированной смертности на 0,46 (95% доверительный интервал 0,20-0,70) при изменении интенсивности засухи на единицу индекса SPEI в использованной авторами параметризации [3]. Включение плотности древесины и SLA повысило объясненную вариацию с 30% до 37%. Это результаты указанной публикации, а не самостоятельно рассчитанные оценки настоящей статьи.

Работа Wright и соавторов на большом глобальном массиве выявила согласованное расположение листовых характеристик вдоль спектра экономики листа [2]. Она формирует основу для гипотез о связи SLA и использования ресурсов, однако ее нельзя считать прямым экспериментальным доказательством определенного направления реакции на водный стресс. Исследование Choat и соавторов объединяет гидравлические измерения и климатические характеристики видов и демонстрирует распространенность сравнительно узких запасов гидравлической безопасности; этот результат относится к гидравлическому риску, а не к универсальному изменению биомассы [4].

Данные TRY и sPlotOpen пригодны для стратификации по биомам и значениям признаков, однако сами по себе не дают оценки причинного эффекта засухи. В частности, средневзвешенное по численности значение SLA для сообщества отражает одновременно внутривидовые свойства и замещение видов. Если при засухе изменился видовой состав, связь агрегированного SLA с продуктивностью может возникнуть даже при отсутствии прямой физиологической зависимости внутри вида. Этот механизм необходимо учитывать при анализе международных сетей (табл. 3).

Таблица 3 – Сопоставление выводов подтвержденных публикаций

| Источник             | Изучаемая связь                                  | Граница вывода                      |
|----------------------|--------------------------------------------------|-------------------------------------|
| Greenwood et al. [3] | Плотность древесины, SLA и смертность при засухе | Древесные растения; 58 исследований |
| Choat et al. [4]     | P50, водный потенциал и запас безопасности       | Гидравлическая уязвимость           |
| Wright et al. [2]    | Спектр экономики листьев                         | Не прямой эффект засухи             |
| Kattge et al. [1]    | Межвидовая изменчивость признаков                | База признаков, а не опыт           |

Таким образом, единый численный эффект для всех перечисленных источников нельзя вычислить из опубликованных аннотаций: они описывают разные ответные переменные, и для объединения потребуются таблицы первичных оценок и дисперсий.

Первое ограничение – неслучайность доступных наборов. Известные, широко изученные виды и территории представлены заметно лучше удаленных участков и редких таксонов. Второе – вариация протоколов измерений: SLA меняется в зависимости от освещенности и положения листа, а порог P50 зависит от метода оценки гидравлической проводимости. Третье – неравномерная представленность контролируемых опытов и наблюдений естественных событий. Эти типы доказательств имеют разный причинный статус.

### Обсуждение

Влияние пропущенных признаков должно проверяться отдельно. Импутация на основании филогенетической близости и иных признаков может быть полезна для картирования функционального разнообразия, но в мета-регрессии она уменьшает независимость переменных и может создавать искусственно устойчивые зависимости. Необходимо повторить основной анализ на подвыборке непосредственных измерений признака и сравнить направление оценок с полной выборкой. Кроме того, следует исключать повторное использование одного измерения TRY под видом нескольких независимых источников.

Публикационное смещение допустимо проверять воронкообразными диаграммами и регрессионными тестами лишь при достаточном числе независимых исследований и после учета гетерогенности. При наличии серий наблюдений внутри одной работы предпочтительна

кластерная оценка неопределенности. Проверка оставления одного исследования вне модели (leave-one-study-out) и поочередное исключение биомов показывает, не определяется ли итоговая связь одной выборкой. Отдельная чувствительность требуется для определения засухи по осадкам, влажности почвы и климатическому индексу.

### **Заключение**

Показано, что метааналитическое сопоставление функциональных признаков с засухоустойчивостью возможно лишь после разделения типов отклика и оценки независимости исходных наблюдений. TRY и sPlotOpen представляют ценные инфраструктуры для сопоставления признаков и экологического контекста, но причинные выводы требуют привязки к экспериментальным сериям или корректно описанным наблюдательным исследованиям.

Опубликованные результаты поддерживают практическую значимость плотности древесины, листовых свойств и гидравлических характеристик; вместе с тем направление и сила связи зависят от таксономической группы, интенсивности водного дефицита и выбранной метрики ответа. Сильные результаты для смертности древесных растений нельзя механически переносить на травянистые растения и кратковременные показатели фотосинтеза.

Предложенные критерии включения, структура извлечения данных и многоуровневая модель создают основу для воспроизводимого расчета. До загрузки первичных таблиц и повторного вычисления индивидуальных размеров эффекта нельзя сообщать новое число включенных исследований, объединенный коэффициент или уровень его статистической значимости. При дальнейшем исследовании основное внимание следует уделить независимым данным контролируемых засух и проверке прогностической ценности признаков на внешних биомов.

### **Литература**

1. Kattge J. TRY plant trait database – enhanced coverage and open access / J. Kattge, G. Bönsch, S. Díaz // *Global Change Biology*. 2020. Vol. 26, № 1. PP. 119-188.
2. Wright I.J. The worldwide leaf economics spectrum / I.J. Wright, P.B. Reich, M. Westoby // *Nature*. 2004. Vol. 428. PP. 821-827.
3. Greenwood S. Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area / S. Greenwood, P. Ruiz-Benito, J. Martínez-Vilalta // *Ecology Letters*. 2017. Vol. 20, № 4. PP. 539-553.
4. Choat B. Global convergence in the vulnerability of forests to drought / B. Choat, S. Jansen, T. J. Brodribb // *Nature*. 2012. Vol. 491. PP. 752-755.
5. Sabatini F.M. sPlotOpen – An environmentally balanced, open-access, global dataset of vegetation plots / F.M. Sabatini, J. Lenoir, H. Bruelheide // *Global Ecology and Biogeography*. 2021.
6. Page M.J. The PRISMA 2020 statement: an updated guideline for reporting systematic reviews / M.J. Page, J.E. McKenzie, P.M. Bossuyt // *BMJ*. 2021. Vol. 372. Art. n71.
7. Kattge J. TRY – a global database of plant traits / J. Kattge, S. Díaz, S. Lavorel [et al.] // *Global Change Biology*. 2011. Vol. 17, № 9. PP. 2905-2935.
8. TRY Plant Trait Database: официальный сайт. URL: <https://www.try-db.org/> (дата обращения: 21.10.2026).
9. sPlotOpen: набор данных / iDiv Data Repository. 2021.