

Altai State University

www.asu.ru



ISSN 2412-1908

Acta Biologica Sibirica, 2017, 3(1), 46–51

RESEARCH ARTICLE

УДК 581.5

Анализ жизненных форм растений флористических комплексов Актюбинского флористического округа

С.А. Айпеисова

Актюбинский региональный государственный университет имени К. Жубанова, Актобе, Казахстан E-mail: <u>saira_ap@mail.ru</u>

В статье дан анализ жизненных форм 8 флористических комплексов Актюбинского флористического округа на основании 30-летних материалов исследований. В каждом комплексе изучены жизненные формы по системам К. Раункиера и И.Г. Серебрякова, кроме того, для лугового флористического комплекса дополнительно был использован метод Л.И. Казакевича. В степном флористическом комплексе Актюбинского флористического округа установлено явное доминирование гемикриптофитов, составивших 52,4% от общего числа видов комплекса, 2-группой по числу видов явились терофиты 26,7% или 122 вида.

Распределение видов данного комплекса по жизненным формам И.Г.Серебрякова продемонстрировало явное преобладание поликарпиков, составивших 60,7% от общего числа видов комплекса. Изучение жизненных форм кальцефильного флористического комплекса по Раункиеру выявило явное преобладание гемикриптофитов, составивших 54,8% от общего числа видов комплекса. Особенности растительных ценозов кальцефильного флористического комплекса нашли отражение в спектре жизненных форм по Серебрякову. Анализ петрофильного флористического комплекса по Серебрякову показал следующую картину: стержнекорневые травы составили – 26,4%, короткокорневищные – 10,5%, длиннокорневищные – 4,6%, дерновиннокорневищные – 4,1 %. Анализ жизненных форм галофильного флористического комплекса выявил преобладание терофитов (38,2%). Установлено, что спектр жизненных форм по Раункиеру и Серебрякову подчеркивает особенности флористических комплексов Актюбинского флористического округа.

Ключевые слова: растения, жизненные формы, спектр, флористические комплексы, флористический район.

Analysis of plant life forms in Aktobe region

S.A. Aipeissova

K. Zhubanov Aktobe Regional State University, Aktobe, Kazakhstan E-mail: <u>saira_ap@mail.ru</u>

In the article the analysis of life forms from 8 floristic complexes of the Aktobe flora region is given on 30 years of field and literary data. In every complex the life forms were described according to C. Raunkiaer and I. G. Serebryakov; for a meadow floristic complex we applied the method of L.I. Kazakevich. In the steppe floristic complex of the Aktobe flora region the hemicryptophytes were the dominants and had 52.4% from all the species, the subdominant were therophytes – 26.7% or 122 species. Species distribution according to Serebryakov's life forms showed obvious predominance of polycarpics that were 60.7% from all the species. The study of life forms of calciphilous floristic complex by Raunkiaer defined obvious predominance of hemicryptophyte compiled about of 54.8% from the total species number. Analysis of

petrophilous floristic complex by Serebryakov showed the next pattern: *pivot root grass* herbares made – 26.4%, *short rhizome plants* – 10.5%, long *rhizome plants* – 4.6%, and turf *rhizome* plants – 4.1%. The analysis of life form of halophilous floristic complex defined the predominance of therophytes (38.2%).

Keywords: plants, life forms, spectrum, floristic complexes, flora region.

Введение

Жизненные формы растений отражают их приспособленность к условиям среды и являются единицами экологической классификации растений, характеризующие группы растений со сходными приспособительными структурами. По мнению, Б.А. Юрцева (1976), А.Г. Воронова (1973), Т.А. Работнова (1978), изучение жизненных форм способствует развитию представлений о биологии вида и их роли в экосистемах. Жизненные формы являются отражением длительной эволюции во всей совокупности постепенных изменений экологических условий региона (Serebryakov, 1964; Keller, 1933; Shennikov, 1950). Систем жизненных форм предложено довольно много, но, тем не менее, универсальной системы жизненных форм, охватывающей все основные группы растений, пока не существуют. На сегодняшний день наиболее широкое применение в научных исследованиях нашли системы жизненных форм, разработанные К. Раункиером (1934) и И.Г. Серебряковым (1962, 1964).

Изучение региональной флоры и слагающих ее флористических комплексов не может быть полным без анализа жизненных форм, так как это важно для решения как теоретических, так и практических вопросов (<u>Aipeissova, 2009</u>). Особый интерес представляет анализ жизненных форм флористических комплексов Актюбинского флористического округа (АФО), который расположен в северо-западной части Казахстана на стыке Европы и Азии.

Материалы и методы исследований

Объектом исследования являлись флористические комплексы Актюбинского флористического округа, целью – изучение жизненных форм флористических комплексов данного региона. Как основу для анализа видов растений по жизненным формам мы принимаем классификацию И.Г. Серебрякова (1962, 1964), наиболее подробно разработанную для семенных растений.

Следуя Серебрякову, (1962) под жизненной формой понимается своеобразный общий облик (габитус), определенной группы растений (включая их подземные и надземные органы – подземные побеги и корневые системы), возникающей в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Но так как, система жизненных форм растений разработана Серебряковым только для семенных растений и для других форм высших растений системы не существует, мы вслед за Р.В. Камелиним (1973), А.Г. Хохряковым (1981) и другими дополнительно выделяем 2 типа жизненных форм – травовидные хвощи и травовидные папоротники.

В каждом флористическом комплексе на основании тридцатилетних исследований были изучены жизненные формы по системам Раункиера и Серебрякова, кроме того, для лугового флористического комплекса дополнительно был использован метод Л.И. Казакевича (1922).

Результаты и их обсуждение

Нами исследованы жизненные формы 8 флористических комплексов АФО:

- 1. Степной флористический комплекс СФК;
- 2. Кальцефильный флористический комплекс КФК;
- 3. Петрофильный флористический комплекс -ПФК;
- 4. Псаммофильный флористический комплекс ПсФК;
- 5. Лесной флористический комплекс ЛФК;
- 6. Луговой флористический комплекс ЛугФК;
- 7. Галофильный флористический комплекс ГФК;
- 8. Водный, прибрежно-водный флористический комплекс ВПФК.

Степной флористический комплекс (СФК) образуют 41 семейство, 210 родов, 456 видов. Анализ жизненных форм по К. Раункиеру (1934) показывает явное преобладание гемикриптофитов, составляющих 52,4% от общего числа видов комплекса, что характерно для степных сообществ, следующей группой по числу видов являются терофиты 26,7% или 122 вида.

Значительная доля терофитов объясняется последствием влияния антропогенного воздействия на степные ценозы. Третьей группой являются криптофиты, составляющие 12,6%. Достаточно суровые климатические условия подчеркивает низкое количество хамефитов (5,89%). Распределение видов растений степного флористического комплекса по жизненным формам И.Г. Серебрякова показало бесспорное доминирование поликарпических травянистых растений, составляющих 60,7% от числа видов всего комплекса. По числу видов

вторую позицию занимают монокарпические травы (141 вид; 30,9%), за ними следуют полудревесные формы, составляющие 5,7% и древесные формы – 2,4%, а травовидные хвощи представлены всего 1 видом.

Такое соотношение жизненных форм в целом характерно для степных сообществ. Среди поликарпических трав наибольшим числом характеризуются стержнекорневые растения – 22%, за ними по числу видов следуют короткокорневищные – 12,0% и дерновинно-корневищные – 9,4%. Данное соотношение отражает соответствие почвенно-климатическим условиям данного комплекса. Это подтверждает и сравнение с общим региональным спектром жизненных форм, которое демонстрирует уменьшение древесных полудревесных форм в 1,7 раза, увеличение поликарпических трав на 3,7%, в том числе, увеличение стержнекорневых на 3,6%, уменьшение короткокорневищных на 3,2% с возрастанием доли дерновинно-корневищных на 4,8%; монокарпических трав на 3,3% (<u>Аіреіssova, 2016</u>). Кальцефильный флористический комплекс (КФК) образуют 36 семейств, 106 родов, 177 видов.

Изучение жизненных форм КФК по классификации К. Раункиера (1934) показало явное преобладание гемикриптофитов – 97 видов (54,8% от общего числа видов комплекса) и хамефитов – 38 видов, составляющих 21,5% (<u>Аіреіssova, 2006</u>). Остальные типы представлены незначительным числом видов: криптофиты – 10,2%, фанерофиты – 7,3%, терофиты – 6,2%.

Сравнение спектров жизненных форм по биологическим типам К. Рауникера КФК с общерегиональным показывает увеличение в нем доли гемикриптофитов на 11,5%, хамефитов на 13,6%, при значительном уменьшении количества терофитов – 19,4%, что согласуется с почвенно-климатическим условиями в целом и, в частности, плотностью и аэрацией кальцефильного комплекса.

Особенности существования растительных ценозов в КФК находит отражение, на наш взгляд, в спектре жизненных форм по И.Г. Серебрякову. В спектре жизненных форм кальцефильного флористического комплекса доминируют травянистые стержнекорневые растения, составляющие 31, 2% от общего числа видов. Стержнекорневые растения относились Г.Н. Высоцким (1915) к превалидам 1 подгруппы, так как они не способны к вегетативному размножению. По количеству видов за ними следуют короткокорневищные растения, представленные 29 видами (16,4%). Третье место по числу видов занимают полукустарнички (12,5%). К ним относятся такие распространенные на мелах виды как: Nanophyton erinaceum, Salsola laricina, Artemisia lerchiana, Artemisia pauciflora, Onosma simplicissima, Jurinea kirgisoroum и др.

Таблица 1. Распределение видов растений меловых возвышенностей АФО по жизненным формам И.Г. Серебрякова

_	Число видов	
Типы и группы жизненных форм	Абс.	%
Травовидные хвощи	1	0,6
Древесные растения		
Деревья	3	1,7
Прямостоячие кустарники	11	6,2
Лиановидные кустарники	1	0,6
Кустарнички	2	1,1
Полудревесные растения		
Полукустарники	10	5,6
Полукустарнички	22	12,4
Поликарпические травы		
Стержнекорневые	55	31,1
Длиннокорневищные	5	2,8
Короткокорневищные	29	16,4
Дерновинные	8	4,5
Кистекорневые	1	0,6
Корнеотпрысковые	9	5,1
Клубнеобразующие	1	0,6
Луковичные	3	1,7
Суккуленты	2	1,1
Паразиты	2	1,1
. Монокарпические травы		
Многолетние, двулетние	6	3,4
Однолетние длительновегетирующие	5	2,8
Эфемеры	1	0,6

И.Н. Сафронова (<u>1974</u>, с. 16-46] отмечает, что характерной особенностью меловых почв степной части Актюбинской области является господство сообществ, сформированных кальцефильно-петрофильными,

галофильно-петрофильными и галофильными полукустарничками. На четвертом месте находятся кустарники – 11 видов (Clematis orientalis, Atraphaxis frutescens, Calligonum aphyllum, Amygdalus nana, Spiraea crenata, Spiraea hypericifolia, Astragalus aktibensis, Astragalus brachylobus, Caragana balchaschensis, Lycium ruthenicum, Lonicera tatarica).

По данным Л.И. Казакевича (1922), впервые применившего статистический подход к изучению меловых сообществ юго-востока России, жизненные формы данных сообществ представлены стержнекорневыми (56% от общего числа видов), деревянистыми многолетниками (17%), дерновинными (15%) и корнеотпрысковыми растениями (12%), т.е. на сухих мелах юго-востока России абсолютного господства достигают стержнекорневые растения. В АФО на мелах также преобладают стержнекорневые поликарпики – 31,2% (табл. 1).

Жизненные формы КФК АФО характеризуются большим разнообразием, обилием кустарников, полукустарников и полукустарничков, при доминировании стержнекорневых поликарпиков, что объясняется комплексностью и пестротой растительности, а также ботанико-географическим своеобразием района исследования.

Петрофильный флористический комплекс (ПФК) Актюбинского флористического округа образуют 39 семейств, 119 родов, 219 видов. Анализ жизненных форм видов петрофильного флористического комплекса по Раункиеру показал абсолютное преобладание гемикриптофитов – 113 видов (51,4% от видов комплекса), на втором месте по количеству видов располагаются терофиты – 21,4%. Хамефиты составляют 12,3%, криптофиты – 8,2%, а фанерофиты – 6,8%, таким образом, в ПФК преобладают гемикриптофиты и терофиты. Анализ жизненных форм ПФК по Серебрякову установил преобладание поликарпических травянистых растений – 121 вид, 55,0% от общего числа видов комплекса.

Из типа поликарпические травы доминирующей группой является стержнекорневые травянистые растения, характерные для почв с плотным субстратом, не способствующих вегетативному размножению – 58 видов (26,4%). Как морфологическую адаптацию петрофитов А.И. Пяк (2003, с.36] отмечает мощное развитие подземных органов растений. Следующими группами поликарпиков являются короткокорневищные (10,5%), длиннокорневищные (4,6%), дерновиннокорневищные (4,1%). Второе место среди жизненных форм ПФК занимают монокарпические травы, составляющие 25,0% от общего числа видов комплекса, среди которых преобладают однолетние длительновегетирующие растения – 17,3%.

За монокарпиками следует тип полудревесные растения (10,51%), с явным доминированием полукустарничков, составляющих 9,1% от общего числа видов растений данного комплекса (Dianthus campestris, Silene suffrutescens, Camphorosma monspeliaca, Nanophyton erinaceum, Kochia prostrata, Alyssum lenense, Alyssum tortuosum). За ними следуют тип древесные растения (8,7%), среди которых преобладают прямостоячие кустарники – 89,8% от числа видов древесных растений (Atraphaxis frutescens, Atraphaxis spinosa, Cotoneaster melanocarpus, Spiraea crenata). Наименьшим числом видов представлены травовидные папоротники – 0,9%. Это Cystopteris fragilis и Asplenium septentrionale, являющиеся облигатными петрофитами нашей флоры.

Псаммофильный флористический комплекс образуют 39 семейств, 127 родов и 232 вида. Анализ жизненных форм псаммофильного комплекса по Раункиеру показал доминирование гемикритофитов, составивших 44,4% от общего числа видов комплекса. На втором месте по числу видов расположены терофиты - 28,4%. Хамефиты заняли 3 место (11,6%). Криптофиты и фанерофиты составили незначительный процент – 7,3% и 8,2% соответственно. В псаммофильном флористическом комплексе преобладают поликарпические травянистые растения, составляющие 45,7% от общего числа видов.

Среди поликарпических трав наиболее крупными являются стержнекорневые, составившие 22,7%. За ними следуют короткокорневищные (7,3%) и дерновиннокорневищные (6,0%). На втором месте после поликарпиков следуют монокарпические травы, среди которых лидируют однолетние длительновегетирующие растения – 20,7%. Двулетние растения образуют 7,3%. 8 видов этого типа являются эфемерами и 1 вид одно-двулетний. Третье место в ПсФК делят древесные и полудревесные растения. В типе древесные растения 82,6 % составляют прямостоячие кустарники. Тип полудревесные растения почти в равном соотношении представлен полукустарниками (12 видов) и полукустарничками (11 видов).

Анализ жизненных форм по Серебрякову в ПсФК показал явное преобладание поликарпических трав – 45,7% от общего числа видов комплекса. Лесной флористический комплекс образуют 65 семейств, 189 родов, 320 видов. Подтверждением и дополнением особенностей лесного флористического комплекса служит соотношение жизненных форм по Раункиеру с явным доминированием гемикриптофитов (151 вид) и значительным количеством криптофитов –79 видов.

Анализ жизненных форм ЛФК по И.Г. Серебрякову показал явное доминирование короткокорневищных растений, составляющих 26,6 от общего числа видов комплекса, что характерно для лесных сообществ наибольшее число травовидных хвощей, папоротников и деревьев по сравнению с другими комплексами (2,8% – травовидных хвощей и папоротников; 4,9% – деревьев. Луговой флористический комплекс образуют 54 семейства, 216 родов, 462 вида. Биологический спектр по Раункиеру показывает явное доминирование 2 типов: гемикриптофитов, составляющих 51,5% от общего числа видов комплекса и криптофитов – 22,5%. По соотношению типов жизненных форм ЛугФК наиболее близок к ЛФК, отличаясь от него следующим: гемикриптофитов больше на 4,5%, криптофитов меньше на 2,0%, фанерофитов меньше на 7,4%, терофитов больше на 4,6%.

Преобладание гемикриптофитов и криптофитов для лугов поймы р. Урал отмечено Е.А. Агелеуовым (1987).

По мнению А.П. Шенникова (<u>1964</u>), для трав лугового типа такая система является малопригодной, тогда как классификации, предложенные Н.Т. Высоцким (<u>1915</u>) и Л.И. Казакевичем (<u>1922</u>), выражая состав флоры в процентах, характеризуют более точно данную растительность. В связи с чем, результаты анализа травянистых форм по классификации Серебрякова, мы, следуя методике Казакевича, подразделили на экологоморфологические группы:

- І. Вегетативно-подвижные: длиннокорневищные 12,1%; короткокорневищные 44,3%; кистекорневые 2,4%; дерновинно-корневищные 4,3%; надземностолонные и подземностолонные 0,6%; корнеотпрысковые 2, 6%; клубнеобразующие 1,7%; луковичные 1,9%
 - II. Вегетативно-неподвижные: стержнекорневые –16,7%; малолетники 21,9%.

Как видно из приведенных данных, в луговом комплексе явно преобладают вегетативно-подвижные, составившие 70,0 % травянистых растений, что находится в соответствии с условиями их существования, точнее с особенностями почвенного, воздушного, водного режимов. Галофильный флористический комплекс АФО образуют 30 семейств, 117 родов, 259 видов. Соотношение жизненных форм по Раункиеру и Серебрякову также является подтверждением специфичности комплекса. Так, анализ жизненных форм по Раункиеру показал преобладание терофитов (38,2%) и гемикриптофитов (37,8%). Хамефиты составляют 12,7% видов комплекса, а криптофиты – 8,9 % видов от числа флор комплекса. Такое соотношение жизненных форм приближает данный комплекс к пустынной флоре, так как высокий удельный вес терофитов и хамефитов характерен для аридных зон.

Таблица 2. Соотношение жизненных форм видов растений флористических комплексов АФО по К. Раункиеру

Название	Процент от общего числа видов комплекса						
комплексов	Терофиты	Криптофиты	Гемикриптофиты	Хамефиты	Фанерофиты		
СФК	26,8	12,7	52,4	5,9	2,2		
КФК	6,2	10,2	54,8	21,5	7,3		
ПФК	21,5	8,2	51,1	12,3	6,8		
ПсФК	28,4	7,3	44,4	11,6	8,2		
ЛФК	14,1	24,7	47,2	1,9	12,2		
ЛугФК	18,8	22,5	51,5	2,4	4,8		
ГФК	38,2	8,9	37,8	12,7	2,3		
впвк	10,1	68,7	12,1	1,0	8,1		

Так, наибольший процент терофитов характерно для ГФК (38,2%), СФК на втором месте (26,8%). Криптофиты доминируют в ВПФК – 68,7%, со значительным отрывом на 2-3 местах расположились ЛФК (24,7%), ЛугФК (22,5%). Более половины видов представлены гемикриптофитами в КФК (54,8%), ПФК (51,1%), ЛугФК (51,5%,). Хамефиты преобладают в КФК – 21,5%.

Таблица 3. Соотношение жизненных форм видов растений флористических комплексов АФО по И.Г. Серебрякову

Название	Процент от общего числа видов комплекса					
комплексов	Травовидные	Монокарпические	Поликарпические	Древесные		
	хвощи и	травы	травы	формы		
	папоротники					
СФК	0,2	30,5	61,2	8,1		
КФК	0,6	6,8	65,0	27,7		
ПФК	0,9	24,7	55,3	19,2		
ПсФК	0,9	31,9	47,4	19,8		
ЛФК	3,8	16,9	65,3	14,1		
ЛугФК	0,7	22,1	69,9	7,1		
ГФК		39,4	45,6	15,1		
впвк		11,1	79,8	9,1		

Соотношение жизненных форм по И.Г. Серебрякову показало следующее: древесные формы – 4,2% (11 видов), полудревесные формы – 10,8 (28 видов), поликарпические травы – 45,6% (118 видов), монокарпические – 39,4%, 102 вида. Эти данные наиболее близки к показателям жизненных форм Прикаспийской низменности по Т.Ж. Джармагамбетову (1987). Среди поликарпических трав преобладают стержнекорневые растения, характерные для климатических и эдафических условий региона.

Водный, прибрежно-водный флористический комплекс образуют 35 семейств, 58 родов и 99 видов. Соотношение жизненных форм видов ВПФК по К. Раункиеру демонстрирует абсолютное преобладание криптофитов, составивших 68,7% от общего числа видов комплекса, что характерно для водных и прибрежноводных сообществ. Сравнение типов жизненных форм флористических комплексов отражает их особенности,

согласуется с почвенно-климатическими условиями и имеющимися литературными данными (табл. 2, 3). Соотношение жизненных форм по Раункиеру и Серебрякову подчеркивают особенности флористических комплексов АФО. Анализ и сравнение спектра жизненных форм флористических комплексов АФО отражает специфику флористических комплексов и согласуется с особенностями рельефа и почвенно-климатическими условиями региона.

References

Ageleuov, E.A. (1987). Flora pojmy reki Ural. Alma-Ata: Nauka (in Russian).

Ajpeissova, S.A. (2006). O zhiznennyh formah rastenij Aktyubinskogo floristicheskogo okruga. *Vestnik KazNU. Seriya ehkologicheskaya*, 2 (19), 36-40. (in Russian).

Ajpeissova, S.A. (2009). Analiz zhiznennyh form rastenij Aktyubinskogo floristicheskogo okruga. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta, 4*, 71-75. (in Russian).

Ajpeissova, S.A. (2016) Floristicheskie kompleksy Aktyubinskogo floristicheskogo okruga. Aktobe (in Russian).

Dzharmagambetov, T.Zh. (1987) Analiz flory Prikaspijskoj nizmennosti v predelah Kazahstana. Thesis of Doctoral Dissertation. Alma-Ata (in Russian).

Hohryakov, A.P. (1981) Evolyuciya biomorf rastenij. Moscow: Nauka (in Russian).

Kamelin, R.V. (1973) Floristicheskij analiz estestvennoj flory gornoj Srednej Azii. Moscow; Leningrad: Nauka (in Russian).

Kazakevich, L.I. (1922) Materialy k biologii rastenij Yugo-vostoka Rossii. *Byulleten' otdela prikladnoj botaniki Saratovskoj oblastnoj sel'skohozyajstvennoj opytnoj stancii*, 18, 31-33. (in Russian).

Keller, B.A. (1933) Rastitel'nost' i sreda. Ekologicheskie tipy i zhiznennye formy. *VSI: Rastitel'nost' SSSR*, 1, – Moscow-Leningrad, 1-13. (in Russian).

Pyak, A.I. (2003) Petrofity russkogo Altaya. Tomsk: Tomk State University Press (in Russian).

Rabotnov, T.A. (1978) Fitocenologiya. Moscow: Moscow State University Press (in Russian).

Raunkiaer, C. (1934) The Life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon press.

Safronova, I.N. (1974) O rastitel'nosti melovyh vozvyshennostej Zapadnoj stepnoj chasti Aktyubinskoj oblasti. *Botanicheskij zhurnal*, 59(11),1640-1648. (in Russian).

Serebryakov I.G. (1962) Ekologicheskaya morfologiya rastenij i ih izuchenie. Moscow: Vysshaya shkola (in Russian).

Serebryakov I.G. (1964) Zhiznennye formy vysshih rastenij. *Polevaya botanika*. Moscow, Leningrad: Nauka, 3, 146-205. (in Russian).

Shennikov, A.N. (1964) Vvedenie v geobotaniku. Lrningrad: Leningrad State Univesity Press (in Russian).

Shennikov, A.P. (1950) Ekologiya rastenij. Moscow: Sovetskaya nauka, 375. (in Russian).

Voronov, A.G. (1973) Geobotanika. Moscow: Vysshaya shkola, 348. (in Russian).

Vysockij, G.N. (1915) Ergenya. Kul'turno-fitologicheskij ocherk. *Trudy byuro po prikladnoj botanike*, 8, 10-11, 1113-1436. (in Russian).

Yurcev, B.A. (1976) Zhiznennye formy: odin iz uzlovyh ob"ektov botaniki. Byul. MOIP. Otd. biol., 4, 9-44. (in Russian).

Citation:

Aipeissova, S.A. (2017). Analysis of plant life forms in Aktobe region. Acta Biologica Sibirica, 3 (1), 46–51.

Submitted: 25.11.2016. **Accepted:** 19.01.2017 **cross^{ref}** http://dx.doi.org/10.14258/abs.v3i1.2183



© 2017 by the authors. Submitted for possible open access publication under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).