

УДК 581.5:57.063 (571.6)

Виталий Павлович Селедец¹,

доктор биологических наук,

Тихоокеанский институт географии

Дальневосточного отделения Российской академии наук

(690041, Россия, г. Владивосток, ул. Радио, 7),

e-mail: seledets@pgi.dvo.ru

Нина Сергеевна Пробатова,

доктор биологических наук,

Федеральный научный центр по биоразнообразию Наземной биоты Восточной Азии

Дальневосточного отделения Российской академии наук

(690022, Россия, г. Владивосток, пр-т Столетия, 159),

e-mail: probatova@ibss.dvo.ru

Сравнительная характеристика экологических ареалов у индигенных и адвентивных видов злаков (*Poa* spp.) на Дальнем Востоке России²

На примерах 14 индигенных и 15 адвентивных видов злаков (*Poa* spp.) флоры Дальнего Востока России проведён анализ экологических ареалов у видов в составе природных экосистем. Выявлены тенденции изменения комплекса признаков экоареалов у видов на различных стадиях освоения видами экологического пространства. Проанализированы особенности адаптации у видов различных эколого-фитоценологических групп к природным условиям этого региона. Установлено, что адвентивные виды в большинстве своём не достигают высоких степеней экологической адаптации, в то время как среди индигенных преобладают высокоадаптированные виды. Из результатов наших исследований выяснилось, что для оценки степени экологической адаптации видов наиболее предпочтительными являются величина экоареала и дистанция – расстояние между экологическим оптимумом (центром ценоэкоареала) и центром голоэкоареала. Использование этих параметров экоареала – наименее трудоёмкий способ получения данных, необходимых для количественной оценки степени экологической адаптации видов. Количественная оценка степени экологической адаптации позволяет предложить типологию степеней адаптации видов к совокупности экологических факторов. Предлагаемая типология степеней адаптации видов апробирована на различных эколого-фитоценологических группах видов на ДВР.

Ключевые слова: экологическая адаптация, экологический ареал, флора, злаки, *Poa* spp., индигенные виды, адвентивные виды, Дальний Восток России

¹ В. П. Селедец – основной автор, совместно с Н. С. Пробатовой разрабатывает концепцию экоареала вида на основе теории Л. Г. Раменского об экологической индивидуальности видов растений.

² Исследование частично поддержано Российским фондом фундаментальных исследований – РФФИ, (проекты №№ 01-04-49430, 04-04-49750, 07-04-00610).

Vitaly P. Seledets¹,

*Doctor of Biology,
Pacific Geographical Institute,
Far East Branch, Russian Academy of Sciences
(7 Radio st., Vladivostok, 690041, Russia),
e-mail: seledets@tig.dvo.ru*

Nina S. Probatova,

*Doctor of Biology,
Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity,
Far East Branch, Russian Academy of Sciences
(159 pr. Stoletiya, Vladivostok, 690022, Russia),
e-mail: probatova@ibss.dvo.ru*

Comparative Study of Ecological Ranges of Indigenous and Alien Poaceae Species in the Russian Far East²

On the examples of 14 indigenous and 15 alien *Poaceae* species of the Russian Far East flora the ecological ranges in natural ecosystems were studied. The trends of changing of combinations of ecological ranges' features in different stages of ecological adaptation were revealed. The special features of adaptation of alien and indigenous *Poaceae* species in the environment of the Russian Far East were studied. It was revealed that the most of alien species are in low level of ecological adaptation while indigenous species are highly adapted. Our studies showed that the size of ecological ranges and the distance between optimum and the center of ecological range is the most preferable way for evaluation of the degree of ecological adaptation of the species. The use of these parameters of ecological range gives advantage to obtain data which are necessary for quantitative evaluation of degree of the species ecological adaptation. It permits to elaborate a typology of degrees of species adaptation to the combination of ecological factors.

Keywords: ecological adaptation, ecological range, *Poaceae*, indigenous species, alien species, Russian Far East

Введение. Выявление закономерностей экологической адаптации видов растений в различных биоклиматических зонах на пределе географического распространения вида – одна из наиболее актуальных проблем современной биогеографии. Экологическая адаптация видов флоры Дальнего Востока России (ДВР) в связи с особенностями структуры и динамики экосистем требует новых подходов. Один из них содержится в разрабатываемой нами концепции экологического ареала (экоареала) вида у растений [15–22; 27; 28]. Исследование экоареалов и закономерностей экологической адаптации индигенных и адвентивных видов флоры ДВР проведено нами впервые.

Материалы и методы исследования. Описание и экологическая оценка территории по растительному покрову произведены по методике Л. Г. Раменского [8] с учётом «Методических указаний...» [9], анализ экоареалов – по нашей методике [15; 18; 20–28]. Названия видов растений приведены по «Флоре российского Дальнего Востока» [23; 24], распространение видов дано по Н. С. Пробатовой [3].

В анализ вовлечены две группы видов – индигенные и адвентивные виды.

Индигенные виды

Arctopoa eminens (J. Presl) Prob. Распространение на ДВР: Чукотский, Анадырско-Пенжинский, Корьякский, Охотский, Камчатский, Командорский, Северо-Сахалинский, Северо-Курильский, Амгунский, Уссурийский, Южно-Сахалинский и Южно-Курильский флористические районы. На сырых приморских лугах, засоленных приморских болотах, а также на галечниках и песках морского берега и в устьях рек. Общее распространение: Японо-Китайская флористическая область (о-в Хоккайдо), Северная Америка.

Calamagrostis purpurascens R. Br. Распространение на ДВР: Чукотский, Анюйский, Анадырско-Пенжинский, Корьякский, Колымский и Камчатский флористические районы. На каме-

¹ V. P. Seledets is the main author, in collaboration with N. S. Probatova he conceptualizes the species ecological range based on L. G. Ramensky's theory on ecological individuality of species.

² The study was partly financially supported by the Russian Foundation for Basic Research (projects No. 01-04-49430, 04-04-49750, 07-04-00610).

нистых, щебнистых и глинистых склонах, скалах, часто на карбонатных породах, в составе травостоя остепнённых лугов и в разреженных лиственничниках. Общее распространение: Восточная Сибирь и Северная Америка.

Calamagrostis sesquiflora (Trin.) Tzvelev. Распространение на ДВР: Чукотский (восточная часть), Корякский, Камчатский, Командорский и Северо-Курильский флористические районы. В горных каменистых и лишайниковых тундрах, а также по гребням гор и на скалах. Общее распространение: Северная Америка (Алеутские о-ва).

Danthonia riabushinskii (Kom.) Kom. Распространение на ДВР: Охотский (бассейны рек Омчук и Сивуч) и Камчатский флористические районы, на сухих лугах и лесных полянах; в нижнем и среднем горных поясах. Эндемик.

Elymus confusus (Roshev.) Tzvelev. Распространение на ДВР: все районы, кроме Командорского, Северо-Курильского и Южно-Курильского. На щебнистых склонах и скалах (иногда на склонах морских террас), приречных песках и галечниках, реже – на лесных опушках и среди кустарников. Общее распространение: Восточная Сибирь, Монголия, Японо-Китайская флористическая область (Северо-Восточный Китай).

Hierochloë alpina (Sw. ex Willd.) Roem. et Schult. Распространение на ДВР: все районы, кроме Нюкжинского, Нижне-Зейского и, предположительно, Южно-Курильского. Лишайниковые, щебнистые и каменистые тундры, каменистые склоны и россыпи у вершин; в Арктике и на гольцах. Общее распространение: Восточная Европа (север), Кавказ, Западная и Восточная Сибирь, Скандинавия, Монголия, Японо-Китайская флористическая область (север) и Северная Америка.

Leymus mollis (Trin.) Pilg. Распространение на ДВР: Анадырско-Пенжинский, Корякский, Охотский, Камчатский, Командорский, Северо-Сахалинский, Северо-Курильский, Буреинский (заносный близ г. Комсомольска-на Амуре и ниже по Амуре), Амгунский, Уссурийский, Южно-Сахалинский и Южно-Курильский флористические районы. На приморских береговых валах, песках и галечниках, на приморских лугах, а также на склонах морских террас. Общее распространение: Японо-Китайская флористическая область (север) и Северная Америка (северо-запад).

Leymus villosissimus (Scribn.) Tzvelev. Распространение на ДВР: Чукотский, Анадырско-Пенжинский, Корякский, Камчатский и Командорский флористические районы. Приморские луга, пески и галечники морского побережья и в устьях крупных рек. Общее распространение: Восточная Сибирь (Арктика) и Северная Америка (север).

Poa glauca Vahl. Распространение на ДВР: Чукотский, Ано́йский, Анадырско-Пенжинский, Корякский, Колымский, Охотский, Камчатский (редко), Верхне-Зейский, Буреинский, Амгунский, Уссурийский (высокогорья) флористические районы, указывался для Северо-Сахалинского флористического района. В каменистых тундрах, на склонах, скалах, осыпях, сухих галечниках; в Арктике и на гольцах. Общее распространение: Восточная Европа (север), Кавказ, Западная Сибирь (Алтай), Восточная Сибирь, Центральная Азия, Скандинавия, Атлантическая и Средняя Европа, Японо-Китайская флористическая область (п-ов Корея), Северная Америка.

Poa kamczatensis Prob. Распространение на ДВР: Охотский (Ольский р-н, пос. Марчекан), Камчатский; указывался для Ано́йского флористического района (среднее течение р. Еропол). На щебнистых склонах, скалах и осыпях небольших, обычно приморских сопков. Эндемик.

Poa malacantha Kom. Распространение на ДВР: Чукотский, Анадырско-Пенжинский, Корякский, Колымский, Охотский, Камчатский, Командорский, Северо-Сахалинский, Северо-Курильский, Уссурийский (высокогорья) флористические районы, указывался для Южно-Сахалинского флористического района. В каменистых и щебнистых тундрах, на горных лужайках, каменистых склонах, осыпях и галечниках, на вулканических шлаках; в Арктике и на гольцах. Общее распространение: Северная Америка (Аляска и Алеутские о-ва).

Poa neosachalinensis Prob. Распространение на ДВР: Северо-Сахалинский (г. Александровск-Сахалинский и верховья р. Набиль), Южно-Сахалинский (обычен). На эродированных склонах, осыпях, откосах и по галечникам ручьёв. Эндемик.

Trisetum molle Kunth. Распространение на ДВР: Чукотский, Ано́йский, Анадырско-Пенжинский, Корякский, Колымский, Охотский, Камчатский, Командорский, Амгунский, Уссурийский (высокогорья) и Южно-Курильский флористические районы. На каменистых склонах,

песчано-галечных отмелях, на лужайках в долинах рек, среди разреженных кустарников; в верхнем и среднем горных поясах. Общее распространение: Восточная Сибирь, Японо-Китайская флористическая область (Япония), Северная Америка.

Trisetum spicatum (L.) K. Richt. Распространение на ДВР: Чукотский, Анадырско-Пенжинский, Корякский, Охотский, Камчатский, Северо-Сахалинский, Северо-Курильский, Верхне-Зейский, Южно-Сахалинский и Южно-Курильский флористические районы. В щебнистых тундрах, на каменистых склонах, галечных отмелях. Общее распространение: Скандинавия, Восточная Европа (север), Западная и Восточная Сибирь, Центральная Азия, Северная Америка.

Адвентивные виды

Agrostis capillaris L. (*A. tenuis* Sibth.). Распространение на ДВР: Камчатский, Северо-Сахалинский, Северо-Курильский, Уссурийский, Южно-Сахалинский, Южно-Курильский флористические районы. Общее распространение: Скандинавия, Атлантическая и Средняя Европа, Восточная Европа, Кавказ, Сибирь, Средиземье, Малая Азия, Северный Иран, Центральная Азия.

Agrostis gigantea Roth. Распространение на ДВР: Анадырско-Пенжинский, Охотский, Алданский, Камчатский, Командорский (о-в Беринга), Северо-Сахалинский, Северо-Курильский (о-в Парамушир), Нижне-Зейский, Амгунский, Уссурийский, Южно-Сахалинский, Южно-Курильский флористические районы. На залежах с богатыми почвами, на нарушенных лугах, приречных песках и галечниках, у дорог. Общее распространение: Атлантическая и Средняя Европа, Восточная Европа, Кавказ, Западная и Восточная Сибирь, Центральная Азия, Средиземье, Малая Азия, Иран, Джунгаро-Кашгария, Гималаи, Монголия, Японо-Китайская флористическая область.

Alopecurus arundinaceus Poir. Распространение на ДВР: Охотский, Алданский, Даурский, Нижне-Зейский, Буреинский, Амгунский, Уссурийский, Южно-Курильский (о-в Уруп) флористические районы. Заносное или одичавшее из культуры. На влажных, иногда солонцеватых вторичных лугах, по дренажным канавам, у дорог и близ жилья. Общее распространение: Восточная Европа, Кавказ, Западная и Восточная Сибирь, Центральная Азия, Скандинавия, Атлантическая и Средняя Европа, Средиземье, Малая Азия, Иран, Джунгаро-Кашгария, Гималаи, Монголия, Северная Африка.

Alopecurus pratensis L. Распространение на ДВР: Чукотский (пос. Анадырь), Анадырско-Пенжинский (Марково), Охотский (пос. Ола), Даурский, Камчатский, Северо-Сахалинский, Верхне-Зейский, Нижне-Зейский, Уссурийский, Южно-Сахалинский флористические районы. На вторичных лугах, у берегов водоёмов, среди кустарников, по канавам, у дорог, в населённых пунктах. Общее распространение: Скандинавия, Атлантическая и Средняя Европа, Восточная Европа, Кавказ, Западная и Восточная Сибирь, Центральная Азия, Средиземье, Малая Азия, Иран, Джунгаро-Кашгария, Гималаи, Монголия, Японо-Китайская флористическая область (в Японии и Китае – заносное), Северная Америка (заносное), Северная Африка (заносное).

Anthoxanthum odoratum L. Распространение на ДВР: Северо-Сахалинский, Северо-Курильский (о-ва Итуруп и Кунашир) флористические районы, указывался для Южно-Сахалинского флористического района. На приречных песках и галечниках, на пустырях и у дорог. Общее распространение: Скандинавия, Атлантическая и Средняя Европа, Восточная Европа, Кавказ, Западная и Восточная Сибирь, Средиземье, Малая Азия; заносное в Японо-Китайской флористической области, Северной Америке и Австралии.

Arctopoa subfastigiata (Trin.) Prob. Распространение на ДВР: Чукотский (заносное), Колымский, Охотский (предположительно, заносное), Алданский, Ньюжинский, Даурский, Верхне-Зейский, Нижне-Зейский, Буреинский, Уссурийский (заносное) флористические районы. На солонцеватых сырых лугах, в кюветах дорог, в населённых пунктах. Общее распространение: Западная Сибирь (Восточный Алтай), Восточная Сибирь (кроме Арктики), Монголия, Северо-Восточный Китай.

Bromopsis inermis (Leyss.) Holub. Распространение на ДВР: Чукотский, Охотский, Даурский, Камчатский (юг), Нижне-Зейский, Буреинский, Уссурийский, Южно-Сахалинский флористические районы. У дорог, на пустырях и на залежах, редко на лугах (большой частью нарушенных). Общее распространение: Скандинавия, Атлантическая и Средняя Европа, Восточ-

ная Европа, Западная и Восточная Сибирь, Центральная Азия, Средиземье, Малая Азия; Джунгаро-Кашгария, Монголия, Японо-Китайская флористическая область.

Calamagrostis epigeios (L.) Roth. Распространение на ДВР: Нижне-Зейский, Буреинский, Уссурийский, Южно-Сахалинский, Южно-Курильский флористические районы. На вырубках, песках и галечниках, у дорог, по железнодорожным насыпям. Общее распространение: Скандинавия, Атлантическая и Средняя Европа, Восточная Европа, Западная и Восточная Сибирь, Центральная Азия, Средиземье, Малая Азия, Джунгаро-Кашгария, Монголия, Гималаи, Японо-Китайская флористическая область, Северная Америка (заносное в США).

Dactylis glomerata L. Распространение на ДВР: Охотский, Камчатский, Командорский (о-в Медный), Северо-Сахалинский, Северо-Курильский, Уссурийский, Южно-Сахалинский, Южно-Курильский флористические районы. У дорог, на пустырях, в населённых пунктах. Общее распространение: Скандинавия, Атлантическая и Средняя Европа, Восточная Европа (кроме Арктики), Кавказ, Западная Сибирь (кроме Арктики), Восточная Сибирь (южная часть), Центральная Азия, Средиземье, Малая Азия; Иран (северо-запад), Джунгаро-Кашгария (север), Монголия (северо-запад); в Японии, Северной Америке и Австралии – заносное или одичавшее.

Deschampsia cespitosa (L.) P. Beauv. Распространение на ДВР: Камчатский (юг), Северо-Сахалинский, Северо-Курильский (?), Буреинский, Амгунский, Уссурийский, Южно-Сахалинский флористические районы. На пустырях, заброшенных сеяных лугах, у берегов водоёмов, у дорог, в населённых пунктах. Общее распространение: Скандинавия, Атлантическая и Средняя Европа, Восточная Европа, Кавказ, Западная Сибирь, Восточная Сибирь, Центральная Азия, Средиземье, Малая Азия; Иран, Джунгаро-Кашгария, Монголия, Северная Америка.

Leymus chinensis (Trin.) Tzvelev. Распространение на ДВР: Даурский, Верхне-Зейский, Нижне-Зейский, Буреинский, Уссурийский флористические районы. Остепнённые склоны, солонцеватые луга, прирусловые валы и галечники, у дорог и на насыпях. Общее распространение: Западная Сибирь (Алтай), Восточная Сибирь, Джунгаро-Кашгария, Монголия, Японо-Китайская флористическая область (запад).

Phleum pratense L. Распространение на ДВР: Корякский (пос. Верхняя Пахача), Охотский, Камчатский, Командорский (о-в Беринга), Северо-Сахалинский, Северо-Курильский, Верхне-Зейский, Нижне-Зейский, Буреинский, Амгунский, Уссурийский, Южно-Сахалинский, Южно-Курильский флористические районы. Заносное или одичавшее из культуры. На залежах, у дорог, на полях и плантациях, в населённых пунктах. Общее распространение: Атлантическая и Центральная Европа, Восточная Европа, Кавказ, Западная и Восточная Сибирь, Центральная Азия, Средиземье, Малая Азия, Японо-Китайская флористическая область, Северная Африка, Северная Америка, Австралия (заносное или одичавшее).

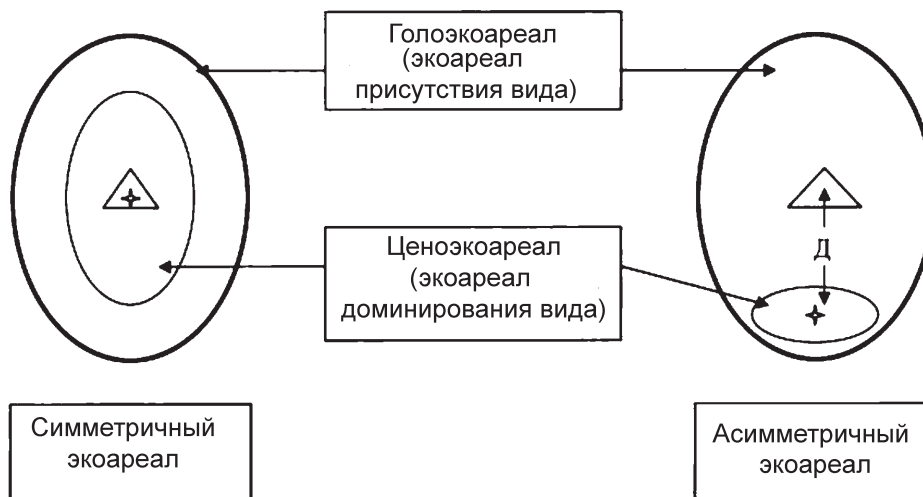
Poa annua L. Распространение на ДВР: все флористические районы ДВР, кроме Чукотского, Анойского, Анадырско-Пенжинского, Корякского, Колымского (несомненно – в Даурском, возможно – в Алданском и Верхне-Зейском флористических районах). У дорог, в населённых пунктах, сорное в огородах, на выгонах и залежах, по берегам водоёмов, на приморских и приречных песках и галечниках, у горячих ключей. Общее распространение: Европа, Кавказ, Западная Сибирь, Центральная Азия; почти космополит (преимущественно, в умеренной зоне).

Poa trivialis L. Распространение на ДВР: Чукотский (зал. Провидения), Камчатский, Северо-Сахалинский, Уссурийский, Южно-Сахалинский, Южно-Курильский (о-в Шикотан) флористические районы. Заносное. У дорог, на влажных лугах, в придорожных канавах, близ населённых пунктов, по сорным местам, у берегов водоёмов. Общее распространение: Скандинавия, Атлантическая и Средняя Европа, Восточная Европа, Кавказ, Западная и Восточная Сибирь, Центральная Азия, Средиземье, Малая Азия, Иран, Гималаи (запад); заносное в Японо-Китайской флористической области, Северной Америке, Австралии, Африке.

Schedonorus pratensis (Huds.) P. Beauv. (*Festuca pratensis* Huds.). Распространение на ДВР: Охотский (близ Магадана), Камчатский, Северо-Сахалинский, Северо-Курильский, Буреинский, Уссурийский, Южно-Сахалинский, Южно-Курильский флористические районы. На залежах, у дорог, в населённых пунктах, в садах и парках. Общее распространение: Скандинавия, Атлантическая и Средняя Европа, Восточная Европа, Кавказ, Западная Сибирь (кроме Арктики), Восточная Сибирь (юг), Центральная Азия, Средиземье, Малая Азия, Иран, заносное или одичавшее в Японо-Китайской флористической области и в Северной Америке.

Далее приводим основные положения нашей концепции экологического ареала (экоареала) вида, на основе которой нами были описаны и проанализированы экоареалы перечисленных ранее видов.

Экоареал (рисунок) – это часть гиперпространства экологических факторов, занимаемая ценопопуляциями данного вида. Экоареал – явление историческое, которое отражает эволюцию, родственные связи видов и взаимоотношения видов в растительном покрове, а также тенденции расселения вида в постоянно изменяющейся экологической обстановке. Экоареал – важная составляющая комплексной характеристики вида, в которой отражаются не только систематическое положение данного вида и эволюционные тенденции соответствующей таксономической группы, но и особенности географического распространения и процесс адаптации вида к условиям произрастания.



Условные обозначения:

- — граница экоареала присутствия (голоэкоареала) вида
- △ — центр экоареала присутствия вида
- — граница экоареала доминирования (ценоэкоареала) вида
- ✦ — экооптимум (центр ценоэкоареала)
- Д — дистанция – расстояние в ступенях экологических шкал между экооптимумом и центром голоэкоареала

Рисунок. Структура экоареала вида

Figure. Structure of ecological range of species

Экоареал – не только неотъемлемый признак вида, но один из важнейших среди них. При его обосновании и описании за основу нами была принята индивидуалистическая концепция вида Л. Г. Раменского, использовались экологические шкалы, разработанные на основе этой концепции [8]. Они позволяют дать балльную оценку по каждому экологическому фактору и изобразить экоареал локальных совокупностей ценопопуляций вида графически или представить их в виде системы цифровых обозначений [20]. Изучение экоареалов локальных совокупностей ценопопуляций включало следующие этапы: выявление параметров экоареала по результатам анализа факторов среды обитания вида; построение экоареалов видов; анализ экоареалов; выявление закономерностей изменения экологических характеристик ценопопуляций при освоении видом территории в различных биоклиматических зонах. Метод анализа экоареалов основан на том, что у каждого вида – неповторимый экоареал, который, тем не менее, изменяется на протяжении географического ареала вида. Особенно это заметно при переходе из континентальных регионов Восточной Азии к Тихоокеанскому побережью России [16; 20].

Экоареал характеризует комплекс признаков: положение в поле экологических факторов, величина, конфигурация, область присутствия и область доминирования вида, соотношение

между ними, соотношение центров этих областей, гармоничность или дисгармоничность экоареала, расстояние между экологическим оптимумом и центром экоареала, которое мы называем здесь «дистанция».

По аналогии с географическим ареалом [1; 2] в экоареале область присутствия вида рассматривается нами как голоэкоареал, а область доминирования – как ценоэкоареал. Эти характеристики экоареала могут служить индикаторами различных способов и различных стадий адаптации видов к условиям произрастания. Так, например, смещение экологического оптимума относительно центра голоэкоареала можно рассматривать как вектор экологической адаптации. Более подробно параметры экоареалов локальных совокупностей ценопопуляций вида и их индикационное значение рассмотрены в ряде наших публикаций [15; 16; 18; 20].

Индикационное значение различных характеристик экоареала состоит в следующем.

Величина экоареала вычисляется путём умножения диапазона одного фактора на диапазон другого фактора (в ступенях экологических шкал). В качестве первого фактора мы приняли увлажнение (120 ступеней), в качестве второго – богатство и засоленность почвы (30 ступеней шкал Л. Г. Раменского). Величина экоареала свидетельствует об истории развития таксона и о его принадлежности к эволюционно продвинутой или угасающей группе (для продвинутых групп обычно характерны более крупные экоареалы).

Положение экоареала в поле экологических факторов показывает область наиболее активной экологической адаптации таксонов.

Конфигурация экоареала выявляет преобладающую тенденцию экологической адаптации таксона.

Голоэкоареал показывает способность таксона существовать при определённых сочетаниях экологических факторов.

Ценоэкоареал даёт представление о том, при каких сочетаниях экологических факторов вид способен доминировать в растительных сообществах.

Экологический оптимум – это центр ценоэкоареала вида, где наблюдается наиболее благоприятное для этого вида сочетание экологических факторов.

Центр голоэкоареала – это теоретически наиболее вероятный оптимум при отсутствии взаимодействий с другими видами. Ценоэкоэкологические взаимодействия видов приводят к разделению экологического оптимума и центра голоэкоареала вида, и это расхождение тем больше, чем напряжённее конкуренция в растительном сообществе. Этот показатель может служить основой при разработке шкалы для оценки способности вида доминировать в растительном сообществе.

Реализованность экоареала – это показатель степени экологической адаптированности вида. Смещение экологического оптимума относительно центра голоэкоареала – мера дисгармоничности экоареала, показатель возможностей вида в освоении территории.

Анализ экоареалов – один из способов оценки перспектив развития вида: изменение характеристик экоареала является индикатором эволюционных процессов. Эти процессы специфичны для различных филетических линий (прогрессирующих и угасающих). У гибридогенных таксонов экоареалы нередко значительно шире, чем у возможных исходных форм [4–6]. Сравнительное изучение экоареалов видов во внутриконтинентальных регионах Азии и на Тихоокеанском побережье России имеет большое значение для выявления закономерностей формо- и видообразования, структуры и функционирования экосистем [7; 10–12; 26–28]. Данные об экологии злаков флоры ДВР накапливаются у нас на протяжении ряда лет [10–22; 26–28]. Было выявлено, что злаки (*Poaceae*) могут использоваться для оценки экологических режимов в различных природных зонах и горных поясах [16–18]. Представители этого семейства распространены во всех природных зонах, в самых разных ландшафтах и растительных сообществах. Имеются все основания считать эту таксономическую группу модельной для флоры ДВР и всей умеренной Восточной Азии. Материалом для анализа экоареалов послужили результаты полевых исследований авторов на ДВР. По результатам обработки 3000 геоботанических описаний по методу Л. Г. Раменского [8; 9] были составлены региональные экологические шкалы [13; 14], на основании которых нами были построены и проанализированы экоареалы видов флоры ДВР.

Разработка экологических шкал, построение и анализ экоареалов субрегиональных совокупностей ценопопуляций позволяют выйти на количественные оценки эколого-фитоценологических позиций видов в динамике, в постоянном изменении их роли в среде обитания.

Метод экологических шкал, широко используемый для экологической оценки территории и решения практических задач (выбор территории для того или иного типа природопользования) был нами преобразован в метод анализа экоареалов видов растений и субрегиональных совокупностей ценопопуляций для решения фундаментальных проблем. В данном случае речь идёт о выявлении закономерностей трансформации экоареалов видов в экотоне глобального масштаба – переходной зоне «материк-океан».

Результаты и их обсуждение. Предлагаемый нами метод определения степени экологической адаптации видов позволяет оценить эколого-фитоценотические позиции видов, различных в биогеографическом и экологическом отношениях. Мы провели испытание нашего метода на двух группах видов – индигенных (табл. 1) и адвентивных (табл. 2).

Таблица 1

Экоареалы индигенных видов *Poaceae* на Дальнем Востоке России

Вид	Величина экоареала	Дистанция
<i>Arctopoa eminens</i>	600	6
<i>Calamagrostis purpurascens</i>	154	3
<i>Calamagrostis sesquiflora</i>	153	6
<i>Danthonia riabushinskii</i>	611	0
<i>Elymus confusus</i>	300	0
<i>Hierochloë alpina</i>	200	7
<i>Leymus mollis</i>	288	3
<i>Leymus villosissimus</i>	84	0
<i>Poa glauca</i>	273	0
<i>Poa kamczatensis</i>	144	1
<i>Poa malacantha</i>	264	2
<i>Poa neosachalinensis</i>	264	2
<i>Trisetum molle</i>	585	1
<i>T. spicatum</i>	250	0

Таблица 2

Экоареалы видов *Poaceae*, адвентивных на Дальнем Востоке России

Вид	Величина экоареала	Дистанция
<i>Agrostis capillaris</i>	28	12
<i>Agrostis gigantea</i>	440	2
<i>Alopecurus arundinaceus</i>	503	8
<i>Alopecurus pratensis</i>	390	5
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	125	11
<i>Arctopoa subfastigiata</i>	84	3
<i>Bromopsis inermis</i>	360	6
<i>Calamagrostis epigeios</i>	116	0
<i>Dactylis glomerata</i>	160	2
<i>Deschampsia cespitosa</i>	224	3
<i>Leymus chinensis</i>	78	1
<i>Phleum pratense</i>	408	0
<i>Poa annua</i>	854	0
<i>Poa trivialis</i>	156	6
<i>Schedonorus pratensis</i>	162	8

Основные характеристики экоареалов индигенных и адвентивных злаков флоры ДВР приведены в табл. 1 и 2, стадии экологической адаптации видов – в табл. 3, распределение видов соответственно степени их экологической адаптации – в табл. 4.

Таблица 3

Типология стадий экологической адаптации видов

Дистанция	Величина экоареала	
	> 400	до 400
> 4	Первая стадия: очень низкая степень экологической адаптации	Вторая стадия: низкая степень экологической адаптации
0–4	Третья стадия: средняя степень экологической адаптации	Четвёртая стадия: высокая степень экологической адаптации

Оценка экологической адаптации восточноазиатских видов *Roaseae* по результатам анализа их экоареалов показала, что важнейшее значение имеют величина экоареала и дистанция (расстояние между экологическим оптимумом вида и центром экоареала).

На основе учёта взаимодействия этих факторов нами выделены четыре стадии экологической адаптации (табл. 3 и 4): первая (очень низкая степень экологической адаптации) – вид осваивает обширный экоареал (более 400 условных единиц) при значительной дистанции (более четырёх ступеней); вторая (низкая) – при менее обширном экоареале (менее 400 условных единиц) дистанция остаётся значительной; третья (средняя) – величина экоареала менее 400 условных единиц, дистанция – менее четырёх ступеней; четвёртая (высокая степень экологической адаптации) – при экоареале менее 400 условных единиц дистанция – менее четырёх ступеней.

Таблица 4

Распределение видов по категориям экологической адаптации, %

Степень экологической адаптации	Адвентивные виды	Индигенные виды
1. Очень низкая	20,0	6,7
2. Низкая	60,0	20,0
3. Средняя	20,0	13,3
4. Высокая	00,0	60,0
Итого	100,0	100,0

В группе видов *Roaseae*, адвентивных на ДВР, преобладали (60 % от общего списка видов) виды второй (низкой) стадии экологической адаптации; виды с очень низкой и средней степенью экологической адаптации занимали второстепенное положение, а виды с высокой степенью экологической адаптации (четвёртая стадия) отсутствовали.

Анализ экоареалов индигенных видов показал другие результаты: явно преобладали (61,0 %) виды с высокой степенью экологической адаптации (четвёртая стадия), виды со средней и низкой степенями адаптации (вторая и третья стадии) занимали второстепенные позиции, а виды с очень низкой степенью экологической адаптации (первая стадия) составили всего 6,7 %.

Метод, оказавшийся применимым к анализу различных эколого-фитоценологических групп видов, может быть использован при решении широкого круга проблем, где необходимо оценить степень экологической адаптации видов. Это может иметь особое значение для экологического мониторинга и прогнозирования состояния растительного покрова.

Заключение. Таким образом, величина экоареала и дистанция – расстояние между экологическим оптимумом (центром ценоэкоареала) и центром голоэкоареала – являются наиболее предпочтительными для оценки степени экологической адаптации видов. Использование этих параметров экоареала – наименее трудоёмкий способ получения данных, необходимых для количественной оценки степени экологической адаптации видов. Количественная оценка степени экологической адаптации видов сделала возможной типологию степеней адаптации видов к совокупности экологических факторов.

Список литературы

1. Куваев В. Б. Понятия голо- и ценоареала на примере некоторых лекарственных растений // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 8. С. 1121–1126.
2. Куваев В. Б. Природные сырьевые ресурсы для производства пеллецидина // Растительные ресурсы. 1966. Т. 2, вып. 2. С. 223–230.
3. Пробатова Н. С. Мятликовые – *Roaseae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / отв. ред. С. С. Харкевич. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 89–382.
4. Пробатова Н. С. Хромосомные числа в семействе *Roaseae* и их значение для систематики, филогении и фитогеографии (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2007. Вып. 55. С. 9–103.
5. Пробатова Н. С., Селедец В. П. Сосудистые растения в зоне взаимодействия суши и океана: проблемы прибрежной ботаники на Дальнем Востоке России // Растения в муссонном климате: матер. междунар. конф., посвящ. 50-летию Ботан. сада-института ДВО РАН. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 51–54.
6. Пробатова Н. С., Селедец В. П. Сосудистые растения в контактной зоне «континент-океан» // Вестн. ДВО РАН. 1999. № 3. С. 80–92.
7. Пробатова Н. С., Селедец В. П., Соколовская А. П. Галофильные растения морских побережий советского Дальнего Востока: числа хромосом и экология // Комаровские чтения. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. Вып. 31. С. 89–116.

8. Раменский Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 335 с.
9. Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков А. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 474 с.
10. Селедец В. П. Экология злаков морских побережий Дальнего Востока // Экология. 1976а. № 2. С. 19–23.
11. Селедец В. П. Применение метода экологических шкал на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976б. Вып. 24. С. 62–76.
12. Селедец В. П. Экологическая характеристика растительных сообществ морских побережий Дальнего Востока // Природная флора Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 18–33.
13. Селедец В. П. Экологические таблицы травянистых растений Приморья и Приамурья, перспективных для фитомелиорации // Рациональное использование и охрана земельных ресурсов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 160–170.
14. Селедец В. П. Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток: Изд-во ДВГАЭУ, 2000. 248 с.
15. Селедец В. П. Концепция экологического ареала вида // Ботанические исследования в Азиатской России: материалы XI съезда Рус. ботан. об-ва. Барнаул: АзБука, 2003. Т. 2. С. 444–445.
16. Селедец В. П. Экологические ареалы растений на Тихоокеанском побережье России в сравнении с внутриконтинентальными регионами // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2006. Вып. 53. С. 54–100.
17. Селедец В. П. Экологическая оценка территории Дальнего Востока России по растительному покрову. Владивосток: Дальнаука, 2011. 388 с.
18. Селедец В. П., Пробатова Н. С. Экологические шкалы как источник информации об экологии биоразнообразия (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 49. С. 172–212.
19. Селедец В. П., Пробатова Н. С. Экологический ареал вида у растений: кариологический аспект // Кариология, кариосистематика и молекулярная систематика растений: тез. докл. и стенд. сообщ. V Междунар. совещ. и школы молодых учёных по кариологии, кариосистематике и молекулярной систематике растений, Санкт-Петербург (12–15 октября 2005 г.). СПб., 2005. С. 95–97.
20. Селедец В. П., Пробатова Н. С. Экологический ареал вида у растений. Владивосток: Дальнаука, 2007. 98 с.
21. Селедец В. П., Пробатова Н. С. Экологические ниши двух видов мятлики – *Poa sichotensis* и *P. skvortzovii* (секция *Stenopoa*) в Приморском крае // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2015. Вып. 63. С. 99–126.
22. Селедец В. П., Пробатова Н. С. Экологические ниши и экоареалы видов злаков (*Poaceae*) на полуострове Камчатка (Дальний Восток России) // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2016. Вып. 64. С. 10–46.
23. Флора российского Дальнего Востока: Алфавитные указатели к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1–8 (1985–1996 гг.) / под ред. А. Е. Кожевникова и Н. С. Пробатовой. Владивосток: Дальнаука, 2002. 180 с.
24. Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1–8 (1985–1996 гг.) / отв. ред. А. Е. Кожевников и Н. С. Пробатова. Владивосток: Дальнаука, 2006. 456 с.
25. Цаценкин И. А., Савченко И. В., Дмитриева С. И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов, 1978. 302 с.
26. Probatova N. S., Seledets V. P. Ecological differentiation of the Grass species (*Poaceae*) in the Russian Far East // Evolution, genetics, ecology and biodiversity: International conference. Abstracts. Vladivostok, 2001. PP. 95.
27. Seledets V. P., Probatova N. S. Ecological range and some problems of differentiation in the Grass Family (*Poaceae*) in the Russian Far East // Problems of evolution. Vol. 5. Collected papers. Vladivostok: Dalnauka, 2003. PP. 213–220.
28. Seledets V. P., Probatova N. S. Ecological ranges and ecological niches of plant problems of plant species in monsoon zone of Pacific Russia. New York: Nova Science Publishers, Inc. 2012. 154 p.

References

1. Kuvaev V. B. Ponyatiya golo- i tsenoareala na primere nekotorykh lekarstvennykh rastenii // Bot. zhurn. 1965. Т. 50, № 8. S. 1121–1126.
2. Kuvaev V. B. Prirodnye syr'evye resursy dlya proizvodstva peutsedanina // Rastitel'nye resursy. 1966. Т. 2, вып. 2. S. 223–230.
3. Probatova N. S. Myatlikovye – *Poaceae* // Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka / отв. ред. S. S. Kharkevich. L.: Nauka, 1985. Т. 1. S. 89–382.
4. Probatova N. S. Khromosomnye chisla v semeistve *Poaceae* i ikh znachenie dlya sistematiки, filogenii i fitogeografii (na primere zlakov Dal'nego Vostoka Rossii) // Komarovskie chteniya. Vladivostok: Dal'nauka, 2007. Vyp. 55. S. 9–103.
5. Probatova N. S., Seledets V. P. Sosudistye rasteniya v zone vzaimodeistviya sushi i okeana: problemy pribrezhnomorskoj botaniki na Dal'nem Vostoke Rossii // Rasteniya v mussonnom klimate: mater. mezhdunar. konf., posvyashch. 50-letiyu Botan. sada-instituta DVO RAN. Vladivostok: Dal'nauka, 1998. S. 51–54.
6. Probatova N. S., Seledets V. P. Sosudistye rasteniya v kontaktnoi zone «kontinent-okean» // Vestn. DVO RAN. 1999. № 3. S. 80–92.
7. Probatova N. S., Seledets V. P., Sokolovskaya A. P. Galofil'nye rasteniya morskikh poberezhii sovetskogo Dal'nego Vostoka: chisla khromosom i ekologiya // Komarovskie chteniya. Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1984. Vyp. 31. S. 89–116.
8. Ramenskii L. G. Izbrannye raboty. Problemy i metody izucheniya rastitel'nogo pokrova. L.: Nauka, 1971. 335 s.
9. Ramenskii L. G., Tsatsenkin I. A., Chizhikov A. N., Antipin N. A. Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodii po rastitel'nomu pokrovu. M.: Sel'khozgiz, 1956. 474 s.
10. Seledets V. P. Ekologiya zlakov morskikh poberezhii Dal'nego Vostoka // Ekologiya. 1976a. № 2. S. 19–23.
11. Seledets V. P. Primenenie metoda ekologicheskikh shkal na sovetskom Dal'nem Vostoke // Komarovskie chteniya. Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1976b. Vyp. 24. S. 62–76.

12. Seledets V. P. Ekologicheskaya kharakteristika rastitel'nykh soobshchestv morskikh poberezhii Dal'nego Vostoka // Prirodnaya flora Dal'nego Vostoka. Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1977. S. 18–33.
13. Seledets V. P. Ekologicheskie tablitsy travyanistykh rastenii Primor'ya i Priamur'ya, perspektivnykh dlya fitomeliorsatsii // Ratsional'noe ispol'zovanie i okhrana zemel'nykh resursov Dal'nego Vostoka. Vladivostok: DVNTs AN SSSR, 1980. S. 160–170.
14. Seledets V. P. Metod ekologicheskikh shkal v botanicheskikh issledovaniyakh na Dal'nem Vostoke Rossii. Vladivostok: Izd-vo DVGAEU, 2000. 248 s.
15. Seledets V. P. Kontseptsiya ekologicheskogo areala vida // Botanicheskie issledovaniya v Aziatskoi Rossii: materialy XI s'ezda Rus. botan. ob-va. Barnaul: AzBuka, 2003. T. 2. S. 444–445.
16. Seledets V. P. Ekologicheskie arealy rastenii na Tikhookeanskom poberezh'e Rossii v sravnenii s vnukontinental'nymi regionami // Komarovskie chteniya. Vladivostok: Dal'nauka, 2006. Vyp. 53. S. 54–100.
17. Seledets V. P. Ekologicheskaya otsenka territorii Dal'nego Vostoka Rossii po rastitel'nomu pokrovu. Vladivostok: Dal'nauka, 2011. 388 s.
18. Seledets V. P., Probatova N. S. Ekologicheskie shkaly kak istochnik informatsii ob ekologii bioraznoobraziya (na primere zlakov Dal'nego Vostoka Rossii) // Komarovskie chteniya. Vladivostok: Dal'nauka, 2003. Vyp. 49. S. 172–212.
19. Seledets V. P., Probatova N. S. Ekologicheskii areal vida u rastenii: kariologicheskii aspekt // Kariologiya, kariosistematika i molekulyarnaya sistematika rastenii: tez. dokl. i stend. soobshch. V Mezhdunar. soveshch. i shkoly molodykh uchennykh po kariologii, kariosistematike i molekulyarnoi sistematike rastenii, Sankt-Peterburg (12–15 oktyabrya 2005 g.). SPB., 2005. S. 95–97.
20. Seledets V. P., Probatova N. S. Ekologicheskii areal vida u rastenii. Vladivostok: Dal'nauka, 2007. 98 s.
21. Seledets V. P., Probatova N. S. Ekologicheskie nishi dvukh vidov myatlika – *Poa sichotensis* i *P. skvortzovii* (seksiya *Stenopoa*) v Primorskom krae // Komarovskie chteniya. Vladivostok: Dal'nauka, 2015. Vyp. 63. S. 99–126.
22. Seledets V. P., Probatova N. S. Ekologicheskie nishi i ekoarealy vidov zlakov (*Poaceae*) na poluostrove Kamchatka (Dal'nii Vostok Rossii) // Komarovskie chteniya. Vladivostok: Dal'nauka, 2016. Vyp. 64. S. 10–46.
23. Flora rossiiskogo Dal'nego Vostoka: Alfavitnye ukazateli k izdaniyu «Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka». T. 1–8 (1985–1996 gg.) / pod red. A. E. Kozhevnikov i N. S. Probatovoi. Vladivostok: Dal'nauka, 2002. 180 s.
24. Flora rossiiskogo Dal'nego Vostoka: Dopolneniya i izmeneniya k izdaniyu «Sosudistye rasteniya sovetskogo Dal'nego Vostoka». T. 1–8 (1985–1996 gg.) / otv. red. A. E. Kozhevnikova i N. S. Probatova. Vladivostok: Dal'nauka, 2006. 456 s.
25. Tsatsenkin I. A., Savchenko I. V., Dmitrieva S. I. Metodicheskie ukazaniya po ekologicheskoi otsenke kormovykh ugodii tundrovoy i lesnoy zon Sibiri i Dal'nego Vostoka po rastitel'nomu pokrovu. M.: VNIИ kormov, 1978. 302 s.
26. Probatova N. S., Seledets V. P. Ecological differentiation of the Grass species (*Poaceae*) in the Russian Far East // Evolution, genetics, ecology and biodiversity: International conference. Abstracts. Vladivostok, 2001. PP. 95.
27. Seledets V. P., Probatova N. S. Ecological range and some problems of differentiation in the Grass Family (*Poaceae*) in the Russian Far East // Problems of evolution. Vol. 5. Collected papers. Vladivostok: Dalnauka, 2003. PP. 213–220.
28. Seledets V. P., Probatova N. S. Ecological ranges and ecological niches of plant problems of plant species in monsoon zone of Pacific Russia. New York: Nova Science Publishers, Inc. 2012. 154 p.

Статья поступила в редакцию 07.12.2016; принята к публикации 28.12.2016

Received: December 07, 2016; accepted for publication: December 28, 2016

Библиографическое описание статьи

Сеledgeц В. П., Прoбaтoвa Н. С. Сравнительная характеристика экологических ареалов у индигенных и адвентивных видов злаков (*Poaceae*) на Дальнем Востоке России // Ученые записки ЗабГУ. Сер. Биологические науки. 2017. Т. 12, № 1. С. 96–106.

Reference to the article

Seledets V. P., Probatova N. S. Comparative Study of Ecological Ranges of Indigenous and Alien *Poaceae* Species in the Russian Far East // Scholarly Notes of Transbaikal State University. Series Biological sciences. 2017. Vol. 12, No. 1. PP. 96–106.