

## КОНЦЕПЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО АРЕАЛА ВИДА В БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ РОССИИ

© Селедец В.П.

*Тихоокеанский институт географии ДВО РАН,  
Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток  
probatova@ibss.dvo.ru*

Анализ особенностей применения метода экологических шкал для оценки местообитаний по растительному покрову в условиях муссонного климата Дальнего Востока России при фундаментальных и прикладных исследованиях. Анализируется круг проблем, которые могут решаться с использованием экологических шкал: экологическая ординация и классификация растительных сообществ на экологической основе, анализ естественной и антропогенной динамики растительности, выявление экологической амплитуды и экологического оптимума видов сосудистых растений, построение и анализ экоареалов видов.

**Ключевые слова:** экологические шкалы, экоареалы, Дальний Восток России.

Одним из современных методов экологической оценки территории по растительному покрову являются экологические шкалы (Раменский, 1910, 1924, 1937, 1938; Соболев, 1971, 1975, 1978; Цаценкин и др., 1978; Родман и др., 1972; Самойлов, 1973; Санникова, 1972; Санникова и др., 1972; Булохов, 1996; Региональные..., 2003; Селедец, Пробатова, 2007). В связи с освоением восточных районов России возникла необходимость составления экологических шкал и для Дальнего Востока России (ДВР). В связи с этим нами проведены полевые эколого-фитоценологические исследования и камеральные работы по анализу и обобщению собственных и литературных данных. Растительный покров описывался и оценивался по методике Л.Г.Раменского (1971). Основой составления экологических шкал для сосудистых растений ДВР послужили 4000 геоботанических описаний, осуществленные нами в 1967–2007 гг. на территории Республики Саха (Якутия), Еврейской автономной области, Амурской, Магаданской, и Сахалинской областей, Камчатского, Хабаровского и Приморского краев (Селедец, 1969, 1970, 1973, 1974а,б, 1975а,б,в, 1976а,б,в,г,д, 1977а,б, 1978а,б,в,г, 1980, 1985, 2000а, б,в, 2001, 2002, 2003, 2004а,б, 2006).

### Экоареал

Концепция организации растительного покрова (Раменский, 1971) и разработанные на ее основе экологические шкалы в разных странах и реги-

онах развиваются по-разному, отражая специфику региона и особую для каждого региона актуальность тех или иных проблем. Так, в европейской части России получили распространение графические модели экоареалов видов, рассчитанные с помощью программного комплекса «Ecoscale» (Бекмансуров, Жукова, 2000), а на ДВР особое внимание уделяется разработке региональных и местных экологических шкал (Селедец, 2000б; Региональные..., 2003). Такие экологические шкалы позволяют строить экоареалы растительных сообществ и ценопопуляций с учетом местных особенностей.

Разработка концепции экоареала вида как системы ценопопуляций на основе метода экологических шкал, включала следующие задачи: на основе анализа основных факторов среды обитания вида выделить определяющие параметры его экоареала; построить экоареалы видов на примере модельных групп (таксономическая модельная группа – семейство злаков (*Poaceae*); экологическая модельная группа – прибрежноморские виды); разработать методику анализа экоареалов ценопопуляций; выявить закономерности изменения экологических характеристик ценопопуляций при продвижении из континентальной части географического ареала вида в приокеанические регионы.

Предложенная концепция исходит из того, что экоареал – это часть пространства экологических факторов, занимаемая ценопопуляциями данного вида, явление историческое, он отражает эволюцию, родственные связи и взаимоотношения в растительном покрове, а также тенденции расселения вида. Экоареал определяется нами как комплекс экоареалов ценопопуляций на пространстве географического ареала вида (Селедец, Пробатова, 2007). Типология ценопопуляций представлена на табл. 1.

Положение в поле экологических факторов (табл. 2) – важнейшая характеристика экоареала, поскольку привязка к определенным градициям экологических факторов позволяет разрабатывать экологическую классификацию растительных

Т а б л и ц а 1

Сукцессионно-ареалогическая типология ценопопуляций  
(типы ценопопуляций обозначены арабскими цифрами)

Тип ценопопуляции по ее положению в ареале вида	Тип ценопопуляции по ее положению в растительном покрове		
	Климаксовые сообщества	Серийные сообщества	Пионерные группировки
Эндемичная (эндемат)	Климаксовый эндемат (1)	Серийный эндемат (2)	Пионерный эндемат (3)
Изолированная (изолят)	Климаксовый изолят (4)	Серийный изолят (5)	Пионерный изолят (6)
Периферическая (периферат)	Климаксовый периферат (7)	Серийный периферат (8)	Пионерный периферат (9)
Ценопопуляция в центральной части вида (центрат)	Климаксовый центрат (10)	Серийный центрат (11)	Пионерный центрат (12)

Т а б л и ц а 2

Положение экоареалов в поле экологических факторов

Градации увлажнения (ступени шкалы V)	Градации богатства и засоленности почвы (ступени шкалы БЗ)			
	Олиготрофное, 1–3	Мезотрофное, 4–9	Эутрофное, 10–16	Галотрофное, 17–30
Гидатофитное, 110–120	1	2	3	4
Гидрофитное, 104–109	5	6	7	8
Гигрофитное, 89–103	9	10	11	12
Мезофитное, 53–88	13	14	15	16
Ксерофитное, 1–52	17	18	19	20

П р и м е ч а н и е. Цифры в ячейках матрицы обозначают позиции экоареалов в поле экологических факторов.

Т а б л и ц а 3

Величина экоареалов видов

Относительная величина экоареала вида (баллы)	Количество условных единиц величины экоареала - ЕВЭ	Процент от максимального экоареала
Очень мелкий (1)	До 180	До 5
Мелкий (2)	180–359	5–9

П р и м е ч а н и е. 1. За условную единицу «ЕВЭ» принимается часть экологического поля, равная одной ступени шкалы экологического фактора на оси абсцисс (в нашем случае это шкала богатства и засоленности почвы – БЗ) и одной ступени экологического фактора на оси ординат (в нашем случае это шкала увлажнения – У). Перемножая количество ступеней экологической шкалы на оси абсцисс на количество ступеней на оси ординат, получаем величину экоареала в условных величинах - ЕВЭ

2. Максимальный экологический ареал вычисляется путем перемножения числа ступеней экологической шкалы на оси абсцисс (БЗ=30 ступеней) на количество ступеней на оси ординат (У=120 ступеней), он равен 3600 ЕВЭ.

Реализованность экоареалов

Степень реализованности экоареала (баллы)	Ценоэкоареал / голоэкоареал (%)
Очень слабо реализованный (1)	До 5
Слабо реализованный (2)	5–9
Средне реализованный (3)	10–24
Реализованный выше среднего (4)	25–50
Высоко реализованный (5)	Более 50

сообществ. В центре такой классификации должен быть экотоп, или местообитание, что согласуется со взглядами ведущих экологов и фитоценологов (Быков, 1967; Ипатов, Кирикова, 1997, 2001; Христофорова, 1999). Тип экоареала, установленный на основании приуроченности к типу местообитаний, может служить в качестве основной единицы при экологическом анализе растительного покрова.

Величина экоареала – показатель пластичности вида, его способности обитать в различных экологических условиях (табл. 3). Через величину экоареала можно выразить графически и оценить в условных единицах адаптивный потенциал вида.

Практическая ценность показателя «величина экоареала» видна на примере видов злаков с разными уровнями плоидности. В результате анализа экоареалов выявилась определенная связь между величиной экоареала и уровнем плоидности вида. Самые крупные экоареалы – у злаков-диплоидов, которые приурочены к серийным растительным сообществам; изученные нами дальневосточные ценопопуляции этих видов находятся в центральной части их географических ареалов (*Beckmannia syzigachne*, *Trisetum sibiricum*, *Puccinellia geniculata*).

Вторую группу видов с крупными экоареалами составляют луговые злаки – диплоиды, которые

Индикационное значение элементов структуры экологического ареала вида растений

Элемент структуры	Индикационное значение
Размер	Принадлежность к эволюционно продвинутой группе таксонов
Положение в поле экологических факторов	Область наиболее активной экологической адаптации таксонов
Конфигурация	Направленность экологической адаптации таксонов
Голоэкоареал (экоареал присутствия)	Способность расселяться в экологическом пространстве
Ценоэкоареал (экоареал доминирования)	Способность доминировать в растительном покрове
Экологический оптимум	Наиболее благоприятное сочетание экологических факторов
Центр голоэкоареала	Теоретически наиболее вероятный экологический оптимум при отсутствии взаимодействия с другими видами
Реализованность экоареала	Степень экологической адаптации вида
Взаимное расположение экологического оптимума и центра голоэкоареала	Тенденция экологической адаптации

относятся к серийным перифератам (*Alopecurus aequalis*, *Bromopsis canadensis*). Различия в структуре экоареалов этих групп довольно значительные: у видов первой группы центры экоареалов присутствия видов (центры голоэкоареалов) и экооптимумы (центры ценоэкоареалов) значительно разобщены, а у видов второй группы – сильно сближены.

Закономерности, выявленные у диплоидов, проявляются и у видов с иными уровнями плоидности, особенно у гексаплоидов (*Agrostis clavata*, *A. scabra*, *Arctopoa eminens*, *Festuca rubra*). Все они – серийные центраты, кроме *A. clavata* (серийный периферат), у всех крупные экоареалы, а экологические оптимумы и центры голоэкоареалов сильно разобщены.

При рассмотрении структуры экоареала мы выявили две точки, которые могут служить важными ориентирами при анализе изменений структуры экоареала: экооптимум (экологический оптимум вида) и центр голоэкоареала (центр экологического пространства, где вид может обитать независимо от его фитоценотической роли). О структуре экоареала вида можно судить по дистанции между экооптимумом и центром экоареала присутствия вида. Этот признак структуры экоареала может служить указанием на сукцессионно-ареалогический тип ценопопуляции вида. Рассмотрим это на примере злаков – тетраплоидов (4x).

Совмещение экооптимума и центра голоэкоареала вида характерно для многих серийных перифератов, например *Festuca extremiorientalis* и *Milium effusum*. Отмечается подобное совмещение и у серийных центратов: *Poa annua*, *Trisetum spicatum*. У некоторых перифератов экооптимум и центр экоареала присутствия разобщены, в частности у *Agrostis stolonifera*, но обычно это наблюдается у климаксовых центратов (*Calamagrostis sesquiflora*) и в ещё большей степени – у серийных центратов (*Bromopsis pumPELLIANA*, *Poa palustris*, *Leymus mollis*, *Calamagrostis deschampsoides*, *Phragmites australis*, *Phalaroides arundinacea*, *Elymus sibiricus*).

Реализованность, или наполненность, экоареала служит показателем эффективности использования видом своего экоареала (табл. 4).

В экоареале вида мы условно выделяем две части: 1) вид выступает доминантом растительных сообществ (ценоэкоареал) и 2) вид присутствует в качестве сопутствующего (голоэкоареал). В развитие концепции, высказанной нами ранее (Селедец, 2001, 2003, 2004а,б, 2006), здесь мы предлагаем анализировать и оценивать экоареал дифференцированно, в зависимости от фитоценотического эффекта, который производит вид, представленный

той или иной ценопопуляцией в разных частях экоареала. Если ценоэкоареал занимает весь или почти весь голоэкоареал, вид использует свой экоареал очень эффективно, а если лишь незначительную часть, использование экоареала неэффективно. Мы различаем несколько градаций эффективности использования видом своего экоареала, другими словами – несколько градаций реализованности экоареала (табл. 4).

Эффективность использования видом своего экоареала – показатель фитоценотической активности, способности доминировать в растительных сообществах при различных экологических условиях. Биологический смысл эффективности использования видом своего экоареала (реализованности экоареала) состоит в том, что в ней отражается способность вида занимать те или иные фитоценотические позиции (от доминирования до присутствия в небольшом обилии) в более или менее широком диапазоне экологических условий. Анализ реализованности экоареала позволяет оценить жизнеспособность ценопопуляции, ее способность занимать доминирующие позиции в растительных сообществах. Высшая степень реализованности экоареала – способность доминирования в растительных сообществах на всем пространстве экоареала. Признак полной реализованности экоареала – совпадение ценоэкоареала и голоэкоареала. Таких видов очень мало, гораздо больше в той или иной степени приближающихся к этому состоянию. Степень приближения можно измерить по разнице между величиной голоэкоареала и ценоэкоареала: чем меньше эта разница, тем выше степень реализованности экоареала.

Среди злаков наиболее жизнеспособные и экологически толерантные ценопопуляции у тетраплоидов. У них разница между величиной экоареала присутствия и величиной экоареала доминирования очень незначительная. Особенно показательны в этом отношении *Calamagrostis sesquiflora*, *Agrostis stolonifera*, *Phragmites australis*, *Leymus mollis*, *Festuca extremiorientalis*. Для видов с более высокими уровнями плоидности характерна такая же закономерность. У доминантов растительного покрова (*Poa pratensis*) реализованность экоареалов значительно выше, чем у видов, занимающих второстепенные позиции в растительных сообществах (*Hierochloë alpina*, *Poa malacantha*).

Результаты исследования позволяют утверждать, что реализованность экоареалов зависит от уровня плоидности и от положения ценопопуляции в ареале вида. У видов злаков с разными уровнями плоидности в пределах вида реализованность экоареалов возрастает по мере приближения к грани-

цам их географических ареалов. Это можно проиллюстрировать на примере ценопопуляций в составе серийных растительных сообществ. Реализованность экоареалов возрастает в последовательности: эндемат *Poa neosachalinensis* (6х–9х, 2n = 42, 56, 63, 64), центраты *P. angustifolia* (8х–9х, 2n = 56, 63, 64), *P. macrocalyx* (6х–12х, 2n = 42, 44, 56, 63, 64, 70, 84), периферат *Calamagrostis sachalinensis* (4х, 6х, 8х, 2n = 28, 42, 56).

Экоареалы могут иметь различную конфигурацию, разнообразие их положений в поле экологических факторов велико: вытянутые вдоль той или иной оси, ориентированные по диагонали, округлые или эллипсоидальные. Анализ ориентации экоареалов в поле экологических факторов позволяет выявить тенденцию эволюционного процесса в той или иной таксономической группе. Так, в роде *Poa* области экооптимумов видов существенно различаются у представителей двух подсекций типовой секции *Poa*. У видов подсекции *Poa* область экооптимумов видов вытянута вдоль оси «увлажнение» на 17 ступеней, а вдоль оси «богатство и засоленность почвы» – всего на 4 ступени. У видов секции *Malacanthae* область экооптимумов имеет протяженность 11 ступеней шкалы увлажнения и 9 ступеней шкалы богатства и засоленности почвы. Столь же наглядно можно показать разнообразие ориентации экоареалов на примере видов рода *Agrostis*, где у экооптимумов видов типовой секции *Agrostis* ориентация вдоль оси «увлажнение», а у видов секции *Trichodium* – по диагонали. Учет структуры экоареалов видов приобретает особое значение при исследовании реактивности и чувствительности видов к экологическим факторам, поскольку реакция вида неодинакова в разных частях амплитуды фактора: чем больше крутизна кривой изменения признака, тем больше реактивность (Ипатов, Кирикова, 2001). Тенденции развития структуры экоареала означают направления эколого-фитоценотической экспансии вида. Они указывают на формы адаптогенеза, которые можно рассматривать как основные направления морфолого-физиологической специализации вида. Их значение состоит в том, что они позволяют оценить потенциал вида в освоении экологических условий за пределами оптимума.

При аналогии с географическим ареалом (Кувяев, 1965, 1966) в экоареале область присутствия вида рассматривается как голоценоареал, а область доминирования – как ценоэкоареал. Эти важнейшие характеристики экоареала являются результатом адаптации вида к комплексу экологических факторов, они могут служить индикаторами различных стадий и способов адаптации видов, позиции вида в растительном покрове конкретной

территории и положения ценопопуляций в географическом ареале вида. Смещение экологического оптимума (центра ценоэкоареала) вида относительно геометрического центра экоареала (голоэкоареала) можно рассматривать как вектор экологической дифференциации.

Экоареал нами понимается как распределение ценопопуляций данного вида в пространстве экологических факторов. Экоареал – не простая сумма экоареалов ценопопуляций, а система, где процессы интеграции и дезинтеграции обуславливают единство вида как основной таксономической единицы и его внутреннее экологическое разнообразие как необходимое условие выживания в разнообразной и изменчивой среде обитания. Экоареал – отражение экоэволюционных, биогеографических и фитоценотических позиций вида. Применение метода анализа экоареалов открывает новые возможности прогнозирования дальнейшей эволюции тех или иных таксономических групп. Для этого можно использовать анализ тенденций экологической адаптации, а также анализ структуры экоареала рода в целом. Тенденции развития структуры экоареала указывают на возможные направления эколого-фитоценотической дифференциации таксонов, а также – на наиболее вероятные направления эколого-фитоценотической экспансии вида, на пути адаптогенеза. Виды прогрессивных филетических линий нередко отличаются крупными экоареалами и большим разнообразием экологических позиций слагающих их ценопопуляций. Угасающие линии развития обычно легко узнаваемы по жестким экологическим границам среды их обитания, малому экологическому разнообразию слагающих их ценопопуляций.

Нами проанализированы экоареалы представителей родов: *Achnatherum*, *Agrostis*, *Alopecurus*, *Anthoxanthum*, *Arctophila*, *Arctopoa*, *Arundinella*, *Avenula*, *Beckmannia*, *Bromopsis*, *Calamagrostis*, *Cleistogenes*, *Dactylis*, *Deschampsia*, *Elymus*, *Elytrigia*, *Eriochloa*, *Festuca*, *Glyceria*, *Hierochloë*, *Koeleria*, *Leymus*, *Milium*, *Neomolinia*, *Phalaroides*, *Phleum*, *Phragmites*, *Poa*, *Puccinellia*, *Schedonorus*, *Schizachne*, *Spodiopogon*, *Trisetum*, *Zizania* (Селедец, 2001, 2003, 2004а, б, 2006; Селедец, Пробатова, 2003, 2005, 2007). Эволюционные аспекты нашей концепции имеют существенное значение при рассмотрении таких вопросов, как ранг таксона, эволюционная продвинутость таксона, экоареал в различных адаптивных зонах, в условиях естественной динамики и антропогенной трансформации экосистем. Нами показано, что изменение характеристик экоареала можно рассматривать в ка-

честве индикаторов эволюционных процессов. В этом ключе рассмотрена экологическая дифференциация таксонов и связанные с ней экологические проблемы. Показано, что сравнительный анализ открывает новые возможности для оценки перспектив дальнейшей эволюции видов. Большого внимания заслуживают такие аспекты, как динамика и дробление экоареалов, а также экоареалы и полиплоидия у злаков флоры ДВР. Особый интерес представляют экоареалы инвазионных видов: поскольку анализ их позволяет прогнозировать характер и темпы их дальнейшего расселения.

Исследование экологической дифференциации видов и ценопопуляций представляет интерес как для решения фундаментальных проблем систематики, эволюции, экологии и биогеографии, так и для решения практических вопросов природопользования и охраны природы (Селедец, 2001, 2003; Селедец, Пробатова, 2003; Probatova, Seledets, 1997, 2001; Seledets, Probatova, 2003). Индикационное значение элементов структуры экоареала вида приведены в табл. 5.

Изменчивость экологических ареалов (экоареалов) ценопопуляций в переходной зоне «континент–океан» – новая область исследований. Мы проанализировали экоареалы ценопопуляций видов в родах *Agrostis*, *Arctagrostis*, *Arctophila*, *Bromopsis*, *Calamagrostis*, *Danthonia*, *Deschampsia*, *Elymus*, *Elytrigia*, *Glycetia*, *Festuca*, *Helictotrichon*, *Hierochloë*, *Leymus*, *Melica*, *Phleum*, *Poa*, *Puccinellia*, *Schizachne*, *Trisetum* (Селедец, Пробатова, 2003). Для сравнительно-географического изучения ценопопуляций проанализированы два географических профиля с севера на юг (Северная Якутия – Южная Якутия и Корякия – Камчатка) и два профиля с запада на восток (Северная Якутия – Корякия и Южная Якутия – Камчатка). Проведен сравнительный анализ ценопопуляций с целью выяснить тенденции экологического варьирования ценопопуляций в приокеанических регионах по сравнению с внутриконтинентальными, а также по направлению с севера на юг в каждом из регионов.

Экологические методы включают комплексную оценку условий произрастания, выявление и определение экологического ареала, положение оптимума в экологическом ареале, установление фитоценотической роли вида при различных типах сукцессии и различных их стадиях, а также – антропотолерантность видов. Особое значение имеет изучение экологических предпосылок видообразования и флорогенеза, естественной эволюции и антропогенной трансформации флористических комплексов. Одна из наиболее сложных проблем – выявление закономерных связей между изменчивостью и структурой экологического ареала вида.

С помощью экологических методов открываются возможности прогнозирования дальнейшей эволюции тех или иных родов. Для этого можно использовать анализ тенденций экологической адаптации, а также анализ структуры экологического ареала рода. Видообразование наиболее вероятно в той зоне гиперпространства экологических факторов, где имеются незаполненные экологические ниши. Экологические методы позволяют прогнозировать зоны гибридогенеза, интрогрессии, конкурентного ослабления популяций. Установлены связи между экологическими ареалами видов, уровнями плоидности и кариологическим полиморфизмом, что позволяет, исходя из анализа экологических ареалов, предлагать у вида тот или иной уровень плоидности или наличие кариологических рас.

Экологические методы позволяют оценить особенности развития флоры в прошлых, современных и будущих ландшафтах. Познавание закономерностей антропогенной трансформации ландшафтов дает возможность рассматривать антропогенную эволюцию в качестве важного фактора флорогенеза. Определение степени соответствия флористических комплексов современным экологическим условиям позволяет выявлять реликтовые виды и популяции злаков, а также проследить пути дальнейшего развития.

Первый тип – линейная дифференциация. Она характерна для многих родов. Наглядной иллюстрацией этого типа экологической дифференциации видов может служить род *Glyceria*. Рассмотрим три мезоэуτροφных вида, экоареалы которых расположились на одной линии по оси увлажнения: *G. lithuanica* ( $Y = 79$ ,  $B3 = 9$ ), *G. triflora* ( $Y = 91$ ,  $B3 = 9$ ), *G. spiculosa* ( $Y = 99$ ,  $B3 = 10$ ).

Второй тип – веерная дифференциация, выявлен в родах *Elymus* и *Deschampsia*. Экологическая дифференциация по степени увлажнения сопровождается столь же выраженной дифференциацией по степени богатства и засоленности почвы. Первую группу составляют олигомезотрофные ортомезофиты – *Elymus macrourus* ( $Y = 65$ ,  $B3 = 3$ ) и *E. kaczadalarum* ( $Y = 67$ ,  $B3 = 8$ ), вторую – мезоэуτροφные ксеромезофиты *E. mutabilis* ( $Y = 62$ ,  $B3 = 10$ ), *E. jacutensis* ( $Y = 63$ ,  $B3 = 12$ ) и *E. sibiricus* ( $Y = 64$ ,  $B3 = 12$ ), третью – мезоэуτροφные ортомезофиты *E. gmelinii* ( $Y = 66$ ,  $B3 = 10$ ), *E. kronokensis* ( $Y = 67$ ,  $B3 = 11$ ) и *E. dahuricus* ( $Y = 67$ ,  $B3 = 12$ ), особое место занимает *E. confusus* ( $Y = 73$ ,  $B3 = 11$ ), ортомезофит, тяготеющий к мезоэуτροφным гигромезофитам. Виды рода *Deschampsia* резко дифференцированы по отношению к обоим ведущим факторам: *D. beringensis* ( $Y = 59$ ,  $B3 = 2$ ) – олиготрофный ксеромезофит, *D. sukatschewii* ( $Y = 65$ ,  $B3 = 72$ ) – мезоэуτροφный ортомезофит.

Третий тип – разнонаправленная дифференциация: группы видов внутри рода выстраиваются в два разнонаправленных ряда. Рассмотрим этот феномен на примере рода *Calamagrostis*. Экооптимумы видов этого рода расположены в интервале увлажнения  $Y = 63-79$ . В середине этого интервала ( $Y = 71$ ) хорошо видна смена направления экологической дифференциации. У одной группы видов от условного центра – экооптимума *C. sesquiflora* ( $Y = 71$ , БЗ = 5) экооптимумы располагаются от ортомезофитных ортомезотрофных местообитаний к ксеромезофитным мезоэуτροφным: *C. sachalinensis* ( $Y = 70$ , БЗ = 9), *C. epigeios* ( $Y = 67$ , БЗ = 11), *C. brachytricha* ( $Y = 63$ , БЗ = 10); у другой – к гигромезофитным мезоэуτροφным местообитаниям: *C. purpurascens* ( $Y = 73$ , БЗ = 9), *C. lapponica* ( $Y = 75$ , БЗ = 8), *C. angustifolia* ( $Y = 75$ , БЗ = 12), *C. langsdorffii* ( $Y = 76$ , БЗ = 13), *C. deschampsoides* ( $Y = 77$ , БЗ = 13), *C. neglecta* ( $Y = 78$ , БЗ = 10). Такие ситуации представляют интерес для систематиков растений. За внешней картиной экологической приуроченности может скрываться определенная тенденция видообразования, естественный процесс распада крупной систематической группы на более мелкие, и у каждой из них – свой путь экологической адаптации.

#### Адаптивные тенденции видов растений в маритимальном поясе растительности

Маритимальный пояс растительности отличается пестротой флористического состава: от водных (*Zostera marina*) и полуводных (*Puccinellia phryganodes*) до видов явно ксерофитного облика (*Salsola komarovii*), которые наводят на мысль о флорогенетических связях флоры маритимального пояса дальневосточных морей России с флорой Внутренней Азии. Экологическая неоднородность эколого-фитоценотической группы супралиторальных видов выявляется в результате анализа растительности морских побережий и островов и находит отражение в экологических шкалах (Селедец, 2000б). Анализ эоареалов позволяет выявить адаптивные тенденции ценопопуляций супралиторальных видов. Освоение ближайшей к урезу воды полосы супралиторали. Изменения эоареалов проявляются в следующем: а) от мезофильных с бедными почвами (*Plantago camtschatica*) к местообитаниям, переувлажненным морской водой (*Puccinellia phryganodes*); б) от эоареалов среднего размера к крупным и очень крупным эоареалам. Супралиторальные виды испытывают в наибольшей степени такие специфические воздействия, как приливно-отливные явления, временное заливание морской водой прибрежной полосы суши, измене-

ние береговой линии, штормовые выбросы биомассы морского происхождения (морские трава и водоросли, морские животные).

Для береговой зоны в целом модельным рядом может быть следующий (по мере удаления от уреза воды): *Puccinellia phryganodes*, *Honckenya oblongilolia*, *Senecio pseudoarnica*, *Mertensia maritima*, *Lathyrus japonicus*, *Plantago camtschatica*. В этом направлении уменьшается напряженность геодинамических факторов, обусловленных непосредственным воздействием моря на сушу. В результате анализа эоареалов видов этого ряда выявлены следующие тенденции:

1. Уменьшение требовательности к влагообеспеченности: у *Puccinellia phryganodes* требования к уровню влагообеспеченности – наибольшие, у *Plantago camtschatica* – наименьшие, остальные виды занимают промежуточное положение.

2. Уменьшение степени солеустойчивости: *Puccinellia phryganodes* произрастает на морских мелководьях, у остальных видов контакт с морской водой не является обязательным условием их существования.

3. Уменьшение размера ценоэоареала: у *Puccinellia phryganodes* и *Senecio pseudoarnica* он наибольший, у *Plantago camtschatica* – наименьший, остальные виды составляют переходные звенья в этом ряду.

4. Волнообразная кривая изменения эоареала доминирования вида: сравнительно крупный у *Senecio pseudoarnica* и *Puccinellia phryganodes*, приуроченных к ближайшей к приливно-отливной зоне полосе супралиторали, ограниченного размера у типичных супралиторальных видов *Honckenya oblongilolia* и *Mertensia simplicissima*, сравнительно крупные у *Lathyrus japonicus* и *Plantago camtschatica*, широко распространенных не только на супралиторали, но и на склонах морских террас и других местообитаниях береговой зоны.

5. Реализованность эоареала (соотношение между ценоэоареалом и голоэоареалом) проявляет такую же тенденцию: она высока у *Puccinellia phryganodes* и *Senecio pseudoarnica*, значительно меньше у *Honckenya oblongilolia* и *Mertensia simplicissima*, но гораздо больше у *Lathyrus japonicus* и *Plantago camtschatica*.

По совокупности экологических факторов морские террасы представляют собой переход от азональной супралиторальной растительности к зональной. Переход этот – плавный: многие виды растений произрастают как на супралиторали, так и на морских террасах. Такие виды, как *Ligusticum hultenii* и *Artemisia littoricola* обычны на супралиторали, но наиболее многочисленные и плотные популяции этих видов часто встречаются у осно-

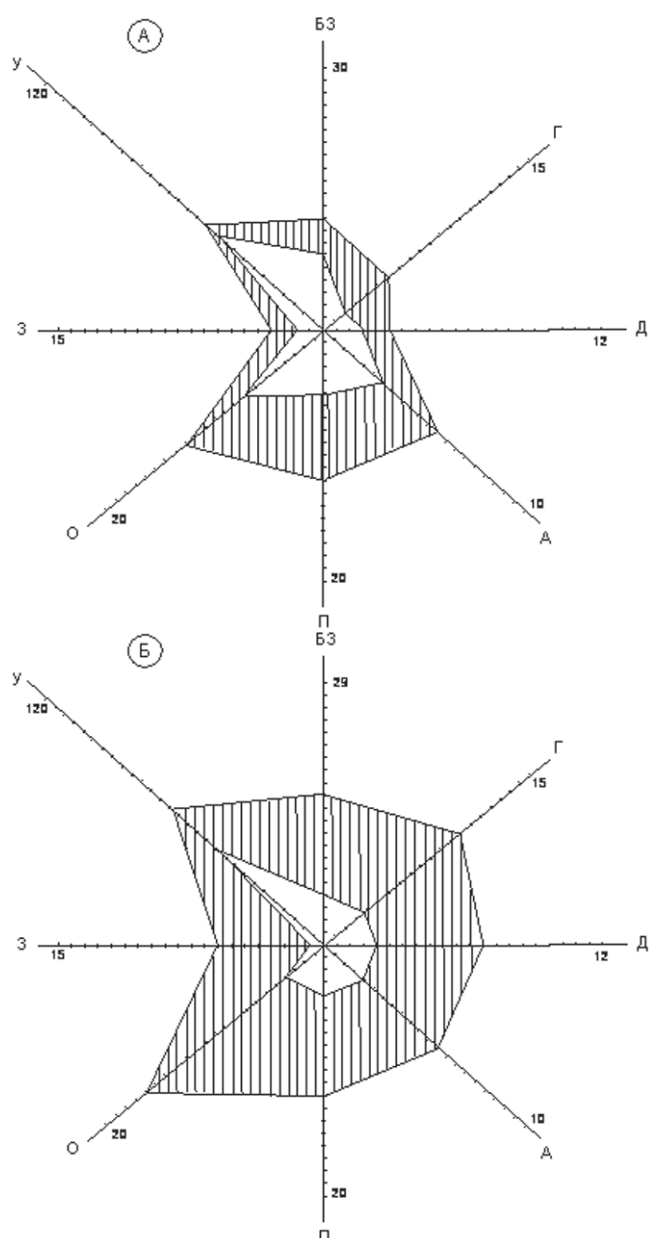


Рис. 1. Экологическая ниша ценопопуляций *Agrostis trinii* в различных частях географического ареала вида: А – континентальные районы Евразии, Б – береговая зона дальневосточных морей

вания и на склонах морских террас. Именно там, а не на супралиторали они чаще бывают доминантами растительных сообществ. По мере удаления ценопопуляций от супралиторали выявляется следующий ряд: *Ligusticum hultenii*, *Artemisia littoricola*, *Thermopsis lupinoides*, *Trifolium pacificum*, *Arundinella hirta*, *Calamagrostis deschampsoides*. В экоареалах этого ряда отражаются основные тенденции экологической дифференциации видов при переходе от супралиторали к морским террасам и далее к местообитаниям зональной растительности.

1. Стабилизация благоприятного для развития ценопопуляции уровня влагообеспеченности почвы. Это характерно для экоареалов ценопопуляций в целом. При этом ценоэкоареал стабилизируется на более низком уровне влагообеспеченности, чем голоэкоареал: это показатель экологической дифференциации, адаптации к более сухим местообитаниям.

2. Уменьшение степени солеустойчивости. Эта тенденция наметилась еще на супралиторали, но здесь она стала явной и преобладающей.

3. Относительно размера голоэкоареала установлено: у *Ligusticum hultenii* он среднего размера, у *Calamagrostis deschampsoides* – очень крупный, для большинства видов характерна стабилизация на уровне экоареалов среднего размера.

4. Ценоэкоареал подвержен большей изменчивости, чем голоэкоареал: у *Artemisia littoricola*, *Thermopsis lupinoides*, *Trifolium pacificum* – он среднего размера, у *Arundinella hirta* и *Calamagrostis deschampsoides* – крупного и очень крупного размера.

5. Реализованность экоареала возрастает по мере удаления от супралиторали. У *Ligusticum hultenii* она невелика, но у всех остальных видов – значительна; у *Arundinella hirta* и *Calamagrostis deschampsoides* – очень высокая.

Таким образом, экологическая дифференциация видов растений на морских террасах имеет ряд характерных особенностей и существенно отличается от экологической дифференциации на супралиторали.

#### Экологические ниши видов растений в контактной зоне «материк–океан»

Данные об экологии злаков морских побережий ДВР в сравнении с континентальными районами Азиатской России накапливаются на протяжении длинного ряда лет (Комаров, 1937, 1950а, б, в, 1953а, б; Крашенинников, 1949). Было установлено, что злаки (Poaceae) могут использоваться не только для оценки экологических режимов в различных природных зонах и горных поясах, но также служить индикаторами степени континентальности климата (Селедец, 1976а, б, 1977а, б, 1980, 2000б, 2004а, б, 2006; Пробатова и др., 1984; Пробатова, Селедец, 1999; Селедец, Пробатова, 2005, 2006, 2007).

Цель исследования – выявить закономерности естественной трансформации экоареалов видов при переходе из континентальных условий Вну-



тренней Азии на Тихоокеанское побережье России. Сравнительный анализ экоареалов видов проведен по эколого-фитоценологическим группам. Такой способ анализа позволяет учитывать межвидовые отношения и делать выводы для каждой эколого-фитоценологической группы.

#### Лесные и лесолуговые виды

*Agrostis trinii* Turcz. – полевица Триниуса, обычна на сухих лугах, в разреженных лиственнично-сосновых и сосновых лесах, на вырубках и гарях, на приречных песках и галечниках. Общее распространение: Западная и Восточная Сибирь, Монголия, Северо-Восточный Китай (Пробатова, 1985).

Обследованные континентальные районы – в Хабаровском крае, притихоокеанские районы – восточное побережье Приморского края (залив Петра Великого Японского моря). На рис. 1 представлены экологические ниши ценопопуляций полевицы Триниуса в континентальных районах и в береговой зоне дальневосточных морей.

По отношению к увлажнению (У): в континентальных условиях требования к увлажнению оказываются значительно большими, чем в приокеанических условиях. Объяснение этому факту, вероятно, следует искать в относительной выравненности режима увлажнения на морских побережьях по сравнению с континентальными районами: высокая влажность воздуха в значительной мере восполняет временный дефицит почвенной влаги.

По отношению к богатству и засоленности почвы (БЗ): в условиях океанического климата наблюдается более широкий диапазон богатства и засоленности почвы, чем в континентальных условиях. Здесь также следует иметь в виду дополнительное минеральное питание растений в приморской полосе за счет морских источников. Это особенно хорошо видно на примере засоления. Засоление почв на ДВР – явление довольно редкое, но на морских побережьях оно наблюдается повсеместно.

По отношению к гранулометрическому составу почвы (Г) разница особенно велика. Если в континентальных районах вполне уместно говорить о предпочтении видом почв того или иного гранулометрического состава, то на морских побережьях вид осваивает практически весь гранулометрический спектр.

По отношению к дренажу (Д): в континентальных условиях роль дренажа значительно больше, чем на морских побережьях. Это можно объяснить тем, что перераспределение влаги посредством дренажа имеет для растений гораздо более существенное значение при недостатке влаги в континентальных районах. На морских побережьях дефицит влаги случается гораздо реже, чем в условиях континентального климата.

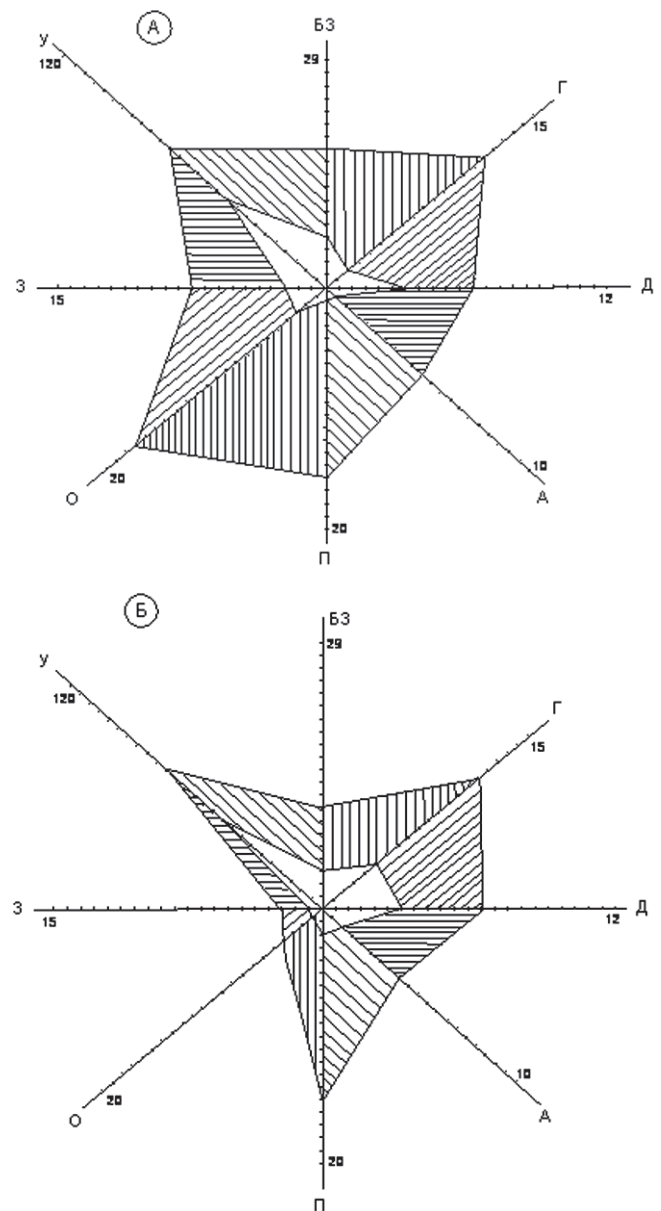


Рис. 2. Экологическая ниша ценопопуляций *Calamagrostis brachytricha* в различных частях географического ареала вида: А – предгорья Восточно-Маньчжурских гор, Б – береговая зона Японского моря, В – острова в заливе Петра Великого Японского моря

По отношению к антропогенности (А): существенных различий между континентальными и прибрежно-морскими ценопопуляциями не выявлено.

По отношению к переменности увлажнения (П): у прибрежно-морских ценопопуляций наблюдается приуроченность к местообитаниям с несколько большей степенью переменности увлажнения, чем в условиях континентального климата.

По отношению к обновляемости субстрата (О): у прибрежно-морских ценопопуляций спектр предпочтения гораздо шире, чем у континенталь-

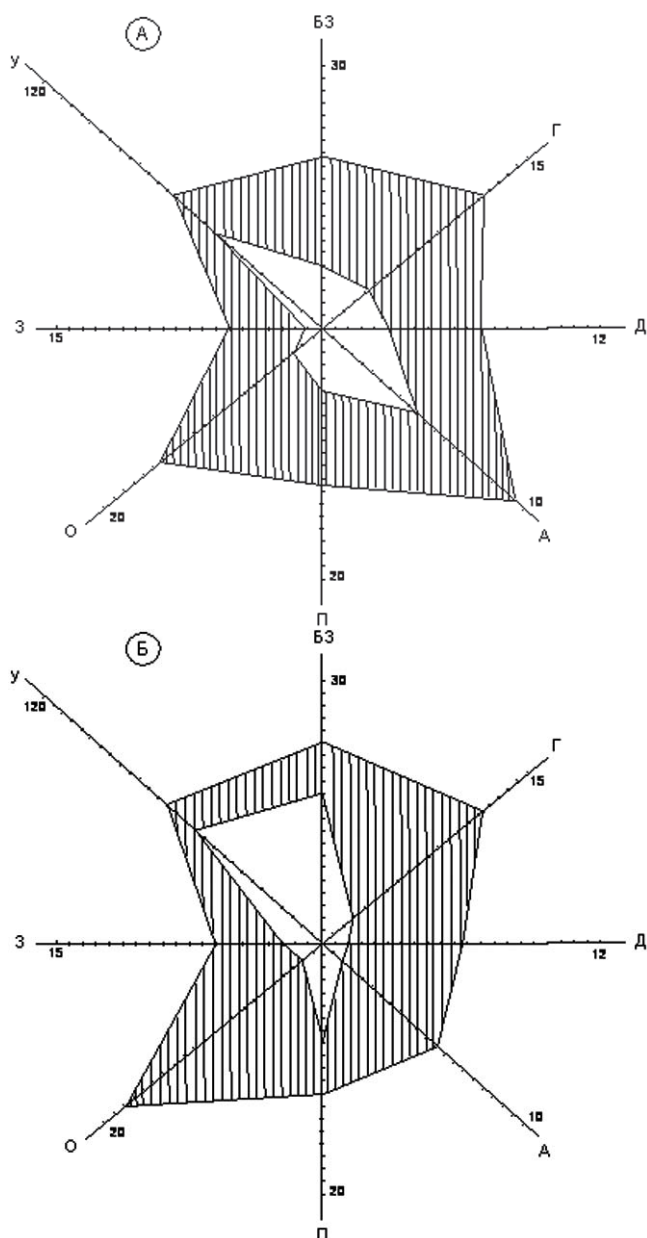


Рис. 3. Экологическая ниша ценопопуляций *Leymus mollis* в различных частях географического ареала вида: А – материковое побережье Японского моря (Приморский край), Б – о. Сахалин

ных: это результат адаптации к нестабильной геодинамической ситуации в береговой зоне дальневосточных морей. В континентальных районах подобные ситуации очень редки или не наблюдаются вовсе.

По отношению к затенению (З): на морских побережьях популяции полевицы Триниуса оказываются в условиях затенения значительно реже, чем в континентальных районах, где этот вид не избегает и лесных сообществ.

В заключении следует отметить, что экологическая ниша полевицы Триниуса на тихоокеанском побережье России значительно шире по всем экологическим параметрам, чем в континентальных районах Сибири и ДВР.

*Calamagrostis brachytricha* Steud – **вейник короткохохолковый**, обычен в дубняках на каменистых склонах, на опушках, среди кустарников, на скалах и щебнистых осыпях. Общее распространение: Восточная Сибирь (по рекам Шилке и Аргуни), Япония и Китай (Пробатова, 1985). Вейник короткохохолковый – очень полиморфный вид, как в морфологическом, так и в кариологическом отношении ( $2n=42, 49$  и  $56$ ). На побережье Японского моря (Приморский край) и на островах в Японском море находятся самые восточные ценопопуляции этого вида.

Вейник короткохохолковый тесно связан с лесными экосистемами континентального типа. В экосистемах широколиственных лесов Восточной Азии он занимает прочные эколого-фитоценологические позиции. По мере продвижения в область муссонного климата эти позиции ослабевают. На морском побережье материка заметно уменьшается экологическая амплитуда по увлажнению, богатству и засоленности почвы, гранулометрическому составу и дренажу. По другим экологическим факторам (антропоустойчивости, переменной увлажненности, обновляемости субстрата, затенению) на островах амплитуда также значительно меньше, чем на материке. Анализ экологических ниш ценопопуляций вейника короткохохолкового в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах предгорий двух горных систем на крайнем юге материковой части ДВР в береговой зоне Японского моря и на островах в заливе Петра Великого (рис. 2) позволяет сделать следующие выводы.

Установлено, что у ценопопуляций *Calamagrostis brachytricha* наиболее обширная экологическая ниша – в предгорьях Сихотэ-Алиня и Восточно-Маньчжурских гор, значительно меньшая – на побережье Японского моря и минимальная на островах залива Петра Великого.

### Континентализация экологических ниш

Проникновение материковых видов на морские побережья – явление давно известное и широко обсуждаемое. При исследовании *Leymus mollis* мы сталкиваемся с феноменом совсем другого типа. Не материковый вид проникает на морские побережья, а типичный прибрежно-морской, супралиторальный вид по долине Амура поднимается до г. Комсомольска-на-Амуре (Пробатова, 1985).

*Leymus mollis* (Trin.) Нага – колосняк мягкий, обычен на приморских береговых валах, песках и галечниках, на приморских лугах, а также по склонам морских террас. Общее распространение: Япония и северный Китай, северо-запад Северной Америки (Пробатова, 1985). Представляет интерес проследить, как изменяются экологические характеристики ценопопуляций *Leymus mollis* при расселении этого вида по территории материка по сравнению с островными ценопопуляциями. При сравнительном экологическом анализе ценопопуляций одного вида, но с различных территорий представляется целесообразным рассмотреть три группы экологических факторов: непосредственно действующие (увлажнение, богатство и засоленность почвы), перераспределяющие (гранулометрический состав почвы, дренаж), динамические (переменность увлажнения, обновляемость субстрата, затенение), интегральные (антропоустойчивость). Отношение к этим группам факторов зависит от того, с какой эколого-фитоценологической и таксономической группой растений мы имеем дело, в какой природно-хозяйственной ситуации и какую задачу предстоит решать.

Наша эколого-фитоценологическая группа видов – обитатели супралиторали дальневосточных побережий России. Группа очень своеобразная: практически нигде, кроме узкой приморской полосы, преимущественно в приливно-отливной полосе – супралиторали, где эти виды в большинстве своем имеют эколого-фитоценологический оптимум и где они подвергаются различным природным воздействиям (приливы и отливы, штормовые заплески волн, сгонно-нагонные ветры, частые туманы, резкие смены погоды, неоднозначное влияние океана – летом охлаждающее, зимой – обогревающее – и при этом холодные и теплые течения сильно усложняют и без того непростую погодно-климатическую ситуацию).

Из непосредственно действующих факторов увлажнению традиционно уделяется первое место. Сравним по этому показателю островные (Сахалин) и материковые (Приморье) ценопопуляции (рис. 3). Диапазон увлажнения в Приморье ступени (49–76) значительно больше, чем на Сахалине (68–75). Диапазон богатства и засоленности в Приморье (5–16) больше, чем на Сахалине (9–14). Итак, по прямодействующим факторам континентализация экоареалов означает увеличение диапазона действия факторов. Значения перераспределяющих факторов показывают сходную закономерность. Гранулометрический состав почв в Приморье – 5–15, на Сахалине – 5–14, дренаж в Приморье – 5–12, на Сахалине – 2–11. В обоих случаях амплитуда в Приморье больше, чем на Сахалине.

Показатель антропоустойчивости свидетельствует о том, что устойчивость ценопопуляций *Leymus mollis* к антропогенным воздействиям в Приморье (2–6) несколько выше, чем на Сахалине (1–5). Более детальный анализ показывает, что максимальное значение почти всех факторов в Приморье больше, чем на Сахалине. Больше на Сахалине только интенсивность обновляемости почвы, но это один из островных эффектов, который необходимо принимать во внимание: напряженность геодинамических процессов на островах сказывается сильнее, чем на материке.

### Заключение

Разработка концепции экоареала вида включала следующие задачи: на основе анализа основных факторов среды обитания вида выделить определяющие параметры его экоареала; построить экоареалы видов на примере модельных групп (таксономическая модельная группа – семейство злаков (*Poaceae*), экологическая модельная группа – прибрежно-морские виды); разработать методику анализа экоареалов ценопопуляций; выявить закономерности изменения экологических характеристик ценопопуляций при продвижении из континентальной части географического ареала вида в приокеанические регионы.

Предложенная концепция исходит из того, что экоареал – это часть пространства экологических факторов, занимаемая ценопопуляциями данного вида, явление историческое, он отражает эволюцию, родственные связи и взаимоотношения в растительном покрове, а также тенденции расселения вида в постоянно изменяющейся экологической обстановке. Экоареал определяется нами как комплекс экоареалов ценопопуляций на пространстве географического ареала вида. В экоареале вида мы выделяем две части: 1) вид выступает доминантом растительных сообществ (ценоэкоареал) и 2) вид не доминирует, но присутствует в качестве сопутствующего (голоэкоареал).

Метод анализа экоареалов видов растений основан на том, что у каждого вида – свой, неповторимый экоареал. Экоареал характеризуется размером, положением в поле экологических факторов, конфигурацией, областью присутствия (голоэкоареал) и областью доминирования (ценоэкоареал), определенными соотношениями между ними (гармоничность, дисгармоничность, степень реализованности экоареала) и взаимным расположением центров этих областей.

В развитие концепции экоареала мы предлагаем анализировать и оценивать экоареал дифференцированно, в зависимости от фитоценотического эффекта, который производит вид, представленный той или иной ценопопуляцией в разных частях экоареала вида. Если ценоэкоареал занимает весь или почти весь голоэкоареал, вид использует свой экоареал очень эффективно, а если лишь незначительную часть, использование экоареала неэффективно. Мы различаем несколько градаций эффективности использования видом своего экоареала, другими словами – несколько градаций реализованности экоареала.

При рассмотрении структуры экоареала после выделения ценоэкоареала и голоэкоареала мы выявили две точки, которые могут служить важными ориентирами при анализе изменений структуры экоареала: центр ценоэкоареала (экологический оптимум вида) и центр голоэкоареала (центр экологического пространства, где вид может обитать независимо от его фитоценотической роли). О структуре экоареала вида можно судить также по дистанции между экооптимумом и центром голоэкоареала. Этот признак структуры экоареала может служить указанием на сукцессионно-ареалогический тип ценопопуляции вида.

Эффективность использования видом своего экоареала – показатель фитоценотической активности, способности доминировать в растительных сообществах при различных экологических условиях. Анализ реализованности экоареала позволяет оценить жизнеспособность ценопопуляции, ее способность занимать доминирующие позиции в растительных сообществах. Высшая степень реализованности экоареала – способность доминирования в растительных сообществах на всем пространстве экоареала.

Биологический смысл эффективности использования видом своего экоареала (реализованности экоареала) состоит в том, что в ней отражается способность вида занимать те или иные фитоценотические позиции (от доминирования до присутствия в небольшом обилии) в более или менее широком диапазоне экологических условий. Этот показатель имеет и флороохранное значение, поскольку редкие и исчезающие виды растений редко бывают доминантами растительных сообществ, эффективность использования такими видами экоареалов обычно низкая. Это может быть одним из критериев отнесения их к категории редких и исчезающих.

Тенденции развития структуры экоареала означают возможные, предполагаемые направления эколого-фитоценотической экспансии вида. Они указывают на основные направления адаптогенеза, которые можно рассматривать как основные направления морфолого-физиологической специализации вида, что позволяет оценить потенциал вида в освоении экологических условий за пределами оптимума.

Особый интерес представляют экоареалы видов растений в контактных зонах. Зона контакта «континент–океан» – экотон глобального масштаба, область трансформации экологических ареалов видов, что является необходимым условием освоения разнообразных местообитаний береговой зоны. В зоне контакта «континент–океан» главной проблемой ботанической географии, экологии и фитоценологии следует признать преодоление экотона глобального масштаба – перехода из континентальной внутренней Азии к территориям с океаническим климатом. Этот вопрос рассмотрен на примере типичных прибрежноморских, супралиторальных видов сосудистых растений ДВР. При этом мы рассматриваем не всю флору, а лишь одну таксономическую группу-семейство злаки, или мятликовые (*Poaceae*). 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, которая на протяжении многих тысяч километров контактирует с Тихим океаном.

На примере характерных для флоры ДВР представителей семейства злаков (*Poaceae*) проведен сравнительный анализ экологических ареалов видов растений, приуроченных к морским побережьям, и видов, основная часть географического ареала которых находится во Внутренней Азии. Анализ проведен по эколого-фитоценотическим группам. Выявлены тенденции изменения всего комплекса признаков экологических ареалов видов при переходе от условий континентального климата Внутренней Азии на Тихоокеанское побережье России с муссонным климатом.

Анализ экоареалов видов в родах *Poa*, *Festuca*, *Elymus*, *Leymus* привел нас к выявлению феномена континентализации экоареалов, когда амплитуда по одним экологическим факторам закономерно увеличивается, а по другим – сокращается. Име-

ется несомненная связь между этой проблемой и проблемой изменчивости экоареалов в географическом ареале вида.

Анализ экоареалов ценопопуляций видов в континентальных и океанических субрегионах выявил существенные различия между ними. В зависимости от положения ценопопуляции в географическом ареале вида существенно меняется конфигурация экоареала: в центральной части географического ареала экоареал ориентирован вдоль оси увлажнения, на периферии географического ареала, особенно когда она совпадает с морским побережьем, основная направленность экоареала – вдоль оси богатство-засоленность почвы. Нами установлено, что по мере продвижения из континентальных регионов на приокеанические территории меняются размеры, форма, конфигурация, и, что особенно показательно, меняется степень реализованности экоареала. Экоареалы ценопопуляций на приокеанических территориях обычно более крупные, асимметричные и гораздо менее реализованные, чем во внутриконтинентальных регионах. Сравнительный экологический анализ ценопопуляций типичного представителя супралитеральной флоры Северной Пацифики *Leymus mollis* (*Poaceae*) показал, что континентальная часть его экоареала превосходит островную почти по всем экологическим показателям. Этот эффект предлагается назвать «континентализацией экоареалов».

Учитывая существенные различия в экологической характеристике материковых и островных ценопопуляций прибрежноморских видов растений, целесообразно составлять экологические шкалы для каждой биоклиматической зоны отдельно, что может повысить точность экологической оценки территории и повысить эффективность экологического мониторинга. Выявленные закономерности должны учитываться в практике рекреационного использования морских побережий, а также при охране биоразнообразия.

Сравнительный анализ экологических ареалов видов на примере одной (хотя и очень крупной) таксономической группы растений, и далеко не в полном ее объеме во флоре ДВР, не дает пока оснований для категорических суждений, однако определенные закономерности все же прослеживаются, и их можно кратко сформулировать в следующих пунктах.

Экоареалы видов на тихоокеанском побережье ДВР отличаются от экоареалов во Внутренней Азии по совокупности признаков: это размер экоа-

реала и его положение в поле экологических факторов, конфигурация и ориентация вдоль той или иной экологической оси, соотношение между голоэкоареалом (экологическим ареалом присутствия вида) и ценоэкоареалом (экологическим ареалом его доминирования). Это соотношение мы рассматриваем как степень реализованности экоареала. Дистанция между центром ценоэкоареала и центром голоэкоареала – это мера дисгармоничности экоареала, мы рассматриваем ее как показатель резервов адаптации к условиям произрастания.

Расширение экологической ниши ценопопуляций на Тихоокеанском побережье России по сравнению с континентальными территориями Восточной Азии выявлено у видов растений с различным географическим распространением и различной эколого-фитоценотической приуроченностью. Во Внутренней Азии явно преобладают симметричные экоареалы, для большинства видов растений Тихоокеанского побережья ДВР характерны более или менее асимметричные экоареалы. Степень реализованности экоареалов во Внутренней Азии для большинства видов значительно выше, чем у видов на Тихоокеанском побережье ДВР.

Эколого-фитоценотическая приуроченность видов влияет на экоареалы таким образом, что не все указанные выше закономерности проявляются во всех группах одинаково. У северотаёжных лесных и лесолуговых видов по мере приближения к Тихоокеанскому побережью увеличение экологической ниши происходит наиболее существенным образом по следующим факторам: богатство и засоленность почвы, ее гранулометрический состав, дренаж и переменность увлажнения. Для видов растений широколиственных лесов юга ДВР выявлен иной тип трансформации экологической ниши: максимальная экологическая ниша – в предгорьях Восточно-Маньчжурских гор, минимальная – на островах залива Петра Великого Японского моря, береговая зона Японского моря занимает промежуточное положение.

## Л и т е р а т у р а

Бекмансуров М.В., Жукова Л.А. Индикационные возможности видов растений и экологические шкалы: (Полевой экологический практикум. Ч. 1). Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 2000.

Булохов А.Д. Экологическая оценка среды методами фитоиндикации. – Брянск: БГПУ, 1996. – 104 с.

Быков Б.А. Геоботаническая терминология. – Алмата: Наука Каз. ССР, 1967. – 168 с.

- Ипатов В.С., Кирикова Л.А.* Фитоценология: Учебник. – СПб.: Изд-во: С.-Петербург. ун-та, 1997. – 316 с.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А.* Реактивность и чувствительность видов к экологическим факторам // Ботан. журн. 2001. Т. 86 № 3. С. 80–86.
- Комаров В.Л.* Растительность морских берегов полуострова Камчатки // Труды ДВФ АН СССР. Сер. Бот. Владивосток, 1937. Т. 2. С. 7–17.
- Комаров В.Л.* Растительность морских берегов полуострова Камчатки // Избр. соч. М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1950а. Т. 5. С. 10–11.
- Комаров В.Л.* Путешествие по Камчатке // Избр. соч., 1950б. Т. 6. С. 7–460.
- Комаров В.Л.* Геоботанический очерк Камчатки // Избр. соч., 1950в. Т. 6. С. 461–525.
- Комаров В.Л.* Типы растительности Южно-Уссурийского края // Избр. соч., 1953а. Т. 9. С. 545–738.
- Комаров В.Л.* Ботанико-географические области бассейна Амура // Избр. соч., 1953б. Т. 9. С. 515–526.
- Крашенинников С.П.* Описание земли Камчатки. – М. – Л.: Изд-во Главсерморпути, 1949. – 842 с.
- Куваев В.Б.* Понятия голо- и ценоареала на примере некоторых лекарственных растений // Ботан. журн. 1965. Т. 50. № 8. С. 1121–1126.
- Куваев В.Б.* Природные сырьевые ресурсы для производства пеucedанина // Растительные ресурсы. 1966. Т. 2. Вып. 2. С. 223–230.
- Пробатова Н.С.* Семейство Мятликовые (*Poaceae*) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1 / Отв. ред. С.С. Харкевич. Л.: Наука, 1985. С. 89–382.
- Пробатова Н.С., Селедец В.П.* Сосудистые растения в контактной зоне «континент-океан» // Вестник ДВО РАН. 1999. № 3. С. 80–92.
- 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.
- Раменский Л.Г.* О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ / Дневник XII Съезда русских естествоиспытателей и врачей: Спб., 1910. Вып. 7. С. 389–390.
- Раменский Л.Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение: На основании геоботанических исследований в Воронежской губ. // Вестн. опыт. дела. Воронеж, 1924. Январь–декабрь. С. 37–73.
- Раменский Л.Г.* Инвентаризация естественных сенокосов и пастбищ СССР и методические основы природно-производственной типологии земель // Тр. ВАСХНИЛ, 1937. Т. 31. С. 11–36.
- Раменский Л.Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620 с.
- Раменский Л.Г.* Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. – Л.: Наука, 1971. – 335 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков А.Н., Антипин Н.А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. – М.: Сельхозгиз, 1956. – 474 с.
- Региональные экологические шкалы для лесной растительности Дальнего Востока / *Комарова Т.А., Тимошенкова Е.В., Прохоренко Н.Б., Ащенкова Л.Я., Яковлева А.Н., Судаков Ю.Н., Селедец В.П.* – Владивосток: Дальнаука, 2003. – 277 с.
- Родман Л.С., Голуб В.П., Горянинова И.Н.* Опыт применения шкал Л.Г. Раменского для оценки динамики растительности лугов южной части Волго-Ахтубинской поймы в условиях зарегулированного стока // Докл. ТСХА. 1972. Вып. 187. С. 185–191.
- Самойлов Ю.И.* Некоторые результаты сравнения экологических шкал Раменского, Элленберга, Хундта и Клаппа // Ботан. журн. 1973. Т. 58. № 5. С. 646–655.
- Санникова Т.И.* Опыт экологической классификации пойменных лугов р. Сейм / Вопросы ботаники (Труды Курского пед. ин-та). Курск, 1972. Вып. 10 (89). С. 15–29.
- Санникова Т.И., Падеревская М.И., Кузнецова Е.А., Макаренко Л.С., Захарова В.И., Буянкова Р.И.* Применение экологических шкал Всесоюзного института кормов в Курской области / Вопросы ботаники (Труды Курского пед. ин-та). Курск, 1972. Вып. 10 (89). С. 186–188.
- Селедец В.П.* К ботанико-географическому районированию острова Итуруп (Южные Курилы) // Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. К столетию со дня рождения академика В.Л. Комарова (1869–1969). – Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1969. С. 181–192.
- Селедец В.П.* К эколого-фитоценотической характеристике береговой зоны острова Итуруп // Известия СО АН СССР. Сер. биологич., 1970. № 5. С. 9–19.
- Селедец В.П.* Влияние антропогенных факторов на изменение растительного покрова южной части полуострова Камчатка // Природа и человек. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1973. С. 128–136.
- Селедец В.П.* К эколого-фитоценотической характеристике *Danthonia intermedia* Vasey (*Poaceae*) // Известия СО АН СССР. Сер. биологич., 1974а. № 2. С. 20–24.
- Селедец В.П.* Экологическая оценка антропогенных смен растительного покрова севера Дальнего Востока // Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974б. С. 136–141.

*Селедец В.П.* Перспективы применения дикорастущих злаков Дальнего Востока для противоэрозионной фитомелиорации // Озеленение городов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975а. С. 188–197.

*Селедец В.П.* Применение экологических шкал при изучении антропогенной динамики растительности пригородных зон на Дальнем Востоке // Тез. докл., представленных XII Международному ботаническому конгрессу. Л.: Наука, 1975б. Т. 2. С. 553.

*Селедец В.П.* Динамика эрозионных местообитаний южной части Магаданской области // Проблемы охраны природной среды Северо-востока СССР. Магадан, 1975в. С. 110–115.

*Селедец В.П.* Особенности антропогенной динамики растительного покрова морских побережий Дальневосточной Субарктики // Биологические проблемы Севера: Материалы Седьмого симпозиума. Петрозаводск, 1976а. С. 197–199.

*Селедец В.П.* Влияние антропогенных факторов на растительность окрестностей Якутска // Бюлл. Главного ботанического сада АН СССР, 1976б. Вып. 99. С. 70–75.

*Селедец В.П.* Экология злаков морских побережий Дальнего Востока // Экология, 1976в. № 2. С. 19–23.

*Селедец В.П.* Применение метода экологических шкал в ботанических исследованиях на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976г. Вып. 24. С. 62–76.

*Селедец В.П.* Биологические основы применения дикорастущих злаков Дальнего Востока для противоэрозионной фитомелиорации // Растительные богатства Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1976д. С. 169–174.

*Селедец В.П.* Экологическая характеристика растительных сообществ морских побережий Дальнего Востока // Природная флора Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1977а. С. 18–33.

*Селедец В.П.* Рекреационная дигрессия травяного покрова чернопихтарников южного Приморья // Природная флора Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1977б. С. 62–80.

*Селедец В.П.* Антропогенная динамика травяного покрова дубняков лесопарка Владивостока // Актуальные вопросы охраны природы на Дальнем Востоке. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978 а. С. 38–43.

*Селедец В.П.* Современное состояние и перспективы развития метода экологических шкал в ботанических исследованиях на советском Дальнем Востоке // Тезисы докладов шестого делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. Л.: Наука, 1978 б. С. 220.

*Селедец В.П.* Динамика растительности морских побережий южной части советского Дальнего Востока // Ботанические исследования на Дальнем Востоке. – Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978 в. С. 110–115.

*Селедец В.П.* Устойчивость к антропогенным воздействиям растительности морских побережий островов залива Петра Великого // Экология и рациональное использование островных экосистем. Материалы исследований по проекту № 7 Международной программы «Человек и биосфера». Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978 г. С. 54–55.

*Селедец В.П.* Экологические таблицы травянистых растений Приморья и Приамурья, перспективных для фитомелиорации // Рациональное использование и охрана земельных ресурсов Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 160–170.

*Селедец В.П.* Эколого-географическая классификация экотопов редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 181–195.

*Селедец В.П.* Антропогенная динамика растительного покрова российского Дальнего Востока. – Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 2000а. – 148с.

*Селедец В.П.* Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. – Владивосток: Изд-во ДВГАЭУ, 2000б. – 248с.

*Селедец В.П.* Растительный покров памятников природы на островах залива Петра Великого // Биологические исследования на островах северной части Тихого океана. Владивосток: 2000в. № 4. С. 1–72.

*Селедец В.П.* Характеристика и структура экологических ареалов видов сосудистых растений Дальнего Востока в связи с проблемой охраны биоразнообразия // V Дальневосточная конференция по заповедному делу, посвященная 80–летию со дня рождения академика РАН А.В. Жирмунского. Владивосток, 12–15 октября 2001 г.: Материалы конф. Владивосток: Дальнаука. 2001. С. 250–251.

*Селедец В.П.* Концепция экологического ареала вида // Ботанические исследования в азиатской России: Матер. XI Съезда Русского ботан. общества. Т. 2. Барнаул: АзБука, 2003. С. 444–445.

*Селедец В.П.* Экологический ареал вида и проблема охраны флоры на приморских территориях Дальнего Востока России // Научные исследования в заповедниках Дальнего Востока. Часть 2. Матер. VI Дальневост. конф. по заповедному делу. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2004а. С. 11–115.

Селедец В.П. Экологический ареал вида в приокеанических и континентальных регионах // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии: Матер. Всероссийской науч. конфер. с международным участием (Улан-Удэ, 7–10 сентября 2004 г.). Часть 1. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2004б. С. 10–11.

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.

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.

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 Международн. совещ. и школы молодых учен. по кариологии, кариосистематике и молекулярной систематике растений. Санкт-Петербург, 12–15 октября 2005 г. СПб., 2005. С. 95–97.

Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологический ареал вида у растений. – Владивосток: Дальнаука, 2007. – 98 с.

Соболев Л.И. Выделение элементарных типологических единиц растительного покрова с использованием методики Л.Г.Раменского // Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука, 1971. С. 105–110.

Соболев Л.И. Экология и типология земельных угодий // Экология, 1975. № 4. С. 20–29.

Соболев Л.И. Методика эколого-типологического исследования земель. – Фрунзе: Илим, 1978. – 112 с.

Христофорова Н.К. Основы экологии: Учебник для биол. и экол. факультетов университетов. – Владивосток: Дальнаука, 1999. – 516 с.

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 им. В.Р. Вильямса, 1978. – 302 с.

Цыганов Д.Н. Экоморфы и экологические свиты // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 79. Вып. 2. 1974. С. 128–141.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. – М.: Наука, 1983. – 196 с.

Probatova N.S., Seledets V.P. Problems of coastal plant biodiversity studies and conservation on the Russian Far East // Abstracts of workshop. Vladivostok: Dalnauka, 1997. P. 29–30.

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. P. 95.

Seledets V.P. Ecological range as a source of information in plant species position in ecosystems // Ecosystem evolution of Baikalian region and adjacent areas in context of Global Change: past, present, future. – Abstracts of the International Symposium. Irkutsk – Bolshie Koty (Lake Baikal), Russia, September 10–16, 2007. Irkutsk University Press, 2007. P. 76–77.

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. P. 213–220.

## THE CONCEPT OF ECOLOGICAL RANGE OF SPECIES IN BOTANICAL STUDIES IN THE RUSSIAN FAR EAST

V.P. Seledets

*Pacific Institute of Geography FEB RAS*

*Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok*

**Key words:** ecological scales, ecological ranges, Russian Far East.

Application of ecological scales in the Russian Far East monsoon climate is connected with some specific problems. Ecological scales of vascular plants species for these special conditions are proposed. For more than 30 years they have been used for fundamental and applied studies: ecological ordination and classification of plant communities, analysis of natural and anthropogenic dynamics of vegetation, revealing of ecological variation and optima of vascular plants species, analysis of ecological ranges, compiling and analysis of the ecological ranges of plant species.

Ill. 3. Tabl. 5. Bibl. 70.