

ГАЛОФИЛЬНЫЕ РАСТЕНИЯ МОРСКИХ ПОБЕРЕЖИЙ  
СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА:  
ЧИСЛА ХРОМОСОМ И ЭКОЛОГИЯ

Н. С. ПРОБАТОВА, В. П. СЕЛЕДЕЦ, А. П. СОКОЛОВСКАЯ

*Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,  
Тихоокеанский институт географии ДВНЦ АН СССР, Владивосток  
Ленинградский государственный университет*

В. Л. Комаров испытывал большой интерес к растительному миру морских побережий Дальнего Востока. Достаточно вспомнить его «Типы растительности Южно-Уссурийского края» [Комаров, 1953], «Путешествие по Камчатке» [Комаров, 1950а], «Ботанический очерк Камчатки» [Комаров, 1950б], где выделен особый раздел — «Растительность морских берегов».

Наличие обстоятельной монографии о биологии галофитов [Waisel, 1972], в которой рассмотрены классификация галофитов, их распространение, физиолого-биохимические, анатомо-морфологические и экологические особенности, механизмы адаптации галофитов к высокому осмотическому давлению почвенного раствора, регуляция содержания солей в растениях, пути эволюции, делает излишним обзор литературы по этим вопросам. Имеется также сводка данных о возможностях хозяйственного использования галофитов [Mudie, 1974].

Предметом нашего изучения являются галофильные виды морских побережий. Галофильная приморская флора представляет особый интерес с точки зрения карносистематики, теории эволюции, экологии видов и их сообществ.

Под приморской флорой мы вслед за И. П. Бреслиной [1981] понимаем флору различных местообитаний морского берега (супралиторали, приморских лугов, приморских болот, приморских обрывов и скал), в той или иной степени подверженных воздействию морской воды. Это воздействие специфично: преобладание хлоридов, приливно-отливные явления, непериодические сгонно-нагонные колебания уровня и др.

В составе приморской флоры выделяются облигатные галофиты, обитающие в зоне непосредственного периодического приливно-затопления, и факультативные галофиты, живущие

в зоне неперидического и значительно менее интенсивного воздействия моря (главным образом обрызгивания во время штормов).

Под облигатными галофитами обычно подразумеваются растения, обладающие оптимальным ростом при умеренной или высокой солености и неспособные к росту при низкой солености. В литературе, однако, отсутствуют данные экспериментальных исследований, которые подтверждали бы существование облигатных галофитов в таком понимании. Более правильным было бы относить к облигатным галофитам виды, способные к размножению в условиях засоления. На практике мы пользуемся именно этим критерием при отнесении того или иного вида к облигатным галофитам. Такой подход согласуется с результатами многих исследований (обзор работ см.: [Vogel, 1970]).

Приморские галофиты по содержанию ионов в надземной массе растений подразделяются на четыре группы [Albert, Kinzel, 1973]: 1) калиефилы, не накапливающие при засолении значительных количеств  $\text{Na}^+$  — *Poaceae*, *Juncaceae* и *Cyperaceae*; 2) растения, содержащие значительные количества  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  и органических анионов (главным образом оксалата) — *Chenopodiaceae*; 3) содержащие значительные количества  $\text{Na}^+$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$  и мало оксалата — *Brassicaceae*; 4) содержащие много  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  и  $\text{SO}_4^{2-}$  и сравнительно мало органических анионов — *Plantaginaceae*.

С 1960 г. мы изучали в различных аспектах флору многих районов Дальнего Востока, выходящих на морские побережья: систематическое положение и флористические связи видов, морфолого-анатомические особенности, числа хромосом у видов приморской флоры, кариологическая дифференциация (хромосомные расы) и др. [Пробатова, 1967, 1974а, б; Пробатова, Соколовская, 1981; Соколовская, 1960, 1963, 1966, 1968; Соколовская, Пробатова, 1968, 1973 и др.], а также экология видов приморской флоры, их роль в растительном покрове, растительные сообщества морских побережий, их флористический состав и структура, естественная и антропогенная динамика, в особенности применительно к задачам рационального использования и охраны растительного мира морских побережий [Селедец, 1969, 1970, 1976а, б, в, 1977, 1978а, б, в, 1980, 1981, 1982]. В данном составе авторы объединились для того, чтобы, совместно используя накопленный материал, рассмотреть следующие вопросы: 1) общий состав приморской флоры — соотношение облигатных и факультативных галофитов на морских побережьях советского Дальнего Востока; 2) морфологические и биологические особенности приморских видов растений в связи с проблемой приспособления к специфическим местообитаниям побережий; 3) числа хромосом и уровни плоидности у видов приморской флоры Дальнего Востока; 4) приморские экотипы континентальных видов, выходящих на морские побережья, и автохтонные ви-

ды побережий Северной Пацифики, их кариологические особенности: числа хромосом, кариологическая дифференциация (хромосомные расы); 5) связь уровня плоидности с экологической амплитудой вида, в особенности с солеустойчивостью; 6) связь уровня плоидности приморских видов с устойчивостью к внешним воздействиям, в том числе антропогенным; 7) стратегия выживания видов приморской флоры с различными уровнями плоидности при неблагоприятных внешних воздействиях.

Растительность морских побережий выделяется среди других типов растительности обилием галофитов, разреженностью; бедность флористического состава и однообразие на огромном протяжении береговой линии приближают ее к пустынному типу [Водопьянова, 1968]. Разреженность растительности морских побережий обусловлена периодическими штормами, оползнями и другими катастрофическими воздействиями, приводящими к уничтожению растительного покрова на значительной площади, которая многократно заселяется вновь, что имеет далеко идущие эволюционные последствия. Известно, что пионерные популяции содержат более широкий набор биотипов, чем зрелые. Отбор генотипов, адаптированных к условиям увеличивающейся популяционной плотности, происходит в крайне вариабельных пионерных популяциях [Gray et al., 1979]. Таким образом, на морских побережьях происходит ускоренное видообразование.

Растительность морских побережий азональна и отличается от зональных типов растительности тем, что ценотические изменения выражены слабо и происходят замедленно вследствие сравнительного однообразия растительного покрова и неблагоприятных условий произрастания. Флористическое богатство фитоценозов и разнообразие местообитаний возрастают по мере удаления от уреза воды в глубь материка, с максимумом в прибрежных песчаных валах и засоленных болотах. Ранее эта закономерность была выявлена на морских побережьях Европы [Maarel, 1971].

Ведущим фактором организации растительности морских побережий является поступление воды высокой солености. При движении от морского побережья в глубь материка растительность образует экоклин, обусловленный высотой стояния грунтовых вод. По мере повышения поверхности суши над уровнем океана флористическая насыщенность фитоценозов увеличивается. Выявлен градиент, отражающий затопляемость территории морской водой, вдоль которого понижаются влажность почвы и содержание в ней  $\text{Na}$ ,  $\text{Ca}$ ,  $\text{Zn}$  и повышается содержание  $\text{Ca}$  [Vestergaard, 1978]. В целом флористическое и фитоценотическое обеднение растительности возрастает по мере продвижения с юга на север. Эта закономерность также была впервые установлена на морских побережьях Европы [Westhoff, Schouten, 1979].

По сравнению с внутриконтинентальными или, по крайней мере, удаленными от морских побережий территориями на морских побережьях действует специфический комплекс экологических условий. Определяющее значение морской воды, засоления уже отмечалось выше. Роль ветра как экологического фактора находит отражение в анатомо-морфологических и биологических особенностях видов приморской флоры (изменение габитуса, площади листовой поверхности и скорости роста) и в распределении растительных сообществ по склонам разных ветровых экспозиций [Grace, 1977].

Расселение видов приморской флоры в значительной мере определяют как засоление, так и неблагоприятный температурный режим, охлаждающее и иссушающее действие зимних ветров. Эти наблюдения согласуются с результатами экспериментальных исследований, которые показали, что жизнеспособность видов приморской флоры усиливается в условиях засоления, расселение их обуславливается комплексом взаимодействий между солеустойчивостью и чувствительностью к холоду, что особенно влияет на созревание семян [Okusanya, 1979].

Основные черты растительного покрова в значительной степени определяются характером субстрата, особенно на супралиторали. Эта зависимость отчетливо проявляется в южных регионах земного шара [Ananda, Sastry, 1972], но видна она и на морских побережьях советского Дальнего Востока. Субстрат на морских побережьях во многих случаях может быть отнесен к почвам лишь условно. Это морской песок, галька, щебень, скалы с незначительным количеством мелкозема в расщелинах.

Температурный режим и режим влажности на морских побережьях существенно отличаются от таковых на территориях, удаленных от берега моря. Летом температура на морских побережьях значительно ниже, а влажность выше; зимой на побережьях незамерзающих морей температура значительно выше, чем на территориях, удаленных от берега моря, но частые, нередко продолжительные ветры сносят снег и производят сильное иссушающее действие; этим объясняется безлесье прибрежной полосы и сравнительно бедный флористический состав растительности.

Говоря о галофильности, обусловленной воздействием морской воды, необходимо иметь в виду поясность, связанную с обрызгиванием. Прибрежnomорская полоса, обрызгиваемая или временами заливаемая морской водой, с господством нитрофильно-галофильной растительности (супралитораль), четко отличается от других поясов [Passarge G., Passarge H., 1973]. Типичные обитатели морских побережий, т. е. виды растений, населяющие субстраты морского происхождения (в основном продукты морской абразии), в той или иной степени увлажняемые морской водой и постоянно испытывающие непосредственное

влияние моря, выделяются нами в супралиторальную эколого-фитоценологическую свиту [Селедец, 1970].

С точки зрения генезиса приморской флоры мы выделяем: а) автохтонные виды морских побережий и 2) аллохтонные виды, сформировавшиеся на территориях, удаленных от морских побережий, но выходящие к ним в той или иной части своего ареала, иногда под воздействием человека. Мы полагаем, что существует три стадии адаптации видов к условиям морских побережий.

1. Семезачатки с удаленных от моря территорий время от времени попадают на побережья морей: это факультативные обитатели побережий, не имеющие никаких приспособлений к специфическим прибрежnomорским местообитаниям (*Festuca rubra*, *Brachyactis ciliata* и др.).

2. Контакт с морскими побережьями исторически недавний, но постоянный: приморские расы широко распространенных континентальных видов, морфологические и кариосистематические различия в ряде случаев не выражены или еще не достигают видового ранга (*Halerpestes salsuginosa*, *Elymus dahuricus* subsp. *pacificus*, *Festuca ovina* subsp. *litoralis*).

3. Автохтонные виды, сформировавшиеся на морских побережьях Северной Пацифики (большинство).

Рассмотрению флоры морских побережий, проведенному с этих позиций, предшествует приводимый ниже аннотированный список видов галофильных растений морских побережий советского Дальнего Востока (СДВ) с их числами хромосом (преимущественно оригинальные данные). Виды расположены в порядке системы Энглера. Охарактеризованы условия обитания, ареалы, уровень плоидности, дана оценка кариотаксономической ситуации в роде.

*Triglochin maritimum* L.  $2n=48$ . Приморский край, пос. Шкотово. Евразийско-американский вид, распространенный преимущественно в южной половине СДВ. Обитает на сырых заливаемых участках морского побережья. Очень полиморфный вид. Нами получено наиболее обычное для *T. maritimum* октоплоидное число хромосом  $2n=48$  ( $x=6$ ), однако в пределах вида известны также  $2n=12, 24, 30, 36, 120$  [Хромосомные числа..., 1969].

*Arctopoa eminens* (C. Presl) Probat. (*Poa eminens* C. Presl).  $2n=42$ . Южн. Чукотка, пос. Беринговский [Жукова, 1980]; Сев. Корякия, пос. Тилички [Соколовская, 1968]; окрестности Магадана; Камчатка, пос. Авача; Сахалин, пос. Заозерное [Соколовская, Пробатова, 1976]; Приморский край, пос. Терней. Восточноазиатско-североамериканский прибрежnomорской вид. Гигро-галофит. Гексаплоид (при  $x=7$ ). Число хромосом, по-видимому, стабильно (многочисленные исследования последних лет не подтверждают существования в пределах вида хромосомных рас с  $2n=28$  и  $62$  [Соколовская, 1960; Юрцев, Жукова, 1978].

*Calamagrostis deschampsoides* Trin.  $2n=28$ . Зап. Чукотка [Жукова, 1967]; Вост. Чукотка, мыс Краузе [Юрцев, Жукова, 1978]; Сев. Корякия, поселки Тилички и Олюторка [Соколовская, Пробатова, 1977a]; Сахалин, Оха [Соколовская, Пробатова, 1976] и зал. Пильтун. Преимущественно североазиатский прибрежноморской вид, широко распространенный на побережьях СДВ. Растение заливаемых приливами песчаных участков морских побережий и сыроватых приморских лугов. Тетраплоид ( $x=7$ ), однако это число хромосом — наименьшее в роде *Calamagrostis* Adans.

*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth subsp. *extremiorientalis* Tzvel.  $2n=28$ . Приморский край, о-в Русский и п-ов Гамова [Пробатова, Соколовская, 1981; Соколовская, Пробатова, 1977a]; Сахалин, пос. Соловьевка. Восточноазиатская раса очень широко распространенного и полиморфного евразийского вида; описан с морского побережья Сахалина близ г. Анива, факультативный псаммо-галофит. Встречается в южной материковой части и на Сахалине. Тетраплоид. Стабильность числа свидетельствует о значительной древности этой расы вида, полиморфного также и в кариологическом отношении.

*Elymus dahuricus* Turcz. ex Griseb. subsp. *raciificus* Probat.  $2n=42$ . Приморский край, о-в Рейнеке и п-ов Гамова [Пробатова, 1979; Пробатова, Соколовская, 1981]; Сахалин, Озерск [Пробатова, Соколовская, 1982]. Приморско-сахалино-курильская раса широко распространенного континентального вида. Обитает на приморских лугах, береговых обрывах и скалах, на песках и галечниках супралиторали. Гексаплоид ( $x=7$ ). Типовой подвид subsp. *dahuricus*, центральноазиатский по типу ареала — растение кустарниковых зарослей, лугов и галечников.

*Festuca ovina* L. subsp. *litoralis* (Tzvel.) E. Alexeev.  $2n=14$ . Приморский край, острова Большой Пелис и Попова [Пробатова, Соколовская, 1981], п-ов Гамова. Приморская раса очень широко распространенного континентального вида, встречается по морским побережьям Приморья, а также на Сахалине, где обитает на приморских скалах и сухих галечниках супралиторали. Диплоид ( $x=7$ ).

*Festuca rubra* L.  $2n=42$ . Курильские острова, Парамушир и Итуруп [Соколовская, Пробатова, 1976]; Приморский край, мыс Песчаный, о-в Попова. Очень широко распространенный вид, выходящий на морские побережья по всему СДВ. Обладает широкой эколого-фитоценотической амплитудой. Гексаплоидное число хромосом  $2n=42$  — наиболее обычное для этого чрезвычайно полиморфного вида в самых различных условиях обитания.

*Hierochloë glabra* Trin.  $2n=28$ . Приморский край, острова Попова и Рейнеке [Пробатова, Соколовская, 1981], п-ов Муравьев-Амурский, поселки Шкотово, Угольная, п-ов Гамова.

Преимущественно южносибирско-центральноазиатский вид, выходящий на морские побережья СДВ в южной части Приморского края. Псаммофит, факультативный галофит. Тетраплоидное число хромосом  $2n=28$  ( $x=7$ ) наиболее характерно для вида в различных частях его ареала.

*Hierochloë sachalinensis* (Printz.) Worosch.  $2n=42$ . Сахалин, пос. Островецкая [Соколовская, Пробатова, 1976]; Приморский край, Терней. Преимущественно островной вид, представленный в особенности на Сахалине и Курильских островах, а также в Японии; материковые популяции его немногочисленны. Псаммофит, факультативный галофит, замещающий на островах континентальный *H. glabra*. Гексаплоид, число хромосом стабильно.

*Hordeum roshevitzii* Bowd.  $2n=14$ . Приморский край, пос. Шкотово [Пробатова, Соколовская, 1982]. Преимущественно южносибирско-центральноазиатский вид, едва выходящий на морские побережья СДВ в южной части Приморского края, где встречается на засоленных лугах и у дорог. Диплоид ( $x=7$ ), хотя в литературе указывается и  $2n=28$  [Bothmer, 1979].

*Koeleria tokiensis* Domin (K. *ascoldensis* Roshev.).  $2n=14$ . Приморский край, острова Попова, Рейнеке, Русский, Большой Пелис, Стенина, бух. Перевозная, п-ов Муравьев-Амурский, п-ов Гамова [Пробатова, Соколовская, 1981; Соколовская, Пробатова, 1975, 1977b], мыс Песчаный, пос. Терней. Древний диплоидный вид, обитающий на берегах Японского моря (в СССР встречается лишь в Приморском крае). Характерное растение щебнистых и каменистых участков побережья. Очень полиморфный вид. Число хромосом, по-видимому, лишь относительно стабильно: нами были выявлены и анеуплоиды, с  $2n=16-20$  [Пробатова, Соколовская, 1981].

*Leymus mollis* (Trin.) Nara.  $2n=28$ . Сев. Корякия, с. Олюторка [Соколовская, 1968]; Камчатка, пос. Палана; Командорские острова, о-в Беринга [Пробатова, Соколовская, 1982]; Сахалин, пос. Антоново [Соколовская, Пробатова, 1976]; Приморский край, о-в Наумова [Пробатова, Соколовская, 1982]. Североазиатский вид, характерный почти для всех районов СДВ, но в Арктике замещается следующим видом. Обитает на приморских песках и галечниках, в составе сообществ супралиторали или приморских лугов. Облигатный галофит. Тетраплоидное число хромосом  $2n=28$  — наименьшее в довольно крупном роде *Leymus* Hochst., особенно характерном для внутриконтинентальных районов Евразии и Америки.

*Leymus villosissimus* (Scribn.) Tzvel.  $2n=28$ . Зап. Чукотка, Апапельхино и Крестовая [Жукова, 1967; Жукова, Петровский, 1976]. Североазиатский вид, распространенный в Дальневосточной Арктике, на севере п-ова Камчатка, Командорских островах. Обитает на приморских песках и галечниках, приморских лугах. Тетраплоид.

*Poa almasovii* Golub.  $2n=56$ . Окрестности Магадана [Пробатова, 1974], пос. Ола, бух. Гертнера. Преимущественно северо-охотский прибрежно-морской эрозифит, петро- и шистифит. Обитает на приморских обрывах и склонах морских террас. Октоплоид. Гибридогенный вид, сочетающий признаки двух секций рода *Poa* L. (*Poa* и *Stenopoa*).

*Poa macrocalyx* Trautv. et Mey.  $2n=42, 49, 56, 59, 63, 64, 70, 84$ . Сев. Корякия, с. Олюторка, пос. Усть-Пахача; Сахалин, поселки Заозерное, Стародубское, Парусное, Остромысовка; Курильские острова, Парамушир, Итуруп, Шикотан [Соколовская, Пробатова, 1968, 1973, 1976]; Камчатка, р. Халактырка; Командорские острова, о-в Беринга; окрестности Магадана, бух. Гертнера, пос. Ола; Япония [Tateoka, 1973]. Преимущественно западнопацифический вид из секции *Poa*, широко распространенный на морских побережьях СДВ, где обитает на песках и галечниках супралиторали, в составе приморских лугов. Очень полиморфный вид, что находит отражение и в его кариологической характеристике: представлен целым рядом кариологических рас, не показывающих закономерного распределения в ареале вида.

*Poa subcaerulea* Smith.  $2n \approx 80$ . Командорские острова, о-в Беринга ( $2n=84-95, 38-117$  [Хромосомные числа..., 1969]). Североатлантический прибрежно-морской вид, занесенный и расселившийся на побережьях Командорских островов, а также на п-ове Камчатка (возможно, в качестве балластного растения).

*Poa tatewakiana* Ohwi.  $2n=42$ . Курильские острова, Итуруп и Шикотан [Соколовская, Пробатова, 1973]; Командорские острова, о-в Арий-Камень. Командорско-курильско-северояпонский прибрежно-морской эрозифит. Обитает на склонах морских террас и приморских скалах. Гексаплоид. Число хромосом, по-видимому, стабильно.

*Puccinellia distans* (Jacq.) Parl.  $2n=42$ . Приморский край, п-ов Муравьев-Амурский. Заносный на СДВ, широко распространенный вид; факультативный галофит. Гексаплоидное число хромосом  $2n=42$  наиболее характерно для вида в различных местообитаниях.

*Puccinellia hauptiana* Krecz.  $2n=28$ . Приморский край, пос. Терней, мыс Песчаный. Преимущественно сибирско-дальневосточный вид, факультативный галофит. Тетраплоид ( $x=7$ ), число хромосом стабильно.

*Puccinellia kurilensis* (Takeda) Honda.  $2n=42$ . Камчатка, Петропавловск; Курильские острова, Парамушир и Шикотан [Соколовская, Пробатова, 1976]; Сахалин, зал. Анива, г. Корсаков; Приморский край, пос. Шкотово, о-в Попова [Пробатова, Соколовская, 1981]. Западнопацифический вид, очень характерный для морских побережий СДВ. Облигатный галофит, нередко обитающий в зоне подтопления приливами. Гексаплоид; число хромосом стабильно.

*Puccinellia nipponica* Ohwi.  $2n=28$ . Приморский край, острова Попова, Русский, Стенина [Пробатова, Соколовская, 1981], поселки Угольная, Шкотово, п-ов Гамова. Преимущественно корейско-японский вид, заходящий в пределы СССР лишь на юге Приморского края. Облигатный галофит; характерное растение песчано-галечной супралиторали и низких заиленных приморских понижений. Тетраплоид. Число хромосом стабильно.

*Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr. s. l.  $2n=14$ . Сев. Корякия, с. Олюторка [Соколовская, 1968]; Камчатка, Оссора; Командорские о-ва, о-в Беринга; Сахалин, Озерск. Северопацифический вид. Облигатный галофит, обитающий на морских побережьях СДВ в зоне затопления приливами. Диплоид ( $x=7$ ).

*Zoysia japonica* Steud.  $2n=40$ . Приморский край, пос. Хасан [Соколовская, Пробатова, 19776]. Корейско-японский вид, заходящий в пределы СССР лишь на крайнем юге Приморского края. Обитает на песках морского берега. Тетраплоид ( $x=10$ ).

*Atriplex litoralis* L.  $2n=18$  [Хромосомные числа..., 1969]. Евразийский галофильный вид, выходящий на морские побережья СДВ лишь в Приморском крае. Описан с морского побережья Зап. Европы. Обнаруживает континентальные пустынно-степные связи флоры морских побережий СДВ. Диплоид ( $x=9$ ).

*Atriplex gmelinii* C. A. Mey.  $2n=36$ . Сев. Корякия, Олюторский зал. [Соколовская, 1968]. Северопацифический прибрежно-морской вид. Обитает на песках и галечниках супралиторали. Тетраплоид.

*Salsola komarovii* Iljin.  $2n=36$ . (Jinno, 1956, цит. по: [Хромосомные числа..., 1969]). Западнопацифический вид; обитает на галечниках супралиторали в южной части СДВ. Тетраплоид ( $x=9$ ).

*Honckenya oblongifolia* Torr. et Gray (*H. reploides* subsp. major (Hook.) Hult.).  $2n=68-70$ . Сев. Корякия, зал. Корфа [Соколовская, 1968]; Сахалин [Соколовская, 1960]; Приморский край, острова Большой Пелис и Наумова [Пробатова, Соколовская, 1981]. Северопацифический вид, распространенный по всем побережьям СДВ. Характерный обитатель галечников супралиторали. Для *H. reploides* (L.) Ehrh. s. l. приводятся разнообразные числа хромосом:  $2n=40, 48, 64, 66, 68, 70$  [Хромосомные числа..., 1969],  $n=34$  [Delay, 1971]. Выявленное нами число хромосом, по-видимому, тетраплоидное (при  $x=17$ ).

*Silene foliosa* Maxim.  $2n=24$ . Приморский край, о-в Де-Ливрона [Пробатова, Соколовская, 1983]. Преимущественно амурояпонский вид, в особенности известный на морских побережьях Приморья, где обитает в трещинах приморских скал и на прибрежных песках. Тетраплоид (при  $x=6$ ). Для большинства видов рода *Silene* в литературе известно также  $2n=24$  (Хромосомные числа..., 1969).

*Halerpestes salsuginosa* (Pall.) Greene (*Ranunculus salsugi-*

posus Pall.).  $2n=16$ . Приморский край, острова Попова и Русский [Пробатова, Соколовская, 1981], пос. Шкотово. Преимущественно южносибирско-центральноазиатский вид сырых засоленных местообитаний, выходящий и на морские побережья СДВ (к северу — до Камчатки). Отличается значительным полиморфизмом на протяжении ареала. Диплоидное (при  $x=8$ ) число хромосом  $2n=16$  свойственно также многим видам близкого рода *Ranunculus* [Хромосомные числа..., 1969].

*Cochlearia oblongifolia* DC.  $2n=14$ . Магаданская область, р. Окса; Хабаровский край, пос. Аян [Беркутенко, Гурзенков, 1976]. Западнопацифический прибрежноморской вид, обитающий на глинистых и песчаных участках почти всех побережий СДВ. Диплоид ( $x=7$ ). Число хромосом, по-видимому, стабильно.

*Orostachys iwawenge* (Makino) Naga.  $2n=24$ . Приморский край, о-в Стенина [Пробатова, Соколовская, 1983]. Корейско-японский вид, заходящий на юг Приморья. Растение приморских галечников, каменистых и щебнистых склонов морских террас. Тетраплоид (при  $x=6$ ).

*Potentilla raciflora* Howell.  $2n=28$ . Сев. Корякия, зал. Корфа ([Соколовская, 1968]: «*P. egedii*»); Камчатка [Соколовская, 1963]; Сахалин [Соколовская, 1960]; Приморский край, острова Попова и Русский [Пробатова, Соколовская, 1981]. Северопацифический вид; обычное растение морских побережий СДВ. Обитает на песках и галечниках супралиторали. Тетраплоид; число хромосом, по-видимому, стабильно.

*Rosa rugosa* Thunb.  $2n=14$ . Сахалин, Холмский район [Гурзенков, 1973]; Приморский край, бух. Троицы. Западнопацифический вид, широко распространенный вдоль морских побережий СДВ. Псаммофит, факультативный галофит. Диплоид ( $x=7$ ).

*Lathyrus aleuticus* (Greene) Pobed.  $2n=14$ . Сев. Корякия, зал. Корфа [Соколовская, 1968]; Камчатка [Соколовская, 1963].

*Lathyrus japonicus* Willd.  $2n=14$ . Сахалин [Соколовская, 1960]; Приморский край, острова Попова и Наумова [Пробатова, Соколовская, 1981], пос. Терней. Два близких вида — северопацифические по характеру ареала (северную расу относят к *L. aleuticus*). Очень характерные растения морских побережий СДВ, обитатели песчано-галечной супралиторали и склонов морских террас. Диплоидное число хромосом  $2n=14$  ( $x=7$ ) характеризует подавляющее большинство видов рода *Lathyrus* [Хромосомные числа..., 1969].

*Thermopsis lupinoides* (L.) Link (T. fabacea (Pall.)).  $2n=18$ . Сахалин [Соколовская, 1960]; Приморский край, о-в Большой Пелис [Пробатова, Соколовская, 1981], пос. Терней. Преимущественно западнопацифический вид, обитающий на песчаных морских побережьях СДВ (описан с Камчатки, где проходит север-

ная граница ареала вида). Все изученные виды этого рода характеризуются диплоидным числом хромосом  $2n=18$ ,  $x=9$  [Хромосомные числа..., 1969].

*Trifolium raciflorum* Bobr.  $2n=32$ . Приморский край, о-в Попова [Пробатова, Соколовская, 1983]. Приморская раса широко распространенного вида *T. lupinaster* L. s. l., обитающая на приморских лугах и галечниках побережья, но также на лесных опушках и в зарослях кустарников. Тетраплоид (при  $x=8$ ).

*Glehnia litoralis* Fr. Schmidt ex Miq.  $2n=22$ . Приморский край, окрестность Владивостока [Гурзенков, Горовой, 1971]. Западнопацифический вид, распространенный в южной половине СДВ. Характерное растение песков и галечников супралиторали. Диплоид (при  $x=11$ ). Монотипный род *Glehnia* распространен на приморских песках Восточной Азии.

*Ligusticum hulthenii* Fern.  $2n=22$ . Камчатская область, о-в Карагинский [Гурзенков, Горовой, 1971]; Сахалин [Соколовская, 1960]; Приморский край, окрестности Владивостока [Соколовская, 1966; Гурзенков, Горовой, 1971]. Северопацифический вид, очень обычный на морских побережьях СДВ. Характерное растение приморских лугов, песков и галечников супралиторали. Диплоид (как и почти все исследованные виды этого рода) [Хромосомные числа..., 1969].

*Glaux maritima* L.  $2n=30$  [Хромосомные числа..., 1969]. Голарктический галофильный вид монотипного рода, распространенный в умеренных и субарктических странах; на СДВ представлен лишь на морских побережьях в южной половине региона. Число хромосом стабильно; его, очевидно, следует считать диплоидным (при  $x=15$ ).

*Calystegia soldanella* (L.) R. Br.  $2n=22$ . Приморский край, бух. Троицы. Прибрежноморской псаммо-галофит, распространенный почти по всему земному шару; на СДВ он, однако, встречается лишь в южной части Приморского края, на крайнем юге Сахалина и на Курильских островах, всюду спорадически. Диплоидное число хромосом  $2n=22$  ( $x=11$ ) характерно почти для всех исследованных видов рода *Calystegia*.

*Mertensia simplicissima* (Ledeb.) G. Don fil. (*M. maritima* subsp. *asiatica* Takeda).  $2n=24$ . Сев. Корякия, зал. Корфа [Соколовская, 1968]; Приморский край, о-в Попова. Северопацифический вид, замещающий в нашем регионе североатлантический *M. maritima* (L.) S. F. Gray. Характерное растение галечной супралиторали, широко представленное на всех побережьях СДВ. Эти виды относятся к особой секции рода — *Stenhammera*. Почти для всех исследованных видов рода *Mertensia* приводится число хромосом  $2n=24$  [Хромосомные числа..., 1969], которое, очевидно, следует считать тетраплоидным (при  $x=6$ ).

*Linaria japonica* Miq.  $2n=12$ . Сахалин, пос. Заозерная; Приморский край, о-в Попова [Пробатова, Соколовская, 1981]. За-

падноазиатский прибрежноморской вид, характерный обитатель супралиторали в южной половине СДВ. У подавляющего большинства изученных видов крупного рода *Linaria* также выявлено [Хромосомные числа..., 1969] диплоидное число хромосом  $2n=12$  ( $x=6$ ). На СДВ виды этого рода почти не представлены (видовое многообразие его связано со странами Средиземноморья).

*Plantago samtschatica* Link.  $2n=12$ . Сахалин, пос. Заозерная; Приморский край, острова Попова, Русский, Большой Пелис [Пробатова, Соколовская, 1981], ст. Угольная [Пробатова, Рудыка, 1981]. Западноазиатский вид, распространенный на морских побережьях СДВ от Камчатки до Южного Приморья. Характерное растение супралиторали и приморских скал. Диплоидное (при  $x=6$ ) число хромосом является наиболее обычным для рода *Plantago*.

*Artemisia littoralis* Kitam.  $2n=36$ . Приморский край [Соколовская, 1966].  $2n=36$  [Хромосомные числа..., 1969]. Преимущественно сахалинско-северояпонский вид, заходящий также на Курилы и в южную часть Приморского края. Прибрежноморской петрофит. Тетраплоид ( $x=9$ ); число хромосом у вида стабильно.

*Artemisia stellerana* Bess.  $2n=18$ . Сахалин [Соколовская, 1960]; Приморский край, о-в Попова [Пробатова, Соколовская, 1981]. Преимущественно западноазиатский вид, с изолированным участком ареала в Сев. Атлантике (Норвегия). Характерное растение песков и песчано-галечных участков супралиторали, широко распространенное почти по всему СДВ (на Камчатке проходит северная граница ареала вида). Диплоид ( $x=9$ ), число хромосом у вида стабильно ( $2n=18$ ) [Хромосомные числа..., 1969], один из наиболее примитивных представителей рода, выделяется в особую секцию [Дорохина, 1978].

*Brachyactis ciliata* (Ledeb.) Ledeb.  $2n=14$ . Сахалин, Корсаков; Приморский край, о-в Русский [Пробатова, Соколовская, 1983]. Южносибирско-центральноазиатский вид, экологически связанный с засоленными местообитаниями. Растение антропофитных местообитаний в Приморье, заходит и на сырые засоленные участки морских побережий. Диплоид (при  $x=7$ ).

*Chorisis repens* (L.) DC (*Lactuca repens* (L.) Maxim.).  $2n=16$ . Сахалин [Соколовская, 1960]; Приморский край, острова Русский и Дурново [Пробатова, Соколовская, 1981], бух. Троицы. Североазиатский вид, распространенный на большей части морских побережий СДВ (северная граница ареала вида на Камчатке). Обитает преимущественно на песках супралиторали. Представитель монотипного рода. Диплоид ( $x=8$ ).

*Cotula sogonipifolia* L.  $2n=20$ . Приморский край, о-в Русский, о-в Муравьев-Амурский.  $2n=20$  [Хромосомные числа..., 1969]. Виды довольно крупного рода *Cotula* распространены преимущественно в Южном полушарии. *C. sogonipifolia* (опи-

сан из Южн. Африки) был занесен во многие страны Европы и Сев. Америки; он является единственным представителем рода в СССР, где встречается как относительно редкое заносное растение только в Приморском крае и на Сахалине. Обитает на сырых участках морских побережий, как правило, в небольшом удалении от населенных пунктов. Диплоид (при  $x=10$ ).

*Dendranthema arcticum* (L.) Tzvel.  $2n=18$ . Сев. Корякия, пос. Алука [Соколовская, 1968]; о-в Сахалин ([Соколовская, 1960]: «*Chrysanthemum arcticum*»). Североазиатский вид. Обитает на каменистых и песчаных участках морского побережья, на галечниках, реже на сырых засоленных приморских лугах. Диплоид (при  $x=9$ ).

*Erigeron oharae* (Nakai) Botsch.  $2n=18$ . Приморский край, о-в Попова [Пробатова, Соколовская, 1981], о-в Фальшивый. Преимущественно корейский вид, заходящий в южные районы Приморья, где обитает на скалах морского побережья. Полукустарничек. Диплоидное число хромосом  $2n=18$  нередко наблюдается у видов очень крупного (но довольно слабо представленного на СДВ) рода *Erigeron* [Хромосомные числа..., 1969].

*Heteropappus saxomarinus* Kom.  $2n=18$ . Приморский край, о-в Попова [Пробатова, Соколовская, 1983]. Эндемичный для Южного Приморья вид, описанный В. Л. Комаровым. Встречается на приморских скалах и галечниках. Диплоид ( $x=9$ ). В роде *Heteropappus* известны диплоиды и тетраплоиды.

*Matricaria tetragonosperma* (Fr. Schmidt) Hara et Kitam.  $2n=18$ . Сахалин, пос. Озерск; Приморский край, о-в Попова [Пробатова, Соколовская, 1983]. Западноазиатский вид, распространенный преимущественно в южной части СДВ, на песках и галечниках супралиторали. Не исключены хромосомные расы, отмечавшиеся у атлантического прибрежноморского вида *M. maritima* L. [Хромосомные числа..., 1969]. Диплоид ( $x=9$ ). В роде *Matricaria* известны диплоиды и тетраплоиды.

*Senecio pseudoarnica* Less.  $2n=38-40$ . Камчатка [Соколовская, 1963]; Сахалин [Соколовская, 1960]. Североазиатский прибрежноморской вид, широко распространенный на СДВ. Характерное растение галечной супралиторали. Тетраплоид ( $x=10$ ).

*Tripolium vulgare* Nees (*Aster tripolium* L.).  $2n=18$ . Приморский край, о-в Русский.  $2n=18$  [Хромосомные числа..., 1969]. Голарктический галофильный вид (представитель монотипного рода), довольно редкий на СДВ, где встречается на сырых лиственных участках морского побережья и на солонцеватых лугах в немногих пунктах на юге Приморья и на Сахалине (занесен в последнее время близ Хабаровска). Диплоид ( $x=9$ ). Является примером континентальных пустынно-степных связей приморской флоры СДВ, так как встречается и в аридной зоне.

Рассмотрим более подробно данные о хромосомных числах

галофильных растений морских побережий советского Дальнего Востока, полученные в результате новых определений.

Постоянные парафиновые препараты из кончиков корней растений, фиксированных в смеси Навашина с последующей окраской железным гематоксилином по Гейденгайну, и гербарные образцы исследованных растений хранятся в Биологическом институте ДВНЦ АН СССР, Владивосток.

*Agrostis eminens* (C. Presl) Probat.  $2n=42$ . Магаданская область, окрестности г. Магадан в районе пос. Старая Веселая, устье ручья, впадающего в бух. Гертнера, 15.VII 1972, № 3591, Н. Пробатова, Э. Рудыка; Камчатка, окрестности пос. Авача, заболоченный низкотравный приморский луг в устье р. Авача, 19.VIII 1972, № 3672, Н. Пробатова, Э. Рудыка; Приморский край, 18 км к югу от пос. Терней, бух. Благодатная, в устье сухого ручья, среди *Leymus mollis*, 6.IX 1979, № 5467, Н. Пробатова.

*Calamagrostis deschampsoides* Trin.  $2n=28$ . Сахалин, восточное побережье, зал. Пильтун, о-в Б. Врангелевский, 1.IX 1979, № 5588, В. Нечаев.

*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth subsp. *extremiorientalis* Tzvel.  $2n=28$ . Сахалин, Корсаковский район, окрестности с. Соловьевка, сырой засоленный приморский луг, 13.IX 1982, № 6195, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

*Calystegia soldanella* (L.) R. Br.  $2n=22$ . Приморский край, Хасанский район, бух. Троицы, окрестности Морской экспериментальной станции, бух. Песчаная, морской песок, 19.IX 1979, № 5511, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

*Chorisis gerens* (L.) DC.  $2n=16$ . Приморский край, Хасанский район, бух. Троицы, окрестности Морской экспериментальной станции, бух. Песчаная, супралитораль, песок, 19.IX 1979, № 5508, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

*Cotula coronopifolia* L.  $2n=20$ . Приморский край: 1) о-в Русский, берег бухты в окрестности пристани Подножие, 28.IX 1977, № 4825, Н. Пробатова, Э. Рудыка; 2) п-ов Муравьев-Амурский, морской берег в районе железнодорожной ст. Чайка, 17.IX 1979, № 5532, Н. Пробатова.

*Erigeron oharae* (Nakai) Botsch.  $2n=18$ . Приморский край, Хасанский район, о-в Фальшивый, южный склон, приморские скалы, 16.VI 1962, № 303, А. Соколовская (Герб. ЛГУ).

*Festuca ovina* L. subsp. *litoralis* (Tzvel.) E. Alexeev.  $2n=14$ . Приморский край, п-ов Гамова, склон к бух. Астафьева, 20.VIII 1974, № 3902, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

*Festuca rubra* L.  $2n=42$ . Приморский край: 1) мыс Песчаный против Владивостока, склон морской террасы к ю-з. от поселка рыбокомбината, 8.X 1978, № 5240, Н. Пробатова; 2) о-в Попова, приморский луг у причала в пос. Старк, 1.VIII 1977, № 4876, В. Селедец; 3) там же, бух. Пограничника, супралитораль, 3.VI 1978, № 5000, Н. Пробатова.

*Halerpestes salsuginosa* (Pall.) Greene.  $2n=16$ . Приморский край, окрестности пос. Шкотово, илистый берег речки близ устья, засоленные участки, 25.IX 1979, № 5498, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

*Hierochloë glabra* Trin.  $2n=28$ . Приморский край: 1) п-ов Муравьев-Амурский, берег Уссурийского залива, бух. Лазурная, морской песок, 9.VIII 1980, № 5778, Н. Пробатова; 2) окрестности пос. Шкотово, берег лагуны в междуречье, песок, 25.IX 1979, № 5503, Н. Пробатова, Э. Рудыка; 3) 3 км к северу от ст. Угольная, приморский луг, 18.VI 1977, № 4672, Н. Пробатова; 4) п-ов Гамова, бух. Астафьева, песчаная супралитораль, 20.VIII 1974, № 3903, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

*Hierochloë sachalinensis* (Printz.) Worosch.  $2n=42$ . Приморский край, Тернейский район, 18 км к югу от пос. Терней, бух. Благодатная, песчаный берег озера-лагуны, 10.VIII 1979, № 5551, Н. Пробатова.

*Koeleria tokiensis* Domin.  $2n=14$ . Приморский край: 1) Тернейский район, 18 км к югу от пос. Терней, бух. Благодатная, песчано-галечная морская коса, 10.VIII 1979, № 5573, Н. Пробатова; 2) мыс Песчаный против Владивостока, 2 км к ю-з. от поселка рыбокомбината, щебнистый склон морской террасы, 8.X 1978, № 5242, Н. Пробатова.

*Lathyrus japonicus* Willd.  $2n=14$ . Приморский край, 18 км к югу от пос. Терней, берег бух. Благодатная, галечная супралитораль, 5.IX 1979, № 5607, Н. Пробатова.

*Linaria japonica* Miq.  $2n=12$ . Сахалин, Макаровский район, окрестности пос. Заозерная, морской берег, 2.X 1980, № 5885, Е. Курченко, Л. Дорохина.

*Matricaria tetragonosperma* (Fr. Schmidt) Hara et Kitam.  $2n=18$ . Сахалин, Корсаковский район, 4 км к западу от пос. Озерск, морской берег, 4.X 1980, № 5849, Н. Пробатова.

*Mertensia simplicissima* (Ledeb.) G. Don fil.  $2n=24$ . Приморский край, о-в Попова, прол. Старка, супралитораль, 2.VIII 1980, № 5754, Н. Пробатова.

*Plantago samtschatica* Link.  $2n=12$ . Сахалин, Макаровский район, окрестности пос. Заозерная, берег моря, 2.X 1980, № 5813, Е. Курченко, Л. Дорохина.

*Poa almasovii* Golub.  $2n=56$ . Магаданская область: 1) окрестности Магадана, 4 км к югу от пос. Ола, супралитораль, 18.VII 1972, № 3621, Н. Пробатова, Э. Рудыка; 2) бух. Гертнера в районе пос. Горняк, склон морской террасы, 8.VIII 1972, № 3646, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

*Poa macrogalyx* Trautv. et Mey.  $2n=42$ . Командорские острова, о-в Беринга, зал. Китовый, приморский луг, 29.VII 1971, № 3312, Н. Пробатова;  $2n=56$ . Камчатка, Елизовский район, морская терраса близ устья р. Халактырка, 17.VII 1972, № 3670, Н. Пробатова, Э. Рудыка;  $2n=70$ . Магаданская область: 1) окрестности Магадана, бух. Гертнера в районе пос. Старая Веселая,

лая, галечная супралитораль, 15.VII 1972, № 3590, Н. Пробатова, Э. Рудыка; 2) 4 км к югу от пос. Ола, супралитораль, 18.VII 1972, № 3620, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

*Poa subcaerulea* Smith.  $2n \approx 80$ . Командорские острова, о-в Беринга, окрестности пос. Никольское, морской песок близ устья р. Гаванская, 1.VIII 1971, № 3304, Н. Пробатова.

*Poa tatewakiana* Ohwi.  $2n=42$ . Командорские острова, о-в Арий-Камень, приморские скалы, 30.VII 1971, № 3314, Н. Пробатова.

*Puccinellia distans* (Jacq.) Parl.  $2n=42$ . Приморский край, п-ов Муравьев-Амурский, окрестности железнодорожной ст. Санаторная, берег моря, песок, 10.VI 1978, № 5017, В. Селедец.

*Puccinellia hauptiana* Krecz.  $2n=28$ . Приморский край: 1) 18 км к югу от пос. Терней, бух. Благодагная, берег озера-лагуны, 9.VIII 1979, № 5554, Н. Пробатова; 2) мыс Песчаный против Владивостока, 2 км к ю.-з. от поселка рыбокомбината, морской песок, в понижении, 8.X 1978, № 5243, Н. Пробатова.

*Puccinellia kurilensis* (Takeda) Honda.  $2n=42$ . Камчатка, Петропавловск, берег Култушного озера (лагуны), сырые засоленные участки, 7.VIII 1971, № 3322, Н. Пробатова; Сахалин, берег зал. Анива близ г. Корсаков, 18.VIII 1980, № 5866, В. Нечев; Приморский край, окрестности пос. Шкотово, засоленная приморская низина, 25.IX 1979, № 5505, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

*Puccinellia nipponica* Ohwi.  $2n=28$ . Приморский край: 1) окрестности ст. Угольная, берег лагуны, 8.VII 1979, № 5435, Н. Пробатова; 2) окрестности пос. Шкотово, приморская низина, илистый берег речки, 25.IX 1979, № 5497, Н. Пробатова, Э. Рудыка; 3) п-ов Гамова, бух. Троицы, на песке в полосе приливов в бух. Песчаная, 19.IX 1979, № 5485, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

*Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr. s. l.  $2n=14$ . Камчатка, Карагинский район, окрестности пос. Оссора, берег бух. Оссора, 1976, № 4879, С. Харкевич, Т. Буч; Командорские острова, о-в Беринга, морской песок за р. Гаванская близ устья, 1.VIII 1971, № 3315, Н. Пробатова; Сахалин, Корсаковский район, 2 км к ю.-в. от пос. Озерск, низкий берег р. Комиссаровка близ ее устья, 5.X 1980, № 5826, Н. Пробатова.

*Rosa rugosa* Thunb.  $2n=14$ . Приморский край, Хасанский район, окрестности с. Андреевка, бух. Троицы, морской песок в бух. Рисовая, 19.IX 1979, № 5487, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

*Thermopsis lupinoides* (L.) Link.  $2n=18$ . Приморский край, Тернейский район, 18 км к югу от пос. Терней, берег бух. Благодагная, 5.IX 1979, № 5630, Н. Пробатова.

*Triglochin maritimum* L.  $2n=48$ . Приморский край, окраина пос. Шкотово, приморская низина, засоленный илистый берег речки, 25.IX 1979, № 5496, Н. Пробатова, Э. Рудыка.

*Trifolium vulgare* Nees.  $2n=18$ . Приморский край, о-в Рус-

ский, 2 км к западу от пристани Подножие, сырой засоленный приморский луг, 28.IX 1977, № 4848, Н. Пробатова.

Из приведенного списка следует, что среди обитателей морских побережий Дальнего Востока имеются виды растений с различными уровнями плоидности. Мы выделяем здесь три группы видов: диплоиды ( $2x$ ) — *Chorisis repens*, *Lathyrus japonicus*, *Ligusticum hultenii*, *Linaria japonica*, *Halerpestes salsuginosa*, *Plantago camtschatica*, *Trifolium vulgare*, *Artemisia stellerana*, *Hordeum roshevitzii*, *Rosa rugosa* и др.; тетраплоиды ( $4x$ ) — *Nonckenya oblongifolia*, *Calamagrostis deschampsoides*, *Leymus mollis*, *Mertensia simplicissima*, *Artemisia littoricola*, *Potentilla pacifica*, *Puccinellia nipponica*, *Atriplex gmelinii*, *Salsola komarovii* и др.; гексаплоиды и виды с еще более высокими уровнями плоидности — *Arctopoa eminens*, *Poa macrocalyx*, *Puccinellia kurilensis*, *Triglochin maritimum* и др. Среди видов морских побережий больше всего диплоидов (48%, 26 видов), тетраплоидов меньше (33%, 18 видов), а полиплоидов высоких уровней еще меньше (17%, 10 видов). Хромосомные числа у подавляющего большинства видов морских побережий стабильны. Это свидетельствует о значительной древности и высокой специализации этой флоры. По типу ареала среди прибрежно-морских видов флоры СДВ на первом месте стоит группа северопацифических видов. Выявлена определенная связь между степенью галофильности и уровнем плоидности видов приморской флоры (табл. 1): среди облигатных галофитов преобладают диплоиды, среди факультативных — тетраплоиды.

На основании экологической оценки местообитаний по шкалам Л. Г. Раменского [1971] мы попытались установить амплитуду прибрежно-морских видов различных уровней плоидности по отношению к увлажнению ( $У$ ) и богатству и засоленности почвы ( $БЗ$ ). Возможности применения экологических шкал при различных аспектах ботанических исследований были рассмотрены нами ранее [Селедец, 1976в]. Метод экологических шкал,

Таблица 1  
Степень галофильности (%) и уровень плоидности видов приморской флоры советского Дальнего Востока

Группа видов	Галофиты	
	облигатные	факультативные
Диплоиды ( $2x$ )	58,8	30,7
Тетраплоиды ( $4x$ )	32,4	46,2
Гексаплоиды ( $6x$ ) и виды с более высоким уровнем плоидности	8,8	23,1

в частности, позволяет установить, какие виды приморской флоры являются автохтонными. Так, было установлено, что *Arctopoa eminens* и *Leymus mollis* сформировались на морских побережьях, а эволюция рода *Poa* не связана с прибрежно-морскими местообитаниями, и только некоторые его представители, например *P. macrocalyx*, смогли внедриться в специфическую экологическую нишу морских побережий [Селедец, 1976а].

Экологическая характеристика видов, их отношение к ведущим экологическим факторам — увлажнению субстрата, его богатству и степени засоленности — представлены в табл. 2. Экологические шкалы составлены нами на основании результатов полевых исследований [Селедец, 1976а, 1977, 1980], для некоторых видов приведены литературные данные [Цаценкин и др., 1978].

Анализ проведен для каждой из групп видов в трех направлениях: 1) выявление экологических амплитуд видов; 2) определение их экологических оптимумов; 3) анализ соотношений между экологическими амплитудами и оптимумами. Экологиче-

Таблица 2

Экологическая амплитуда и экологический оптимум видов приморской флоры советского Дальнего Востока

Уровень плоидности, вид	2п	Увлажнение		Богатство и засоленность почвы	
		Амплитуда	Оптимум	Амплитуда	Оптимум
Диплоиды (2х)					
<i>Chorisis repens</i>	16	53—69	62	6—15	10
* <i>Lathyrus japonicus</i>	14	52—72	63	8—13	10
* <i>Ligusticum hulthenii</i>	22	61—83	72	8—12	10
<i>Linaria japonica</i>	12	58—73	65	11—19	14
* <i>Halerpestes salsuginosa</i>	16	63—78	69	11—17	15
* <i>Plantago camtschatica</i>	12	64—74	68	9—21	15
<i>Tripolium vulgare</i>	18	50—66	57	8—23	15
Тетраплоиды (4х)					
<i>Calamagrostis deschampsoides</i>	28	67—85	76	5—17	13
<i>Honckeyna oblongifolia</i>	68—70	67—85	76	4—14	11
<i>Leymus mollis</i>	28	65—95	78	15—22	18
<i>Mertensia simplicissima</i>	24	56—76	65	9—19	15
<i>Artemisia littoricola</i>	36	55—69	62	5—15	10
<i>Potentilla pacifica</i>	28	57—84	69	4—19	11
<i>Puccinellia nipponica</i>	28	59—81	70	6—24	15
<i>Senecio pseudoarnica</i>	38—40	59—73	66	1—10	7
Гексаплоиды (6х) и виды с более высокими уровнями плоидности					
<i>Arctopoa eminens</i>	42	58—98	76	3—22	13
<i>Elymus dahuricus</i> subsp. <i>pacificus</i>	42	61—72	66	6—17	11
<i>Poa macrocalyx</i>	42—84	54—86	69	4—17	11
* <i>Triglochin maritimum</i>	48	69—97	83	5—15	10

Примечание. Ступени экологических шкал указаны для обилия «умеренно» по шкале Л. Г. Раменского (проектное покрытие 0,2—2,5%); звездочкой обозначены виды, экологические шкалы для которых приведены по И. А. Цаценкину и др. [1978].

ская амплитуда показывает адаптивные возможности вида, способность произрастать в определенном интервале условий, экологический оптимум — тот интервал условий, в котором вид достигает наивысшей жизнестойкости, продуктивности, способности доминировать в растительных сообществах; соотношение между амплитудой и оптимумом свидетельствует об уровне специализации вида.

Экологическая амплитуда диплоидов по отношению к увлажнению равна 36 ступеням шкалы Л. Г. Раменского ( $У=47-83$ ), по отношению к богатству и засоленности почвы — 20 ступеням ( $БЗ=5-25$ ), у тетраплоидов она значительно шире, соответственно 42 и 24 ступени ( $У=50-92$ ,  $БЗ=2-26$ ), у гексаплоидов и видов с еще более высокими уровнями плоидности — уже, чем у тетраплоидов, но все же несколько шире, чем у диплоидов ( $У=55-97$ ,  $БЗ=1-21$ ).

Сходным образом проявляется связь экологического диапазона оптимумов с уровнем плоидности. У диплоидов она составляет 15 ступеней увлажнения и 6 ступеней богатства и засоленности почвы ( $У=57-72$ ,  $БЗ=9-15$ ), у тетраплоидов — 27 и 8 ( $У=61-78$ ,  $БЗ=10-18$ ), у гексаплоидов и высокополиплоидных видов — 17 и 6 ( $У=66-83$ ,  $БЗ=7-13$ ).

Анализ экологической приуроченности галофитов с разными уровнями плоидности показал, что диплоиды адаптированы преимущественно к бедным почвам, где являются эдификаторами специфических супралиторальных растительных сообществ. На более богатых и засоленных почвах виды этой группы могут занимать второстепенные фитоценозные позиции, особенно при постоянных нарушениях растительного покрова, обусловленных динамичностью геоморфологических процессов в береговой зоне и интенсивными антропогенными воздействиями. Особенности экологической приуроченности тетраплоидов можно интерпретировать как генетическую преадаптацию к произрастанию в мезофильных условиях, тогда как реальная обстановка вынуждает заселять более влажные местообитания. Гексаплоиды и виды с более высокими уровнями плоидности способны осваивать более засоленные местообитания по сравнению с теми, где они могли бы доминировать.

Вопрос об оптимальном уровне плоидности с точки зрения адаптивных возможностей в специфических условиях морских побережий может рассматриваться по отношению к каждому экологическому фактору отдельно. Виды супралиторального комплекса являются хорошо приспособленными к условиям обитания в силу своей галофильности, что подтверждено полевыми наблюдениями и результатами специальных экспериментов [Carlton, 1975; Pigott, 1969]. Галофильность накладывает отпечаток на габитус и на анатомическое строение видов. Установлено, например, что у злаков-галофитов при произрастании на засоленных субстратах в анатомическом строении стебля и

листа проявляются признаки как галоморфной, так и ксероморфной организации. Возникновение галоморфных признаков связывают именно с влиянием избытка солей, а не с косвенным влиянием высокой концентрации почвенного раствора и сильной освещенности как факторов, порождающих ксероморфизм [Изменение..., 1975]. Рассмотрим различные аспекты адаптивной стратегии видов морских побережий.

1. Суккулентность (главным образом листьев): *Salsola komarovii*, *Dendranthema arcticum*, *Glaux maritima*, *Atriplex gmelinii*, *Honckenya oblongifolia*, *Spergularia marina*, *Cotula coronopifolia*, *Tripolium vulgare*, *Triglochin maritimum*, *Artemisia littoralis*, *Leymus mollis*, *Matricaria tetragonosperma*, *Puccinellia kurilensis*, *Calystegia soldanella*, *Chorisis repens*, *Senecio pseudoarnica*, *Mertensia simplicissima*, *Orostachys iwarenge*, *Linaria japonica* и др. Установлено, что причиной суккулентности прибрежноморских видов растений служат соли, приносимые ветром, а не почвенные. Анатомически повышение суккулентности сопровождается увеличением размеров клеток столбчатой и губчатой ткани листа при том же числе слоев, образующих листовую пластинку [Parsons, Gill, 1968].

2. Очень густое опушение вегетативных органов, препятствующее проникновению на их поверхность соли с морскими брызгами: *Glehnia littoralis*, *Artemisia stellerana*.

3. Способность к быстрому вегетативному размножению с помощью длинных корневищ: *Arctopoa eminens*, *Leymus mollis*, *Poa macrocalyx*, *Chorisis repens*, *Calystegia soldanella*, *Zoysia japonica* и др. — или с помощью более или менее стелющихся и укореняющихся в узлах побегов: *Cotula coronopifolia*, *Honckenya oblongifolia*, *Puccinellia phryganodes* и др. Длина подземных органов у прибрежноморских видов растений может почти в 50 раз превышать высоту надземных побегов [Dagys, Ylaite, 1971].

4. Вздутость плодов: *Artemisia stellerana*, *Honckenya oblongifolia*, *Matricaria tetragonosperma* и др.

Кроме морфологических черт приспособительного характера у приморских галофитов выявлены особенности, касающиеся урожайности, фотосинтеза и дыхания, водного и солевого режимов, обмена веществ, а также целый ряд физиологических свойств, позволяющих им переносить высокую концентрацию солей [Kreeb, 1974].

Проведенные нами исследования динамики ценопопуляций видов приморской флоры и антропогенных воздействий, в частности рекреационных, показали, что виды разных уровней плоидности по-разному реагируют на стресс.

Популяции травянистых видов растений супралиторали в связи с рекреационным использованием морских побережий исследованы В. П. Селедцом в 1977 г. в зеленой зоне г. Владивостока, на островах зал. Петра Великого. Были изучены растения,

принадлежащие к супралиторальной эколого-фитоценотической свите, наиболее характерные для морских побережий Южного Приморья: *Honckenya oblongifolia*, *Carex gmelinii*, *Heteropappus saxamarinus*, *Lathyrus japonicus*, *Ligusticum hultenii*, *Linaria japonica*, *Mertensia simplicissima*, *Puccinellia nipponica*, *Senecio pseudoarnica* и др. (табл. 3).

Таблица 3

Изменение плотности и возрастного состава популяций супралиторальных видов приморской флоры при различной рекреационной нагрузке морского побережья

Уровень плоидности	Вид	Рекреационная нагрузка, м/ч.га	Плотность популяций, экз./100 м <sup>2</sup>	Возрастные группы, %				Тип популяции
				прегенеративные	молодые генеративные	средневозрастные генеративные	старые генеративные и постгенеративные	
2x	<i>Linaria japonica</i>	48	27	11	30	30	29	Стабильный
		312	24	16	28	28	28	
2x	<i>Ligusticum hultenii</i>	48	59	5	5	10	85	Равномерный
		312	31	48	14	19	19	
2x	<i>Lathyrus japonicus</i>	48	60	50	18	16	16	Прегенеративный
		312	33	91	3	3	3	
4x	<i>Mertensia simplicissima</i>	48	18	22	28	28	22	То же
		312	10	40	25	25	10	
4x	<i>Puccinellia nipponica</i>	48	10 200	82	6	7	5	Среднегенеративный
		312	8 200	27	19	50	4	
4x	<i>Senecio pseudoarnica</i>	48	2 400	80	16	2	2	То же
		312	4	33	17	50	0	

Примечание. Рекреационная нагрузка — средний путь рекреанта в метрах на 1 га в течение 1 ч.

Пробные площади закладывались на о-ве Попова в окрестностях пос. Старк на морском пляже, широко использовавшемся для массового отдыха в летне-осенний период, в пределах характерных растительных ассоциаций в виде трансект протяженностью 150 м при ширине 5 м. На каждой площади было 30 учетных площадок квадратной формы размером 25 м<sup>2</sup>.

В результате исследований выявлены типы изменения возрастных спектров ценопопуляций прибрежноморских видов растений, плотности популяций, а также возрастного состава при различной интенсивности рекреационного использования морского побережья.

1. Стабильный тип. Характеризуется тем, что при усилении

рекреационной нагрузки возрастной спектр ценопопуляции существенно не изменяется, т. е. соотношение между возрастными группами остается постоянным. К этому типу относятся *Linaria japonica* и *Heterorhappus saxomarinus*. Плотность популяции *L. japonica* обычно невелика и даже при сильной нагрузке меняется незначительно; возрастной состав также сильно не меняется. В отличие от *L. japonica*, *H. saxomarinus* чувствителен к рекреационным воздействиям. При большой нагрузке плотность его популяции уменьшается более чем в 3 раза, но возрастной состав при этом меняется незначительно, так как различные возрастные стадии примерно одинаково реагируют на усиление нагрузки.

2. Равномерный тип. Характеризуется закономерным увеличением относительной численности более молодых возрастных групп. К этому типу относится *Ligusticum hultenii* — вид, чувствительный к рекреационным воздействиям: плотность его популяции при большой нагрузке уменьшается почти вдвое. При этом происходят существенные изменения в возрастном составе ценопопуляций: относительная численность старых генеративных, субсенильных и сенильных особей уменьшается, а генеративных — возрастает. Особенно значительно возрастает относительная численность прегенеративных особей.

3. Прегенеративный тип. При усилении рекреационной нагрузки заметно увеличивается относительная численность прегенеративных особей. К этому типу относятся *Honckenya oblongifolia*, *Lathyrus japonicus* и *Mertensia simplicissima*. *H. oblongifolia* образует многочисленные популяции, нередко доминантные. При интенсивном рекреационном использовании супралиторали плотность ее популяции уменьшается более чем в 4 раза и происходит глубокое омолаживание. Старые генеративные, субсенильные и сенильные особи полностью выпадают из травостоя, участие молодых и средневозрастных генеративных особей существенно не изменяется. *L. japonicus* очень чувствителен к различным антропогенным воздействиям. При сильной рекреационной нагрузке плотность популяции этого вида уменьшается почти вдвое, в основном за счет генеративных особей. Относительное обилие прегенеративных особей резко возрастает, наблюдается глубокое омолаживание ценопопуляции. *L. japonicus* — одно из немногих бобовых растений во флоре морских побережий. Вопрос о его сохранении заслуживает особого внимания. У *M. simplicissima* на часто посещаемых участках пляжа плотность популяции уменьшается почти вдвое. Более чем вдвое сокращается относительная численность старых генеративных и постгенеративных особей, но увеличивается почти вдвое относительная численность прегенеративных; численность средневозрастных генеративных особей сильно не меняется.

4. Раннегенеративный тип. При возрастании рекреационной нагрузки увеличивается относительная численность молодых ге-

неративных особей. К этому типу относится ценопопуляция *Sageh gmelinii* — характерного вида песчаных и песчано-галечных пляжей, который встречается также на скалах, на морских террасах и на равнинах в составе сообществ приморских лугов. К антропогенным воздействиям чувствителен, при сильной нагрузке плотность популяции уменьшается почти в 5 раз. При этом почти вдвое уменьшается относительная численность средневозрастных генеративных, старых генеративных и постгенеративных особей, но омоложение ценопопуляции происходит не за счет прегенеративных, а за счет молодых генеративных, относительная численность которых возрастает более чем в 3 раза. На примере *S. gmelinii* виден переход к ценопопуляциям среднегенеративного типа, преждевременно стареющим, у которых наиболее подвержены элиминации прегенеративные особи.

5. Среднегенеративный тип. При увеличении рекреационной нагрузки возрастает относительная численность средневозрастных генеративных особей. К этому типу относятся *Senecio pseudoarnica* и *Puccinellia nipponica*. *S. pseudoarnica* очень чувствителен к воздействиям. При средней нагрузке плотность его популяции уменьшается в 3—4 раза. Относительное количество прегенеративных особей уменьшается в 1,5—2,5 раза, генеративных практически не изменяется, но относительная численность средневозрастных генеративных особей возрастает при средней нагрузке в 4 раза, а при сильной — в 25 раз. Сходное изменение возрастного спектра наблюдается и у *P. nipponica*. По нашим наблюдениям, популяция *P. nipponica* довольно устойчива к рекреационным воздействиям. От вытаптывания страдают главным образом прегенеративные особи, их относительная численность уменьшается в 3 раза, но генеративных при этом возрастает: молодых — в 3 раза, средневозрастных — в 7.

Практическим приложением метода анализа ценопопуляций является дифференцированный подход к различным видам растений с учетом биологических особенностей отдельных возрастных стадий развития. Этот подход применим при разработке методов охраны растений в условиях рекреационного использования территории. Для видов со стабильным возрастным спектром популяций может быть рекомендован контроль за численностью популяций с целью не допустить ее снижения до критического уровня, при котором уже не обеспечивается естественное воспроизводство. Этот метод, возможно, применим также к популяциям некоторых других типов. Что же касается омолаживающихся и преждевременно стареющих ценопопуляций, то здесь метод контроля за численностью может оказаться неэффективным. В этом случае необходимо предусмотреть резерваты — охраняемые участки, на которых сохранялась бы нормальная структура популяции.

В типе популяции воплощается та или иная стратегия выживания вида. Стабильный тип популяции означает фиксирование

в ходе эволюции примерно равной «степени ответственности» всех возрастных групп за выживание популяции. При равномерном типе «степень ответственности» распределяется обратно пропорционально относительному возрасту особей. В основном выживание популяции обеспечивается тем, что при стрессовых экологических ситуациях возрастает относительная численность более молодых особей и ускоряется гибель более старых. В прегенеративном типе вся «тяжесть ответственности» ложится на прегенеративные особи: при неблагоприятных условиях они становятся преобладающими. В среднегенеративном типе популяции при наступлении неблагоприятных условий гибнут и старые, и молодые особи, средневозрастные преобладают.

Имеется определенная связь между уровнем пloidности и типом популяции. Диплоиды представлены стабильными и равномерными (реже прегенеративными) популяциями, тетраплоиды — прегенеративными или среднегенеративными, гексаплоиды и виды более высоких уровней пloidности — только среднегенеративными. Это означает, что различные уровни пloidности обуславливают и различные стратегии выживания.

Диплоидный уровень обеспечивает прохождение всех фаз онтогенетического развития и сохранение нормальной структуры ценопопуляции, несмотря на возникающие в отдельные периоды стрессовые экологические ситуации, или равномерное изменение структуры популяции, ее равномерное омоложение.

Тетраплоидный уровень допускает две стратегии выживания: сохранение в критических экологических ситуациях только самых молодых представителей ценопопуляции или сохранение средневозрастных. Это стратегия длительного выжидания. Молодые, не достигшие зрелости особи при неблагоприятной экологической обстановке могут оставаться в ювенильном состоянии многие годы и даже десятилетия. При наступлении благоприятных условий они быстро переходят в разряд генеративных и могут обеспечить нормальное воспроизводство вида.

Гексаплоидный и более высокие уровни допускают преждевременное выпадение генеративных, субсенильных и сенильных особей. Остаются главным образом молодые генеративные особи. Это стратегия внешнего процветания, «с отсроченными и неопределенными надеждами на будущее». Если обстановка и изменится в лучшую сторону, пройдет еще много времени, пока восстановится нормальный возрастной спектр ценопопуляции.

На разных этапах освоения территории виды с разными уровнями пloidности получают определенные преимущества. При кратковременном освоении территории с экстремальными условиями преимущества у гексаплоидов. При освоении территорий малоблагоприятных, но с регулярно повторяющимися благоприятными годами преимущества на стороне тетраплоидов. На территориях со стабильными условиями диплоиды быстрее других создадут многочисленные жизнеспособные цено-

популяции нормального типа и, вероятно, будут вытеснять виды других уровней пloidности.

### Выводы

1. Среди галофитов морских побережий советского Дальнего Востока преобладают диплоиды, составляющие около половины флористического состава. Они представляют древнее автохтонное ядро приморской флоры (северопацифические прибрежноморские виды) и в наибольшей степени адаптированы к экологическим особенностям прибрежноморских местообитаний.

2. Уровень пloidности является важнейшим показателем генетической преадаптации к освоению специфических местообитаний и переживанию критических экологических ситуаций.

3. Для экологически напряженных, но стабильных условий оптимальным является диплоидный уровень. Диплоиды наиболее специализированны в условиях приморских местообитаний.

4. В условиях естественной или искусственной нестабильности (антропогенные воздействия) наибольшие преимущества получают тетраплоиды, как обладающие наибольшей экологической пластичностью.

5. Уровень пloidности в конкретной экологической обстановке обеспечивает не какое-то определенное преимущество по отношению к тому или иному экологическому фактору, но определенную стратегию выживания в экстремальных условиях. У диплоидных видов обычно наблюдается стабильный, равномерный или прегенеративный тип популяции, у тетраплоидных — средне- или же прегенеративный, у гексаплоидов и видов с более высокими уровнями пloidности — среднегенеративный.

6. Исходя из уровня пloidности видов приморской флоры, можно прогнозировать изменение численности и структуры популяций при различных естественных и антропогенных воздействиях.

7. Охрану генофонда приморской флоры необходимо осуществлять с учетом популяционной структуры видов, морфологической и кариологической дифференциации, уровня специализации видов.

### ЛИТЕРАТУРА

- Беркутенко А. Н., Гурзенков Н. Н. Хромосомные числа и распространение крестоцветных (Cruciferae) на юге Магаданской области, 1. — Ботан. ж., 1976, т. 61, № 11, с. 1595—1603.
- Бреслина И. П. Материалы к экологии приморских видов высших растений Кандалакшского залива Белого моря. — Там же, 1981, т. 66, № 6, с. 843—850.

Водопьянова Т. Д. О выделении пояса растительности морского берега Южного Крыма. — В кн.: Биологическая наука в университетах и педагогических институтах Украины за 50 лет. Харьков: Изд-во Харьков. ун-та, 1968, с. 85—87.

Гурзенков Н. Н. Исследование хромосомных чисел растений юга Дальнего Востока. — В кн.: Комаровские чтения. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1973, вып. 20, с. 47—62.

Гурзенков Н. Н., Горовой П. Г. Числа хромосом видов Umbelliferae Дальнего Востока. — Ботан. ж., 1971, т. 56, № 12, с. 1805—1815.

Дорохина Л. Н. Особенности жизненной формы полыни Стеллера (*Artemisia stelleriana* Bess.). — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1978, № 5, с. 81—87.

Жукова П. Г. Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, 2. — Ботан. ж., 1967, т. 52, № 7, с. 983—987.

Жукова П. Г. Хромосомные числа некоторых видов растений Южной Чукотки. — Там же, 1980, т. 65, № 1, с. 51—59.

Жукова П. Г., Петровский В. В. Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, 2. — Там же, 1976, т. 61, № 7, с. 963—969.

Изменение анатомической структуры листа и стебля у некоторых факультативных злаков-галофитов в зависимости от почвенных условий/Нагалева В. Я., Редкол. Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. М., 1975. 13 с. Рукопись деп. в ВИНТИ 21.05.75, № 1412—75. Деп.

Комаров В. Л. Путешествие по Камчатке. — Избр. соч., 1950а, т. 6, с. 7—460.

Комаров В. Л. Геоботанический очерк Камчатки. — Там же, 1950б, с. 461—525.

Комаров В. Л. Типы растительности Южно-Уссурийского края. — Там же, 1953, т. 9, с. 545—738.

Пробатова Н. С. Мятлики (виды *Poa* L.) морских побережий советского Дальнего Востока. — В кн.: Тезисы докладов I Ростовской областной научно-теоретической конференции молодых ученых и специалистов. Секция естеств. наук. Ростов н/Д, 1967, т. 2, с. 90—92.

Пробатова Н. С. О новом роде *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (Poaceae). — Новости систематики высш. растений, 1974а, т. 11, с. 44—54.

Пробатова Н. С. Заметки о злаках флоры Дальнего Востока. — Там же, 1974б, с. 57—69.

Пробатова Н. С. О некоторых злаках (Poaceae) с Дальнего Востока. — Там же, 1979, т. 15, с. 68—75.

Пробатова Н. С., Рудыка Э. Г. Хромосомные числа некоторых видов сосудистых растений Дальнего Востока. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук, 1981, вып. 2, № 10, с. 77—82.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Кариологическое исследование сосудистых растений островов Дальневосточного государственного морского заповедника. — В кн.: Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981, с. 92—114.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Конспект хромосомных чисел Poaceae советского Дальнего Востока. 1. Трибы *Oryzaceae*, *Vriachypodiaceae*, *Triticeae*. — Ботан. ж., 1982, т. 67, № 1, с. 62—70.

Пробатова Н. С., Соколовская А. П. Новые числа хромосом сосудистых растений с островов залива Петра Великого (Приморский край). — Там же, 1983, с. 68, № 12, с. 1655—1662.

Раменский Л. Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 334 с.

Селедец В. П. К ботанико-географическому районированию острова Итуруп (Южные Курилы). — В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. Владивосток, 1969, с. 181—192.

Селедец В. П. К эколого-фитоценотической характеристике береговой зоны острова Итуруп. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук, 1970, № 5, с. 9—14.

Селедец В. П. Экология злаков морских побережий Дальнего Востока. — Экология, 1976а, № 2, с. 19—23.

Селедец В. П. Особенности антропогенной динамики растительного покрова морских побережий дальневосточной Субарктики. — В кн.: Биологические проблемы Севера. VII симпозиум. Петрозаводск, 1976б, с. 197—199.

Селедец В. П. Применение метода экологических шкал в ботанических исследованиях на советском Дальнем Востоке. — В кн.: Комаровские чтения. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976в, вып. 24, с. 62—78.

Селедец В. П. Экологическая характеристика растительных сообществ морских побережий Дальнего Востока. — В кн.: Природная флора Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977, с. 18—33.

Селедец В. П. Устойчивость к антропогенным воздействиям растительности морских побережий островов залива Петра Великого. — В кн.: Экология и рациональное использование островных экосистем. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978а, с. 54—55.

Селедец В. П. Современное состояние и перспективы развития метода экологических шкал в ботанических исследованиях на советском Дальнем Востоке. — В кн.: Тезисы докладов VI делегатского съезда ВБО. Л.: Наука, 1978б, с. 220.

Селедец В. П. Динамика растительности морских побережий южной части советского Дальнего Востока. — В кн.: Ботанические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978в, с. 110—115.

Селедец В. П. Экологические таблицы травянистых растений Приморья и Приамурья, перспективных для фитомелиорации. — В кн.: Рациональное использование и охрана земельных ресурсов Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980, с. 160—172.

Селедец В. П. Использование эколого-флористических критериев для классификации приморских растительных сообществ южной части советского Дальнего Востока. — В кн.: Флористические критерии классификации растительности. Уфа, 1981, с. 99—100.

Селедец В. П. Растительность острова Большой Пелис. — В кн.: Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982, с. 115—129.

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений: Исследование флоры о. Сахалина. — Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол., 1960, вып. 4, № 21, с. 42—58.

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений: Исследование флоры полуострова Камчатки. — Там же, 1963, вып. 3, № 15, с. 38—52.

Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений: Исследование флоры Приморского края. — Там же, 1966, вып. 1, № 3, с. 92—106.

Соколовская А. П. Кариологическое исследование флоры Коряцкой земли. — Ботан. ж., 1968, т. 53, № 1, с. 99—104.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Карисистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. 1. — Там же, 1968, т. 53, № 12, с. 1737—1743.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Карисистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L., 2. — Там же, 1973, т. 58, № 1, с. 89—96.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Хромосомные числа некоторых злаков (Poaceae) флоры СССР, 1. — Там же, 1975, т. 60, № 5, с. 667—678.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Хромосомные числа злаков Сахалина и Курильских островов. — Там же, 1976, т. 61, № 3, с. 384—393.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. К кариологическому изучению рода *Calamagrostis* Adans. в СССР. — Там же, 1977а, т. 62, № 9, с. 1252—1261.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Кариологическое исследование злаков (Poaceae) южной части советского Дальнего Востока. — Там же, 1977б, т. 62, № 8, с. 1143—1153.

Хромосомные числа цветковых растений/Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 926 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, 1978. 302 с.

**Юрцев Б. А., Жукова П. Г.** Цитотаксономический обзор однодольных востока Чукотского полуострова. — Ботан. ж., 1978, т. 63, № 8, с. 1132—1144.

**Albert R., Kinzel H.** Unterscheidung von Physiotypen bei Halophyten des Neusiedlerseegebietes (Osterreich). — Z. Pflanzenphysiol. 1973, Bd 70, N 2. S. 138—157.

**Ananda R. T., Sastry A. R. K.** An ecological approach towards classification of coastal vegetation of India. I. Strand vegetation. — Indian Forest., 1972, v. 98, N 10, p. 594—607.

**Barbour M. G.** Is any angiosperm obligate halophyte? — Amer. Midland Natur., 1970, v. 84, N 1, p. 105—120.

**Bothmer R., von.** Revision of the Asiatic taxa of *Hordeum* sect. *Stenosia-*chys. — Bot. Tidsskr., 1979, v. 74, N 2—3, p. 117—147.

**Carlton J. M.** A guide to common Florida salt marsh and mangrove vegetation. — Fla. Mar. Res. Publs, 1975, N 6. 230 p.

**Dagys J., Ylaite E.** Baltijos halofitai pajurio. — Liet TSR Aukstuju mokyklu mokslo darbai. Biologija. 1971, N 11, 21—32. (Рез. на рус. яз.).

**Delay J.** Halophytes et ecotypes maritimes. — Inform. annu. Caryosyst. et cytogenét., 1971, N 5, p. 29—36.

**Grace J.** Plant response to wind. London: Acad. Press, 1977. 204 p.

**Gray A. J., Parsell R. J., Scott R.** The genetic structure of plant populations in relation to the development of salt marshes. — In: Ecol. Processes Coastal Environ. 1-st Eur. Ecol. Symp. and 19th Symp. Brit. Ecol. Soc., Norwich, 1977. Oxford, 1979, p. 43—64.

**Kreeb K.** Pflanzen an Salzstandarten. — Naturwissenschaften, 1974, Bd 61, N 8, S. 337—343.

**Maarel van der. E.** Plant species diversity in relation to management. — In: Sci. Manag. Anim. Plant. Communit. Conserv. Oxford, 1971, p. 45—63.

**Mudie P. J.** The potential economic uses of halophytes. In: Ecol. Halophytes. New York; London, 1974, p. 565—597.

**Okusanya O. T.** An experimental investigation into the ecology of some maritime cliff species. IV. Cold sensitivity and competition studies. — J. Ecol., 1979, v. 67, N 2, p. 591—600.

**Parsons R. F., Gill A. M.** The effects of salt spray on coastal vegetation at Wilson's promontory, Victoria, Australia. — Proc. Roy. Soc. Victoria, 1968, v. 81, N 1, p. 1—9.

**Passarge G., Passarge H.** Zur soziologischen Gliederung von Sandstrand—Gesellschaften der Ostseeküste. — Feddes repert., 1973, Bd 84, N 3, S. 231—258.

**Pigott C. D.** Influence of mineral nutrition on the zonation of flowering plants of coastal salt-marshes. — In: Ecol. Aspects Miner. Nutr. Plants. Oxford; Edinburgh, 1969, p. 25—35.

**Tateoka T.** A taxonomic study of the *Poa macrocalyx* complex, with particular reference to the populations in Eastern Hokkaido. — Bot. Mag. Tokyo, 1973. v. 86, N 1003, p. 213—228.

**Vestergaard P.** Studies in vegetation and soil of coastal salt marshes in the Disco area, West Greenland. — Medd. Grönland, 1978, v. 204, N 2, p. 1—51.

**Waisel V.** Biology of halophytes. New York: Acad. Press, 1972. 395 p.

**Westhoff V., Schouten M. G. C.** The diversity of european coastal ecosystems. — In: Ecol. Processes Coastal Environ. 1-st Eur. Ecol. Symp. and 19th Symp. Brit. Ecol. Soc., Norwich, 1977. Oxford, 1979, p. 3—21.

## СОДЕРЖАНИЕ

Харкевич С. С. Таксономический состав и географическое распространение сосудистых растений Северной Корякии (Камчатская область) . . . . .	3
Нечаева Т. И. Адвентивная флора Приморского края . . . . .	46
Пробатова Н. С., Селедец В. П., Соколовская А. П. Галофильные растения морских побережий советского Дальнего Востока: числа хромосом и экология . . . . .	89

**КОМАРОВСКИЕ ЧТЕНИЯ**

Выпуск XXXI

Сводный план ДВНЦ АН СССР 1983 г. (естеств. науки), поз. 43

Редактор Н. А. Вандакурова

Художник Г. П. Писарева

Техн. редактор О. З. Ефремкина

Корректор А. Т. Кудрявцева

ВД 10530. Сдано в набор 27.04.83 г.

Подписано к печати 5.10.83 г.

Формат 60×90/16. Усл. п. л. 7,5. Уч.-изд. л. 7,4.

Тираж 600 экз. Цена 1 р. 10 к. Заказ 4556.

Редакционно-издательский отдел  
Дальневосточного научного центра Академии наук СССР  
690600, Владивосток, Ленинская, 50

Полиграфический комбинат Управления издательств, полиграфии  
и книжной торговли Приморского крайисполкома  
Владивосток, Океанский пр., 69