

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АРЕАЛЫ ВИДОВ РАСТЕНИЙ НА ТИХООКЕАНСКОМ ПОБЕРЕЖЬЕ РОССИИ В СРАВНЕНИИ С ВНУТРИКОНТИНЕНТАЛЬНЫМИ РЕГИОНАМИ

В.П. Селедец

*Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, г. Владивосток
Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток*

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда
фундаментальных исследований (проект № 04-04-49750)*

Видовой уровень организации биоты считается основным, но все-таки проблема сохранения биоразнообразия не может быть решена только на видовом уровне. Ее необходимо рассматривать на различных уровнях организации. В настоящее время широко применяются различные подходы к исследованию внутривидовой изменчивости: морфологический, физиологический, биохимический, генетический и др. Применяемый нами сравнительно-экологический подход предполагает использование различных методов: инструментальное измерение и оценку параметров окружающей среды, сравнительный анализ местообитаний и растительных сообществ, метод фитоиндикации. Важнейшим направлением исследований является сравнительный анализ экологических ареалов (экоареалов) ценопопуляций в различных частях географического ареала вида, поскольку он позволяет выявить закономерности их экологической дифференциации.

Исследование экологической дифференциации ценопопуляций представляет интерес как для решения фундаментальных проблем систематики, эволюции, экологии и биогеографии, так и для решения практических вопросов природопользования и заповедного дела. В настоящее время перспективы развития этого направления во многом определяются уровнем развития метода экологических шкал. Здесь наметились разные направления: ис-

следование реактивности и чувствительности видов к экологическим факторам (Ипатов, Кирикова, 2001), выявление экологической и фитоценотической приуроченности видов растений, разработка региональных экологических шкал и использование их при классификации растительности (Комарова и др., 2003). Нами экологические шкалы используются при разработке концепции экологического ареала вида (Селедец 2000а, б, 2001, 2003, 2004а, б, в; Селедец, Пробатова, 2003; Probatova, Seledets, 1997, 2001; Seledets, Probatova, 2003; Probatova, Seledets, Barkalov, 2003).

Предлагаемая работа входит в комплекс ботанических проблем, связанных с взаимодействием океана и континента и выделяемых в особый раздел – прибрежно-морская ботаника (Пробатова, Селедец, 1998, 1999; Probatova, Seledets, 1997). Специфика прибрежно-морской ботаники состоит в том, что все компоненты растительного покрова (виды, ценопопуляции, растительные сообщества, комплексы растительных сообществ) находятся в состоянии постоянного интенсивного изменения по причине крайней динамичности и напряженности экологических факторов.

ЦЕЛИ ИССЛЕДОВАНИЯ

- 1) Выявить, как различные виды и целопопуляции изменяются в зависимости от географического положения и соответствующих климатических факторов;
- 2) Проследить, как изменяются экологические характеристики видов и ценопопуляций вдоль градиента «континент–океан» в континентальных и океанических регионах;
- 3) Разработать подходы к выявлению зон повышенной экологической напряженности на основе концепции экологического ареала вида (Селедец, 2001 2003; Селедец, Пробатова, 2003; Probatova, Seledets, 2001; Seledets, Probatova, 2003).

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ

Внутриконтинентальные (Республика Саха-Якутия) и приокеанические регионы Дальнего Востока России (ДВР): Корякский автономный округ (Корякия), Камчатская область (Камчатка), Сахалинская область (о-в Сахалин и Курильские острова), Хабаровский и Приморский края (рис 1). Особое внимание уделялось контактной зоне «континент–океан». Основные черты рас-

тительного покрова ДВР в значительной мере определяются его положением на окраине континента; при береговой линии около 22 000 км влияние океана на растительный покров очень значительно.

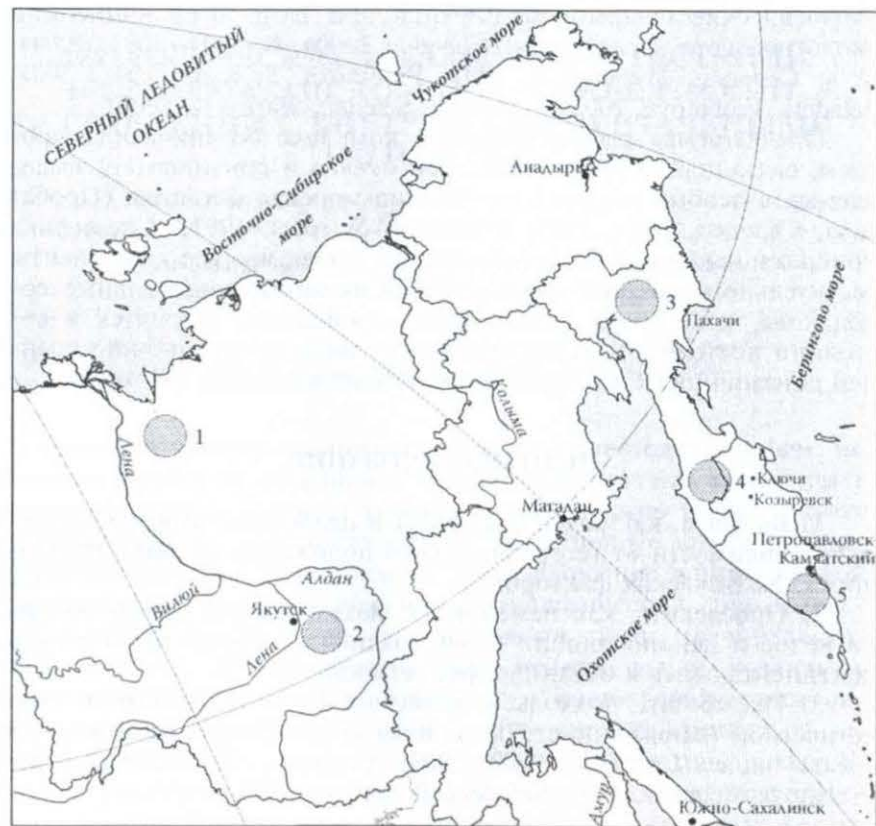


Рис. 1. Районы исследования: 1 – Северная Якутия, 2 – Южная Якутия, 3 – Корякия, 4 – Центральная Камчатка, 5 – Южная Камчатка

Береговая зона ДВР – экотон глобального масштаба, природная лаборатория для исследования процессов адаптации растений к специфическому комплексу экологических факторов, экологической дифференциации, видообразования, динамики популяций и растительных сообществ, а также структуры, функционирования и антропогенной трансформации экосистем.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили результаты полевых исследований автора во всех субрегионах ДВР, включая обширный гербарный материал, геоботанические описания и авторские региональные экологические шкалы (Селедец, 2004а, б, в). В качестве модельной группы растений были взяты злаки (сем. *Poaceae*), поскольку сем. мятликовые широко представлено во всех природных зонах и горных поясах Евразии. Подробно рассмотрены ценопопуляции *Bromopsis ptumpelliana* и *Triseum molle*, поскольку они имеются как в континентальных, так и в океанических регионах.

Наше исследование основывается на методе экологических шкал, впервые предложенном и разработанном Л.Г. Раменским (1971). Этот метод применим во многих случаях, когда необходимо дать экологическую оценку территории по ее растительному покрову (Раменский и др., 1956).

Он позволяет оценивать различные экологические режимы: увлажнение, естественное плодородие почвы, антропоустойчивость видов, гранулометрический состав почвы, дренированность, переменность увлажнения, обновляемость почвы.

На основании более 3000 геоботанических описаний нами были разработаны модифицированные экологические шкалы, послужившие для описания эоареалов видов (ЭАВ) флоры ДВР (Селедец, 2000, 2003). Сравнительный анализ ЭАВ в приокеанических и внутриконтинентальных регионах был проведен для различных типов растительности. Исследование выполнено на видовом и ценопопуляционном уровнях: сравнивались экологические ареалы видов и ценопопуляций – континентальных и приокеанических субрегионов ДВР. Сравнение проводилось по совокупности экологических характеристик.

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 заповедного дела. В настоящее время перспективы развития этого направления во многом определяются уровнем развития метода экологических шкал. Здесь наметились разные направления: исследование реактивности и чувствительности видов к экологическим факторам (Ипатов, Кирикова, 2001), выявление экологической и фитоценотической приуроченности видов растений, разработка региональных экологических шкал и использование их

при классификации растительности (Комарова и др., 2003). Нами экологические шкалы используются при разработке концепции экологического ареала вида (Селедец, 2001, 2003; Селедец, Пробатова, 2003; Probatova, Seledets, 1997, 2001; Seledets, Probatova, 2003).

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*, *Glyceria*, *Festuca*, *Helictotrichon*, *Hierochloë*, *Leymus*, *Melica*, *Phleum*, *Poa*, *Puccinellia*, *Schizachne*, *Trisetum* (Селедец, Пробатова, 2003). Проведена экологическая оценка местообитаний по методу Л.Г. Раменского (Раменский и др., 1956) с применением региональных экологических шкал (Селедец, 2000а, б).

1. Описание растительных сообществ с видами растений, встречающихся как в континентальных, так и в приокеанических регионах.

2. Экологическая характеристика каждой ценопопуляции производилась по экологическим шкалам Л.Г. Раменского (1971) в нашей модификации (Селедец, 2000б).

3. Экологические факторы измерялись в условных единицах – ступенях экологических шкал. Шкалы составлены для увлажнения, богатства и засоленности почвы (естественного плодородия), антропоотолерантности, переменности увлажнения, обновляемости почвы и ее гранулометрического состава, дренажа.

4. Для сравнительно-географического изучения ценопопуляций проанализированы два географических профиля с севера на юг: 1 – Северная Якутия–2 – Южная Якутия; 3 – Корякия–4,5 – Камчатка и два профиля с запада на восток: 1 – Северная Якутия–3 – Корякия и 2 – Южная Якутия–4,5 – Камчатка (см рис. 1).

5. Проведен сравнительный анализ ценопопуляций с целью выяснения тенденций экологического варьирования ценопопуляций в приокеанических регионах по сравнению с внутриконтинентальными, а также по направлению с севера на юг в каждом из регионов.

КОНЦЕПЦИЯ ЭКОАРЕАЛА ВИДА

Необходимость разработки концепции экологического ареала возникла в связи с участием автора в инициативном проекте Рос-

сийского фонда фундаментальных исследований № 01–04–49430 «Злаки флоры Дальнего Востока России: биоразнообразие, биогеография, эволюция».

Метод экологических шкал и понятие экологического ареала вида разрабатываются в первую очередь применительно к задачам исследования злаков флоры ДВР как модельной группы растений для этого региона (Селедец, 2001; Селедец, Пробатова, 2003; Пробатова, Селедец, 1999; Селедец, 2000а, б, 2001; Probatova et al., 2003; Seledets, Probatova, 2003).

В осуществлении этого проекта имелось в виду разработать биогеографические, эволюционные и флороохранные аспекты авторской концепции экологического ареала вида: показать специфику и состояние биоразнообразия злаков флоры ДВР как модельного семейства растений, показать экологическую дифференциацию таксонов в наиболее крупных группах злаков на ДВР, выявить возможную связь экологического ареала с уровнем плоидности видов, используя региональные данные по числам хромосом, выявить экологические зоны максимального биоразнообразия злаков на ДВР, с позиций концепции экологического ареала вида дать объяснение феномену редких и исчезающих видов злаков во флоре ДВР и определить степень угрозы, дать прогностическую оценку инвазивным видам злаков (Селедец, Пробатова, 2003).

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 на различных их стадиях, а также антропоотолерантность 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.

Экологические шкалы Л.Г. Раменского с соавторами (1956) позволяют перейти на балльный уровень исследований. Они дают возможность графически описать экологический ареал вида или таксона иного ранга. Это имеет большое значение для выяснения путей экологической адаптации. Можно наглядно представить место любого таксона в многомерном гиперпространстве экологических факторов, его «экологическую историю», пути экологической дифференциации, процесса эволюции, можно установить,

5. Фитоценологические аспекты концепции: место ценопопуляции в экологическом ареале вида, экологический ареал вида в различных типах растительности, экологические ареалы видов, приуроченных к пионерным, серийным и климаксовым сообществам, экологическая ординация и классификация растительных сообществ на основе концепции экологического ареала вида.

6. Флороохранные аспекты концепции: экологические ареалы редких и исчезающих, а также стенотопных видов ДВР, антропогенное влияние на структуру экологических ареалов этих видов, избирательное истребление ценопопуляций и дробление экологических ареалов видов. Концепция экологического ареала вида как научная основа для охраны редких и исчезающих видов флоры ДВР.

К важнейшим критериям приоритетности охраны видов следует, по нашему мнению, отнести следующие.

1. Эволюционное значение вида: систематическое положение, продвинутость и темпы эволюционного развития филетической линии с учетом антропогенных факторов современности: виды с неясным таксономическим статусом; диплоидные расы полиплоидных видов; степень управляемости эволюционным процессом: вовлеченность в селекцию, наличие диких сородичей культурных видов злаков.

2. Экологическое значение вида: роль в растительных сообществах и в решении экологических проблем (фитомелиорация, задернение эродлируемых склонов, создание дерновых покрытий, устойчивых к спортивным и рекреационным нагрузкам, залужение пустырей, рекультивация техногенных ландшафтов и т. п.), биоиндикация, биомониторинг.

3. Информационное значение вида: связь с историческими (в том числе палеогеографическими) событиями, происходившими на данной территории (миграция населения, развитие транспортной сети, сорная агроценофлора сельхозкультур, самопроизвольно натурализующиеся виды); антропогенное обогащение агроценофлоры (поставлена задача охраны адвентивной группы видов злаков).

4. Хозяйственное значение вида: отрасль производства и роль данного вида в этой отрасли (ценные дикорастущие кормовые растения, лекарственные виды, виды для плетения и строительства, сырье для целлюлозно-бумажной промышленности).

5. Природоохранное значение вида: концепция организации растительного покрова (Раменский, 1971) и разработанные на ее

основе экологические шкалы (ЭШ) стали достоянием мировой науки, но в разных странах и регионах они 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 экологических ареалов (ЭАВ) видов, рассчитанные с помощью программного комплекса «Ecoscale» (Бекмансуров, Жукова, 2000), а на ДВР особое внимание уделяется разработке региональных и местных ЭШ (Комарова, Ащепкова, 2000; Селедец, 2000а, б). Такие ЭШ позволяют строить ЭАВ с учетом местных особенностей. Нам представляется, что ЭАВ в его современном понимании может быть важным инструментом эколого-фитоценологических, биогеографических и эволюционных исследований.

Основной предпосылкой развития концепции ЭАВ является то, что ЭАВ – неотъемлемый признак вида, но используется он обычно в виде словесной характеристики, в то время как применение ЭШ позволяет изобразить ЭАВ графически или в виде системы цифровых обозначений, и тогда ЭАВ становится определенным, измеряемым, визуализированным, одинаковым для всех пользователей ЭШ. Успехи индикационной ботаники, развитие метода ЭШ подготовили почву для создания концепции ЭАВ, которая разрабатывается нами в последние годы (Seledets, Probatova, 2003). Здесь следует отметить такие тенденции развития метода ЭШ, как регионализация и детализация ЭШ, расширение возможностей ЭШ, возможность анализа совместного действия различных экологических факторов, опыт применения ЭШ при фундаментальных исследованиях. Основным объектом исследования являются ценопопуляции. В свете нашей концепции ЭАВ ценопопуляция обретает четкие экологические границы и определенную позицию в гиперпространстве экологических факторов. Накоплены фактические данные, позволяющие рассматривать ЭАВ как отражение эволюционных, биогеографических и фитоценологических позиций вида.

Экологический ареал вида (ЭАВ) определяется нами как комплекс экологических ареалов ценопопуляций на протяжении географического ареала вида. Экологический ареал – это часть экологического пространства между осями – ведущими экологическими факторами: чаще всего это увлажнение, богатство и засоленность почвы, но могут использоваться также теплообеспеченность, гранулометрический состав почвы, степень дренированности, стадия дигрессии (пастбищной или рекреационной) и

др. Градации экологических факторов, принятых для описания ЭАВ, мы оценивали по модифицированным нами шкалам Л.Г. Раменского: шкала увлажнения – 120 ступеней, шкала богатства и засоленности почвы – 30 ступеней. Было установлено, что у каждого вида свой характерный для него экологический ареал. ЭАВ характеризуется размером, конфигурацией, ориентацией относительно осей ведущих экологических факторов, степенью реализованности (иначе – заполнения ЭАВ). Внутри ЭАВ выделяются две части: экоареал присутствия (часть экологического пространства, в котором данный вид способен существовать) и экоареал доминирования (часть экологического пространства, в котором вид является доминантом растительного сообщества). В пределах ЭАВ также выделяются: экологический оптимум и геометрический центр ЭАВ, в некоторых случаях они совпадают (симметричный ЭАВ), но во многих случаях не совпадают (асимметричный ЭАВ). Расстояние между этими двумя точками (экологическим оптимумом и геометрическим центром ЭАВ) характеризует биологический потенциал вида и показывает, в какой мере данный вид адаптирован к своим местообитаниям, то есть оно может служить показателем степени адаптации вида к данным местообитаниям.

Для целей нашего исследования особое значение имеют следующие характеристики ценопопуляций (табл. 1).

Сукцессионно-ареалогическая характеристика ценопопуляции указывает на положение ценопопуляции в ареале вида и в эколого-сукцессионных рядах растительности. Биологическое значение ее в том, что она – показатель эколого-фитоценологических позиций вида во времени (сукцессии) и в пространстве (участок ареала вида). Природоохранное значение ее в том, что это обобщенный показатель биогеографического потенциала вида.

Положение ценопопуляции или вида в пространстве экологических факторов можно наглядно представить в виде матрицы или графика, где на одной оси – градации увлажнения, а на другой – градации богатства и засоленности почвы по шкале Л.Г. Раменского. Его биологическое значение – указание на пределы толерантности вида в системе важнейших экологических факторов. Природоохранное значение состоит в том, что посредством этого показателя можно косвенно оценить физиолого-биохимический (аутэкологический) потенциал вида.

Размер экологического ареала ценопопуляции или вида определяется как условная площадь в пространстве ведущих экологи-

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
Экоареал присутствия	Способность расселяться в экологическом пространстве
Экоареал доминирования	Способность доминировать в растительном покрове
Экологический оптимум	Наиболее благоприятное сочетание экологических факторов
Центр экоареала присутствия	Теоретически наиболее вероятный экологический оптимум при отсутствии взаимодействия с другими видами
Реализованность экоареала	Степень экологической адаптации вида
Взаимное расположение экологического оптимума и центра экоареала	Тенденция экологической адаптации

ческих факторов. Биологическое значение этого показателя в том, что это обобщенный показатель экологической пластичности вида, природоохранное значение – обобщенная оценка приспособительного потенциала вида, его адаптивных возможностей.

Ориентация экологического ареала – обобщенная характеристика экологического ареала в системе экологических факторов: центральное или диагональное расположение, вертикальная или горизонтальная ориентация в поле экологических факторов. Биологическое значение ее состоит в том, что она указывает на основное направление морфолого-физиологической адаптации вида; природоохранное – в том, что она указывает на приуроченность вида к определенному типу экосистем и косвенно характеризует потенциал освоения адаптивной экологической зоны.

Реализованность экологического ареала указывает на то, какую часть экологический ареал доминирования составляет от экологического ареала присутствия. Биологическое значение: степень выраженности адаптивных признаков, способствующих захвату и удержанию ведущих фитоценологических позиций в опреде-

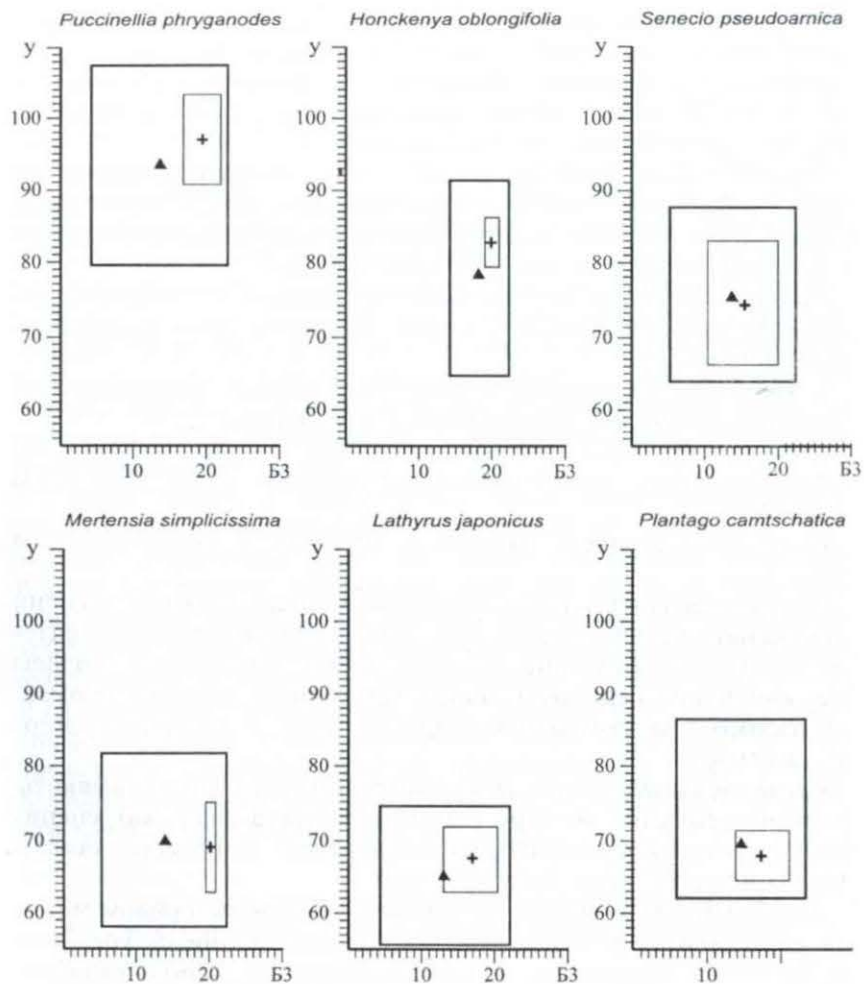


Рис. 2. Экоареалы супралиторальных видов на побережье Японского моря (Приморский край)

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 экоареала присутствия вида: у *Puccinellia phryganodes* и *Senecio pseudoarnica* он наибольший, у *Plantago camtschatica* – наименьший, остальные виды составляют переходные звенья в этом ряду.

4. Волнообразная кривая изменения экоареала доминирования вида: сравнительно крупный у *Senecio pseudoarnica* и *Puccinellia phryganodes*, приуроченных к полосе супралиторали ближайшей к приливно-отливной зоне, ограниченного размера – у типичных супралиторальных видов *Honckenya oblongifolia* и *Mertensia simplicissima*, сравнительно крупный – 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 экоареала (соотношение между экоареалом присутствия и экоареалом доминирования вида) проявляет примерно такую же тенденцию: она высока у *Puccinellia phryganodes* и *Senecio pseudoarnica*, значительно меньше у *Honckenya oblongifolia* 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. Некоторые и даже 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 основания 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 pacicum*, *Arundinella hirta*, *Calamagrostis deschampsoides*. В ЭАВ этого ряда отражаются основные тенденции экологической дифференциации видов при переходе от супралиторали к морским террасам и далее к местообитаниям зональной растительности (рис. 3).

1. Стабилизация благоприятного для развития ценопопуляции условия влагообеспеченности почвы. Это характерно для экоареалов ценопопуляций в целом, а также для экоареалов

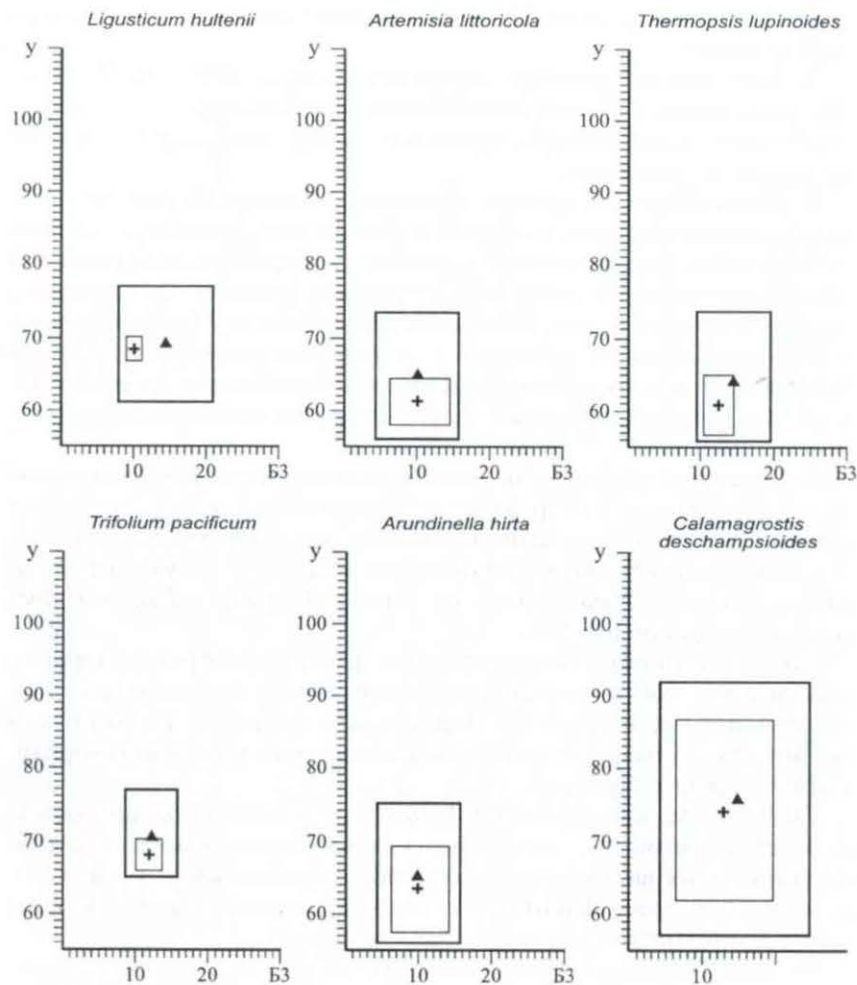


Рис. 3. Экоареалы видов растений на морских террасах, Японское море (Приморский край)

присутствия и экоареалов доминирования. При этом экоареал доминирования стабилизируется на более низком уровне влагообеспеченности, чем экоареал присутствия: это показатель экологической дифференциации, адаптации к более сухим местобитаниям.

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

3. Относительно размера экоареала присутствия установлено, что в отличие от супралитеральных видов здесь наблюдается не уменьшение, а наоборот, его увеличение: у *Ligusticum hultenii* он среднего размера, а у *Calamagrostis deschampsiioides* – очень крупный. Для большинства видов характерна стабилизация на уровне ЭАВ среднего размера.

4. Экоареал доминирования подвержен большей изменчивости, чем экоареал присутствия: у *Artemisia littoricola*, *Thermopsis lupinoides*, *Trifolium pacificum* – среднего размера, у *Arundinella hirta* и *Calamagrostis deschampsiioides* он крупного и очень крупного размера.

5. Реализованность ЭАВ неуклонно возрастает по мере удаления от супралитерали. У *Ligusticum hultenii*, более других видов тяготеющего к супралитерали, она очень невелика, но у всех остальных видов – значительна; у *Arundinella hirta* и *Calamagrostis deschampsiioides* степень реализованности ЭАВ очень высокая.

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

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АРЕАЛЫ ВИДОВ В ПРИОКЕАНИЧЕСКИХ И ВНУТРИКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ РЕГИОНАХ

Разрабатываемый нами метод анализа экологических ареалов (экоареалов) видов (Пробатова и др.; 1984; Пробатова, Селедец, 1996, 1998, 1999; Селедец, 2000а, б, 2001, 2004а, б, в; Селедец, Пробатова, 2003) основан на том, что все виды в сообществах характеризуются определенными различиями экологических ниш и, соответственно, экоареалов, а виды со сходными эконишами и экоареалами разделены в пространстве (Боголюбов, 1986; Шварц, 2004; Oksanen, 1987).

Основное положение метода состоит в следующем. Важнейшие характеристики экологического ареала вида (положение в поле экологических факторов, конфигурация, размер, соотношение между экоареалом присутствия и экоареалом доминирования, экологический оптимум и центр экоареала) являются результатом адаптации вида к комплексу экологических факторов и могут слу-

жить индикаторами различных стадий и способов адаптации видов, стадий флорогенеза, позиции в растительном покрове конкретной территории и места соответствующих ценопопуляций в географическом ареале вида.

По сути, анализируются экоареалы не видов, но ценопопуляций. Анализ экологических особенностей ценопопуляций проводится с помощью разработанной нами классификации ценопопуляций (табл. 2). Характеристика экологических шкал, применяемых при описании экоареалов видов и ценопопуляций, приведена в табл. 3.

Таблица 2

Классификация ценопопуляций
(классы ценопопуляций обозначены арабскими цифрами)

Тип ценопопуляции	Класс ценопопуляции		
	Эндемичная климаксовая (1)	Эндемичная серийная (2)	Эндемичная пионерная (3)
I. Эндемичная	Эндемичная климаксовая (1)	Эндемичная серийная (2)	Эндемичная пионерная (3)
II. Изолированная	Изолированная климаксовая (4)	Изолированная серийная (5)	Изолированная пионерная (6)
III. Периферическая	Периферическая климаксовая (7)	Периферическая серийная (8)	Периферическая пионерная (9)
IV. Центральная	Центральная климаксовая (10)	Центральная серийная (11)	Центральная пионерная (12)

В развитие ранее предложенной сукцессионно-ареалогической типологии ценопопуляций (Селедец, Пробатова, 2003) выделяются четыре типа ценопопуляций соответственно положению ценопопуляции в географическом ареале вида, а в пределах каждого типа выделяются классы ценопопуляций соответственно характеру растительного покрова: климаксовые и серийные растительные сообщества, пионерные группировки.

Основным ограничивающим фактором расселения видов мы считаем экологические границы, которые определяются необходимой для выживания вида продуктивностью растений. Если ценопопуляции в центральной части географического ареала вида (климаксовые, серийные и пионерные центраты), как правило,

Экологические шкалы, применяемые при описании экоареалов видов и ценопопуляций растений

Шкала	Ступени шкалы	Экологическая группа
Увлажнение (У)	1-7	Пустынные, гиперксерофиты
	18-30	Полупустынные, ортоксерофиты
	31-39	Сухостепные, ксерофиты
	40-46	Среднестепные, мезоксерофиты
	47-52	Лугово-степные, гиперксерофиты
	53-63	Сухолугово-лесные, ксеромезофиты
	64-76	Влажнолугово-лесные, ортомезофиты
	77-88	Сыролугово-лесные, гигромезофиты
	89-93	Болотисто-лугово-лесные, ортогигрофиты
	94-103	Болотные, гемигрофиты
	104-109	Прибрежно-водные, ортогигрофиты
	110-120	Открытоводные, гидатофиты
Богатство и засоленность почвы (Б)	1-3	Особо бедные, олиготрофные почвы, олиготрофиты
	4-6	Бедные почвы, олигомезотрофиты
	7-9	Небогатые, мезотрофные почвы, ортомезотрофиты
	10-13	Довольно богатые почвы, мезоэутрофиты
	14-16	Богатые почвы, ортоэутрофиты
	17-19	Слабосолончаковатые почвы, гипогалофиты
	20-21	Среднесолончаковатые почвы, гемигалофиты
	22-23	Сильносолонцеватые почвы, ортогалофиты
	24-28	Резкосолончаковатые почвы, гипергалофиты
	29-30	Злостносолончаковатые, шоровые почвы, экстремогалофиты
Антрополе-рантность (А)	1-2	Антропогенные воздействия очень слабые, сенокосная стадия дигрессии кормовых угодий, рекреационный сбой не выражен, слабо заметные признаки рекреации
	3-4	Антропогенные воздействия слабые, сенокосная стадия, заметные признаки рекреационного использования территории
	5-6	Умеренные антропогенные воздействия, сенокосно-пастбищная стадия, явные признаки рекреационного использования территории
	7-8	Значительные антропогенные воздействия, пастбищная стадия, сильный рекреационный сбой, почва оголена до 50 % поверхности
	9-10	Экстремальные антропогенные воздействия, талая почва оголена более чем на 50 % поверхности

Шкала	Ступени шкалы	Экологическая группа
Переменность увлажнения (П)	1-4	Постоянное высокообеспеченное бескризисное увлажнение
	5-6	Постоянное среднеобеспеченное увлажнение
	7-8	Переменно-обеспеченное увлажнение
	9-11	Умеренно обеспеченное увлажнение
	12-15	Сильно переменное увлажнение
	16-20	Резко переменное увлажнение
Обновляемость почвы (О)	1	Очень сильный смыв
	2-3	Сильный смыв
	4	Средний смыв
	5-7	Умеренный смыв
	8	Слабый смыв
	9	Очень слабый смыв
	10-11	Смыв и нанос сбалансированы
	12-13	Очень слабый нанос
	14	Слабый нанос
	15-17	Средний нанос
	18	Сильный нанос
	19	Очень сильный нанос
20	Катастрофический нанос	
Гранулометрический состав почвы (Г)	1	Глина, аргиллофиты
	2	Тяжелый суглинок, аргиллофиты
	3	Средний суглинок, педофиты
	4	Легкий суглинок, педофиты
	5	Супесь, педопсаммофиты
	6	Песок связанный, псаммофиты
	7	Песок рыхлый, псаммофиты
	8	Слабоскелетные почвы, схистофиты
	9	Среднескелетные почвы, схистофиты
	10	Сильноскелетные почвы, схистофиты
	11	Гравий, схистопетрофиты
	12	Щебень, петрофиты
	13	Галька, петрофиты
	14	Каменные россыпи, петрофиты
	15	Скалы, петрофиты
Дренаж (Д)	1	Отсутствует
	2	Очень слабый
	3	Довольно слабый
	4	Слабый
	5	Слабо-умеренный
	6	Умеренный
	7	Несколько повышенный
	8	Повышенный
	9	Значительно повышенный
	10	Отличный
	11	Чрезмерный
	12	Экстремальный

обладают самым богатым генофондом и наибольшими адаптивными возможностями, то периферийные популяции (климаксовые, серийные и пионерные перифераты, а также климаксовые, серийные и пионерные изоляты) обычно генетически обеднены и в адаптивном отношении ослаблены. Особую эволюционную ценность и флороохранный приоритет представляют эндемичные ценопопуляции (климаксовые, серийные и пионерные эндематы).

Нами разрабатывается проблема экологической дифференциации видов растений на морских побережьях и островах ДВР, при этом использована авторская разработка – метод анализа экологических ареалов. Морские побережья представляют уникальную возможность выявления пределов экологической толерантности многих видов. Метод экологических шкал позволяет обозначить в ступенях шкал тот интервал экологических факторов, который соответствует феномену «флора морских побережий» (см. рис. 21). Нами выявлены экологические параметры, в которых находятся экологические оптимумы характерных прибрежно-морских видов. При сравнительном изучении экологических ареалов и оптимумов у видов морских побережий ДВР были выявлены две группы, одна из которых – это древние, специализированные виды, реализующие здесь свой биоэкологический потенциал, а вторая – прогрессирующие виды, заходящие на морские побережья, скорее, в силу конкурентных отношений.

Адаптивные тенденции видов маритимального пояса рассмотрены на примере растений супралиторали. Одна из них – освоение ближайшей к урезу воды полосы супралиторали. При этом отмечены следующие изменения: от эоареалов среднего размера к крупным и очень крупным. Таким образом, расширение эоареала происходит вследствие освоения новой экологической ниши и может рассматриваться как один из этапов его развития от эоареалов, ориентированных по градиенту богатства-засоленности субстрата, к ориентированным по увлажнению субстрата.

Нами предлагается классификация местообитаний в береговой зоне ДВР (табл. 4). Исходным пунктом ее является положение о динамичности растительного покрова, обусловленной крайней напряженностью геодинамических процессов и высокой интенсивностью антропогенных процессов в береговой зоне. Классификация имеет вид матрицы, на одной оси которой располагаются основные типы местообитаний по мере удаления от уреза воды, по градиенту уменьшения общей напряженности геодинамических процессов. На второй оси учтены основные харак-

Классификация местообитаний в береговой зоне дальневосточных морей России (классы местообитаний обозначены арабскими цифрами)

Тип местообитания	Класс местообитания											
	Внешние воздействия											
	Природные						Антропогенные					
	а	б	в	г	д	е	ж	з	и	к	л	м
I	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
II	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
III	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
IV	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
V	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
VI	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72
VII	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84
VIII	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96
IX	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108
X	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120
XI	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132
XII	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144

Примечание. Римские цифры: I – морские мелководья, II – эстуарии, лагунные озера, III – литораль, IV – супралитораль, V – пересыпи, косы, островки, VI – песчаные и песчано-галечные пляжи, VII – песчаные и песчано-галечные приморские валы и дюны, VIII – приморские равнины, IX – приморские скалы, осыпи и обнажения, X – приморские террасы, XI – приморские низкогорья и среднегорья, XII – приморские водораздельные хребты. Тип воздействия, обуславливающего сукцессию и другие изменения растительного покрова. Природные воздействия: а – приливно-отливные явления, б – обрызгивание морской водой, в – временное заливание морской водой: нагонные ветры и цунами, г – длительное воздействие туманов, д – повышенная инсоляция, е – иссушающее действие зимних ветров, ж – изменение береговой линии, абразия, оползни, эрозия, разрушение приморских скал. Антропогенные воздействия: з – загрязнение почвенно-растительного покрова, водной и воздушной среды обитания, и – уплотнение почвы (рекреация и транспорт), к – избирательное отчуждение фитомассы (сенокосшение, выпас, заготовки, рекреация), л – евтрофикация, м – нарушение почвенно-растительного покрова (сельское хозяйство, строительство, транспорт. рекреация).

терные для морских побережий природные и антропогенные воздействия, рассматриваемые как главный фактор динамики растительного покрова. Разрабатываемая матрица включает 144 природно-хозяйственные ситуации, каждая из которых характеризу-

ется соответствующей естественной или антропогенной сукцессией растительного покрова (серией закономерно сменяющих друг друга растительных сообществ).

Мы исходим из того, что смещение экологического оптимума вида относительно геометрического центра экоареала можно рассматривать как вектор экологической дифференциации, как направление изменения эколого-физиологической характеристики вида, которая в наиболее наглядной форме проявляется как способность доминировать в растительных сообществах.

Основные тенденции экологической дифференциации прибрежно-морских видов состоят в следующем. При всей пестроте экологической обстановки в маритимальной зоне имеются два полюса (и, соответственно, две тенденции) экологической дифференциации, а именно:

1) экологическая специализация к специфическим условиям полосы супралиторали, непосредственно примыкающей к урезу воды, проявляется в том, что экологический оптимум смещается от центра экоареала в сторону более влажных и более засоленных местообитаний, и это свидетельствует о том, что происходит отбор ценопопуляций, наиболее жизнеспособных в условиях периодического воздействия морской воды;

2) экологическая специализация к ксерофитным местообитаниям склонов приморских террас, скал и осыпей: при этом экологический оптимум смещается (от центра экоареала) к менее засоленным, бедным и сухим местообитаниям; происходит отбор ценопопуляций, наиболее жизнеспособных в условиях практически постоянного дефицита почвенной влаги. Именно эта тенденция и наводила на мысль о флорогенетических связях морских побережий и пустынь внутриконтинентальных регионов. По нашим представлениям, ксероморфогенез во многих группах прибрежно-морской флоры ДВР не является исторически унаследованным от флоры области Древнего Средиземья, а, скорее, является результатом эволюционных процессов, происходящих на притихоокеанской периферии Азии.

На примере злаков (сем. *Poaceae*) флоры ДВР (Пробатова, 1985) можно показать, какие параметры экологического ареала вида (ЭАВ) заслуживают особого внимания при решении вопросов биогеографии, фитоценологии и охраны биоразнообразия.

Размер экоареала вида (рис. 4). Очень крупный ЭАВ – признак процветающего вида. Таков, например, *Poa annua*. Почти космополит, он осваивает самые различные местообитания, и его

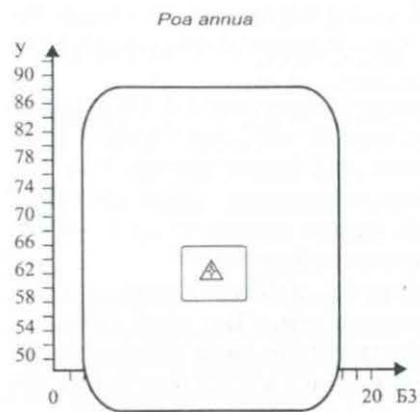


Рис. 4. Очень крупный экоареал – признак процветающего вида

показал, что их ЭАВ сильно различаются. У *A. clavata* ЭАВ гораздо крупнее, чем у *A. scabra* (рис. 5).

Гармоничность экоареала вида (рис. 4, 5). Гармоничность ЭАВ – это совмещение или близкое соседство экологического оптимума и центра экоареала присутствия вида. Это – признак высокой степени адаптации к специфическим условиям произрастания. Примерами могут служить злаки – обитатели морских побе-

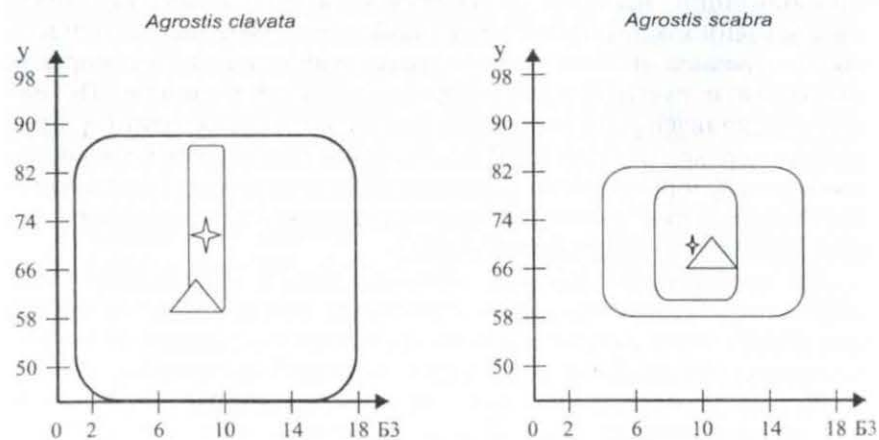


Рис. 5. Экоареалы различных видов полевицы

экоареал очень обширный. Этот вид, несомненно, имеет прекрасные перспективы выживания в различных природно-хозяйственных ситуациях. Анализируя ЭАВ растений приморских территорий, нетрудно заметить, что у видов, далеко продвинувшихся в глубь материка, ЭАВ крупнее, чем у видов, не уходящих от морских побережий. Сравнительный анализ ЭАВ близкородственных видов полевицы различного происхождения – евразийского *A. clavata* и северопацифического *A. scabra* – по-

режий, в особенности *Leymus mollis*. Вид полевицы *Agrostis scabra* активно распространяется в глубь материка, осваивая новые районы, чему способствует и его своеобразная жизненная форма «перекасти-поля». У *A. scabra* – гармоничный ЭАВ, что обеспечивает ему устойчивость эколого-фитоценологических позиций при изменении условий произрастания.

Дисгармоничность экоареала вида (рис. 6–10). Это несовпадение или расхождение экологического оптимума и центра экоареала присутствия вида. Она рассматривается нами как признак начальной стадии адаптации к новой для вида среде обитания. Так, у инвазивного вида *Bromopsis inermis* (рис. 7) явно дисгармоничный ЭАВ: вид находится на начальной стадии адаптации к новой среде, он имеет большие перспективы внедрения (а местами – уже внедрился) в местную флору ДВР, что подтверждается многочисленными наблюдениями в различных субрегионах ДВР. Явно дисгармоничный ЭАВ – признак активной стадии экологической дифференциации. Так, северопацифический прибрежно-морской вид мятлика *Poa macrocalyx* (рис. 8) явно находится в стадии дифференциации, что подтверждается его переменной ploидностью, наличием внутривидовых хромосомных рас. Экологический оптимум у него сильно смещен в галофильную область ЭАВ. Анализ ЭАВ позволяет предположить, что формирование этого вида первоначально происходило в удалении от морских побережий. Дисгармоничный ЭАВ – показатель благоприятных перспектив закрепления вида в растительном покрове новой для него территории. Инвазивный вид полевицы *Agrostis capillaris* (= *A. tenuis*), чуждый природной флоре ДВР, вполне натурализовался на о-ве Сахалин и, судя по характеру его ЭАВ, имеет вполне благоприятные условия для закрепления на островных территориях, о чем свидетельствует большая дистанция между экологическим оптимумом и центром ЭАВ (рис. 9). Виды с дисгармоничными ЭАВ имеют склонность к экологической экспансии. Так, индигенный вид *Beckmannia syzigachne* имеет дисгармоничный ЭАВ (рис. 10), по которому можно судить о возможностях освоения видом новых экологических условий (в т. ч. галофильных местобитаний). Вполне предсказуема его дальнейшая экспансия на территории с засоленными почвами.

Реализованность экоареала вида (рис. 11). Соотношение между экоареалом присутствия и экоареалом доминирования (реализованность) – показатель, который не поддается однозначной интерпретации. Оценить значение этого признака можно в контек-

сте филогенетического развития той или иной группы растений. Применительно к флоре ДВР можно отметить следующее.

Слабо реализованный ЭАВ – признак прогрессирующего вида. Так, мятлики *Poa pratensis* и *P. palustris* – явно прогрессирующие виды, их ЭАВ слабо реализованные. Это подтверждается и кариологической характеристикой секций, куда входят эти ви-

ды (*Poa* и *Stenopoa* соответственно).

По степени реализованности видом своего ЭАВ можно судить об устойчивости вида как компонента экосистемы. Слабо реализованный ЭАВ может также быть признаком вида с ослабленной способностью доминировать в растительных сообществах. Так, например, восточно-азиатскому виду овсяницы *Festuca extremorientalis*, с очень слабо реализованным ЭАВ, доминирующая роль в растительных сообществах вообще не свойственна.

Реализованный ЭАВ – признак специализации вида (рис. 12). Примером его может служить *Arctopoa eminens*, который почти полностью реализовал свои адаптивные возможности. Это один из типов специализации, предположительно обусловленный филогенетическим возрастом вида: *A. eminens* – древнейший представитель рода *Arctopoa*, сохранивший наибольшее число примитивных признаков (Пробатова, 2003; Пробатова и др., 1984). Полностью реализованный ЭАВ – признак филогенетически древнего вида: так, у древнего лесного вида *Milium effusum* ЭАВ полностью реализован (рис. 15).

Другой тип специализации, как бы противоположный первому, – у бескильницы *Puccinellia phryganodes*: ЭАВ здесь очень слабо реализован, так что можно сказать, что обитатель приливно-отливной зоны супралиторали *P. phryganodes* представ-

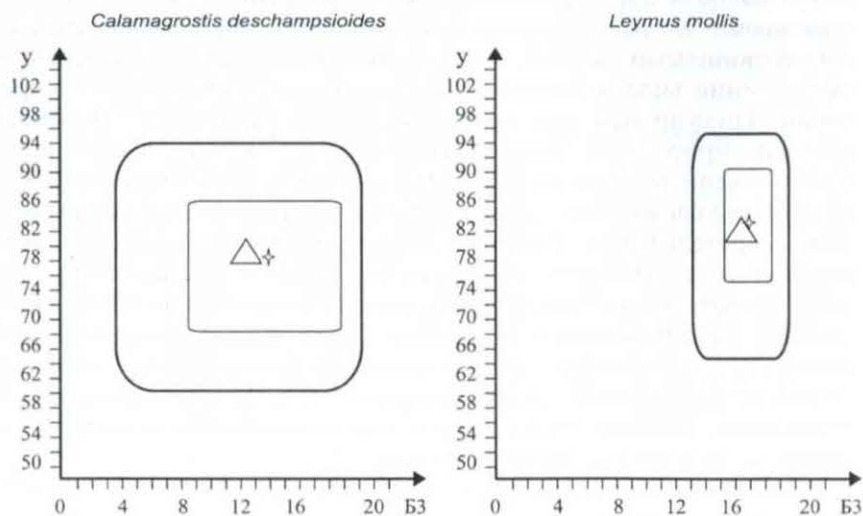
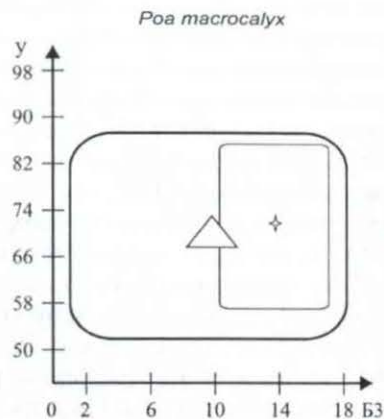


Рис. 6. Экоареалы доминирования, смещенные в область галофитных местообитаний

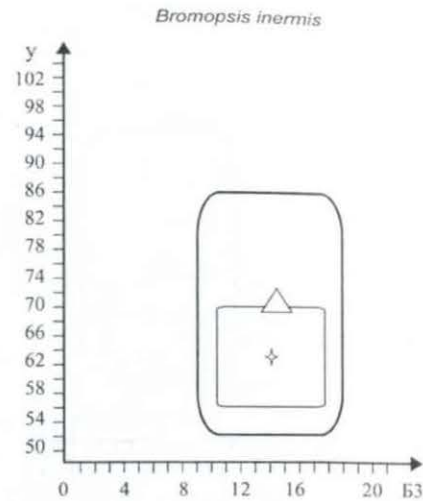


Рис. 7. Экоареал инвазивного вида растений

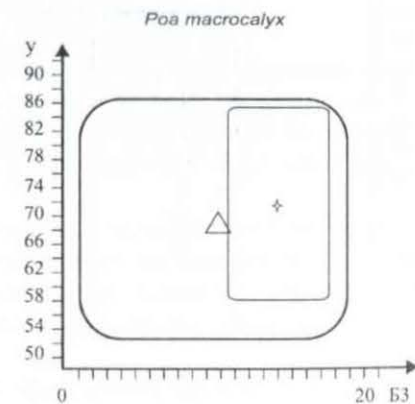


Рис. 8. Дисгармоничный экоареал – признак активной стадии экологической дифференциации вида

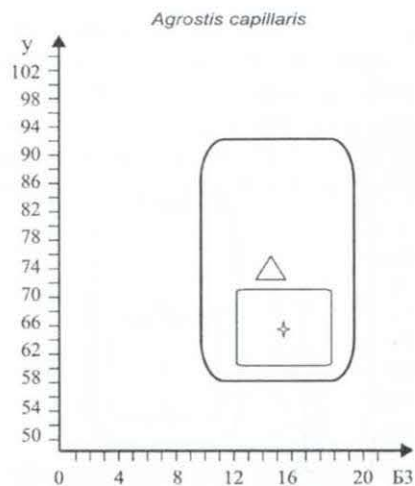


Рис. 9. Экоареал *Agrostis capillaris* – пример натурализации вида на Дальнем Востоке России

лена, поскольку в условиях ДВР ксерофитов сравнительно немного. Анализ экоареалов показывает, что *Schedonorus pratensis* и *Bromopsis inermis* еще не полностью «вписались» в экологическую обстановку на ДВР, экологические оптимумы их ЭАВ не совпадают с центрами экоареала присутствия.

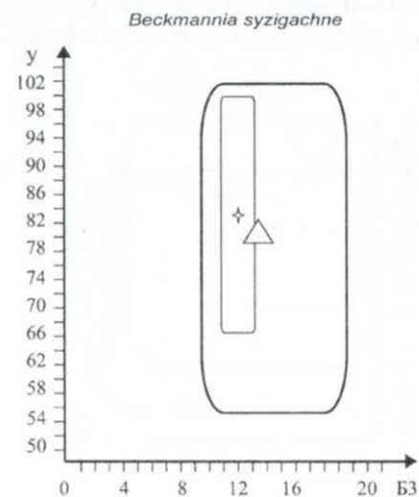


Рис. 10. Экоареал *Beckmannia syzigachne* – пример дисгармоничного экоареала

ляет собой уникальный случай ЭАВ (рис. 2).

У адвентивных видов на ДВР экологические оптимумы нередко находятся в ксерофильной части ЭАВ. Адвентивные в этом регионе злаки *Bromopsis inermis* (рис. 7), *Dactylis glomerata* (рис. 13), *Schedonorus pratensis* по своей природе не ксерофиты, а мезофиты. В гумидных областях ДВР они оказались сходными между собой в том смысле, что экологические оптимумы их дальневосточных ценопопуляций находятся в более сухой ксерофильной части ЭАВ. Это предположительно объясняется тем, что здесь конкуренция ослаблена, поскольку в условиях ДВР ксерофитов сравнительно немного. Анализ экоареалов показывает, что *Schedonorus pratensis* и *Bromopsis inermis* еще не полностью «вписались» в экологическую обстановку на ДВР, экологические оптимумы их ЭАВ не совпадают с центрами экоареала присутствия.

Прикладной аспект метода анализа экоареалов видов (рис. 14). Анализ ЭАВ позволил выявить у рогозника *Phalaroides arundinacea* ценные свойства для введения в культуру: его ЭАВ показывает большие возможности адаптации по фактору увлажнения, и при этом этот вид мирится с бедными почвами. Анализ ЭАВ сахалинского эндемичного вида

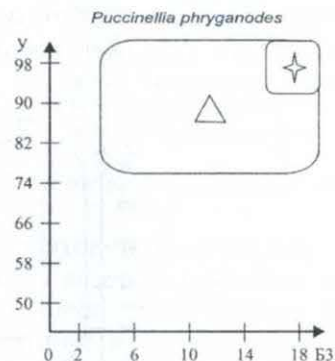
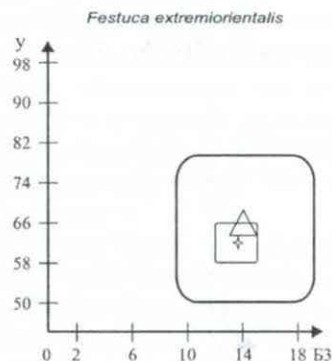
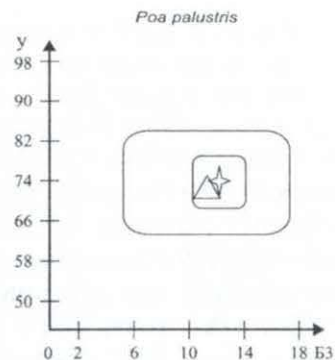


Рис. 11. Слабо реализованные экоареалы видов

мятлика *Poa neosachalinensis* позволяет составить положительный прогноз на использование этого вида в фитомелиоративных целях. Этот злак выдерживает очень большие колебания почвенного фактора – от почти бесплодных субстратов до довольно плодородных почв.

С целью выявить зависимость характеристик экологического ареала вида (ЭАВ) от приуроченности к прибрежным или внутриконтинентальным регионам были заложены и описаны географические профили, которые пересекали Дальневосточный федеральный округ России.

Материалом послужили 3000 геоботанических описания различных типов растительности, на основании чего были составлены экологические шкалы по методике Л.Г. Раменского, которые, в свою очередь, послужили исходным материалом для составле-

ния ЭАВ флоры ДВР (Седедец, 2000а, б, 2001, 2003). В данном сообщении использованы данные по ЭАВ мятликовых (*Poaceae*) как модельной группы растений для района исследований (Седедец, Пробатова, 2003; Probatova, Seledets, 2001; Probatova, Seledets, Barkalov, 2003; Seledets, Probatova, 2003).

Сравнительный анализ ЭАВ в приокеанических и внутриконтинентальных регионах, проведенный для различных типов растительности, привел к следующим результатам.

Установлено, что для приморских широколиственных лесов характерны ЭАВ различного размера (рис. 15). Экологический оптимум и центр ЭАВ значительно разобщены. Таковы *Bromopsis canadensis*, *Spodiopogon sibiricus*, *Festuca extremiorientalis*. Исключения составляют *Achnatherum extremiorientale* и *Milium effusum*.

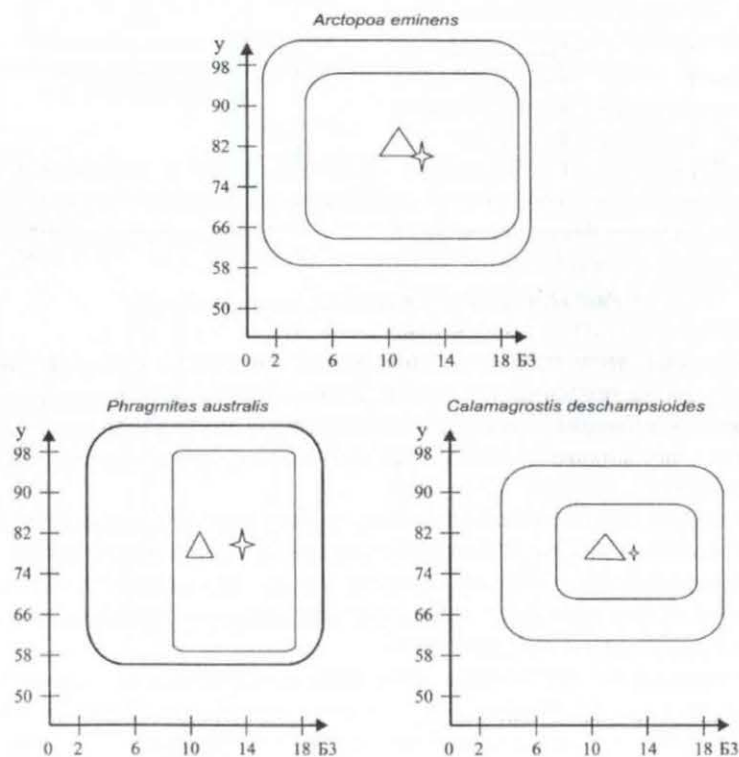


Рис. 12. Высокорезализованные экоареалы видов

В приморских хвойных и смешанных лесах также наблюдаются отмеченные выше особенности ЭАВ, но размеры ЭАВ обычно меньше, чем в приморских широколиственных лесах: *Melica nutans*, *Neomolinia mandshrica*, *Calamagrostis obtusata*, *C. sachalinensis*, *Elymus mutabilis*, исключение составляет *Calamagrostis lapponica* с очень обширным ЭАВ.

Для приморских мелколиственных лесов, гарей и вырубков, опушек и лесных полей характерны ЭАВ значительно меньшего размера, чем в первых двух группах: *Elymus gmelinii*, *E. kamczadalarum*, *Calamagrostis holmii*, *Melica turczaninowiana*, *Miscanthus sinensis*, *Sasa kurilensis*.

На сухих лугах приморских территорий встречаются виды, основная часть географического ареала которых находится в континентальных регионах: *Agrostis trinii*, *Cleistogenes kitagawae*, *Elymus dahuricus*, *Festuca ovina*. Их ЭАВ крупные и обычно симметричные. У видов, приуроченных к приморским лугам, ЭАВ симметричные и небольшого размера.

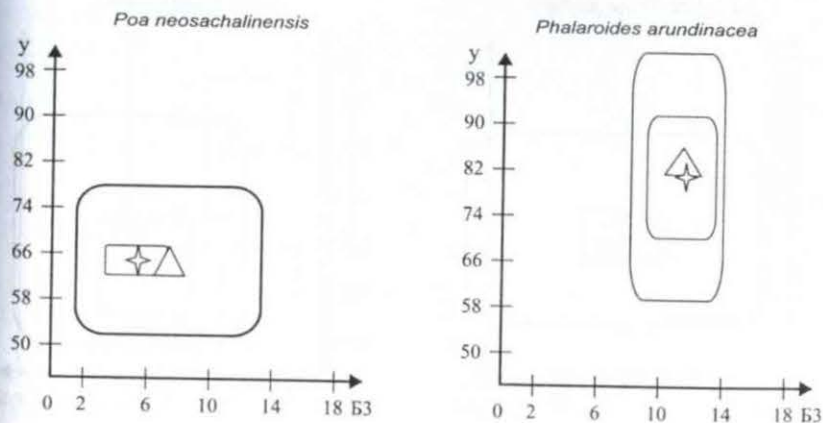


Рис. 14. Экоареалы видов растений, перспективных для введения в культуру

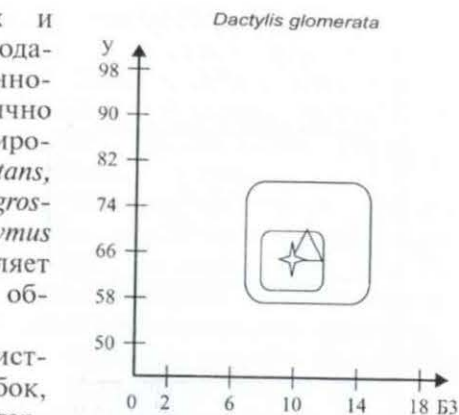


Рис. 13. Экоареал адвентивного вида растений, широко расселившегося на Дальнем Востоке

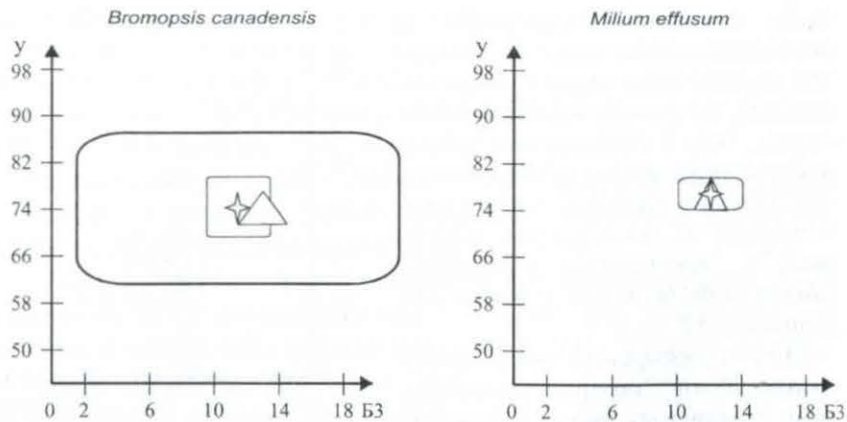


Рис. 15. Экоареалы видов растений приморских широколиственных лесов

На влажных и сырых лугах приморских территорий (рис. 16) наиболее характерная особенность ЭАВ – очень низкая степень реализованности (экоареал доминирования занимает очень незначительную часть всего ЭАВ): таковы *Agrostis anadyrensis*, *A. clavata*, *Arctopoa subfastigiata*, *Bromopsis pumpelliana*, *B. ornans*, *Calamagrostis deschampsiioides*, *C. langsdorfii*, *Deschampsia sukatschewii*, *Elytrigia repens*, *Festuca rubra*, *Echinochloa caudata*, *Miscanthus sacchariorus*, *Phleum alpinum*, *Poa alpigena*, *P. annua*, *P. arctica*, *P. macrocalyx*, *P. palustris*, *P. pratensis* и особенно *Trisetum sibiricum*.

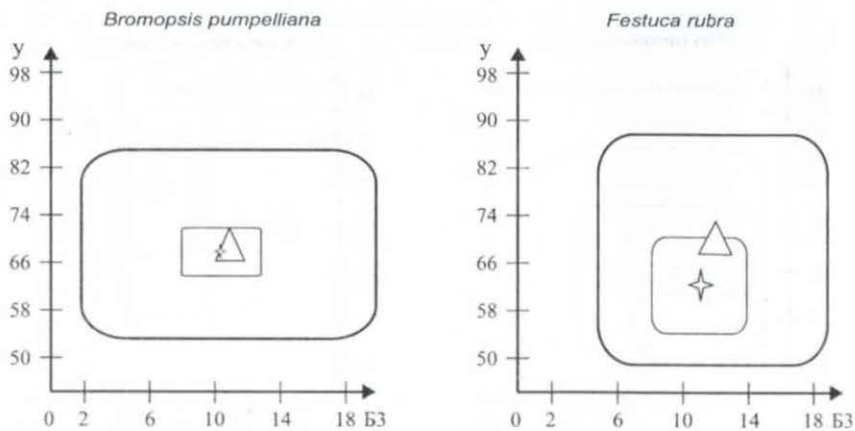


Рис. 16. Экоареалы видов растений влажных и сырых лугов приморских территорий

Для ЭАВ приморских отмелей, берегов лагунных озер, рек и ручьев характерна ориентация вдоль оси «увлажнение»: *Agrostis gigantea*, *Arctagrostis arundinacea*, *A. latifolia*, *Deschampsia borealis*, *D. brevifolia*, *Elymus jacutensis*, *E. macrourus*, *Phragmites australis*, *Poa shumushuensis*. Исключение составляют: *Agrostis scabra*, *Puccinellia phryganodes*, *Setaria pumila*, *Zizania latifolia*.

На болотистых лугах и болотах ЭАВ (рис. 17) так же, как и в предыдущей группе, ориентированы вдоль оси «увлажнение» (кроме *Glyceria lithuanica* и *G. spiculosa*), но, кроме того, для них характерна внутренняя асимметрия: экоареал доминирования занимает незначительную и, что особенно характерно, периферическую часть ЭАВ. Таковы ЭАВ у *Alopecurus aequalis*, *Beckmannia syzigachne*, *Calamagrostis angustifolia*, *C. neglecta*. ЭАВ у *Alopecurus glaucus*, *A. brachystachius*, *Arctophila fulva*, *Dupontia scheri*; *Hierochloa pauciora* в значительной мере приближаются к ЭАВ континентального типа.

На влажных приморских скалах, каменистых, щебнистых и песчано-галечных и глинистых склонах и обнажениях ЭАВ обычно среднего размера (исключение *Elymus confusus*, с очень обширным ЭАВ). Наблюдается значительное расхождение между экологическим оптимумом и центром ЭАВ. Особенно наглядно это у *Poa alpigena* и *Trisetum molle*.

На сухих приморских скалах и осыпях (рис. 18) выделяются ЭАВ двух типов: 1. Неспециализированные ЭАВ крупного размера, средне- или слабореализованные (экоареал доминирования

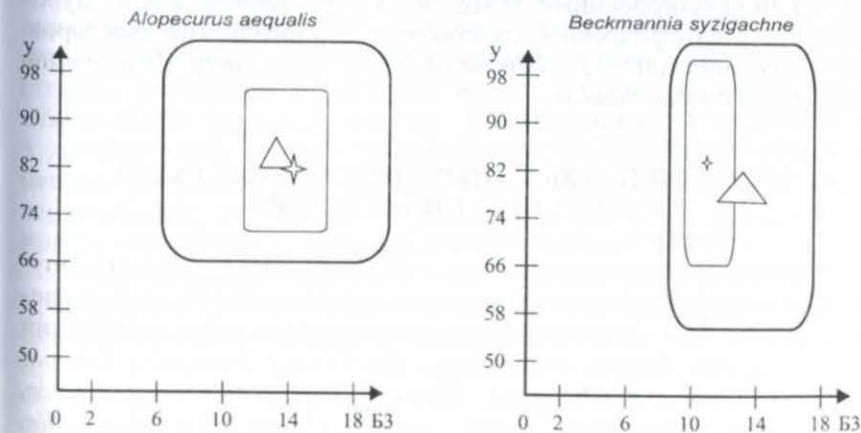


Рис. 17. Экоареалы видов растений болотистых лугов и болот

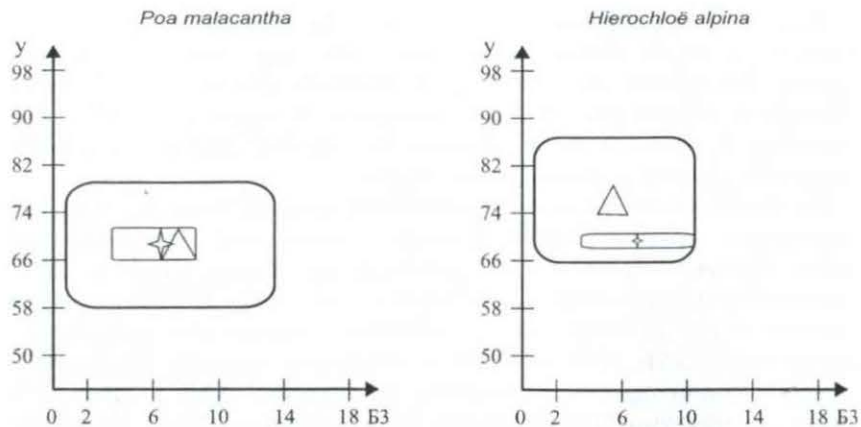


Рис. 18. Экоареалы видов растений приморских скал

занимает незначительную часть ЭАВ): *Calamagrostis sesquiора*, *Festuca brachyphylla*, *F. lenensis*, *Hierochloë alpina*, *Elymus kronokensis*, *Danthonia riabuchinskii*, *Poa glauca*, *P. malacantha*, *P. neosachalinensis*, *P. stepposa*. 2. Специализированные ЭАВ сравнительно небольшого размера, в значительной степени реализованные (экоареал доминирования занимает значительную часть ЭАВ): *Achnatheram sibiricum*, *Calamagrostis korotkyi*, *C. purpurascens*, *Festuca altaica*, *F. pseudosulcata*, *Helictotrichon krylovii*, *Koeleria asiatica*, *Poa kameczatensis*.

На супралиторали, приморских песках и галечниках преобладают специализированные ЭАВ, высокорезализованные, приуроченные к специфическим сочетаниям экологических факторов: *Arctopoa eminens* (рис. 12), *Leymus mollis*, *L. villosissimus*, *Deschampsia beringensis*, *Poa subcaerulea*.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭКОАРЕАЛОВ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

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*, *Glyceria*, *Festuca*, *Helictotrichon*, *Hierochloë*, *Leymus*, *Melica*, *Phleum*, *Poa*, *Puccinellia*, *Schizachne*, *Trisetum*.

Для сравнительного изучения ценопопуляций были заложены два географических профиля протяженностью с севера на юг 1000 км каждый: 1) пос. Кюсюр близ устья Лены в зоне влияния моря Лаптевых – окрестности г. Якутск и 2) пос. Хаилино (Корякский национальный округ) – г. Петропавловск-Камчатский.

Исследование проведено в три этапа. На первом этапе мы составили «экологические портреты» ценопопуляций по совокупности экологических факторов: увлажнения (шкала У), богатства и засоленности почвы (шкала БЗ), антропоустойчивости (шкала А), гранулометрического состава почвы (шкала Г), дренажа (шкала Д), обновляемости почвы (шкала О). На втором этапе анализировали амплитуду изменчивости экологических характеристик ценопопуляций на географическом профиле и выявляли те экологические факторы, которые в наибольшей степени характеризовали изменчивость экологического облика ценопопуляций в зависимости от ее места в географическом ареале вида. С учетом результатов этого этапа исследования в последующем составлялись экоареалы ценопопуляций. Третий этап – сравнительный анализ экоареалов ценопопуляций. Особое внимание уделялось таким характеристикам ценопопуляций, как экологический оптимум и центр экоареала, размер экоареала, его форма и ориентация в поле экологических факторов, симметричность экоареала и степень его реализованности.

Рассмотрим общую ситуацию с экологией ценопопуляций широко распространенных на Дальнем Востоке России видов злаков. Сравнивались ценопопуляции вида в Якутии и на Тихоокеанском побережье ДВР. И в том, и в другом случаях эколого-фитоценоотические позиции видов определялись в наибольшей степени факторами увлажнения и богатства–засоленности почвы. Обобщенные экоареалы широко распространенных на ДВР видов в значительной степени определяются их прибрежно-морскими ценопопуляциями. Они сходны по совокупности экологических характеристик и образуют хорошо отграниченные группы ценопопуляций внутри экоареалов соответствующих видов.

Сравнительный анализ ценопопуляций различных видов в пределах континентального (якутского) и океанического (корякско-камчатского) географических профилей показал, что по мере продвижения из континентального субрегиона в океанический экологические оптимумы многих ценопопуляций смещаются к более влажным местообитаниям. Наблюдались параллельные экологические ряды. Северный ряд: пос. Кюсюр (Северная Якутия)–

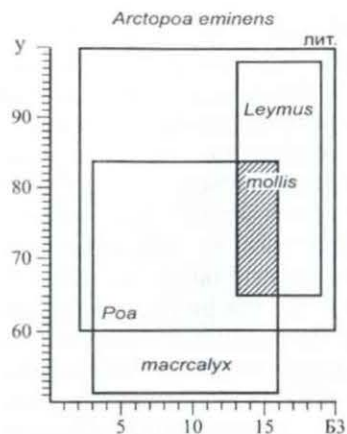


Рис. 21. Экониша супралитераль

Выявлены и некоторые частные закономерности, касающиеся отдельных субрегионов ДВР. Так, ценопопуляции различных видов близ побережья моря Лаптевых отличаются от прибрежно-морских популяций Камчатки большей вытянутостью экоареалов вдоль оси увлажнения. Для континентальных субрегионов ДВР более характерна вытянутость экоареалов ценопопуляций вдоль оси богатства и засоленности почвы.

Экологические оптимумы якутских и центрально-камчатских ценопопуляций занимают обособленное положение в экоареалах соответствующих видов. Из этого можно сде-

лать следующие частные выводы. 1. Для Якутии и центральных районов Камчатки необходимо разрабатывать специальные узко-региональные экологические шкалы. 2. В ранее опубликованные региональные экологические шкалы следует внести изменения с учетом новых данных по экологии ценопопуляций.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АРЕАЛ ВИДА И ПРОБЛЕМА ОХРАНЫ ФЛОРЫ НА ПРИМОРСКИХ ТЕРРИТОРИЯХ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Заповедное дело на приморских территориях затрагивает такие проблемы, как адаптация видов к специфическим условиям морских побережий, структура популяций, видообразование и флорогенез, формирование растительных сообществ и динамика растительности в контактной зоне «континент-океан». На примере ДВР, где побережья имеют огромную протяженность и особое значение для природопользования и охраны природы, обсуждается комплекс специфических проблем прибрежно-морской ботаники. Данные по экологии видов позволяют оценить устойчивость ценопопуляций в условиях морских побережий.

Основной вывод проведенного исследования состоит в выявлении факта минимизации (уменьшения размеров) экоареалов ценопопуляций по мере удаления от экологического оптимума вида.

На обширных пространствах внутриконтинентальных регионов Евразии, особенно южных, преобладают обширные экоареалы ценопопуляций. По мере продвижения к северной границе географического ареала вида экоареалы его ценопопуляций во многих случаях существенно сокращаются. Феномен уменьшения экоареалов ценопопуляций выявлен также при сравнении внутриконтинентальных ценопопуляций с прибрежно-морскими. Это наблюдалось как в Арктическом, так и в Тихоокеанском бассейнах (рис. 22, 23).

Учитывая исторически сложившуюся особенность дальневосточных заповедников (в своем географическом размещении они в большинстве своем так или иначе тяготеют к побережьям морей Тихого океана), следует пересмотреть подход к охране ценопопуляций. Выявление типичных ценопопуляций в условиях морских побережий (и даже приморских территорий в широком смысле) не обеспечивает сохранения всего разнообразия ценопопуляций вида. Для охраняемых природных территорий наиболее оправданным представляется такой подход: охрана всего разнообразия ценопопуляций видов (в том числе и типичных прибрежно-морских) на всех типах местообитаний, где эти виды могут обитать.

При этом прибрежно-морские ценопопуляции, ввиду их

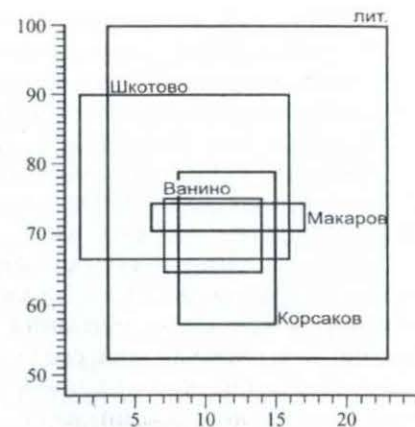


Рис. 22. Экоареалы ценопопуляций *Calamagrostis langsdorfii*

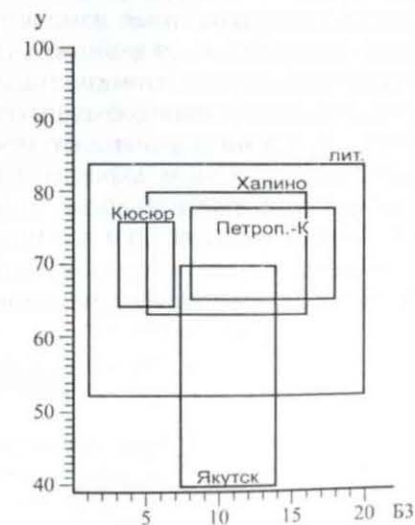


Рис. 23. Экоареалы ценопопуляций *Bromopsis pumpehiana*

специфических особенностей (ограниченный набор местообитаний), заслуживают тщательного изучения и охраны. В тех случаях, когда заповедники не имеют непосредственного выхода к морю, желательнее организовать филиалы заповедников на морских побережьях или включить в природоохранный комплекс, охраняемый сотрудниками заповедника, заказники, памятники природы и другие охраняемые природные территории, расположенные на морских побережьях.

При решении проблемы охраны биоразнообразия растительного покрова морских побережий необходимо в равной степени учитывать как среду обитания видов, так и способы адаптации растений к окружающей среде. Если рассматривать проблему охраны биологического разнообразия в плане охраны всего разнообразия ценопопуляций вида, то разрабатываемый нами метод анализа экологических ареалов может иметь ключевое значение при выявлении подлежащих охране типов местообитаний, а также может дать ответы на такие вопросы: какой категории особо охраняемых природных территорий следует отдать предпочтение в том или ином случае и какой режим природопользования и охраны следует при этом соблюдать.

Сопряженный анализ природно-хозяйственной ситуации на определенной территории (табл. 4) и нормы реакции ценопопуляций на те или иные изменения условий произрастания позволяют подойти к разработке стратегии охраны ценопопуляций. В качестве определенного этапа разработки такой стратегии мы предлагаем природоохранную типологию ценопопуляций (табл. 2), которая учитывает место ценопопуляций в географическом ареале вида и эколого-ценотические позиции ценопопуляций вида в растительном покрове той или иной территории (Seledets, Probatova, 2003). Предлагаемая типология ценопопуляций может служить ориентиром при выборе наиболее подходящей категории особо охраняемых природных территорий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С помощью метода экологических шкал исследована экологическая дифференциация видов флоры ДВР. Экологический ареал вида (ЭАВ) рассматривается как часть поля экологических факторов: на оси абсцисс – режимы богатства–засоленности почвы, на оси ординат – увлажнения почвы. В пределах ЭАВ выде-

ляются две части: эоареал (ЭА) присутствия (экологические режимы, при которых вид присутствует в растительном покрове) и ЭА доминирования (экологические режимы, при которых вид доминирует). В понятие структуры ЭАВ входят также экологический оптимум и центр ЭАВ. Использование этих характеристик позволяет выявить закономерные связи между географическим ареалом и ЭАВ. Этот метод выявляет тенденции экологической дифференциации видов. На примере видов флоры ДВР проанализировано положение оптимума в поле экологических факторов. Соотношение между ЭА присутствия и ЭА доминирования мы называем реализованностью ЭА. Использовался также показатель асимметрии ЭА – расстояние между оптимумом и центром ЭА. Если они совпадают, то ЭА рассматривается как симметричный.

По результатам анализа около 3000 геоботанических описаний составлены экологические характеристики ценопопуляций видов злаков из родов *Agrostis*, *Arctagrostis*, *Arctophila*, *Bromopsis*, *Calamagrostis*, *Danthonia*, *Deschampsia*, *Elymus*, *Elytrigia*, *Glyceria*, *Festuca*, *Helictotrichon*, *Hierochloë*, *Leymus*, *Melica*, *Phleum*, *Poa*, *Puccinellia*, *Schizachne*, *Trisetum*. Проведен сравнительный анализ экологических ареалов ценопопуляций на двух географических профилях, около 1 000 км каждый: от побережья моря Лаптевых до г. Якутск и от пос. Хаилино (Корякский национальный округ) до г. Петропавловск-Камчатский. Выявлена связь между размерами, конфигурацией, положением и ориентацией в поле экологических факторов ценопопуляций различных видов и позициями ценопопуляций в географическом ареале вида. В континентальных районах выявлена зависимость между размерами экологических ареалов ценопопуляций и степенью континентальности климата. Выявлены экологические параметры, в которых находятся экологические оптимумы характерных прибрежно-морских видов. При сравнительном изучении экологических ареалов и оптимумов у видов морских побережий были выявлены две группы видов, одна из которых – это древние, специализированные виды, реализующие здесь свой биоэкологический потенциал, а вторая – прогрессирующие виды, заходящие на морские побережья, скорее, в силу конкурентных отношений.

Нами предложена классификация местообитаний в береговой зоне ДВР (табл. 4). Исходным пунктом ее является положение о динамичности растительного покрова, обусловленной напряженностью геодинамических процессов и интенсивностью антропогенных процессов в береговой зоне. Классификация имеет вид

матрицы, на одной оси которой располагаются основные типы местообитаний, по мере удаления от уреза воды, по градиенту уменьшения общей напряженности геодинамических процессов. На второй оси – воздействия, рассматриваемые как главный фактор динамики растительного покрова. Матрица включает 144 природно-хозяйственные ситуации, каждая из которых характеризуется соответствующей сукцессией растительного покрова.

При разработке проблемы экологической дифференциации видов растений на морских побережьях и островах использована авторская разработка – метод анализа экологических ареалов видов растений. Основное положение метода состоит в следующем. Важнейшие характеристики экологического ареала вида (положение в поле экологических факторов, конфигурация, размер, соотношение между экоареалом присутствия и экоареалом доминирования, экологический оптимум и центр экоареала) являются результатом адаптации вида к комплексу экологических факторов и могут служить индикаторами различных стадий и способов адаптации видов, стадий флорогенеза, позиции в растительном покрове конкретной территории и места соответствующих ценопопуляций в географическом ареале вида.

Адаптивные тенденции видов маритимального пояса рассмотрены на примере растений супралиторали. Одна из них – освоение ближайшей к урезу воды полосы супралиторали. При этом отмечены следующие изменения: от экоареалов среднего размера к крупным и очень крупным; от экоареалов, ориентированных по градиенту богатства–засоленности субстрата, к ЭАВ, ориентированным по градиенту увлажнения. Смещение экологического оптимума вида относительно геометрического центра экоареала можно рассматривать как вектор экологической дифференциации.

Основные тенденции экологической дифференциации прибрежно-морских видов состоят в следующем. При всей пестроте экологической обстановки в маритимальной зоне имеются два полюса (и, соответственно, две тенденции) экологической дифференциации:

1) экологическая специализация к очень специфичным условиям полосы супралиторали, непосредственно примыкающей к урезу воды, проявляется в том, что экологический оптимум смещается от центра экоареала в сторону более влажных и более засоленных местообитаний, и это свидетельствует о том, что происходит отбор ценопопуляций, наиболее жизнеспособных в условиях периодического воздействия морской воды;

2) экологическая специализация к ксерофитным местообитаниям склонов приморских террас, скалам и осыпям: при этом экологический оптимум смещается (от центра экоареала) к менее засоленным, бедным и сухим местообитаниям; происходит отбор ценопопуляций, наиболее жизнеспособных в условиях практически постоянного дефицита почвенной влаги.

Сравнительный анализ ценопопуляций различных видов в пределах континентального (якутского) и океанического (корякско-камчатского) географических профилей показал, что по мере продвижения из континентального субрегиона в океанический экологические оптимумы многих ценопопуляций смещаются к более влажным местообитаниям. Наблюдались параллельные экологические ряды. Северный ряд: пос. Кюсюр (Якутия)–пос. Хаилино (Северная Корякия). Южный ряд: окрестности г. Якутск–окрестности г. Петропавловск-Камчатский. Сравнительный анализ эколого-географических профилей дает богатый материал для выявления конкретных путей экологической дифференциации ценопопуляций по мере расселения из континентальных регионов Азии на побережье Тихого океана.

Анализ ориентации экоареалов ценопопуляций в континентальных и океанических субрегионах ДВР выявил существенные различия между ними. Континентальные ценопопуляции ориентированы преимущественно по градиенту увлажнения, а океанические – преимущественно по градиенту богатства и засоленности почвы. Следовательно, экологическая дифференциация видов в различных субрегионах ДВР осуществляется различными способами.

Выявлены и некоторые частные закономерности, касающиеся отдельных субрегионов ДВР. Так, ценопопуляции различных видов близ побережья моря Лаптевых отличаются от прибрежно-морских популяций Камчатки большей вытянутостью экоареалов вдоль оси увлажнения. Для континентальных субрегионов ДВР более характерна вытянутость экоареалов ценопопуляций вдоль оси богатства и засоленности почвы.

По совокупности характеристик ЭАВ ценопопуляций видов растений на приокеанических территориях отличаются от ЭАВ растений внутриконтинентальных регионов.

Экологические характеристики ценопопуляций растений изменяются в зависимости от их положения в географическом ареале вида и в растительном покрове территории. По мере продвижения из континентальных регионов на приокеанические терри-

тории наблюдаются определенные изменения ЭАВ: меняются их размеры, форма, конфигурация, но, что особенно показательно, меняется степень реализованности ЭАВ.

Для внутриконтинентальных регионов характерны ЭАВ в значительной степени реализованные: экоареал доминирования занимает значительную часть экоареала присутствия вида. Это показывает высокую степень специализации видов.

Относительно специфических прибрежно-морских местообитаний и соответствующих растительных сообществ (супралитораль, морские террасы, приморские скалы, эстуарии, лагунные озера) также имеются основания говорить об определенной специализации ЭАВ.

Относительно типов растительности, характерных для внутриконтинентальных регионов, но выходящих на морские побережья, изменения ЭАВ во многих случаях достаточно хорошо заметны, но имеются и переходные формы.

Основной вывод проведенного исследования состоит в выявлении факта минимизации экоареалов ценопопуляций по мере удаления от экологического оптимума вида. Феномен уменьшения экоареалов ценопопуляций выявлен также при сравнении внутриконтинентальных ценопопуляций с прибрежно-морскими. В связи с этим следует пересмотреть подход к охране ценопопуляций. Выявление типичных ценопопуляций в условиях морских побережий не обеспечивает сохранения всего разнообразия ценопопуляций вида. Необходима охрана всего разнообразия ценопопуляций видов на всех типах местообитаний, где эти виды могут обитать. Разрабатываемый нами метод анализа экологических ареалов может иметь ключевое значение при выявлении подлежащих охране типов местообитаний.

Сопряженный анализ природно-хозяйственной ситуации на определенной территории и нормы реакции ценопопуляций на те или иные изменения условий произрастания позволяют по-новому подойти к разработке стратегии охраны ценопопуляций. В качестве определенного этапа разработки такой стратегии мы предлагаем природоохранную типологию ценопопуляций, которая учитывает место ценопопуляций в географическом ареале вида и эколого-ценотические позиции ценопопуляций вида в растительном покрове той или иной территории. Предлагаемая типология ценопопуляций может служить ориентиром при выборе наиболее подходящей категории особо охраняемых природных территорий.

Литература

- Бекмансуров М.В., Жукова Л.А. Индикационные возможности видов растений и экологические шкалы // Полевой экологический практикум. Учебное пособие. Ч. 1 / Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т. 2000. С. 58–67.
- Боголюбов А.С. Структура и компоновка пространственных ниш видов, входящих в синичные стаи, в лесах Подмоскovie // Зоол. журн. 1986. Т. 65, №11. С. 1664–1674.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Реактивность и чувствительность видов к экологическим факторам // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 3. С. 80–86.
- Комарова Т.А., Ащепкова Л.Я. Разработка региональных экологических шкал и использование их при классификации лесов с участием сосны кедровой корейской (*Pinus koraiensis*) // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2000. Вып. 46. С. 7–72.
- Комарова Т.А., Тимощенкова Е.В., Прохоренко Н.Б., Ащепкова Л.Я., Яковлева А.Н., Судаков Ю.Н., Селедец В.П. Региональные экологические шкалы и использование их при классификации лесной растительности российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2003. 278 с.
- Пробатова Н.С. Семейство мятликовые, или злаки – *Poaceae* Barnh. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. Л.: Наука, 1985. С. 89–382.
- Пробатова Н.С. Род *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (*Poaceae*): таксономия, числа хромосом, биогеография и дифференциация // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 49. С. 89–130.
- Пробатова Н.С., Селедец В.П., Соколовская А.П. Галофильные растения морских побережий советского Дальнего Востока: числа хромосом и экология // Комаровские чтения. Владивосток, 1984. Вып. 31. С. 89–116.
- Пробатова Н.С., Селедец В.П. Кариологический аспект мониторинга водных и прибрежно-водных сообществ российского Дальнего Востока // Региональное природопользование и экологический мониторинг. Барнаул: Изд-во Алтайск. ун-та, 1996. С. 276–277.
- Пробатова Н.С., Селедец В.П. Сосудистые растения в зоне взаимодействия суши и океана: проблемы прибрежно-морской ботаники на Дальнем Востоке России // Растения в муссонном климате: материалы междунар. конф., посвящ. 50-летию Ботан. сада-ин-та ДВО РАН. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 51–53.
- Пробатова Н.С., Селедец В.П. Сосудистые растения в контактной зоне «континент–океан» // Вестн. ДВО РАН. 1999. № 3. С. 80–92.
- Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 335 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
- Селедец В.П. Антропогенная динамика растительного покрова российского Дальнего Востока. Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 2000а. 148 с.

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

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 акад. А.В. Жирмунского: материалы конф. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 250–251.

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

Селедец В.П. Экологический ареал вида в приокеанических и внутриконтинентальных регионах // Проблемы сохранения разнообразия растительного покрова Внутренней Азии. Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием (Улан-Удэ, 7–10 сентября 2004 г.). Улан-Удэ: Изд-во Бурятского научного центра СО РАН, 2004а. Ч. 1. С. 10–11.

Селедец В.П. Памятники природы в береговой зоне Японского моря (Приморский край): определение природоохранной ценности // Материалы XII Совещания географов Сибири и Дальнего Востока. Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 2004б. С. 352–354.

Селедец В.П. Ценопопуляционное разнообразие памятников природы в береговой зоне Японского моря (Приморский край) // Материалы XII Совещания географов Сибири и Дальнего Востока. Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 2004в. С. 354–356.

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.

Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 112 с.

Oksanen L. Interspecific competition and the structure of bird guilds in boreal Europe: the importance of doing fieldwork in the right season // Trends in Ecology and Evolution. 1987. Vol. 2. P. 376–379.

Probatova N.S., Seledets V.P. Problems of costal plant biodiversity studies and conservation at the Russian Far East // Global change studies at the Far East. Владивосток: Dalnauka, 1997. P. 29–30.

Probatova N., Seledets V. Ecological differentiation of the Grass species (Poaceae) in the Russian Far East // Evolution, genetics, ecology and biodiversity: international conference. Abstracts. Владивосток, 2001. P. 95.

Probatova N.S., Seledets V.P., Barkalov V.Ja. Vascular plants in the contact «land-ocean» zone (the Russian Far East). First approach // Phytogeography of Northeast Asia: tasks for the 21-st century. Abstr. of the Symposium. Владивосток, 2003. P. 74.

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. Владивосток: Dalnauka, 2003. P. 213–220.