

УДК 581.5:57.063 (571.6)

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ ДВУХ ВИДОВ МЯТЛИКА –  
*POA SICHOTENSIS* И *P. SKVORTZOVII*  
(СЕКЦИЯ *STENOPOA*) В ПРИМОРСКОМ КРАЕ****В.П. Селедец<sup>1</sup>, Н.С. Пробатова<sup>2</sup>**<sup>1</sup>*Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, г. Владивосток*<sup>2</sup>*Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток*

Впервые описаны экологические ниши *Poa sichotensis* Prob. и *P. skvortzovii* Prob. (секция *Stenopoa*). У ценопопуляций видов выявлены особенности экологических ниш в зависимости от их географического положения и эколого-фитоценотической приуроченности в пределах трех биоклиматических зон в Приморском крае, а также область частичного совпадения экологических ниш у этих видов и направления дальнейшей экологической дифференциации. Наибольшее экологическое разнообразие ценопопуляций выявлено в переходной (Сихотэ-Алинь) биоклиматической зоне.

Ключевые слова: *Poa sichotensis*, *P. skvortzovii*, Poaceae, экологическая ниша, ценопопуляция, биоклиматические зоны, Приморский край, Сихотэ-Алинь, российский Дальний Восток.

**ECOLOGICAL NICHES OF *POA SICHOTENSIS* AND *P. SKVORTZOVII*  
(SECTION *STENOPOA*) IN THE PRIMORSKII KRAI****V.P. Seledets<sup>1</sup>, N.S. Probatova<sup>2</sup>**<sup>1</sup>*Pacific Institute of Geography FEB RAS, Vladivostok, Russia*<sup>2</sup>*Institute of Biology and Soil Science FEB RAS, Vladivostok, Russia*

Ecological niches of *Poa sichotensis* Prob. и *P. skvortzovii* Prob. (sect. *Stenopoa*) are described for the first time. Special features of the coenopopulations' ecological niches depending on their geographical and ecological position in different bioclimatic zones, as well as their partial coincidence and the trends of subsequent ecological differentiation are revealed. The greatest ecological variability of coenopopulations was found in the transitional (Sikhote-Alin') bioclimatic zone.

Keywords: *Poa sichotensis*, *P. skvortzovii*, Poaceae, ecological niche, coenopopulation, bioclimatic zones, Primorskii Krai, Sikhote-Alin, Russian Far East.

Одним из подходов, способных раскрыть закономерности возникновения и эволюции полиплоидных комплексов злаков, является фитоиндикационный подход. Один из авторов этой статьи

(В.П. Селедец) разрабатывает экологические шкалы, на их основании мы предприняли попытку описания и сравнения экоареалов и экологических ниш у двух дальневосточных видов мятлика из секции *Stenopoa*, с целью выяснить эволюционные взаимоотношения видов, показать тенденции видообразования и освоения видами экологического пространства.

Виды секции *Stenopoa* распространены по всему Земному шару, многие из них обнаруживают широкую эколого-фитоценологическую амплитуду, встречаются как эндемики, так и виды – космополиты. Эта секция богато и разнообразно представлена во флоре российского Дальнего Востока (РДВ). Современные *Stenopoa* - прогрессивная группа рода *Poa* L., для нее характерны тетра-, гекса-, окто- и декаплоиды, а также анеуплоиды, у многих видов числа хромосом переменны в пределах вида (переменная плоидность). Высокие и разнообразные в пределах вида хромосомные числа мятликов определенно связаны с факультативно апомиктическим размножением. Морфологические различия этих видов приведены у Н.С. Пробатовой (1985, 2006).

Характерные представители агростофлоры Приморского края – мятлик сихотэ-алинский (*Poa sichotensis* Prob.) и мятлик Скворцова (*P. skvortzovii* Prob.) – восточноазиатские континентальные преимущественно лесные виды, полиморфные, с переменной плоидностью, занимающие близкие эколого-фитоценологические позиции.

*Poa sichotensis* Prob. был описан Н.С. Пробатовой (1973) из окрестностей г. Владивостока («Дорога на бухту Патрокл, в кустарниковых зарослях, 23 VI 1967, № 1237, Н. Пробатова»; тип – LE, изотип – VLA). Числа хромосом:  $2n = 42, 49, 50, 56, 70$  (Соколовская, Пробатова, 1977; Пробатова, Соколовская, 1981; Пробатова и др., 2000; Пробатова, Рудыка, Шаталова, 2001; Probatova, Rudyka et al., 2008; Пробатова, 2014). Встречается в широколиственных (преимущественно дубовых) лесах, среди кустарников, на лесных опушках, реже на скалах и галечниках; до среднего горного пояса, цветение в июле–августе (Пробатова, 1985). Вид из родства *P. nemoralis* L. s. l. Довольно обычен на юге Приморского края, где он иногда сообитает с *P. skvortzovii*, но зацветает позднее его на полторы – две недели. На юге Приморского края *P. sichotensis* встречается гораздо чаще, чем *P. nemoralis* s. str. Изредка *P. sichotensis* гибридизирует с *P. skvortzovii*, хотя обычно у них имеет место сдвиг фенофаз. За пределами Приморского края известно единичное местонахождение *P. sichotensis* – на крайнем юге Хабаровского края, близ границы с Приморским краем, на побережье Японско-

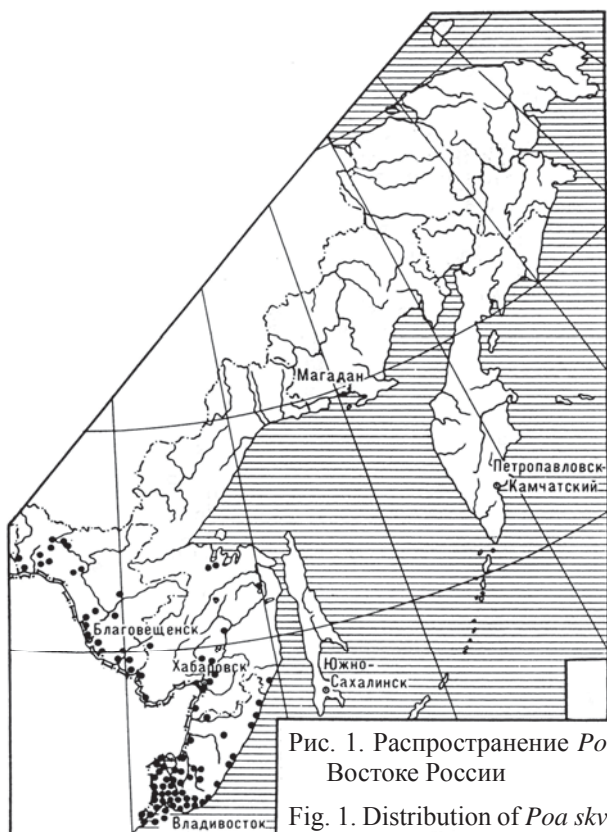


Рис. 1. Распространение *Poa skvortzovii* на Дальнем Востоке России

Fig. 1. Distribution of *Poa skvortzovii* in the Russian Far East

го моря (рис. 1). За пределами РФ вид встречается в Северо-Восточном Китае и, вероятно, также в северной части п-ова Корея. Об эколого-ценоотической приуроченности *P. sichotensis* до сих пор имелись лишь общие сведения и разрозненные геоботанические описания (Пробатова, 1985; Селедец, 2011а). Специально экологическую нишу *P. sichotensis* ранее не изучали.

*Poa skvortzovii* Prob. был описан из Северо-Восточного Китая (как *P. pseudonemoralis* Skvorts. 1954, non Schur, 1866. – *P. pseudo-palustris* Keng, 1957, nom. illeg. – *P. mandschuriensis* Litv., in sched. (LE). Числа хромосом:  $2n = 28, 35, 42, 56$  (Соколовская, Пробатова, 1968, 1973 – как *P. pseudonemoralis* Skvortz.; Соколовская, Пробатова, 1977; Пробатова и др., 2000; Пробатова, Рудыка, Шаталова, 2001; Probatova, Rudyka et al., 2008; Probatova, Seledets, 2008; Probatova, Seledets, Gnutikov et al.,

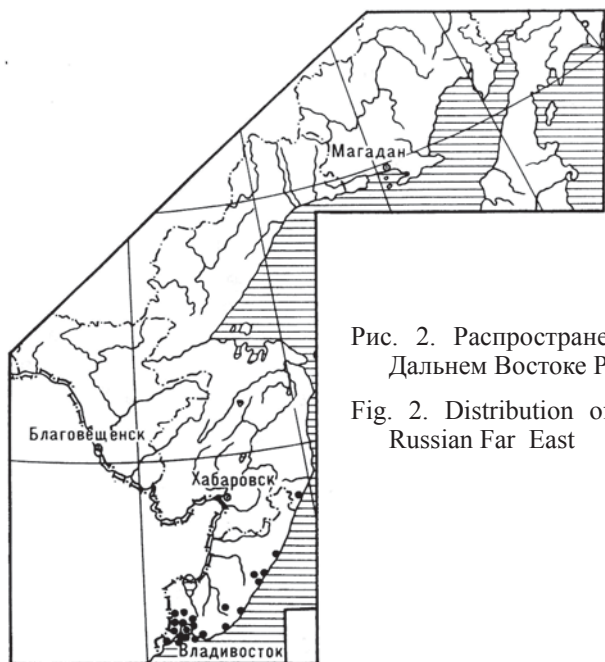


Рис. 2. Распространение *Poa sichotensis* на Дальнем Востоке России

Fig. 2. Distribution of *Poa sichotensis* in the Russian Far East

2008; Probatova, Seledets, Rudyka et al., 2009; Probatova, Korobkov et al., 2010; Пробатова, 2014).

Во «Flora of China» (2006) этот вид синонимизируется с *P. alta* Hitchcock, описанным с гор Китая, но в гербариях России ни достоверного материала, ни образцов, определенных как *P. alta*, нет. Видимо, не случайно одна из авторов обработки *Stenopoa* для «Флоры Китая» М.В. Олонова позднее возвращается к названию *P. skvortzovii* для нашего вида (Олонова, 2012). Необходимы специальные исследования в западной части ареала *P. skvortzovii*, так как, например, растения из Амурской обл. габитуально отличаются от растений из Приморского края. В РФ *P. skvortzovii* распространён преимущественно на юге РДВ (рис. 2), где он играет заметную роль в растительном покрове: очень обычный вид в широколиственных и смешанных лесах на горных склонах, в послелесных сообществах, среди кустарников, на скалах и галечниках, изредка – на склонах морских террас; до среднего горного пояса (Пробатова, 1985). Некоторые сведения об эколого-фитоценотической приуроченности *P. skvortzovii* и его роли в растительном покрове РДВ содержатся в ряде публикаций (Селедец, 2000а-в, 2005; Комарова и др., 2003; Селедец, Пробатова, 2007), но нет информации об экологии ценопопуляций *P. skvortzovii*. Специально экологическую нишу

*P. skvortzovii* также ранее не изучали. Ценопопуляции *P. skvortzovii* в Приморском крае представляют особый интерес, поскольку этот восточноазиатский вид в РФ лучше всего представлен здесь.

Мы изучали оба вида на географическом профиле от границы с Китаем (оз. Ханка) до побережья Японского моря в составе лесных, послелесных, опушечно-луговых и псаммо-петрофитных сообществ, включая растительность морских террас и приморских равнин.

## РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследования – Приморский край – расположен на юге РДВ. Согласно современному физико-географическому районированию РДВ, район исследования относится к Сихотэ-Алинской провинции Приамурско-Приморской страны и к Восточно-Маньчжурской провинции Корейско-Маньчжурской страны (Ивашинников, 1999). Приморский край расположен в зоне дальневосточного муссонного климата, который проявляется по-разному на морских побережьях (Японское море: залив Петра Великого, Татарский пролив) и на удалении от него, особенно на Приханкайской равнине, где степень континентализации климата значительно выше, чем на приморских территориях, и где лесостепные ландшафты, более характерные для Северо-Восточного Китая, граничат с хвойно-широколиственными лесами Сихотэ-Алиня и Восточно-Маньчжурских гор (Колесников, 1955, 1956а–в; Петропавловский, 2004).

Повышенное внимание привлекает побережье Японского моря, что связано с проблемой сохранения разнообразия растительного покрова, включая разнообразие ценопопуляций. Береговая зона – зона взаимодействия суши и океана – представляет особый интерес в связи с такими проблемами, как адаптация видов растений к специфическим условиям морских побережий, структура ценопопуляций, видообразование и флорогенез, формирование растительных сообществ и динамика растительности в контактной зоне «континент – океан» (Пробатова, Селедец, 1999). В глобальном масштабе природоохранная ценность морских побережий осознаётся в полной мере. В «Экологической программе Приморского края» (Богатов и др., 1993) к приоритетным природоохранным объектам относятся хвойные и хвойно-широколиственные леса, растительность побережья и островов Японского моря. Многие ценопопуляции *Poa sichotensis*, и тем более – *P. skvortzovii* приурочены к этим растительным сообществам.

Береговая зона рассматривается нами по О.Г. Кусакину и соавт. (1993) как область взаимодействия сопряжённых участков суши и моря. Со стороны моря она примерно совпадает с границей шельфа (в отдельных районах – с границей сублиторали), а со стороны суши эта зона приблизительно ограничивается водоразделом водотоков первого порядка, впадающих в морской бассейн. Обычно это участок суши, обращённый в сторону моря.

Основную часть Приморского края составляет горная страна Сихотэ-Алинь, на юго-западе края находится другая горная страна – Восточно-Маньчжурские горы, но на РДВ расположена лишь ее небольшая часть – восточный макросклон, а основная часть – в Китае. Эти две горные страны разделяются Приханкайской равниной и долиной р. Уссури, правого притока р. Амур. Важнейшие природные факторы, определяющие особенности растительного покрова Приморского края – горно-долинный рельеф и дальневосточный муссонный климат. На побережье Японского моря и в удалении от него, особенно за горными хребтами Сихотэ-Алиня, муссонный климат проявляет себя по-разному.

Наше исследование выполнено на основе ценопопуляционного подхода, который показал свою перспективность в ходе изучения трансформации растительного покрова при переходе из областей с континентальным климатом в область дальневосточного муссонного климата, при изменении эколого-фитоценологических позиций видов в экотоне глобального ранга – переходной зоне материк–океан и в экотонах более низких рангов, например, при переходе из дальневосточной лесостепи (Приханковье) к широколиственным и хвойно-широколиственным лесам, переходе от горных лесов к равнинным и от равнинных лесов к приморским лугам, а от них – к специфической растительности береговой зоны дальневосточных морей – к растительности материковых побережий и морских островов.

На ценопопуляционном уровне фитоценология смыкается с ботанической географией, систематикой и таксономией, общей экологией и эволюционным учением. При этом ценопопуляционные исследования остаются частью фитоценологии, поскольку растительный покров можно изучать как на уровне растительных сообществ, так и на уровне ценопопуляций. Представляется уместным воздерживаться от тесной привязки ценопопуляций к определённым синтаксонам, поскольку многочисленные ценопопуляции переходного типа будут «размывать» границы между синтаксонами, а если оставлять такие ценопопуляции

за рамками исследований, то это сильно обеднит ценопопуляционные исследования и сделает их простым придатком к синтаксономии.

В настоящее время интерес к ценопопуляционным исследованиям значительно возрос. Во второй половине XX в. сформировалась особая область экологических исследований – теория метапопуляций. Она возникла в результате исследования пространственной неоднородности в распространении организмов и порождаемых ею эффектов динамики популяций и сообществ. Метапопуляция трактуется как популяция, состоящая из локальных неустойчивых субъединиц, дискретно распределённых в пространстве (Hanski, 1998, 1999; Басаргин, Воробьёва, 2003а).

Теория метапопуляций, или метапопуляционная динамика, открывает новые возможности для объяснения сложных процессов взаимодействия природных систем в зоне контакта Евразийского континента и Тихого океана. На географическом профиле от побережья Тихого океана в сторону Внутренней Азии по мере удаления от области муссонного климата вглубь континента наблюдается трансформация комплекса морфологических признаков растений в сторону развития у фенотипов ксероморфных признаков (Басаргин, Воробьёва, 2003б). В связи с этим, возрастает интерес к ценопопуляциям растений в береговой зоне и на островах дальневосточных морей (Пробатова, Селедец, 1998; Басаргин, 2002).

В основу работы положены полевые материалы авторов с территории Приморского края, полученные в результате исследований в период 1968–2008 гг. Геоботанические описания хранятся в Тихоокеанском институте географии ДВО РАН, а гербарные сборы – в Гербарии Биолого-почвенного института ДВО РАН, г. Владивосток (VLA).

Исследование проведено на ценопопуляционном уровне (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Джиллер, 1988; Туркена, 1991; Комарова, 1992; Булохов, 1996; Селедец, Пробатова, 2007; Фазовые переходы..., 2007; Василевич, 2009; Probatova, Seledets, 2001; Seledets, Probatova, 2003, 2011, 2012). Обработка материала проведена по методу Л.Г. Раменского (1971). Особое внимание этому методу уделено в связи с тем, что индивидуалистическая концепция Раменского в наибольшей степени соответствует современной теории непрерывности растительного покрова. В развитие этого метода нами были проанализированы возможности применения экологических шкал при фундаментальных исследованиях и значительно расширена область их применения (Селедец, Пробатова, 2007; Селедец, 2011а,б; Probatova, Seledets, 2001;



Seledets, Probatova, 2003, 2011, 2012). Применялись современные методы исследования растительного покрова (Миркин, 1985; Миркин, Розенберг, 1978).

Экологические профили закладывались таким образом, чтобы отразить практически всё разнообразие местообитаний вида, на каждом типе местообитаний закладывалась серия пробных площадей (не менее 10) по 100 кв. м каждая, а на каждой учётной площадке определялись параметры ценопопуляции, проективное покрытие видов определялось в процентах. Использовались авторская классификация ценопопуляций и концепция экоареала и экологической ниши вида у растений (Селедец, 1985; Селедец, Пробатова, 2007; Seledets, Probatova, 2003, 2011, 2012), которые соответствуют основным положениям учения об экологической нише у растений (Hutchinson, 1965).

Названия растений приведены по С.К. Черепанову (1995), а также по «Сосудистым растениям советского Дальнего Востока (1985–1996) и «Флоре российского Дальнего Востока» (2002, 2006).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе экологических ниш и экологических ареалов (частный случай экологической ниши с сокращённым количеством экологических факторов) во многих случаях возникал вопрос об относительной ценности индикаторов различных экологических режимов. Выбор экологических ниш или экоареалов в качестве основных объектов зависит от цели исследования. Если ведущие экологические факторы известны, метод анализа экоареалов может оказаться более целесообразным. Однако во многих случаях ведущие факторы заранее не известны, их необходимо выявить из числа многих факторов, составляющих экологическую нишу. Для различных растительных сообществ и в различных природно-хозяйственных ситуациях они могут быть разными. В таких случаях первый этап исследования – анализ экологических ниш и выявление ведущих экологических факторов, второй этап – анализ экоареалов, построенных на ведущих экологических факторах.

### Растительные сообщества с участием *Poa sICHOTENSIS* и *P. SKVORTZOVII*

Описания растительных сообществ с ценопопуляциями *Poa sichotensis* и *P. skvortzovii* нами были сгруппированы таким образом, чтобы были представлены все три биоклиматические зоны Приморского края (Веремчук, 2006) - континентальная, переходная, прибреж-



ная – и соответствующие им три подрайона нашего исследования – Восточно-Маньчжурские горы; Сихотэ-Алинь; побережье и острова залива Петра Великого.

### **Континентальная биоклиматическая зона**

Ценопопуляции *Poa sichotensis* и *P. skvortzovii* в **хвойно-широколиственных лесах Восточно-Маньчжурских гор** представлены в следующих растительных сообществах: *Quercus mongolica* – *Lespedeza bicolor* – *Arundinella anomala*, Октябрьский р-н, окр. с. Чернятино, каменистый склон; *Quercus mongolica* – *Artemisia gmelinii* – *Poa skvortzovii*, Октябрьский р-н, окр. с. Чернятино, каменистый склон; *Quercus mongolica* – *Calamagrostis brachytricha*, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь»; *Quercus mongolica* – *Rabdosia excisa*, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь»; *Quercus mongolica* – *Artemisia gmelinii* – *Carex nanella*, Октябрьский р-н, окр. с. Чернятино, каменистый склон; *Quercus mongolica* – *Athyrium sinense*, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь»; *Quercus mongolica* – *Artemisia stolonifera* – *Poa skvortzovii*, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь»; *Quercus mongolica* – *Athyrium sinense* – *Neomolinia fauriei*, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь»; *Quercus mongolica* – *Athyrium sinense* + *Rabdosia excisa*, Хасанский р-н, дубовый лес с папоротниково-разнотравно-злаковым травянистым ярусом; *Quercus mongolica* – *Athyrium sinense*, Хасанский р-н, заповедник «Кедровая падь».

Ценопопуляции *Poa sichotensis* и *P. skvortzovii* в **кустарниковых сообществах Восточно-Маньчжурских гор** представлены в растительных сообществах в Октябрьском р-не Приморского края, опушки дубовых лесов (*Quercus mongolica*): *Artemisia gmelinii* – *Miscanthus sacchariflorus*; *Artemisia gmelinii* – *Miscanthus sacchariflorus* + *Arundinella anomala*; *Artemisia gmelinii* – *Miscanthus sacchariflorus* + *Carex duriuscula*; *Artemisia gmelinii* – *Arundinella anomala* + *Cleistogenes kitagawae*; *Artemisia gmelinii* – *Arundinella anomala* + *Poa skvortzovii*; *Artemisia gmelinii* – *Arundinella anomala*; *Artemisia gmelinii* + *Poa skvortzovii*; *Artemisia gmelinii* – *Carex nanella*; *Artemisia gmelinii* – *Carex nanella* + *Koeleria cristata*; *Artemisia gmelinii* – *Arundinella anomala* + *Koeleria cristata*.

Ценопопуляции *Poa sichotensis* и *P. skvortzovii* в **псаммопетрофитных сообществах Восточно-Маньчжурских гор** представлены в следующих растительных сообществах: *Agrostis trinii* + *Carex duriuscula*, Октябрьский р-н, окр. с. Покровка, г. Сенькина Шапка, каменисто-щебнистый склон; *Cleistogenes kitagawae* + *Kummerowia*

*striata*, Октябрьский р-н, окр. с. Чернятино, каменисто-щебнистый склон; *Artemisia gmelinii* – *Kummerowia striata*, Октябрьский р-н, окр. с. Чернятино, каменисто-щебнистый склон; *Arundinella anomala* + *Poa skvortzovii*, Октябрьский р-н, окр. с. Чернятино, каменисто-щебнистый склон; *Arundinella anomala* + *Cleistogenes kitagawae*, Октябрьский р-н, окр. с. Чернятино, каменисто-щебнистый склон; *Artemisia selengensis* + *Cleistogenes kitagawae*, Октябрьский р-н, окр. с. Чернятино, каменисто-щебнистый склон; *Arundinella anomala* + *Poa skvortzovii*, Октябрьский р-н, окр. с. Чернятино, вершина сопки; *Artemisia selengensis* + *Arundinella anomala* + *Calamagrostis extremiorientalis*, Октябрьский р-н, окр. с. Чернятино, щебнистый склон.

### Переходная биоклиматическая зона

Флористический состав, структура и экологическая характеристика местообитаний растительных сообществ с *Poa sichotensis* и *P. skvortzovii* в поясе хвойно-широколиственных лесов восточного макросклона горной страны Сихотэ-Алинь изучались в следующих растительных сообществах: *Quercus mongolica* – *Artemisia stolonifera* – *Carex nanella*, Лазовский р-н; *Quercus mongolica* – *Lespedeza bicolor* – *Carex nanella*, Шкотовский р-н, южные отроги Сихотэ-Алиня; *Quercus mongolica* – *Carex nanella*, там же, дубовый лес паркового типа; *Quercus mongolica* – *Lespedeza bicolor* – *Poa skvortzovii*, Шкотовский р-н, южные отроги Сихотэ-Алиня; *Quercus mongolica* – *Achnatherum extremiorientale*, Шкотовский р-н, южные отроги Сихотэ-Алиня, хребет Лозовый; *Quercus mongolica* – *Calamagrostis extremiorientalis*, Уссурийский р-н, с. Горнотаёжное; *Quercus mongolica* – *Lespedeza bicolor* – *Leymus coreanus*, окр. г. Находка; *Quercus mongolica* – *Poa pratensis*, Шкотовский р-н, дубовое редколесье паркового типа; *Quercus mongolica* – *Poa skvortzovii*, Уссурийский р-н, с. Горнотаёжное; *Quercus mongolica* – *Calamagrostis extremiorientalis*, Шкотовский р-н, южные отроги Сихотэ-Алиня, окр. с. Романовка, дубовое редколесье.

Ценопопуляции *Poa sichotensis* и *P. skvortzovii* в кустарниковых сообществах представлены в растительных сообществах: *Artemisia gmelinii* – *Poa skvortzovii*, зал. Петра Великого Японского моря, южная оконечность полуострова Муравьёва-Амурского, щебнистый склон морской террасы; *Artemisia gmelinii* – *Achnatherum extremiorientale*, Уссурийский р-н, заповедник «Уссурийский»; *Sorbaria sorbifolia* – *Artemisia gmelinii* – *Achnatherum extremiorientale*, Уссурийский р-н, заповедник «Уссурийский»; *Lespedeza bicolor* – *Arundinella anomala*, южный Сихотэ-Алинь, Партизанский р-н, хребет Лозовый; *Artemisia gmelinii* –

*Achnatherum extremiorientale*, Партизанский р-н, хребет Лозовый, пояс хвойно-широколиственных лесов; ***Artemisia gmelinii* – *Carex nanella***, Шкотовский р-н, южные отроги Сихотэ-Алиня, пояс хвойно-широколиственных лесов, пологий южный склон, зона перехода к приморским лугам; *Lespedeza bicolor* – *Artemisia gmelinii* – *Rabdosia excisa*, Южный Сихотэ-Алинь, Партизанский р-н, хребет Лозовый, пояс хвойно-широколиственных лесов; *Artemisia gmelinii* – *Leymus mollis*, зал. Петра Великого Японского моря, южная часть полуострова Муравьёва-Амурского, береговая зона; *Lespedeza bicolor* – *Achnatherum extremiorientale*, южный Сихотэ-Алинь, окр. г. Партизанска, пояс хвойно-широколиственных лесов; *Lespedeza bicolor* – *Corylus mandshurica* – *Spodiopogon sibiricus*, окр. г. Партизанска, пояс хвойно-широколиственных лесов.

**Псаммопетрофитные сообщества с *Poa sichotensis* и *P. skvortzovii***: *Arundinella anomala* + *Patrinia rupestris*, южный Сихотэ-Алинь, с. Екатериновка, каменисто-щебнистый склон; *Leymus mollis* + *Artemisia littoralis*, зал. Петра Великого, южная часть полуострова Муравьёва-Амурского, береговая зона; *Leymus mollis* – *Linaria japonica*, зал. Петра Великого, южная часть полуострова Муравьёва-Амурского, крутой каменистый склон к морю; *Rosa rugosa* – *Leymus mollis*, зал. Петра Великого, южная часть полуострова Муравьёва-Амурского, бух. Тихая, береговая зона; *Lespedeza bicolor* – *Calamagrostis brachytricha*, Шкотовский р-н, южные отроги Сихотэ-Алиня, пояс хвойно-широколиственных лесов; *Artemisia sylvatica* + *Poa skvortzovii*, г. Арсеньев, пояс хвойно-широколиственных лесов, каменисто-щебнистая осыпь; *Athyrium sinense* + *Neomolinia mandshurica*, Уссурийский р-н, с. Горнотаёжное, каменисто-щебнистая осыпь; *Calamagrostis extremiorientalis* + *Neomolinia mandshurica*, Уссурийский р-н, с. Горнотаёжное, каменисто-щебнистая осыпь; *Achnatherum extremiorientale* + *Fragaria orientalis*, Партизанский р-н, окр. с. Екатериновка, каменисто-щебнистая осыпь; *Artemisia gmelinii* – *Dryopteris crassirhizoma*, Партизанский р-н, Южный Сихотэ-Алинь, хребет Лозовый, каменисто-щебнистая осыпь.

### **Прибрежная биоклиматическая зона**

Ценопопуляции *Poa sichotensis* и *P. skvortzovii* в **хвойно-широколиственных лесах на приморских территориях** представлены в растительных сообществах: *Quercus mongolica* – *Rosa rugosa* – *Poa skvortzovii*, Хасанский р-н, п-ва Гамова, бух. Астафьева, песчано-щебнистый склон морской террасы; *Quercus mongolica* – *Rosa rugosa* – *Calamagrostis brachytricha*, Хасанский р-н, побережье зал. Петра Великого; *Quercus mongolica* – *Rosa rugosa* – *Poa skvortzovii*, Хасанский р-н,

побережье зал. Петра Великого; *Quercus mongolica* – *Artemisia gmelinii* – *Poa skvortzovii*, п-ов Муравьёва–Амурского, южная оконечность, крутой каменистый склон к морю; *Quercus mongolica* – *Poa skvortzovii* – *Artemisia littoricola*, п-ов Муравьёва–Амурского, южная оконечность, крутой каменистый склон к морю; *Quercus mongolica* – *Artemisia gmelinii* – *Leymus mollis*, п-ов Муравьёва–Амурского, склон к морю; *Quercus mongolica* – *Arthraxon langsdorffii*, Хасанский р-н, п-ов Гамова, пологий склон морской террасы; *Quercus mongolica* – *Kummerowia stipulacea*, Хасанский р-н, п-ов Гамова, песчано-щебнистый склон морской террасы; *Quercus mongolica* – *Arundinella hirta*, Хасанский р-н, п-ов Гамова, морская терраса; *Quercus mongolica* – *Festuca rubra*, Хасанский р-н, п-ов Гамова, морская терраса.

Ценопопуляции *Poa sichotensis* и *P. skvortzovii* в **кустарниковых сообществах на приморских территориях** представлены в растительных сообществах: *Rosa dahurica* – *Artemisia selengensis*, побережье зал. Петра Великого близ устья р. Раздольной; *Artemisia gmelinii* – *Miscanthus sacchariflorus*, побережье зал. Петра Великого близ устья р. Раздольной; *Artemisia gmelinii* – *Arundinella hirta*, Хасанский р-н, побережье зал. Петра Великого; *Artemisia gmelinii* – *Calamagrostis extremiorientalis*, Хасанский р-н, побережье зал. Петра Великого близ ж.-д. ст. Приморской; *Corylus heterophylla* – *Pteridium aquilinum*, Хасанский р-н, бух. Астафьева; *Artemisia gmelinii* – *Arundinella hirta*, побережье зал. Петра Великого близ устья р. Раздольной; *Lespedeza bicolor* – *Calamagrostis extremiorientalis*, Надеждинский р-н, побережье зал. Петра Великого; *Corylus heterophylla* – *Pteridium aquilinum*, Хасанский р-н, зал. Петра Великого, береговая зона; *Artemisia gmelinii* – *Arundinella hirta*, Шкотовский р-н, береговая зона Уссурийского залива; *Artemisia gmelinii* – *Calamagrostis langsdorffii*, Хасанский р-н, береговая зона близ мыса Шульца.

Ценопопуляции *Poa sichotensis* и *P. skvortzovii* в **псаммо-петрофитных приморских сообществах** на юге Приморского края представлены в следующих растительных группировках: *Leymus mollis* – *Silene foliosa*, Хасанский р-н, зал. Петра Великого, береговая зона; *Arundinella hirta* + *Poa skvortzovii*, Хасанский р-н, побережье зал. Петра Великого; *Arundinella hirta* + *Calamagrostis extremiorientalis*, Хасанский р-н, зал. Петра Великого, береговая зона; *Corylus heterophylla* – *Poa skvortzovii*, Хасанский р-н, побережье зал. Петра Великого, береговая зона, каменисто-щебнистый склон к морю; *Arundinella hirta* + *Glycine soja*, Хасанский р-н, зал. Петра Великого, каменисто-щебни-

стый склон к морю; *Linaria japonica* + *Plantago camtschatica*, Хасанский р-н, зал. Петра Великого, каменисто-щебнистый склон к морю; *Calamagrostis brachytricha* + *Linaria japonica*, Хасанский р-н, побережье зал. Петра Великого, опушка приморского паркового дубняка; *Arundinella hirta* + *Koeleria tokiensis*, Хасанский р-н, каменисто-щебнистый склон к морю; ***Arundinella hirta* + *Koeleria tokiensis* + *Poa skvortzovii***, Хасанский р-н, побережье зал. Петра Великого, береговая зона, каменисто-щебнистый склон к морю.

#### Морфологические и экологические различия *POA SICHOTENSIS* и *P. SKVORTZOVII*

Для *P. sichotensis* и *P. skvortzovii* характерно не только значительное совпадение географических ареалов на территории Приморья (рис. 1 и 2), но и нередкое сообитание этих видов в растительных сообществах. Эти виды легко различимы по внешним признакам (Пробатова, 1985, табл. XVII). Это следующие признаки:

у *P. skvortzovii* – крупные и довольно плотные дерновины, стебли прямые, наблюдается неравномерное распределение по стеблю 2–3 стеблевых узлов (так что верхнее междоузлие – наиболее длинное), более раннее (чем у *P. sichotensis*) формирование метелок и, соответственно, – цветение и созревание плодов, после чего метелки и стеблевые листья начинают быстро засыхать, а верхнее междоузлие вытягивается и утолщается (до 80 см дл. и 2.5 мм в диам.), остается темно- или (позднее) – сизовато-зеленым и осуществляет функцию фотосинтеза практически всю вторую половину лета и сухую теплую приморскую осень;

у *P. sichotensis* - дерновины рыхловатые, сравнительно слабо выраженные, стебли нередко слабо коленчатые в нижней части, более равномерное распределение 4–5 стеблевых узлов, колошение и цветение происходит значительно позднее, а созревание плодов заканчивается лишь к осени, пластинки стеблевых листьев довольно долго сохраняются, а верхнее междоузлие стебля не увеличивается. Также у *P. sichotensis* очень длинные пластинки листьев, но более короткий язычок верхнего стеблевого листа. Имеются различия и в признаках колосков (Пробатова, 1985). Когда у *P. skvortzovii* раскидистые зеленоватые метелки уже в разгаре цветения, у *P. sichotensis* серебристые метелки еще с односторонне поникающими веточками, цветки в них явно еще не сформировались.

Таблица 1 - Table 1

Экологические ниши *Poa sichotensis* и *P. skvortzovii* в Приморском крае  
Ecological niches of *Poa sichotensis* and *P. skvortzovii* in the Primorskii Krai

Вид	Экологическая ниша	Экологический фактор, ступени экологических шкал							
		У	БЗ	Г	Д	А	ПУ	О	З
<i>P. sichotensis</i>	Диапазон	59-65	1-12	2-15	4-12	1-3	1-3	1-18	1-10
	Амплитуда	6	11	13	8	2	2	17	9
	Освоение, %	5,0	36,7	86,7	66,7	20,0	10,0	85,0	60,0
<i>P. skvortzovii</i>	Диапазон	49-77	1-17	3-15	3-12	1-8	7-15	3-19	1-11
	Амплитуда	28	16	12	9	7	8	16	10
	Освоение, %	23,4	53,4	80,0	75,0	70,0	40,0	80,0	66,7

Примечание. У – увлажнение; БЗ – богатство и засоленность почвы; Г – гранулометрический состав почвы; А – антропоустойчивость; ПУ – переменность увлажнения; О – обновляемость почвы; З – затенение.

Экологические ниши этих видов приведены в табл. 1. Из результатов оценки местообитаний этих видов по экологическим шкалам видно, что по увлажнению экологическая амплитуда у *P. skvortzovii* шире, чем у *P. sichotensis*, в 4.5 раза, по богатству и засолённости почвы – почти в 1.5 раза, по устойчивости к антропогенным воздействиям – более чем в 3 раза, по способности переносить высокую степень переменности увлажнения – в 4 раза.

При сравнении экологических ниш *P. sichotensis* и *P. skvortzovii* на территории Приморского края выявляется несомненно большая активность *P. skvortzovii* по сравнению с *P. sichotensis* в использовании ряда экологических факторов. Так, *P. sichotensis* осваивает экологическое пространство в континентальной биоклиматической зоне на 19, 2 %, в прибрежной – на 39, 9 %, то-есть, его позиции в континентальной биоклиматической зоне гораздо слабее, чем в прибрежной. В этом же направлении смещаются экологические потребности вида: в увлажнении – с 59–61 ступени в континентальной биоклиматической зоне до 61–64 в прибрежной зоне. Варьирование гранулометрического состава почвы, приемлемого для *P. sichotensis*, изменяется в том же направлении: с 3 до 10 ступени, дренированность – с 6 до 10 ступени, переменность



Таблица 2 - Table 2

Перекрытие экологических ниш *Poa sichotensis* и *P. skvortzovii*  
(степени экологических шкал)

Overlapping of ecological niches of *Poa sichotensis* and *P. skvortzovii*  
(in grades of ecological scales)

	Экологические шкалы							
	У	БЗ	Г	Д	А	ПУ	О	З
Перекрытие	59-65	1-12	2-15	3-12	1-3	1-3	3-18	1-10
Амплитуда	6	11	13	9	2	2	15	9
Зоны комфорта:								
для <i>P. sichotensis</i>	нет	нет	2-3	3-4	нет	1-7	1-3	нет
для <i>P. skvortzovii</i>	66-77	13-17	нет	нет	4-8	7-15	18-19	10-11

Примечание. Сокращения см. табл. 1.

увлажнения – со 2 до 11 ступени, обновляемость почвы – с 3 ступени в континентальной биоклиматической зоне до 12 – в прибрежной зоне.

*P. skvortzovii* осваивает экологическое пространство в континентальной биоклиматической зоне на 43,1 %, в прибрежной – на 56,1 %. Судя по этим данным, *P. skvortzovii* связан с континентальными местообитаниями в гораздо большей степени, чем *P. sichotensis*. Поскольку *P. sichotensis* и *P. skvortzovii* имеют экологические ниши одного типа и общее направление адаптации к местообитаниям, то возникает необходимость рассмотреть условия, препятствующие конкурентному исключению одного вида другим.

Перекрытие экологических ниш *P. sichotensis* и *P. skvortzovii* в ступенях экологических шкал показано в табл. 2. Перекрытие экологических ниш у них не настолько велико, чтобы исключить сообитание этих видов. Оба вида встречаются в незначительном обилии и существенной роли в растительном покрове не играют, но из этого не следует, что они не могут существовать в одной экологической нише, тем более, что они не являются близкородственными, хотя и относятся к одной секции *Stenopoa*. У них неизбежно должны возникать различия морфо-физиологического и ритмологического характера, и они известны (см. выше). Те части экологических градиентов, где экологические ниши не перекрываются, назовём зоной конкурентного комфорта, или (для простоты) – зоной комфорта. Путём сравнения зон комфорта у со-



обитающих видов можно выявить пути их дальнейшего экологического расхождения.

По поводу перекрывания экологических ниш *P. sichotensis* и *P. skvortzovii* установлено следующее. По факторам увлажнения, богатства и засолённости почвы, антропополютерантности и светообеспеченности (затенения) расхождений в зонах конкурентного комфорта для *P. sichotensis* по сравнению с *P. skvortzovii* не выявлено, однако, имеются узкие зоны конкурентного комфорта по фактору гранулометрического состава почвы (от 2 до 3 ступени), дренажа (от 3 до 4 ступени) и довольно широкая зона – по фактору переменности увлажнения (от 1 до 7 ступени). У *P. skvortzovii* таких зон конкурентного комфорта гораздо больше, чем у *P. sichotensis*. Имеется широкая зона (11 ступеней) по фактору увлажнения (от 66 до 77 ступени) и меньшие: по фактору переменности увлажнения (от 7 до 15 ступени), по богатству и засолённости почвы (от 13 до 17 ступени), антропополютерантности (от 4 до 8 ступени), обновляемости почвы (от 18 до 19 ступени), светообеспеченности (от 10 до 11 ступени).

Для уточнения эколого-фитоценологических позиций видов на изучаемой территории необходимо рассмотреть освоение ими экологического пространства в различных биоклиматических зонах.

#### Экологические ниши ценопопуляций *POA SICHOTENSIS* в различных биоклиматических зонах

Ценопопуляции *P. sichotensis* по совокупности экологических характеристик в континентальной биоклиматической зоне существенно отличаются от ценопопуляций этого вида в переходной и прибрежной биоклиматических зонах. Анализ экологии ценопопуляций *P. sichotensis* в континентальной (Восточно-Маньчжурские горы), переходной (Сихотэ-Алинь) и прибрежной (побережья и острова залива Петра Великого) биоклиматических зонах показал, что переходная зона играет особую роль в трансформации экологической ниши вида. Экологическая ниша *P. sichotensis* в переходной биоклиматической зоне в значительной степени определяет экологическую характеристику этого вида в целом. Здесь она значительно шире, чем в континентальной и прибрежной биоклиматических зонах. Амплитуда по увлажнению для переходной зоны – 9, для континентальной – 5, для прибрежной – 4. Амплитуда по богатству и засолённости почвы – соответственно 1, 2 и 1 ступени, по затенению – 5, 5 и 4 ступени, по гранулометрическому составу почвы – 9, 2 и 10 ступеней, по дренажу – 7, 3 и 10 ступеней, по

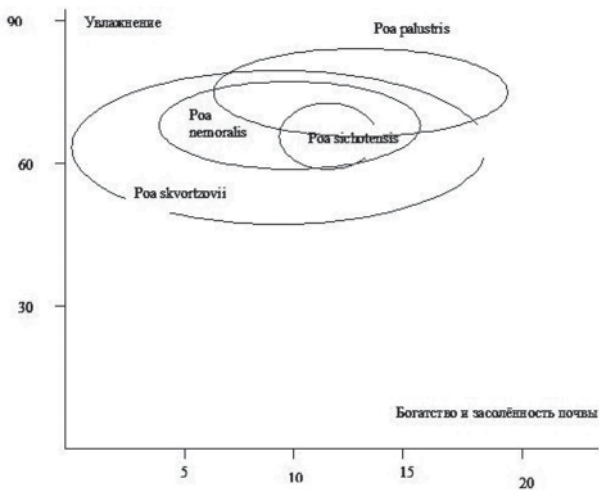


Рис. 3. Экологические ниши видов секции *Stenopoa*

Fig. 3. Ecological niches of species of the sect. *Stenopoa*

степени переменности увлажнения – 9, 6 и 11 ступеней, по обновляемости почвы – 12, 9 и 17 ступеней, по антропоотолерантности – 2, 2 и 1 ступени.

Наиболее близок к *P. sichotensis* широко распространенный вид *P. nemoralis* L., также изучавшийся нами на территории Приморского края. Исходя из того, что видообразование – это процесс дробления экологической ниши, логично предположить, что экологическая ниша у *P. sichotensis* должна быть меньше, чем у *P. nemoralis*. Что касается ведущих экологических факторов, то это, несомненно, так. Ни по увлажнению, ни по богатству почвы *P. sichotensis* не выходит за экологические границы *P. nemoralis*, но использует лишь небольшую часть его экологического пространства, что видно по их эоареалам (рис. 3). Существенно меньшая величина эоареала *P. sichotensis*, по сравнению с эоареалом *P. nemoralis*, по основным прямодействующим факторам в некоторой степени компенсируется действием перераспределяющих (гранулометрический состав почвы и дренаж) и динамических факторов (переменность увлажнения и обновляемость почвы). Усиление роли этих факторов на юге РДВ даёт основания предположить, что изменение экологической ниши *P. sichotensis* по сравнению с экологической нишей *P. nemoralis* – это результат более высокой степени адаптации *P. sichotensis* к условиям муссонного климата умеренной зоны Восточной Азии.

## Экологические ниши ценопопуляций *Poa skvortzovii* в различных биоклиматических зонах

*Poa skvortzovii*, по сравнению с *P. sichotensis*, представляется более сложным объектом, поскольку он встречается на гораздо более разнообразных местообитаниях. Мы изучали флористический состав, структуру сообществ и составили экологическую характеристику местообитаний для широкого круга растительных сообществ с *P. skvortzovii* на территории Приморского края (см. выше).

Сравнительный анализ экологических ниш ценопопуляций *P. skvortzovii* в лесах юга Приморского края позволил выявить роль различных факторов в формировании экологических ниш в лесных экосистемах. Амплитуда по шкале «увлажнение» достигает максимальных значений на приморских равнинах. Амплитуда по фактору «богатство и засоленность почвы» – также наибольшая на приморских равнинах. Это же справедливо и для обновляемости почвы: она наибольшая на приморских территориях, особенно в береговой зоне, где наблюдается высокая напряжённость геодинамических процессов как результат непосредственного контакта и тесного взаимодействия наземных и морских геосистем.

Экологические различия между ценопопуляциями *P. skvortzovii* в кустарниковых сообществах следующие. Наибольшая амплитуда по шкале «увлажнение» выявлена в этих сообществах на приморских равнинах. Нижний уровень влагообеспеченности снижается по мере удаления от гор Сихотэ-Алиня как к Восточно-Маньчжурским горам, так и к приморским равнинам. Гранулометрический состав почвы отличается наибольшим разнообразием в районе Восточно-Маньчжурских гор и на приморских равнинах Хасанского р-на. Наибольшее разнообразие в отношении дренированности местообитаний ценопопуляций *P. skvortzovii* наблюдается на приморских равнинах. Переменность увлажнения наивысшая в горах. Разнообразие по степени обновляемости почвы наибольшее на приморских равнинах. По степени возрастания антропоперантности ценопопуляции *P. skvortzovii* в кустарниковых сообществах составляют ряд от Сихотэ-Алиня к приморским равнинам. Антропогенные, в том числе и особенно рекреационные воздействия, наиболее интенсивны на хозяйственно освоенных равнинных территориях и побережьях юга Приморья. Ценопопуляции злаков, в том числе *P. skvortzovii*, оказываются наиболее устойчивыми к рекреационным воздействиям по сравнению с видами мезофильного лесного разнотравья, что приводит к повышению ценотической роли злаков на

рекреационных территориях и некоторой ксерофилизации местообитаний. *P. skvortzovii* как раз и является ксерофилизированным видом, особенно в сравнении с *P. sichotensis*.

Экологические особенности ценопопуляций *P. skvortzovii* в псаммо-петрофитных сообществах следующие. Амплитуда увлажнения в Восточно-Маньчжурских горах шире, чем в горах Сихотэ-Алиня, а на приморских равнинах она минимальная. Это свидетельствует о том, что оптимальные условия обитания *P. skvortzovii* - на горных территориях. Диапазон изменчивости ценопопуляций *P. skvortzovii* по богатству и засолённости почвы в Восточно-Маньчжурских горах больше, чем на приморских равнинах, что также свидетельствует о горном характере *P. skvortzovii*. По фактору увлажнения диапазон изменчивости в Восточно-Маньчжурских горах значительно уже, чем на приморских равнинах. Диапазон переменной влажности значительно выше в горных районах, по сравнению с равнинными. В горах Сихотэ-Алиня он выше, чем в Восточно-Маньчжурских горах, поскольку эти горы представлены на территории РДВ только предгорьями и низкогорьями, со сравнительно выравненным рельефом. По гранулометрическому составу почвы диапазон максимальный в Восточно-Маньчжурских горах, что можно объяснить давностью сельскохозяйственного освоения этой территории и широким распространением денудационных процессов, особенно осыпей и обнажений антропогенного характера.

Степень обновляемости почвы на всей территории исследования высока, но в горах преобладают процессы денудации (оползни, эрозия), а в предгорьях и на приморских равнинах преобладают процессы аккумуляции обломочного материала, смытого с горных склонов. Отсюда следует, что для *P. skvortzovii* более характерны эрозионные местообитания, чем он также отличается от *P. sichotensis*. Антропогенные воздействия нередко являются причиной возникновения осыпей и обнажений, на которых в дальнейшем формируются псаммо-петрофитные растительные сообщества. Эти явления характерны для РДВ, особенно на морских побережьях. При этом следует подчеркнуть, что *P. skvortzovii* не является типичным обитателем морских побережий, находя в этих условиях лишь подходящие для него эрозионные местообитания.

Мы установили, что на географическом профиле от внутренних районов Приморского края к морскому побережью экологические ниши ценопопуляций *Poa skvortzovii* испытывают существенную трансформацию, которая затрагивает весь комплекс параметров эколо-

гической ниши. Нижний уровень влагообеспеченности повышается с 63 до 66 ступени, а верхний снижается с 75 до 71 ступени шкалы Раменского. Диапазон по шкале увлажнения уменьшается с 12 до 8 ступеней. Более ровный и умеренный климат береговой зоны Японского моря позволяет ценопопуляциям *P. skvortzovii* удерживаться на среднем уровне влагообеспеченности. По фактору богатства и засоленности почвы изменения также существенны: от ступеней 5–16 до 7–15. Это означает, что нижний уровень требований вида к естественному плодородию почв повышается, а верхний – снижается.

Диапазон гранулометрического состава почвы в лесных местообитаниях *P. skvortzovii* на Сихотэ-Алине и в Восточно-Маньжурских горах оценивается в 5–15 ступеней, а в приморской зоне – в 2–15. Некоторое расширение диапразона по этому фактору можно объяснить снижением напряжённости конкурентных взаимоотношений между видами растений в поясе приморской растительности, по сравнению с горнолесной растительностью. Дренаж как важный перераспределяющий фактор сохраняет своё значение на всём географическом профиле, в растительных сообществах различного состава и строения. С дренажом связан фактор переменности увлажнения, который также имеет важное значение и проявляется на всём географическом профиле. В лесах он имеет максимальное значение (ступени 8–15), на морских побережьях – минимальное (ступени 9–12). В псаммо-петрофитных группировках *P. skvortzovii* и *P. sichotensis* чётко различаются по таким факторам, как гранулометрический состав почвы, дренаж, переменность увлажнения, затенение, обновляемость почвы.

Обобщённая характеристика экологических ниш ценопопуляций *P. skvortzovii* с различной фитоценотической приуроченностью показывает, что увлажнение является ведущим фактором в растительных сообществах различного состава и структуры. Нижний уровень влагообеспеченности на всей территории исследования примерно одинаковый (что особенно важно для более ксерофильного вида *P. skvortzovii*), но верхний может колебаться в очень широких пределах. Диапазон изменчивости по затенению в лесных и кустарниковых сообществах колеблется в небольших пределах, но для растительности осыпей и обнажений характерна очень широкая амплитуда изменения степени затенения. Она может быть в два раза шире, чем в лесах: от открытых пространств с разреженной растительностью до расщелин в скалах. Отсюда следует вывод: *P. skvortzovii* более требователен к освещенности местообитаний, чем *P. sichotensis*. Резкая переменность увлажне-

ния характерна для всей зоны дальневосточного муссонного климата и проявляется как в горных странах, так и на равнинных территориях. Она в значительной степени определяет своеобразие растительного мира юга РДВ. Очень велика степень переменности увлажнения в псаммо-петрофитных сообществах, поскольку каменистые и песчаные почвы плохо удерживают влагу: после переувлажнения очень скоро может наступить иссушение почвы. *P. skvortzovii* на каменисто-щебнистых местообитаниях играет значительно большую фитоценологическую роль, чем *P. sichotensis*. Дальневосточный муссонный климат в значительной мере обуславливает высокую степень обновляемости почв на РДВ. Она проявляется на всей территории РДВ, в растительных сообществах различного состава и строения, но особенно характерна для псаммо-петрофитной растительности. Ценопопуляции *P. skvortzovii* успешно переносят разнообразные антропогенные воздействия.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, в результате проведенного исследования нами выявлены особенности экологических ниш ценопопуляций *Poa sichotensis* и *P. skvortzovii* в зависимости от географического положения и эколого-фитоценологических позиций.

В различных горных странах (Сихотэ-Алинь и Восточно-Маньчжурские горы) и на приморских территориях значение экологических факторов существенно различается. Для лесных сообществ важнейшее значение имеют увлажнение, гранулометрический состав почвы и антропогенные воздействия. Для кустарниковых сообществ (обычно – послелесных) особое значение имеют гранулометрический состав почвы и её обновляемость. В наибольшей степени это относится к горным территориям. Дальнейшее развитие растительности, особенно на горных склонах, во многом зависит от состава и состояния почвенного покрова, его подверженности денудационным процессам. В результате сукцессии кустарниковые сообщества теоретически могут смениться лесами, но при смыве почвенного слоя на месте кустарниковых сообществ могут сформироваться разнотравно-злаковые псаммо-петрофитные группировки, для которых важнейшие экологические факторы – богатство и засоленность почвы, дренаж и переменность увлажнения. Приморские псаммо-петрофитные группировки испытывают разнообразные внешние воздействия, причем важнейшим перераспределяющим фактором, влияющим на весь комплекс экологических факторов, является дренированность местообитаний.

В результате анализа экологических ниш ценопопуляций нами установлено, что *P. skvortzovii* – ксеро-мезофит, а *P. sichotensis* – типичный мезофит. Различия экологических ниш *P. sichotensis* и *P. skvortzovii* состоят в том, что *P. skvortzovii* менее требователен к увлажнению, богатству и засоленности почвы.

*P. sichotensis*, гемизндемичный вид Приморского края, имеет значительно меньшую экологическую нишу, чем у близкого ему вида *P. nemoralis*. Сравнительный анализ экологических ниш *P. nemoralis* и *P. sichotensis* в Приморском крае показал, что по важнейшим экологическим факторам (увлажнение, богатство и засолённость почвы) амплитуда у *P. sichotensis* меньше, чем у *P. nemoralis*. Вычленение *P. sichotensis* происходило на фоне и, вероятно, в ходе биоклиматической дифференциации территории обитания этих видов.

Экологический анализ ценопопуляций *P. sichotensis* в различных биоклиматических зонах показал, что экологическая ниша ценопопуляций этого вида на побережье и островах Японского моря (прибрежная биоклиматическая зона) гораздо шире, чем в Восточно-Маньчжурских горах (континентальная биоклиматическая зона), но наиболее широкая – в горной стране Сихотэ-Алинь (переходная биоклиматическая зона).

На этом основании *P. sichotensis* правомерно считать преимущественно сихотэ-алинским видом.

Анализ степени освоения экологического пространства ценопопуляциями исследованных видов позволяет сделать заключение о том, что *P. sichotensis*, и, тем более, *P. skvortzovii* – в большей степени, чем *P. nemoralis*, соответствуют условиям муссонного климата. Расхождение экологических ниш *P. sichotensis*, *P. skvortzovii* и *P. nemoralis* осуществляется по всему спектру экологических факторов, но в разной степени. Наиболее эффективно *P. sichotensis* и *P. skvortzovii* осваивают те секторы экологической ниши, где велико влияние муссонного климата. Изменение экологической ниши *P. sichotensis* по сравнению с экологической нишей *P. nemoralis* – результат более высокой степени адаптации *P. sichotensis* к условиям муссонного климата умеренной зоны Восточной Азии. В результате анализа экологических ниш ценопопуляций нами установлено, что *P. skvortzovii* – ксеро-мезофит, а *P. sichotensis* – типичный мезофит. Различия экологических ниш *P. sichotensis* и *P. skvortzovii* состоят в том, что *P. skvortzovii* менее требователен к увлажнению, богатству и засоленности почвы.

Таким образом, по результатам комплексной оценки местообитаний ценопопуляций двух видов мятлика, характерных для флоры При-



морского края, – *Poa sichotensis* и *P. skvortzovii* (секция *Stenopoa*) впервые описаны их экологические ниши в системе экологических шкал. Установлены особенности экологических ниш ценопопуляций видов в зависимости от их географического положения и эколого-фитоценотической приуроченности в пределах трех биоклиматических зон в Приморском крае. Выявлена область частичного совпадения экологических ниш *P. sichotensis* и *P. skvortzovii* и направления дальнейшей экологической дифференциации этих видов. Экологическое разнообразие ценопопуляций изменяется в зависимости от их положения в континентальной (Восточно-Маньчжурские горы), переходной (горная страна Сихотэ-Алинь) или прибрежной (побережье и острова залива Петра Великого) биоклиматическими зонами. Наибольшее экологическое разнообразие ценопопуляций выявлено в переходной биоклиматической зоне. Объяснение, возможно, состоит в том, что сочетание равнинного и горного рельефа и промежуточное положение между континентальной и прибрежной биоклиматическими зонами способствовало видообразованию в этой части региона.

На примере трансформации экологической ниши *P. sichotensis* по мере продвижения его из горной страны Сихотэ-Алинь на окружающие приморские и внутриконтинентальные равнинные территории можно проследить не только этапы становления экологической ниши этого вида в результате дробления экологической ниши прародительского таксона, но и последующую адаптацию к особенностям дальневосточного муссонного климата.

Анализ изменений экологических параметров ценопопуляций на географическом профиле от внутриконтинентальных территорий к Тихоокеанскому побережью России позволил выявить закономерности экологической изменчивости ценопопуляций. В тех случаях, когда эти изменения сопровождаются явными морфологическими изменениями, это может усиливать аргументацию в пользу тех или иных таксономических решений.

Сихотэ-Алинь является одним из центров эндемизма и видообразования не только по причине высокой степени разнообразия местообитаний, характерного для горных стран, но также по причине переходного положения между континентальной и прибрежной биоклиматическими зонами.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проекты 98-04-49455, 01-04-49430, 04-04-

49750, 07-04-00610, 11-04-00240; Программы фундаментальных исследований Отделения наук о Земле, проект № 09-1-ОПЗ-18; Программы ТИГ ДВО РАН 3 09-III-A-09-509.

## ЛИТЕРАТУРА

- Басаргин Д.Д. Разнообразие популяционных группировок *Saussurea pulchella* (Fisch.) Fisch. и *S. grandifolia* Maxim. (Asteraceae) на полуострове Муравьева-Амурского (Южное Приморье) // Биологические исследования на Горнотаежной станции. Вып. 8. Владивосток, 2002. С. 41–60.
- Басаргин Д.Д., Воробьева А.Н. Проблемы популяционно-видовой дифференциации растений в аспекте эффекта Пасифики // Растения в муссонном климате. III: Матер. Междунар. конф. (Владивосток, 22–25 октября 2003 г.). Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2003 а. С. 197–199.
- Басаргин Д.Д., Воробьева А.Н. Опыт изучения видов рода *Saussurea* (Asteraceae) в аспекте классического “правила Левинса” // Растения в муссонном климате. III: Матер. Междунар. конф. (Владивосток, 22–25 октября 2003 г.). Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2003 б. С. 199–203.
- Богатов В.В., Вышин И.Б., Жирмунский А.В., Красилов В.А., Крылов А.Г., Лебедев Б.И., Берсенев Ю.И., Жариков В.В., Костенко В.А., Крюков А.П., Макаренченко Е.А., Семенченко А.Ю., Старцев А.Ф., Стрюченко И.Г., Суханов В.В., Шибанов Ю.В., Юдин В.Г. Система охраняемых природных территорий Приморского края // Долговременная программа охраны природы и рационального использования природных ресурсов Приморского края до 2005 г. (Экологическая программа). Владивосток, 1993. Ч. 1. 349 с.; Ч. 2. 301 с.
- Булохов А.Д. Экологическая оценка среды методами фитоиндикации. Брянск, 1996. 104 с.
- Василевич В.И. Видовое разнообразие растительности // Сибирский экологический журнал. 2009. № 4. С. 509–517.
- Веремчук Л.В. Системная оценка среды обитания человека и распространения эколого-зависимых заболеваний (на примере бронхо-легочной патологии). Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Владивосток, 2006. 38 с.
- Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. Пер. с англ. М., 1988. 184 с.
- Ивашинников Ю.К. Физическая география Дальнего Востока России. Владивосток, 1999. 324 с.
- Колесников Б.П. Очерк растительности Дальнего Востока. Хабаровск, 1955. 104 с.
- Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. ДВФ СО АН СССР. Сер. Бот. 1956 а. Т. 2 (4). 262 с.

- Колесников Б.П. Природное районирование Приморского края // Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока. Владивосток, 1956б. Вып. 1. С. 5–16.
- Колесников Б.П. Конспект лесных формаций Приморья и Приамурья // Акад. В.Н. Сукачёву к 75-летию со дня рождения: Сб. работ по геоботанике, лесоведению, палеогеографии и флористике. М.; Л., 1956 в. С. 286–305.
- Комарова Т.А. Развитие и продуктивность травянистых и кустарниковых ценопопуляций (леса Сихотэ-Алиня). Владивосток, 1992. 183 с.
- Комарова Т.А., Тимошенкова 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.
- Кусакин О.Г., Кубанин А.А., Брегман Ю.Э., Ващенко М.А., Воропаев М.В., Вышкварцев Д.И., Гаврилов Г.М., Глубоковский М.К., Гусарова И.С., Дзизюров В.Д., Мирошников В.В., Мясников В.Г., Мясоедов В.И., Озолиньш А.В., Преображенский Б.В., Свирский В.Г., Семенченко А.Н., Соболевский Е.И., Темных А.А., Черкашин С.А. Рыбохозяйственный и прибрежно-морской комплекс // Долговременная программа охраны природы и рационального использования природных ресурсов Приморского края до 2005 года (Экологическая программа). Ч. 1. Владивосток, 1993. С. 229–286.
- Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М., 1985. 137 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978. 212 с.
- Олонова М.В. Род *Роа* L. // Конспект флоры Азиатской России: Сосудистые растения. / Под ред. К.С. Байкова. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. С. 547–557.
- Петропавловский Б.С. Леса Приморского края: Эколого-географический анализ. Владивосток, 2004. 317 с.
- Пробатова Н.С. Новые и редкие виды злаков (*Роасеае*) с Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1973. Т. 10. С. 68–79.
- Пробатова Н.С. Мятликовые – *Роасеае* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. / Отв. ред. С.С. Харкевич. Л.: Наука, 1985. С. 89–382.
- Пробатова Н.С. Сем. *Роасеае* // Флора российского Дальнего Востока. Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», тт. 1–8 (1985–1996) / Отв. ред. А.Е. Кожевников, Н.С. Пробатова. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 327–391, 443–445, 447–450.
- Пробатова Н.С. Хромосомные числа сосудистых растений Приморского края (Дальний Восток России). Владивосток: Дальнаука, 2014. 343 с.

- Пробатова Н.С., Рудыка Э.Г., Шаталова С.А. Числа хромосом некоторых видов флоры окрестностей г. Владивостока (Приморский край) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 1. С. 168–72.
- Пробатова Н.С., Селедец В.П. Сосудистые растения в зоне взаимодействия суши и океана: проблемы прибрежноморской ботаники на Дальнем Востоке России // Растения в муссонном климате: Матер. конф., посв. 50-летию Ботанического сада-института ДВО РАН. Владивосток, 1998. С. 5–54.
- Пробатова Н.С., Селедец В.П. Сосудистые растения в контактной зоне «континент–океан» // Вестник ДВО РАН. 1999. № 3. С. 80–93.
- Пробатова Н.С., Соколовская А.П. Кариологическое исследование сосудистых растений островов Дальневосточного государственного морского заповедника // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток, 1981. С. 92–114.
- Пробатова Н.С., Соколовская А.П., Рудыка Э.Г., Шаталова С.А. Числа хромосом видов растений из бассейна реки Раздольная (Суйфун) в Приморском крае // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 102–107.
- Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 335 с.
- Селедец В.П. Эколого-географическая классификация экотопов редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток, 1985. С. 181–195.
- Селедец В.П. Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. Владивосток: Изд-во ДВГАЭУ, 2000а. 248 с.
- Селедец В.П. Антропогенная динамика растительного покрова российского Дальнего Востока. Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 2000б. 148 с.
- Селедец В.П. Экологическая оценка местообитаний и охрана растительного покрова на Дальнем Востоке России // Растения муссонного климата: Тез. 2-ой Междунар. конф. «Растения в муссонном климате». Владивосток: Дальнаука, 2000 в. С. 187–188.
- Селедец В.П. Растительность памятников природы в береговой зоне Японского моря (Приморский край). Владивосток: Дальнаука, 2005. 119 с.
- Селедец В.П. Экологическая оценка территории Дальнего Востока России по растительному покрову. Владивосток, 2011а. 388 с.
- Селедец В.П. Рекреационная динамика растительности в муссонном климате Дальнего Востока России. Владивосток, 2011б. 248 с.
- Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологический ареал вида у растений. Владивосток: Дальнаука, 2007. 98 с.
- Соколовская А.П., Пробатова Н.С. Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. 1. // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 12. С. 1737–1743.

- Соколовская А.П., Пробатова Н.С. Кариосистематическое исследование дальневосточных видов *Poa* L. 2. // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 1. С. 89–96.
- Соколовская А.П., Пробатова Н.С. Кариологическое исследование злаков (Poaceae) южной части советского Дальнего Востока // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 8. С. 1143–1153.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока: В 8 т. / Отв. ред. С.С. Харкевич. Т. 1. Л.: Наука, 1985. 399 с.; т. 2. Л.: Наука, 1987. 446 с.; т. 3. Л.: Наука, 1988. 421 с.; т. 4. Л.: Наука, 1989. 380 с.; т. 5. СПб.: Наука, 1991. 390 с.; т. 6. СПб.: Наука, 1992. 428 с.; т. 7. СПб.: Наука, 1995. 395 с.; т. 8. СПб.: Наука, 1996. 383 с.
- Тимофеев–Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М., 1973. 275 с.
- Туркения В.Г. Биологические аспекты микроклимата муссонной зоны Дальнего Востока. Владивосток, 1991. 203 с.
- Фазовые переходы в биологических системах и эволюция биоразнообразия / Под ред. О.В. Ковалёва, С.Г. Жилина. СПб., 2007. 196 с.
- Флора российского Дальнего Востока: Алфавитные указатели к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», тт. 1–8 (1985–1996 гг.) / Под ред. А.Е. Кожевникова, Н.С. Пробатовой. Владивосток: Дальнаука, 2002. 180 с.
- Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1–8 (1985–1996 гг.) / Отв. ред. А.Е. Кожевников, Н.С. Пробатова. Владивосток, 2006. 456 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
- Flora of China. Vol. 22. Beijing: St. Louis, 2006. 733 p.
- Hanski I. Metapopulation dynamics // Nature. 1998. Vol. 396. P. 41–49.
- Hanski I. Metapopulation ecology. Oxford, 1999. 313 p.
- Hutchinson G.E. The niche: an abstractly inhabited hyper-volume // The ecological theatre and the evolutionary play. New York: Yale University Press, 1965. P. 26–78.
- Probatova N.S., Korobkov A.A., Gnutikov A.A., Rudyka E.G., Kotseruba V.V., Seledets V.P. IAPT/IOPB chromosome data 10 (K. Marhold, ed.) // Taxon. 2010. Vol. 59. N 6. P. 1934–1937, E 6–10.
- Probatova N.S., Rudyka E.G., Seledets V.P., Nechaev V.A. IAPT/IOPB chromosome data 6 (K. Marhold, ed.) // Taxon. 2008. Vol. 57. N 4. P. 1268–1271, E 4–12.
- Probatova N.S., Seledets V.P. Ecological differentiation of the Grass species (Poaceae) in the Russian Far East // Evolution, genetics, ecology and biodiversity: International conference. Abstracts. Vladivostok, 2001. P. 95.

- Probatova N.S., Seledets V.P. IAPT/IOPB chromosome data 5 (K. Marhold, ed.) // *Taxon*. 2008. Vol. 57. N 2. P. 555–558, E 7–16.
- Probatova N.S., Seledets V.P., Gnutikov A.A., Shatokhina A.V. IAPT/IOPB chromosome data 6 (K. Marhold, ed.) // *Taxon*. 2008. Vol. 57. N 4. P. 1272–1273, E 12-16.
- Probatova N.S., Seledets V.P., Rudyka E.G., Gnutikov A.A., Kozhevnikova Z.V., Barkalov V.Yu. IAPT/IOPB chromosome data 8 (K. Marhold, ed.) // *Taxon*. 2009. Vol. 58. N 4. P. 1284–1288, E 11–20.
- Seledets V.P., Probatova N.S. Ecological range and some problems of differentiation in the Grass family (Poaceae) in the Russian Far East // *Problems of evolution*. Vol. 5. Collected papers. Vladivostok, 2003. P. 213–220.
- Seledets V.P., Probatova N.S. Ecological ranges of plant species in monsoon zone of the Russian Far East // *Horizons in Earth Science Research*. Vol. 3. / Eds. B.Veress, J. Szigethy. New York: Nova Science Publishers, Inc., 2011. P. 33–67.
- Seledets V.P., Probatova N.S. Ecological ranges and ecological niches of plant species in the monsoon zone of Pacific Russia. New York: Nova Science Publishers, Inc., 2012. 154 p.