

УДК 581.5:57.063 (571)

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ И ЭКОАРЕАЛЫ ВИДОВ  
ЗЛАКОВ (РОАСЕАЕ) НА ПОЛУОСТРОВЕ КАМЧАТКА  
(ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ)  
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.*

Изучение экологических ниш и экоареалов видов злаков (Роасеае) на географическом профиле «центральная часть п-ова Камчатка – восточное побережье Камчатки» выявило большое разнообразие изменений реализованных экологических ниш видов, обусловленное изменением типа биоклимата: от континентального климата в центральной части Камчатки до типично муссонного климата на Тихоокеанском побережье полуострова. Анализ реализованных экологических ниш в контрастных биоклиматических зонах позволил выявить наиболее изменчивые экологические факторы. По результатам анализа экоареалов видов в координатах этих факторов выявлена их роль для разных эколого-биологических групп видов в различных биоклиматических зонах.

**К л ю ч е в ы е с л о в а:** экологическая ниша, экоареал, злаки, Роасеае, п-ов Камчатка, Дальний Восток России.

**ECOLOGICAL NICHEs AND ECOLOGICAL RANGES  
OF POACEAE SPECIES IN KAMCHATKA PENINSULA  
(RUSSIAN FAR EAST)**

*V.P. Seledets<sup>1</sup>, N.S. Probatova<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>*Pacific Geographical Institute FEB RAS, Vladivostok, Russia;*  
<sup>2</sup>*Institute of Biology and Soil Science, Vladivostok, Russia*

The study of ecological niches and ecological ranges of Poaceae species in the profile “Central part of Kamchatka Peninsula – Pacific Coast of Kamchatka” revealed the great variability of changes in realised ecological niches of species, conditioned by climatic changes from continental – Central Kamchatka

to the Pacific Coast. Analysis of realised ecological niches in different bioclimatic zones of Kamchatka Peninsula resulted in clearing of their the most variable ecological factors. Ecological ranges on the base of the most variable factors demonstrate the role of these factors in various bioclimatic zones.

**K e y w o r d s:** ecological niches, ecological ranges, Poaceae, monsoon climate, Kamchatka Peninsula, Russian Far East.

На значительной части Дальнего Востока России (ДВР) муссонный климат оказывает существенное влияние на растительный покров. Выявление способов адаптации видов к природным условиям муссонной зоны является фундаментальной проблемой, имеющей несомненное практическое значение для рационализации природопользования.

### Объекты и методы исследования

В качестве модельной территории нами был выбран п-ов Камчатка, поскольку на ее Тихоокеанском побережье наиболее ярко проявляются особенности муссонного климата умеренных широт, а в центральной части полуострова (далее – «Центральная Камчатка») – климат континентальный. В качестве модельной группы выбраны злаки – семейство Poaceae. Это крупное семейство можно считать модельным для ДВР (Пробатова, 1985). Для решения вопросов адаптации к условиям обитания мы применили метод анализа реализованных экологических ниш видов, поскольку степень реализованности экологической ниши вида в той или иной биоклиматической зоне является показателем успешности адаптации к условиям обитания. Экологическую нишу мы принимаем по Хатчинсону (Hutchinson, 1965). При анализе экологической ниши возникают вопросы: какие экологические факторы необходимо учитывать в первую очередь и в каких единицах их измерять. Нам представляется перспективной методология Л.Г. Раменского (1971), и мы широко использовали экологические шкалы, разработанные им и его последователями, поскольку они прошли многолетнюю проверку в России и в сопредельных странах и были официально рекомендованы для экологической оценки территории (Цаценкин, 1967; Цаценкин и др., 1968, 1974, 1978;

Бекмансуров, Жукова, 2000; Комарова, Ащепкова, 2000). Используя экологические шкалы, мы описывали и анализировали локальные и субрегиональные совокупности ценопопуляций видов растений, которые можно трактовать и как флороцено-типы растительности; более подробно этот вопрос был недавно рассмотрен С. В. Прокопенко (2015). Нами разрабатывается методика анализа экологических ниш и экологических ареалов, ориентированная на решение проблем экологии и биогеографии в различных биоклиматических зонах (Селедец, 1976а, 1976б; Пробатова, Селедец, 1998, 1999; Селедец, 2000, 2011; Селедец, Пробатова, 2003, 2007, 2015; Seledets, Probatova, 2011, 2012).

На географических профилях от низовьев р. Лены до Северной Корьяки и от Центральной Якутии до Командорских островов, от Приханкайской равнины до Южных Курил нами было прослежено изменение экологических ниш видов в родах *Agrostis*, *Arctagrostis*, *Arundinella*, *Calamagrostis*, *Koeleria*, *Phleum*, *Poa*, *Trisetum*. Установлено, что по мере продвижения из континентальных регионов в зону действия дальневосточного муссонного климата закономерно изменяется весь комплекс параметров экологических ниш видов. У видов, флорогенетически связанных с континентальными территориями, выявлен и описан процесс «океанизации» экологических ниш. У видов, флорогенетически связанных с приокеаническими территориями Северной Пацифики, выявлен и описан процесс «континентализации» экологических ниш.

По результатам анализа экологических ниш видов, инвазионных на ДВР, выявлены и описаны три типа инвазии: островной, континентальной и региональной. Показано, что степень освоения максимально возможной для данного вида экологической ниши закономерно изменяется в различных частях географического ареала вида. Выявлена зависимость между степенью освоения видом экологической ниши и перспективой его дальнейшей инвазии.

В тех случаях, когда изменения экологических ниш сопровождаются теми или иными морфологическими и др. изменениями, имеются основания говорить об экологической дифференциации видов. Нами были выявлены и описаны различ-

ные типы экологической дифференциации в различных таксономических группах: линейная (виды составляют ряд по нарастанию значения наиболее важного для этой группы видов экологического фактора), диагональная (виды составляют ряд по совокупности двух ведущих факторов среды), разнонаправленная (от наименее специализированного таксона экологическая дифференциация идет в разных направлениях).

Изменение экологических ниш видов в различных частях их географических ареалов может свидетельствовать о степени антропогенного преобразования растительного покрова. Накоплен значительный материал по кариологической ситуации у видов злаков Poaceae в различных частях их географических ареалов. Однозначной зависимости величины экологической ниши вида и степени ее освоения от уровня плоидности вида пока не выявлено. Получены данные о том, что стабильной кариологической ситуации обычно соответствует максимально реализованная экологическая ниша, характерная для данного вида в той или иной биоклиматической зоне. При наличии кариологических рас у вида параметры реализованной экологической ниши проявляют высокую степень изменчивости. Представляется перспективным задачи такого рода решать на уровне локальных, субрегиональных и региональных совокупностей ценопопуляций в трех аспектах: зонально-географическом (сравнительное изучение реализованных экологических ниш в различных природных зонах), секториальном (экологические ниши в континентальном и в муссонном климатах), динамическом (изменение экологических ниш при естественных и антропогенных сукцессиях). В дальнейшем изложении мы используем термин «ниша» вместо «реализованная экологическая ниша», исключительно ради краткости.

Выявление степени освоения видами экологического пространства осуществлялось нами поэтапно.

1. Зонирование района исследования. Выделена зона максимального влияния Тихоокеанского муссона (восточное побережье п-ова Камчатка) и зона континентализации климатического режима (центральная часть Камчатки, или Центральная Камчатка), последняя отграничена от морских побережий горными хребтами.

2. Экологическая оценка местообитаний. Для каждого экологического фактора выявлена амплитуда (диапазон толерантности) в ступенях экологических шкал.

3. Вычисление степени освоения экологических факторов в процентах от максимального значения соответствующей экологической шкалы.

4. Вычисление величины реализованной экологической ниши по совокупности данных о диапазонах изменчивости (амплитуде) экологических факторов.

Одной из задач нашего исследования было выявить основные тенденции адаптации видов к экологическим условиям в контрастных биоклиматических зонах. Эти тенденции выявляются на ценопопуляционном уровне. Сравнительному изучению подвергались ценопопуляции в континентальной и прибрежной биоклиматических зонах (Веремчук, 2006).

## Природные условия района исследования

### Рельеф и климат

Камчатка расположена в восточной, Притихоокеанской части Азиатского континента, в зоне сочленения окраинно-материковых и прибрежноморских регионов, где вариабельность природных условий особенно велика. Она обусловлена закономерностями региональной дифференциации и интеграции, а также долготной секторностью зональных и азональных ландшафтов. Особенности дальневосточного муссонного климата, характерного для Камчатки, обусловлены рядом факторов. Общую характеристику района исследования приводим по Р.И. Никоновой (2008) и В.М. Шулькину (2008). Камчатка – страна среднегорного и высокогорного альпинотипного рельефа. Орографию Камчатки определяют Срединный и Восточно-Камчатский хребты, в состав которых входит и Восточный вулканический пояс. С горными сооружениями сопряжены Западно-Камчатская и Центрально-Камчатская депрессии и Восточно-Камчатский прогиб.

Камчатка на всей истории ее формирования была и остается тектонически активной. Основные геоморфоструктуры

Камчатки созданы вулканической тектоникой. К вулканотектоническим сооружениям относится Срединно-Камчатский хребет. Это сложная система тектонических и вулканотектонических хребтов, нагорий, вулканических плато и вулканических построек центрального типа. Абсолютные высоты Срединно-Камчатского хребта – от 1500 до 2000 м, максимальная высота – 3970 м (Ичинский вулкан).

В пределах высокогорий рельеф осложнен ледниковыми формами – ледяными шапками, карами, троговыми долинами и грядами конечных и боковых морен. Срединно-Камчатский хребет – один из районов современного оледенения. Наибольшее распространение здесь имеют каровые ледники. Восточно-Камчатское горное сооружение состоит из ряда хребтов: Авачинского, Ганальского, Валагинского, Кумроч. Рельеф этих хребтов имеет высокогорный облик (высоты 2000-2500 м) с резко очерченными скалистыми гребнями. В Восточную горную систему входит и Восточный вулканический пояс. Вулканы Авачинский (2841 м), Корякский (3456 м), Жупановский (2958 м), Карымский (1486 м), Кроноцкий (3528 м) образуют вулканические хребты и нагорья. На севере Восточного вулканического пояса расположена крупнейшая на Камчатке Ключевская группа вулканов. Вулканы Ключевской (4750 м), Плоский Толбачик и Безымянный – действующие. В пределах Ключевского вулкана расположен ледник Эрмана – один из самых крупных современных ледников.

Горный рельеф полуостровов Тихоокеанского побережья Камчатки (Озерный, Камчатский мыс, Кроноцкий, Шипунский, средние высоты – 1200-1300 м) характеризуются резкими очертаниями, глубоким расчленением. Полуострова разделяются широко открытыми заливами (Озерный, Кроноцкий, Камчатский мыс, Авачинская губа). Горные массивы этих полуостровов круто обрываются к морю. Для Центрально-Камчатской депрессии характерен равнинно-аккумулятивный рельеф, его особенности обусловлены дренирующим эффектом рек Быстрая и Камчатка.

Природные особенности Камчатки во многом обусловлены ее расположением в Дальневосточном муссонном секторе.

1. Дальневосточный муссонный сектор – территория с жесткими биоклиматическими условиями. Для него характерны: отрицательные среднегодовые температуры воздуха, многолетняя мерзлота на обширных территориях, длительное сезонное промерзание почв.

2. Гумидный прохладный климат обуславливает избыток атмосферных осадков.

3. Преобладание горного рельефа способствовало формированию ландшафтов быстрого водообмена, особенно в зонах многолетнемерзлых пород. Основная часть литогенной основы ландшафтов на Камчатке – инертные вулканогенные (эффузивные и интрузивные), терригенно-кремнистые и туфогенные породы, устойчивые к выветриванию.

Если рассматривать Камчатку в целом, не расчленяя ее на биоклиматические зоны, то климат п-ова Камчатка – умеренно-континентальный, холодный, избыточно влажный. Сумма температур более 10 градусов составляет 300-1200 градусов. Зима холодная, многоснежная. Годовое количество осадков варьирует от 350 до 900 мм, а в горах – до 1200 мм. Годовой коэффициент увлажнения 1,0-1,3, его наименьшее значение – в Центрально – Камчатской депрессии. Многолетняя мерзлота носит островной характер. По термическим показателям Камчатка находится в холодном поясе. Средняя температура самого теплого месяца не превышает 15 градусов, самого холодного – от 10 до 20 градусов ниже нуля (Пшеничников, Пшеничникова, 2008).

На формирование климата Камчатки в наибольшей степени влияет взаимодействие Азиатского континента и Тихого океана. Важнейшие факторы, влияющие на климат Камчатки:

- невысокий радиационный приток солнечной энергии;
- влияние трех климатических центров (сибирский антициклон, тихоокеанский антициклон, алеутская депрессия), а также влияние сезонных центров действия атмосферы – охотоморского антициклона и амурской депрессии;
- влияние климатических фронтов (арктический фронт и фронт

- умеренных широт), для которых характерна интенсивная циклоническая деятельность;
- влияние тропических циклонов;
  - преобладание горного рельефа.

Среднее многолетнее поле атмосферного давления на Камчатке меняется по временам года. Зимой здесь располагается сибирский антициклон над полуостровом и алеутская депрессия над океаном, летом – азиатская депрессия над полуостровом, с двумя центрами (южноазиатским и дальневосточным), и северотихоокеанский субтропический антициклон над океаном. Влияние континента проявляется главным образом зимой, когда сухой и сильно охлажденный на континенте воздух проникает на Камчатку в виде зимнего муссона, представляющего собой северо-западный и северный потоки континентального воздуха, оттекающего от восточной приферии сибирского антициклона, что снижает отепляющее действие Тихого океана на побережье. Температура воздуха зимой на Тихоокеанском побережье гораздо ниже, чем на европейской территории России на той же широте. Область высоких амплитуд температуры вытянута вдоль восточной окраины Азии вплоть до 40 градусов с.ш. Переход от высоких амплитуд температуры к низким происходит резко, в узкой прибрежной зоне амплитуды уменьшаются в 3-5 раз. Таким образом, по совокупности данных климат над сушей уже на расстоянии 200-300 км от береговой черты является резко континентальным.

Влияние океана проявляется главным образом летом, когда влажный воздух проникает на Камчатку в виде летнего муссона, представляющего собой юго-восточный и южный потоки морского воздуха. Эти потоки перемещаются по западной периферии северо-тихоокеанского субтропического антициклона. Распределение атмосферного давления, температуры воздуха и структуры осадков указывают на наличие муссона умеренных широт не только на Камчатке, но и на всем севере ДВР.

Муссон – не только смена ветра от зимы к лету, но и преобладающие осадки в один из периодов года. В качестве нового индекса муссона Восточной Азии может быть использован индекс, являющийся суммой ветрового индекса Хромова

и процентного отношения осадков за период с июня по август в годовой сумме осадков, за вычетом процентного отношения амплитуд среднемесячных температур воздуха к максимальным амплитудам на Земном шаре. Новый индекс, сохраняя черты распределения индекса Хромова, существенно уточняет интенсивность муссона (Тунеголовец, 2008).

### **Ландшафты и почвенно-растительный покров**

На п-ове Камчатка преобладают ландшафты кедрового стланика и ольховника кустарникового, парковых лесов из березы Эрмана с луговыми травами и крупнотравьем, лугов, в том числе крупнотравных, вариантов тундр, болот; тайга локализована в пределах Центральной Камчатки (Урусов, Чипизубова, 2008). Камчатка относится к Дальневосточной таежно-лесной области, которая простирается от Пенжинской губы на севере до низовьев Амура на юге. В ее состав, кроме Камчатки, входят о. Сахалин и Курильские о-ва. Климат Дальневосточной таежно-лесной области холодный муссонный. Здесь наблюдается переход от океанических условий Тихоокеанского побережья к резкоконтинентальным условиям Восточной Сибири, что обуславливает дифференциацию области на две зоны: лесную пеплово-вулканических почв и зону буротаежных почв и подзолов. Эти подзоны простираются почти меридионально и сменяют друг друга с востока на запад. Почвы глубоко промерзают, многолетняя мерзлота имеет островной характер распространения. Почвы развиваются преимущественно в условиях промывного типа водного режима.

В пределах области выделяются четыре горных провинции: Камчатская, Охотская, Сихотэ-Алинско-Сахалинская, Верхнеамурско-Буреинская. Зона лесных пеплово-вулканических почв включает территорию п-ова Камчатка и ряда Курильских островов. В ней выделяется одна равнинная Камчатская провинция и одна горная Камчатская провинция, в которых распространены преимущественно лесные пеплово-вулканические и подзолистые иллювиально-гумусовые почвы. Обе

эти провинции входят в Тихоокеанский вулканический пояс с активной современной вулканической деятельностью. Это в значительной степени определяет специфику почвообразования на Камчатке. Наиболее распространенными почвообразующими породами являются вулканические пеплы и пески. Вулканическая деятельность является ведущим фактором в формировании почв Камчатки. Она обусловила своеобразие их морфологического облика, гранулометрического, минералогического и химического состава. Вулканическая деятельность обусловила полигенетичность почв и их омолаживание. По интенсивности пеплопадов на Камчатке выделяются три зоны: интенсивных пеплопадов (восточная часть), умеренных пеплопадов (южная и юго-западная части), ослабленных и слабых пеплопадов (северная и северо-западная части Камчатки).

Наиболее распространенным типом растительности на Камчатке являются березовые леса (береза Эрмана) с высоким травяным покровом. По биологической продуктивности они близки к лесостепной зоне. На меньшей площади распространены хвойные леса, среди них преобладают лиственничные леса с кустарничково-мохово-травянистым напочвенным покровом. На горных территориях выражена вертикальная поясность: лесная зона с высотой сменяется сообществами кедрового и ольхового стлаников, переходящими выше в горную тундру. Заросли кустарников распространены и на равнинных территориях западного и восточного побережий Камчатки. Широко распространены луговые сообщества (Пшеничников, Пшеничникова, 2008

## Результаты и обсуждение

### **Освоение экологического пространства на территориях с различными биоклиматическими режимами**

Освоение видами экологического пространства в Центральной Камчатке и на восточном морском побережье полуострова показано в табл. 1. Анализ приведенных в ней данных

Таблица 1 – Table 1

Освоение экологического пространства (%) видами Poaceae в  
центральной части п-ова Камчатка (ЦК)  
и на восточном морском побережье (МП)

Occupation of ecological space (%) by Poaceae species in  
central part of Kamchatka Peninsula and on its eastern coast

Вид	ЦК	МП
<i>Agrostis clavata</i>	38	63
<i>Alopecurus aequalis</i>	56	57
<i>Arctagrostis latifolia</i>	43	60
<i>Calamagrostis lapponica</i>	28	57
<i>C. neglecta</i>	23	42
<i>C. sesquiflora</i>	12	47
<i>Elymus confusus</i>	33	39
<i>E. gmelinii</i>	34	34
<i>E. jacutensis</i>	42	45
<i>Festuca rubra</i>	52	58
<i>Hierochloe alpina</i>	57	36
<i>Poa alpigena</i>	66	43
<i>P. arctica</i>	55	51
<i>P. glauca</i>	54	42
<i>P. malacantha</i>	50	52
<i>P. nemoralis</i>	46	22
<i>P. palustris</i>	48	38
<i>P. pratensis</i>	39	54
<i>Trisetum molle</i>	52	53
<i>T. sibiricum</i>	55	55
<i>T. spicatum</i>	45	64

позволяет дифференцировать виды по характеру реакции на изменение биоклиматического режима. Мы выделяем три группы видов.

1) Индифферентные виды: величина реализованной экологической ниши не зависит от климатического режима.

2) Континентальные виды: максимальная величина реализованной экологической ниши – в континентальных условиях.

3) Приокеанические виды: максимальная величина реализованной экологической ниши – на морском побережье.

### **Индифферентные виды**

Мы группируем виды по признаку сходной реакции на изменение условий обитания. Поскольку метод экологических шкал не претендует на абсолютную точность, мы включили виды в группу индифферентных, если разница в оценке ниш по шкалам не превышает 5%. В группу индифферентных видов входят: *Alopecurus aequalis* Sobol., *Elymus gmelinii* (Ledeb.) Tzvel., *E. jacutensis* (Drob.) Tzvel., *Festuca rubra* L., *Poa arctica* R.Br., *P. malacantha* Kom., *Trisetum molle* Kunth, *T. sibiricum* Rupr.

Характер реализованной экологической ниши в значительной степени определяется тем, в какой группе экологических факторов происходят наиболее существенные изменения под воздействием природных факторов и природно-хозяйственной ситуации в целом. Мы выделяем три группы факторов. Непосредственно действующие факторы: увлажнение, переменность увлажнения, затенение, богатство и засоленность почвы. Непосредственно распределяющие факторы: гранулометрический состав почвы и дренаж. Косвенно перераспределяющие факторы: обновляемость почвы и антропогенные воздействия. Рассмотрим реакцию видов на изменение условий произрастания.

*Alopecurus aequalis* (табл. 2). Степень освоения прямодействующих экологических факторов в Центральной Камчатке немного выше, чем на морском побережье. По отношению к другим экологическим факторам различий не выявлено. Наибольшие различия между Центральной Камчаткой и морским

побережьем выявлены по увлажнению, богатству и засоленности почвы. Амплитуда по увлажнению – ступени 30-38, по богатству и засоленности почвы – ступени 33-37. Величина экоареала в координатах этих факторов в Центральной Камчатке – 300 условных единиц (у.е.), на морских побережьях – 418 у.е. (1 условная единица – у.е. – экологического пространства равна 1% максимально возможного экологического ареала). Величина реализованной экологической ниши вида в рассматриваемых контрастных условиях – стабильная.

Таблица 2 – Table 2  
Освоение экологического пространства ценопопуляциями  
*Alopecurus aequalis* и *Elymus gmelinii*

Occupation of ecological space by coenopopulations  
of *Alopecurus aequalis* and *Elymus gmelinii*

Вид Территория	<i>Alopecurus aequalis</i>						<i>Elymus gmelinii</i>					
	ЦК			МП			ЦК			МП		
Сектор экологической ниши	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Увлажнение	69-99	30	25	68-106	38	32	61-67	15	12	62-71	9	7
Богатство и засоленность почвы	7-17	10	33	5-16	11	37	7-14	7	23	7-13	4	13
Гранулометрический состав почвы	1-13	12	80	1-13	12	80	3-13	10	73	5-14	9	60
Дренаж	1-7	6	50	1-7	6	50	4-10	6	50	6-11	5	42
Антропоотолерантность	1-9	8	80	1-9	8	80	3-6	3	30	2-5	3	30
Переменность увлажнения	4-17	13	65	4-17	13	65	8-12	4	20	1-11	10	50
Обновляемость почвы	8-20	12	60	8-20	12	60	4-14	10	50	1-11	10	50
<b>Затенение</b>	2-10	8	53	2-10	8	53	1-3	2	13	1-4	3	20

Примечание. Условные обозначения: ЦК – центральная часть п-ова Камчатка, МП – восточное морское побережье Камчатки, Д – диапазон в ступенях экологической шкалы, А – амплитуда в ступенях экологической шкалы, О – освоение экологического фактора в процентах от максимального значения экологической шкалы.

*Elymus gmelinii* (табл. 2). Освоение важнейших прямодействующих экологических факторов (увлажнения и богатства и засоленности почвы) в Центральной Камчатке на 5% и 10% соответственно больше, чем на морских побережьях, но в той же группе экологических факторов наблюдается и противоположная тенденция: степень освоения переменности увлажнения и затенения на морских побережьях соответственно на 30% и 7% выше, чем в центральной части Камчатки. В отношении гранулометрического состава почвы и дренажа, степень освоения этих факторов в Центральной Камчатке на 13% и 8% соответственно выше, чем на морских побережьях. Величина экоареала в координатах этих факторов в Центральной Камчатке – 105 у.е., на морских побережьях – 36 у.е. *Elymus gmelinii* удерживает прочные эколого-фиоценотические позиции в Центральной Камчатке в результате более эффективного использования важнейших прямодействующих экологических факторов. Главный резерв адаптации к условиям морских побережий – более эффективное освоение фактора переменности увлажнения. Величина реализованной экологической ниши вида остается постоянной.

*Elymus.jacutensis* (табл. 3). Наиболее существенные изменения выявлены в степени освоения непосредственно действующих факторов: для богатства и засоленности почвы на морских побережьях она на 20% меньше, чем в Центральной Камчатке, для переменности увлажнения – на 10%. В группе непосредственно перераспределяющих факторов выявлены две тенденции изменения по мере приближения к морским побережьям: для дренажа – снижение на 17%, а для гранулометрического состава почвы – увеличение на 20%. Из косвенно перераспределяющих факторов существенно изменяется степень освоения фактора обновляемости почвы: на морских побережьях она на 20% больше, чем в Центральной Камчатке. Влияние антропогенного фактора изменяется на 10%. Величина экоареала в координатах этих факторов: в Центральной Камчатке – 48 у.е., на морских побережьях – 100 у.е. Укрепление эколого-фиоценотических позиций *Elymus.jacutensis* про-

Таблица 3 – Table 3

Освоение экологического пространства ценопопуляциями  
*Elymus jacutensis* и *Festuca rubra*

Occupation of ecological space by coenopopulations  
of *Elymus jacutensis* and *Festuca rubra*

Вид	<i>Elymus jacutensis</i>						<i>Festuca rubra</i>					
	ЦК			МП			ЦК			МП		
Территория	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Сектор экологической ниши	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Увлажнение	63-77	14	12	52-65	13	11	60-87	27	22	62-84	22	18
Богатство и засоленность почвы	5-15	10	33	10-14	4	13	14-15	11	37	5-16	11	37
Гранулометрический состав почвы	5-13	8	53	4-14	10	73	3-15	12	80	3-15	12	80
Дренаж	3-12	9	75	2-9	7	58	4-12	8	67	5-12	7	51
Антропоотолерантность	3-6	3	30	1-5	4	40	1-6	5	50	1-8	7	70
Переменность увлажнения	6-12	6	30	4-12	8	40	6-15	9	45	1-15	14	70
Обновляемость почвы	5-11	6	30	7-17	10	50	1-16	15	75	1-20	19	95
<b>Затенение</b>	1-11	10	73	1-11	10	73	1-7	6	40	1-7	6	40

Примечание. Условные обозначения: ЦК – центральная часть п-ова Камчатка, МП – восточное морское побережье Камчатки, Д – диапазон в ступенях экологической шкалы, А – амплитуда в ступенях экологической шкалы, О – освоение экологического фактора в процентах от максимального значения экологической шкалы.

исходит за счет лучшей адаптации к разнообразию эдафических условий. Размер реализованной экологической ниши вида остается стабильным.

***Festuca rubra*** (табл. 3). Различия в величине и структуре реализованной экологической ниши между Центральной Камчаткой и морскими побережьями по всем экологическим факторам незначительны. Выявлены только различия в переменности увлажнения (на морских побережьях на 25% больше),

обновляемости и антропоотолерантности (на морских побережьях на 20% больше). Величина экоареала в этих координатах в Центральной Камчатке – 135 у.е., на морских побережьях – 266 у.е. Укреплению эколого-фитоценологических позиций *Festuca rubra* на морских побережьях способствует также высокая степень устойчивости этого вида к антропогенным воздействиям. Величина реализованной экологической ниши остается стабильной.

***Poa arctica*** (табл. 4). Среди прямодействующих экологических факторов не выявлено существенных различий между Центральной Камчаткой и морскими побережьями, кроме переменности увлажнения, которая в Центральной Камчатке на 48% больше, чем на морских побережьях. Наибольшие различия между Центральной Камчаткой и морскими побережьями выявлены в степени освоения факторов переменности увлажнения и обновляемости почвы (в Центральной Камчатке амплитуда больше на 7 и 6 ступеней соответственно). Величина экоареала в этих координатах в Центральной Камчатке – 165 у.е., на морских побережьях – 162 у.е. Следовательно, *Poa arctica* получает преимущества в Центральной Камчатке за счет лучшей адаптации к наиболее динамичным факторам. В частности, на морских побережьях возрастает степень адаптации к разнообразию гранулометрического состава почвы. Величина реализованной экологической ниши вида остается стабильной.

***Poa malacantha*** (табл. 4). Степень освоения экологических факторов в Центральной Камчатке выше, чем на морских побережьях: увлажнения – на 9%, богатства и засоленности почвы – на 17%, гранулометрического состава почвы – на 7%, дренажа – на 8%, переменности увлажнения – на 20%. По другим экологическим факторам степень освоения выше на морских побережьях: антропоотолерантности – на 30%, обновляемости почвы – на 15%, затенения – на 33%. Наибольшая изменчивость в освоении экологических факторов – по антропоотолерантности и затенению. Величина экоареала в этих координатах в Центральной Камчатке – 9 у.е., на морских побережьях – 48 у.е. Прочные эколого-фитоценологические позиции *Poa malacantha* на морских побережьях обусловлены, в основном, устойчивостью этого вида к антропогенным воздействиям. Величина реализованной экологической ниши вида остается стабильной.

Таблица 4 – Table 4

Освоение экологического пространства ценопопуляциями  
*Poa arctica* и *P. malacantha*

Occupation of ecological space by coenopopulations  
of *Poa arctica* and *P. malacantha*

Вид	<i>Poa arctica</i>						<i>Poa malacantha</i>					
	ЦК			МП			ЦК			МП		
Территория	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Сектор экологической ниши												
Увлажнение	60-84	24	20	68-91	23	19	53-84	31	26	62-82	20	17
Богатство и засоленность почвы	5-16	9	30	5-13	8	27	2-14	12	40	5-12	7	23
Гранулометрический состав почвы	5-15	10	67	2-14	12	80	5-14	9	60	6-14	8	53
Дренаж	1-10	9	75	2-12	10	83	3-12	9	75	4-12	8	67
Антропоотолерантность	1-5	4	40	1-5	4	40	1-4	3	30	1-7	6	60
Переменность увлажнения	1-19	18	90	4-15	11	55	1-15	14	70	5-15	10	50
Обновляемость почвы	4-13	9	45	2-17	15	75	4-20	16	80	1-20	19	95
<b>Затенение</b>	3-9	6	40	2-9	7	41	1-4	3	20	1-9	8	53

П р и м е ч а н и е. Условные обозначения: ЦК – центральная часть п-ова Камчатка, МП – морское побережье востока Камчатки, Д – диапазон в ступенях экологической шкалы, А – амплитуда в ступенях экологической шкалы, О – освоение экологического фактора в процентах от максимального значения экологической шкалы.

*Trisetum molle* (табл. 5). Степень освоения прямодействующих экологических факторов в Центральной Камчатке значительно выше, чем на морских побережьях: увлажнения – на 29%, богатства и засоленности почвы – на 17%, переменности увлажнения – на 20%, затенения – на 13%. Изменение перераспределяющих факторов не так однозначно: по гранулометрическому составу почвы превышение на 13% на морских побережьях, а по дренажу – превышение на 24% в Центральной Камчатке. Наибольшие различия между Центральной Кам-

чаткой и морскими побережьями выявлены в степени освоения факторов увлажнения и переменности увлажнения: различия составляют соответственно 34 и 10 ступеней. Величина экоареала в этих координатах в Центральной Камчатке – 387 у.е., на морских побережьях – 17 у.е. Согласно этим данным, усиление эколого-фитоценологических позиций *Trisetum molle* в Центральной Камчатке происходит в результате более эффективного использования климатических ресурсов – степени и характера увлажнения. Величина реализованной экологической ниши вида остается при этом неизменной.

Таблица 5 – Table 5  
Освоение экологического пространства ценопопуляциями  
*Trisetum molle* и *T. sibiricum*

Occupation of ecological space by coenopopulations  
of *Trisetum molle* and *T. sibiricum*

Вид	<i>Trisetum molle</i>						<i>Trisetum sibiricum</i>					
	ЦК			МП			ЦК			МП		
Территория	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Сектор экологической ниши	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Увлажнение	52-95	43	36	60-71	9	7	56-84	28	23	62-84	22	18
Богатство и засоленность почвы	3-11	8	27	10-13	3	10	3-15	12	40	7-13	6	20
Гранулометрический состав почвы	4-13	9	60	3-13	10	73	2-13	11	73	5-15	10	73
Дренаж	2-11	9	75	4-11	7	51	3-10	7	58	1-12	11	92
Антропоустойчивость	1-6	5	50	1-7	6	60	1-6	5	50	2-8	6	60
Переменность увлажнения	6-15	9	45	7-11	4	20	1-18	17	85	1-14	13	65
Обновляемость почвы	3-17	14	70	1-20	19	95	5-18	13	65	2-11	9	45
<b>Затенение</b>	3-11	8	40	2-9	7	40	1-8	7	47	1-8	7	47

П р и м е ч а н и е. Условные обозначения: ЦК – центральная часть п-ова Камчатка, МП – восточное морское побережье Камчатки, Д – диапазон в ступенях экологической шкалы, А – амплитуда в ступенях экологической шкалы, О – освоение экологического фактора в процентах от максимального значения экологической шкалы.

*Trisetum sibiricum* (табл. 5). Степень освоения прямодействующих экологических факторов в Центральной Камчатке выше, чем на морских побережьях: увлажнения – на 5%, богатства и засоленности почвы – на 20%, переменности увлажнения – на 20%. Изменение перераспределяющих факторов не так однозначно: по дренажу и антропоотолерантности на морских побережьях превышение на 34% и 10% соответственно, а по обновляемости почвы степень освоения в Центральной Камчатке на 20% выше, чем на морских побережьях. Наибольшие различия между Центральной Камчаткой и морскими побережьями выявлены в степени освоения факторов богатства и засоленности почвы: в Центральной Камчатке амплитуда больше на 6 и 4 ступени соответственно. Величина экоареала в этих координатах в Центральной Камчатке – 84 у.е., на морских побережьях – 66 у.е. Из этого следует, что эколого-фитоценотические позиции *Trisetum sibiricum* в Центральной Камчатке гораздо прочнее, чем на морских побережьях, за счет более эффективного использования эдафических факторов. Величина реализованной экологической ниши вида остается при этом неизменной.

Типы трансформации реализованных экологических ниш на географическом профиле «Центральная Камчатка – восточное побережье» выявляются в результате анализа экоареалов в координатах экологических факторов, наиболее изменчивых в конкретной природно-хозяйственной ситуации. Для индифферентных видов выявлены следующие группы видов. На первом месте в названии группы стоит более значимый экологический фактор.

«Увлажнение – богатство и засоленность почвы». В эту группу входят *Alopecurus aequalis*, *Elymus gmelinii*, *Festuca rubra*.

«Переменность увлажнения – обновляемость почвы»: *Poa arctica*.

«Увлажнение – переменность увлажнения»: *Trisetum molle*.

«Богатство и засоленность почвы – дренаж»: *Trisetum sibiricum*.

«Гранулометрический состав почвы – обновляемость почвы»: *Elymus jacutensis*.

«Антропопотолерантность – затенение»: *P. malacantha*.

#### Континентальные виды

В эту группу входят: *Hierochloe alpina* (Sw.) Roem. et Schult., *Poa alpigena* (Blytt) Lindm., *Poa glauca* Vahl.

***Hierochloe alpina*** (табл. 6). Этот вид более успешно осваивает экологическое пространство в Центральной Камчатке в результате совместного однонаправленного действия совокупности непосредственно перераспределяющих факторов, степень их освоения там значительно выше, чем на морских побережьях: гранулометрического состава почвы – на 40%, дренажа – на 33%. На втором месте по степени влияния стоят прямодействующие факторы: увлажнение больше на 14%, затенение – на 40%. Косвенно перераспределяющие факторы – на третьем месте: степень обновляемости почвы в Центральной Камчатке на 15%, антропопотолерантность на 10% больше, чем на морских побережьях. Исходя из того, что адаптация этого вида к условиям произрастания происходит преимущественно в сфере действия непосредственно перераспределяющих факторов, мы проанализировали экоареалы в Центральной Камчатке и на морских побережьях в координатах гранулометрического состава почвы (амплитуда 12 и 6 ступеней соответственно) и дренажа (амплитуда 9 и 5 ступеней). Величина экоареала в этих координатах в Центральной Камчатке – 108 у.е., на морских побережьях – 30 у.е. Величина реализованной экологической ниши в Центральной Камчатке – 57%, на морских побережьях – 36%.

***Poa alpigena*** (табл. 6). Наиболее активно освоение экологических факторов этим видом происходит в Центральной Камчатке: дренажа – на 84% больше, обновляемости почвы – на 65% больше, чем на морских побережьях. На втором месте в этом отношении – гранулометрический состав почвы (на 26% больше) и затенение (на 33% больше). Основные прямодействующие факторы – увлажнение, богатство и засоленность почвы – в большей степени (на 8%) осваиваются на морских побережьях. Поскольку, судя по амплитуде, для адапта-

ции этого вида важнейшими факторами являются дренаж и обновляемость субстрата (амплитуда в Центральной Камчатке больше на 9 и 13 ступеней соответственно), то наиболее показательны экоареалы в этой системе координат. Величина экоареала в этих координатах в Центральной Камчатке – 108 у.е., на морских побережьях – 30 у.е. Величина реализованной экологической ниши в Центральной Камчатке – 66%, на морских побережьях – 43%.

Таблица 6 – Table 6

Освоение экологического пространства ценопопуляциями  
*Hierochloe alpina* и *Poa alpigena*

Occupation of ecological space by coenopopulations  
of *Hierochloe alpina* and *Poa alpigena*

Вид	<i>Hierochloe alpina</i>						<i>Poa alpigena</i>					
	ЦК			МП			ЦК			МП		
Территория	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Сектор экологической ниши	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Увлажнение	54-85	31	25	63-76	13	11	60-81	21	17	61-91	30	25
Богатство и засоленность почвы	2-13	11	37	3-16	13	43	2-15	13	43	2-19	17	55
Ганулометрический состав почвы	2-14	12	80	8-14	6	40	1-15	14	93	6-12	10	67
Дренаж	3-12	9	75	6-11	5	42	1-11	10	92	5-6	1	8
Антропоотолерантность	1-4	3	30	1-3	2	20	1-8	7	70	1-9	8	80
Переменность увлажнения	1-16	15	75	4-15	11	55	1-15	14	70	1-14	13	65
Обновляемость почвы	2-14	12	60	1-10	9	45	3-18	15	75	10-12	2	10
<b>Затенение</b>	1-11	10	73	1-6	5	33	1-11	10	67	1-6	5	34

Примечание. Условные обозначения: ЦК – центральная часть п-ова Камчатка, МП – морское побережье, Д – диапазон в степенях экологической шкалы, А – амплитуда в степенях экологической шкалы, О – освоение экологического фактора в процентах от максимального значения экологической шкалы.

Таблица 7 – Table 7

Освоение экологического пространства ценопопуляциями  
*Poa glauca* и *Agrostis clavata*

Occupation of ecological space by coenopopulations  
of *Poa glauca* and *Agrostis clavata*

Вид	<i>Poa glauca</i>						<i>Agrostis clavata</i>					
	ЦК			МП			ЦК			МП		
Территория	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Сектор экологической ниши	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Увлажнение	51-78	27	22	60-72	12	10	55-72	17	14	61-85	24	20
Богатство и засоленность почвы	3-15	12	40	8-15	7	23	4-14	10	33	2-17	15	50
Гранулометрический состав почвы	3-14	11	73	3-12	8	53	4-13	9	60	2-15	13	87
Дренаж	4-12	8	67	4-11	7	58	4-7	3	25	2-11	9	75
Антропоотолерантность	1-8	7	70	1-5	4	40	2-5	3	30	1-6	5	50
Переменность увлажнения	7-17	10	50	4-11	7	35	1-18	17	85	3-17	14	70
Обновляемость почвы	2-17	15	75	1-18	17	85	10-18	8	40	2-20	18	90
<b>Затенение</b>	1-6	5	33	2-7	5	33	4-8	4	21	1-10	9	60

Примечание. Условные обозначения: ЦК – центральная часть Камчатки, МП – морское побережье, Д – диапазон в степенях экологической шкалы, А – амплитуда в степенях экологической шкалы, О – освоение экологического фактора в процентах от максимального значения экологической шкалы.

*Poa glauca* (табл. 7). Наиболее полно по сравнению с морскими побережьями в Центральной Камчатке осваиваются гранулометрический состав почвы (на 20% больше) и устойчивость к антропогенным воздействиям (на 30% больше). На втором месте – увлажнение и богатство и засоленность почвы (больше на 12% и 17% соответственно). На третьем месте – переменность увлажнения, обновляемость почвы и дренаж

(в Центральной Камчатке освоение этих факторов на 15%, 10% и 9% соответственно больше). Анализ экоареалов в координатах «антропоотолерантность – гранулометрический состав почвы» показывает, что величина экоареала в Центральной Камчатке в три раза больше, чем на морских побережьях. Величина реализованной экологической ниши в Центральной Камчатке – 54%, на морских побережьях – 42%.

Среди видов растений с континентальным типом реализованной экологической ниши по типу наиболее активной адаптации к среде обитания нами выделены следующие группы.

«Увлажнение – обновляемость почвы»: *Poa alpigena*.

«Гранулометрический состав почвы – дренаж»: *Hierochloe alpina*.

«Антропоотолерантность – гранулометрический состав почвы»: *Poa glauca*.

### Приокеанические виды

В эту группу входят: *Agrostis clavata* Trin., *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) C. Hartm., *C. neglecta* (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Schreb., *C. sesquiflora* (Trin.) Tzvelev, *Elymus confusus* (Roshev.) Tzvelev, *Poa palustris* L., *P. pratensis* L., *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt.

*Agrostis clavata* (табл. 7). По большинству экологических факторов степень освоения на морских побережьях выше, чем в Центральной Камчатке. На первом месте в этом отношении – дренаж (выше на 50%), затенение (выше на 39%), гранулометрический состав почвы (выше на 27%). Второе место занимают богатство и засоленность почвы (выше на 17%) и увлажнение (выше на 6%). По другим факторам степень освоения выше на морских побережьях: обновляемости почвы – на 10%, переменности увлажнения – на 15%. Наибольшие различия в степени освоения экологических факторов между Центральной Камчаткой и морскими побережьями выявлены по дренажу (3 и 9 ступеней соответственно) и по затенению (4 и 9 ступеней). Величина экоареала в этих координатах в Центральной Камчатке – 12 у.е., на морских побережьях – 81 у.е.

Таблица 8 – Table 8

Освоение экологического пространства ценопопуляциями  
*Arctagrostis latifolia* и *Calamagrostis lapponica*

Occupation of ecological space by coenopopulations  
of *Arctagrostis latifolia* and *Calamagrostis lapponica*

Вид	<i>Arctagrostis latifolia</i>						<i>Calamagrostis lapponica</i>					
	ЦК			МП			ЦК			МП		
Территория	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Сектор экологической ниши	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Увлажнение	66-80	14	12	51-85	34	28	67-80	13	11	61-85	24	20
Богатство и засоленность почвы	2-11	9	30	2-14	12	40	3-11	8	27	2-9	7	23
Гранулометрический состав почвы	3-9	6	40	3-13	11	73	1-12	11	73	4-16	11	73
Дренаж	3-10	7	58	2-11	9	75	3-10	7	58	2-12	10	83
Антропоотолерантность	1-6	5	50	1-8	7	70	3-5	2	20	1-7	6	60
Переменность увлажнения	1-15	14	70	1-15	14	70	7-11	4	20	1-15	14	70
Обновляемость почвы	7-19	12	60	4-19	15	75	9-11	2	10	1-13	12	60
<b>Затенение</b>	2-6	4	27	2-10	8	53	3-4	1	7	2-9	7	46

П р и м е ч а н и е. Условные обозначения: ЦК – центральная часть Камчатки, МП – морское побережье, Д – диапазон в ступенях экологической шкалы, А – амплитуда в ступенях экологической шкалы, О – освоение экологического фактора в процентах от максимального значения экологической шкалы.

*Arctagrostis latifolia* (табл. 8). Различия в освоении экологических факторов проявляются в том, что степень освоения почти всех экологических факторов на морских побережьях выше, чем в Центральной Камчатке. В первую группу по величине этих различий входят затенение (больше на 36%) и гранулометрический состав почвы (больше на 33%). Вторую группу составляют антропоотолерантность (больше на 20%), увлажнение (больше на 16%), обновляемость почвы (больше на 15%), дренаж (больше на 17%), богатство и засоленность почвы (больше на 10%). Экоареалы в координатах наиболее

изменчивых факторов (затенение: разница 4 ступени; гранулометрический состав почвы: разница 3 ступени) показали следующее. Величина экоареала в этих координатах в Центральной Камчатке – 36 у.е., на морских побережьях – 96 у.е. Величина реализованной экологической ниши в центральной Камчатке – 43%, на морских побережьях – 60%.

*Calamagrostis lapponica* (табл. 8). Степень освоения большинства экологических факторов на морских побережьях выше, чем в Центральной Камчатке: антропоустойчивости – на 60%, переменности увлажнения и обновляемости почвы – на 50%, дренажа – на 25%, увлажнения – на 9%. Освоение фактора гранулометрического состава почвы остается стабильным, а богатства и засоленности почвы – снижается на 4%. Экоареалы в координатах наиболее изменчивых в наших условиях экологических факторов – антропоустойчивости (ступени 2 и 8) и переменности увлажнения (ступени 4 и 12) свидетельствуют о том, что *Calamagrostis lapponica* гораздо лучше адаптирован к территориям с дальневосточным муссонным климатом, чем к территориям с континентальным климатом. Величина экоареала в этих координатах в Центральной Камчатке – 8 у.е., на морских побережьях – 96 у.е. Величина реализованной экологической ниши в Центральной Камчатке – 28%, на морских побережьях – 57%.

*Calamagrostis neglecta* (табл. 9). О том, насколько этот вид адаптирован к условиям морских побережий лучше, чем к условиям Центральной Камчатки, можно судить по тому, насколько там выше степень освоения им тех или иных экологических факторов. Обнаруживается разница в пользу морских побережий: по дренажу – на 58%, по антропоустойчивости – на 50%, по переменности увлажнения – на 40%, по гранулометрическому составу почвы – на 20%, по обновляемости почвы – на 15%. У некоторых экологических факторов степень освоения выше в континентальной части Камчатки: богатства и засоленности почвы – на 7%, затенения – на 6%, увлажнения – на 4%. Величина экоареала в этих координатах в Центральной Камчатке – 2 у.е., на морских побережьях – 54 у.е. Величина реализованной экологической ниши в Центральной Камчатке – 23%, на морских побережьях – 42%.

Таблица 9 – Table 9

Освоение экологического пространства ценопопуляциями  
*Calamagrostis neglecta* и *C. sesquiflora*Occupation of ecological space by coenopopulations of  
*Calamagrostis neglecta* and *C. sesquiflora*

Вид	<i>Calamagrostis neglecta</i>						<i>Calamagrostis sesquiflora</i>					
	ЦК			МП			ЦК			МП		
Территория	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Сектор экологической ниши	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Увлажнение	53-89	36	30	68-99	31	26	65-84	19	16	66-84	18	15
Богатство и засоленность почвы	6-13	7	23	6-11	5	16	2-7	5	15	2-14	12	40
Гранулометрический состав почвы	4-15	9	60	3-15	12	80	8-14	6	40	6-15	9	67
Дренаж	3-5	2	17	2-11	9	75	9-11	2	17	4-10	6	50
Антропоустойчивость	2-3	1	10	1-7	6	60	1-2	1	10	1-3	2	20
Переменность увлажнения	5-7	2	10	1-11	10	50	7-9	2	10	1-15	14	70
Обновляемость почвы	10-14	4	20	7-14	7	35	4-10	6	30	3-20	17	85
<b>Затенение</b>	4-6	2	13	3-4	1	7	1-6	5	33	1-6	5	33

П р и м е ч а н и е. Условные обозначения: ЦК – центральная часть Камчатки, МП – морское побережье, Д – диапазон в ступенях экологической шкалы, А – амплитуда в ступенях экологической шкалы, О – освоение экологического фактора в процентах от максимального значения экологической шкалы.

*Calamagrostis sesquiflora* (табл. 9). Степень освоения большинства экологических факторов на морских побережьях выше, чем в Центральной Камчатке: переменности увлажнения – на 60%, богатства и засоленности почвы – на 25%, обновляемости почвы – на 55%, антропоустойчивости – на 10%. При этом, степень освоения фактора гранулометрического состава почвы в Центральной Камчатке на 27% выше, чем на морских побережьях. Наибольшие различия в степени освоения экологических факторов между Центральной Камчаткой и

морскими побережьями выявлены по переменной увлажнения (2 и 14 ступеней соответственно) и обновляемости почвы (6 и 17 ступеней). Величина экоареала в этих координатах в Центральной Камчатке – 12 у.е., на морских побережьях – 238 у.е. Величина реализованной экологической ниши в Центральной Камчатке – 21%, на морских побережьях – 47%.

*Elymus confusus* (табл. 10). По большинству экологических факторов степень их освоения на морских побережьях выше, чем в Центральной Камчатке: по обновляемости почвы – на 55%, по гранулометрическому составу почвы – на 13%, по затенению – на 12%, по переменной увлажнения – на 5%. При этом степень освоения фактора увлажнения в Центральной Камчатке на 16% выше, чем на морских побережьях. В наибольшей степени специфику адаптации этого вида к условиям на морских побережьях отражает степень освоения фактора обновляемости почвы (в Центральной Камчатке – 4 ступени, на морских побережьях – 15 ступеней) и гранулометрического состава почвы (7 и 9 ступеней). Величина экоареала в этих координатах в Центральной Камчатке – 28 у.е., на морских побережьях – 135 у.е. Величина реализованной экологической ниши в Центральной Камчатке – 33%, на морских побережьях – 39%.

*Poa palustris* (табл. 10). Степень освоения экологических факторов на морских побережьях выше, чем в Центральной Камчатке: по антропотолерантности – на 60%, богатству и засоленности почвы – на 7%, гранулометрическому составу почвы – на 20%, обновляемости почвы – на 10%, увлажнению – на 8%. К специфике адаптации этого вида относится то обстоятельство, что степень освоения фактора переменной увлажнения у него в Центральной Камчатке на 15% выше, чем на морских побережьях. Экоареалы по наиболее изменчивым факторам (антропотолерантность – ступени 1 и 7, гранулометрический состав почвы – ступени 7 и 9) наглядно свидетельствуют об основных направлениях адаптации *Poa palustris* к условиям на морских побережьях. Величина экоареала в этих координатах в Центральной Камчатке – 6 у.е., на морских по-

Таблица 10 – Table 10

Освоение экологического пространства ценопопуляциями  
*Elymus confusus* и *Poa palustris*

Occupation of ecological space by coenopopulations  
of *Elymus confusus* and *Poa palustris*

Вид	Elymus confusus						Poa palustris					
	ЦК			МП			ЦК			МП		
Территория	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Сектор экологической ниши	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Увлажнение	38-78	40	33	58-78	20	17	63-75	12	10	62-84	22	18
Богатство и засоленность почвы	7-16	9	30	5-15	10	33	3-13	10	33	7-19	12	40
Гранулометрический состав почвы	4-11	7	47	4-13	9	60	5-11	6	40	5-14	9	60
Дренаж	6-11	5	42	6-11	5	42	5-11	6	50	6-12	6	50
Антропоотолерантность	4-8	4	40	4-8	4	40	3-4	1	10	1-8	7	70
Переменность увлажнения	10-14	4	20	7-12	5	25	8-18	10	50	6-13	7	35
Обновляемость почвы	2-6	4	20	4-19	15	75	3-18	15	75	1-18	17	85
<b>Затенение</b>	2-7	5	33	3-7	4	21	1-6	5	33	1-6	5	33

П р и м е ч а н и е. Условные обозначения: ЦК – центральная часть Камчатки, МП – морское побережье, Д – диапазон в ступенях экологической шкалы, А – амплитуда в ступенях экологической шкалы, О – освоение экологического фактора в процентах от максимального значения экологической шкалы.

бережьях – 63 у.е. Величина реализованной экологической ниши в Центральной Камчатке – 38%, на морских побережьях – 48%.

*Poa pratensis* (табл. 11). Освоение экологических факторов на морских побережьях происходит гораздо успешнее, чем в Центральной Камчатке: по дренажу – на 50%, антропоотолерантности – на 30%, обновляемости почвы – 20%, переменности увлажнения – на 15%. Величина экоареала в координатах

дренажа и антропоустойчивости в Центральной Камчатке – 20 у.е., на морских побережьях – 650 у.е. Величина реализованной экологической ниши в Центральной Камчатке – 39%, на морских побережьях – 54%.

Таблица 11 – Table 11  
Освоение экологического пространства ценопопуляциями  
*Poa pratensis* и *Trisetum spicatum*

Occupation of ecological space by coenopopulations  
of *Poa pratensis* and *Trisetum spicatum*

Вид	<i>Poa pratensis</i>						<i>Trisetum spicatum</i>					
	ЦК			МП			ЦК			МП		
Территория	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Сектор экологической ниши	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О	Д	А	О
Увлажнение	61-77	16	13	62-77	15	12	53-76	13	11	56-77	21	17
Богатство и засоленность почвы	3-14	11	37	1-14	13	43	6-13	7	23	1-19	18	60
Гранулометрический состав почвы	3-13	10	73	4-14	10	73	8-14	6	40	6-15	9	60
Дренаж	4-9	5	42	1-12	11	92	5-8	3	25	2-12	10	83
Антропоустойчивость	2-6	4	40	1-8	7	70	1-5	4	40	1-6	5	50
Переменность увлажнения	6-12	6	30	4-13	9	45	1-18	17	85	1-15	14	70
Обновляемость почвы	4-17	13	65	1-18	17	85	1-18	17	85	1-17	16	80
<b>Затенение</b>	1-3	2	13	1-3	2	13	1-9	8	53	1-9	8	53

Примечание. Условные обозначения: ЦК – центральная часть Камчатки, МП – морские побережья, Д – диапазон в степенях экологической шкалы, А – амплитуда в степенях экологической шкалы, О – освоение экологического фактора в процентах от максимального значения экологической шкалы.

*Trisetum spicatum* (табл. 11). Степень освоения экологических факторов на морских побережьях выше, чем в Центральной Камчатке: по дренажу – на 58%, богатству и засо-

ленности почвы – на 20%, гранулометрическому составу почвы – на 20%, антропоотолерантности – на 10%, увлажнению – на 6%. Величина экоареала в координатах дренажа (амплитуда 3 и 10 ступеней) и богатства и засоленности почвы (амплитуда 7 и 18 ступеней) в Центральной Камчатке – 21 у.е., на морских побережьях – 180 у.е. Величина реализованной экологической ниши в Центральной Камчатке – 45%, на морских побережьях – 64%.

#### **Освоение видами растений экологических факторов при различных биоклиматических режимах и антропогенных воздействиях**

Экоареалы видов растений в координатах экологических факторов, наиболее изменчивых при переходе из Центральной Камчатки к морским побережьям, могут служить в качестве индикаторов преобладающего типа адаптации к континентальному или муссонному климату, а также – к той или иной природно-хозяйственной ситуации. Эти два типа адаптаций тесно переплетены. В целом, антропогенные воздействия на растительный покров морских побережий более интенсивны и многообразны, чем в Центральной Камчатке. Наши исследования были проведены на территории, подверженной различным антропогенным воздействиям, поэтому выявленные нами изменения экоареалов видов в большинстве случаев едва ли могут быть объяснены только природными или только антропогенными факторами. В настоящее время мы можем только делать предположения, которые могут подтвердиться или будут отвергнуты в результате дальнейших исследований. Мы изучаем динамику экоареалов видов растений для того, чтобы выявить, к каким экологическим факторам и каким образом вид может адаптироваться в той или иной природно-хозяйственной ситуации.

#### **Адаптация к прямодействующим экологическим факторам**

К этой группе факторов относятся: увлажнение, переменность увлажнения, богатство и засоленность почвы, зате-

нение. Рассмотрим группы видов соответственно тому, к каким экологическим факторам процесс адаптации происходит наиболее интенсивно.

**Увлажнение.** В случае с *Trisetum molle* наблюдается адаптация к определенному уровню влагообеспеченности и переменности увлажнения. Величина экоареала в координатах этих факторов в Центральной Камчатке в два раза больше, чем на морских побережьях. Размер реализованной экологической ниши *Trisetum molle* остается стабильным. Из этого следует, что размер реализованной экологической ниши сам по себе еще не дает необходимой информации о типе и способе адаптации вида к той или иной совокупности экологических факторов. В каждом конкретном случае необходимо выявить ведущие экологические факторы и анализировать экоареалы в координатах этих факторов.

Нередко комплекс ведущих факторов включает увлажнение и богатство и засоленность почвы, как это наблюдается, например, у *Alopecurus aequalis* и *Elymus gmelinii*. То, что эти факторы действуют в комплексе, вовсе не значит, что они действуют в одном направлении и одинаково влияют на экологическую нишу вида. У *Alopecurus aequalis* амплитуда обоих факторов увеличивается по направлению к морским побережьям. Величина экоареала по этим факторам на морских побережьях значительно больше, чем в Центральной Камчатке, но величина реализованной экологической ниши вида при этом остается стабильной.

Ситуация с *Elymus gmelinii* – другая. Амплитуда увлажнения, богатства и засоленности почвы, размер экоареала по этим факторам в Центральной Камчатке в три раза больше, чем на морских побережьях, но величина реализованной экологической ниши вида при этом остается стабильной.

**Переменность увлажнения** обычно действует в комплексе с обновляемостью почвы, но результаты взаимодействия этих факторов могут быть разными.

У *Calamagrostis sesquiflora* и *Festuca rubra* эти факторы действуют параллельно с усилением в сторону морских побережий, в результате экоареал по этим факторам на морски

побережьях значительно больше, чем в центральной части Камчатки.

У *Poa arctica* переменность увлажнения возрастает на морских побережьях, а обновляемость почвы возрастает в Центральной Камчатке. В результате и величина экоареала по этим факторам, и величина реализованной экологической ниши вида остаются стабильными.

**Затенение.** У *Arctagrostis latifolia* затенение действует в комплексе с гранулометрическим составом почвы. Их амплитуда увеличивается в сторону морских побережий с 4 до 8 и с 9 до 12 ступеней соответственно. Величина экоареала по этим факторам на морских побережьях в три раза больше, чем в Центральной Камчатке.

### **Непосредственно перераспределяющие факторы**

**Гранулометрический состав почвы.** У *Elymus jacutensis* он действует в комплексе с фактором обновляемости почвы. Влияние обоих факторов усиливается в направлении морских побережий с увеличением амплитуды с 8 до 10 и с 6 до 10 ступеней соответственно. В результате экоареал по этим факторам на морских побережьях в три раза больше, чем в Центральной Камчатке, но величина реализованной экологической ниши вида при этом остается стабильной.

У *Hierochloe alpina* совместное действие факторов гранулометрического состава почвы и дренажа имеет тенденцию усиления в Центральной Камчатке. В результате экоареал по этим факторам в Центральной Камчатке в три раза больше, чем на морских побережьях. Реализованная экологическая ниша *Hierochloe alpina* в Центральной Камчатке значительно больше, чем на морских побережьях.

**Дренаж.** У *Agrostis clavata* амплитуда значений дренажа и затенения увеличивается по направлению к морским побережьям. Экоареал по этим факторам на морских побережьях в шесть раз больше, чем в Центральной Камчатке. Существенно возрастает и величина реализованной экологической ниши *Agrostis clavata*.

У *Calamagrostis neglecta* амплитуда значений дренажа и антропоустойчивости возрастает на морских побережьях с 2 до 9 и с 1 до 6 ступеней соответственно. Экоареал по этим факторам и реализованная экологическая ниша *Calamagrostis neglecta* существенно увеличиваются.

У *Poa pratensis* наибольшее значение для адаптации к морским побережьям имеют дренаж и антропоустойчивость. Их амплитуда увеличивается с 5 до 10 и с 4 до 5 ступеней соответственно. Экоареал по этим факторам увеличивается на морских побережьях в 2,5 раза. Существенно увеличивается и реализованная экологическая ниша этого вида.

У *Poa alpigena* дренаж действует в комплексе с обновляемостью почвы в направлении увеличения амплитуды этих факторов в Центральной Камчатке с 1 до 10 и с 2 до 15 ступеней соответственно. Экоареал по этим факторам увеличивается в Центральной Камчатке. Существенно увеличивается и реализованная экологическая ниша этого вида.

У *Trisetum spicatum* амплитуда по дренажу и по богатству и засоленности почвы возрастает по направлению к морским побережьям с 3 до 10 и с 7 до 18 ступеней соответственно. В этом направлении увеличивается экоареал и реализованная экологическая ниша этого вида.

#### **Косвенно перераспределяющие факторы**

**Обновляемость почвы.** У *Elymus confusus* амплитуда по обновляемости почвы и по гранулометрическому составу почвы увеличивается по направлению к морским побережьям с 4 до 15 и с 7 до 9 ступеней соответственно. Экоареал по этим факторам и реализованная экологическая ниша вида на морских побережьях больше, чем в Центральной Камчатке.

У *Poa macrocalyx* амплитуда по обновляемости почвы и по антропоустойчивости возрастает на морских побережьях с 8 до 18 и с 4 до 8 ступеней соответственно. Экоареал по этим факторам возрастает почти в пять раз, реализованная экологическая ниша вида – вдвое.

**Антропоустойчивость.** Для *Calamagrostis lapponica* характерно увеличение амплитуды по антропоустойчивости и по переменной увлажненности по направлению к морским по-

бережьям с 2 до 8 и с 4 до 12 ступеней соответственно. Экоареал по этим факторам на морских побережьях многократно увеличивается, реализованная экологическая ниша вида увеличивается вдвое.

У *Poa glauca* антропоотолерантность и гранулометрический состав почвы увеличивается в Центральной Камчатке с 4 до 7 и с 8 до 11 ступеней соответственно. Экоареал по этим факторам и реализованная экологическая ниша вида увеличиваются в Центральной Камчатке.

У *Poa palustris* амплитуда по антропоотолерантности по гранулометрическому составу почвы увеличиваются по направлению к морским побережьям с 1 до 7 и с 6 до 9 ступеней соответственно. Экоареал по этим факторам на морских побережьях увеличивается в десять раз, увеличивается и реализованная экологическая ниша вида.

У *Poa malacantha* амплитуда по антропоотолерантности по затенению значительно увеличиваются по направлению к морским побережьям. Экоареал по этим факторам на морских побережьях увеличивается в пять раз, реализованная экологическая ниша вида остается стабильной.

## Заключение

Изучение степени и характера реализованности экологической ниши видов Poaceae флоры Камчатки на географическом профиле «Центральная Камчатка – восточное морское побережье» выявило большое разнообразие изменений реализованной экологической ниши видов, обусловленной преимущественно изменением типа биоклимата на фоне разнообразных изменений природно-хозяйственной ситуации. Анализ экологической ниши позволяет выявить наиболее изменчивые факторы. Экоареалы видов в координатах этих факторов позволяют проследить изменение роли различных факторов при изменении природно-хозяйственной ситуации. В результате анализа экоареалов видов выявляется их индикаторная ценность и перспективность применения для ботанико-географических исследований. Анализ экоареалов видов может исполь-

зоваться и в систематике растений в качестве вспомогательного метода для выявления областей наиболее активных процессов адаптации, особенно когда это касается заносных видов. Количество таких видов на ДВР постоянно увеличивается. Анализ экоареалов видов может стать частью системы контроля фитоинвазий.

## Литература

Бекмансуров М.В., Жукова Л.А. Индикационные возможности видов растений и экологические шкалы // Полевой экологический практикум. Учебное пособие. Ч. 1 / Мар. гос. ун-т. Йошкар-Ола, 2000. С. 58-67.

Веремчук Л.В. Системная оценка среды обитания человека и распространения эколого-зависимых заболеваний (на примере бронхолегочной патологии). Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Владивосток, 2006. 38 с.

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.

Никонова Р.И. Камчатка // Геосистемы Дальнего Востока России на рубеже XX – XXI веков: в 3-х т. / колл. авторов; под общ. ред. академика П.Я. Бакланова. Т. 1. Природные экосистемы и их компоненты / колл. авторов; отв. ред. С.С. Ганзей. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 91-93.

Пробатова Н.С. Сем. Мятликовые – Роасеае // Сосудистые растения советского Дальнего Востока: Том I / Отв. ред. С.С. Харкевич. Л.: Наука, 1985. С. 89-382.

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. Международн. конф., посвящ. 50-летию Ботан. сада-института ДВО РАН. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 51-54.

Пробатова Н.С., Селедец В.П. Сосудистые растения в контактной зоне «континент-океан» // Вестник ДВО РАН, 1999. № 3. С. 80–92.

Прокопенко С.В. Флороценоотипы растительности юга российского Дальнего Востока (на примере Южного Сихотэ-Алиня). Raleigh, North Carolina, USA: Lulu Press, 2015. 239 p.

Пшеничников Б.Ф., Пшеничникова Н.Ф. Почвы // Геосистемы Дальнего Востока России на рубеже XX – XXI веков: в 3-х т. / колл. авторов; под общ. ред. академика П.Я. Бакланова. Т. 1. Природные экосистемы и их компоненты / колл. авторов; отв. ред. С.С. Ганзей. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 144-171.

- Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука, 1971. 335 с.
- Селедец В.П. Экология злаков морских побережий Дальнего Востока // Экология. 1976а. № 2. С. 19-23.
- Селедец В.П. Применение метода экологических шкал в ботанических исследованиях на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. Вып. 24. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1976б. С. 62-76.
- Селедец В.П. Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. – Владивосток: Изд-во ДВГАЭУ, 2000. – 248 с.
- 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. Экологические ареалы видов растений на Тихоокеанском побережье России в сравнении с внутриконтинентальными регионами // Комаровские чтения. Вып. 53. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 54-100.
- Селедец В.П. Экологическая оценка территории Дальнего Востока России по растительному покрову. Владивосток: Дальнаука, 2011. 388 с.
- Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологические шкалы как источник информации об экологии биоразнообразия (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2003. Вып. 49. С. 172-212.
- Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологический ареал вида у растений. Владивосток: Дальнаука, 2007. 98 с.
- Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологические ниши двух видов мятлики – *Poa sichotensis* и *P. skvortzovii* (секция *Stenopoa*) в Приморском крае // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 2015. Вып. 63. С. 99-126.
- Тунеголовец В.П. Пространственные особенности муссонной циркуляции // Геосистемы Дальнего Востока России на рубеже XX – XXI веков: в 3-х т. / колл. авторов; под общ. ред. академика П.Я. Бакланова. Т. 1. Природные экосистемы и их компоненты / колл. авторов; отв. ред. С.С. Ганзей. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 124-127.
- Урусов В.М., Чипизубова М.Н. Общие закономерности географического распространения формаций и типов растительности // Геосистемы Дальнего Востока России на рубеже XX-XXI веков: в 3-х т. / колл. авторов; под общ. ред. академика П.Я. Бакланова. Т. 1. Природные экосистемы и их компоненты / колл. авторов; отв. ред. С.С. Ганзей. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 203-211.
- Цаценкин И.А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе: Дониш, 1967. 227 с.
- Цаценкин И.А., Дмитриева, Беляева Н.В., С.И Савченко И.В. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий лесостепной и степной зон Сибири по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса, 1974. 248 с.

Цаценкин И.А., Савченко И.В., Дмитриева С.И. Методические указания по экологической оценке кормовых угодий тундровой и лесной зон Сибири и Дальнего Востока по растительному покрову. М.: ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса, 1978. 302 с.

Шулькин В.М. Особенности формирования химического состава природных вод // Геосистемы Дальнего Востока России на рубеже XX-XXI веков: в 3-х т. / колл. авторов; под общ. ред. академика П.Я. Бакланова. Т. 1. Природные экосистемы и их компоненты / колл. авторов; отв. ред. С.С. Ганзей. Владивосток: Дальнаука, 2008. С. 172-174.

Seledets V.P., Probatova N.S. Ecological ranges of plant species in the monsoon zone of the Russian Far East // Horizons in Earth Science Research. Vol. 3 / Eds. B. Veress and J. Szigethy. New York: Nova Science Publishers, 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, 2012. 154 p.