

УДК 581.5: 57.063 (571)

DOI: 10.37102/2782-1978\_2022\_1\_3

## Экология ценопопуляций адвентивного злака *Phleum pratense* L. на юге Сахалина (Дальний Восток России)

Виталий Павлович Седедец, Нина Сергеевна Пробатова\*

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии

ДВО РАН, Владивосток, 690022, Российская Федерация

probatova@biosoil.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3279-4824>

**Аннотация.** На Южном Сахалине выявлены этапы формирования экологической ниши широко расселившегося на Дальнем Востоке России адвентивного вида злаков – тимофеевки луговой *Phleum pratense* L. Природные условия для его натурализации более благоприятны на западном побережье Южного Сахалина, однако формирование его экологической ниши интенсивнее происходит на восточном побережье острова, где уровень хозяйственного освоения территории выше, чем на западном побережье. На примере *P. pratense* показано, что при использовании инвазивных видов растений для экологической оценки местообитаний необходимо учитывать степень хозяйственного освоения территории, поскольку оно сопровождается непреднамеренным отбором наиболее антропополюсиспособных особей и формированием ценопопуляций, устойчивых к антропогенным воздействиям.

**Ключевые слова:** *Phleum pratense*, Poaceae, фитоиндикация, ценопопуляция, экологическая ниша, сосудистые растения, Сахалин, Дальний Восток России.

## Ecology of coenopopulations of adventive Timothy grass *Phleum pratense* L. in southern Sakhalin (Russian Far East)

Vitaly P. Seledets, Nina S. Probatova

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the

Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690002, Russian Federation

probatova@biosoil.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3279-4824>

**Abstract.** This paper presents ecological niche formation stages of an adventive Poaceae species, Timothy grass, (*Phleum pratense* L.) which has widely expanded in southern Sakhalin. Climatic conditions on the western coast of southern Sakhalin are more favorable for this species' naturalization. However, its ecological niche is developing more intensively on the eastern coast of the island, where the level of economic development is higher than on the western coast. This species' example shows that when using invasive plant species for ecological assessment of habitats it is necessary to account for the economic development level of the territory. Areas with higher levels of development tend to correlate with a selection of more anthropotolerant individuals and formation of coenopopulations resistant to anthropogenic influences.

**Keywords:** *Phleum pratense*, Poaceae, phytosociology, coenopopulation, ecological niche, vascular plants, Sakhalin, Russian Far East.

### Введение

Адвентивная флора привлекает к себе особое внимание дальневосточных ботаников (Vorobyov 1954; Schlotgauer 1986; Antonova 1991, 1992, 2008, 2009; Vinogradova et al. 2020; etc.). Один из широко распространённых на российском Дальнем Востоке (РДВ) представителей адвентивной флоры – *Phleum pratense* L. (Poaceae), или тимофеевка луговая, – вид заносный или, возможно, одичавший из культуры (ценное кормовое растение). Естественный ареал его – евро-сибирский, доходит на востоке до Байкальской Сибири (Предбайкалье). На РДВ он довольно обычен на залежах, у дорог, на полях и плантациях в Камчатском крае (отмечен и на Командорских островах), в Магаданской обл., в Хабаровском крае – в бассейне Охотского моря, также в Амурской обл., Еврейской автономной обл. – в бассейне р. Амур, в Приморском крае, в Сахалинской обл. – на юге о-ва Сахалин и на Южных Курильских о-вах; общее распространение – Европа, Северная Африка, Кавказ, Малая Азия, Центральная Азия,

Сибирь, Китай, Корейский п-ов, Япония, Северная Америка, Австралия – заносное или одичавшее. Гексаплоид ( $6x$ ;  $x = 7$ ), число хромосом константно (Probatova 1985; Tzvelev, Probatova 2019).

Широкое распространение инвазионных видов – явление глобального масштаба, инвазионные виды – существенный и постоянно возрастающий компонент флористического разнообразия РДВ. Для того, чтобы поставить процесс инвазии видов под контроль и включить его в систему мониторинга растительного покрова, необходимо выявить экологические особенности инвазионных видов, описать и оценить их экологические ниши с точки зрения потенциальных возможностей дальнейшего расселения этих видов.

Экологическая ниша вида – неотъемлемый и один из важнейших признаков вида, и обычно он характеризовался словесно. Преодолеть субъективность описания экологической ниши, формализовать описание экологической ниши можно, обратившись к индивидуалистической концепции вида Л. Г. Раменского и его экологическим шкалам (Ramensky 1971). Они позволяют дать балльную оценку по каждому экологическому фактору, и тогда реализованную экологическую нишу вида можно изобразить графически или в виде системы цифровых обозначений. Реализованная экологическая ниша изменяется на протяжении географического ареала. Особенно это заметно при переходе из континентальных районов Сибири к Тихоокеанскому побережью РДВ (Seledets, Probatova 2007).

Реализованная экологическая ниша вида характеризуется комплексом признаков: положение в поле экологических факторов, величина, конфигурация, область присутствия и область доминирования, соотношение между ними, взаимное расположение центров этих областей. Эти признаки могут служить индикаторами различных способов и стадий адаптации видов, а также позиции вида в растительном покрове конкретной территории и места в географическом ареале вида. Смещение экологического оптимума относительно геометрического центра в соответствующем секторе экологической ниши вида можно рассматривать как вектор экологической дифференциации. Основные параметры реализованной экологической ниши и их индикационное значение были неоднократно рассмотрены в ряде наших публикаций (Seledets 2006, 2010, 2011; Seledets, Probatova 2003, 2007, 2012, etc.). Индикационное значение этих параметров поясняется ниже.

**Величина** экологической ниши указывает на принадлежность вида к эволюционно продвинутой или угасающей группе. **Положение** в поле экологических факторов указывает на область наиболее активной экологической адаптации вида. **Конфигурация** указывает на преобладающее направление экологической адаптации вида. **Размер** экологической ниши дает представление о том, при каких сочетаниях экологических факторов вид способен доминировать в растительных сообществах. **Экологический оптимум** – это часть реализованной экологической ниши вида, в которой имеется наиболее благоприятное для этого вида сочетание экологических факторов. **Центр** реализованной экологической ниши вида – теоретически наиболее вероятный оптимум при гипотетическом отсутствии взаимодействий с другими видами. Ценогические взаимодействия видов приводят к разделению экологического оптимума и центра экологической ниши вида, и это расхождение тем больше, чем напряженнее конкуренция в растительном сообществе. Этот показатель может служить основанием для оценки способности вида доминировать в растительном сообществе. **Реализованность** экологической ниши – это показатель степени экологической адаптированности вида. Смещение экологического оптимума относительно центра экологической ниши – мера

дисгармоничности экологической ниши, индикатор неиспользованных возможностей вида в освоении территории.

Анализ экологической ниши – это один из способов оценки перспектив развития вида, изменение характеристик экологической ниши является индикатором эволюционных процессов. Реализованные экологические ниши видов в стабильных условиях местообитания (например, водных) отличаются сравнительно низкой изменчивостью признаков у разных видов, а с усложнением эколого-фитоценотической обстановки увеличивается их разнообразие. В условиях естественной динамики и антропогенной трансформации экосистем преобладают виды с крупными реализованными экологическими нишами. По мере стабилизации эколого-фитоценотической ситуации возрастает доля видов со средними и малыми реализованными экологическими нишами (специализация).

В систематике растений обоснованность выделения таксонов в значительной степени определяется их более или менее выраженной экологической приуроченностью. Видообразование предполагает дробление экологической ниши. Экологические шкалы дают возможность показать экологический ареал и экологическую нишу, и не только вида, но и таксонов иных рангов. Это важно для обоснования выделения того или иного таксона, для выяснения путей экологической адаптации. Экоареал – отражение эволюционных, биогеографических и фитоценотических позиций вида. Применение метода анализа экоареалов открывает новые возможности прогнозирования дальнейшей эволюции тех или иных таксономических групп. Тенденции развития структуры экоареала указывают на возможные направления эколого-фитоценотической дифференциации таксонов, а также – на наиболее вероятные направления эколого-фитоценотической экспансии вида и на пути адаптогенеза. Виды прогрессивных филетических линий нередко отличаются обширными экоареалами и большим разнообразием экологических позиций слагающих их ценопопуляций. Угасающие линии развития обычно легко узнаваемы по жёстким экологическим границам среды их обитания, малому экологическому разнообразию слагающих их ценопопуляций. Нами были проанализированы экоареалы у злаков РДВ (Seledets 2010; Seledets, Probatova 2003). Результаты исследований ценопопуляций различных видов имеют значение как для систематики и таксономии растений, так и для совершенствования метода экологических шкал.

**Цель исследования:** на примере *Phleum pratense* – типичного представителя адвентивной флоры Южного Сахалина – выявить этапы формирования экологической ниши вида на побережьях Японского и Охотского морей, оценить роль естественных и антропогенных факторов в формировании экологической ниши адвентивных видов растений на новой территории, где процесс их натурализации ещё не завершён. Несомненно необходимость разработки экологических шкал для каждой природной зоны отдельно (Ramensky 1971). Данные об экологии видов и ценопопуляций в различных биоклиматических зонах позволяют уточнить и детализировать региональные экологические шкалы и дать более чёткие ориентиры по их использованию. Однако проблемы учёта степени континентальности климата, влияния Тихоокеанского муссона на индикационные свойства видов растений ещё далеки от разрешения. Они особо актуальны на РДВ, где влияние муссонного климата во многом определяет характер растительного покрова. Один из подходов к решению этих проблем состоит в том, чтобы рассмотреть фитоиндикационные аспекты экологии растений на ценопопуляционном

уровне. Островные ценопопуляции *P. pratense* представляют интерес как индикаторы состояния островной растительности и островной экосистемы в целом.

Соответственно поставленной цели были определены **задачи исследования**:

1) выявить экологические ниши ценопопуляций *P. pratense* на территории, подверженной воздействию тёплого Цусимского течения (побережье Японского моря) и на территории, подверженной воздействию холодного Восточно-Сахалинского течения (побережье Охотского моря);

2) проанализировать структуру экологических ниш ценопопуляций *P. pratense* в различных природно-хозяйственных ситуациях, выявить особенности экологических ниш ценопопуляций *P. pratense* на территориях, подверженных воздействию антропогенных факторов различной интенсивности;

3) оценить значение природных и антропогенных факторов в формировании экологической ниши *P. pratense* на Южном Сахалине.

### Район исследования

Южный Сахалин относится к Сахалинской ландшафтной области (Komsomol'skii, Siryk 1967). По широтному положению он соответствует зонам смешанных лесов, лесостепей и степей Европейской России, но в результате воздействия холодных вод Охотского моря Южный Сахалин отличается повышенной влажностью и пониженной теплообеспеченностью, и на его территории преобладают ландшафты тайги и высокотравных лугов. Велики различия температур морских вод восточного (охотоморского) и западного (япономорского) побережий Южного Сахалина. Ландшафты на восточном побережье имеют значительно более северный облик, чем на западном побережье. В пределах Южного Сахалина выделяются две ландшафтные подзоны: средней темнохвойной тайги и южной темнохвойной тайги с примесью широколиственных пород.

Подзона средней темнохвойной тайги расположена от широты Набильского залива до перешейка Поясок. Западная часть подзоны находится под влиянием тёплого Цусимского течения, а восточная – под действием холодного Восточно-Сахалинского течения, что оказывает существенное влияние на климат. В средней части подзоны охотоморское побережье имеет среднегодовую температуру воздуха минус 2 °С, а япономорское – от нуля до + 2 °С. Горный рельеф также способствует разнице ландшафтов побережий. В пределах этой подзоны выделяются 4 округа.

1. Округ Западно-Сахалинских гор. Средневысотные, резко очерченные горы с острыми вершинами. Зима относительно мягкая и многоснежная. Безморозный период – 107 дней. Среднегодовое количество осадков – 600–700 мм, в горах – до 1200 мм. Преобладают еловые и пихтовые леса с гарями и вырубками, зарастающими «курильским бамбуком» – сазой *Sasa kurilensis*. В поясе 560–1100 м над ур. м. преобладают каменноберёзовые леса и густые заросли сазы, выше – пояс кедрового стланика.

2. Поронай-Поясковый округ охватывает восточные склоны Западно-Сахалинских гор, обращённых к заливу Терпения. Он отличается самым большим на Сахалине количеством осадков (до 952 мм), бурными разливами рек, резко и глубоко расчленённым рельефом, интенсивными эрозионными и денудационными процессами (оползни, селевые конусы выноса, эрозия склонов). Леса на большей части округа выгорели, на их месте преобладает высокотравье. Преобладают буро-таёжные задернованные почвы.

3. Округ Тымь-Поронайской низменности – межгорная аллювиальная равнина с наиболее континентальным на Сахалине климатом, где минимальная температура составляет минус 55 °С, а максимальная + 38 °С. Для ландшафтов этого округа характерны урочища: 1) низкой поймы (1–2 м) с преобладанием тополёвых и ольхово-ивовых лесов на аллювиальных песчаных и супесчаных почвах; 2) высокой поймы (3–4 м) с преобладанием закустаренных лугов; 3) первой надпойменной террасы (6–8 м) с заболоченными берёзовыми и осиново-берёзово-лиственничными лесами на дерново-луговых сильно оглеенных и торфяно-глеевых почвах; 4) второй надпойменной террасы (10–15 м) со смешанными хвойно-мелколиственными лесами на дерновых, местами оторфованных лесных и оглеенных почвах; вырубки, гари, пашни и посёлки; 5) третьей надпойменной террасы (аллювиально-пролювиальной) с сильно размытым уступом и наклонной поверхностью, покрытой хвойно-мелколиственными лесами на подзолисто-болотных и бурых лесных почвах.

4. Округ Восточно-Сахалинских гор. Горы средневысотные с крутыми склонами и острыми вершинами. Западные склоны покрыты пихтово-еловыми и лиственнично-еловыми лесами, а восточные, в связи с более суровым климатом, – елово-лиственничными и лиственничными лесами. Хорошо выражен пояс каменно-берёзовых лесов, сменяющийся выше поясом кедрового стланика. Наиболее высокие вершины покрыты горными тундрами. Хорошо выражены морские террасы, покрытые лугами и отчасти лиственничными лесами.

Подзона южной темнохвойной тайги расположена к югу от перешейка Поясок, она занимает южную оконечность о. Сахалин. Здесь наиболее мягкий климат, но заметна разница между климатом охотоморского и япономорского побережий Южного Сахалина. Среднегодовая температура на охотоморском побережье – от + 2 до + 3 град., а на япономорском – от + 3.9 до + 4.5 °С. Преобладают темнохвойные леса с примесью дуба, клёна, вяза. Эта подзона наиболее благоприятна для земледелия. Леса большей частью вырублены и нуждаются в восстановлении. Выделяются два округа:

1. Округ Южно-Камышового хребта представлен низкими и средневысотными сильно расчленёнными горами, покрытыми елово-пихтовыми лесами с примесью широколиственных пород. Они почти полностью вырублены, на их месте преобладают заросли сазы. Вдоль берегов моря хорошо выражены узкие морские террасы.

2. Сусунайско-Корсаковский округ – восточная часть подзоны. Отличается большим разнообразием ландшафтов. В западной части округа расположена аллювиальная Сусунайская равнина с пашнями, сенокосами, лиственничными лесами. На юге и на севере Сусунайская равнина оканчивается приморскими болотистыми низинами. Восточнее расположен Сусунайский хребет с хорошо выраженной высотной поясностью. Южнее Сусунайского хребта находится Корсаковское плато с кустарниковыми сообществами на месте сведённых лесов, восточнее Корсаковского плато – Муравьёвская низменность с крупными озёрами, отделёнными от моря низкими террасами и пересыпями с дюнами. Преобладают еловые леса. На Тонино-Анивском полуострове расположена низкогорная гряда, на ней до высоты 200 м над ур. м. – смешанные леса на горных буро-таёжных неоподзоленных и слабооподзоленных задернованных почвах; в поясе 200–300 м над ур. м. – елово-пихтовые леса на хорошо развитых горно-лесных кислых пропитанно-многогумусных оподзоленных почвах; на высоте 300–400 м над ур. м. обычны каменноберёзовые леса; выше 400 м над ур. м. – заросли кедрового стланика.

Климатические условия на охотоморском и япономорском побережьях Южного Сахалина существенно различаются. Согласно сведениям из Атласа Сахалинской

области (Komsomol'skii, Siryk 1967) продолжительность солнечного сияния на побережье Охотского моря в июле 100–120 часов, а на побережье Японского моря в районе исследования – 60–80 часов. Средняя температура воздуха (абсолютный максимум) в августе на побережье Охотского моря + 33 °С, а на побережье Японского моря в районе исследования +30 °С. Среднее годовое значение температуры воздуха из абсолютных максимумов на побережье Охотского моря + 34 °С, а на побережье Японского моря в районе исследования + 20 °С. Даты перехода средней суточной температуры через ноль градусов весной на побережье Охотского моря 16 апреля, а на побережье Японского моря в районе исследования – 6 апреля; осенью – соответственно, 6 ноября и 11 ноября. Даты перехода средней суточной температуры через + 10 °С, весной на побережье Охотского моря 21 апреля, а на побережье Японского моря в районе исследования – 11 апреля; осенью, соответственно, 1 октября и 6 октября. Начало весны (начало сокодвижения у берёзы) на побережье Охотского моря наблюдается 30 апреля, а на побережье Японского моря в районе исследования – 10 апреля. Сумма температур выше +10 градусов на побережье Охотского моря 1400 °С, а на побережье Японского моря в районе исследования – 1800 °С. Температура воды на поверхности Охотского моря в августе + 13–16 °С, а на поверхности Японского моря + 16–20 °С.

Вследствие меридиональной вытянутости Сахалина и направленности его горных хребтов погода на япономорском побережье почти всегда благоприятнее, чем на охотоморском. В схеме районирования России по степени экологической напряжённости средний балл для Южного Сахалина приведён равным двум единицам, что соответствует умеренной экологической напряжённости (Zlotina et al. 1994), но эта обобщённая экологическая оценка не означает равномерности хозяйственного освоения территории Южного Сахалина. Имеются существенные качественные и количественные различия в показателях экономического развития на восточном и западном побережье Южного Сахалина, что оказывает влияние на распространение и эколого-фитоценологические позиции *P. pratense*, а также на характер и темпы формирования экологической ниши этого вида.

### Материал и методика

Материал исследования – авторские геоботанические описания растительных сообществ, сделанные на территории РДВ в период 1980–2010 гг. по методике Л. Г. Раменского (Ramensky 1915, 1929, 1971; Ramensky et al. 1956). На их основе нами были составлены региональные экологические шкалы (Seledets 1976, 1980, 2000, 2011), которые позволяют оценивать местообитания растений и описывать экологические ниши и экологические ареалы (часть экологической ниши) в определённой системе координат на основе концепции экологического ареала вида у растений (Seledets, Probatova 2007, 2011, 2012) с изменениями и дополнениями к методике исследования, обусловленными тем, что экологический ареал – двухфакторная система координат, а экологическая ниша – многофакторная. Исследование проведено на ценопопуляционном уровне (Rabotnov 1950, 1969; Korchagin 1964; Uranov 1967; Zhukova et al. 1976; Tsenopopulyatsii rasteniy 1976, 1977, 1988; Zhukova, Smirnova 1984; Zaugolnova 1985; Harper 1977) и осуществлялось поэтапно.

1. Описание экологической ниши ценопопуляций растений на основе метода экологических шкал. Оценка параметров экологической ниши производилась в градациях (ступенях) экологических шкал. В экологической нише выделялись секторы:

- 1) увлажнения (шкала У, 120 ступеней);
- 2) богатства и засоленности почвы (шкала БЗ, 30 ступеней);
- 3) гранулометрического состава почвы (шкала Г, 15 ступеней);

- 4) дренажа (шкала Д, 12 ступеней);
- 5) антропоустойчивости (шкала А, 10 ступеней);
- 6) переменности увлажнения (шкала ПУ, 20 ступеней).

Определялось положение ценопопуляций в каждом из секторов экологической ниши, в ступенях соответствующих экологических шкал. Оценивался размах варьирования каждого экологического фактора (амплитуда) в соответствующем секторе экологической ниши, в ступенях шкал.

2. Оценка степени освоения экологического пространства. Оценивали степень освоения (заполнения) каждого сектора экологической ниши. Для этого во всех секторах экологической ниши балльные оценки переведены в проценты от максимального значения соответствующей экологической шкалы. За единицу освоения экологического фактора принят один процент от максимального значения соответствующей экологической шкалы. Составляли спектр освоения экологического пространства (гиперпространства экологических факторов) и вычисляли степень освоения (заполнения) экологической ниши в целом. Провели сравнительный анализ экологических ниш совокупностей ценопопуляций, охватывающих весь спектр местообитаний вида в каждой биоклиматической зоне, выявляли оптимальную для данного вида совокупность экологических условий и наиболее соответствующую ей биоклиматическую зону.

Латинские названия растений, географическое распространение и эколого-фитоценоотическая приуроченность видов приведены по региональной «Флоре» (Vascular plants ... 1985–1996).

Биоклиматическое зонирование РДВ было проведено с учётом того, что регион расположен в бассейнах двух океанов (Северного Ледовитого и Тихого) и испытывает как охлаждающее влияние Арктики, так и ярко выраженную смену сухого и влажного периодов, обусловленную действием Тихоокеанского муссона (Ivanov 1948; Kaigorodov 1955; Khromov 1956; Berg 1958; Zanina 1968; Kolyago 1968; Vetsitskiy 1969; Skrylnik, Skrylnik 1976; Kuznetsova 1978; Isachenko 1991; Turkenya 1991; Zolotorylin et al. 1992; Kiselev 2002; Ermoshin 2008; Tunegolovets et al. 2008). Биоклиматические зоны выделяются соответственно изменениям климатических режимов, с учётом их влияния на живые организмы (Veremchuk 2006).

Географическое положение РДВ в экотоне глобального масштаба, где континентальный климатический режим сменяется муссонным, во многом определяет ключевую проблему ботанической географии на РДВ: трансформация экологических ниш видов сосудистых растений на географическом профиле от Внутренней Азии с континентальным климатом к побережью Тихого океана с муссонным климатом. Имеются существенные климатические различия между островными и континентальными территориями. Своеобразие растительного покрова характерно и для Сахалина. Оно проявляется и в особой роли адвентивных видов растений, что можно видеть на примере *P. pratense*.

## Результаты и обсуждение

Эколого-фитоценоотические позиции ценопопуляций *P. pratense* в различных биоклиматических зонах существенно различаются. Смена континентального климатического режима муссонным приводит к существенной трансформации экологических ниш.

Рассмотрим данные по экологической вариабельности ценопопуляций *P. pratense* в различных биоклиматических зонах Южного Сахалина (табл. 1–4). Здесь и ниже также приводятся сведения о природных условиях из Атласа Сахалинской области (Komsomol'skii, Siryk 1967).

Растительные сообщества с *P. pratense* в **Макаровском р-не** Сахалинской обл. представлены в таблице 1. Район исследования – восточные склоны Камышового хребта. Они отличаются наибольшим в пределах Средне-Сахалинской климатической области количеством осадков, нередки оползни и снежные лавины, летом обычны туманы. Средняя температура поверхности почвы в августе 20 °С, средний максимум – 30 °С, абсолютный максимум – 47 °С. Число дней с туманами – 40. Почвы – горно-лесные кислые пропитанно-многогумусные оподзоленные. Преобладающая растительность – вейниковые сообщества на месте зеленомошных и травяных темнохвойных лесов. Макаровский р-н относится к северо-восточной части района исследования. На нарушенных землях тимофеевка активно внедряется в состав вторичных растительных сообществ. Наиболее характерные сообщества с участием, а иногда и с доминированием *P. pratense* – вейниковые (вейник Лангсдорфа) и полынно-вейниковые сообщества, нарушенные злаковые (мятликовые, овсяницевые, полевицевые, пырейниковые, тростниковые) и разнотравно-злаковые луга, в том числе слабосолонцеватые бескильницевые луга, сообщества приречных и приморских песков и галечников, сорно-рудеральные группировки у дорог, на пустырях и сорных местах, в населённых пунктах.

Растительные сообщества с *P. pratense* в **Долинском р-не** Сахалинской обл. представлены в таблице 2. Район исследования относится к Южно-Сахалинской низменности. Долинное положение определяет усиление континентальности климата, и здесь зима – наиболее холодная в пределах Южно-Сахалинской климатической области. Средняя температура поверхности почвы в августе + 20 °С, средний максимум + 34 °С, абсолютный максимум + 52 °С. Число дней с туманами – 40. Почвы – горно-лесные, кислые пропитанно-многогумусные, оподзоленные. Преобладающая растительность – сельскохозяйственные земли, местами в сочетании с суходольными и низинными лугами на месте южно-таёжных лесов. В Долинском р-не, более южном, чем Макаровский, *P. pratense* чаще доминирует в растительных сообществах и активнее внедряется в естественную растительность, включая сообщества с доминированием сазы, внедрение в которые очень затруднено ввиду исключительной конкурентной мощности этого растения (внедрение возможно лишь после антропогенного воздействия на естественный растительный покров).

Растительные сообщества с *P. pratense* в **Корсаковском р-не** Сахалинской обл. представлены в таблице 3. Восточное побережье и вся юго-восточная часть Сахалина находятся под влиянием холодных вод Охотского моря. Лето холоднее, чем на Южно-Сахалинской низменности, зима – теплее. Средняя температура поверхности почвы в августе + 20 °С, средний максимум + 24 °С, абсолютный максимум + 52 °С. Число дней с туманами – 40. Почвы – горные буро-таёжные неоподзоленные и слабооподзоленные. Преобладающая растительность – вейниковые сообщества на месте зеленомошных и травяных темнохвойных лесов. В Корсаковском р-не наблюдается большое разнообразие местообитаний, благоприятных для *P. pratense*. Круг растительных сообществ с участием *P. pratense* очень широк: супралиторальные антропогенно преобразованные группировки с доминированием *Senecio pseudoarnica*, *Ligusticum hultenii*, *Leymus mollis*, *Arctopoa eminens*, *Carex gmelinii*, злаковые и разнотравно-злаковые сообщества, кустарниковые сообщества с доминированием *Rosa rugosa*, *Sorbaria sorbifolia*, *Rubus sachalinensis*.

Растительные сообщества с *P. pratense* в **Холмском р-не** Сахалинской обл. представлены в таблице 4. Западное побережье, юго-западная часть Южного Сахалина



Табл. 1. Растительные сообщества с *Phleum pratense* в Макаровском р-не Сахалинской обл.

Tab. 1. Plant communities with *Phleum pratense* in the Makarovsky District of Sakhalin Region.

№	Растительные сообщества Plant communities	Экологические факторы Ecological factors					
		У / H	БЗ / SFS	Г / (GSC)	Д / D	А / A	ПУ / VH
1.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i>	56	9	10	10	2	6
2.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> + <i>Artemisia stolonifera</i>	60	9	14	11	1	1
3.	<i>Arnica sachalinensis</i> + <i>Poa pseudoattenuata</i>	63	1	12	11	2	1
4.	<i>Festuca rubra</i> + <i>Agrostis scabra</i>	64	11	7	6	4	7
5.	<i>Poa pseudoattenuata</i> + <i>Trifolium repens</i>	67	12	13	11	1	12
6.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> + <i>Ligusticum hultenii</i>	67	10	12	11	4	9
7.	<i>Leymus mollis</i> + <i>Agrostis scabra</i>	68	9	14	11	5	8
8.	<i>Poa pseudoattenuata</i> + <i>Calamagrostis langsdorffii</i>	68	9	12	11	1	1
9.	<i>Poa pseudoattenuata</i> + <i>Artemisia stolonifera</i>	64	12	8	11	1	1
10.	<i>Elymus sibiricus</i> + <i>Poa macrocalyx</i>	64	12	6	10	1	1
11.	<i>Artemisia stolonifera</i> + <i>Agrostis kurzenkoae</i>	70	9	13	11	2	1
12.	<i>Leymus mollis</i> + <i>Artemisia koidzumii</i>	71	11	6	5	4	10
13.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> + <i>Arnica sachalinensis</i>	71	9	8	10	1	1
14.	<i>Arctopoa eminens</i> + <i>Leymus mollis</i>	72	13	6	5	3	10
15.	<i>Arnica sachalinensis</i> + <i>Hierochloë sachalinensis</i>	72	9	8	10	1	1
16.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> + <i>Poa neosachalinensis</i>	72	4	11	11	1	15
17.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> + <i>Arnica sachalinensis</i>	73	9	12	11	1	15
18.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> + <i>Pedicularis resupinata</i>	73	6	12	6	1	5
19.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> + <i>Glyceria triflora</i>	73	11	2	1	3	11
20.	<i>Leymus mollis</i> + <i>Lathyrus japonicus</i>	73	12	5	10	4	10
21.	<i>Phragmites australis</i> + <i>Fimbripetalum radians</i>	75	14	6	5	5	12
22.	<i>Phragmites australis</i> + <i>Carex pseudocuraica</i>	77	14	6	2	5	12
23.	<i>Puccinellia hauptiana</i> + <i>Juncus bufonius</i>	78	13	5	2	5	13

**Примечание (Note).** Обозначения экологических факторов (abbreviations for ecological factors): У(Н) – увлажнение (humidity); БЗ (SFS) – богатство и засоленность почвы (soil fertility and salinity); Г (GSC) – гранулометрический состав почвы (granulometric soil composition); Д (D) – дренаж (drainage); А – антропопотолерантность (anthropotolerance, man impact tolerance); ПУ (VH) – переменность увлажнения (variability of humidity).

Табл. 2. Растительные сообщества с *Phleum pratense* в Долинском р-не Сахалинской обл.

Tab. 2. Plant communities with *Phleum pratense* in the Dolinsky District of Sakhalin Region.

№	Растительные сообщества Plant communities	Экологические факторы Ecological factors					
		У / Н	БЗ / SFS	Г / (GSC)	Д / D	А / А	ПУ / VH
1.	<i>Phleum pratense</i> + <i>Trifolium repens</i>	66	13	5	2	5	7
2.	<i>Juncus bufonius</i> + <i>Trifolium repens</i>	67	10	2	1	4	9
3.	<i>Poa pseudoattenuata</i> + <i>Phleum pratense</i>	68	12	8	11	4	8
4.	<i>Sasa kurilensis</i> + <i>Senecio cannabifolius</i>	69	8	14	10	3	9
5.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> + <i>Phleum pratense</i>	70	13	5	6	5	9
6.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> + <i>Phleum pratense</i> + <i>Artemisia stolonifera</i>	70	13	13	11	4	10
7.	<i>Rubus sachalinensis</i> + <i>Artemisia stolonifera</i>	70	10	8	10	4	8
8.	<i>Cacalia robusta</i> + <i>Brylkinia caudata</i>	70	10	8	10	4	8
9.	<i>Agrostis scabra</i> + <i>Phleum pratense</i>	77	14	5	8	5	8
10.	<i>Glyceria triflora</i> + <i>Juncus gerardii</i>	78	10	8	2	5	9

Примечание (Note). Обозначения экологических факторов см. табл. 1 (for abbreviations see tab. 1).

и южная часть Камышового хребта находятся под влиянием южной ветви тёплого Цусимского течения – течения Соя, и здесь самая тёплая в пределах Южного Сахалина многоснежная зима, наиболее тёплое лето, наименьшее число дней с туманами, бывают снежные лавины и оползни. Средняя температура поверхности почвы в августе +20 °С, средний максимум + 35 °С, абсолютный максимум + 51 °С. Число дней с туманами – 30. Почвы – горно-лесные бурые кислые неоподзоленные и слабоподзоленные. В Холмском р-не Сахалинской обл. преобладающая растительность – елово-пихтовые леса с участием широколиственных пород. Сообщества с *P. pratense* здесь отличаются большим разнообразием: от супралиторальных группировок, приморских лугов, псаммо-петрофитных сообществ, высокотравья с доминированием *Cacalia robusta*, *Petasites amplus*, *Senecio pseudoarnica* до лесных и опушечно-лесных сообществ различного состава и структуры.

Из таблицы 5 видно, что освоение экологического пространства присутствия ценопопуляциями *P. pratense* происходит на восточном побережье о-ва Сахалин гораздо успешнее, чем на его западном побережье: 65.7% и 50.7%, соответственно. Для характеристики *P. pratense* как инвазивного вида большое значение имеют данные об экологическом пространстве доминирования его ценопопуляций в растительных сообществах. Эти данные приведены в таблице 6. Они подтверждают вывод о том, что освоение экологического пространства ценопопуляциями *P. pratense* на восточном побережье о. Сахалин (побережье Охотского моря) происходит гораздо успешнее, чем на его западном побережье (побережье Японского моря): пространство доминирования, соответственно, 46.9% и 27.6%.

Данные таблиц 5 и 6 позволяют определить эффективность использования экологического пространства ценопопуляциями *P. pratense*. На восточном побережье Южного Сахалина (побережье Охотского моря) она составляет 71.4%, на западном побережье (побережье Японского моря) – 54.4%. Наибольшие различия в освоении экологических факторов ценопопуляциями *Phleum pratense* на охотоморском и япономорском побережьях Южного Сахалина выявлены относительно богатства и засоленности почвы (43.4% и 23.4%, соответственно), антропоустойчивости (60.0% и 40.0%) и переменности увлажнения (75.0% и 20.0%).

Табл. 3. Растительные сообщества с *Phleum pratense* в Корсаковском р-не Сахалинской обл.

Tab. 3. Plant communities with *Phleum pratense* in the Korsakovsky District of Sakhalin Region.

№	Растительные сообщества Plant communities	Экологические факторы Ecological factors					
		У / H	БЗ / SFS	Г / (GSC)	Д / D	А / А	ПУ / VH
1.	<i>Senecio pseudoarnica</i> + <i>Chenopodium album</i>	57	10	8	11	6	9
2.	<i>Senecio pseudoarnica</i> + <i>Fallopia convolvulus</i>	57	11	8	5	5	6
3.	<i>Agrostis capillaris</i> + <i>Fallopia convolvulus</i>	62	12	8	11	5	11
4.	<i>Senecio pseudoarnica</i> + <i>Ligusticum hultenii</i>	62	12	12	11	1	8
5.	<i>Ligusticum hultenii</i> + <i>Agrostis stolonifera</i>	64	11	2	11	3	7
6.	<i>Calamagrostis sachalinensis</i> + <i>Phleum pratense</i>	64	12	12	12	6	9
7.	<i>Sorbaria sorbifolia</i> – <i>Vicia cracca</i>	64	13	11	11	5	12
8.	<i>Senecio pseudoarnica</i> + <i>Phleum pratense</i>	64	14	8	11	4	10
9.	<i>Senecio pseudoarnica</i> + <i>Poa annua</i>	65	13	5	6	4	11
10.	<i>Senecio pseudoarnica</i> + <i>Agrostis stolonifera</i>	66	9	10	11	1	10
11.	<i>Agrostis stolonifera</i> + <i>Trifolium repens</i>	66	12	13	6	4	16
12.	<i>Ligusticum hultenii</i> + <i>Phleum pratense</i>	67	12	12	11	4	9
13.	<i>Poa pratensis</i> + <i>Phleum pratense</i>	67	14	6	12	4	11
14.	<i>Calamagrostis sachalinensis</i> + <i>Ligusticum hultenii</i>	68	9	12	11	1	8
15.	<i>Sorbaria sorbifolia</i> – <i>Phleum pratense</i>	68	13	3	9	5	11
16.	<i>Agrostis stolonifera</i> + <i>Trifolium repens</i>	69	13	12	10	5	8
17.	<i>Phleum pratense</i> + <i>Poa annua</i>	69	14	12	10	5	10
18.	<i>Calamagrostis sachalinensis</i> + <i>Phleum pratense</i>	59	14	8	11	4	9
19.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> + <i>Carex gmelinii</i>	70	10	15	12	3	9
20.	<i>Rubus sachalinensis</i> – <i>Festuca rubra</i>	70	13	8	11	3	9
21.	<i>Impatiens noli-tangere</i> + <i>Lycopus uniflorus</i>	70	13	8	5	4	9
22.	<i>Senecio pseudoarnica</i> + <i>Pilosella aurantiaca</i>	70	14	8	10	8	10
23.	<i>Sorbaria sorbifolia</i> – <i>Ligusticum hultenii</i>	71	12	8	11	4	10
24.	<i>Sorbaria sorbifolia</i> – <i>Poa annua</i>	71	12	8	11	4	10
25.	<i>Senecio pseudoarnica</i> + <i>Chenopodium album</i>	71	14	8	11	7	12
26.	<i>Rubus sachalinensis</i> – <i>Elymus woroschilowii</i>	71	15	12	11	3	12
27.	<i>Equisetum pratense</i> + <i>Acetosella vulgaris</i>	72	11	8	11	5	6
28.	<i>Arnica sachalinensis</i> + <i>Tilingia ajanensis</i>	72	11	8	11	4	8
29.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> + <i>Artemisia stolonifera</i>	72	11	12	11	4	10
30.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> + <i>Agrostis stolonifera</i>	73	13	14	11	5	12
31.	<i>Ligusticum hultenii</i> + <i>Artemisia stolonifera</i>	73	14	8	11	4	12
32.	<i>Impatiens glandulosa</i> + <i>Phleum pratense</i>	74	11	8	11	3	9
33.	<i>Leymus mollis</i> + <i>Equisetum arvense</i>	75	10	12	11	1	11
34.	<i>Agrostis stolonifera</i> + <i>Phleum pratense</i>	76	11	13	11	5	12
35.	<i>Arctopoa eminens</i> + <i>Carex gmelinii</i>	78	13	6	2	5	8
36.	<i>Carex subspathacea</i> + <i>Glaux maritima</i>	78	17	6	2	1	13

Примечание (Note). Обозначения экологических факторов см. табл. 1 (for abbreviations see tab. 1).

Табл. 4. Растительные сообщества с *Phleum pratense* в Холмском р-не Сахалинской обл.

Tab. 4. Plant communities with *Phleum pratense* in the Kholmisky District of Sakhalin Region.

№	Растительные сообщества Plant communities	Экологические факторы Ecological factors					
		У / Н	БЗ / SFS	Г / (GSC)	Д / D	А / А	ПУ / VH
1	<i>Poa macrocalyx</i> + <i>Ligusticum hultenii</i>	58	14	12	11	6	11
2.	<i>Ligusticum hultenii</i> + <i>Acetosella vulgaris</i>	60	9	8	11	5	8
3.	<i>Phleum pratense</i> + <i>Geranium sibiricum</i>	62	13	12	11	4	8
4.	<i>Phleum pratense</i> + <i>Acetosella vulgaris</i>	64	11	12	11	9	10
5.	<i>Poa macrocalyx</i> + <i>Phleum pratense</i>	64	8	14	12	4	8
6.	<i>Poa macrocalyx</i> + <i>Agrostis scabra</i> + <i>Phleum pratense</i>	66	14	12	11	4	7
7.	<i>Sasa kurilensis</i> – <i>Pteridium aquilinum</i>	66	14	8	11	5	8
8.	<i>Senecio cannabifolius</i> + <i>Pteridium aquilinum</i>	68	11	14	10	4	9
9.	<i>Ligusticum hultenii</i> + <i>Phleum pratense</i>	68	12	12	10	4	9
10.	<i>Poa macrocalyx</i> + <i>Phleum pratense</i> + <i>Trifolium repens</i>	69	12	10	10	5	10
11.	<i>Poa macrocalyx</i> + <i>Trifolium repens</i>	70	13	15	11	5	10
12.	<i>Rosa rugosa</i> – <i>Sasa kurilensis</i>	70	13	8	11	4	10
13.	<i>Phleum pratense</i> + <i>Trifolium repens</i>	70	16	12	11	5	11
14.	<i>Leymus mollis</i> + <i>Lathyrus japonicus</i>	71	12	8	11	3	9
15.	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> + <i>Phleum pratense</i> + <i>Trifolium repens</i>	71	11	12	10	4	11
16.	<i>Petasites amplus</i> + <i>Elytrigia repens</i>	71	12	13	11	4	9
17.	<i>Sasa kurilensis</i> – <i>Phleum pratense</i>	71	13	13	6	6	9
18.	<i>Sasa kurilensis</i> – <i>Trifolium repens</i>	71	14	10	10	5	8
19.	<i>Leymus mollis</i> + <i>Adenophora triphylla</i>	72	13	12	10	6	10
20.	<i>Sasa kurilensis</i> – <i>Calamagrostis langsdorffii</i>	73	13	12	11	4	10
21.	<i>Sasa kurilensis</i> – <i>Solidago spiraeifolia</i>	74	7	8	19	2	7
22.	<i>Poa pratensis</i> + <i>Phleum pratense</i>	75	13	11	11	5	10
23.	<i>Glyceria lithuanica</i>	76	14	2	2	4	10
24.	<i>Sasa kurilensis</i> – <i>Poa pratensis</i>	77	12	8	11	4	9
25.	<i>Senecio cannabifolius</i> + <i>Calamagrostis langsdorffii</i>	78	14	2	2	4	8

Примечание (Note). Обозначения экологических факторов см. табл. 1 (for abbreviations see tab. 1).

Вклад различных экологических факторов в формирование экологической ниши на побережьях Охотского и Японского морей существенно различается. На побережье Охотского моря нижний уровень влагообеспеченности на 2 ступени меньше, чем на побережье Японского моря (ступени 56–78 и 58–78, соответственно), амплитуда по этому фактору больше, степень освоения экологического пространства – выше (18.4%). Ещё больше различия в пользу побережья Охотского моря по фактору богатства и засоленности почвы (нижний уровень по этому фактору на 6 ступеней ниже), степень освоения экологического пространства – 43.4%. Степень дренированности местоположений на побережье Охотского моря ниже, степень освоения этого фактора выше и составляет 91.7%. Минимальная антропоустойчивость ценопопуляций *P. pratense* на охотоморском побережье ниже, чем на япономорском побережье, степень освоения этого фактора, соответственно, выше и составляет 75.5%.

Табл. 5. Освоение экологического пространства присутствия ценопопуляциями *Phleum pratense* на Южном Сахалине.

Tab. 5. Utilization of the ecological space of presence by *Phleum pratense* coenopopulations in southern Sakhalin.

Географическое положение Geographic position	Освоение экологического пространства в целом Utilization of ecological space in total, %	Экологическая ниша присутствия вида (голоэкониша) Ecological niche of species presence (holoecconiche)	Экологические факторы Ecological factors					
			У / Н	БЗ / SFS	Г / (GSC)	Д / D	А / А	ПУ / VH
Побережье Охотского моря Sea of Okhotsk coast	65.7	Положение Position (in scales)	56–78	1–14	2–15	1–12	1–7	1–16
		Амплитуда Amplitude	22	13	13	11	6	15
		Освоение Utilization, %	18.4	43.4	86.7	91.7	60.0	75.0
Побережье Японского моря Sea of Japan coast	50.7	Положение Position (in scales)	58–78	7–14	2–15	2–12	2–6	7–11
		Амплитуда Amplitude	20	7	13	10	4	4
		Освоение Utilization, %	16.7	23.4	86.7	83.4	40.0	20.0

**Примечание (Note).** Обозначения экологических факторов см. табл. 1 (for abbreviations see tab. 1). Положение = положение в поле экологических факторов (Position – the position in the field of ecological factors).

Для интерпретации различий в формировании экологической ниши *P. pratense* на охотоморском и япономорском побережьях Южного Сахалина привлекались различные климатические данные. Особо подчёркивалось, что на климатический режим охотского побережья существенное влияние оказывает холодное Восточно-Сахалинское течение, а на япономорское побережье – тёплое Цусимское течение и его ответвление – течение Соя. Температура воды в Охотском море у берегов Южного Сахалина + 14–16 °С, а в Японском море – до + 19 °С. В прибрежных районах туманы наиболее часто наблюдаются там, где холодные воды непосредственно подходят к берегам. К таким районам на Южном Сахалине относится побережье Охотского моря. Число дней с туманами на охотоморском побережье (Макаровский р-н) – более 40 дней в году, а на япономорском побережье – 39 дней в году.

По совокупности климатических данных, на япономорском побережье Южного Сахалина, условия для развития растительности более благоприятные, чем на охотоморском побережье. Об этом свидетельствует и тот факт, что лесистость на япономорском побережье Южного Сахалина значительно выше, чем на охотоморском. Наивысшая урожайность овощей и наивысший процент многолетних трав в общей площади посевов кормовых культур – на япономорском побережье Южного Сахалина. При всём этом формирование экологической ниши *P. pratense* на охотоморском и япономорском побережьях гораздо интенсивнее идёт на охотоморском побережье. Поскольку речь идёт о виде заносном или одичавшем из культуры, то антропогенные факторы, общая

Табл. 6. Освоение экологического пространства доминирования ценопопуляциями *Phleum pratense* на Южном Сахалине.

Tab. 6. Utilization of the ecological space of dominance by *Phleum pratense* coenopopulations in southern Sakhalin.

Географическое положение Geographic position	Освоение экологического пространства Utilization of ecological space, %	Экологическая ниша доминирования (ценоэкониша) Ecological niche of dominance (coenoeconiche)	Экологические факторы Ecological factors					
			У / Н	БЗ / SFS	Г / (GSC)	Д / D	А / A	ПУ / VH
Побережье Охотского моря Sea of Okhotsk coast	46.9	Положение Position (in scales)	64–77	10–14	2–13	1–12	3–6	7–12
		Амплитуда Amplitude	13	4	11	11	3	5
		Освоение Utilization, %	10.1	13.3	73.3	91.7	30.0	25.0
Побережье Японского моря Sea of Japan coast	27.6	Положение Position (in scales)	62–75	8–13	10–14	6–12	4–9	8–11
		Амплитуда Amplitude	13	5	4	6	5	3
		Освоение Utilization, %	10.1	16.7	26.7	50.0	50.0	15.0

**Примечание (Note).** Обозначения экологических факторов см. табл. 1 (for abbreviations see tab. 1). Положение = положение в поле экологических факторов (Position – the position in the field of ecological factors).

хозяйственная освоенность территории могут играть решающую роль в расселении *P. pratense* и внедрении его в растительный покров Южного Сахалина.

Посевные площади (в гектарах), а также поголовье продуктивного скота в расчёте на 100 человек населения на охотоморском побережье к 1967 г. были выше, чем на япономорском, как и удельный вес сельскохозяйственных угодий (Komsomol'skii, Siryk 1967). Предположительно, эта тенденция сохраняется и в наши дни.

Не только сельскохозяйственное, но также промышленное и транспортное освоение территории определяют суммарную антропогенную нагрузку на природные и природно-антропогенные экосистемы, их флористический состав, структуру, характер освоения экологического пространства ценопопуляциями того или иного вида. Плотность сельского населения на охотоморском побережье Южного Сахалина достигает 20 человек на 1 кв. км, что значительно превышает плотность сельского населения на япономорском побережье. Городское население Южного Сахалина также сосредоточено преимущественно на охотоморском побережье, где находятся столица области г. Южно-Сахалинск, а также города Макаров, Долинск, Анива, Корсаков. Наиболее оживлённое транспортное сообщение на Южно-Сахалинской железной дороге, а также другими видами транспорта осуществляется по охотоморскому побережью Южного Сахалина. На охотоморском побережье Южного Сахалина сосредоточены предприятия по добыче угля, металлообработке, производству строительных материалов, лёгкая и пищевая промышленность.

Учитывая вышесказанное, мы считаем, что активное освоение экологического пространства инвазионным видом *Phleum pratense*, возможно, является его естественной реакцией на сокращение экологических ниш видов природной флоры под воздействием антропогенных факторов.

### Заключение

Анализ экологических ниш ценопопуляций *P. pratense* на Южном Сахалине показал, что несмотря на то, что крайний юг и западное побережье Южного Сахалина наиболее благоприятны для развития растительного покрова, формирование экологической ниши *P. pratense* более интенсивно происходит на восточном побережье Южного Сахалина. Таким образом, в комплексе природных и антропогенных факторов, определяющих эколого-фитоценологические позиции этого вида, а также этапы формирования экологической ниши инвазивного вида, на первое место выходит такой сложный и трудно учитываемый путём формализованных оценок фактор, как степень хозяйственного освоения территории. Полученные результаты подтверждают, что хозяйственное освоение территории влияет на формирование экологических ниш ценопопуляций инвазивных видов растений. При этом оно сопровождается непреднамеренным отбором особей, устойчивых к этим воздействиям, что будет приводить к формированию антропотолерантных ценопопуляций.

### Благодарности

Работа выполнялась при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 1-04-00240 и № 11-04-00485), Программы фундаментальных исследований Отделения наук о Земле (проект № 09-1-ОНЗ-18), Программы Тихоокеанского института географии ДВО РАН (№ 09-III-A-09-509), и публикуется в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000117-9).

### References / Литература

- Antonova L. A.** 1991. Osobennosti formirovaniya adventivnoy flory yuzhnoy chasti Khabarovskogo kraya [Peculiarities of the formation of adventive flora in the southern part of the Khabarovsk Territory], in *Problemy organizatsii territorii regionov novogo osvoyeniya, Materialy konf. Ch. 2.* [Proceedings of Conf. «Problems of organization of the territory of new development regions», Part 2], pp. 56–59, IVEP FEB RAN, Khabarovsk. [In Russian] (**Антонова Л. А.** Особенности формирования адвентивной флоры южной части Хабаровского края // «Проблемы организации территории регионов нового освоения» // Материалы конф. Ч. 2. – Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 1991. С. 56–59).
- Antonova L. A.** 1992. Adventivnaya flora Priamur'ya kak element ekologicheskogo monitoringa [Adventive flora of the Amur region as element of environmental monitoring], in *Mezhdunarodnyy simpozium «Chelovecheskoye izmereniye regional'nykh problem», Ch. 2* [Proceedings of International Symposium «Human Dimension of Regional Problems», Part 2], pp. 117–119, IVEP FEB RAN, Khabarovsk. [In Russian] (**Антонова Л. А.** Адвентивная флора Приамурья как элемент экологического мониторинга // Международный симпозиум «Человеческое измерение региональных проблем». – Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 1992. Ч. 2. С. 117–119).
- Antonova L. A.** 2008. Urboekosistemy Khabarovskogo kraya kak ochagi adventizatsii flory [Urban ecosystems of the Khabarovsk Territory as centers of the flora adventization], in *Urboekosistemy: problemy i perspektivy razvitiya: materialy II mezhdunarodnoy nauchno-prakt. konf.* [Proceedings of II international scientific and practical. conf. «Urban ecosystems: problems and development prospects»], (issue 3):70–73, IGPI, Ishim. [In Russian] (**Антонова Л. А.** Урбоэкоисистемы Хабаровского края как очаги адвентизации флоры // «Урбоэкоисистемы: проблемы и перспективы развития»: материалы II международной научно-практ. конф. – Ишим: Изд-во ИППИ им. П. П. Ершова, 2008. Вып. 3. С. 70–73).

- Antonova L. A.** 2009. *Synopsis of adventive flora in the Khabarovsk Territory*. Vladivostok-Khabarovsk, 93 p. [In Russian] (**Антонова Л. А.** Конспект адвентивной флоры Хабаровского края. Владивосток-Хабаровск, 2009. 93 с.).
- Berg L. S.** 1958. *Izbrannyye trudy*. T. 2 [Selected works. T. 2], 426 p., Moscow. [In Russian] (**Берг Л. С.** Избранные труды. Т. 2. М., 1958. 426 с.).
- Ermoshin V. V.** 2008. Kompleksnoye prirodnoye rayonirovaniye [Complex natural regionalization], in S. S. Hansey (ed.). *Prirodnyye ekosistemy i ikh komponenty*, t. 1 [Natural ecosystems and their components, vol. 1], in P. Ya. Baklanov (red.). *Geosistemy Dal'nego Vostoka Rossii na rubezhe XX–XXI vekov: v 3 t.* [Geosystems of the Russian Far East at the frontiers of the XX–XXI centuries, volumes 1–3], pp. 268–294, Vladivostok. [In Russian] (**Ермошин В. В.** Комплексное природное районирование // отв. ред. С. С. Ганзей. Природные экосистемы и их компоненты. Т. 1, под ред. П. Я. Бакланова. Геосистемы Дальнего Востока России на рубеже XX–XXI веков: в 3 т. – Владивосток, 2008. С. 268–294).
- Harper J. L.** 1977. *Population in biology of plants*. London, New York. 892 p.
- Isachenko A. G.** 1991. *Landshaftovedeniye i fiziko-geograficheskoye rayonirovaniye* [Landscape science and physical-geographical regionalization]. 366 p., Moscow. [In Russian] (**Исаченко А. Г.** Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. – М., 1991. 366 с.).
- Ivanov N. N.** 1948. Landshaftno-klimaticheskiye zony Zemnogo shara [Landscape-climatic zones of the globe], *Zapiski Vsesoyuznogo geograficheskogo obshchestva. Novaya seriya*. [Proceedings of All-Union geogr. society. New series], 1:118. [In Russian] (**Иванов Н. Н.** Ландшафтно-климатические зоны Земного шара // Зап. Всесоюзного географ. общ-ва. Новая серия. 1948. Т. 1. 118 с.).
- Kaigorodov A. I.** 1955. Yestestvennaya zonal'naya klassifikatsiya klimatov Zemnogo shara [Natural zonal classification of the Earth climates], 119 p. Moscow. [In Russian] (**Кайгородов А. И.** 1955. Естественная зональная классификация климатов земного шара. – Москва: Изд-во Акад. наук СССР, 1955. 119 с.).
- Khromov S. P.** 1956. Mussony v obshchey tsirkulyatsii atmosfery [Monsoons in the general circulation of atmosphere], in A. I. Voeikov. *Sovremennyye problemy klimatologii* [Modern problems of climatology], pp. 84–108. Leningrad. [In Russian] (**Хромов С. П.** Муссоны в общей циркуляции атмосферы // А. И. Воейков. Современные проблемы климатологии. Л., 1956.).
- Kiselev A. N.** 2002. *Prostranstvenno-vremennaya struktura ekosistem Dal'nevostochnogo regiona* [Spatial and temporal structure of ecosystems of Far Eastern region], 304 p. Vladivostok. [In Russian] (**Киселёв А. Н.** Пространственно-временная структура экосистем Дальневосточного региона. – Владивосток, 2002. 304 с.).
- Kolyago V. A.** 1968. Klassifikatsiya i rayonirovaniye surovogo kholodnogo klimata Sibiri i Dal'nego Vostoka v svyazi s problemami khladostoykosti metallokonstruktsiy [Classification and zoning of the severe cold climate of Siberia and the Far East in connection with the problems of cold resistance of metal structures], *Dokl. Inst. of Geography of Siberia and the Far East*. (issue 19): 28–36, Irkutsk. [In Russian] (**Коляго В. А.** Классификация и районирование сурового холодного климата Сибири и Дальнего Востока в связи с проблемами хладостойкости металлоконструкций // Докл. Института географии Сибири и Дальнего Востока. Вып. 19. Иркутск, 1968. С. 28–36).
- Komsomol'skii G. V., Siryk I. M.** (eds.). 1967. *Atlas Sahalinskoy Regioni* [Atlas of the Sakhalin Region], 135 p., GUGK, Moscow. [In Russian] (Атлас Сахалинской области / колл. авт.; гл. ред. Г. В. Комсомольский, И. М. Сирок. – М.: ГУГК, 1967. 135 с.).
- Korchagin A. A.** 1964. Vnutrividovoy (populyatsionnyy) sostav rastitel'nykh soobshchestv i metody yego izucheniya [Intraspecific (population) composition of plant communities and methods of its study], *Polevaya geobotanika* [Field Geobotany], Moscow; Leningrad, 3:62–125. [In Russian] (**Корчагин А. А.** Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 62–125).
- Kuznetsova L. P.** 1978. Perenos vlagi v atmosfere nad territoriyey SSSR [Moisture transfer in the atmosphere over the territory of the USSR], 92 p., Moscow. [In Russian] (**Кузнецова Л. П.** Перенос влаги в атмосфере над территорией СССР. – М., 1978. 92 с.).



- Tsenopopulyatsii rasteniy. (Osnovnyye ponyatiya i struktura)* [Plant cenopopulations. (Basic concepts and structure)], 1976, 216 p., 132 p., 1977; 183 p. 1988; Moscow. [In Russian] (*Ценопопуляции растений. (Основные понятия и структура)*). М., 1976, 216 с.; 1977, 132 с.; 1988, 183 с.).
- Probatova N. S.** 1985. Poaceae, in S. S. Kharkevich (ed.). Vascular plants of the Soviet Far East, pp. 89–382, Leningrad. [In Russian] (**Пробатова Н. С.** Сем. Мятликовые – Poaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1985. С. 89–382).
- Rabotnov T. A.** 1950. Voprosy izucheniya sostava populyatsiy dlya tseyey fitotsenologii [Problems of studying on the composition of populations for the purposes of phytocenology], *Problemy botaniki* [Problems of Botany], (issue 1):465–483. [In Russian] (**Работнов Т. А.** Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Пробл. ботаники. 1950. Вып. 1. С. 465–483).
- Rabotnov T. A.** 1969. Some problems in the study of coenotic populations, *Byulleten' moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskij* [Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biology Department], 74 (issue 1):141–149. [In Russian] (**Работнов Т. А.** Некоторые вопросы изучения ценоотических популяций // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 141–149).
- Ramensky L. G.** 1915. K voprosu o kolichestvennom uchote travyanogo pokrova [On the problem of quantitative accounting of the grass cover], *Materialy po organizatsii i kul'ture kormovykh ploshchadey* [Materials on the organization and culture of fodder areas], (issue 12):105–140. [In Russian] (**Раменский Л. Г.** К вопросу о количественном учёте травяного покрова // Материалы по организации и культуре кормовых площадей. 1915. Вып. 12. С. 105–140).
- Ramensky L. G.** 1929. Proyektivnyy uchot i opisaniye rastitel'nosti [Projective accounting and description of vegetation], 55 p., Moscow. [In Russian] (**Раменский Л. Г.** Проективный учёт и описание растительности. М., 1929. 55 с.).
- Ramensky L. G.** 1971. Izbrannyye raboty. Problemy i metody izucheniya rastitel'nogo pokrova [Selected works. Problems and methods of studying the vegetation cover], 335 p., Leningrad. [In Russian] (**Раменский Л. Г.** Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., 1971. 335 с.).
- Ramensky L. G., Tsatsenkin I. A., Chizhikov A. N. et al.** 1956. *Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodiy po rastitel'nomu pokrovu* [Ecological assessment of fodder lands by vegetation cover], 474 p., Moscow. [In Russian] (**Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков А. Н. и др.** Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 474 с.).
- Schlotgauer S. D.** 1986. Izmeneniye flory tsentral'noy chasti sovetskogo Dal'nego Vostoka v rezul'tate antropogennogo vozdeystviya [Changes in the flora of central part of the Soviet Far East as a result of anthropogenic impact], *Biol. Sciences*, (issue 3):70–75. [In Russian] (**Шлотгауэр С. Д.** Изменение флоры центральной части советского Дальнего Востока в результате антропогенного воздействия // Биол. науки. 1986. Вып. 3. С. 70–75).
- Seledets V. P.** 1976. Primeneniye metoda ekologicheskikh shkal na sovetskom Dal'nem Vostoke [Application of the method of ecological scales in the Soviet Far East], *Komarovskiye chteniya* [Komarov lectures], (issue 24):62–76. [In Russian] (**Селедец В. П.** Применение метода экологических шкал на советском Дальнем Востоке // Комаровские чтения. 1976. Вып. 24. С. 62–76).
- Seledets V. P.** 1980. Ecological tables of herbaceous plants of Primorye and Amur region, promising for phytomelioration // Rational use and protection of land resources of the Far East. Vladivostok, pp. 160–170. [In Russian] (**Селедец В. П.** Экологические таблицы травянистых растений Приморья и Приамурья, перспективных для фитомелиорации // Рациональное использование и охрана земельных ресурсов Дальнего Востока. – Владивосток, 1980. С. 160–170).
- Seledets V. P.** 2000. Metod ekologicheskikh shkal v botanicheskikh issledovaniyakh na Dal'nem Vostoke Rossii. Vladivostok [The method of ecological scales in botanical research in the Russian Far East], 248 p., Vladivostok, [In Russian] (**Селедец В. П.** Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России. – Владивосток, 2000. 248 с.).
- Seledets V. P.** 2006. *Ekologicheskiye arealy rasteniy na Tikhookeanskom poberezh'ye Rossii v sravnenii s vnutrikontinental'nymi regionami* [Ecological ranges of plants on the Pacific coast

- of Russia in comparison with intracontinental regions], *Komarovskiye chteniya* [Komarov lectures], (issue 53):54–100. [In Russian] (Селедец В. П. Экологические ареалы растений на Тихоокеанском побережье России в сравнении с внутриконтинентальными регионами // Комаровские чтения. 2006. Вып. 53. С. 54–100.
- Seledets V. P.** 2010. Ecological ranges of invasive species of grasses (Poaceae) in the Russian Far East // *Botanical J.*, 94(4):548–562. [In Russian] (Селедец В. П. Экологические ареалы инвазионных видов злаков (Poaceae) на Дальнем Востоке России // Ботанический журнал. 2010. Т. 94, № 4. С. 548–562).
- Seledets V. P.** 2011. Ecological assessment of the territory of the Russian Far East by vegetation cover. Vladivostok, 388 p. [In Russian] (Селедец В. П. Экологическая оценка территории Дальнего Востока России по растительному покрову. – Владивосток, 2011. 388 с.).
- Seledets V. P., Probatova N. S.** 2003. *Ekologicheskiye shkaly kak istochnik informatsii ob ekologii bioraznoobraziya* (na primere zlakov Dal'nego Vostoka Rossii) [Ecological scales as a source of information about the ecology of biodiversity (on the example of grasses of the Russian Far East)], *Komarovskiye chteniya* [Komarov lectures], (issue 49): 172–212. [In Russian] (Селедец В. П., Пробатова Н. С. Экологические шкалы как источник информации об экологии биоразнообразия (на примере злаков Дальнего Востока России) // Комаровские чтения. 2003. Вып. 49. С. 172–212).
- Seledets V. P., Probatova N. S.** 2007. *Ekologicheskiy areal vida u rasteniy* [The ecological range of plant species], 98 p., Vladivostok. [In Russian] (Селедец В. П., Пробатова Н. С. Экологический ареал вида у растений. – Владивосток, 2007. 98 с.).
- Seledets V. P., Probatova N. S.** 2011. Ecological ranges of plant species in the monsoon zone of the Russian Far East, in B. Veress and J. Szigethy (eds.), *Horizons in Earth Science Research*, pp. 33–67, New York.
- Seledets V. P., Probatova N. S.** 2012. *Ecological ranges and ecological niches of plant species in the monsoon zone of Pacific Russia*. 154 p. New York.
- Skrylnik G. P., Skrylnik T. A.** 1976. *Kharakteristika kontinental'nosti Dal'nego Vostoka* [Characteristics of the continentality of the Far East], *Geography and paleogeography of climomorphogenesis*, pp. 45–51. [In Russian] (Скрыльник Г. П., Скрыльник Т. А. Характеристика континентальности Дальнего Востока // География и палеогеография климоморфогенеза. 1976. С. 45–51).
- Tzvelev N. N., Probatova N. S.** 2019. *Grasses of Russia*. КМК Scientific Press, Moscow, 646 pp. [In Russian]
- (Цвелёв Н. Н., Пробатова Н. С. Злаки России. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 646 с.).
- Tunegolovets V. M., Gartsman B. I., Krokhin V. V.** 2008. *Klimat i gidrografiya* [Climate and hydrography], in S. S. Hansey (ed.). *Prirodnyye ekosistemy i ikh komponenty, t. 1* [Natural ecosystems and their components, vol. 1], in P. Ya. Baklanov (ed.). *Geosistemy Dal'nego Vostoka Rossii na rubezhe XX–XXI vekov: v 3 t.* [Geosystems of the Russian Far East at the frontiers of the 20–21 centuries, vol. 1–3], pp. 119–143, Vladivostok. [In Russian] (Тунеголовец В. М., Гарцман Б. И., Крохин В. В. Климат и гидрография // Геосистемы Дальнего Востока России на рубеже XX–XXI веков: в 3 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, 2008. С. 119–143).
- Turkenya V. G.** 1991. *Biologicheskiye aspekty mikroklimata mussonnoy zony Dal'nego Vostoka* [Biological aspects of microclimate of the monsoon zone in the Far East], 203 p., Vladivostok. [In Russian] (Туркения В. Г. Биологические аспекты микроклимата муссонной зоны Дальнего Востока. Владивосток, 1991. 203 с.).
- Vascular plants of the Soviet Far East*. V. 1–8. Leningrad – St. Petersburg, Nauka, 1985–1996. [In Russian]. (*Сосудистые растения советского Дальнего Востока*. Т. 1–8. Л. – СПб.: Наука, 1985–1996).
- Veremchuk L. V.** 2006. *Sistemnaya otsenka sredy obitaniya cheloveka i rasprostraneniye ekologo-zavisimykh zabolevaniy* (na primere bronkho-logochnoy patologii) [Systemic assessment of the

- human environment and the propagation of environmentally dependent diseases (on the example of broncho-pulmonary pathology)]. Abstr. diss ... doc. Biol. Sci. Vladivostok. 38 p. [In Russian] (Веремчук Л. В. Системная оценка среды обитания человека и распространение эколого-зависимых заболеваний (на примере бронхо-лёгочной патологии). Автореф. дисс...докт. биологич. наук. Владивосток, 2006. 38 с.).
- Vetvitskiy G. N. 1969. *Climate*, in Southern part of the Far East, pp. 70–96, Moscow. [In Russian]. (Ветвицкий Г. Н. Климат // Южная часть Дальнего Востока. М., 1969. С. 70–96).
- Vinogradova Y. K., Aistova E. V., Antonova L. A., Chernyagina O. A., Chubar E. A., Galina F., Darman G. F., Devyatova E. A., Khoreva M. G., Kotenko O. V., Marchuk E. A., Nikolin E. G., Prokopenko S. V., Rubtsova T. A., Sheiko V. V., Kudryavtseva E. P., Krestov P. V. 2020. Invasive plants in flora of the Russian Far East: the checklist and comments. *Botanica Pacifica* 9(1): 103–129.
- Vorobyov D. P. 1954. К вопросу о заносных и сорных растениях в Приморском крае [On the problem of alien and weedy plants in Primorsky Krai, *Komarovskiye chteniya* [Komarov lectures], (issue 4):3–22. [In Russian] (Воробьёв Д. П. К вопросу о заносных и сорных растениях в Приморском крае // Комаровские чтения. Владивосток, 1954. Вып. 4. С. 3–22).
- Uranov A. A. 1967. Vozrastnoy sostav tsenopopulyatsiy [Age composition of cenopopulations], *Ontogenesis and age composition of the flowering plant populations*, pp. 3–8. [In Russian] (Уранов А. А. Возрастной состав ценопопуляций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. 1967. С. 3–8).
- Zanina A. A. 1968. *Climate of the USSR. Far East*, (issue 6):167, Leningrad. [In Russian] (Занина А. А. Климат СССР. Дальний Восток. Вып. 6. Л., 1968. 167 с.).
- Zaugolnova L. B. 1985. The concept of optima in plants, *Zhurn. general biology*, 46(4):441–451. [In Russian] (Заугольнова Л. Б. Понятие оптимумов у растений // Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46, № 4. С. 441–451).
- Zhukova L. A., Smirnova O. V. 1984. Elementy populyatsiy i ikh differentsiatsiya [Elements of populations and their differentiation], *Cenopopulations of plants (essays on population biology)*, pp. 19–33. [In Russian]. (Жукова Л. А., Смирнова О. В. Элементы популяций и их дифференциация // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1984. С. 19–33).
- Zhukova L. A., Zaugolnova L. B., Smirnova O. V. 1976. Vvedenie, in *Tsenopopulyatsii rasteniy (osnovnyye ponyatiya i struktura)* [Introduction, in Plant cenopopulations (basic concepts and structure)]. pp. 5–12, Moscow. [In Russian] (Жукова Л. А., Заугольнова Л. Б., Смирнова О. В. Введение // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 5–12).
- Zlotina L. V., Kochurov B. I., Mityaeva G. T. et al. 1994. Stepen' napryazhonnosti ekologicheskoy situatsii v razlichnykh rayonakh Rossii [The degree of tension of the ecological situation in various regions of Russia], *Vestn. Moscow Univ., Ser. 5, geography*. (5):45–51. [In Russian] (Злотина Л. В., Кочуров Б. И., Митяева Г. Т. и др. 1994. Степень напряжённости экологической ситуации в различных районах России // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5, география. № 5. С. 45–51).
- Zolotorylin A. N., Kantsebovskaya I. V., Krenke A. N. 1992. Rayonirovaniye territorii Rossii po stepeni ekstremal'nosti prirodnykh usloviy dlya zhizni [Zoning of the territory of Russia according to the degree of extremeness of natural conditions for life]. *Izv. Academy of Sciences of the USSR. Ser. geogr.* 2:16–30. [In Russian] (Золоторылин А. Н., Канцевовская И. В., Кренке А. Н. Районирование территории России по степени экстремальности природных условий для жизни // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1992. № 2. С. 16–30).
- Вклад авторов:** В. П. Селедец (1938–2018) – научная концепция, сбор и обработка материала, написание первого варианта текста. Н. С. Пробатова – сбор материала, обсуждение научной концепции, доработка текста и оформление рукописи.
- Contribution of the authors:** V. P. Seledets (1938–2018) – scientific concept, collection and processing of material, the first text version. N. S. Probatova – collection of material, discussion of the scientific concept, text revision and preparing of the manuscript.